

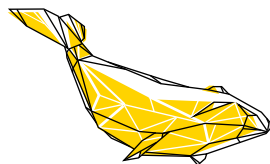
Виды — биологические индикаторы состояния морских арктических экосистем

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АТЛАС



РОСНЕФТЬ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АТЛАСЫ МОРЕЙ РОССИИ







Арктический
Научный
Центр



Иннопрактика

Виды — биологические индикаторы состояния морских арктических ЭКОСИСТЕМ

Москва
2020

УДК 574
ББК 26.22
В42

Председатель редакционного совета А.Н. Шишкин, к.э.н.

Редакционный совет:

А.А. Пашали, к.т.н., Е.С. Лебедева, к.х.н., В.Г. Лакеев, М.Л. Болдырев

Составление и научное редактирование:

В.О. Мокиевский, д.б.н., А.И. Исаченко, к.б.н., Е.А. Смирнова

Авторы:

В.О. Мокиевский, д.б.н., А.Б. Цетлин, д.б.н., А.И. Азовский, д.б.н., А.Д. Наумов, д.б.н., К.Н. Кособокова, д.б.н., К.В. Кузицин, д.б.н.,
Ф.В. Сапожников, к.б.н., А.А. Веденин, к.б.н., М.В. Гаврило, к.б.н., А.И. Исаченко, к.б.н., Д.Г. Илюшин, к.б.н., У.В. Симакова, к.б.н.,
А.К. Залота, к.б.н., Н.В. Шабалин, О.В. Максимова, Д.М. Глазов, М.В. Мардашова, О.Ю. Калинина, А.С. Валиева, Д.Р. Загретдинова,
Р.Е. Лазарева, Д.А. Удовик

Автор иллюстраций М.В. Владимирова

Картографические материалы:

М.И. Семенова, М.А. Глебова, Р.В. Гончаров, к.г.н., П.Г. Михайлюкова, к.г.н., Т.М. Гизатулин, Ю.В. Ермилова

Консультанты и рецензенты:

Т.В. Котова, к.г.н., П.Ю. Дгебуадзе, к.б.н., М.Б. Данилов

Руководство проектом:

З.Р. Мадумарова, к.х.н., Д.Г. Илюшин, к.б.н., В.О. Мокиевский, д.б.н., Д.Р. Загретдинова

В42

Виды — биологические индикаторы состояния морских арктических экосистем / ПАО «НК «Роснефть», ООО «Арктический Научный Центр», Фонд «НИР». — Москва : Фонд «НИР», 2020. — 383, [1] с. : ил. — (Экологические атласы морей России).

ISBN 978-5-6043256-2-9

Настоящий Атлас знакомит читателей с видами — биологическими индикаторами морских арктических экосистем, принятых в соответствии с распоряжением Минприроды России от 22.09.2015 № 25-р «Об утверждении перечня видов флоры и фауны, являющихся индикаторами устойчивого состояния морских экосистем Арктической зоны Российской Федерации». Издание является одним из этапов реализации программы сохранения биологического разнообразия морских экосистем на лицензионных участках ПАО «НК «Роснефть» в Арктической зоне Российской Федерации. Издание содержит описание 61 вида. В главах, предваряющих описания видов, представлена краткая характеристика морей Российской Арктики и описаны методы биологической индикации. Заключительная глава посвящена оценке биологического разнообразия на лицензионных участках Компании. Книга дает возможность получить краткую и актуальную информацию об особенностях биологии, распространении, популяционной структуре, хозяйственном значении, природных и антропогенных угрозах для описанных видов. В Атласе представлены оригинальные иллюстрации, фотографии и карты областей распространения видов.

Для широкого круга читателей.

УДК 574
ББК 26.22

ISBN 978-5-6043256-2-9

© ПАО «НК «Роснефть», 2020
© ООО «Арктический Научный Центр», 2020
© Фонд «НИР», 2020

Оглавление

Предисловие.....	9	3.9. Ракообразные.....	146
Программа сохранения биологического разнообразия морских экосистем на лицензионных участках ПАО «НК «Роснефть» в Арктической зоне Российской Федерации.....	10	<i>Calanus</i> spp. (146), <i>Pseudocalanus</i> spp. (150), <i>Microcalanus pygmaeus</i> (152), <i>Limnocalanus macrurus</i> (154), <i>Metridia longa</i> (156), <i>Hyas araneus</i> (158)	
Глава 1. Краткая характеристика морей Российской Арктики.....	13	3.10. Иглокожие.....	160
1.1. Баренцево море.....	15	<i>Ophiura sarsii</i> (160), <i>Strongylocentrotus pallidus</i> (162), <i>Cucumaria frondosa</i> (165)	
Печорское море.....	21	3.11. Щетинкочелюстные.....	168
1.2. Карское море.....	25	<i>Parasagitta elegans</i> (168)	
1.3. Море Лаптевых.....	29	3.12. Асцидии.....	170
1.4. Восточно-Сибирское море.....	33	<i>Halocynthia pyriformis</i> (170)	
1.5. Чукотское море.....	37	3.13. Рыбы.....	172
Глава 2. Методы биологической индикации.....	41	Северный скат <i>Amblyraja hyperborea</i> (172), Азиатская (зубастая) корюшка <i>Osmerus mordax</i> (176), Сайка <i>Voreogadus saida</i> (180), Колюшка девятииглая <i>Pungitius pungitius</i> (184), Колюшка трехиглая <i>Gasterosteus aculeatus</i> (187), Европейская навага <i>Eleginus navaga</i> (190), Тихоокеанская навага <i>Eleginus gracilis</i> (193)	
2.1. Общие сведения.....	43	3.14. Птицы.....	196
2.2. Оценка состояния морских экосистем с использованием методов биологической индикации.....	49	Белощекая казарка <i>Branta leucopsis</i> (196), Обыкновенная гага <i>Somateria mollissima</i> (201), Гага-гребенушка <i>Somateria spectabilis</i> (208), Тонкоклювая кайра <i>Uria aalge</i> (213), Толстоклювая кайра <i>Uria lomvia</i> (219), Чистик <i>Serphus grylle</i> (225), Белая чайка <i>Pagophila eburnea</i> (230), Морская чайка <i>Larus marinus</i> (236), Бургомистр <i>Larus hyperboreus</i> (240), Моевка <i>Rissa tridactyla</i> (245)	
2.3. Специфика оценки устойчивого состояния морских экосистем Арктики с использованием биоиндикации.....	61	3.15. Млекопитающие.....	252
Глава 3. Характеристика видов — биологических индикаторов состояния морских арктических экосистем.....	65	Белый медведь <i>Ursus maritimus</i> (252), Морж <i>Odobenus rosmarus</i> (255), Кольчатая нерпа <i>Pusa hispida</i> (259), Белуха <i>Delphinapterus leucas</i> (262), Гренландский кит <i>Balaena mysticetus</i> (265)	
3.1. Динофитовые (=динофлагелляты; =перидиниевые).....	66	Глава 4. Оценка биологического разнообразия на лицензионных участках ПАО «НК «Роснефть».....	269
<i>Alexandrium ostenfeldii</i> (66), <i>Dinophysis norvegica</i> (70), <i>Scrippsiella trochoidea</i> (74)		4.1. Баренцево море.....	271
3.2. Диатомовые водоросли.....	78	Печорское море.....	281
<i>Chaetoceros diadema</i> (78), <i>Melosira arctica</i> (80), <i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> (84), <i>Navicula</i> spp. (86), <i>Nitzschia</i> spp. (89), <i>Pinnularia</i> spp. (96)		4.2. Карское море.....	289
3.3. Зеленые водоросли.....	98	4.3. Море Лаптевых.....	297
<i>Chaetomorpha melagonium</i> (98), <i>Cladophora rupestris</i> (100), <i>Acrosiphonia arcta</i> (102), <i>Ulva intestinalis</i> (кишечница) (105)		4.4. Восточно-Сибирское море.....	305
3.4. Бурые водоросли.....	108	4.5. Чукотское море.....	311
<i>Pylaiella littoralis</i> (108), <i>Saccharina latissima</i> (110), <i>Laminaria digitata</i> (112), <i>Laminaria hyperborea</i> (114), <i>Laminaria solidungula</i> (117), <i>Fucus vesiculosus</i> (119)		Заключение.....	321
3.5. Красные водоросли.....	123	Литература.....	322
<i>Porphyra</i> spp. (123), <i>Lithothamnion</i> spp. (125)		Источники картографических данных.....	382
3.6. Высшие растения.....	128		
Взморник морской (<i>Zostera marina</i>) (128)			
3.7. Многощетинковые черви (полихеты).....	130		
<i>Nephtys paradoxa</i> (130), <i>Maldane sarsi</i> (133)			
3.8. Моллюски.....	136		
<i>Littorina littorea</i> (136), <i>Macoma calcarea</i> (138), <i>Yoldia hyperborea</i> (140), <i>Serripes groenlandicus</i> (142), <i>Nuculana pernula</i> (144)			



РОСНЕФТЬ



Россия — арктическая держава, и ее будущее неразрывно связано с судьбой северных регионов. Освоение Арктики открывает перед страной огромные экономические перспективы: это и развитие Северного морского пути — кратчайшего судоходного маршрута между Европой и Азией, и разработка колоссальных запасов полезных ископаемых, востребованность которых будет только увеличиваться по мере исчерпания континентальной ресурсной базы.

ПАО «НК «Роснефть» уже сегодня активно работает в Арктике. Освоение полярных территорий для нас не только геологоразведка

и добыча полезных ископаемых. Вот уже много лет Компания ведет научно-исследовательскую деятельность с целью сохранения природы для будущих поколений. Мы организовали более двадцати масштабных арктических экспедиций, в ходе которых проводились уникальные гидрометеорологические и океанологические исследования, что позволило собрать значительный массив данных о природе и животном мире Арктики.

И эта работа продолжается. В рамках национального проекта «Экология» ПАО «НК «Роснефть» при участии Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации бу-

дет реализовывать корпоративную программу по изучению ключевых видов-биоиндикаторов арктических экосистем — дикого северного оленя и занесенных в Красную книгу белого медведя, атлантического моржа и белой чайки. Цель программы — обеспечить защиту популяций этих редких видов животных, по состоянию которых можно судить о балансе всей арктической экосистемы.

Научные знания, объединившие результаты работы Компании по изучению арктического шельфа, представлены в экологическом атласе «Виды — биологические индикаторы состояния морских арктических экосистем». Я уверен, что издание будет интересно не только ученым, но и широкому кругу читателей.

Выражаю искреннюю благодарность всем, кто принимал участие в создании этого уникального Атласа. Желаю вам успехов в научной и творческой деятельности.

С уважением,
Главный исполнительный директор
ПАО «НК «Роснефть»
И.И. Сечин



Предисловие

Термин «биологическая индикация» (биоиндикация) в широком смысле слова означает определение параметров окружающей среды с использованием живых организмов. По видовому составу или по присутствию (отсутствию) характерных видов можно судить о параметрах среды иногда с большей точностью, чем с помощью прямых измерений. На суше состав растительности позволяет описать свойства почвы, условия увлажнения и даже состав в ней микроэлементов. В море по видовому составу планктона можно определить температурно-соленостные характеристики водной массы и сделать выводы о структуре течений. Разные группы организмов могут служить индикаторами различных переменных и нести информацию о них в различных пространственных и временных масштабах. Эти свойства организмов зависят от продолжительности их жизненных циклов и пространственной протяженности популяций или миграционных способностей отдельных особей. Короткоживущие организмы реагируют на быстрые изменения среды, а долгоживущие (с протяженными жизненными циклами) реагируют на накопленные изменения за длительные промежутки времени.

Инструментами биоиндикации могут служить отдельные организмы, популяции отдельных видов и сообщества организмов одной или нескольких таксономических или экологических групп. При изучении отдельных особей маркерами негативных воздействий могут быть нарушения биохимических процессов, изменения в клетках и тканях, увеличение

частоты мутаций. На популяционном уровне используются показатели обилия, возрастная и половая структура, частота морфологических aberrаций и другие. На уровне сообществ анализ изменений в самом общем виде базируется на изменении соотношения видов или групп с разными жизненными стратегиями и экологическими предпочтениями.

В более узком смысле под биоиндикацией понимают оценку изменения окружающей среды в результате деятельности человека: загрязнение, эвтрофикация, изменение мест обитания и др. Именно в этом смысле биоиндикация все шире используется как инструмент контроля качества окружающей среды: и морской, и пресноводной, и наземной. В пресноводной гидробиологии накоплен большой опыт практического применения биологических методов индикации. В морской гидробиологии этот подход начал применяться относительно недавно. Важнейшим ограничением выступает степень изученности фауны и флоры. При этом важны не просто списки видов, а достаточно подробные сведения по биологии каждого вида. Наличие или отсутствие одного или нескольких видов без знания их биологии не дает достаточной информации о состоянии среды.

Поэтому вне зависимости от того, какой уровень выбран объектом биоиндикации: организменный, популяционный или ценоотический, критически важным является знание биологии видов, включенных в анализ. Большое видовое разнообразие морских экосистем и слабая изученность биологии видов сильно

затрудняют биоиндикацию этой среды. Даже базовые экологические характеристики, например отношение к температуре и солености, для большинства морских обитателей известны только по крайним значениям для точек находок. Реакция на разные виды загрязнения, эвтрофикацию, нарушение структуры грунта экспериментально исследована для очень небольшого числа видов. Объем знаний по биологии отдельных видов млекопитающих и птиц значительно больше, чем о морских беспозвоночных и водорослях.

В связи с этим внедрение методов биоиндикации в практику морских исследований требует ревизии существующих знаний о биологии большого числа видов из разных таксономических и экологических групп морской биоты. В качестве одного из первых шагов в этом направлении мы предлагаем читателю этот Атлас о распространении и биологии небольшого числа видов как основу для дальнейшего сбора и систематизации данных, которые приведут к его расширению.

Насколько это возможно, авторы постарались стандартизировать видовые очерки, учитывая широкий спектр рассматриваемых организмов — от китов до микроводорослей.

Книгу предваряет подробное описание современных методов и подходов к биоиндикации в первую очередь в части применения к морской среде вообще и условиям Арктики в частности. Эти знания необходимы для осознанного выбора подходов, методов, объектов и уровней биоиндикации в конкретных условиях каждого из морей.

Программа сохранения биологического разнообразия морских экосистем на лицензионных участках ПАО «НК «Роснефть» в Арктической зоне Российской Федерации

В рамках реализации положений «Стратегии национальной безопасности Российской Федерации», утвержденной Указом Президента Российской Федерации от 31.12.2015 № 683, «Стратегии развития Арктической зоны Российской Федерации и обеспечения национальной безопасности на период до 2020 года», утвержденной Президентом Российской Федерации, предусмотрено обеспечение мер по сохранению биологического разнообразия экосистем, в том числе при реализации шельфовых проектов в Арктике.

В ПАО «НК «Роснефть» с учетом Международных конвенций и Федеральных законов Российской Федерации и в соответствии с поручением Президента Российской Федерации от 29.06.2014 № Пр-1530 разработана Программа сохранения биологического разнообразия морских экосистем на лицензионных участках Компании, расположенных в Арктической зоне Российской Федерации.

Компания при освоении шельфовых месторождений гарантирует четкое соблюдение самых строгих экологических стандартов и безусловный приоритет природоохранных мероприятий. Сознвая особую роль и ответственность в отношении окружающей среды и сохранении биологического разнообразия Арктики, ПАО «НК «Роснефть» и его партнерами по освоению арктического шельфа была подписана «Декларация об охране окружающей среды и сохранении биологического разнообразия при разведке и разработке нефтегазовых ресурсов арктического континентального шельфа Российской Федерации»,

которой предусмотрен ряд мероприятий по сохранению экосистемы Арктики при разведке и разработке нефтегазовых ресурсов Компанией и ее партнерами, в том числе комплексный мониторинг состояния экосистем и развитие международного сотрудничества с учетом стратегии охраны окружающей среды Арктики (АЕПС). Основной целью, указанной в Декларации, является снижение степени воздействия на окружающую среду в местах добычи углеводородов на всех этапах освоения месторождений путем постоянного совершенствования технологий и производственных процессов.

Целью Программы сохранения биологического разнообразия Компании является обеспечение безопасного освоения Арктики и сохранение ее уникальной экосистемы. Программа включает мероприятия, направленные на научные исследования морских биоценозов, наблюдения за индикаторными видами живых организмов и их изучение, научно обоснованную оценку чувствительности территории и мест обитания, сбор и анализ фондовой информации о состоянии окружающей среды, мониторинг и оценку воздействия на окружающую среду намечаемой хозяйственной и иной деятельности и другие природоохранные мероприятия по сохранению биологического разнообразия в Арктической зоне Российской Федерации. Компания в инициативном порядке выполняет значительный объем природоохранных мероприятий, не обусловленных требованиями законодательства и лицензионными условиями.

В рамках Программы:

- проводится анализ видового разнообразия в пределах лицензионных участков Компании, при этом особое внимание уделяется видам флоры и фауны, являющимся индикаторами устойчивого состояния морских экосистем;
- проводится идентификация и минимизация экологических рисков за счет разработки и реализации предупреждающих мероприятий;
- формируется комплекс мер, направленный на сохранение биологического разнообразия;
- выполняются методические, научно-исследовательские работы и природоохранные мероприятия в ходе геологоразведочных работ;
- подготовлен обоснованный перечень видов, являющихся индикаторами устойчивого состояния арктических экосистем, разработанный в развитие перечня видов флоры и фауны, являющихся индикаторами устойчивого состояния морских экосистем Арктической зоны Российской Федерации, утвержденный распоряжением Минприроды России от 22.09.2015 № 25-р, а также представлены данные о встречаемости видов на лицензионных участках Компании (по данным эколого-рыбохозяйственных исследований и фондовым данным по описанию биологического разнообразия акваторий).

Особое внимание Компания уделяет редким и охраняемым видам, в том числе занесенным в Красную книгу Российской Федерации, региональные Красные книги, Красный список Международного союза охраны природы и включенным в перечень видов флоры и фауны, являющихся индикаторами устойчивого

состояния морских экосистем Арктической зоны Российской Федерации. Согласно законодательству Российской Федерации, любая хозяйственная деятельность в ареале видов, занесенных в Красную книгу, должна осуществляться без нанесения вреда животным и их ключевым местам обитания.

На лицензионных участках в морях Российской Арктики Компания осуществляет производственный экологический контроль и мониторинг, включающий попутные наблюдения за морскими млекопитающими и птицами. Основной задачей этих работ является контроль за выполнением мероприятий по минимизации воздействия выполняемых геолого-геофизических исследований на морских млекопитающих и получение информации об их распространении в районе работ.

С учетом Распоряжения Минприроды России от 22 сентября 2015 г. № 25-р «Об утверждении перечня видов флоры и фауны, являющихся индикаторами устойчивого состояния морских экосистем Арктической зоны Российской Федерации» в программы производственного экологического контроля и мониторинга Компании дополнительно был включен мониторинг планктонных и бентосных организмов, представленных в данном перечне.

В рамках реализации мероприятий по сохранению биологического разнообразия морских экосистем на лицензионных участках Компании, расположенных в Арктической зоне Российской Федерации, выполняется широкий комплекс работ, включающий кроме попутных судовых наблюдений за морскими млекопитающими и птицами целевые исследования белого медведя и моржа.

Белый медведь отвечает критериям вида, являющегося индикатором устойчивого состояния морских экосистем: круглогодично присутствует в большинстве арктических регионов, представляет верхний уровень трофических связей экосистемы, доступен для

исследований в большей степени, чем другие морские млекопитающие региона. Для планирования и реализации проектов на российском арктическом шельфе необходимы актуальные данные по ключевым характеристикам состояния популяций этого арктического хищника.

Начало комплексных полевых исследований белого медведя было положено в рамках экспедиции «Кара-Лето-2014», в ходе которой были получены первые данные об уровнях и составе загрязняющих веществ, содержащихся в организмах животных в разных частях ареала, оценена их встречаемость в летне-осенний период.

Одной из основных задач исследования популяций белого медведя в районах перспективного освоения месторождений углеводородов является оценка современного уровня содержания антропогенных веществ в организме белых медведей. Для достижения этой цели в ходе экспедиционных работ, проводимых ПАО «НК «Роснефть», выполняется комплекс исследований, включающий в себя попутные визуальные наблюдения и регистрацию встреч белых медведей с борта судна и в ходе вертолетных работ, сбор найденного биологического материала (шерсть, экскременты, костные и мышечные останки) при высадках на острова и материковое побережье. Также в ходе специальных (целевых) вертолетных исследований проводятся поиск и временное обездвиживание особей для снятия морфометрических данных, отбора биологических проб, мечения ошейниками со спутниковыми маячками для отслеживания маршрута передвижения животного.

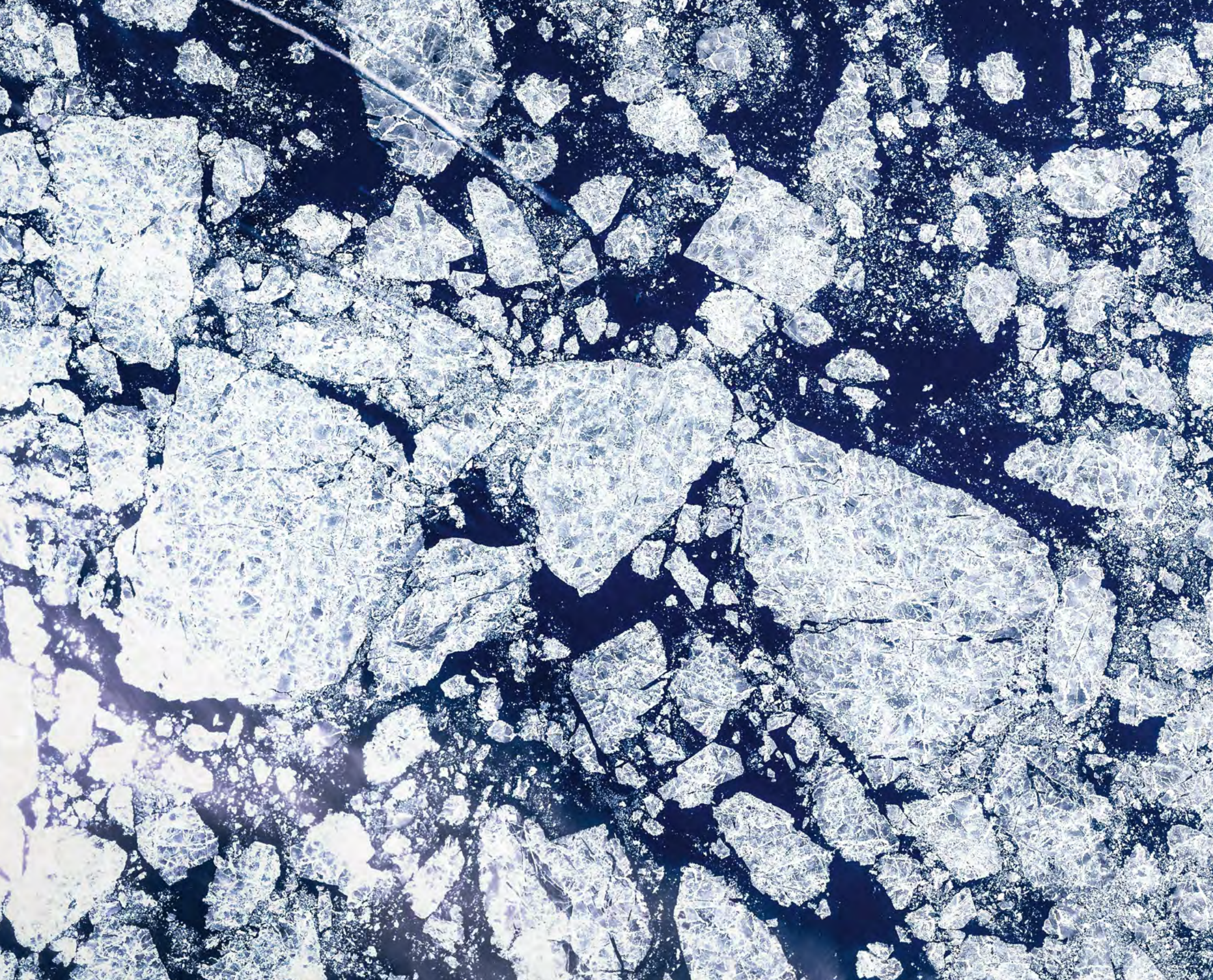
Совокупность данных, полученных в результате исследований белых медведей в рамках экспедиций, организованных по заказу ПАО «НК «Роснефть», способствует лучшему пониманию современного состояния субпопуляций белого медведя на территории российской части Арктики и позволяет корректно интерпретировать результаты дальнейших исследований. Полученные опыт и результаты дают

возможность расширить исследования вида, направленные на его сохранение в условиях глобального изменения климата и активного хозяйственного освоения шельфа арктических морей.

Морж, как и белый медведь, является индикатором устойчивого состояния морских арктических экосистем. Сохранению этого уникального вида Компания уделяет особое внимание при планировании работ по хозяйственному освоению недр арктического шельфа. С этой целью реализуются комплексный системный подход по изучению вида, включающий попутные и целевые исследования. В рамках экспедиции «Кара-Лето-2016» начаты детальные исследования лаптевского подвида моржа. В ходе работ проводилось изучение лежек, установка спутниковых систем слежения для исследования путей миграции животных, отбор тканей моржа для биопсии, а также отбор проб бентоса для определения кормовой базы.

В 2019 г. исследования атлантического подвида моржа были проведены на акватории Печорского моря совместно со специалистами ФГУ «Государственный природный заповедник «Ненецкий». Для мониторинга суточной активности моржей специалистами были установлены автономные фоторегистраторы, проведена визуальная оценка видового состава, численности как на лежбище, так и в прибрежной акватории о. Матвеев. Исследования будут продолжены с целью отслеживания путей миграции животных.

Реализация Программы сохранения биологического разнообразия морских экосистем на лицензионных участках Компании, расположенных в Арктической зоне Российской Федерации, направлена на обеспечение безопасного уровня воздействия проектов на степень естественной изменчивости морских и береговых экосистем, а также способствует выполнению Российской Федерацией ее международных обязательств по сохранению биологического разнообразия Арктики.





Глава 1

**КРАТКАЯ
ХАРАКТЕРИСТИКА МОРЕЙ
РОССИЙСКОЙ АРКТИКИ**

Абразионные и абразионно-денудационные берега Кольского полуострова. Мурманская область



Баренцево море

Баренцево море — одно из наиболее исследованных морей Арктики, в том числе с точки зрения изученности видового состава и биологии фито- и зоопланктона, бентоса и морских птиц. Это море отличается наибольшим видовым разнообразием флоры и фауны среди арктических морей Евразии. Также оно и одно из самых высокопродуктивных — промысловая продуктивность его акватории оценена в 14–15 т/км², в том числе рыбопродуктивность — 11–13 т/км². В южной части моря она достигает 25 т/км² — на уровне самой высокой в Мировом океане [1].

Баренцево море занимает самое западное положение среди арктических морей России и относится к типу материковых окраинных морей. Оно расположено на шельфе Северной Европы и граничит с Центральным Арктическим бассейном, Норвежским и Гренландским морями. На западе граница моря проходит по арх. Шпицберген и о. Медвежий; на юге граница идет вдоль материка и далее по линии м. Святой Нос — м. Канин нос (граница с Белым морем); на востоке море ограничено западным побережьем о. Вайгач и арх. Новая Земля; северная граница проходит по северной окраине островов арх. Земли Франца-Иосифа и далее о. Земля Александры, через о-ва Виктория и Белый к арх. Шпицберген [2]. Район моря восточнее о. Колгуев часто называют Печорским морем.

Площадь бассейна Баренцева моря составляет 1424 тыс. км², объем оценивается в 316 тыс. км³, средняя глубина 222 м, максимальная — 600 м. Море отличается нерав-

номерным распределением глубин (западная часть наиболее глубокая) и сложной топографией морского дна с чередованием подводных возвышенностей и желобов, распространяющихся в разных направлениях [2, 3]. Большую часть моря занимают глубины от 200 до 400 м [4].

Гидрологическую структуру водных масс определяют климатические особенности, водообмен с соседними морями и материковый сток. Теплые атлантические воды с высокой соленостью поступают с запада в виде поверхностных течений и глубинных вод с севера и северо-востока. Арктические воды обладают пониженной температурой и соленостью и распространяются преимущественно как поверхностные течения с севера. Прибрежные воды приходят с материковым стоком, а также из Белого и Норвежского морей. Зимой эти воды по характеристикам близки к арктическим, а летом отличаются от них относительно высокой температурой. Собственно Баренцевоморские воды образуются в результате перемешивания и трансформации перечисленных выше потоков и характеризуются низкой температурой и высокой соленостью [2].

Температура поверхностных вод снижается с юго-запада на северо-восток. Зимой она составляет на юге и юго-западе +4...5 °С, в центральных районах +3...0 °С и близка к температуре замерзания в северной и северо-восточной частях. Летом температура поверхностных вод около +8...9 °С в южных областях, +3...5 °С в центральной части и близка к отрицательным на севере [5].



По вертикали температура изменяется сложным образом: в теплых атлантических водах она плавно понижается от поверхности до глубин 100–150 м и снова возрастает ко дну. На северо-востоке зимой температура отрицательна от поверхности до глубин 100–200 м, до +1 °С в глубинной части. Летом прогревается слой до 25–50 м, ниже образуется промежуточный холодный слой (–1 °С) и глубинный пласт теплых атлантических вод. В глубоких котловинах и желобах температура воды однородна по всей толще зимой, а летом плавно понижается от небольших положительных значений у поверхности до –1,7 °С у дна. В мелководной юго-восточной части моря хорошо выражены сезонные изменения, зимой температура отрицательна от поверхности до дна, летом на глубине 15–18 м образуется термоклин с резким переходом от положительных к отрицательным температурам [2].

Соленость вод Баренцева моря близка к океанической и не сильно варьирует в разных частях моря [4]. Наибольшая соленость поверхностных вод (около 35 psu) наблюдается летом в юго-западной части моря. По направлению к северу и югу усиливается влияние таяния льдов и значение солености понижается до 34,5 psu, на юго-востоке присоединяется влияние материкового стока, и вода опресняется до 25...29 psu. Зимой по всей поверхности моря, за исключением юго-восточной части, где соленость остается пониженной (32...33 psu), значение солености около 35 psu [2].

От поверхности ко дну соленость повышается от 34...35 psu до 35,5 psu. Сезонные изменения выражены слабо, летом поверхностный слой опресняется и образуется галоклин на глубине около 30 м. Зимой галоклин сглаживается либо вовсе исчезает. Лишь в юго-восточной части разность солености у поверхности и у дна летом может достигать нескольких psu [5].

Речной сток невелик по отношению к объему моря и в среднем составляет 263 км³/год. Он на 90% сосредоточен в юго-восточной части моря. Около 70% стока дает р. Печора, меньший вклад вносят реки Тулома, Печенга, Западная Лица, Кола и др. Максимум стока наблюдается весной при таянии льда [2, 5].

Баренцево море — единственное среди всех арктических морей, не замерзающее полностью. Зимой северная и восточная части моря покрываются плавучими льдами, юго-западная часть (четверть площади) свободна ото льда круглый год [4]. Ледообразование начинается на севере в сентябре, в центральных районах в октябре и на юго-востоке в ноябре. В море преобладают плавучие льды, среди которых встречаются айсберги. Припай развит слабо [2].

Течения имеют кольцевой характер — теплые воды приходят с запада, обратно на запад уходят охлажденные баренцевоморские воды [4]. На восток и север движутся атлантические теплые воды, их влияние прослеживается до северных берегов арх. Новая Земля. Местные и арктические воды, поступающие из Карского моря и Северного Ледовитого океана, составляют северную и западную часть круговорота [3].

На большей части акватории приливы неправильные полусуточные, на юге отмечены и правильные полусуточные [5]. Скорости приливных течений, как правило, превышают скорости постоянных. Наибольшие скорости (около 154 см/с) отмечаются в поверхностном

слое. Большие скорости у приливных течений вдоль Мурманского берега, при входе в Воронку Белого моря, в Канинско-Колгуйевском районе и на Южно-Шпицбергенском мелководье. Высота приливов у Мурманских берегов достигает 3 м и более. На севере и северо-востоке высота приливов уменьшается, и у берегов арх. Шпицберген равна 1–2 м; у южных берегов арх. Земля Франца-Иосифа составляет 40–50 см [2].

Флора Баренцева моря представляет собой обедненную видами часть североатлантической флоры. В составе флоры более 210 видов [6, 7]. Наиболее массовые бурые водоросли *Fucus distichus*, *F. serratus*, *Alaria esculenta*, *Saccharina latissima* (= *Laminaria saccharina*), *L. digitata*, *L. solidungula*. Из красных водорослей преобладают *Phycodrys rubens*, *Savoiea arctica* (= *Polysiphonia arctica*), *Coccotylus truncatus*, *Ptilota gunneri*, *Odonthalia dentata*.

Выделяются две фитогеографические области: бореальная (Мурманское побережье) и арктическая (арх. Шпицберген, юго-восточное побережье Баренцева моря, архипелаги Новая Земля и Земля Франца-Иосифа) [8]. Водоросли приурочены к узкой прибрежной полосе, от зоны заплеска до глубины 60–120 м [9].

Для литорального макрофитобентоса Мурманского берега характерно доминирование фукоидов *Ascophyllum nodosum* и *F. vesiculosus* (до 95–99% биомассы). В местах с сильным прибоем на литораль выходят *L. digitata* и *S. latissima*. Биомасса литоральных макрофитов составляет 1,5...10 кг/м², ширина зарослей — от 5–8 м до 25–30 м. В сублиторали среди макрофитов доминируют *L. digitata*, *S. latissima*, *Alaria esculenta*. Ширина их зарослей достигает 1–1,5 км. Биомасса колеблется от 5–6 до 12 кг/м² [10, 11].

Литораль арктической зоны значительно обеднена. Местами на литорали арх. Новая Земля развиваются сезонные водоросли *Urospora penicilliformis*, *Pylaiella littoralis*, *Blidingia*

marginata (= *Enteromorpha micrococca*). Пояс фукусов (главным образом *F. distichus*) опускается в сублитораль на глубину 0–2 м, иногда до 7–9 м. Практически повсеместно на глубине 2–20 м обширные заросли ламинарий, наиболее развитые на глубине 5–10 м [10]. На глубине 10–30 м доминируют красные водоросли. Глубже (20–50 м) распространены красные корковые водоросли *Lithothamnion* sp. и *Phymatolithon* sp. [12].

Число видов фитопланктона превышает 640, подавляющее большинство относятся к отделам Bacillariophyta и Dinophyta. Отделы Chlorophyta, Haptophyta, Prasinophyta, Cryptophyta, Euglenophyta представлены незначительно [13].

Сезонная динамика фитопланктона Баренцева моря характерна для арктических морей. Наибольшие обилие и первичная продукция отмечаются во время весеннего цветения, за которым следует снижение обилия водорослей [14]. В арктических водах весенний пик — единственный за вегетационный сезон; в атлантических и прибрежных водах летом формируется меньший пик фитопланктона.

Годовой максимум хлорофилла *a* отмечается в мае [7, 14, 15]. Основной вклад в суммарные численность и биомассу фитопланктона во время весеннего цветения дают примнезиофитовая водоросль *Phaeocystis pouchetii* и диатомеи *Chaetoceros socialis*, *Skeletonema costatum sensu lato*, *Fragilariopsis* spp., *Thalassiosira* spp., *Chaetoceros furcellatus*, *Ch. compressus*, *Ch. debilis*, *Bacterosira bathyomphala* [7, 14]. Летом в арктических водах в поверхностном слое суточная первичная продукция не превышает 81 мг С/м² [16], доминируют мелкие жгутиковые водоросли и миксо- и гетеротрофные динофлагелляты [17]. Наибольшая биомасса фитопланктона сосредоточена в узком (3–5 м) слое у пикноклина, где концентрация хлорофилла *a* может превышать 20 мг/м³, а биомасса фитопланктона достигает

500 мг С/м², преобладают диатомеи [14, 17]. Осенью заглубленный максимум биомассы фитопланктона исчезает.

В атлантическом секторе моря по сравнению с арктическим выше обилие и продукционные характеристики фитопланктона [14, 16, 18]. Доминируют мелкие жгутиковые водоросли, включая *Phaeocystis pouchetii*, возрастает роль динофлагеллят и золотистых водорослей рода *Dinobryon* [17]. В позднелетний период существенный вклад в суммарную биомассу начинают давать гетеротрофные динофлагелляты. Часто отмечается осенний максимум количественных параметров.

Зоопланктон изучен достаточно хорошо: описаны видовой состав, количественное распределение, биологические особенности массовых видов [19–21]. Наибольшее разнообразие характерно для северных и прибрежных районов [22]. По числу видов, численности и биомассе в планктоне преобладают ракообразные. В Баренцевом море выделены три зоны со специфическим набором видов-индикаторов гидрологического режима. Это Атлантическая (субарктическая) область, где доминирует бореальный океанический вид копепоид *Calanus finmarchicus*; Северная полярная область Баренцева моря, где преобладает обитатель арктического шельфа *Calanus glacialis*, и Печорское море, где широко распространены неритические виды *Pseudocalanus* spp., космополит *Oithona similis*, солоноватоводные виды копепоид и личинки донных беспозвоночных (особенно *Bivalvia*). Восточнее Кольского меридиана более 70% зоопланктона составляют автохтонные (местные) виды [23, 24].

Биомасса зоопланктона в поверхностной стометровой толще воды обычно превышает 200 мг/м³ (сырой вес; [22]). Средняя величина биомассы летнего зоопланктона за период 2001–2007 гг. составила 745 мг/м³ [25].

На севере центрального и восточного районов основу биомассы создают арктические

копепоиды *Calanus glacialis* и *C. hyperboreus*. Эвфаузииды (особенно *Thysanoessa inermis* и *T. raschii*) — вторые по значению. Доля их в отдельные сезоны может достигать 50% [24, 26]. В прибрежных водах по биомассе и численности доминируют копепоиды *Pseudocalanus* spp. и *Oithona similis*, летом — меропланктон. Зимой численность и биомасса снижаются, но многие формы остаются активными круглогодично [27]. Зимой преобладает сообщество *O. similis*, *O. atlantica*, *Microcalanus* sp., *Metridia longa*, *Pseudocalanus* sp., *Aglantha digitale*, *Triconia borealis*, на севере — *Calanus finmarchicus* и *C. glacialis*. В конце зимы увеличивается численность преимущественно растительноядных видов — личиночных стадий *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *T. inermis*, *T. raschii*, Cirripedia. В прибрежных и мелководных районах встречаются копепоиды *Temora longicornis* и *Acartia* sp.

Максимальной численности зоопланктон достигает в конце весеннего биологического сезона, в северных районах — в середине сентября [28]. Рост биомассы происходит за счет калянуса (*C. finmarchicus* в юго-западных и южных районах моря и *C. glacialis* — в северных и северо-восточных), достигая 3 г/м³. Осенью количественные характеристики снижаются на фоне увеличения видового разнообразия [29]. Осенний максимум в южной части акватории формируется отчасти за счет калянуса, отчасти за счет осенних форм меропланктона. В западном регионе в течение весенне-летнего периода в холодные годы средняя биомасса зоопланктона в поверхностном слое 0–50 м составляет 100–200 мг/м³ (сырой вес), в теплые годы — 200–400 мг/м³ [30].

Макробентос. Баренцево море наиболее богато видами среди всех арктических морей: в нем обитает более 3600 видов беспозвоночных [31, 32]. Наибольшее разнообразие бентоса наблюдается на мелководьях и твердых грунтах побережья Мурмана и архипелагов,

наименьшее — в глубоководной юго-западной части Баренцева моря. Сходным образом распределена и биомасса донных организмов: она изменяется в пределах от <1 г [33] до 12 кг/м², достигая наибольших значений на малых глубинах побережий.

У арх. Шпицберген и в юго-восточной части Медвежинско-Надеждинского мелководья биомасса бентоса нередко превышает 1,5–2,0 кг/м², основной вклад вносят губки и двустворчатые моллюски. В центральной части Баренцева моря, захватывающей центральное мелководье, средняя биомасса составляет 300 г/м². Области с особенно низкой биомассой (до 25 г/м²) занимают Медвежинский желоб и северо-западную часть Норвежского желоба [12].

Основную биомассу зообентоса (75–80%) создают преимущественно аркто-бореальные беспозвоночные. Биомассу открытой части моря формируют полихеты *Spiochaetopterus typicus* и *Maldane sarsi*, двустворчатые моллюски *Astarte crenata*, *A. borealis*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus* и *Macoma calcarea*, морская звезда *Ctenodiscus crispatus*, голотурии *Molpadia borealis* и *Psolus phantapus*, офиуры *Ophiopleura borealis*, морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis* и *S. pallidus*, морские желуди *Balanus crenatus* и *B. balanus*, сипункулиды *Golfingia* spp., а также губки [34, 35].

В составе **ихтиофауны** насчитывается 100–200 видов, в зависимости от систематических взглядов авторов. Наиболее богато представлены семейства бельдюговые (Zoarcidae), рогатковые (Cottidae), липаровые (Liparidae) тресковые (Gadidae), среди которых подавляющее большинство принадлежит к придонному комплексу. При этом для морских рыб бассейна Баренцева моря характерно наличие пелагической икринки или личинки в приповерхностном слое воды [36, 37]. Большинство видов относятся к эврифагам, но основной трофической группой являются бентофаги



Прилив на берегу Баренцева моря. Мурманская область

(52%; [38]). К пелагическим видам относятся мойва, атлантико-скандинавская сельдь, сайка, сайда; к донным — треска, пикша, морские окуни, палтусы, зубатки, камбалы. К 2018 г. промысловый запас трески составил 2,5 млн т, а нерестовый — более 1,5 млн т [39].

Орнитофауна Баренцева моря довольно специфична, здесь располагается большая часть российского ареала многих видов и подвидов морских птиц. Для ряда из них Баренцево море представляет собой восточный и северо-восточный предел распространения в Атлантике. В колониях морских птиц арктических архипелагов, в том числе Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и северной части Новой Земли, преобладают глупыши (0,5–1 млн пар), люрики (>1 млн пар), толстоклювые кайры (1,25 млн пар) и моевки (350 тыс. пар).

Фауна птиц Баренцева моря в апреле—мае представлена 25 видами. Наибольшее разнообразие видов отмечено в юго-западной и западной частях моря. Среди гнездящихся и летующих глупыши, чайки, поморники, чистиковые, веслоногие — бакланы и олуши (21 вид). Среди них наиболее многочисленны на большей части акватории толстоклювая кайра (3,4 экз./км², 55%), глупыш (1,24 экз./км², 20%) и моевка (0,96 экз./км², 16%). Прочие виды очень редки, редки или немногочисленны [40].

Териофауна Баренцева моря включает 8 видов хищных млекопитающих и 17 видов китообразных. Китообразные представлены видами-космополитами и эндемиками средних и субарктических атлантических вод (малый полосатик, финвал, горбатый кит, беломордый дельфин). Бореальная фауна вклю-

чает серого и обыкновенного (пятнистого) тюленей. Наиболее обычные представители арктической фауны — пагофильные виды, ассоциирующиеся с холодными арктическими водами и зоной плавучих льдов — белый медведь, атлантический морж, белуха, гренландский тюлень, кольчатая нерпа, лахтак, хохлач. Большинство видов распределены разреженно и спорадично, им свойственна высокая миграционная активность. Белые медведи, пять видов ластроногих и два вида китообразных обитают в акватории Баренцева моря круглый год. Три вида хищных и 15 видов китообразных посещают акваторию сезонно. Наибольшее видовое разнообразие и численность отмечаются в летне-осенний период — период нагула и миграции ряда видов китообразных и ластроногих [41, 42].

Побережье Баренцева моря, Мурманский берег Кольского полуострова. Село Териберка



Весенний паводок на реке Печора. Малоземельская (Тиманская) тундра.

Ненецкий автономный округ, Архангельская область



Печорское море

Печорское море — прибрежное море в юго-восточной части Баренцева моря между о-вами Колгуев и Вайгач. Море расположено к востоку от линий: м. Черный (арх. Новая Земля) — северная оконечность о. Колгуев и затем южная оконечность о. Колгуев (Плоские Кошки) — м. Святой Нос Тиманский. В широтном направлении — от о. Колгуев до прол. Карские Ворота — море простирается на 300 км и в меридиональном направлении — от м. Русский Заворот до арх. Новая Земля — около 180 км. Площадь акватории моря составляет 81 263 км², объем вод — 4380 км³ [43, 44].

Для рельефа дна Печорского моря характерны вытянутые ложбины, представляющие собой древние долины рек [45]. Внутренний шельф (подводный береговой склон) Печорского моря представлен слабонаклонной равниной; также выделяются средний шельф и Южно-Новоземельский желоб до 200 м глубиной [46]. На большей части моря (с юга и юго-востока) глубины не превышают 50 м [47].

На гидрологический режим Печорского моря влияют климатические условия, сток р. Печоры, поступление вод собственно Баренцева моря, приток вод Карского моря, ледовые условия [46]. Отмечаются значительная пространственная неоднородность вод [48], а также соленостная и температурная стратификация [46].

Сезонные колебания температуры хорошо выражены. Зимой температура отрицательная от поверхности до дна. Весной и в начале лета формируется верхний квазиоднородный

слой со слоем скачка плотности на глубинах 2–5 м. Летом на глубине 15–18 м образуется термоклин с резким переходом от положительных температур к отрицательным, а к осени термоклин постепенно углубляется до 35–50 м. К ноябрю—декабрю слой скачка полностью размывается. Летом температура поверхностного слоя прогревается до +4...7 °С в северо-западной части моря и до +12 °С на юго-востоке [48].

В ледовый период соленость составляет 32...33 psu в поверхностном слое, в некоторых точках до 35 psu. Летом и осенью сильное распресняющее воздействие оказывает сток, в первую очередь реки Печоры. В слое 0–10 м летом отмечаются зоны солоноватых (до 25 psu), распресненных морских (25...30 psu) и соленых морских (более 30 psu) вод. Разность солености у поверхности и у дна летом может достигать нескольких единиц psu [2, 5, 43, 44].

Большую часть (90%) речного стока обеспечивает р. Печора, в среднем поставляя 130 км³ воды в год. Зона смешения морских и речных вод, которая обычно располагается в пределах Печорской губы, зависит от силы стока [46].

Ледообразование в Печорском море начинается в ноябре. Зимой кромка льда распространяется с востока на запад. Максимум ледовитости отмечается в апреле. К июлю лед исчезает во всем море. Целиком море замерзает редко, четверть его площади на западе остается свободной ото льда весь год. Теплые атлантические воды служат барьером для льдов, надвигающихся с севера. Отмечаются

исключительно однолетние льды. Припай, достигающий мощности 90 см, формируется в конце ноября и определяется силой речного стока [46].

Постоянные течения представляют собой восточные ответвления теплого Мурманского течения: Канинское, Колгуево-Печорское и Новоземельское. На выходе из Печорской губы и вблизи устьев других рек течения определяются речным стоком. Холодное течение Литке переносит льды и холодные воды из Карского моря через прол. Карские ворота [49]. Скорость течений невелика: не превышает 20 см/с [47].

Приливы в основной части Печорского моря полусуточные мелководные, в зал. Печорская губа неправильные полусуточные. Высота приливных колебаний варьирует от 50 см в открытой части бассейна до 150 см вблизи береговой линии, в среднем составляя 1 м. Скорость приливных течений у берега может достигать 160–250 см/с [46].

Макрофиты. Флора Печорского моря в фитогеографическом отношении ближе к флорам высокоширотных районов Баренцева моря (архипелаги Земля Франца-Иосифа и Новая Земля), нежели прибрежной зоны Мурманского берега [8]. В составе флоры Печорского моря от 58 до 76 видов водорослей (Chlorophyta (зеленые) — 12 видов, Phaeophyta (бурые) — 26, Rhodophyta (красные) — 38) [50, 51]. В прибрежье о. Вайгач ширина зарослей изменяется от 20 до 200 м. [51]. В направлении с юга на север возрастают количественные показатели: наиболее богата ламинариевыми северо-западная часть острова, примыкающая

к прол. Карские Ворота. Вместе с крупными *Laminaria digitata* и *Fucus serratus* отдельными кустами растут *Coccolytus truncatus*, *Polyides rotunda*, *Dilsea socialis*, *Desmarestia aculeata*, *Cystoclonium purpureum*. Часто встречаются *Chaetopteris plumosa*, *Ceramium circinatum*, *Savoiea arctica*, бурые нитчатки. В меньшей степени развиваются *Cladophora rupestris*, *Phycodryis rubens*, *Rhodomela sibirica*, *Battersia arctica* (= *Sphacelaria arctica*). В открытых районах фитобентос выделяется крайней бедностью видового состава, значительной разреженностью покрова, карликовостью многих видов водорослей и их низкой биомассой. Основные причины этого — преобладание мягких грунтов, опреснение, низкая прозрачность воды, суrowsый ледовый режим.

Фитопланктон Печорского моря характеризуется сходством с таковым прибрежного сектора Баренцева моря, но с выраженными чертами эстуарного ценоза [7]. Развитие фитопланктона начинается еще подо льдом в марте—апреле. Весеннее цветение приходится на май—июнь. Во время весеннего цветения средняя концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое составляет 6 мг/м³, величины суточной первичной продукции достигают 539 мг С/м² с наибольшими значениями в центральной части моря. Доминируют примнезиофитовая водоросль *Phaeocystis pouchetii* и диатомеи *Chaetoceros socialis*, *Fragilariopsis* spp., *Pauliella taeniata* и др. [7].

Летом численность и биомасса фитопланктона, а также состав доминирующих таксонов, существенно варьируют по акватории моря [52–56]. В центральной части моря наибольший вклад в суммарную биомассу дают диатомовые водоросли *Fragilariopsis oceanica*, *P. taeniata*, *Aulacoseira* spp., *Thalassiosira nordenskioeldii*, *T. cf. gravida*, *T. hyalina* и динофлагелляты *Kryptoperidinium triquetrum*, *Amphidinium crassum*. В августе—сентябре в состав доминирующих форм входят диатомо-

вые водоросли родов *Skeletonema*, *Rhizosolenia*, *Chaetoceros*, *Nitzschia*, *Leptocylindrus* и динофлагелляты pp. *Protoperidinium*, *Gyrodinium*, *Scrippsiella* [51].

В **зоопланктоне** Печорского моря, по разным сведениям, насчитывается от 80 до 159 таксонов [22, 57], среди которых ведущая роль принадлежит ракообразным. Далее по числу видов идут коловратки и гидромедузы.

По составу зоопланктона Печорское море подразделяется на западную, более глубоководную часть, с типичным для открытых районов Баренцева моря набором видов, и восточную, населенную комплексом солоноватоводных видов, обычных для сибирских морей Северного Ледовитого океана. Характерными являются солоноватоводные копеподы *Limnocalanus macrurus*, *Jaschnovia tolli* и *Drepanopus bungei*.

Среди массовых видов открытых районов моря *Pseudocalanus minutus*, *Oithona similis*, *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*. В прибрежных районах Печорского моря доминируют *Acartia bifilosa*, *A. clausi*, *Temora longicornis*. Хорошо развит, особенно в весенний сезон, меропланктон, состоящий большей частью из личинок Cirrhipedia, Polychaeta и Mollusca [58].

Наибольшее обилие пелагических животных приурочено к районам к северу от зал. Печорская губа и к глубоководному желобу вдоль южной оконечности арх. Новая Земля. Биомасса в этих районах может превышать 500 мг/м³, но на большей части акватории она не достигает 100 мг/м³. Самые бедные по обилию зоопланктона мелководные участки моря. Наибольшее развитие планктонных сообществ наблюдается в зонах взаимодействия вод различного происхождения: атлантических и арктических, атлантических и местных, местных и распресненных [58].

Бентос представлен более чем 600 видами [59–62]. Районы с малым числом видов расположены в южной прибрежной части Печор-

ского мелководья, подверженного влиянию стока р. Печоры. Минимальное число видов зарегистрировано севернее устья зал. Печорская губа на плотных илах. Богатое видовое разнообразие отмечается для участков, расположенных на смешанных песчано-илистых грунтах с гравием и галькой.

Участки с низкой биомассой (менее 25 г/м²) сосредоточены в южной части Печорского моря; высокие же значения биомассы отмечаются в районе между о. Колгуев и побережьем арх. Новая Земля (до 754 г/м²) и в северо-восточной части моря (до 573 г/м²). Многолетние изменения биомассы находятся в диапазоне от 200 до 250 г/м². Биомасса ниже на песчаных грунтах и выше на мягких илах. Илы благоприятствуют развитию инфавны, которая составляет основную часть общей биомассы бентоса. Влияние глубины на распределение суммарной биомассы бентоса проявляется слабо. Скорее всего, это связано с повышенной гидродинамической активностью района, обеспечивающей сравнительно равномерное распределение по вертикали температуры, солёности и пищевого материала. Основную долю в суммарной биомассе бентоса (54%) составляют двусторчатые моллюски.

Численность организмов макробентоса в пределах Печорского моря существенно меняется: от 370 до 6730 экз./м². Наиболее высокие значения численности отмечены в юго-восточной части Печорского моря, характеризующейся глубинами 25–50 м и илисто-песчаными донными отложениями. Относительно низкая численность отмечена на песках на выходе из Печорской губы при глубинах менее 20 м.

Ихтиофауна. На акватории Печорского моря могут встречаться более 70 видов и подвидов рыб. Ихтиофауна формируется под влиянием небольших глубин и влияния рек. Дополнительное влияние оказывают зна-



Моржи в Печорском море

чительные перепады температуры в течение года и ледовое покрытие в зимний период. Соответственно, ихтиофауна здесь весьма бедная и немногочисленная. На морской акватории между о-вами Колгуев, Вайгач и коренным берегом обитают в основном морские рыбы. Среди них по количеству видов преобладают рогатковые, бельдюговые, тресковые и камбаловые. В зал. Печорская губа количественно преобладает комплекс проходных, полупроходных и жилых видов, наиболее хорошо представлены сиговые.

Орнитофауна включает более 56 видов [63]. Распределение типично морских птиц (глухыш, моевка, кайры) в Печорском море,

когда океанологические условия не отличаются от средних многолетних, приурочено к фронтальным зонам в районе Новоземельского желоба и прол. Карские ворота. В теплые же годы, при иной циркуляции поверхностных вод, распространение морских птиц охватывает всю центральную часть бассейна. Поморники (средний, короткохвостый, длиннохвостый) обычны лишь в летний период, причем плотность распределения последних выше на акватории и меньше в прибрежной зоне, в местах гнездования.

Основная масса лимнофильных форм появляется на акватории Печорского моря во время формирования миграционных и лин-

ных скоплений. Основу авифауны в летний период составляют морские утки главным образом рода *Somateria* и *Melanitta*. Открытых районов моря большинство видов морских уток, по-видимому, избегают [64].

Териофауна Печорского моря насчитывает 19 видов, относящихся к двум отрядам: китообразные *Cetacea* и хищные *Carnivora*. Из них шесть видов обитают здесь в течение всего года (наиболее часто встречаются белуха, кольчатая нерпа и морской заяц), пять видов отмечаются сезонно (летом или зимой) либо эпизодически во время случайных заходов. С морской экосистемой тесно связана жизнь наземного хищника — белого медведя [47].

Ледники острова Северный архипелага Новая Земля в Карском море. Вид с вертолета



Карское море

1.2.

Карское море относится к типу материковых окраинных морей. Западная граница проходит по арх. Земля Франца-Иосифа, по восточным берегам арх. Новая Земля, по западной границе прол. Карские Ворота, по восточному берегу о. Вайгач и по западной границе прол. Югорский Шар. Восточная граница моря проходит по западному берегу островов арх. Северная Земля и восточным границам проливов Красной Армии, Шокальского и Вилькицкого, а южная граница — по материковому берегу от м. Белый Нос до м. Прончищевой. Площадь Карского моря составляет 883 тыс. км², объем водных масс — 98 тыс. км³, средняя глубина 111 м, наибольшая глубина 600 м [2].

Рельеф дна сложный. Южная и юго-восточная части моря мелководны, покрыты многочисленными небольшими понижениями, разделенными порогами различной высоты. Относительно ровное дно в центральной части моря. В районе глубин 50–100 м рельеф особенно неровный. Наибольшие глубины находятся на западе и северо-западе моря. Вдоль побережья арх. Новая Земля протягивается Новоземельская впадина с глубинами более 300 м, севернее расположен желоб Св. Анны, выходящий за пределы моря в океан. Более 80% акватории приходится на глубины до 200 м [65].

Воды Карского моря неоднородны ввиду влияния климатических особенностей, смешения вод из Северного Ледовитого и Атлантического океанов и большого речного стока. Большую часть бассейна занимают поверхностные арктические воды, простираясь до

глубин 150–200 м. Для них характерна близкая к температуре замерзания вода с пониженной соленостью (29,0...33,5 psu). Весной и летом на свободной ото льда акватории возникает стратификация по температуре и солености [2].

Ледовитое высокоширотное Карское море прогревается слабо. Зимой температура воды почти везде близка к температуре замерзания от поверхности до дна. В глубинах желобов Св. Анны и Воронина температура воды на горизонтах 50–200 м составляет +1,0...1,5 °С, глубже понижается. Весной положительная температура простирается до 10–18 м, глубже она резко понижается ко дну. Среди льдов северной части моря сохраняется зимнее распределение температуры воды по вертикали. В юго-западной мелководной части моря в самые теплые месяцы положительная температура распространяется до дна. Здесь она максимальна и не превышает +10...12 °С. С запада на восток температура понижается [2, 65].

Соленость на поверхности составляет 25...30 psu и возрастает с юга на север и с востока на запад. Летом в районах устьев крупных рек отмечается наименьшая соленость (5...10 psu). Севернее, а также в юго-западной части моря она возрастает до 15...20 psu. Наибольшие значения характерны для северных районов (33,8...34,0 psu). Зимой на большей части акватории соленость равномерно повышается от 30 psu на поверхности почти до 35 psu у дна, в приустьевых районах градиент выражен сильнее [2].

В Карское море впадают две крупнейшие реки Сибири — Обь и Енисей, а также более мелкие реки. Объем стока этих рек около 1100–1300 км³/год. Около 80% стока осуществляется летом. Речные воды распространяются в верхнем слое моря толщиной 5–15 м, до 40% площади моря может быть занято опресненными водами [66].

Ледообразование начинается в сентябре в северных районах моря и в октябре на юге. С октября по май почти все море покрыто льдами: в прибрежной зоне припай (до изобат 10–20 м; [67]), на юге и юго-западе молодые льды, в открытых районах моря — дрейфующие льды. На севере моря лед сохраняется постоянно [2]. Мощность льда составляет 70–220 см в юго-западной части моря [68].

Для Карского моря характерны циклонический круговорот в западной части и разнонаправленные потоки в южных, центральных и северных районах. В северной части преобладает расход воды, в южных районах — приход. Баренцевоморские воды поступают через южные Новоземельские проливы и движутся к п-ову Ямал и далее на север к его оконечности. Там течение усиливается Обь-Енисейским, севернее ответвляется к арх. Новая Земля и там поворачивает на юг. Скорости течений невелики и не превышают 5–7 см/с [65].

Приливы в Карском море отчетливо выражены, характерны правильные полусуточные приливы. Скорость приливных течений достигает 150 см/с. Колебания уровня моря равны в среднем 0,5–0,8 м, но в Обской губе превышают 1 м [2].

Флора **макроводорослей** Карского моря включает от 77 до 96 видов (20 зеленых, 38 бурых, 38 красных; [8, 69]), что почти в 2,5 раза беднее флоры Баренцева моря. Пояс литоральной растительности в связи с невысокими приливами и тяжелыми климатическими условиями (низкие температуры, истирающее действие льдов) выражен слабо. Большинство прибрежных видов обитает в верхней сублиторали [70]. В основном макрофиты приурочены к твердым грунтам и небольшим глубинам — от 2 до 25 м. Донные группировки с преобладанием макрофитов отмечены в прибрежье арх. Новая Земля и в проливах Карские Ворота и Югорский Шар [71].

В **фитопланктоне** насчитывают 271 вид, наиболее разнообразно представлены диатомовые водоросли — 147 видов [65]. Выраженная пространственно-временная вариабельность фитопланктона обусловлена наличием резких градиентов физико-химических свойств водных масс, прежде всего солёности и концентрации биогенных элементов. Акваторию моря делят на несколько океанографических секторов, которые различаются по условиям протекания гидрофизических и биогеохимических процессов: высокоширотная Арктика — северо-восточная часть моря; центральная провинция под воздействием Баренцева моря, Новоземельская провинция — практически весь юго-западный регион моря; регион под воздействием Обь-Енисейской речной системы; морской регион, прилегающий к западному побережью арх. Северная Земля [72, 73]. Основной причиной этих различий является неравномерность влияния речного стока на районы, в разной степени удаленные от эстуариев рек Оби и Енисея. Так, наиболее выраженное влияние вод рек Оби и Енисея проявляется в Центральном секторе, наименьшее — в Северном секторе.

Расчетная годовая продукция фитопланктона всего Карского моря оценивается

в 133–160 мг С/м² или в 14×10⁶ т С. Биомасса фитопланктона весной в поверхностном водном слое варьирует от 6,8 г/м³ на севере (высокоширотная арктическая и центральная провинции) до 1,2 г/м³ в центральной бессточной части и 5,5 г/м³ в зоне смешения вод Оби и Енисея [71, 74]. В зоне смешения морских вод с речными характерно смещение максимума биомассы фитопланктона от поверхности к слою скачка плотности [75, 76].

Зоопланктон изучен достаточно хорошо: описаны видовой состав, количественное распределение, биологические особенности массовых видов [19–22]. Наиболее полные сведения собраны о составе пелагической фауны Байдарацкой губы, Енисейского залива и юго-западной части Карского моря. Общее число видов многоклеточного зоопланктона приближается к 350 [65].

Значительное влияние на распределение биомассы оказывает береговой сток. Повышенная продуктивность в восточных участках моря, подверженных действию стока рек Оби и Енисея, связана не только с непосредственным выносом биогенных элементов, но и с взаимодействием придонных слоев воды Карского моря и менее плотных речных вод [77]. Разные районы моря населены сообществами, различающимися по биогеографическому происхождению и экологическим предпочтениям [21, 23, 72, 77–79]. В акватории моря выделяются: 1) сообщества, находящиеся под влиянием стока крупных рек (Обь и Енисей), с видами-индикаторами пресноводного стока (*Eudiaptomus gracilis*, *Eurytemora gracilis*, *Heterocope appendiculata*, *Cyclops strenuus*, *Bosmina* sp., *Daphnia* sp.) в летний период; 2) сообщества эстуарной зоны и прилегающих мелководных распресненных прибрежных акваторий с доминированием комплекса солоноватоводных видов *Drepanopus bungei*, *Limnocalanus macrurus*, *Senecella siberica*, *Pseudocalanus minutus* и мизид; 3) сообщества центральной глубоководной части моря; 4) сообщества глубоководных желобов северной части моря с комплексом морских видов *Calanus* spp., *Metridia longa*, *P. minutus/acuspes* (приводятся вместе как трудноразличимые виды), *Paraeuchaeta* spp., *Oithona similis*, *Microcalanus pygmaeus*, амфипод, щетинкочелюстных и эвфаузиид.

По численности в планктоне преобладают относительно мелкие виды копепод — *O. similis*, *M. pygmaeus*, *Pseudocalanus* spp., науплии копепод, Rotatoria, Larvacea, и меропланктонные личинки (Polychaeta, Bivalvia, Gastropoda, Echinodermata). По биомассе в западной части Карского моря летом и осенью преобладают копеподы родов *Calanus*, *Metridia* и хетогнаты *Parasagitta elegans*, встречаются также амфиподы и эвфаузииды. В восточных районах основной фон зоопланктона определяет комплекс мелких неритических видов — *Pseudocalanus* spp., *D. bungei*, *Acartia* spp. В летний период в мелководных прибрежных районах важную роль играют личиночные стадии донных беспозвоночных.

В **бентосе** насчитывают более 1300 видов [80]. Самой полной систематической сводкой по фауне беспозвоночных Карского моря является «Список видов свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилегающих глубоководных частей Арктики» [31]. Карское море уступает Баренцеву по кормовой ценности бентоса, это в значительной мере связано с тем, что сообщества с преобладанием кормового бентоса занимают в Карском море относительно небольшую площадь и расположены преимущественно в прибрежных зонах, тогда как большую часть Карского моря занимают донные сообщества с преобладанием иглокожих (некормовой бентос). Относительная площадь сообществ с кормовым бентосом в Баренцевом море намного больше.

Наибольшее видовое разнообразие бентоса регистрируется на твердых грунтах и малых глубинах вдоль арх. Новая Земля [81]. Наи-

1.2. Карское море



Восточный скалистый берег архипелага Новая Земля в Карском море

меньшее разнообразие характерно для районов, подвергающихся влиянию стока рек Оби и Енисея [82]. Оно также достаточно низко в глубоководных районах Новоземельской впадины. Распределение биомассы бентоса в Карском море в значительной степени зависит от глубины моря, гидродинамических условий и характера донных отложений. Области повышенной биомассы бентоса соответствуют относительно мелководным районам с активной гидродинамикой. Противоположные условия сопровождаются минимальными значениями биомассы бентоса. В целом биомасса макробентоса Карского моря варьирует от 1,5 до 400 и более г/м². В юго-западных районах моря биомасса бентоса уменьшается с переходом от сравнительно мелководных районов (50–150 м) с песчанистыми илами к глубоководным районам с коричневыми илами (Новоземельская впадина).

Ихтиофауна включает 78 видов [65, 83, 84]. Около 60 из них типично морские, 13 видов — проходные и полупроходные; 22 вида — пресноводные; один разноводный. Эндемичные

виды рыб отсутствуют. Большинство — донные и придонные виды. К криопелагическим видам относится сайка, которая обитает среди льдов и может образовывать массовые скопления. Морской промысел не ведется, он сосредоточен в прибрежье и эстуариях. Базовыми промысловыми рыбными объектами в эстуариях Карского моря являются: ряпушка восточно-сибирская *Coregonus sardinella*, пелядь *C. peled*, сиг-пыжьян *C. pidschian*, чир *C. nasus*, налим *Lota lota*, омуль арктический *C. autumnalis*, ерш пресноводный *Gymnocephalus cernua*. Наибольшую ценность представляют сиговые виды: нельма *Stenodus leucichthys*, муксун *C. muksun*, чир, пелядь, сиг-пыжьян, омуль [85].

Орнитофауна Карского моря до настоящего времени изучена недостаточно. Сезонная и межгодовая динамика и даже численность птиц во многих районах бассейна неизвестны. В целом по морю обилие птиц весьма низкое. В летний период относительно крупные скопления птиц могут существовать только по границам бассейна. На островах Карского моря

встречаются лишь отдельные гнезда короткохвостого поморника, небольшое количество гнезд краснозобой гагары, обыкновенной гаги и гаги-гребенушки [86]. Здесь же существуют небольшие колонии бургомистра, западно-сибирской чайки, моевки, белой чайки и полярной крачки. Зимой все птицы приурочены к полыньям и разводьям; здесь могут быть встречены восемь видов морских птиц: глупыш, моевка, чистик, толстоклювая кайра, обыкновенная и стеллерова гаги, морянка, бургомистр [87]. В летний, безледный, сезон в географических границах Карского моря видовое разнообразие значительно возрастает [65].

Териофауна. В Карском море с различной вероятностью могут быть встречены 12 видов млекопитающих, среди которых семь видов китообразных (беломордый дельфин, косатка, морская свинья, белуха, нарвал, гренландский кит, малый полосатик (Минке) и пять видов хищных (морж (атлантический и лаптевский подвид), морской заяц, гренландский тюлень, кольчатая нерпа, белый медведь). Шесть видов постоянно обитают в море [65].

Скалистый берег в море Лаптевых. Республика Саха (Якутия)



Море Лаптевых

1.3.

Море Лаптевых относится к типу материковых окраинных морей. Оно расположено между арх. Северная Земля и п-овом Таймыр на западе и арх. Новосибирские острова на востоке. Западная граница проходит по восточным берегам островов арх. Северная Земля, по восточной границе прол. Вилькицкого и далее по материковому берегу до вершины Хатангского залива. Северная граница моря проходит от м. Арктический до северной оконечности о. Котельный, восточная граница к западному берегу о. Котельный, далее по западной границе прол. Санникова, огибает западные берега о-вов Большой и Малый Ляховские и затем идет по западной границе прол. Дмитрия Лаптева. Южная граница моря проходит по материковому берегу от м. Святой Нос до вершины Хатангского залива. Море Лаптевых занимает площадь 662 тыс. км² и объем 353 тыс. км³, его средняя глубина 533 м, наибольшая глубина 3534 м [2, 88].

Дно моря представлено равниной, которая вначале полого понижается, а затем круто обрывается к северу. На ней выделяются несколько желобов, возвышенностей и банок. Подавляющая часть моря очень мелководна. Половину всей его площади занимают глубины до 50 м, в южной части моря глубины не превышают 25 м. Северная часть моря значительно глубже, там глубины постепенно увеличиваются от 50 до 100 м, а затем резко возрастают до 2000 м и более [89].

В море Лаптевых преобладают поверхностные арктические воды с сезонным расслоением по температуре и солености. В зонах

сильного влияния берегового стока возникают большие градиенты солености и плотности. В глубоком желобе в северной части моря распространены теплые атлантические воды. Горизонты от 800–1000 м и до дна занимает холодная придонная вода с температурой $-0,4...-0,9$ °С и почти однородной ($34,90...34,95$ psu) соленостью [2].

Большую часть года температура воды близка к точке замерзания. Градиент температур понижается с юга на север и с востока на запад. В августе на юге температура воды на поверхности поднимается до $+10...14$ °С, в центральных районах до $+3...5$ °С, на северо-востоке $+0,8...1,0$ °С [89]. Зимой в районах с глубинами до 50–60 м температура воды одинакова от поверхности до дна. В прибрежной зоне она равна $-1,0...-1,2$ °С, а в открытом море около $-1,6$ °С. Летом верхний слой толщиной 10–15 м хорошо прогревается и имеет температуру $+8...10$ °С в юго-восточной части и $+3...4$ °С в центральной. Глубже этих горизонтов температура резко понижается, доходя до $-1,4...-1,5$ °С на глубине 25 м. В западной части моря, где прогрев меньше, чем на востоке, таких резких различий температуры не наблюдается [2].

Соленость сильно варьирует в пространстве и во времени (от 1 до 34 psu), преобладают опресненные воды (20...30 psu). Соленость возрастает с юго-востока на северо-запад и север; с глубиной повышается. Зимой на мелководьях она увеличивается от поверхности до 10–15 м, а затем остается почти неизменной до дна. На больших глубинах, начиная с этого гори-

зонта, она медленно возрастает ко дну. Весной соленость снижается в поверхностном слое и сохраняет довольно высокие значения на глубине. Летом в зоне влияния речного стока верхний слой 5–10 м сильно опреснен, ниже соленость резко повышается. В слое от 10 до 25 м градиент солености местами достигает 20 psu на 1 м. Ниже соленость либо остается неизменной, либо медленно возрастает. В северной части моря соленость сравнительно быстро увеличивается от поверхности до 50 м, до глубин 300 м она повышается медленнее в пределах от 29 до 33...34 psu, глубже почти не меняется [89].

Самая большая из множества впадающих в море Лаптевых рек — р. Лена — приносит более 500 км³ воды/год, р. Хатанга — свыше 100 км³/год. Общий объем ежегодного стока в море составляет 745 км³, что соответствует 30% от общего объема стока в арктические моря России [88]. Примерно 90% всего годового стока приходится на летние месяцы, в том числе на август приходится около 35–40% годового стока. Подавляющий объем речных вод поступает в восточную часть моря. В зависимости от гидрометеорологической обстановки речные воды распространяются то к северо-востоку, достигая северной оконечности о. Котельный, то далеко на восток, уходя через проливы в Восточно-Сибирское море [2].

С октября по май все море Лаптевых покрыто льдами. Ледообразование проходит одновременно на всем пространстве моря. Зимой в его отмелой восточной части развиг обшир-

ный припай толщиной до 2 м, занимающий около 30% площади моря. В западной и северо-западной частях моря припай невелик или совсем отсутствует. Севернее припайной зоны находятся дрейфующие льды. Таяние льда начинается в июне—июле и к августу значительные пространства моря освобождаются [2].

Морю Лаптевых свойственна циклоническая циркуляция поверхностных вод. Ее образует прибрежный поток, движущийся вдоль материка с запада на восток, где он усиливается Ленским течением. При дальнейшем движении его большая часть отклоняется на север и северо-запад и в виде Новосибирского течения выходит за пределы моря, соединяясь с Трансарктическим течением. У северной оконечности арх. Северная Земля ответвляется Восточно-Таймырское течение, которое движется на юг вдоль восточных берегов арх. Северная Земля и п-ова Таймыр и замыкает циклоническое кольцо в море. Небольшая часть вод прибрежного потока уходит через прол. Санникова в Восточно-Сибирское море [89].

Приливы неправильные полусуточные, выражены хорошо. Приливная волна заходит с севера и по мере продвижения к берегам затухает. Величина прилива обычно невелика, около 50 см. Только в вершинах заливов высота приливов увеличивается. В Хатангском заливе размах приливных колебаний превышает 2 м во время сизигии [2].

Флора **водорослей** моря Лаптевых до недавних пор была мало изучена [11]. Сейчас в ней известно 30 видов макрофитов (9 зеленых, 10 бурых, 11 красных [88]). Распространение макрофитов в сублиторальной зоне ограничено глубинами 15–20 м из-за промерзания мелководных участков прибрежных отмелей до дна и перепахивания льдом поверхностного слоя донного грунта [90], а также в связи с преобладанием рыхлых донных отложений и отсутствием пригодных для прикрепления твердых грунтов [91, 92]. На участках заилен-

ной гальки на глубинах 10–12 м доминируют *Laminaria solidungula*, *Savoiea arctica*, *Coccolytus truncatus*, *Odonthalia dentata* [93].

Фитопланктон включает 395 таксонов, с учетом пресноводных видов — до 450 [88]. Основу альгофлоры составляют диатомовые. О сезонной динамике фитопланктона пока известно мало, предположительно ей присущи все черты, характерные для фитопланктона шельфовых морей Арктики [94]. Определяется она длительностью периода покрытия льдом, световым и температурным режимами и динамикой речного стока.

Увеличение биомассы фитопланктона начинается подо льдом в апреле—мае [95–97]. Весенний пик создается диатомовыми водорослями. Максимальные численность и биомасса характерны для криофлоры в нижней части припайного льда (264 тыс. кл./л и 160 мкг С/л). Средняя численность фитопланктона в подледном слое воды в этот же период составляет 60 тыс. кл./л при средней биомассе 17 мкг С/л. В начале августа максимальные численность (250 тыс. кл./л) и биомасса (139 мкг С/л) отмечены в поверхностном слое в районе открытого шельфа к северо-западу от о. Котельный [96]. В сентябре значения биомассы фитопланктона на отдельных горизонтах в разных районах акватории изменяются от 3 до 162 мг/м³ [98]. Ледовый покров становится в октябре. Биомасса фитопланктона существенно снижается до <0,1–5,7 мг С/м³ [96]. По биомассе преобладают диатомовые водоросли и динофлагелляты. Наибольшее обилие планктонных водорослей отмечено в эстуарии р. Лена.

По составу фитопланктона и величинам биомассы доминирующих видов выявлено два района — южный и северный [94]. Южный район фитопланктона приурочен к мелководью в юго-восточной части моря, подверженному воздействию стока р. Лена, фитопланктон здесь развивается в условиях низкой солености,

высокой концентрации взвеси и биогенных элементов. Северный район приурочен к более глубоководным районам акватории с более солеными водами с меньшим содержанием взвеси и биогенных элементов [96].

Зоопланктон включает 129 видов [99, 100]. В зависимости от влияния пресного стока в разных районах формируется различная фауна от арктической солоноватоводной до арктической морской неритической и глубоководной. Фауна северных районов богаче морскими видами за счет притока мезо- и батипелагических планктеров из Арктического бассейна. Видами-эндемиками в прибрежных опресненных районах моря являются солоноватоводные копеподы *Limnocalanus macrurus*, *Drepanopus bungei* и *Jaschnovia tolli*.

По видовому составу зоопланктона в пределах географических границ моря Лаптевых выделяют четыре акватории: 1) северный глубоководный район (часть моря за пределом шельфа, захватывающая юго-восточную часть котловины Нансена) — здесь присутствуют океанические глубоководные арктические виды и формы атлантического происхождения; 2) район к северу от арх. Новосибирские острова, включающий часть котловины Макарова и характеризующийся присутствием как шельфовых, так и океанических морских видов; 3) юго-восточную и центральную часть моря Лаптевых, находящуюся под влиянием пресноводного стока рек Лены и Яны, с доминированием солоноватоводных и пресноводных форм; 4) западную часть моря, характеризующуюся смесью арктических морских, неритических и солоноватоводных видов.

Среди массовых видов зоопланктона — солоноватоводные виды копепод, массово представленные на всем шельфе моря Лаптевых (*D. bungei*, *Pseudocalanus minutus*, *Acartia longiremis*). Они в высокой степени толерантны к солености и температуре воды. Численность зоопланктона колеблется в очень широких



Стадо оленей, бегущих вдоль берега моря Лаптевых. Республика Саха (Якутия)

пределах: от нескольких десятков до более 63 тыс. экз./м³, сезонность ярко выражена. Основная масса зоопланктона сосредоточена в поверхностном распресненном слое моря.

Биомасса выражено снижается с запада на восток и постепенно возрастает с глубиной с юга на север. Если в шельфовой зоне общая биомасса обычно колеблется между 10 и 200 мг/м³ [100], то в северной части моря она достигает 1,5–4,1 г/м² в столбе воды. На шельфе (глубины до 100 м) по биомассе доминируют *Calanus glacialis*. В районе континентального склона (глубины 100–1000 м) наряду с *C. glacialis* важную роль играют *C. hyperboreus* и *Metridia longa* (11%), доля которых с увеличением глубины возрастает. Важную роль в этих районах играют щетинкочелюстные *Parasagitta elegans* и *Eukrohnia hamata*.

Донная фауна включает 1472 вида [101], 1143 из которых принадлежат макробентосу. Максимальная биомасса макробентоса, отмеченная в море Лаптевых, достигает 300 г/м² и в среднем составляет около 60 г/м². На большей части шельфа, как в южных прибрежных районах, так и на севере моря, она обычно ниже 50 г/м². Относительно высокие биомассы (>100 г/м²) отмечены у северо-восточного и восточного побережья п-ова Таймыр и в наиболее близких к побережью районах, но в то

же время практически не подвергающихся влиянию речного стока. Максимальные значения биомассы бентоса зарегистрированы на юге Хатангско-Анабарской палеодолины (252–299 г/м²), в бух. Якова Смирницкого (юг о. Котельный; 299 г/м²), у м. Анисий (север о. Котельный; 258 г/м²). Наименьшие биомассы на шельфе моря Лаптевых на глубинах более 10 м отмечены в юго-восточной части моря — в желобе севернее Янского залива (6,6 г/м²) и у м. Бурор-Хая (7,0 г/м²), а также на северо-востоке моря на наружном крае шельфа (1,4 г/м²).

Вблизи больших рек обитает эстуарно-арктический комплекс (*Portlandia aestuariorum*, *Cyrtodaria kurriana*, *Rhizomolgula globularis*, *Saduria entomon*). В более открытых водах на шельфе морей расположен широкий пояс биоценозов с преобладанием двустворчатых моллюсков (*Astarte borealis*, *A. montagui*, *A. crenata*, *Portlandia arctica f. siliqua*, *Nuculana radiata*, *Nuculana pernula*, *Ennucula tenuis*, *Yoldia hyperborea*, *Ciliatocardium ciliatum*). Для глубин 60–700 м характерен широкий пояс офиур (*Ophiocten sericeum*, *Ophiopleura borealis*, *Ophiacantha bidentata* и др.). Далее к северу на глубинах 700–2000 м расположены биоценозы с доминированием различных полихет (Malidanidae, Chaetopteridae и др.). На глубинах более 2000 м доминируют глу-

боководные арктические виды (голотурии *Kolga hyalina*, *Elpidia glacialis*, морские ежи *Pourtalesia jeffreysi* и др. [80]).

Ихтиофауна включает 81 вид [88]. Наиболее богато представлены семейства бельдюговые (Zoarcidae), рогатковые (Cottidae), липаровые (Liparidae), подавляющее большинство которых принадлежит к арктическому придонному комплексу. Южная часть моря находится под сильным влиянием стока рек, где летом нагуливаются проходные и полупроходные промысловые виды. Наиболее ценные промысловые рыбы: осетр сибирский, ряд сига-говы рыб, азиатская корюшка и тихоокеанская сельдь. В экосистеме важную роль играет сайка, местами образующая большие скопления [102].

Орнитофауна насчитывает до 58 видов морских и околоводных птиц. На материковом побережье и островах гнездятся 55 видов, три считаются залетными. Основной вклад в видовое разнообразие вносят ржанкообразные и гусеобразные [88].

Териофауна включает восемь видов: белуха, нарвал, гренландский кит, серый кит, морж (лаптевский подвид), морской заяц, кольчатая нерпа, белый медведь. В море Лаптевых обитает локальная популяция лаптевского подвида моржа. Наиболее характерны белуха и кольчатая нерпа [88].

Белая радуга — редкое метеорологическое явление. Восточно-Сибирское море



Восточно-Сибирское море

1.4.

Восточно-Сибирское море относится к типу материковых окраинных морей. Его западная граница проходит от точки пересечения меридиана северной оконечности о. Котельный с краем материковой отмели (79° с. ш., 139° в. д.) до северной оконечности этого острова (м. Анисий), затем по его западному берегу и далее вдоль восточной границы моря Лаптевых. Северная граница проходит по краю материковой отмели от точки с координатами 79° с. ш., 139° в. д. до точки с координатами 76° с. ш., 180° в. д., а восточная граница — от точки с этими координатами по меридиану 180° до о. Врангеля, затем по его северо-западному берегу до м. Блоссом и далее до м. Якан на материке. Южная граница проходит по материковому берегу от м. Якан до м. Святой Нос (западная граница проливов Дмитрия Лаптева и Санникова). Восточно-Сибирское море занимает площадь 913 тыс. км², объем 49 тыс. км³, его средняя глубина 54 м, наибольшая глубина 915 м [103].

Рельеф дна представлен равниной, слабо наклоненной с юго-запада на северо-восток, без заметных впадин и возвышенностей. Преобладают глубины до 20–25 м. Наибольшие глубины находятся в северо-восточной части моря [89].

Гидрологические условия определяются высокими широтами, свободным сообщением с Центральным Арктическим бассейном, большой ледовитостью и малым речным стоком [2].

Температура воды на поверхности во все сезоны понижается с юга на север. Зимой она близка к точке замерзания и вблизи устьев рек равна –0,2...–0,6 °С, а у северных границ моря

–1,7...–1,8 °С. Летом температура воды в заливах и бухтах достигает +7...8 °С, в открытых свободных ото льда районах только +2...3 °С, а у кромки льда она близка к 0 °С [103].

С глубиной температура меняется мало. Летом на свободных ото льдов пространствах она понижается от поверхности до дна в прибрежной зоне моря. В зонах влияния берегового стока температура однородна до 7–10 м, затем понижается до дна. Мелководное слабо прогреваемое Восточно-Сибирское море — одно из самых холодных арктических морей России [2].

В поверхностном слое соленость возрастает с юго-запада к северо-востоку. Зимой и весной она увеличивается от 4...5 psu вблизи устьев рек Колымы и Индигирки до 28...30 psu в центральных районах моря и повышается до 31...32 psu на его северных окраинах. Летом в результате притока речных вод и таяния льдов величины поверхностной солености уменьшаются до 18...22 psu в прибрежной зоне, 20...22 psu у Медвежьих островов, 24...26 psu на севере у кромки тающих льдов [2].

Соленость увеличивается с глубиной. Зимой на большей части моря она незначительно повышается от поверхности до дна. Вблизи устьевых участков верхний опресненный слой на глубине 10–15 м подстилают более соленые воды. С конца весны и в течение лета на свободных ото льда пространствах образуется опресненный слой толщиной 20–25 м, в котором соленость возрастает с глубиной. Горизонтальное и вертикальное распределение солености в море во многом определяется ледовой обстановкой и материковым стоком [89].

Наиболее распространены поверхностные арктические воды. В приустьевых районах происходит смешение речных и морских вод с повышенной температурой и низкой соленостью. Материковый сток невелик, около 10% от общего объема речного стока во все арктические моря; р. Колыма за год дает 132 км³ воды, р. Индигирка — 59 км³ воды в год. Речной сток значителен только в летнее время [103].

Восточно-Сибирское море полностью открыто льдом с октября—ноября по июнь—июль. Припай развит очень хорошо, на западе моря он достигает 400–500 км в ширину, соединяясь с припаем моря Лаптевых, к востоку его ширина резко сокращается. Мощность припая достигает 2 м к концу зимы [89]. За припаем располагаются дрейфующие льды. Летом льды всегда встречаются к северу от полосы о. Врангеля — арх. Новосибирские острова [103].

Для Восточно-Сибирского моря характерна слабо выраженная циклоническая циркуляция. Вдоль материкового побережья заметен устойчивый перенос вод с запада на восток. У м. Биллингса часть направляется на север и северо-запад, выносится к северным окраинам моря, где включается в поток, идущий к западу. Постоянные течения часто нарушаются ветровыми, которые нередко бывают сильнее постоянных. Влияние приливных течений относительно невелико [89].

Приливы правильные полусуточные. Приливная волна входит с севера и двигается к побережью материка. Наиболее отчетливые приливы на северо-западе и на севере.

По мере движения на юг они ослабевают на мелководье. На участке от р. Индигирки до м. Шелагского приливные колебания уровня почти не заметны. Западнее и восточнее этого района высота прилива также мала (5–7 см). В устье р. Индигирки приливы увеличиваются до 20–25 см [103].

Во флоре Восточно-Сибирского моря обнаружено 64 вида макрофитов (10 зеленых, 30 бурых, 24 красных). Изучена главным образом флора Чаунской губы. Из ламинариевых здесь отмечены *Saccharina latissima*, *Laminaria solidungula* и *Alaria esculenta*, встречается фукоид *Fucus distichus*. Многие из отмеченных здесь видов — микроскопические эпифиты или эндифиты более крупных водорослей [69]. На литорали в летнее время здесь развивается *Acrosiphonia arcta*. В сублиторали водоросли распространены до глубин 10–12 м. Доминантами растительности являются *Fucus distichus*, *Halosiphon tomentosus*, *L. solidungula* и *Alaria esculenta*, а биомасса макрофитов может достигать 2,5 кг и более [8].

Фитопланктон Восточно-Сибирского моря изучен крайне слабо, он насчитывает 179 таксонов, из которых преобладают диатомовые водоросли. В прибрежных мелководных районах в фитопланктоне присутствует значительное число бентосных водорослей. Данные о сезонной динамике малочисленны, предположительно, ей присущи черты, характерные для фитопланктона шельфовых морей Арктики [104]. Сезонная динамика определяется длительностью периода покрытия льдом, световым и температурным режимами, поступлением трансформированных тихоокеанских вод с шельфа Чукотского моря. Развитие водорослей начинается в апреле подо льдом, достигая в мае концентрации от нескольких тысяч до нескольких млн кл./л [105].

Зоопланктон насчитывает, по разным оценкам, 50–78 видов [80, 106, 107]. Копеподы составляют более 90% обилия и биомассы

зоопланктона. Наибольшее разнообразие отмечено в северной части Новосибирского мелководья и в восточном районе моря. Наиболее беден по составу прибрежный планктон в зоне влияния речного стока р. Колымы. В целом состав зоопланктона типичен для арктических морей, подверженных влиянию речного стока и притока вод из Арктического бассейна [108].

В прибрежных зоопланктонных сообществах моря доминируют те же мелкие арктические неритические и солоноватоводные копеподы, что и в южной и центральной части моря Лаптевых. Среди них копеподы рода *Pseudocalanus*, *Drepanopus bungei*, *Acartia longiremis*, *Jaschnovia tolli*. Крупные арктические веслоногие *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa* — важные компоненты зоопланктона вблизи арх. Новосибирские острова и в районе континентального склона у северной границы моря. Из-за большого размера они составляют основу биомассы. Численность варьирует в пределах от 307 до 14 тыс. экз./м³; биомасса — от 8 до 954 мг/м³. В северных районах моря биомасса может составлять от 3 до 10 мг сух. веса/м² [109], или примерно от 31 до 105 мг/м³ сырой биомассы. В целом планктонные сообщества Восточно-Сибирского моря существенно беднее по видовому составу и биомассе по сравнению с морем Лаптевых и Чукотским морем [106]. О сезонной и межгодовой изменчивости состава зоопланктона, численности и биомассы известно мало.

Бентос представлен 931 видом [110]. Восточно-Сибирское море относится к малопродуктивным (<0,25 кг/м² [111]). Фауна небогата и в основном представлена арктическими и высокоарктическими формами (двустворчатые моллюски *Portlandia arctica*, *Yoldiella* spp. и др.). Многочисленны фораминиферы, полихеты, амфиподы и изоподы, двустворки *P. arctica*. Иголкожие представлены высокоарктическими формами офиур и морских

звезд. В сублиторали (южной части) Восточно-Сибирского моря распространено сообщество *Portlandia arctica*, обитающих на тонкодисперсных глинистых илах [93]. В западной части моря на илисто-песчаном мелководье до 40 м в условиях относительного опреснения (до 25 psu) преобладают двустворчатые моллюски: *Serripes groenlandicus*, *Nuculidae* gen. sp., *Astartidae* gen. sp., также характерные для аналогичных местообитаний Белого и Баренцева морей [112]. На больших глубинах при нормальной солености на мягких грунтах западной части моря отмечаются типичные морские биоценозы с преобладанием иглокожих, особенно многочисленны морские звезды *Urasterias lincki* и офиуры *Gorgonocephalus eucnemis* и *G. arcticus* [112]. На континентальном склоне грунт представлен жидкими коричневыми илами, и на глубинах свыше 100 м отмечаются специфические глубоководные комплексы, для которых характерны морские перья *Umbellula encrinus*, морские лилии *Polioptera proluxa*, морские звезды *Poraniomorpha bidens* и *Bathybiaster vexillifer*, амфиподы *Eusirus holmii*, креветки *Bythocaris* sp., *Pandalus borealis*, *Sclerocrangon ferox* [112, 113].

По биомассе преобладают двустворчатые моллюски, полихеты, амфиподы и брюхоногие моллюски. В южной части моря наибольшие плотность и биомасса отмечены в районе прол. Лонга в условиях поверхностных арктических вод. В связи с экстремальными условиями донные биоценозы в целом характеризуются низким разнообразием и невысокой продукцией. Биомасса варьирует в пределах 26–185 г/м²; численность составляет 400–2600 экз./м² [93].

Ихтиофауна насчитывает 65 видов, наиболее представлены семейства бельдюговые (Zoarcidae), рогатковые (Cottidae), липаровые (Liparidae), среди которых подавляющее большинство принадлежит к арктическому придонному комплексу. Данных о количественных

1.4. Восточно-Сибирское море



Начало ледообразования в западной части Восточно-Сибирского моря

характеристиках ихтиофауны по-прежнему мало. На изученных участках средняя биомасса рыб составляет 33 кг/км^2 при плотности $6,1 \text{ тыс. экз./км}^2$, из них 20 кг/км^2 – сайка [114]. **Орнитофауна** Восточно-Сибирского моря за последние 20 лет оказалась изученной достаточно хорошо, в особенности в прибрежной зоне [115]. По составу она близка к таковой моря Лаптевых, наиболее представлены ржан-

кообразные и гусеобразные. Всего в море насчитывается 21 вид, среди которых 5 колониальных форм, 8 факультативно-колониальных и 8 – морские утки [80].

Терииофауна включает шесть видов китообразных: белуха, нарвал, серый кит, горбач, гренландский кит, финвал, и четыре вида ластоногих: морж, морской заяц, кольчатая нерпа, ларга. Традиционно в состав морской

фауны включают белого медведя, который трофически связан с пагофильными видами ластоногих [116]. Для большинства видов млекопитающих характерны низкая плотность населения и спорадичный характер распределения, а также высокая миграционная активность, что связано с климатическими особенностями и сезонным перераспределением кормовых ресурсов [80, 95].

Скалы острова Геральд в Чукотском море. Чукотский автономный округ



Чукотское море

Чукотское море относится к типу материковых окраинных морей. Его западная граница проходит от точки пересечения меридиана 180° с краем материковой отмели (76° с. ш., 180° в. д.) по меридиану 180° до о. Врангеля и далее вдоль восточной границы Восточно-Сибирского моря. Северная граница проходит от точки с координатами 72° с. ш., 156° з. д. до м. Барроу на п-ове Аляска, далее по материковому берегу до южного входного мыса бух. Шишмарева (п-ов Сьюард). Южная граница проходит от южного входного мыса бух. Шишмарева до м. Уникан (п-ов Чукотка) и далее по материковому берегу до м. Якан. К Чукотскому морю относится прол. Лонга, западная граница которого проходит от м. Блоссом до м. Якан. Восточная граница пролива идет от м. Пиллар (о. Врангеля) до м. Шмидта. Чукотское море занимает площадь 595 тыс. км², его объем равен 42 тыс. км³, средняя глубина 71 м, наибольшая глубина 1256 м [103].

Дно Чукотского моря ровное, без резких углублений и возвышений. Преобладают глубины 50 м. Изобаты 10 и 25 м подходят близко к материку и следуют очертаниям береговой линии [89]. Понижение дна в центральной части моря и поднятия по краям делают его похожим на чашу. На севере материкового склона расположен глубокий Чукотский желоб [103].

В западных и центральных районах моря преобладают поверхностные арктические воды, в узкой прибрежной зоне заметно выражена теплая опресненная вода, образованная от смешения морских и речных вод. В Чукот-

ском желобе на горизонтах 400 – 450 м распространяются глубинные относительно теплые ($+0,7$... $0,8$ °С) атлантические воды. Между поверхностными и атлантическими водами залегает промежуточный слой. Восточную часть моря занимают относительно теплые и соленые тихоокеанские воды. В более глубоких северных районах моря тихоокеанские воды образуют прослойку с ядром, расположенным на горизонтах 40 – 50 ... 100 м, под которыми располагается глубинная вода [89].

Зимой и в начале весны температура в подледном слое воды равна $-1,6$... $-1,8$ °С и одинакова от поверхности до дна. В конце весны температура поверхностного слоя повышается до $-0,5$... $-0,7$ °С у кромки льдов и до $+2$... 3 °С у Берингова пролива. Летний прогрев и приток тихоокеанских вод повышают поверхностную температуру. Температура воды в августе в западной части моря от $+0,1$... $0,3$ до $+4$ °С, а в восточной части Берингова пролива до $+14$ °С. Западная часть моря холоднее, чем восточная, где главным образом распространяются теплые тихоокеанские воды [103].

Весной прогревается поверхность открытой воды до 5 – 10 м, на этой глубине образуются термоклины с резким скачком температур. Летом на юге и востоке температура $+6$... 7 °С наблюдается от 0 до 10 – 12 м, далее температура воды понижается до $+2,5$... $2,0$ °С у дна [89].

Зимой и в начале весны соленость подледного слоя повышена: 31 psu на западе, около 32 psu в центральной и северо-восточной частях и $33,0$... $33,5$ psu в районе Берингова пролива. С конца весны и в течение лета градиент

солености увеличивается с запада на восток от 28 до 30 ... 32 psu. У кромки льдов в результате их таяния она уменьшается до 24 psu, а вблизи устьев крупных рек всего 3 ... 5 psu. В районе Берингова пролива соленость остается наибольшей ($32,5$ psu). Осенью с началом ледообразования начинается повсеместное повышение солености [103].

От поверхности ко дну соленость возрастает. Зимой и в начале весны она мало изменяется по вертикали. Лишь к северо-западу от Берингова пролива, на глубине 20 – 30 м, она повышается от $31,5$ до $32,5$ psu. В результате весеннего таяния льда вблизи его кромки она резко повышается в слое 5 – 15 м от 30 psu до 31 ... 32 psu. Далее увеличение солености идет постепенно, и у дна ее значение приближается к 33 psu [89].

Материковый сток в Чукотское море весьма мал, всего 72 км³/год (5% общего берегового стока во все арктические моря). Наибольший вклад вносят реки п-ова Аляска, меньший — реки п-ова Чукотка. Самые крупные реки — Амгуэма и Ноаток, из чукотских — реки бассейна Колымы — Большой Анюй и Малый Анюй, Омолон. Существенного влияния на гидрологический режим моря сток не оказывает [117].

Льды в Чукотском море существуют круглый год. Зимой с ноября — декабря по май — июнь море сплошь покрыто неподвижным льдом у самого берега и плавучим вдали от него. Ширина припая не превышает 10 – 20 км. За припаем располагаются дрейфующие льды [103]. Мощность льдов составляет 150 – 180 см [89].

1.5.

Общая циркуляция вод Чукотского моря в значительной мере определяется водами, поступающими через проливы Беринга и Лонга. Выходя из Берингова пролива, тихоокеанские воды распространяются веерообразно. Их основной поток направлен почти на север, к ним присоединяются опресненные воды из зал. Коцебу. Возле м. Хоп они разделяются на два потока. Один продолжает двигаться к северу и за м. Лисберн поворачивает на северо-восток к м. Барроу, второй от м. Хоп отклоняется на северо-запад и разбивается на две ветви: к южным берегам о. Врангеля и в северо-западном направлении. В результате встречи Беринговоморского и Чукотского течений в южной и средней частях моря образуется несколько круговоротов циклонического типа. Наибольшее развитие постоянные течения получают летом, зимой они ослабевают [103].

Приливы полусуточные, в разных районах моря отличаются как скоростью течения, так и высотой подъема уровня воды. Приливные волны приходят с трех направлений: с севера из Центрального Арктического бассейна, с запада через прол. Лонга и с юга через Берингов пролив. По побережью п-ова Чукотка высота приливов незначительна, часто в пределах 10–15 см. На о. Врангеля приливы значительно больше, в бух. Роджерса уровень в полную воду поднимается на 150 см [89].

В Чукотском море насчитывается 69 видов **макроводорослей** (16 — Chlorophyta, 26 — Phaeophyceae и 27 — Rhodophyta). Из Ламинариевых здесь обнаружены *Laminaria solidungula*, *Hedophyllum bongardianum*, *Saccharina latissima*, *Alaria esculenta*. В сборах отмечен *Fucus distichus* subsp. *evanescens* — тихоокеанская форма. В Колючинской губе обитает агароносная багрянка *Ahnfeltia plicata*. На глубине 5–8 м селятся такие макроводоросли, как *Ulva clathrata*, *Dictyosiphon foeniculaceus*, *Desmarestia aculeata*, *S. latissima*, *H. bongardianum*, *Scagelothamnion pusillum* [70].

Сезонная динамика **фитопланктона** определяется длительностью периода покрытия льдом, световым и температурным режимами, поступлением тихоокеанских вод из Берингова моря. Развитие водорослей начинается во льду в марте, достигая в мае концентрации до нескольких млн кл./л [118]. Отмечены случаи массового цветения фитопланктона подо льдом, когда суммарная биомасса достигала крайне высоких значений: 28,7–32,5 г С/м² [119]. Освобождение акватории от ледового покрова начинается в юго-восточной части моря под воздействием тихоокеанских вод, и здесь начинается развитие фитопланктона. При продвижении кромки льда к северу в этом же направлении распространяется цветение весенних видов. В целом в летний период в юго-восточных областях моря фитопланктон находится на более поздних стадиях развития по сравнению с фитопланктоном центральной и восточной частей акватории [120]. В августе в верхнем 0–50 м слое в прибрежной и центральной частях моря концентрация хлорофилла составляет 5–10 мг/м³, снижаясь к северу до 1 мг/м³ [121]. Содержание хлорофилла *a* в фотической зоне варьирует в пределах 625–1167 мг/м² в прибрежной и центральной частях моря, снижаясь до менее 100 мг/м² в северной и восточной частях [122].

Зоопланктон насчитывает 82 вида [123]. Наиболее разнообразно представлены Сорерода и Сnidария. Много тихоокеанских форм, проникающих через Берингов пролив с водами Аляскинского прибрежного течения или беринговоморскими водами [123], однако большинство гидромедуз и некоторые виды копепод арктические. В центральном и восточном районах моря преобладают виды беринговоморской фауны. В западных и северных районах увеличивается роль видов арктического происхождения, у берегов о. Врангеля

и у северной границы шельфа их доля может достигать 90–100%. Суммарная численность голопланктона колеблется в широких пределах: от 400 до 25 тыс. экз./м³. По численности доминируют мелкие копеподы, среди которых наиболее важную роль играют виды рода *Pseudocalanus*. Основу биомассы почти повсеместно составляют крупные копеподы *Calanus glacialis*, *Metridia pacifica*, *Eucalanus bungii* и *Neocalanus* spp. [123]. *C. glacialis* обычно многочислен по всей акватории моря, а остальные три вида преобладают в беринговоморских водах, и их роль снижается в северном направлении и в сторону побережья п-ова Чукотка.

Бентос. Чукотское море относится к умеренно высокопродуктивным (0,25–1 кг/м² [111]). Наиболее разнообразна в Чукотском море группа мшанок — 204 вида, что составляет 17% общего числа видов [124]. Большое количество мшанок и других форм, питающихся органической взвесью, может свидетельствовать о высокой продуктивности мелководий Чукотского моря [80]. Биомасса распределена крайне неравномерно. Самый богатый по биомассе бентоса участок находится в юго-восточной части моря на северо-востоке от м. Сердце-Камень. В этом районе суммарная биомасса может превышать 3–4 кг/м² за счет макомы. В Беринговом проливе биомасса также бывает высокой — более 1 кг/м². В юго-восточной части биомасса варьирует от 600 до 900 г/м² [125, 126]. В остальных районах Чукотского моря биомасса бентоса, как правило, ниже 300 г/м² [127]. Плотность также варьирует очень заметно. В наиболее богатом районе с доминированием макомы плотность поселения моллюсков доходит до 11 000 экз./м² при среднем 2353 экз./м² [128].

Ихтиофауна Чукотского моря богаче видами по сравнению с Восточно-Сибирским морем и Морем Лаптевых в силу сочетания арктических и тихоокеанских форм и насчи-



Белые медведи на острове Врангеля в Чукотском море. Чукотский автономный округ

тывает 110 видов. Наиболее представлены бельдюговые (Zoarcidae), рогатковые (Cottidae), липаровые (Liparidae), камбаловые (Pleuronectidae). Часть видов имеют бореальное происхождение благодаря инвазии через Берингов пролив [129].

Орнитофауна насчитывает 23 вида. Для большинства тихоокеанских видов северной границей распространения является Берингов

пролив. Среди птиц, обитающих на акватории, есть истинно морские, которые питаются зоопланктоном и рыбой, добывают корм только в море и гнездятся, как правило, колониями (кайры, чистики, топорки, бакланы и т. д.). Есть факультативно-колониальные птицы, а также морские утки (сезонные мигранты), которые специализируются на поедании рыбы или морского бентоса [80].

Териофауна. На акватории Чукотского моря обитают или периодически могут быть встречены 19 видов морских млекопитающих: косатка, морская свинья, белуха, нарвал, кашалот, гренландский кит, горбач, синий кит, финвал, сейвал, малый полосатик, серый кит, тихоокеанский подвид моржа, морской заяц, кольчатая нерпа, ларга, крылатка, северный морской котик, белый медведь [130].



Глава 2

МЕТОДЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНДИКАЦИИ



Наблюдение за морскими млекопитающими с борта судна. Чукотское море



Общие сведения

Основные понятия

Фактор воздействия — любой фактор антропогенной природы (физический, химический, механический и пр.), потенциально способный оказать негативное воздействие на экосистему. В отечественной литературе распространены термины «нарушение» и «загрязнение», в последнем случае выделяются типы загрязнений: физическое, химическое, биологическое и др. (см., напр., [1]). Эти термины представляются не совсем удачными, поскольку «нарушение» скорее результат воздействия, чем действующий агент, а термин «загрязнение» сужает спектр воздействий (так, термин «электромагнитное загрязнение» звучит странно, дампинг изъятых грунтов при дноуглубительных работах должен тогда называться «загрязнение грунта грунтом», а, скажем, промышленное траление вообще не загрязняет среду, хотя и воздействует на нее). В иностранной литературе все шире применяется термин «импакт-фактор» (*impact factor*), хотя его распространению мешает сходство с аналогичным наукометрическим термином.

Индикатор — любой непосредственно измеряемый или рассчитываемый по данным наблюдений показатель, отражающий состояние среды и ее реакцию на воздействие. Индикаторами могут являться как абиотические параметры (например содержание того или иного токсичного соединения), так и характеристики биологических объектов (биоиндикаторы). Под биологическими объ-

ектами понимаются любые биологические системы на различных уровнях организации (органические соединения, клетки, ткани, органы, организмы, популяции, виды, видовые группировки, сообщества организмов) [2, 3].

Биоиндикация — подход к оценке качества среды по характеристикам биологических объектов (биоиндикаторов).

Индикаторные виды — один из классов биоиндикаторов — виды организмов, которые реагируют на изменения окружающей среды своим присутствием или отсутствием, изменением обилия, внешнего вида, химического состава, поведения и т. п.

Место биоиндикации в системе мониторинга и оценки состояния окружающей среды

В связи с неуклонно усиливающимся антропогенным прессом на природные экосистемы остро встает необходимость оценки состояния и контроля качества окружающей среды. Такая оценка может проводиться как по абиотическим параметрам, так и по биотическим (т. е. с применением биоиндикации). Оба подхода имеют свои преимущества и недостатки, однако в настоящее время общепризнано, что методы биоиндикации должны занимать особое место в системе контроля качества водной среды. Преимущества этих методов заключаются в их большей надежности и объективности, возможности оценки реакции экосистем на комплексное воздействие множества различных факторов,

2.1.

а также в их экономической эффективности по сравнению с методами физико-химического контроля [4–9].

Основным преимуществом методов биоиндикации перед физико-химическими методами является интегральный характер ответных реакций биоты, которые:

- суммируют все без исключения биологически важные данные об окружающей среде и отражают ее состояние в целом;
- выявляют и дают возможность контролировать наличие в природной среде широкого комплекса загрязнителей;
- позволяют непосредственно судить о степени вредности тех или иных веществ или воздействий для живой природы и человека;
- в условиях хронической антропогенной нагрузки могут реагировать на очень слабые воздействия в силу эффекта кумуляции;
- помогают нормировать допустимую нагрузку на экосистемы, различающиеся по своей устойчивости, так как одинаковый набор и сила воздействия внешних факторов может привести к различным реакциям разных природных систем в разных географических зонах;
- вскрывают тенденции развития окружающей среды, позволяют давать прогнозные оценки.

Мировой опыт мониторинга определил целый ряд требований к биоиндикаторам и методам биоиндикации. Среди них основными [1, 10–13] можно считать следующие:

- 1) **оперативность**, т. е. относительная быстрота проведения исследований и получения результатов;

2) *массовость*, т. е. широкая представленность объекта-биоиндикатора в различных местообитаниях и экосистемах по возможности в большом количестве и с однородными свойствами, широкое географическое распространение;

3) *адекватность отклика*, т. е. наличие сильной корреляции между реакцией индикатора и уровнем воздействия на экосистему, причем реакция на увеличение воздействия должна быть монотонной;

4) *наличие оценочной шкалы*, т. е. критериев для количественной оценки степени отклонения от некоторой «нормы»;

5) *эффективность*, т. е. возможность получения достаточно точных и воспроизводимых результатов без чрезмерных финансовых и трудовых затрат;

6) *простота практического использования*, т. е. не слишком высокие требования к квалификации персонала, объему и сложности процедур сбора данных и их обработки;

7) *неинвазивность* — процедура измерения не должна требовать изъятия большого количества редких, уязвимых, охраняемых, промысловых видов либо иным способом причинять существенный ущерб биоте или местообитанию.

Таким образом, основной задачей биоиндикации является разработка методов и критериев, которые могли бы адекватно отражать уровень антропогенных воздействий с учетом их комплексного характера и диагностировать ранние нарушения в наиболее чувствительных компонентах биотических сообществ [3, 13].

В последние годы разработка методов и систем биоиндикации, их апробация и внедрение в практику заметно активизировались. В большинстве развитых стран (США, страны Европейского союза (ЕС), Япония, Китай, Бразилия) реализуется планомерный переход от чисто физико-химического контроля окружающей среды к биологическому. Следует отметить, что в последней трети XX в.

основное внимание уделялось применению биоиндикации для оценки наземных и пресноводных экосистем (см. обзоры [7–9]). Однако в последние десятилетия заметно вырос интерес к развитию и применению этих методов и для морских экосистем.

Существенным толчком к развитию и совершенствованию методов биоиндикации в странах ЕС стала Европейская рамочная директива (Water Framework Directive 2000/60/EC, WFD), принятая в 2000 г. Этот документ содержит систему унифицированных стандартов, приспособленную для решения конкретных задач охраны, использования и управления водными ресурсами. Согласно директиве WFD, вводится специальная процедура создания интеркалибровочной сети стран ЕС для оценки биологического состояния водных объектов каждого типа, реестр которых был утвержден в 2004 г. и регулярно пересматривается. Основой для выработки решений в рамках WFD является концепция статуса экологического качества (Ecological Quality Status, EQS), присваиваемого каждому водному объекту по 5-балльной шкале состояния среды. Оценка и присвоение статуса должны учитывать состав, количественные характеристики и показатели состояния основных компонентов водной экосистемы. В 2008 г. была принята Рамочная директива о Морской стратегии (Marine Strategy Framework Directive 2008/56/EC, MSFD), расширяющая область действия WFD на воды открытого моря. В приложении к MSFD приводятся 11 показателей «хорошего состояния среды» (Good Environmental Status, GES), включая целостность донных экосистем (Sea-floor Integrity). Последний показатель определяется как «состояние, обеспечивающее поддержание структуры и функционирования экосистемы и отсутствие негативных воздействий на нее». Стратегической целью WFD и MSFD объявлено достижение к 2020 г. всеми водными объекта-

ми, включенными в реестр, категорий “high” (отлично) или “good” (хорошо). При этом оба документа четко определяют ведущую роль биологических показателей (индикаторов) при классификации водных объектов, тогда как гидрологические, химические и физико-химические показатели должны играть вспомогательную роль. В связи с этим становится все более актуальной разработка научно обоснованных комплексных критериев-индикаторов состояния водных экосистем, которая продолжает оставаться чрезвычайно сложной и во многом нерешенной задачей.

Типы биоиндикаторов

В настоящее время в мировой практике используется свыше 300 методов биоиндикации, включая многочисленные модификации [14, 15]. Общепринятой классификации биоиндикаторов не существует, все разнообразие можно разделять, опираясь на самые разные критерии [13].

Так, по характеру реакции на импакт-фактор биоиндикаторы можно разделить на *неспецифические* (универсальные), т. е. обладающие сходной реакцией на широкий круг воздействий, и *специфические*, избирательно чувствительные к определенному типу воздействия (например, к определенному классу загрязняющих веществ). Так, известно, что олигохеты-тубифициды более устойчивы к органическому загрязнению, а хирономиды — к тяжелым металлам [8, 16, 17]. В зависимости от целей и конкретных задач биоиндикации предпочтение может отдаваться индикаторам того или другого типа [18–20].

По структуре биоиндикаторы можно разделить на *простые*, характеризующие какой-либо один компонент экосистемы с одной стороны (например численность или биомасса бентоса, число чувствительных видов, численность углеводородокисляющих бактерий

и т. п.); *комплексные (интегральные)*, отражающие какое-то свойство экосистемы на основе оценки разных ее компонентов (например видовое разнообразие или индекс сапробности), и *комбинированные*, сочетающие сразу несколько индикаторов и отражающие разные компоненты или разные стороны функционирования экосистемы. В последнее время предпочтение отдается именно показателям последнего типа (комбинированным), которые, несмотря на свой эмпирический характер, сложность и необходимость сбора разнообразной информации, оказываются наиболее гибкими и надежными инструментами.

Кроме того, биоиндикаторы можно классифицировать по тому, на каком уровне организации находятся биосистемы, с которыми они оперируют, — организменный и суборганизменный, популяционно-видовой, сообщества и экосистемы в целом. В пределах каждого из этих уровней, кроме последнего, индикаторы различаются также по своим объектам, т. е. компонентам биоты, которые учитывает данный индикатор, например, конкретный вид, таксон более высокого ранга (олигохеты, двустворчатые моллюски) или экологические группы (фитопланктон, макрофитобентос, макрозообентос).

Компоненты экосистемы как биоиндикаторы

В качестве биоиндикаторов могут использоваться практически любые организмы, их популяции и сообщества. Результативность биоиндикации определяется при этом соответствием ее целей особенностям выбранного объекта-индикатора (характерное время реакции, подвижность, степень пространственной связности, разнообразие состава и экологических характеристик, положение в пищевых цепях, степень изученности и пр.). Так, для индикации краткосрочных воздействий,

вызывающих непродолжительные обратимые изменения среды, эффективны будут индикаторы состояния сообществ пелагиали (*фито-, зоо- и бактериопланктона*), а также *микрофито- и микрозообентоса*. Их характеристики в большей степени отражают текущее, а не общее состояние экосистемы или тенденции ее долговременного изменения. При необходимости получения интегральной оценки состояния экосистемы без уточнения его особенностей в различных участках акватории или биотопах в качестве биоиндикаторов удобно использовать *ихтиофауну, птиц или морских млекопитающих*: эти группы занимают высшие трофические уровни и таким образом представляют «конечную» реакцию экосистемы на состояние всей пищевой цепочки. Некоторые виды загрязнений, поступающих с водосборной территории, хорошо отражаются в структуре макрофитов (*макроводорослей и высших растений*). Однако общепризнано, что наиболее удобным, информативным и надежным биоиндикатором состояния водной среды и ее антропогенных изменений является *макрозообентос (макрофауна)*. К преимуществам макрозообентоса как объекта биоиндикации можно отнести следующие:

- макрозообентос обычно включает представителей разных таксономических, размерных, трофических и функциональных групп с разной степенью чувствительности к тем или иным воздействиям;
- донная фауна является важным компонентом морских экосистем, ее представители включены как в пастбищные, так и в детритные пищевые цепи и выполняют важные функции переноса вещества и энергии;
- продолжительность жизненных циклов организмов макрозообентоса по сравнению с планктонными организмами существенно выше, поэтому состояние макрофауны отражает интегральный отклик на воздействие за определенный промежуток времени;

• донные беспозвоночные в основном ведут оседлый или малоподвижный образ жизни, поэтому состояние зообентоса четко характеризует не только экологическое состояние региона в целом, но и конкретных его участков;

• многие представители макрозообентоса достаточно широко распространены, что позволяет получать сравнимые результаты в широком географическом масштабе;

• с практической точки зрения бентосные сообщества доступны для изучения *in situ*, сбор материала сравнительно прост, недорог и не занимает много времени.

Таким образом, именно зообентос наиболее стабилен в пространстве и времени, и его характеристики преимущественно определяются общим состоянием среды, основным направлением сукцессии экосистемы [7, 8, 13, 21, 22]. Не случайно большинство обсуждаемых ниже индексов и подходов изначально разработаны именно для бентоса, часть из них потом перенесена (более или менее удачно) на другие компоненты экосистемы.

К недостаткам макрозообентоса как объекта биоиндикации можно отнести:

- определение ряда групп трудоемко и часто требует привлечения квалифицированных специалистов;
- обычно свойственна мелкомасштабная пространственная неоднородность, что требует отбора большого числа повторных проб для получения надежного результата;
- особенности жизненного цикла многих видов приводят к сильным сезонным и межгодовым колебаниям численности и размеров организмов;
- выделение, разбор, определение и подсчет бентосных организмов может быть достаточно длительной и затратной процедурой, что требует установления оптимального компромисса между затратами и надежностью получаемых данных.

Качество среды и понятие нормы

Необходимым условием конструктивности и состоятельности оценок является наличие оценочной шкалы с точкой отсчета. Иными словами, прежде, чем применять тот или иной биоиндикатор, мы должны знать, что такое «хорошее» и «плохое» состояния и какие значения принимает в этих случаях индикатор. До сих пор единого подхода к понятию «нормы» для экосистем не выработано. Сторонники «антропоцентрического» подхода, исходя из концепции «природных товаров и услуг» (*ecosystem goods and services*), полагают, что устанавливать параметры нормы нужно применительно к определенным практическим нуждам человека по степени соответствия его экологическим, экономическим, рекреационным и другим запросам [9, 23, 24]. Однако большая часть специалистов склоняется к «экоцентрической» точке зрения, согласно которой «нормальным» следует считать состояние экосистемы, в котором ее существенные параметры устойчиво соответствуют таковым для аналогичных экосистем, не затронутых каким-либо антропогенным воздействием [23, 25–27]. Соответственно, необходимо выработать процедуру оценки нормы. Специальные исследования показали, что надежность и разрешающая способность большинства методов прямо зависит от удачного (или неудачного) выбора референтных (контрольных, эталонных) значений, соответствующих «норме». Существует несколько подходов к решению этой задачи.

1. Наиболее простым и часто применяемым методом является использование в качестве границы «нормы» универсальных стандартов, закрепленных в тех или иных нормативных документах. Однако в случае биоиндикации этот метод практически неприменим по следующим причинам:

- для биологических индикаторов стандарты как правило отсутствуют;
- стандарты основаны на представлении о «пороговом воздействии», в то время как многие виды воздействия (например, ионизирующее излучение) не имеют порогового значения: не исключено, что их влияние проявляется при сколь угодно малых величинах;
- стандарты не всегда годятся для учета непрямых, кумулятивных воздействий, синергетического действия нескольких факторов;
- стандарты редко применимы для учета уникальных условий, характерных для конкретной ситуации.

2. Чаще всего для определения «нормы» используют усредненные «фоновые» (референтные, эталонные) значения данного параметра для типичных участков (*reference sites*), не затронутых антропогенными воздействиями (или затронутых в наименьшей степени). Такой метод вносит в оценку элемент «контекста», учета местной ситуации (так называемая территориальная, или локальная, норма).

3. Иногда используют также «историческую норму», определяемую как характерный диапазон значений индикатора на данном участке за достаточно длительный период в прошлом (при условии, что в этот период не отмечалось серьезных воздействий, а имеющиеся данные достаточно полны, что бывает нечасто) [28]. Так, например, в норвежской программе контроля среды Norwegian Nature Index (NI) [29] для части индикаторов норма установлена по уровню на период 1850–1950-х гг.

4. Поскольку естественная пространственно-временная неоднородность — неотъемлемое свойство любой экосистемы, нет гарантий, что «нормальный» уровень значений всех индикаторов будет постоянен даже без внешнего вмешательства. Поэтому наиболее надежным, хотя и достаточно трудоемким, является метод периодической корректировки эталонных значений (*reference values*) с уче-

том естественной природной изменчивости. Корректировка проводится на основе периодических наблюдений как на потенциально подвергающихся воздействию, так и на эталонных участках — так называемая схема ВАСИ (Before-After-Control-Impact) [30–35].

5. Формально более строгий метод установления локальных экологических норм (ЛЭН) был предложен А.П. Левичем с соавторами [36–39]. Данный метод позволяет определить положение границы между «благополучным» (нормальным) и «неблагополучным» состояниями одновременно и для биоиндикатора Y , и для действующего фактора X и основан на вероятностном представлении рассеяния данных наблюдения в пространстве X - Y . Поскольку данный метод оперирует значениями конкретных факторов среды и не учитывает их взаимодействий, с его помощью невозможно оценить значение «интегральной» нормы, отражающей состояние среды в целом. Нормы, устанавливаемые этим методом, основаны на данных локального мониторинга и не могут быть экстраполированы на другие объекты. Метод не позволяет расчитать границы нормы, если в предыстории не было влияния, приводящего к экологическому неблагополучию (или наоборот — не было благополучных состояний), и применим только при наличии достаточного набора данных как биологического, так и физико-химического мониторинга, обеспечивающего приемлемую надежность прогноза.

6. Наконец, «экспертная норма» вводится как результат суммирования и статистической обработки оценок, данных группой специалистов-экспертов (*best expert judgment*).

Следует отметить, что найти какой-либо универсальный метод или организм-индикатор, полностью удовлетворяющий всем требованиям и пригодный для всех случаев, не представляется возможным, поэтому для оценки состояния среды и мониторинга

2.1. Общие сведения



Работа с океанологическим зондом. Карское море

используют самые разные методы биоиндикации и самые разные группы организмов — от микроорганизмов до рыб и млекопитающих [7, 13]. При всем разнообразии индикаторов, методов и подходов к биоиндикации в основе

каждого из них лежит некое общее представление о характере поведения индикатора в норме и в условиях воздействия (модель отклика). Данная модель может основываться на теоретических соображениях, на результатах

анализа экспериментальных или натуральных данных либо на экспертных заключениях специалистов. В идеале для получения адекватной модели требуется сочетание всех трех подходов.

**Подготовка телеуправляемого необитаемого подводного аппарата
к осмотру донных сообществ. Карское море**



Оценка состояния морских экосистем с использованием методов биологической индикации

22

Методы, основанные на организменных или суборганизменных характеристиках

К этой группе индикаторов относятся показатели, определяемые на субклеточном (молекулярном) или на клеточном уровне, а также на уровне тканей и органов. Наиболее широко применяемые методы из этой группы основаны на явлении биоаккумуляции — способности многих организмов накапливать в тканях тела некоторые химические вещества в больших концентрациях, чем в окружающей среде. Кроме того, многие загрязнители передаются от жертвы к потребителю, накапливаясь по пищевой цепи. Особенно это характерно для ряда органических загрязнителей. Успешно применяется анализ накопления некоторых токсикантов (тяжелых металлов, хлорорганических пестицидов и др.) в тканях и органах гидробионтов-биомониторов: двустворчатых моллюсков [40, 41], олигохет [42], иглокожих [43, 44] и др. Особенно часто в качестве биомониторов используют макроводоросли, прибрежные заросли которых выполняют функцию биофильтра [45–48]. Такой подход позволяет получить полезные сведения о динамике концентраций поллютантов в водной среде за период, сопоставимый со сроком жизни изучаемых организмов. В то же время связь между содержанием того или иного соединения-загрязнителя в среде и в организме-индикаторе далеко не всегда носит

простой характер, а в ряде случаев выявить такую связь вообще не удастся, что может свидетельствовать о сложных механизмах регуляции содержания и биодоступности этих поллютантов [49–51].

Многие факторы (загрязнения различного рода, радиоактивное и электромагнитное излучение) способны вызывать у тест-организмов морфологические изменения, уродства и пороки развития (*тератогенный эффект*). Последствия тератогенных воздействий различны: в одних случаях они могут проявляться только на уровне клеточных структур или отдельных клеток; в других затрагивают ткани, органы и весь организм, уменьшают темп и изменяют характер роста. Например, в загрязненных водах олигохеты отличаются более мелкими размерами [52]. Загрязнение вызывает возникновение различных уродств у личинок хирономид [53]. Установлена связь между загрязнением и повреждением покровов ракообразных [54]. Количество морфологических аномалий у бентосных организмов увеличивается под действием антропогенных факторов также избирательно: некоторые негативные воздействия на этот показатель не влияют [55, 56 и др.]. Кроме того, выяснить этиологию наблюдаемых уродств часто не удастся. Все это резко ограничивает диагностические возможности учета аномалий на суборганизменном уровне.

Для оценки состояния окружающей среды предлагается использовать также ряд биохимических показателей — биомаркеров стресса и нарушений метаболизма. Круг таких

биомаркеров весьма широк: содержание макроэргических соединений (АТФ) и стресс-индуцируемых белков теплового шока, соотношение ДНК/РНК, активность целого ряда ферментов и др.

Используются для биоиндикации и методы цитогенетики. Любые природные объекты с развивающимися тканями, быстро делящимися клетками в достаточном их количестве являются потенциальными биоиндикаторами. Частота хромосомных aberrаций в делящихся клетках и содержание микроядер, образующихся при нарушении целостности хромосом, позволяет выявлять первые признаки нарушения целостности генетического аппарата при негативном действии факторов среды. Весьма заманчивым представляется использование для целей биоиндикации современных молекулярно-генетических методов, однако в целом результаты такого подхода пока противоречивы и неоднозначны.

Используются для целей биоиндикации также различные функциональные и поведенческие характеристики организма, характеризующие его физиологический статус. Ухудшение качества среды может проявляться в нарушениях ритма дыхания, сердечных сокращений, скорости пищеварения, ритмике выделений, продолжительности циклов размножения, подвижности и т. п. Разработано несколько прототипов автоматических систем раннего оповещения об экологической опасности, работающих по принципу регистрации параметров кардиологической активности гидробионтов [57–59], хотя широкого приме-

нения они пока не нашли, так как технически сложны и их использование в полевых условиях затруднено.

Методы, основанные на характеристиках видового/популяционного уровня

В основе этих методов лежит анализ состояния набора заранее определенных «индикаторных» видов, выделенных по тем или иным критериям. Особое внимание при этом уделяется следующим категориям:

- степень чувствительности к воздействиям: чувствительные (*sensitive*), устойчивые (*tolerant*), оппортунистические (*opportunistic*) и др.;
- редкие, охраняемые и находящиеся под угрозой;
- ключевые (*keystone*) — играющие особую роль в функционировании экосистемы;
- зонтичные (*umbrella*) — широко распространённые виды, чьи потребности (экологическая ниша) включают таковые многих других видов;
- инвазивные (*invasive*);
- знаковые (*flagship*) — популярные, харизматичные, хорошо узнаваемые виды, могущие служить символами и стимулировать общественное внимание к природоохранной деятельности.

Заметим, что один и тот же вид может попадать в несколько из перечисленных категорий.

На уровне популяции признаками негативных изменений могут служить заметное сокращение численности популяции вида-индикатора, изменение ее половозрастной структуры, сокращение скорости размножения и продолжительности жизни, сдвиг фенологических фаз и др. Обзор основных показателей-индикаторов популяционного уровня приводится в работе [60]. К ним от-

носятся: общие показатели состояния (вес, морфометрические индексы и др.), степень поражённости инфекциями, паразитами и патогенными организмами, смертность, скорость размножения, относительное обилие и биомасса размножающейся части популяции, средний возраст и возрастная структура и др. Такой подход требует, чтобы экология индикаторного вида была изучена достаточно подробно, а его реакция на основные антропогенные факторы была хорошо известна. Однако видов, изученных настолько подробно, слишком мало. Особенно остро эта проблема стоит для арктической биоты, где круг надёжных видов-индикаторов и так ограничен, а сведений по экологии большинства видов не хватает для того, чтобы осуществлять биоиндикацию только по их эколого-физиологическим и популяционным характеристикам [61].

Однако суждения, основанные на наблюдениях за одним или немногими заранее выбранными «индикаторными видами», часто оказываются недостаточно надёжными. Так, например, отсутствие или снижение численности чувствительного вида (как впрочем и любого другого) может быть вызвано сугубо «внутренними» причинами (популяционные циклы, кратковременный неуспех воспроизводства и пр.). В то же время многие устойчивые к нарушениям виды относятся к убиквистам (видам с разнообразными условиями обитания) с широкими диапазонами толерантности и могут давать локально высокие показатели даже в нарушенных условиях. Кроме того, каждый отдельно взятый таксон, как правило, более чувствителен к одним типам воздействия и менее чувствителен или толерантен к другим. Более того, экологические предпочтения и диапазоны толерантности видов-индикаторов могут меняться вдоль градиентов факторов среды и отличаться в разных биогеографических регионах [62]. При разных значениях параметров среды (в част-

ности, солёности или температуры) оценки чувствительности и толерантности многих видов могут сильно варьировать, соответственно будут меняться и их индикаторный вес [62, 63]. Наконец, каждый вид занимает определённую экологическую нишу и, следовательно, встречается лишь в определённом диапазоне условий, поэтому нет гарантий, что он встретится в достаточном количестве именно на том участке, индикация которого проводится.

Крайне важен и сам выбор видов-индикаторов. Прежде всего необходимо определить, индикатором чего именно служит данный вид и каким образом можно интерпретировать те или иные его показатели [64]. Далее в идеале список должен включать виды с разными уровнями чувствительности к выбранному типу воздействия.

Все эти факторы приводят к тому, что чем более ограничен список таких «индикаторных видов», тем менее надёжны полученные результаты. Поэтому многие специалисты полагают, что информация о тех или иных «индикаторных видах» полезна в качестве предварительной или дополнительной, но не может служить единственным основанием для оценки состояния конкретной экосистемы (см., например, [13, 64–66]). Более надёжными и универсальными считаются биоценологические индикаторы, т. е. показатели, определяемые на основе более широкой совокупности таксонов [12, 67]. Примеры таких индикаторов будут рассмотрены ниже.

Следует отметить, что все перечисленные выше индикаторы суборганизменного, организменного и популяционного уровней могут определяться как на природных популяциях в естественной среде (собственно биоиндикация *in situ*), так и в лабораторных условиях — на тест-объектах, содержащихся в среде с добавлением испытываемых компонентов (воды, донных осадков, взвеси или вытяжки из них).

Такая процедура установления токсичности среды с помощью тест-организмов называется биотестированием (*bioassay*). Во многих странах мира биотестирование является обязательным элементом системы контроля загрязнения водных объектов токсическими веществами, многие методы стандартизованы. Преимущество биотестирования заключается в том, что состояние тест-объекта оценивается в стандартных условиях при обязательном наличии контроля, что обеспечивает достоверность и воспроизводимость результатов. С другой стороны, эти методы, использующие лишь узкий круг изолированных тест-объектов, не способны дать комплексную оценку состояния среды и реакции всей экосистемы, поэтому не могут полноценно заменить собственно биоиндикацию *in situ*.

Методы, основанные на характеристиках сообщества/экосистемы

Методы, основанные на видовом составе

В основе этих методов лежит анализ списка всех обнаруженных видов, разделенных тем или иным способом на категории. Особое внимание при этом уделяется категориям, перечисленным выше, в первую очередь по степени чувствительности к воздействиям, определяющей индикаторную способность. По тенденциям появления/исчезновения или изменения обилия этих категорий видов можно судить о состоянии среды. К сожалению, экология многих представителей арктической фауны и флоры изучена слабо или совсем не изучена, а составление и анализ видовых списков должны базироваться на точной и надежной видовой идентификации, которая крайне трудоемка и требует больших затрат квалифицированного труда, особенно если биоиндикация проводится в районе с мало-

изученной биотой. Кроме того, экологические предпочтения и диапазоны толерантности видов-индикаторов могут меняться вдоль градиентов факторов среды и отличаться в разных биогеографических регионах [62]. Поэтому списки таких видов и их индикаторное значение требуют коррекции в зависимости от условий обитания и региона.

Benthic Response Index (BRI). Индекс *BRI* разработан для биоиндикации шельфа Южной Калифорнии и основан на обилии видов разной степени чувствительности/толерантности к загрязнению. В этом отношении он аналогичен индексам сапробности и таксобности для пресных вод. Коэффициенты толерантности для каждого вида вычисляются на основании калибровочного набора данных из мест разной степени загрязненности с помощью процедур многомерной статистики [68, 69]. Затем вычисляется сам индекс по формуле

$$BRI = \frac{\sum_{i=1}^n p_i \sqrt[3]{a_i}}{\sum_{i=1}^n \sqrt[3]{a_i}},$$

где n — число видов в пробе, a_i — численность i -го вида, p_i — коэффициент его толерантности. Виды, для которых коэффициенты толерантности неизвестны, не учитываются. Значения коэффициентов для 519 таксонов, определенных отдельно для трех диапазонов глубин, приводятся в приложении к работе [69].

Методы, основанные на соотношении надвидовых таксонов

С учетом указанных выше трудностей все более активно идет поиск методов, не требующих точной видовой идентификации организмов. Предложен целый ряд индексов, основанных на соотношении более крупных, чем вид, таксонов, по-разному относящихся к тем

или иным типам нарушения. Преимущество этих методов — в сравнительной легкости идентификации указанных групп, что вполне доступно и неспециалисту-систематику. Особенно популярен этот подход для пресных вод, где предложен целый ряд таких показателей и систем оценки. Например, индекс Гуднайта — Уитли, индекс Вудивисса, хирономидный индекс Балушкиной и многочисленные их варианты (см. обзоры [7, 8, 70]). В ихтиологии применяется отношение числа видов пластиножаберных рыб (акул и скатов) к числу видов костистых (*elasmobranch/teleost ratio* [60]), поскольку первые относятся к типичным К-стратегам и весьма чувствительны как к перепромыслу, так и к нарушению качества вод.

Попытки применить такой подход известны и для морских беспозвоночных [71]. Так, соотношение численности (или биомассы) амфипод и изопод предложено как маркер органического загрязнения [10]. Известен также **Benthic Opportunistic Polychaetes/Amphipods index (BOPA)**, основанный на соотношении численности амфипод и оппортунистических видов полихет [72, 73]. Его позднейшие модификации повышают чувствительность индекса и устойчивость результатов в условиях пониженной солености (см. обзор [74]). На примере макробентоса Северной Атлантики было показано, что различия между фауной чистых и нарушенных участков выявляются не только на уровне видов, но и на уровне таксонов более высокого ранга, вплоть до семейств [75–77]. Сходные работы в средиземноморских лагунах показали, что даже редукция данных до уровня классов и типов позволяет достаточно точно воспроизвести специфику разных донных сообществ [78, 79]. Однако все упомянутые авторы оговариваются, что для оценки состояния среды необходимы дополнительные исследования, выявляющие степень чувствительности конкретных наборов видов, составляющих таксоны высокого ранга.

Для макрофитов в качестве биоиндикаторов были также предложены такие показатели, как отношение числа видов красных к хлорофициевым водорослям (*Rhodophyceae/Chlorophyceae ratio*, R/C) и хлорофициевых к бурым (*Chlorophyceae/Phaeophyceae ratio*, C/P) [80]. С ростом уровня трофности R/C -отношение уменьшается, а C/P -отношение, напротив, растет. Эти эмпирические индексы были успешно использованы при оценке состояния Венецианского залива. Однако соотношение разнообразия разных групп морских макроводорослей закономерно и сильно меняется в разных широтах [81], поэтому использование этих показателей в других географических регионах затруднительно.

Для мейобентоса наиболее известной попыткой такого рода можно считать нематодно-копеподное соотношение. Нематоды, как правило, демонстрируют довольно высокую устойчивость к действию целого ряда факторов (химическое загрязнение, эвтрофикация, гипоксия) [82–85], тогда как копеподы (в первую очередь гарпактикоиды) обычно более чувствительны и медленнее восстанавливаются [86–88]. Поэтому отношение численностей этих наиболее массовых групп мейофауны можно рассматривать как индикатор нарушения донных сообществ. Этот индекс неоднократно критиковался, поскольку N/C -отношение даже в ненарушенных участках может варьировать в весьма широких пределах вследствие пространственной неоднородности в распределении организмов, влияния сезонности и характеристик осадков [89, 90]. Попытки практического использования N/C -отношения дали скорее отрицательные результаты [84, 87, 91–94].

Таким образом, если в практике биоиндикации пресных вод показатели, основанные на соотношениях тех или иных крупных таксонов, зарекомендовали себя достаточно хорошо, то для морских экосистем возможность их

использования в качестве самостоятельных биоиндикаторов пока остается под вопросом. Поэтому подобные индексы требуют калибровки, не всегда обеспечивают достаточную надежность биоиндикации и могут применяться лишь как недорогой и быстрый вспомогательный метод предварительной оценки [13]. В то же время показатели обилия или видового богатства индикаторных таксонов входят в качестве составляющих в большинство комбинированных индексов и систем биоиндикации (см. выше).

Методы, основанные на функциональных показателях

Антропогенное воздействие сказывается на функциональных, в том числе продукционных показателях гидробионтов и их сообществ. Изменение таких характеристик под действием нарушающих факторов проявляется, как правило, значительно быстрее, чем происходят структурные перестройки. *Продукционные характеристики* в конечном счете являются самыми важными для оценки сообществ водных организмов, их колебания отражают интегральное влияние всех факторов среды, поэтому использование их в целях мониторинга чрезвычайно привлекательно. Для этих целей предлагалось использовать такие индексы, как P/B , P/R , R/B , где P — продукция, R — траты на обмен, B — биомасса (см. обзоры [7, 60, 95–97]). Так, отношение чистой первичной продукции (NPP) к общему дыханию R , оцененное на уровне всей экосистемы, рассматривается как важный показатель ее зрелости. Величины NPP/R , близкие к 1, свойственны зрелым, сбалансированным и ненарушенным экосистемам, в которых установился баланс между фиксируемой энергией и тратами на поддержание ее функционирования. Разбалансировка продукционно-деструкционных процессов служит сигналом неблагополучия

[95–98]. Тем не менее в практике экологического мониторинга и оценки качества среды подобный подход применяется редко, поскольку получение необходимых эмпирических данных весьма трудоемко и требует специальных продукционных исследований. Оценки же, полученные расчетным путем, имеют весьма невысокую точность.

Другая группа методов основана на оценках так называемого *функционального разнообразия*, под которым понимается разнообразие функций, выполняемых разными группами организмов в экосистеме [99, 100]. В качестве индикаторов функционального разнообразия предлагалось рассматривать такие характеристики видов и групп, как тип питания, пищевой спектр, подвижность, тип репродуктивной стратегии и др. [101, 102]. Предложен ряд индексов, основанных на стратегиях питания и соотношении трофических группировок организмов (фильтраторов, собирателей, детритофагов, хищников, и др.) [7, 103–108]. Однако широкое применение подобных показателей затруднено тем, что питание многих видов изучено слабо, а получение данных о реальных пищевых спектрах требует специальных методик и весьма трудоемко. Нет даже единой классификации типов питания. Кроме того, большинство трофодинамических индексов носит описательный характер, так как для них трудно определить соответствующие «референтные значения» [109]. Все это вызывает сомнения в практической применимости и надежности таких показателей [110].

Для еще одной группы функционально ориентированных индексов основной является роль физических и биологических процессов, определяющих кислородный режим в донных осадках («*биотурбационные*» индексы). Так, предложенный Родсом и Германом [111] **Organism-sediment index (OSI)** включает такие характеристики осадка, как глубина скачка окислительно-восстановительного потенци-

ала (*depth of the redox potential layer, RPD*), стадию сукцессии макрофауны, присутствие пузырьков газа в осадке (признак активного метаногенеза) и наличие участков с восстановительными условиями на поверхности осадка. Развитием этого подхода стал индекс качества донных местообитаний (**Benthic Habitat Quality Index, BHQ**) [112], учитывающий характеристики профиля осадка (текстуру, присутствие/отсутствие кислорода, наличие слоев с разными величинами окислительно-восстановительного потенциала Eh), а также признаки, связанные с функционированием донных животных (наличие ходов роющих и трубок трубкостроящих организмов, ловчих воронок, выбросов переработанного грунта и т. п.). Такая информация может быть получена, например, с помощью фотопрофилографов и других технических средств дистанционного наблюдения. Дальнейшим развитием в этом направлении стали индексы, прямо учитывающие *потенциал биотурбации* грунта макрофауной [113–115]. В целом подтверждена работоспособность такого подхода в случае отдельных типов нарушения, затрагивающих газовый режим и структуру осадка, и на этой основе разработан алгоритм индикации гипоксии [116].

Методы, основанные на мерах разнообразия

К важнейшим характеристикам любого сообщества и любой экосистемы относится их разнообразие. Высокое биоразнообразие (какой бы смысл ни вкладывался в это понятие) традиционно рассматривалось как признак «хорошей», «устойчивой» экосистемы. Такой подход нашел свое отражение в Конвенции о биологическом разнообразии (Рио-де-Жанейро, 1992 г.). Чаще всего под разнообразием понимают *видовое разнообразие*, т. е. разнообразие видов, составляющих данное сообщество.

Предложено множество индексов разнообразия (см. обзоры [117–119]), которые можно использовать в качестве индикаторов состояния экосистем [119, 120].

На первый взгляд наиболее простой и естественной мерой видового богатства может служить просто число обнаруженных видов S . Однако оно сильно зависит от объема материала (*sampling effort*) — размера и числа взятых проб, количества просмотренных особей и т. д. Поэтому сравнивать число видов в разных выборках некорректно: сначала надо каким-то образом нормировать его на объем выборки. С этой целью был предложен ряд так называемых индексов видового богатства. Однако эти индексы не позволяют корректно и полно скомпенсировать влияние объема выборки [119]. Поэтому в последнее время все большую популярность приобретает подход к оценке видового богатства, основанный на так называемом методе разрежения (*rarefaction*) [121–123]. В качестве такой оценки, сопоставимой для выборок разного объема, используется ожидаемое число видов на стандартизованное число особей $ES(n)$ (*expected number of species per n individuals*). Величина n выбирается достаточно произвольно (обычно 50, 100 или более особей), однако она не должна превышать число особей в самой малой из сравниваемых выборок.

Из мер разнообразия, учитывающих одновременно и видовое богатство, и выравненность, наиболее широко в биомониторинге и биоиндикации используют индекс Шеннона:

$$H = -\sum \frac{n_i}{N} \log \frac{n_i}{N},$$

или индекс Симпсона:

$$D = 1 - \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)},$$

где n_i — обилие i -го вида, N — суммарное обилие всех видов в выборке.

Обычно негативное антропогенное воздействие приводит к уменьшению количества видов (за счет исчезновения наиболее чувствительных видов) и нарушает выравненность значений их популяционной плотности. Поэтому значения индекса Шеннона и прочих индексов разнообразия в условиях загрязнения, как правило, закономерно уменьшаются [124–128]. Это явилось причиной того, что авторов ранних работ привлекала кажущаяся простота интерпретации этих показателей (по принципу «чем выше, тем лучше»). Тем не менее интегральная количественная оценка видового разнообразия с использованием индексов не всегда оказывается достаточно надежной.

Во-первых, реакция видового разнообразия на нарушение в общем виде носит нелинейный характер, достигая максимума при некотором промежуточном уровне стресса, позволяющем сосуществовать видам с разным уровнем стрессоустойчивости, характерной для разных стадий сукцессии (гипотеза «умеренного нарушения», *Intermediate Disturbance Hypothesis* [129, 130]). В результате «здоровой» экосистеме могут соответствовать различные уровни видового разнообразия, и в то же время одно и то же значение индекса может существовать у неодинаковых (порой прямо противоположных) состояний экосистемы [131].

Во-вторых, связь между разнообразием и другими важнейшими характеристиками экосистем также оказалось нелинейной. Так, максимум продуктивности достигается обычно при среднем уровне разнообразия, и наоборот, наивысшее разнообразие характерно для среднепродуктивных сообществ [132, 133].

В-третьих, видовое разнообразие в значительной степени определяется также типом сообщества и естественными условиями конкретного биотопа, а также сезонными, т. е. не связанными с нарушением, колебаниями числа и обилия видов.

В-четвертых, некоторые довольно существенные негативные антропогенные изменения качества среды не вызывают изменений показателей видового разнообразия сообществ [18, 134–136 и др.].

Наконец, в-пятых, значения индексов разнообразия, как и само число обнаруженных видов, сильно зависят от объема выборки. Особенно сильно недостаточный объем выборки сказывается на оценке числа и обилия редких видов, имеющих в данном месте низкие показатели встречаемости. На практике далеко не всегда возможно получить и обработать достаточно материала, чтобы выявить все такие виды. В то же время именно эти виды существенным образом влияют на показатели разнообразия [137]. В настоящее время разработан ряд статистических методов, позволяющих на основании ограниченного объема данных оценить, сколько видов было, вероятнее всего, «пропущено» из-за их редкости. К ним относятся семейство процедур, использующих схему рандомизированного перебора или ресэмплинга исходных выборок, такие, как алгоритмы бутстрепа (*bootstrap*), или «складного ножа» (*jackknife*). Наиболее прост и надежен метод Чао [138, 139]. Поправки Чао на число редких видов рассчитываются следующим образом:

$$S_{\text{ПОЛН}} = S_{\text{НАБЛ}} + \frac{(N-1)S_1(S_1-1)}{2N(S_2+1)},$$

где $S_{\text{ПОЛН}}$ — оценка ожидаемого «полного» числа видов, $S_{\text{НАБЛ}}$ — число видов, реально найденных в N пробах, S_1 и S_2 — число редких видов в выборке. Если данные количественные, то S_1 и S_2 — число видов, представленных соответственно одним или двумя экземплярами (поправка Чао-1). Если данные качественные, то S_1 и S_2 — число видов, найденных в единственной или в двух из N проб (поправка Чао-2). Высокие относительные значения поправок Чао (>30% от найденного числа видов)

свидетельствуют о неполном учете видового состава вследствие малого выборочного усилия или дефектов методики. Обзор и сравнительный анализ этих и других подобных методов можно найти в [140–144].

Таким образом, использование показателей видового разнообразия в целях биоиндикации может быть полезным, однако их нельзя рассматривать в качестве основного (и тем более единственного) индикатора. В большинстве современных систем биоиндикации индексы разнообразия применяются как одна из составляющих компонент комплексных (комбинированных) показателей качества среды (см. далее).

Методы, основанные на размерной структуре

Размер организма — важнейший интегральный показатель, тесно связанный с его морфологическими, функциональными и экологическими особенностями [145, 146]. С одной стороны, размерная структура сообществ в норме более стабильна, чем таксономический состав. С другой стороны, характеристики размерной структуры реагируют на средовые градиенты и обычно связаны с обилием и разнообразием сообществ [147, 148]. Кроме того, размерные характеристики легко измеримы и не требуют сложных процедур интеркалибрации (как, например, таксономические показатели). Поэтому не удивительно, что размеры организмов, составляющих сообщества, используются в качестве биоиндикаторов.

Abundance/Biomass Comparison, ABC. Известно, что биомасса как носитель консервативной информации медленнее реагирует на изменения среды, а численность популяций — более динамичный показатель реакции сообщества. Согласно концепции *r-K*-континуума [149, 150], в стабильных зрелых сообществах обычно преобладают сравнительно крупные

виды животных с «медленной» динамикой (*K*-стратеги), тогда как в молодых или нарушенных сообществах, развивающихся в нестабильной среде, доминируют, как правило, более мелкие формы с высокой скоростью размножения, с выраженной способностью к колонизации, с высокой, но изменчивой численностью («пионеры», или *r*-стратеги). Основываясь на этой концепции, Р. Варвик [151, 152] предложил метод сопоставления численности и биомассы (*ABC*) для индикации нарушений в структуре сообществ морского бентоса. Процедура *ABC*-метод весьма несложен и состоит из нескольких шагов:

1) определяется процентный вклад каждого вида в суммарную численность (n , %) и биомассу (b , %);

2) оба ряда значений (n , % и b , %) независимо ранжируются по убыванию, при этом каждому значению присваивается соответствующий ранг (n_1 — доля самого обильного по численности вида, n_2 — доля следующего за ним и т. д.);

3) затем рассчитываются накопленные (суммарные) значения: $N_1 = n_1$ (вклад первого вида в суммарную численность), $N_2 = n_1 + n_2$ (вклад первых двух видов) и т. д.;

4) строятся кумулятивные кривые: по горизонтальной оси откладываются (в логарифмической шкале) ранги, а по вертикальной — соответствующий накопленный процент численности (биомассы) видов с первого до i -го;

5) о состоянии сообщества судят по взаимному расположению кривых. В стабильных ненарушенных сообществах кривая для численности лежит ниже кривой для биомассы, в сильно нарушенных сообществах — выше. Сближенные или пересекающиеся кривые указывают на состояние неустойчивого равновесия, когда происходит перестройка размерной структуры. Последняя ситуация характерна либо для умеренно нарушенных сообществ,

либо для ранних стадий сукцессии, в том числе при восстановлении сообществ после нарушения.

В дополнение к графической информации предложен ряд количественных показателей, отражающих взаимное положение кривых [153, 154]. Наиболее широко употребляется *W*-индекс [155]:

$$W = \sum_{i=1}^S \frac{(B_i - N_i)}{50(S-1)},$$

где B_i и N_i — накопленные проценты биомассы и численности i -первых по порядку видов, а S — общее число видов. Индекс W может принимать значения от -1 до $+1$, причем положительные значения соответствуют ненарушенным, а отрицательные — нарушенным сообществам. Метод не требует детального изучения экологии конкретных видов; для получения результатов достаточно данных по 10–15 массовым видам, что исключает необходимость кропотливых таксономических исследований и делает его пригодным для быстрого пилотного обследования, например, при выявлении последствий «залпового» загрязнения на большой площади.

Имеющийся опыт практического применения показал, что *ABC*-метод является весьма эффективным и чувствительным индикатором естественных нарушений среды обитания и антропогенных стрессов для макробентоса (загрязнение, заморы, дампинг грунта и т. п.) [152, 155–160]. В дальнейшем применение *ABC*-метода было распространено и на другие группы организмов и типы экосистем. Однако *ABC*-метод имеет свои ограничения, связанные с положениями концептуальной модели, а именно с предположением об обязательном «измельчении» состава сообщества в стрессовых условиях. Любое отклонение реальной ситуации от этих предположений приводит к трудно интерпретируемым или неверным результатам (см. обзор [161]). В силу этого уни-

версальность и надежность метода ставятся некоторыми авторами под сомнение [7, 162]. Тем не менее он может быть весьма перспективен в случае проведения экологического мониторинга при использовании в комплексе с другими методами биоиндикации.

Комбинированные индексы

Эта наиболее обширная группа методов основана на использовании нескольких индикаторов разной природы, значения которых сводятся в единый интегрированный показатель. Обычно такие индексы включают богатство или относительное обилие тех или иных индикаторных видов или групп. Такой подход позволяет получить более полные и надежные оценки состояния экосистемы. Комбинированный индекс рассчитывается либо как сумма значений входящих в него индикаторов, стандартизованных путем сравнения референсных (ненарушенных) и нарушенных участков, либо как сумма их рангов. Как правило, каждому из показателей присваиваются «веса», которые отражают их индикационную ценность. Присвоение весов проводится либо эмпирически, либо на основании экспертных оценок, либо путем расчета с использованием методов процедур многофакторной статистики [9].

Multimetric Benthic Indices of Biotic Integrity (*B-IBI* family). Один из первых комбинированных индексов, сочетающих различные типы индикаторов с упором на видовое богатство и индикаторные виды. Исходно был предложен Кэрром [163, 164] с названием **Index of Biotic Integrity (*IBI*)** для оценки качества проточных вод по состоянию ихтиоценозов, однако впоследствии его применение было распространено и на другие морские экосистемы. Практика показала, что *IBI* хорошо работает для бентосных сообществ, однако малоприменим для оценки состояния водной

толщи (пелагиали) в силу чрезвычайно высокой изменчивости этих динамичных местообитаний [165]. Поэтому в дальнейшем индекс был специально модифицирован для бентоса (**Benthic Index of Biotic Integrity, *B-IBI***). Индекс основан на сравнении значений специально отобранных индикаторов (метрик) на условно ненарушенных (эталонных) участках и в сходных с ними местообитаниях, затронутых тем или иным воздействием. При этом как число выделяемых типов местообитаний, так и набор используемых метрик могут варьировать в широких пределах в зависимости от географического региона, характера акватории, возможностей и предпочтений исследователя.

Существует несколько вариантов индекса, разработанных в основном в рамках мониторинговых программ Агентства по охране среды (*EPA USA*) для разных районов северо-восточного (атлантического) побережья США. Каждый вариант разработан для конкретного региона атлантического побережья США, имеет собственный набор метрик и специфический диапазон их эталонных значений. Это делает индексы семейства *B-IBI* достаточно гибкими, поскольку в каждом конкретном случае можно выбирать наиболее информативные показатели, варьировать их веса, варианты расчета. Однако для каждого нового региона требуется большая и трудоемкая предварительная «локализация». Попытки использовать этот индекс в восточной Атлантике [22] и на тихоокеанском побережье Калифорнии [166] потребовали существенной его модификации, и тем не менее его чувствительность оказалась недостаточной для разделения зон с априорно разной степенью воздействия. Кроме того, отмечено, что прогностическая способность индекса падает в распресненных и олиготрофных водах [167, 168]. К тому же во всех вариантах индекса важная роль отводится так

Табл. 2.2.1 Приблизительное соответствие значений *AMBI* уровням нарушенности/загрязненности и экологического статуса

Величина индекса <i>AMBI</i>	Доминирующая экологическая группа	Состояние донных сообществ	Классификация по степени нарушенности	Статус экологического качества (EQS) (по: [171])
0,0 < <i>AMBI</i> < 0,2	I	Нормальное	Ненарушенное	Высокий
0,2 < <i>AMBI</i> < 1,2		Обедненное		
1,2 < <i>AMBI</i> < 3,3	III	Неустойчивое	Слабое нарушение	Хороший
3,3 < <i>AMBI</i> < 4,3	IV-V	Начальная фаза загрязнения	Умеренное нарушение	Приемлемый
4,3 < <i>AMBI</i> < 5,0		Загрязнение		
5,0 < <i>AMBI</i> < 5,5	V	Переход к сильному загрязнению	Сильное нарушение	Низкий
5,5 < <i>AMBI</i> < 6,0		Сильное загрязнение		
6,0 < <i>AMBI</i> < 7,0	Донная фауна отсутствует		Предельное нарушение	Плохой

называемым устойчивым и чувствительным к загрязнению индикаторным группам, что не всегда дает надежные результаты. Наконец, применение данного индекса требует сбора весьма большого числа проб (все типы сообществ должны быть репрезентативно представлены большим числом как эталонных, так и нарушенных участков), их полной предварительной обработки и многошаговой процедуры статистической обработки данных.

AZTI's Marine Biotic Index (*AMBI*). Данный индекс специально разработан специалистами корпорации AZTI-Tecnalia (Испания) для оценки состояния прибрежных вод морей Европы и опирается на теоретическую модель Пирсона — Розенберга, описывающую реакцию сообществ на органическое загрязнение [169]. В основе данного подхода лежит классификация всех видов макрофауны на пять экологических групп (ЭГ) по степени чувствительности/толерантности к нарушению [169, 170]:

- ЭГ_I: высокочувствительные виды, обитающие лишь в незагрязненных зонах. Включают преимущественно специализированных хищников, некоторых детритофагов и трубкостроящих полихет;

• ЭГ_{II}: индифферентные виды, всегда присутствующие (с незначительными временными вариациями) в зонах от чистой до умеренно загрязненной. Включают фильтраторов, неселективных хищников и падальщиков (*scavengers*);

• ЭГ_{III}: толерантные виды. Могут встречаться в нормальных условиях, но предпочитают участки, обогащенные органическим веществом (умеренное загрязнение, слабо выраженный дисбаланс процессов продукции/деструкции). Поверхностные детритофаги, например, трубкостроящие полихеты-спиониды);

• ЭГ_{IV}: виды-оппортунисты второго порядка, населяющие участки с уровнем загрязнения от слабого до выраженного. Преимущественно представлены мелкими полихетами — подповерхностными детритофагами, такими как цирратулиды;

• ЭГ_V: виды-оппортунисты первого порядка, населяющие сильно загрязненные участки. Осадкоеды, населяющие восстановленные осадки и устойчивые к гипоксии.

Индекс *AMBI* вычисляется по формуле

$$AMBI = \frac{(0 \cdot \text{ЭГ}_I + 1,5 \cdot \text{ЭГ}_{II} + 3 \cdot \text{ЭГ}_{III} + 4,5 \cdot \text{ЭГ}_{IV} + 6 \cdot \text{ЭГ}_V)}{100},$$

где ЭГ_I—ЭГ_V — процент обилия представителей соответствующих групп от общего обилия всех учтенных (и классифицированных по экологическим группам) видов.

Индекс может принимать значения от 0 до 6, при этом безжизненным участкам присваивается значение 7. В табл. 2.2.1 приведено приблизительное соответствие значений *AMBI* уровням нарушенности/загрязненности и экологического статуса EQS (согласно классификации WFD, по [171]).

Необходимо учитывать, что приведенные в таблице диапазоны значений *AMBI* являются лишь ориентировочными. Согласно документам WFD, типология местообитаний и экосистем по степени нарушенности в каждом из экорегионов должна основываться на собственных, установленных для данного региона критических значениях и учитывая локальные референтные значения (локальная норма). Методика установления таких референтных значений изложена в работах [172, 173].

Классификация видов бентосных беспозвоночных по экологическим группам проводится на основании специальных списков (*check-lists*), составленных для отдельных регионов и регулярно обновляемых. Последняя дополненная редакция списка (май, 2019) включает свыше 8400 таксонов для разных экорегионов Мирового океана (преимущественно северо-восточной Атлантики и морей этого бассейна).

Индекс *AMBI* применялся в разных регионах, от континентального шельфа до эстуариев и прибрежных лагун вдоль берегов Европы (Атлантика, Балтийское, Черное, Средиземное, Северное и Норвежское моря), а также у берегов Гонконга, Уругвая и Бразилии для

экосистем, подверженных воздействию разного типа, включая сбросы бурового шлама, сброс сточных вод, загрязнение тяжелыми металлами, эвтрофикацию, дноуглубительные и инженерно-строительные работы, сооружение молов, смешанное загрязнение, драгирование, сброс отработанного грунта, выемку песка, нефтяное загрязнение, аквакультуру и рыборазведение [13, 169, 171, 174–181 и др.].

Итоги применения этого индекса неоднократно обсуждались [21, 182–187]. Основными его достоинствами можно считать:

- простоту расчета и интерпретации;
- необязательность выбора референтных участков в каждом конкретном районе работ в момент проведения обследования;
- возможность получения результатов в виде массива числовых данных, пригодного для статистического анализа;
- наличие программного обеспечения для расчета и анализа индекса и его модификаций, свободно распространяемого вместе с обновляемой базой данных (списком видов с их классификацией).

Было показано, что при расчете индекса, помимо численности, можно использовать также данные по биомассе, продукции и даже присутствию/отсутствию видов (последнее обстоятельство особенно важно при работе с историческими данными, содержащими лишь списки видов без величин их обилия) [188].

Среди недостатков и ограничений необходимо отметить следующие.

1. Классификация видов на экологические группы по типу чувствительности часто проводится на основе экспертных мнений без экспериментальной проверки или серии полевых наблюдений. Чувствительность любой популяции и ее способность к восстановлению зависит как от типа воздействия, так и от множества физико-химических и биологических параметров. В силу этого возможность простого и однозначного отнесения вида

к определенной группе крайне сомнительна и неоднозначна [62]. Так, данный индекс оказался ненадежен при оценке загрязнения тяжелыми металлами у побережья Великобритании [189], а также при оценке состояния эстуариев Австралии [190]. По мнению разработчиков индекса, при использовании многих видов возможные случаи неверной классификации будут взаимно компенсироваться, повышая тем самым статистическую надежность результатов [191], однако строгой проверки этого утверждения пока не проводилось.

2. Несмотря на широкий географический охват и продолжающуюся интенсивную работу по пополнению и уточнению базового списка видов, донная фауна многих регионов представлена в нем неполно. Это приводит к снижению надежности результатов при работе в таких регионах. По заключению разработчиков, если более 20% обнаруженных видов отсутствует в базовом списке, результаты следует «трактовать с осторожностью», при отсутствии же в списке более половины видов индекс неприменим [191, 192].

3. Надежность оценок резко падает при малом числе видов [1–3] и/или особей (<3 особей на пробу). К сожалению, подобные ситуации нередки как при определенных типах воздействия (например, извлечение или массовый дампинг грунта, интенсивные траления, залповые сбросы токсичных отходов), так и в местообитаниях, подверженных естественному стрессу (места скопления органики природного происхождения, приливные эстуарии с большим суточным или сезонным перепадом солености, высокоприбойные открытые пляжи рефлексивного типа и пр.). В подобных случаях применение *AMBI* дает неверные результаты.

Для минимизации риска таких ситуаций следует соблюдать следующие рекомендации [191]:

- данный индекс разработан только для рыхлых осадков и неприменим для твердых субстратов; в случае его использования из анализа следует исключить все нехарактерные для мягких осадков группы (например, *Nudibranchia*, *Bryozoa* и т. п.);

- исключить из анализа все организмы, не относящиеся к макрозообентосу (рыб, водоросли, планктонные организмы);

- исключить из анализа все пресноводные формы (например, *Cladocera*);

- при солености >10 psu исключить из анализа насекомых;

- исключить из анализа ювенильных или поврежденных особей, не поддающихся определению;

- ряд таксонов необходимо группировать (например, виды одного рода, если видовая идентификация невозможна);

- не использовать таксоны высокого ранга (например, *Bivalvia*, *Gastropoda*) за исключением тех, которые включены в таком виде в базовый список (например, *Nemertea*);

- использовать наиболее свежие версии списков;

- проводить расчет индекса для каждой повторности (пробы) отдельно, затем усреднять значения.

Multi-metric *M-AMBI*. Данная версия индекса *AMBI* предложена для минимизации проблем, возникающих из-за ошибочной классификации видов по классам чувствительности [172]. Модифицированный индекс *M-AMBI* представляет собой линейную комбинацию величин *AMBI*-индекса, числа видов в пробе (*S*) и индекса Шеннона (*H*):

$$M-AMBI = k + aAMBI + bS + cH,$$

причем величины вкладов каждого из компонентов (*a*, *b*, *c*) и константы *k* определяются методом дискриминантного анализа, обеспечивая наилучшую классификацию проб по классам

качества WFD (см. табл. 2.2.1) в пределах каждого типа сообществ. Апробация метода по обе стороны Атлантики (в Бискайском и Чесапикском заливах) показала хорошее совпадение между классификациями по методу *M-AMBI* и по экспертным оценкам группы независимых специалистов, а также его большую (по сравнению с *AMBI* или *B-IBI*) работоспособность в эстуарных зонах [172, 173].

Помимо *M-AMBI*, предложен целый ряд аналогичных вариантов комбинированных индексов на основе *AMBI*. Так, в Дании применяется индекс *DKI*, сочетающий значения *AMBI*, индекс Шеннона, суммарную численность и число видов, составляющие поправку, компенсирующую влияние низких значений плотности и разнообразия. Британский вариант (*AMBIGB*) включает, помимо *AMBI*, индекс Симпсона, суммарную численность и число видов [193]. Сиговини и соавторы [194] предложили упрощенную схему расчета:

$$M-AMBI = \frac{(AMBI + S + H)}{3}.$$

Комбинированный индекс для макрофауны рыхлых грунтов **Benthic Assessment Tool (BAT)** [195] включает в качестве метрик три показателя: индекс видового разнообразия Шеннона, индекс видового богатства Маргаллафа и *AMBI*-индекс. Значения всех индикаторов стандартизируются, при этом в массив исходных данных добавляются «виртуально худшая» и «виртуально лучшая» точки, представляющие наихудшие и наилучшие (равные референтным) значения всех трех индикаторов. Затем проводится факторный анализ данных методом главных компонент с варимакс-вращением осей в пространстве всех трех индикаторов.

BENTIX biotic index, предложенный для оценки качества вод Средиземного моря [187, 196], является по сути упрощенной версией

AMBI, в которой число экологических групп сокращено с пяти до трех. Как и в случае *AMBI*, его эффективность напрямую зависит от того, насколько точно классификация видов по группам отражает их реальную чувствительность к тому или иному типу нарушения. Есть данные, что он хуже оценивает иные, чем органическое загрязнение, виды нарушений [100, 197]. К тому же двум группам из трех придан одинаковый вес, так что фактически деление проводится всего по двум категориям, что снижает чувствительность индекса [22].

Benthic Quality Index (BQI). Индекс качества бентоса *BQI* был разработан Розенбергом и др. [198], чтобы свести к минимуму субъективизм при отнесении видов к тому или иному классу чувствительности. Предпосылкой служит модель Пирсона — Розенберга, согласно которой чувствительные к нарушению виды должны встречаться лишь в ненарушенных сообществах с высоким разнообразием. Напротив, толерантные виды способны существовать в условиях, в которых мало кто еще выживает, и, следовательно, в основном доминируют на участках с низким общим разнообразием. При расчете *BQI* используется следующая процедура:

1) для каждой пробы оценивается видовое разнообразие (как ожидаемое число видов на 50 особей, $ES50$) (см. «Методы, основанные на мерах разнообразия»);

2) для каждого вида строится график распределения его численности как функции видового разнообразия;

3) определяется такое значение разнообразия, ниже которого сосредоточено не менее 5% суммарной численности вида ($ES50_{0,05}$). Эта величина служит оценкой чувствительности/толерантности вида. Для толерантных видов значение $ES50_{0,05}$ низкое, для чувствительных — высокое;

4) значение индекса вычисляется по формуле

$$BQI = \left(\sum_{i=1}^S (p_i \cdot ES50_{0,05i}) \right) \cdot \log_{10}(S+1),$$

где p_i — доля i -го вида в пробе, S — общее число видов в пробе.

Участок (станция) с наивысшим значением *BQI* считается референтным.

В данной форме индекс был опробован на материале по прибрежным водам Швеции и дал хорошие результаты. Однако дальнейший опыт применения на Балтике показал, что некоторые чувствительные, но высокоподвижные виды (например амфиподы) могут в единичных случаях встречаться в пробах, отобранных с сильно нарушенных участков. Наличие такого «случайно забредшего» вида при общей бедности бентоса в данной точке неоправданно сильно завышает значения индекса. Для преодоления этого недостатка был предложен поправочный коэффициент на низкую численность [199]. Кроме того, была предложена статистическая процедура установления граничных значений *BQI* для классов качества среды по классификации WFD.

Была также предложена модификация индекса с использованием таксономического определения только до уровня семейств (*BQI-Family* [200]). Этот индекс при гораздо меньших затратах квалифицированного труда при разборе материала достоверно коррелирует со значениями других и обеспечивает качественную и надежную оценку состояния бентоса.

Рюгг и Норлинг [201] для целей биоиндикации морских бентосных сообществ у побережья Норвегии использовали **Norwegian Sensitivity Index (NSI)** и **Indicator Species Index (ISI)**. Оба индекса основаны на тех же общих принципах, что и *BQI*, различаясь лишь деталями определения индикаторных весов отдельных видов.

Подводя итог изложенному в 2.2, можно констатировать, что существует огром-

2.2. Оценка состояния морских экосистем с использованием методов биологической индикации

ное разнообразие методических подходов и конкретных показателей, предложенных для целей биоиндикации и оценки состояния морских экосистем. Всего предложено более 300 индексов, из которых около 30 нашли широкое применение и включены в официальные программы мониторинга и оценки тех или иных стран [14, 15, 201, 202]. Однако накопленный к настоящему моменту опыт показывает, что оценки на основе какого-то одного показателя не являются ни надежными, ни универсальными. Поэтому наиболее перспективным следует признать комбинированный подход, при котором итоговая оценка определяется на основе результатов нескольких взаимодополняющих методов. Именно такой подход положен в основу большинства современных систем биоиндикации, применяемых в европейских странах, США и Канаде. Результаты сравнения пригодности разных индексов, проводившегося на разных наборах данных, в разных экорегионах и типах местообитаний, при разных типах воздействий, изложены в целом ряде работ, часть из которых цитирована выше. Анализ результатов и выводов, изложенных в этих работах, показал, что хотя в целом оценки, полученные с использованием разных индексов в пределах одного региона, показывают согласованные тренды по степени нарушенности экосистем, однако уровень этой согласованности существенно образом варьирует в зависимости от набора индексов, региона, типа местообитания и характера нарушений. Особенно сильная рассогласованность наблюдается в отнесении отдельных участков к тому или иному классу экологического качества по классификации WFD. В связи с этим на настоящий момент нет возможности рекомендовать единый метод оценки или набор показателей как наиболее пригодный для повсеместного использования.



Отбор проб донных организмов. Баренцево море

Скалистые берега острова Врангеля. Чукотское море



Специфика оценки устойчивого состояния морских экосистем Арктики с использованием биоиндикации

Характер климата и гидрологического режима высоких широт (низкие средние температуры, сильные внутригодовые колебания условий среды, краткость безледного периода) определяют и многие биологические особенности морских экосистем Арктики. В первую очередь это выраженная сезонная динамика с кратким, но интенсивным периодом весенне-летнего развития и высокой продуктивности. С одной стороны, сезонность накладывает отпечаток на жизненные циклы, поведение, распределение, динамику численности, внутри- и межвидовые взаимоотношения арктических обитателей, обуславливая сильную внутригодовую изменчивость многих показателей, используемых в качестве индикаторов. Вследствие этого при сборе и анализе данных необходимо учитывать фактор сезонности [161, 203]. С другой стороны, эти же климатические особенности серьезно ограничивают возможности проведения полевых работ на протяжении большей части года по техническим и логистическим причинам.

Значительная часть морских прибрежных вод Российского сектора Арктики относится к эстуарно-дельтовым районам либо находится под воздействием пресноводного стока крупных северных рек, таких как Северная Двина, Печора, Обь, Енисей, Лена и др. Устьевые и эстуарные районы, с одной стороны, являются зонами активной хозяйственной деятельности: там сосредоточены транспортные пути, портовые сооружения, нефтегазовые терминалы, рыбоперерабатывающие предприятия и т. д. Кроме того, зоны контакта мор-

ских и пресных вод являются «маргинальным фильтром» для взвешенных и растворенных веществ, поступающих в океан с континента, включая загрязнения. Работа седиментационной и сорбционной частей фильтра дополняется биоассимиляцией и биофильтрацией [204]. Таким образом, это зоны с высокой антропогенной нагрузкой, требующие особого внимания при оценке состояния морских экосистем Арктики. С другой стороны, как уже отмечалось выше, экосистемы этих зон находятся в условиях естественного стресса, для них характерна крайняя пространственная неоднородность с резкими градиентами абиотических факторов, что затрудняет проведение биоиндикации и интерпретацию ее результатов. Более того, при разных значениях параметров среды (в частности, солености или температуры) оценки чувствительности и толерантности многих видов могут сильно варьировать, соответственно будут меняться и их индикаторные веса [62, 63].

Условия обитания в высоких широтах определяют ряд специфических черт арктической биоты, существенных для биоиндикации [205]. Для многих донных беспозвоночных, населяющих арктические воды, характерно укорочение или полное отсутствие стадии пелагической личинки в жизненном цикле, что ограничивает их способности к расселению и реколонизации нарушенных местообитаний. Есть данные, что в полярных водах многие группы более уязвимы к нарушающим факторам. Так, виды полярных морей по сравнению с обитателями умеренных и тропических вод

оказались в целом более чувствительны по отношению к таким тяжелым металлам, как кадмий, цинк и свинец. При этом биотесты на полярных организмах с их более низким уровнем метаболизма и медленным развитием требуют более продолжительных сроков экспозиции для выявления эффекта [206, 207].

Уровень наших знаний об арктических экосистемах, их устойчивости к нарушениям и способности к восстановлению фрагментарен. Биология арктических видов, включая даже наиболее массовые, изучена недостаточно, их реакция на неблагоприятные воздействия неизвестна. Это затрудняет использование их в качестве биоиндикаторов. В результате список объектов, потенциально пригодных в качестве индикаторов видового и субвидового уровней, и без того ограниченный в силу бедности арктической биоты, критически сужается [61].

Необходимо учитывать, что опыт использования большей части индикаторов ограничивается почти исключительно западными и восточным побережьями Северной Атлантики и европейскими морями умеренного пояса, вопрос же их применимости к экосистемам высоких или низких широт остается открытым. За исключением отдельных работ практически нет опыта применения этих методов в Арктике. Так, комбинированные индексы использовались для оценки воздействия на бентос тяжелых металлов в Гренландии [208] и сточных вод — в Канадской Арктике [209]. В первом случае использовались индексы *AMBI* и *DKI*, во втором — *AMBI*

и индексы разнообразия Шеннона и Пиелу. Для целей биоиндикации морских бентосных сообществ у побережья Норвегии, помимо *AMBI*, использовались Norwegian Sensitivity Index (*NSI*) и Indicator Species Index (*ISI*). Оба индекса основаны на тех же общих принципах, что и Индекс качества бентоса *BQI*, различаясь лишь деталями определения индикаторных весов отдельных видов [200]. В работе приводится список 516 таксонов донных беспозвоночных с указанием экологической группы (степени чувствительности) по методикам *NSI* и *AMBI*. Сравнение этих классификаций показало заметные расхождения в оценках отдельных таксонов. Значения *NSI* лучше коррелировали с уровнем стресс-факторов, чем значения *AMBI*, причем в арктической зоне (Норвежское море) это преимущество было более очевидно, чем в Северном море. Метод *ABC* применялся для оценки состояния бентоса арктических морей России [159, 160, 210, 211]. Следует подчеркнуть, что обоснованные пороговые значения, критерии и стандарты, необходимые для надежной оценки результатов биоиндикации, для высокоарктических регионов отсутствуют. Во всех перечисленных работах использовались либо критерии, разработанные для умеренных вод, либо сравнение с «локальной нормой» для условно ненарушенных местообитаний.

Основные проблемы, связанные с выбором и практическим применением методов биоиндикации, заключаются в следующем:

- экологические особенности видов, их предпочтения, степень чувствительности/устойчивости и значимость в сообществе могут варьировать в зависимости от условий среды. Следовательно, индикаторные веса, присвоенные данному виду в одном регионе или местообитании, необязательно будут адекватны в другом районе и/или местообитании;
- сам видовой состав биоты разных биогеографических регионов может существенно

разниться, что не позволяет целиком использовать готовые сводки видовых характеристик, основанные на данных по другим регионам;

- структурные характеристики экосистем также зависят от условий среды, что сказывается на поведении индексов, опирающихся на эти характеристики;
- специальные исследования показали, что надежность и разрешающая способность большинства методов прямо зависит от удачного (или неудачного) выбора референтных (контрольных, эталонных) участков. Кроме того, для ряда индексов необходимы также данные по всему спектру местообитаний разной степени нарушенности;
- большинство индикационных систем, адекватно отражая степень негативного воздействия в целом, как правило не объясняет, какими именно факторами оно создается и каковы конкретные источники воздействия. В частности, многие индексы оказались слабо способны разделить эффекты естественного среднего стресса и антропогенного воздействия.

В результате, как показал опыт практического применения методов биоиндикации, эти методы часто оказываются неработоспособны при механическом их переносе в другие регионы. Планомерное использование любого метода биоиндикации в Арктике потребует предварительной региональной адаптации. Такая адаптация включает как корректировку списков индикаторных видов и их классификацию по экологическим группам, так и последующую калибровку самих оценочных шкал (границ классов качества) с учетом особенностей экосистем в конкретных регионах и биотопах. Исходя из вышеизложенного, следует согласиться с мнением ведущих специалистов, что использование комбинации взаимодополняющих индексов дает более точную и объективную картину состояния донных экосистем, чем какой-то один индекс.

В качестве наиболее подходящих кандидатов для формирования такой комбинации можно рекомендовать:

- индекс *M-AMBI*;
- индекс *BQI* (или *NSI*);
- полихетно-амфиподный индекс *BOPA* в его последних модификациях;
- *ABC*-метод (*W*-индекс размерной структуры);
- индекс таксономического разнообразия *AvTD*;
- оценка видового разнообразия (ожидаемое число видов на стандартную выборку $ES(n)$ или индекс Шеннона (H)).

Первые два показателя достаточно широко применяются, опробованы на разных сообществах и в разных регионах и в целом зарекомендовали себя как наиболее надежные и отвечающие мировым стандартам. Один из них может быть положен в основу системы долговременного мониторинга и оценки состояния среды в ключевых районах. При этом следует учитывать, что оба метода достаточно трудоемки. Первый потребует предварительной региональной адаптации, в частности коррекции и расширения видовых списков по экологическим группам с учетом специфики арктической фауны; второй — калибровки на большом материале (не менее 50–100 проб, отражающих весь спектр условий от эталонных ненарушенных сообществ до сильно нарушенных или загрязненных). Последние четыре показателя достаточно просты, не требуют больших затрат времени и труда на предварительную адаптацию и тщательную таксономическую обработку, нетребовательны к объему материала и могут использоваться как в качестве дополнения к основному методу индикации, так и для экспресс-оценки в пилотных обследованиях.

Белый медведь. Архипелаг Новая Земля, Баренцево море





Глава 3

**ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ —
БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДИКАТОРОВ
СОСТОЯНИЯ МОРСКИХ
АРКТИЧЕСКИХ ЭКОСИСТЕМ**

Alexandrium ostenfeldii

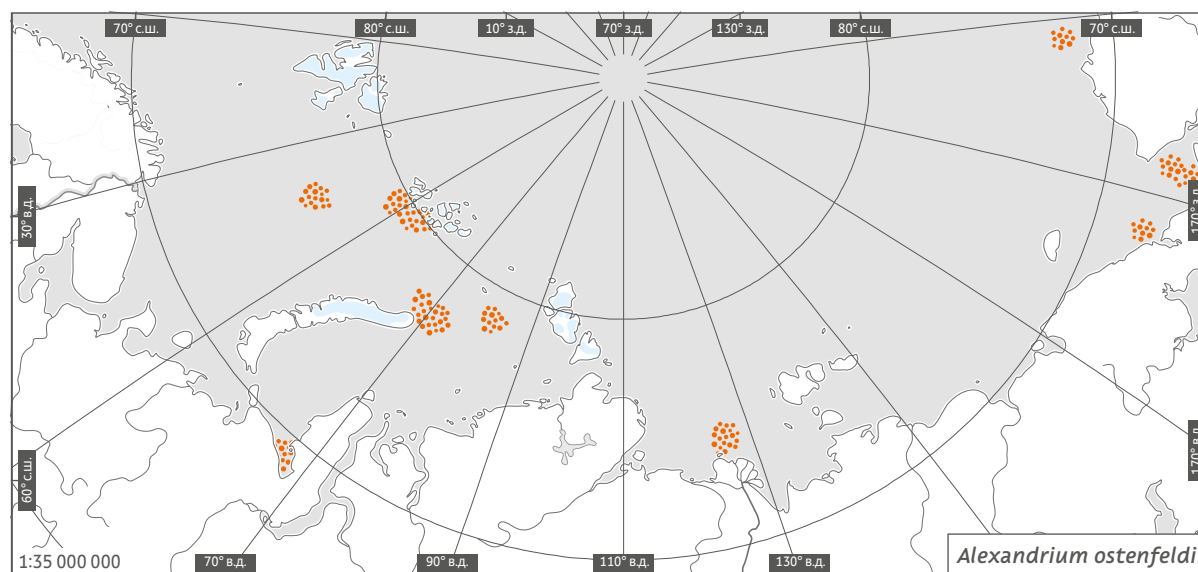
3.1.


Систематическое положение

Отдел	Alveolata
Класс	Dinophyceae
Порядок	Gonyaulacales
Семейство	Gonyaulacaceae LINDEMANN
Род	<i>Alexandrium</i> HALIM
Вид	<i>Alexandrium ostenfeldii</i> (PAULSEN) BALECH & TANGEN

Один из типичных представителей морских планктонных панцирных динофлагеллят, имеющих перидиниоидные черты макроморфологии. Встречается, как правило, в холодных прибрежных водах, в основном вдоль западного побережья Европы.

Макроморфология. Клетки *A. ostenfeldii* характеризуются средним размером и почти сферической формой (рис. 3.1.1–3.1.4). Клетки часто встречаются как по отдельности, так и в двухклеточных колониях. Эпивальва и гиповальва примерно равны по высоте (см. рис. 3.1.1–3.1.4). У этого вида тонкие целлюлозные текальные пластинки панциря и характерная крупная вентральная пора на первой апикальной пластинке (1') (рис. 3.1.5). Мелкие поверхностные поры многочисленны и распределены неравномерно. Размеры клеток варьируются не слишком сильно: 40–56 мкм в длину и 40–50 мкм по ширине трансдиаметра [1–6]. Клетки содержат радиально расходящиеся хлоропласты. Ядро U-образное, расположено в экваториальной области [2].



 область распространения

Описание панциря. Формула пластин для *A. ostenfeldii* выглядит следующим образом: Po, 4', 6'', 6c, 10s, 5''', 2''''.

Апикальная поровая пластина (Po) относительно крупная, с большим отверстием в форме запятой (см. рис. 3.1.5). Она может быть либо в прямом контакте с первой апикальной пластиной (1'), либо косвенно соединяться с ней тонким швом (см. рис. 3.1.5). Отличительной для этого вида является пластина 1': она имеет большую характерную брюшную пору, и угол 90° образуется в точке,

где соприкасаются вентральная пора и 4' (четвертая апикальная) пластина (см. рис. 3.1.5). Отличительная шестая прициркулярная пластина (6'') более широкая, чем высокая (см. рис. 3.1.5) [1, 2, 4, 5]. Широкая эпивальва выпукло-коническая, в то время как гиповальва — полусферическая, с наклонно сплюснутым антапексом (см. рис. 3.1.2). Слегка углубленная поясковая борозда (цингулюм) занимает экваториальное положение и смещена в нисходящем направлении менее чем в 1 раз по высоте; имеет узкие края (см. рис. 3.1.2).

3.1. Динофитовые (=динофлагелляты; =перидиниевые)

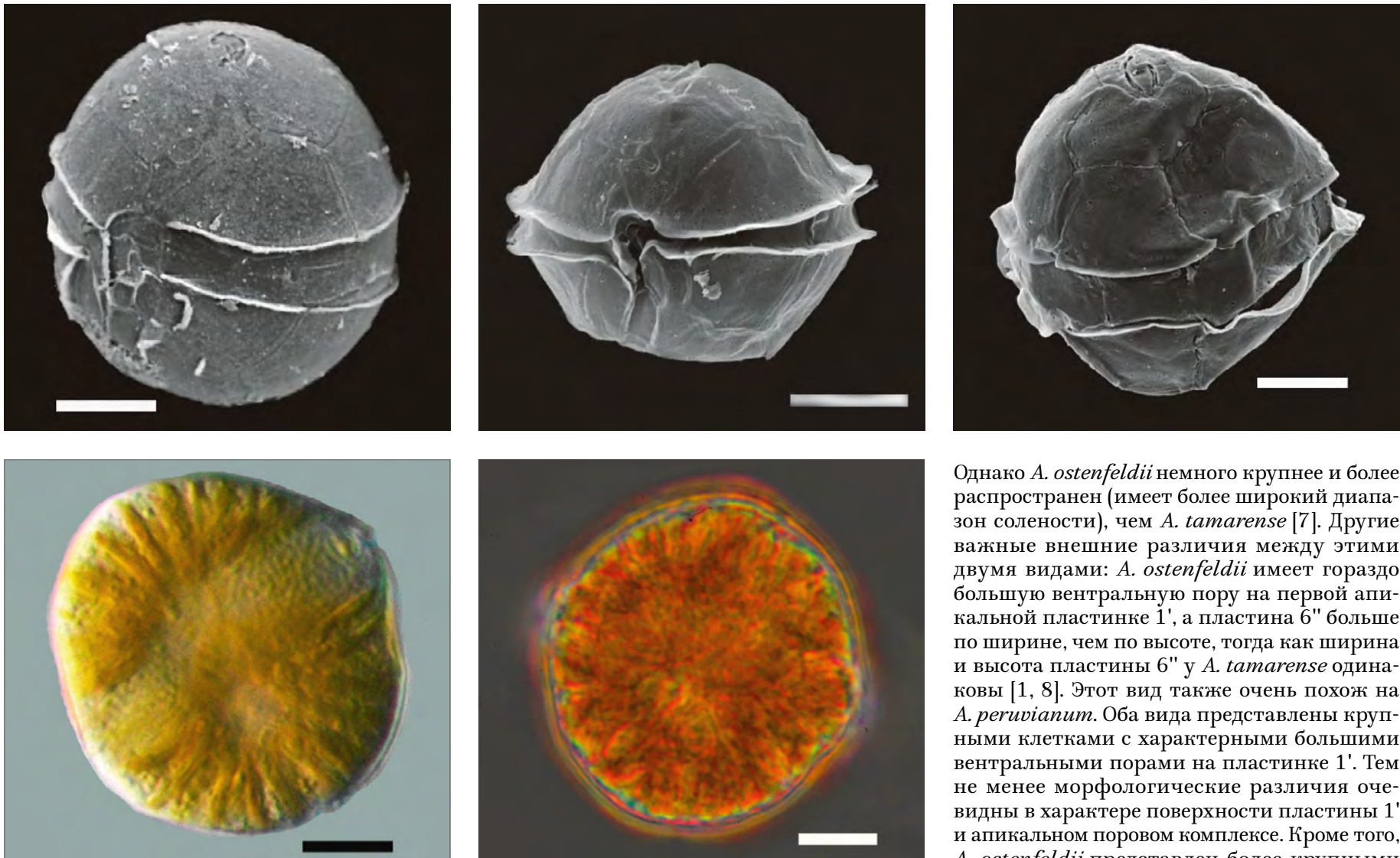


Рис. 3.1.1. Вегетативные клетки *Alexandrium ostenfeldii*. Снимки выполнены с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) и светового микроскопа (СМ). Масштабная линейка 10 мкм. Модифицировано по [10]

Продольная борозда (сулькус) слегка расплющена и незаметна [1-5].

Возможные ошибки идентификации. *A. ostenfeldii* легко ошибочно идентифицируют как другие виды *Alexandrium*. Для точно-

го определения часто необходимо детальное изучение конфигурации пластин панциря [1, 4]. В частности, путают *A. ostenfeldii* и *A. tamarense*, поскольку они идентичны по размерам и часто встречаются вместе.

Однако *A. ostenfeldii* немного крупнее и более распространен (имеет более широкий диапазон солёности), чем *A. tamarense* [7]. Другие важные внешние различия между этими двумя видами: *A. ostenfeldii* имеет гораздо большую вентральную пору на первой апикальной пластинке 1', а пластинка 6'' больше по ширине, чем по высоте, тогда как ширина и высота пластины 6'' у *A. tamarense* одинаковы [1, 8]. Этот вид также очень похож на *A. peruvianum*. Оба вида представлены крупными клетками с характерными большими вентральными порами на пластинке 1'. Тем не менее морфологические различия очевидны в характере поверхности пластины 1' и апикальном поровом комплексе. Кроме того, *A. ostenfeldii* представлен более крупными клетками и продуцирует токсины PSP – paralytic shellfish poisoning [1, 5, 6].

Размножение. Обычно *A. ostenfeldii* размножается бесполом путем, косым делением клетки надвое, характерным для перидиниоидных динофлагеллят. У этого вида также есть половой процесс с изогамным типом ко-

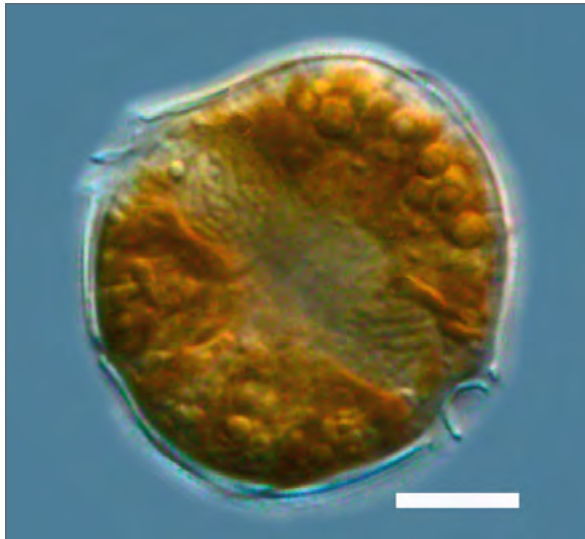
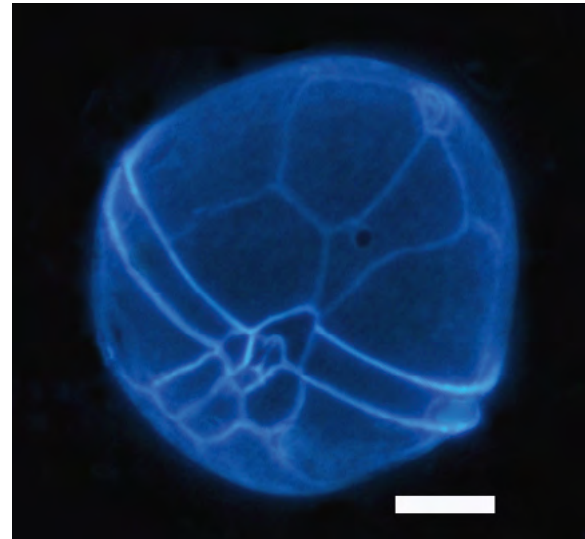


Рис. 3.1.2 Vegetативные клетки *Alexandrium ostenfeldii*. Снимки выполнены с помощью СМ. Масштабная линейка 10 мкм. Модифицировано по [9]



Панцирь *A. ostenfeldii*. Снимки выполнены с помощью флуоресцентной приставки к СМ. Масштабная линейка 10 мкм. Модифицировано по [10]

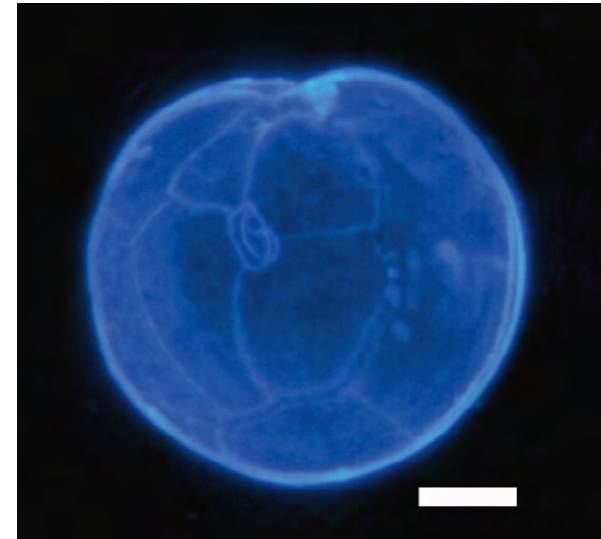


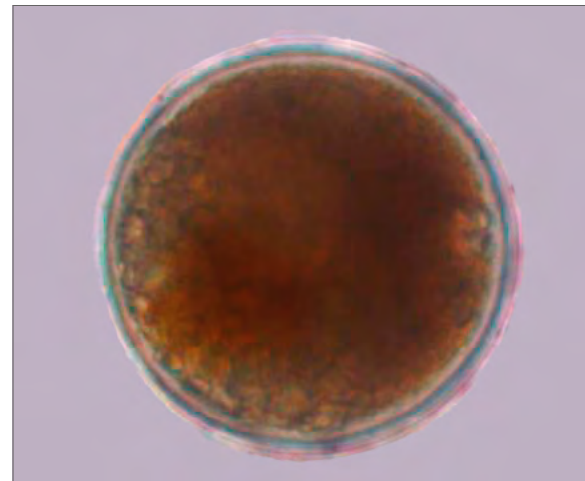
Рис. 3.1.3

пуляции, в результате которого образуется планозигота [9].

Экология. *A. ostenfeldii* — это планктонный эстуарный вид динофлагеллят, встречающийся в небольшом количестве, в основном вдоль западного побережья Европы, а в последнее время и вдоль юго-восточного побережья Новой Шотландии (Канада) [10]. До настоящего времени не сообщалось о случаях массового развития (цветения) этого вида в море, за исключением локальной вспышки обилия в канале из Брюгге в Зеебрюгге, в Бельгии, в июне 1939 г., но он был описан как *Pyrodinium phoneus* [8, 11]. *A. ostenfeldii* производит цисты, способные переживать период покоя на дне или в придонном слое мутьевой взвеси. Цисты крупные, овально-сферические, размером 35–40 мкм по наибольшей оси. Цисты имеют бледную окраску с красновато-коричневыми гранулами и четко выраженным поясным желобком (см. рис. 3.1.4). Их гладкая и прозрачная клеточная стенка часто бывает покрыта слизью [9, 12].

Токсичность. Рядом исследователей давно высказываются определенные сомнения в отношении токсического потенциала этого вида [1, 8]. Поскольку *A. ostenfeldii* не образует

моновидовых цветений, трудно определить потенциал этого вида по производству токсинов. *A. ostenfeldii*, однако, способен продуцировать токсины, вызывающие паралитическое отрав-



Внешний вид живых цист *Alexandrium ostenfeldii* размером 35–40 мкм. Снимки цист выполнены с помощью СМ. Модифицировано по [12]

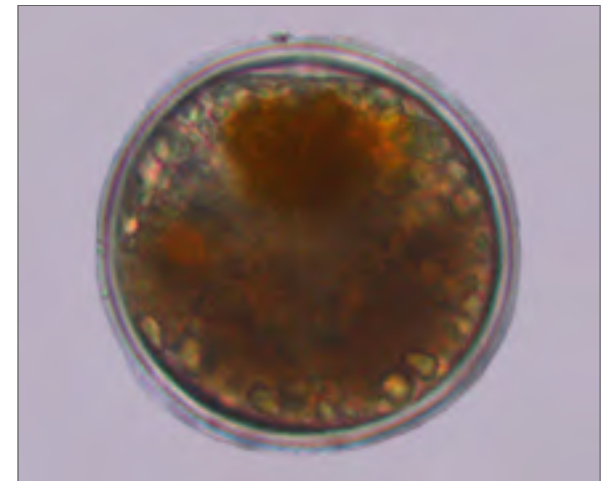


Рис. 3.1.4

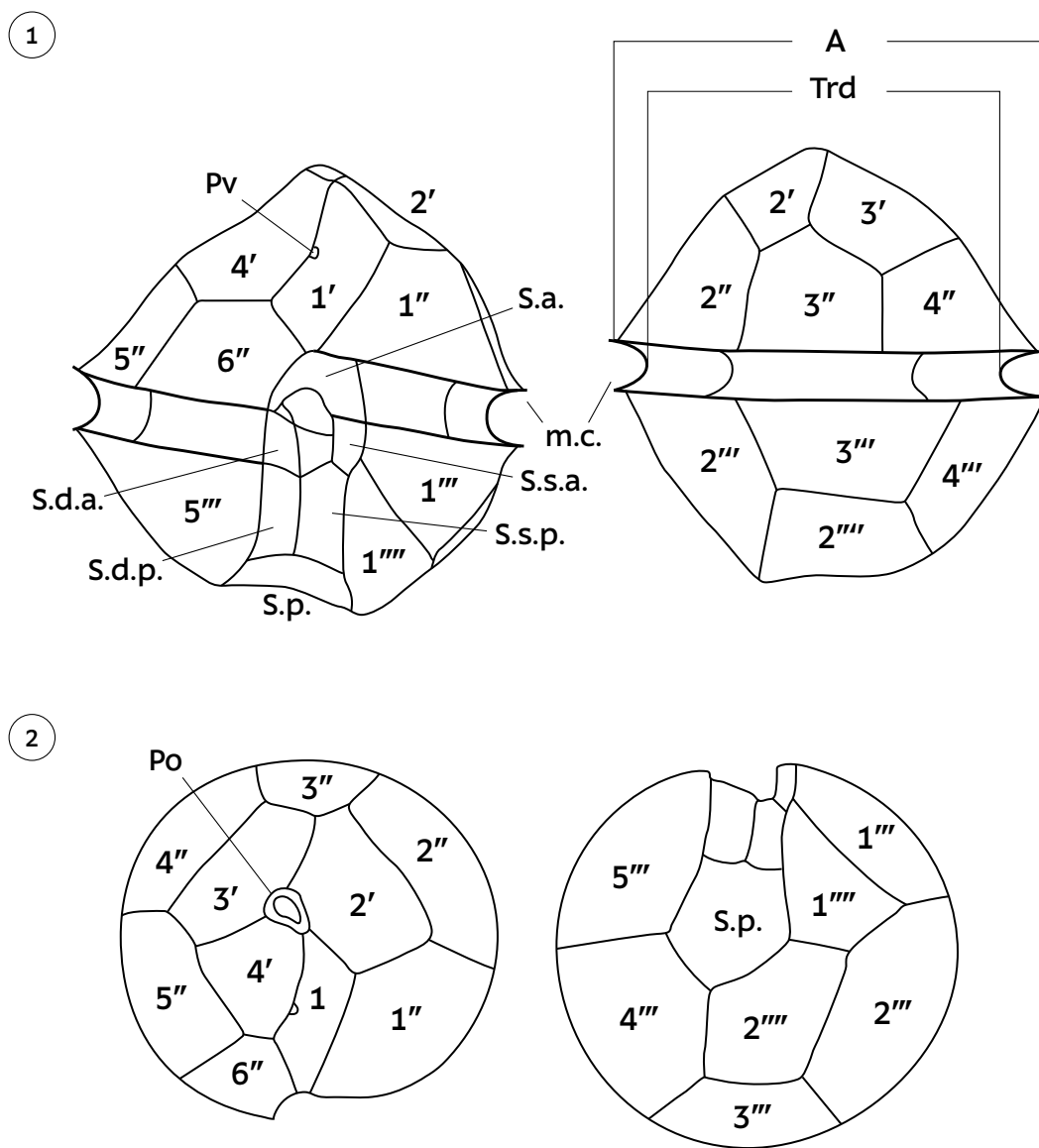


Рис. 3.1.5 Схема расположения и обозначения элементов панциря динофлагеллят рода *Alexandrium*: задняя сулькальная пластина (S.p.); передняя сулькальная пластина (S.a.); апикальная поровая пластина (Po); апикальные пластины (1'–4'); прицингулярные (1''–6''); цингулярные (с), постцингулярные (1'''–5'''); антапикальные (1''''–2'''); комплекс центральных пластин продольной борозды (S.d.a., S.d.p., S.s.a., S.s.p.); вентральная пора (Pv); амплитуда (A) и трансдиаметр (Trd). Адаптировано по [1]

ление моллюсками (PSP – paralytic shellfish poisoning), хотя он является наименее токсичным из всех видов *Alexandrium*, протестированных на токсины PSP [13, 14]. Этот вид был связан с отравлением моллюсками в Скандинавии [9], и один отчет о токсичности мидий, вызвавших ряд тяжелых, в том числе смертельных отравлений (где он был описан как *Pyrodinium phoneus*), был получен из Бельгии [11].

Сравнительно недавно исследование аквакультуры моллюсков из Новой Шотландии выявило присутствие спирилидов – быстродействующих нейротоксинов – в основном вырабатываемых штаммами *A. ostenfeldii*, в Западной Атлантике [10]. Также по данным [8], в результате исследований на инфузориях из групп тинтинид, подвергшихся воздействию высоких концентраций *A. ostenfeldii*, было выявлено беспорядочное плавание (в том числе в обратном направлении) с последующим набуханием и лизисом инфузорий.

Вид при массовом развитии может являться индикатором токсического заражения участка акватории, на который распространяется цветение.

Распространение вне морей Российской Арктики. До недавнего времени считалось, что холодноводный эстуарный вид *A. ostenfeldii* ограничен в своем распространении западноевропейским побережьем: Исландия и Норвегия [2, 15, 16], Дания [7], Бельгия (как *Pyrodinium phoneus* [11] и Испания [17]. Недавно были собраны клетки *A. ostenfeldii* из Александрийской гавани (Египет), а также в северо-западной части Тихого океана, в прибрежной зоне штата Вашингтон (США) [1, 8]. Популяции также наблюдались в Британской Колумбии и у берегов Камчатского полуострова в Тихом океане [3, 5, 6]. Для северо-западной части Атлантического океана сообщалось о клетках из Канады: в зал. Святого Лаврентия [18] и юго-восточной части Новой Шотландии [10].

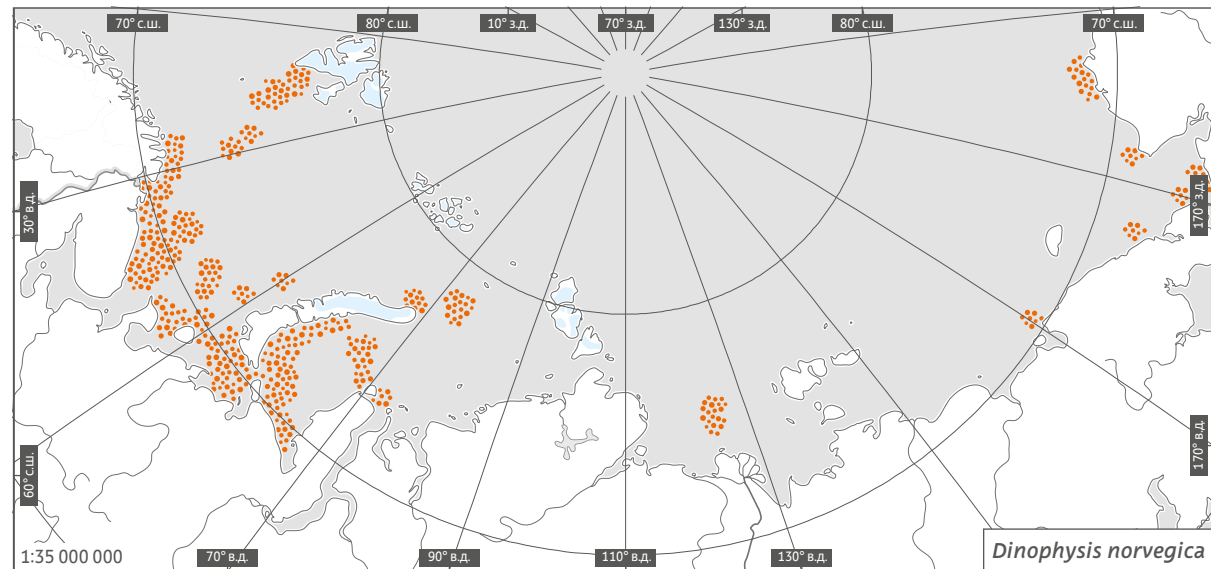
Dinophysis norvegica


Систематическое положение

Отдел	Alveolata
Класс	Dinophyceae
Порядок	Dinophysiales
Семейство	Dinophysiaceae STEIN
Род	<i>Dinophysis</i> EHRENBURG
Вид	<i>Dinophysis norvegica</i> CLAPAREDE & LACHMANN

Планктонный одноклеточный миксотрофный микрофит, представитель панцирных динофлагеллят. Относится к числу токсичных видов, способных вызывать цветение поверхности моря. Широко распространен в холодных, неритических водах умеренных и северных широт [1, 2].

Макроморфология. Клетка *D. norvegica*, как и у прочих представителей этого рода, сжата с боков и имеет общий габитус продолговатой линзы, снабженной крыловидными элементами панциря. Эпивальва сравнительно небольшая и низкая (напоминающая кепку) на фоне значительно большей гиповальвы (дорсо-вентральная глубина эпитеки составляет 1/2–2/3 гипотеки). Форма клетки в боковой проекции у *Dinophysis* является ключевым критерием для идентификации [3], однако у этого вида форма и размер могут значительно варьироваться [4]. Клетки обычно крупные, яйцевидные и хорошо оконтуренные, нижний (задний) конец треугольно-трапециевидно заужен, антапекс заострен или слегка закруглен. Вдоль закругленного дорсального (спинного) края могут располагаться небольшие бугря-



 область распространения

щиеся выступы. Наибольшая ширина клетки на уровне ее середины или немного выше. Левое крыло продольной борозды охватывает около 2/3 длины клетки [2–6]. Толстые текальные пластины, сформированные из целлюлозы (как у большинства динофлагеллят), грубо ареолированы, и каждая ареола имеет пору. Клетки сильно изменяются по длине (48–80 мкм) и по ширине (39–70 мкм). Вся клетка по форме напоминает «кружку» (гиповальва) с маленькой «крышкой» (эпивальва) и «ручкой» (высокое крыло левой

продольной борозды) (рис. 3.1.6) [7]. Клетка имеет желтые хлоропласты, ядро располагается в задней части.

Описание панциря. Эпивальва маленькая и низкая, плоская или слабо выпуклая и скрыта крыльями (lists) поперечной борозды (cingulum), образована четырьмя текальными и двумя апикальными пластинами, с извилистой скульптурой [3, 5, 6]. Поперечная борозда состоит из четырех неравных пластин (все с порами), имеет два хорошо сформированных крыла (или перепонки): переднее поясковое

3.1. Динофитовые (=динофлагелляты; =перидиниевые)

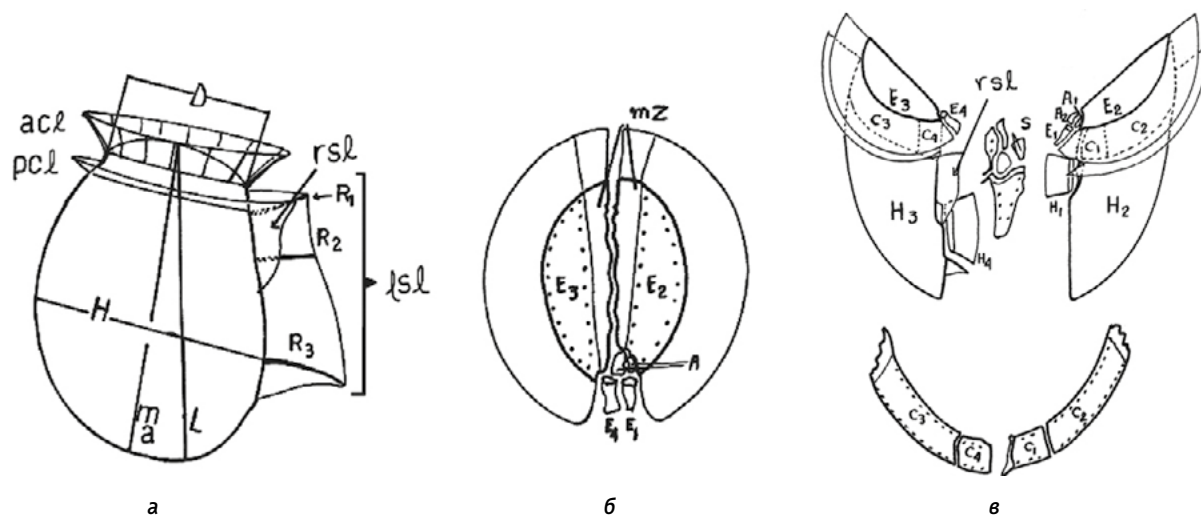


Рис. 3.1.6 Схема панциря клетки *Dinophysis* с 18 пластинами: а — вид сбоку справа, показывающий способ проведения измерений (ACL — переднее поясковое крыло с ребрами; PCL — заднее поясковое крыло; RSL — правое крыло продольной борозды; LSL — левое крыло продольной борозды с тремя ребрами (R_1 — переднее, R_2 — среднее и R_3 — нижнее); D — глубина эпивальвы (дорсо-вентральная ширина); H — глубина гиповальвы; L — продольная ось; ma — средняя ось); б — апикальный (с передней стороны) вид эпителия с его слегка отделенными компонентами (E_1, E_2, E_3, E_4 — пластинки эпитеки; A — апикальные пластинки; mz — мегацитная зона). Заметно, что большая часть эпивальвы образована двумя дорсальными пластинками (E_2 и E_3) и что все четыре способствуют интеграции переднего пояскового крыла; в — вид снизу, с двумя открытыми клапанами и более разделенными в дорсальной области и деталями поясных пластин (C_1-C_4) (RSL — правое крыло продольной борозды; E_1-E_4 — пластинки эпивальвы; H_1-H_4 — пластинки гиповальвы; s — продольная борозда, образованная четырьмя мелкими пластинами; A_1 и A_2 — мелкие апикальные пластины). Большая часть гиповальвы образована большими пластинами H_2 и H_3 . Модифицировано по [8]

крыло (ACL — anterior cingular list) и заднее поясковое крыло (PCL — posterior cingular list) (см. рис. 3.1.6). Как правило, они покрыты нерегулярными грубыми или тонкими извилистыми линиями или сетками. Оба крыла вытянуты немного вперед [5, 6]. Жгутиковая пора размещается в верхней части продольной борозды (sulcus). Левое крыло продольной борозды (LSL — left sulcal list) длинное, армировано тремя ребрами, относительно узкое (средняя максимальная ширина 10 мкм) и изогнуто вправо между вторым и третьим ребром (см. рис. 3.1.6). Первое и второе ребра выступают вперед; третье ребро изогнутое или прямое и выступает назад. Третье ребро

расположено в средней точке клетки или чуть выше нее (см. рис. 3.1.6). Правое крыло продольной борозды (RSL — right sulcal list) небольшое, уже левого и заканчивается на уровне его второго ребра. На крыльях может быть заметная поверхностная орнаментация, или они могут быть гладкими [2, 5, 6]. Гиповальва из четырех больших пластин составляет большую часть клетки. Контур гиповальвы может быть гладким (рис. 3.1.7–3.1.9), но часто он грубый с небольшими нерегулярными шиповатыми буграми вдоль спинного края заднего конца (см. рис. 3.1.9). Спинной край плавно выпуклый до уровня третьего бороздчатого ребра, ниже становится вогнутым или

прямым к антапикальному концу, который обычно имеет узкую округлую или треугольную форму (см. рис. 3.1.7–3.1.9). Брюшной край прямой или выпуклый, становящийся вогнутым ближе к антапексу [4–6].

Возможные ошибки идентификации.

D. norvegica по форме очень похож на *D. acuta* и поэтому может быть легко ошибочно определен. В 1976 г. было обнаружено, что паттерны пластин этих двух видов очень похожи, но у *D. norvegica* они более вариабельны [5]. Эти виды могут различаться по размеру (хотя они перекрываются) и ширине клетки: *D. acuta* крупнее и шире ниже середины клетки, тогда как *D. norvegica* меньше и шире в средней части клетки [1–6]. Кроме того, *D. acuta* имеет более длинное LSL (относительно длины клетки) [5]; *D. norvegica* больше сужается к антапексу и не имеет выпячивания гиповальвы, характерного для *D. acuta* [1]; LSL у *D. norvegica* поворачивается вправо между вторым и третьим ребрами и выглядит уже, чем у *D. acuta* [5, 6].

Разновидности *D. norvegica* значительно различаются по размеру и форме [5, 9]. Описан ряд форм и вариететов: *D. norvegica* var. *debilior* Paulsen и *D. norvegica* var. *crassior* Paulsen, оба из которых впоследствии были подняты до уровня видов [10]. Однако позже их стали рассматривать как различные формы *D. norvegica*. Диморфные клетки *D. norvegica* были обнаружены в датских водах: одна половина теки была меньше, с округлыми краями и остrokонечным антапексом (*D. norvegica* f. *crassior*); другая половина была с более отчетливо вогнутым углублением в нижней трети брюшного края и более округлым антапексом (*D. norvegica* f. *debilior*). Весьма вероятно, что эти клетки представляют собой стадию гаметогенеза, или они могут быть примерами естественного изменения вида [11].

Особенности пигментации. Пигментный состав *D. norvegica*, выделенного из центральной части Балтийского моря, отличается от

3.1. Динофитовые (=динофлагелляты; =перидиниевые)

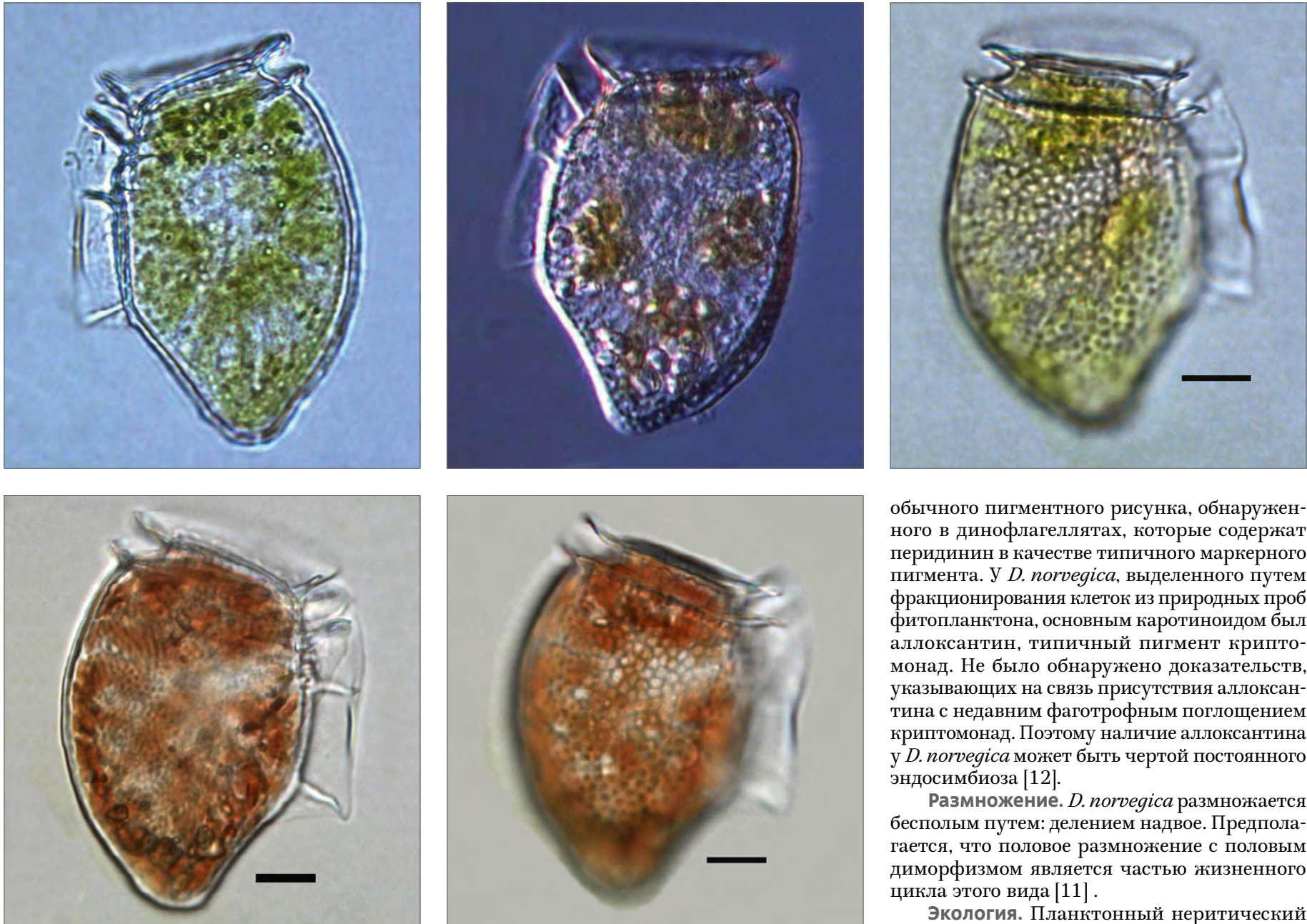


Рис. 3.1.7 Внешний вид клеток *Dinophysis norvegica*. Длина клеток — 48 мкм, ширина — 39 мкм. Снимок выполнен с помощью СМ. Масштабная линейка 10 мкм

обычного пигментного рисунка, обнаруженного в динофлагеллятах, которые содержат перидинин в качестве типичного маркерного пигмента. У *D. norvegica*, выделенного путем фракционирования клеток из природных проб фитопланктона, основным каротиноидом был аллоксантин, типичный пигмент криптононад. Не было обнаружено доказательств, указывающих на связь присутствия аллоксантина с недавним фаготрофным поглощением криптононад. Поэтому наличие аллоксантина у *D. norvegica* может быть чертой постоянной эндосимбиоза [12].

Размножение. *D. norvegica* размножается бесполом путем: делением надвое. Предполагается, что половое размножение с половым диморфизмом является частью жизненного цикла этого вида [11].

Экология. Планктонный неритический вид [2, 3, 8]. Были отмечены случаи цветения у берегов арх. Британские острова [13], Сканди-

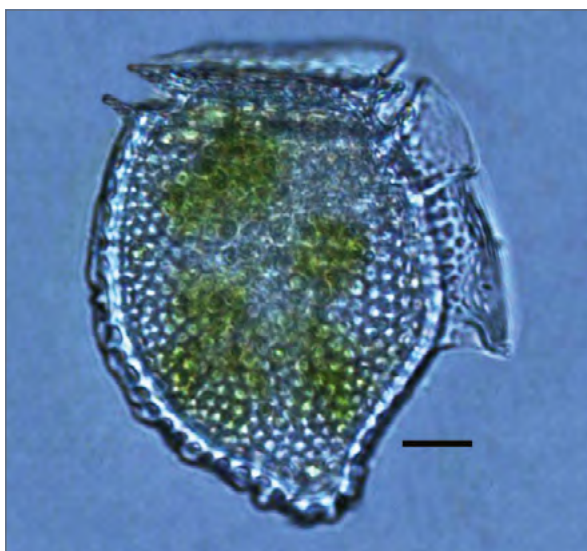
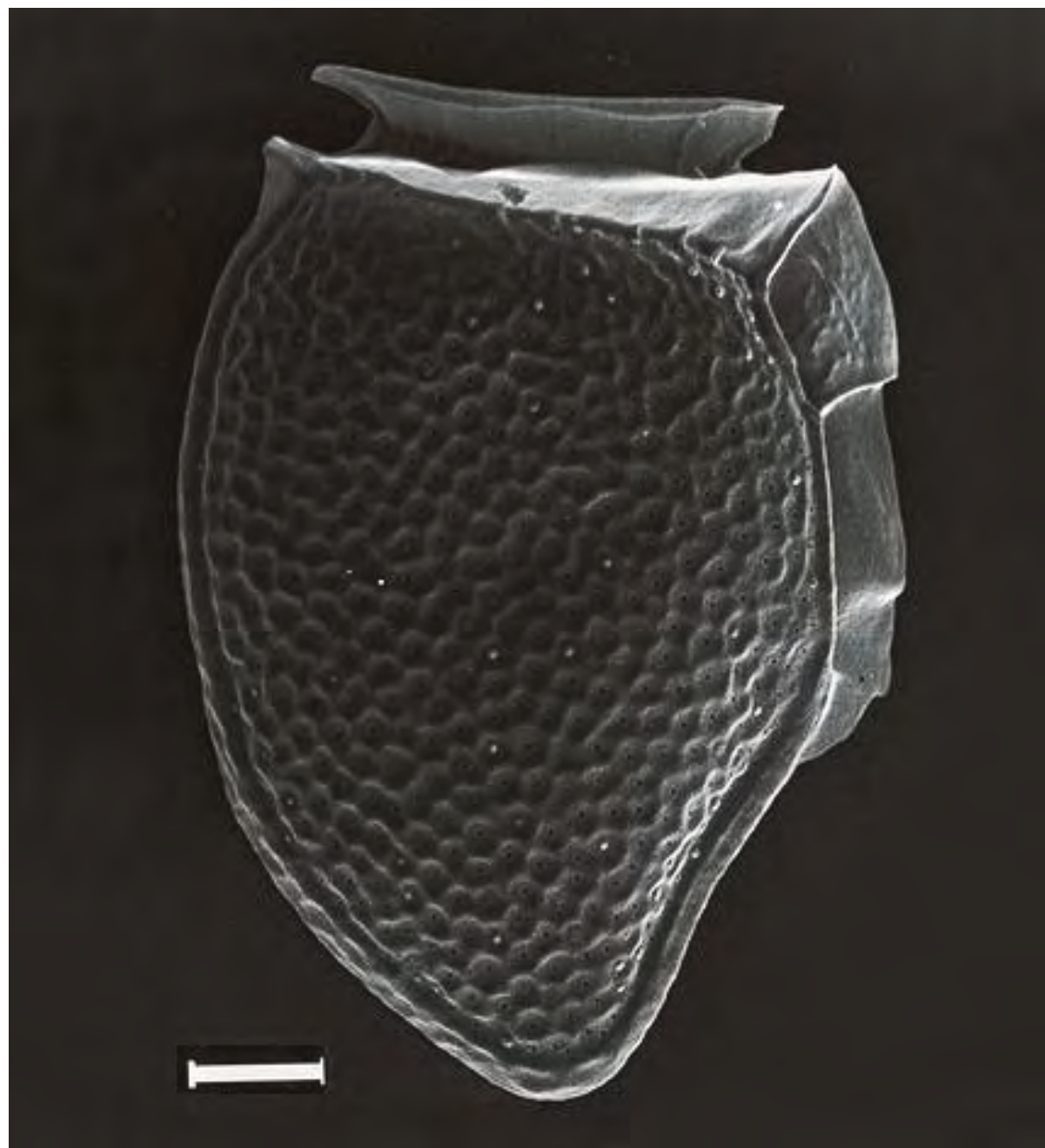


Рис. 3.1.8 Вид клетки *D. norvegica* с небольшими нерегулярными шиповатыми буграми вдоль спинного края заднего конца гиповальвы. Масштабная линейка 10 мкм. Снимок выполнен с помощью СМ

навии [14, 15] и северо-восточного побережья США [16]. Было обнаружено большое количество пищевых вакуолей в клетках *D. norvegica*, что позволяет сделать вывод, что миксотрофия является важным аспектом его биологии [17]. Предполагается, что этот вид питается с помощью ложноножки (myzocytosis) — способа питания, используемого гетеротрофными видами *Dinophysis rotundata* и *D. hastata* [18]. Ложноножка выходит через цитостомическое отверстие в теке, когда клетка питается [17].

Токсичность. *D. norvegica* — известный продуцент токсинов, и эти особенности его физиологии связывают с диаретическими отравлениями (DSP — diarrhetic shellfish poisoning) моллюсками у человека. Есть сведения о продуцировании этим видом динофизитоксина-1 (DTX1) и оокадаиновой кислоты (ОА) [19–21].

При массовом развитии является индикатором токсического заражения акватории, занимаемой цветением.



Снимок *D. norvegica*, выполненный с помощью СЭМ. Масштабная линейка 10 мкм

Рис. 3.1.9

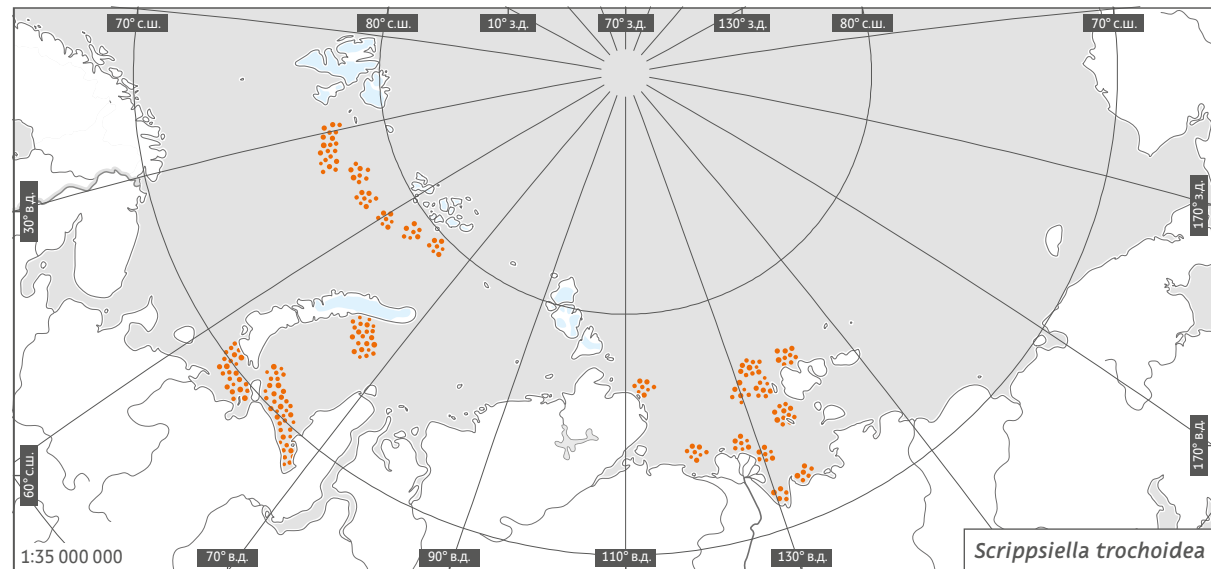
Scrippsiella trochoidea


Систематическое положение

Отдел	Alveolata
Класс	Dinophyceae
Порядок	Peridiniales
Семейство	Thoracosphaeraceae J. SCHILLER
Род	<i>Scrippsiella</i> BALECH EX A.R. LOEBLICH III
Вид	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (F. STEIN) A.R. LOEBLICH III

Планктонный подвижный микрофит из числа панцирных динофлагеллят. Космополит. Образует обширные цветения в районах загрязнения акватории органическими отходами жизнедеятельности человека и животных, стоков удобрений с сельскохозяйственных угодий, а также в районах интенсивной марикультуры. Солонатоводно-морской, неритический вид.

Макроморфология. Клетки средних размеров, длиной 23–37 мкм и шириной 19–30 мкм, грушевидно-яйцевидной формы, с закругленной эпивальвой и конически вытянутой гиповальвой, превышающей ее по высоте в 1,2–1,4 раза. Одеты в панцирь из тонких целлюлозных пластин. Бурые или буро-золотистые хлоропласты округлой или лентовидной формы располагаются по периферии, как правило многочисленны и сообщают клеткам бурый или краснобурый цвет. Ядро крупное, округлое, занимает центральное положение в клетке. Возможно образование большого количества мелких капель жировых включений. Клетки почти все время пребывают в движении, поэтому



 область распространения

в живом состоянии первичная идентификация возможна именно по их форме и общей окраске.

Описание панциря. Формула пластин панциря *S. trochoidea* имеет следующий вид: Po, X, 4', 3a, 7'', 5c+1 transitional plate, 5s, 5''', 2'''' (рис. 3.1.10). Первая апикальная пластина относительно узкая, продолговатая, ромбовидная и слегка асимметричная (см. рис. 3.1.10). Поровая пластина (Po) округлая и окружена высоким валиком, соединенным с первой апикальной пластиной длинной четкой канало-

видной пластиной (X). Пластины 1'' и 7'' крупнее остальных прицингулярных. Поперечная борозда широкая и глубокая, слегка спирально завитая (до 1/2 высоты), состоит из шести пластин. На дорзальной стороне эпивальвы, между апикальными и прицингулярными пластинами, расположены три небольшие интеркалярные пластины (1a, 3a — примерно равные по размеру, пентагональные, 2a — немного крупнее, гексагональная) — при выходе гамет из клетки они отпадают, освобождая им путь. Поперечный жгутик, располагаю-

3.1. Динофитовые (=динофлагелляты; =перидиниевые)

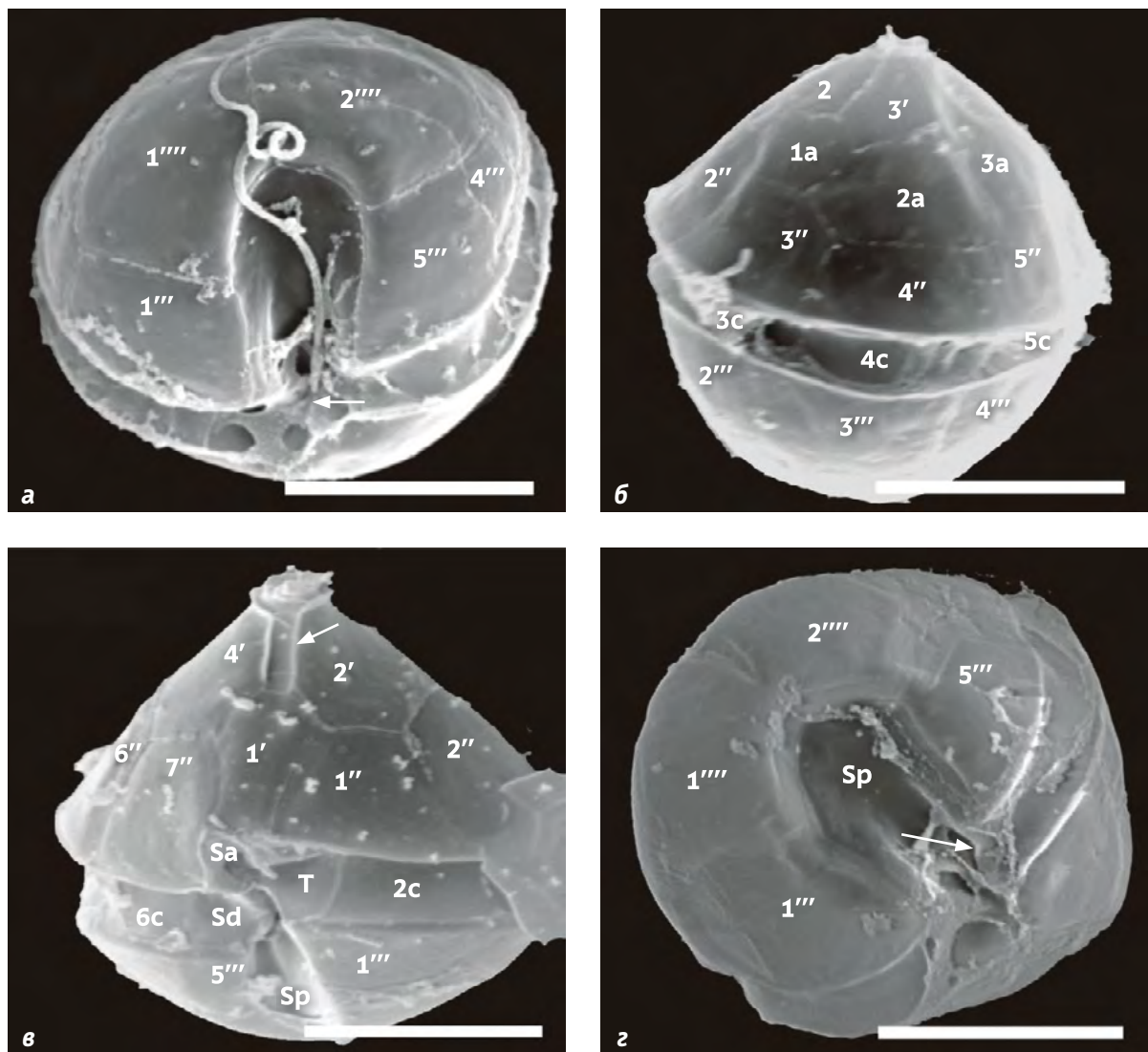


Рис. 3.1.10 Снимки панциря *Scrippsiella trochoidea* (СЭМ) с обозначениями пластин: а — вид со стороны антапекса; б — вид с зорзальной (спинной) стороны; в — вид с вентральной (брюшной) стороны, стрелкой обозначена выраженная пластина канала; з — вид с антапикальной стороны, стрелка указывает Sm-пластину. Масштабная линейка 10 мкм. Модифицировано по [1]

щийся в поперечной борозде и сообщающийся клетке поступательное движение по спирали, выходит между пластинами сулькуса (продольной борозды) Sa и Ss, соприкасающимися

с Т-образной пластиной 1с. Продольный (рулевой, направляющий клетку при движении) жгутик выходит между пластинами Sd и Sm, которые функционально ограничены канав-

кой пластины Sp. Сулькус глубокий и немного расширяется к антапексу, скругленный в нижней части, не доходит до антапекса, его правая верхняя и средняя части прикрыты перепонкой, выступающей от пластинок 6с и 5'''. Поверхность клетки гладкая, не орнаментированная. Небольшие круглые отверстия трихоцист встречаются редко, а если и встречаются, то нерегулярно расположены на текальных пластинах либо иногда линейно рядом с цингулярными пластинами.

Вид образует покоящиеся цисты сферической или овальной формы длиной 25–48 мкм и шириной 25–44 мкм: гладкие (вегетативные, гаплоидные) или шипастые, кальцинированные (гипнозиготы, диплоидные). На ранних стадиях стенка гипнозиготы гладкая и прозрачная, затем покрывается известковыми шипами, треугольными в поперечном сечении, берущими начало от полигональных базальных пластин. Длина шипов колеблется от 1,6 до 4 мкм. Археопиль — отверстие, через которое клетка покидает цисту при прорастании, — располагается нерегулярно, занимает около 1/4 диаметра цисты и снабжено крышкой в форме колпачка, после выхода клетки крышка остается прикрепленной краем.

Цисты темно-серо-коричневые. В центральной области заметно красное скопление жировых включений (рис. 3.1.13–3.1.15).

Возможные ошибки идентификации. Вид макроморфологически схож с *Scrippsiella lachrymosa*, но отличается более крупными размерами, а также более низкой и скругленной гиповальвой. В значительно большей степени вид схож с *Scrippsiella acuminata*, но также, хотя и незначительно, отличается от него размерами (*S. trochoidea* немного крупнее), а главное отличие состоит в структуре шипов цист: у *S. acuminata* шипы с уплощенными головками. Более глубокие отличия между этими видами просматриваются по очертаниям пластин продольной борозды.

3.1. Динофитовые (=динофлагелляты; =перидиниевые)

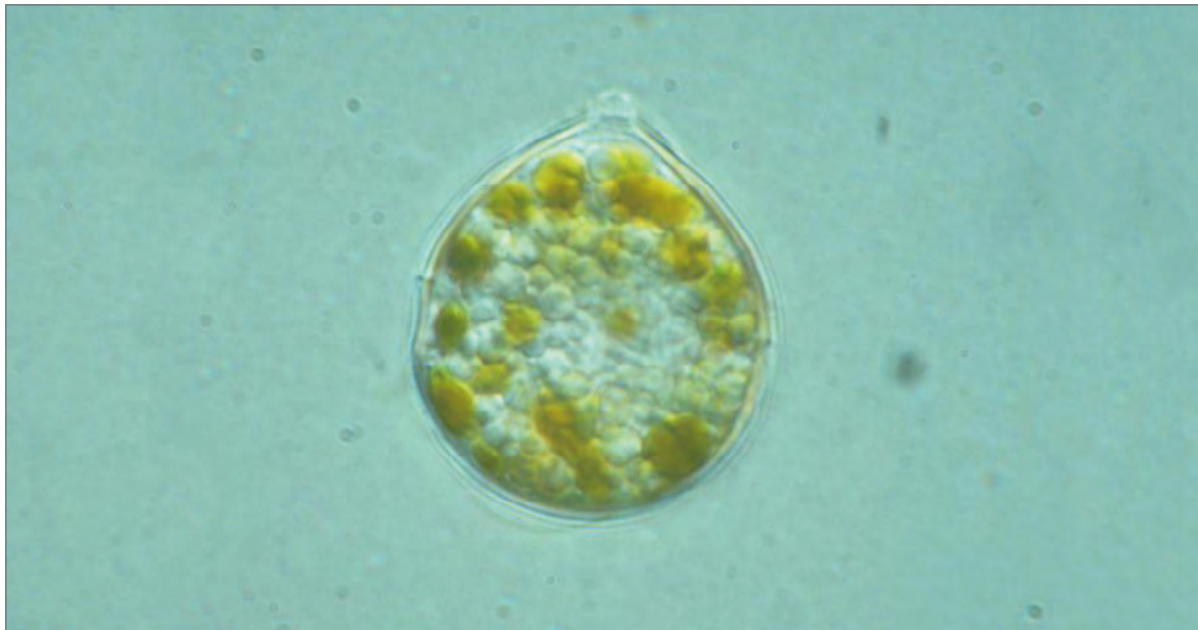
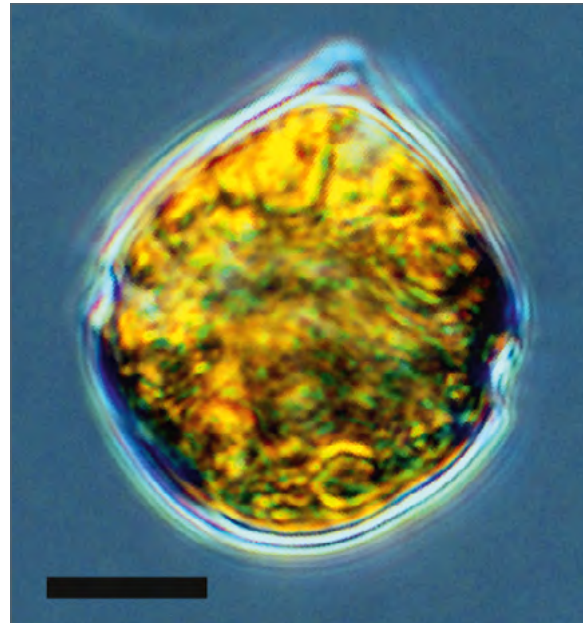
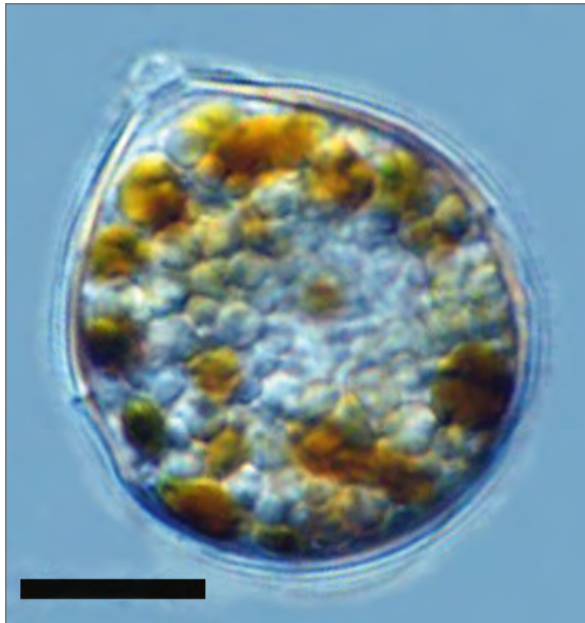


Рис. 3.1.11 Внешний вид вегетативных клеток *Scrippsiella trochoidea*. Снимки выполнены с помощью СМ. Длина клетки — 30 мкм, ширина — 25 мкм. Масштабная линейка 10 мкм

Размножение. *Scrippsiella trochoidea* описана в самых разных условиях окружающей среды и способна размножаться в широком диапазоне температур (+5...30 °С) и солёности (5...55 psu) [2]. Этот вид обладает высокой способностью к формированию цист, что помогает объяснить его успех в колонизации фотического слоя вод в условиях неритали, где накопление цист в отложениях действует как бентический резервуар его планктонной популяции [3, 4]. В течение вегетативного сезона клетки размножаются преимущественно простым делением надвое. Вегетативные клетки переходят в состояние цист с гладкой оболочкой при сезонной смене условий, и такие цисты (не кальцинированные) переживают неблагоприятный сезон на дне. При наступлении неблагоприятных условий возможен изогамный половой процесс: копуляция подвижных гамет с образованием планозиготы. Цветение также завершается массовой копуляцией гамет с образованием планозигот, затем покрывающихся плотными шипастыми оболочками с формированием гипнозигот, которые переживают обязательный период покоя на дне. На протяжении периода покоя



Панцирь вегетативной клетки *S. trochoidea*. Снимок выполнен с помощью СЭМ. Масштабная линейка 5 мкм по [1]

Рис. 3.1.12

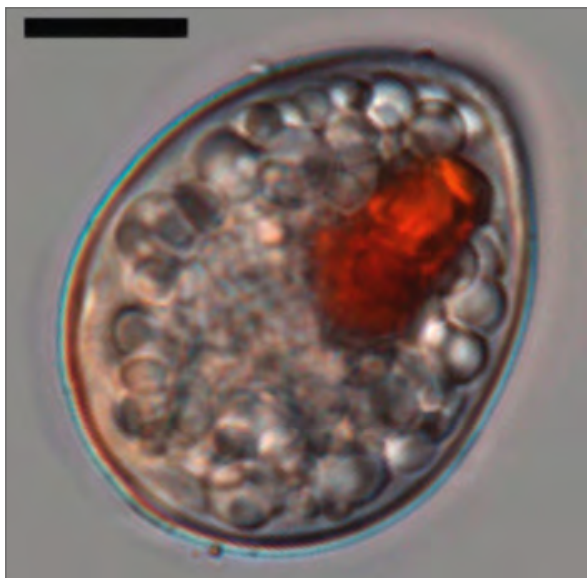


Рис. 3.1.13 Циста *Scrippsiella trochoidea* с гладкой оболочкой. Снимок выполнен с помощью СМ. Масштабная линейка 5 мкм по [3]

изменение температуры среды не оказывает эффективного влияния на прорастание гипноцигот. Прорастание в конце периода требует

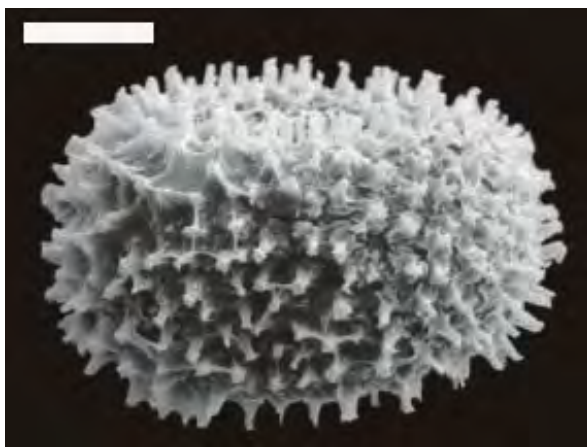


Рис. 3.1.14 Шипастая циста *S. trochoidea*. Снимок выполнен с помощью СЭМ. Масштабная линейка 5 мкм. Модифицировано по [15]

света, замедляется при низких температурах и ускоряется при температурах выше 12 °С. Повышенная концентрация в среде азота и фосфора также содействует прорастанию [5]. Гипноцигота прорастает 4-жгутиковым подвижным диплоидным планомейоцитом, при делении которого образуются гаплоидные вегетативные клетки.

Экология. *S. trochoidea* широко распространен и часто встречается в неритических, умеренно эвтрофированных водах. Успешно развивается как в холодных, так и в тропических водах, где при массовом размножении формирует «красные приливы». По типу питания — миксотроф: может получать энергию для жизни как за счет фотосинтеза, обеспечиваемого хлоропластами при недостатке света, так и за счет питания растворенным органическим веществом, а также за счет охоты на других динофлагеллят, диатомей, криптозооидов и бактерий.

Токсичность. Несмотря на то что случаи гибели диких и культивируемых популяций рыб и моллюсков, а также зоопланктона были связаны с высоким обилием в среде *S. trochoidea* [6–8], традиционно этот вид считается нетоксичным [7, 9–14]. Тем не менее исследования последних лет [16] показали, что этот вид содержит и способен выделять в среду обитания агенты, вызывающие скорую и почти тотальную гибель личинок двустворчатых моллюсков. Вид становится токсичным в период массового развития и особенно на пике цветения и в ходе его завершения. Поскольку *S. trochoidea* является космополитным видом, способным формировать густое цветение в различных районах Мирового океана, его необходимо рассматривать в числе токсичных видов динофлагеллят, представляющих угрозу для популяций двустворчатых моллюсков.

Может являться индикатором токсического заражения участка акватории при массовом развитии.

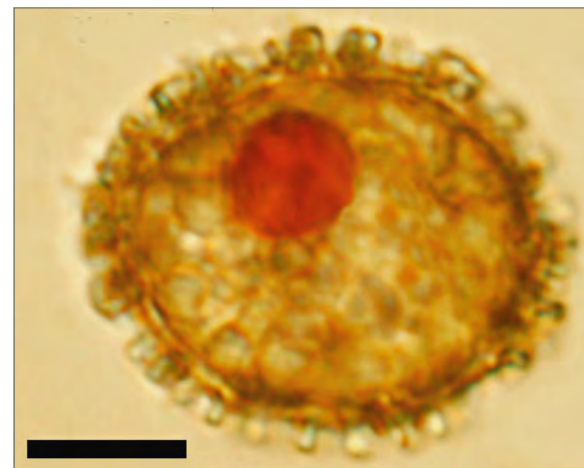


Рис. 3.1.15 Шипастая циста *S. trochoidea*. Масштабная линейка 5 мкм. Модифицировано по [16]

Chaetoceros diadema

3.2.

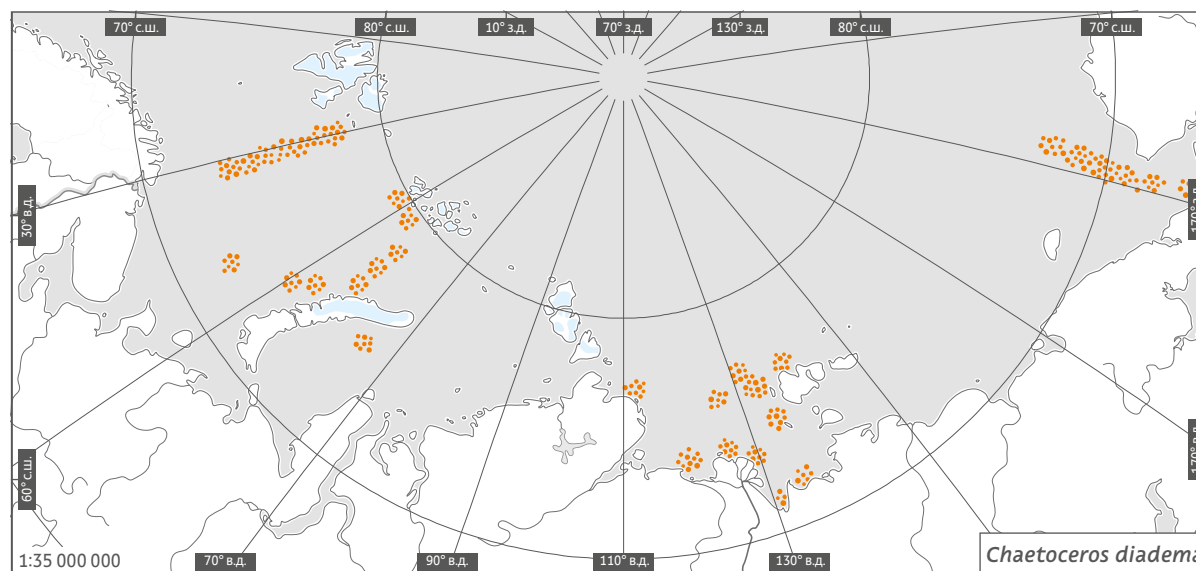
Систематическое положение


—	Stramenopiles
Отдел	Bacillariophyta
Класс	Coscinodiscophyceae
Подкласс	Chaetocerotophycidae
Порядок	Chaetocerotales
Семейство	Chaetocerotaceae RALFS IN PITCHARD
Род	<i>Chaetoceros</i> EHRENBURG
Вид	<i>Chaetoceros diadema</i> (EHRENBURG) GRAN

Планктонная колониальная центрическая диатомея, образующая цепочки, парящие в толще воды за счет раскинутых в стороны тонких щетинок (хет), основаниями которых клетки соединяются друг с другом. Вид формирует споры, отличающиеся характерными ветвящимися выростами кремнезема на верхней створке.

Морфология. Клетки шириной 8–53 мкм, высотой 4–40 мкм, в прямых или слегка изогнутых коротких цепочках (по 3–12 клеток), изредка слегка закрученных вокруг центральной оси (рис. 3.2.1, 3.2.2). Окна (зазоры между клетками в цепочке) имеют эллиптическую форму, слегка пережаты в середине, могут быть шестиугольными или почти прямоугольными, бывают довольно большими, до 3,5–10,6 мкм высотой. Панцирь в общих очертаниях прямоугольный, с приподнятыми углами. Поясок высокий.

Створки эллиптические, плоские или немного выпуклые. Загиб створки от низкого до высокого, орнаментирован вертикальными ребрами (по 4 в 1 мкм), с небольшой бороздой по самому краю. Лицевая часть створки орна-



 область распространения

ментирована радиально расходящимися ребрами, а также множеством мелких, прямых или раздвоенных по концам шипиков. На концевой створке колонии шипики более грубые и расположены гуще. Двугубый вырост, венчающий створку в середине, на возвышении (римопортула) щелевидный, шириной до 1,5 мкм. По краю створку окаймляет гиалиновый гребень.

Хеты — щетинки, с помощью которых колония парит в толще воды, — двух типов: конечные, отходящие на полюсах крайних створок по концам цепочки, и промежуточные,

отходящие от всех остальных створок в колонии. У *Ch. diadema* длинные конечные хеты (до 110–190 мкм) диаметром 1,2–2,6 мкм в средней части и 0,6–1,3 мкм — у конца щетинки, а промежуточные короткие и 0,7–1,6 мкм в диаметре. Отходят щетинки недалеко от края створки. Соединяются между собой крепко, по краю цепочки клеток или в ее пределах, недалеко от края. Пристворочные части промежуточных щетинок (расширенные изогнутые «луковицы» в их основании, переходящие в створку) крупные, четко выраженные, в сечении размер

3.2. Диатомовые водоросли

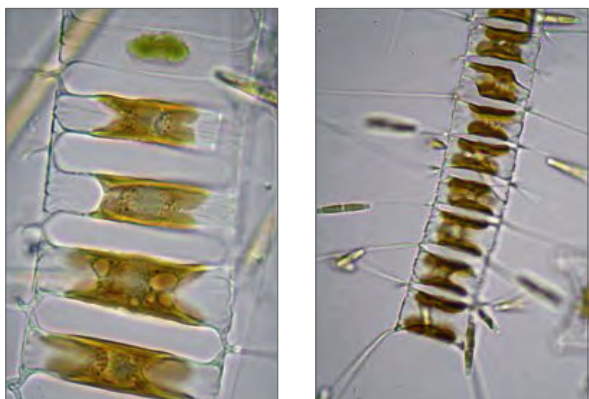


Рис. 3.2.1 Фрагменты вегетативных колоний *Ch. diadema*. Снимок выполнен с помощью светового микроскопа (СМ). Увеличение 1000 и 400 крат

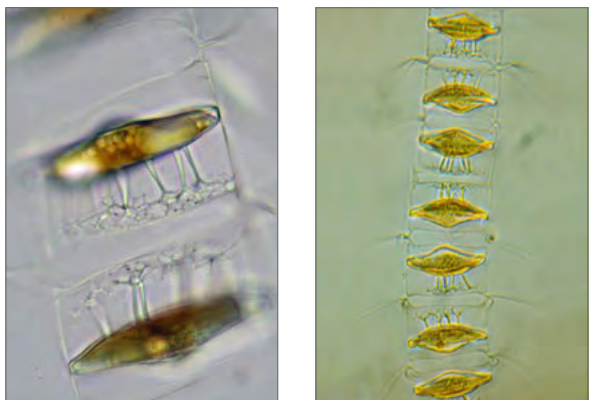
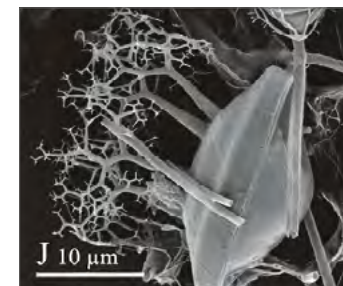
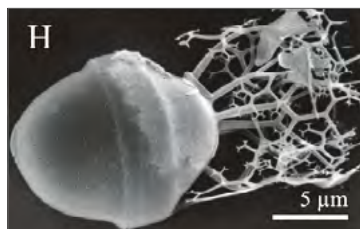
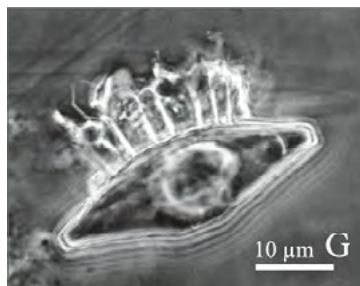


Рис. 3.2.2 Фрагменты колоний *Ch. diadema*, панцири которых содержат споры. Снимки выполнены с помощью светового микроскопа (СМ). Увеличение 1000 и 400 крат

составляет 2,3–2,5 · 0,9–1,3 мкм, приподняты над поверхностью створки, изредка с кольцом крупных пор. Концы этих щетинок вытянутые, длинно заостряющиеся. На гранях промежуточных щетинок плотно располагаются в один ряд вытянутые поперек щетинок поры, по 13–18 на 1 мкм; среди них некоторые поры более крупные, 1,9–2,0 на 10 мкм. По краям щетинок иногда располагаются по спирали шипики, на расстоянии на 1,7–4,7 мкм друг



Внешний вид спор *Chaetoceros diadema*: G — снимок через световой микроскоп, H—K — снимки выполнены с помощью СЭМ (по [1])

Рис. 3.2.3

от друга. В свою очередь грани конечных щетинок перфорированы одним рядом очень редких пор, по 1 на 1 мкм; по краям, по спирали, расположены крупные шипики, и дистанция между ними 1,6–5,2 мкм в средней части и 4–6 мкм ближе к концам. Конечные щетинок отходят под углом 20–45° к центральной оси клетки; промежуточные перпендикулярны к центральной оси или же под углом 50–80° к ней. В проекции со створки (с торца колонии) щетинок почти перпендикулярны: одна их пара под углом 0–30° к оси створки, другая — 55–95°. Таким образом, если смотреть на колонию со створки, то несколько пар щетинок отходят в разные стороны, образуя веер. Ощетинившись в пространство воды таким образом, колонии вывешиваются в ней довольно основательно [2].

Споры. Покоящиеся споры размером 10–47 мкм в ширину и 10–31 мкм в высоту при закладке в колонии ориентированы в разные стороны внутри промежуточных клеток, а в конечных клетках, как правило, не образу-

ются (рис. 3.2.3). Верхняя створка выпуклая, обычно с 7–10 крупными, дихотомически ветвящимися шипами 2,5–10 мкм высотой. Нижняя створка менее выпуклая, чаще плоская и выпуклинкой по центру, гладкая. На загибе верхней створки густо расположены поры (сеточкой); иногда они есть и на отдельных частях нижней створки. Обе створки покрыты по загибам мельчайшими шипиками.

Размножение. Происходит делением клеток надвое в цепочках; также может быть оогамное половое размножение с образованием ауксоспор.

Экология. Вид солоноватоводно-морской неритический арктобореально-тропический, лишь изредка встречающийся в тропических водах. В морях Арктики встречается часто, с марта по октябрь, при температуре воды +0,6...18 °С и солености 14,0...33,3 psu. Является довольно характерным видом планктонных сообществ арктических морей.

Является индикатором устойчивого состояния сообществ.

Melosira arctica

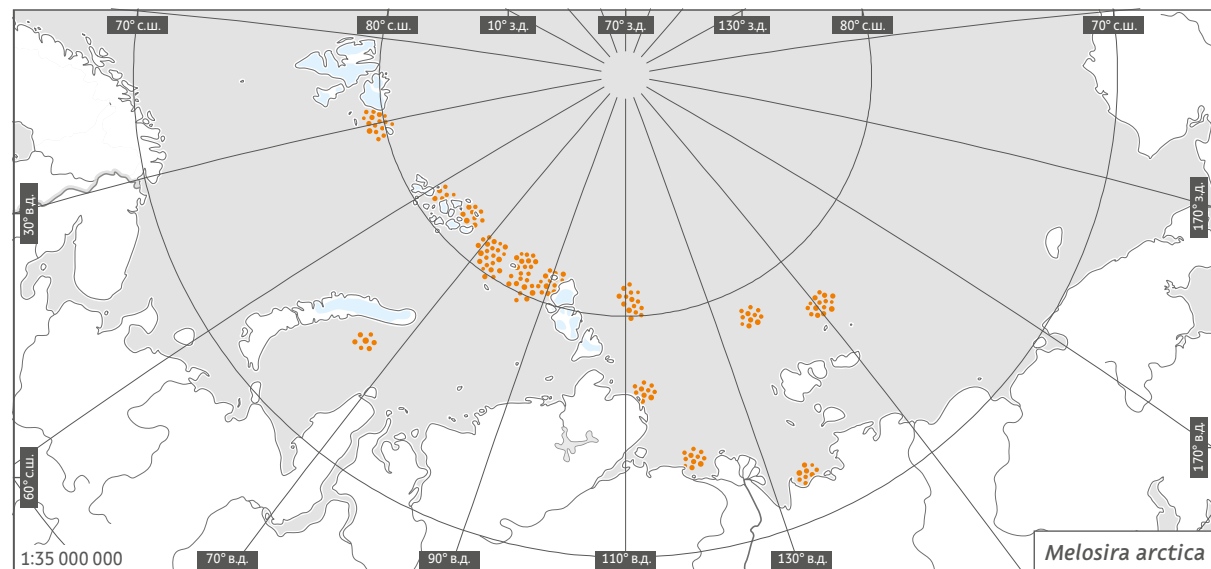
Систематическое положение


—	Stramenopiles
Отдел	Bacillariophyta
Класс	Coscinodiscophyceae
Подкласс	Coscinodiscophycidae
Порядок	Melosirales
Семейство	Melosiraceae KÜTZING
Род	<i>Melosira</i> C. AGARDH
Вид	<i>Melosira arctica</i> DICKIE

Этот вид диатомей является обычным спутником ледового панциря арктических морей. Массивные буро-зеленые пряди, сотканые из тонких нитевидных колоний *M. arctica*, развиваются с весны до осени на нижней стороне полей многолетних льдов, а также на крупных двухлетних и более старых льдинах, дрейфующих ниже кромки ледяных полей. Нити практически не проникают в поровые каналы льда и используют его губчатую нижнюю поверхность скорее как опору для прикрепления, развеиваясь в подледной воде подобно складкам парусов. Заросли из небольших, до 10–15 см длиной, прядей бывают способны развиваться и на однолетних льдинах. Присутствие оброста *M. arctica* свидетельствует о стабильности условий, способствующих формированию развитых сообществ подледной биоты.

Морфология. *Melosira arctica* — колониальный вид. В составе его колоний клетки механически скреплены в длинные нити, или цепи. Длина клеток составляет 50–75 мкм, а ширина 19–35 мкм.

В световой микроскоп панцири *M. arctica* в составе цепочек выглядят прозрачными



 область распространения

и практически гладкими. В то же время их механическая структура организована весьма сложно и гармонично. Благодаря такому устройству минеральной панцирей клетки в цепочках растут и не разрушаются от деформации, а сами цепочки не разваливаются от сильных перегибов. По сути, структура отдельных панцирей обеспечивает развитие мощных прядей нитевидных колоний длиной свыше метра — в условиях подледных течений, способных отрывать, к примеру, пряди цианопрокариот значительно мень-

шего размера уже за счет их собственного веса и парусности.

Соединяются клетки с помощью воронковидных, или кольцевых, килей, расположенных в полярных областях их панцирей. Дополнительное соединение обеспечивается благодаря «родительским поясам» — минеральным цилиндрическим муфтам, объединяющим дочерние клетки после деления родительской (рис. 3.2.4). Многочисленные золотисто-желтые хлоропласты, имеющие форму от дисковидной и до ветвящихся лент,

3.2. Диатомовые водоросли

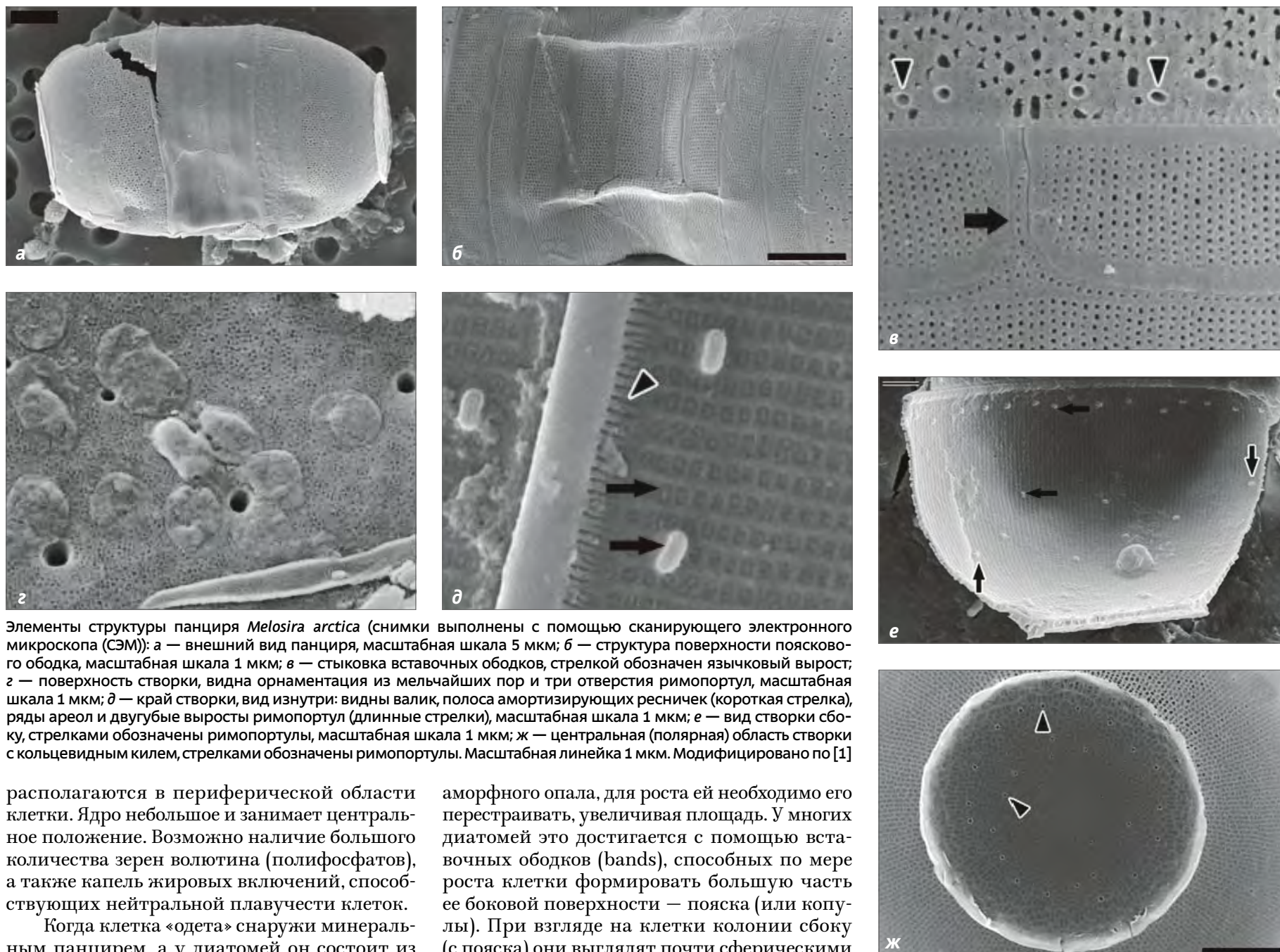


Рис. 3.2.4 Элементы структуры панциря *Melosira arctica* (снимки выполнены с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ)): а — внешний вид панциря, масштабная шкала 5 мкм; б — структура поверхности пояскового ободка, масштабная шкала 1 мкм; в — стыковка вставочных ободков, стрелкой обозначен язычковый вырост; з — поверхность створки, видна орнаментация из мельчайших пор и три отверстия римопортул, масштабная шкала 1 мкм; д — край створки, вид изнутри: видны валик, полоса амортизирующих ресничек (короткая стрелка), ряды ареол и двугубые выросты римопортул (длинные стрелки), масштабная шкала 1 мкм; е — вид створки сбоку, стрелками обозначены римопортулы, масштабная шкала 1 мкм; ж — центральная (полярная) область створки с кольцевидным килем, стрелками обозначены римопортулы. Масштабная линейка 1 мкм. Модифицировано по [1]

располагаются в периферической области клетки. Ядро небольшое и занимает центральное положение. Возможно наличие большого количества зерен волютина (полифосфатов), а также капель жировых включений, способствующих нейтральной плавучести клеток.

Когда клетка «одета» снаружи минеральным панцирем, а у диатомей он состоит из

аморфного опала, для роста ей необходимо его перестраивать, увеличивая площадь. У многих диатомей это достигается с помощью вставочных ободков (bands), способных по мере роста клетки формировать большую часть ее боковой поверхности — пояска (или копулы). При взгляде на клетки колонии сбоку (с пояска) они выглядят почти сферическими

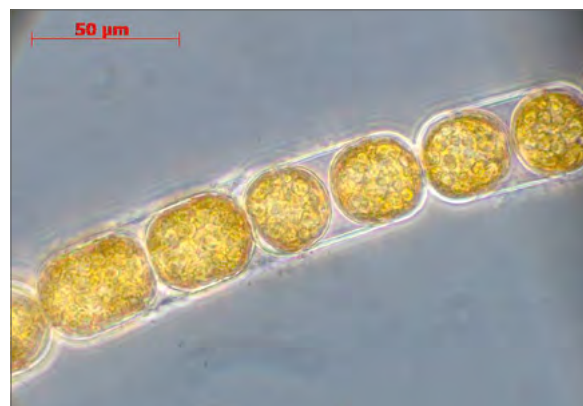
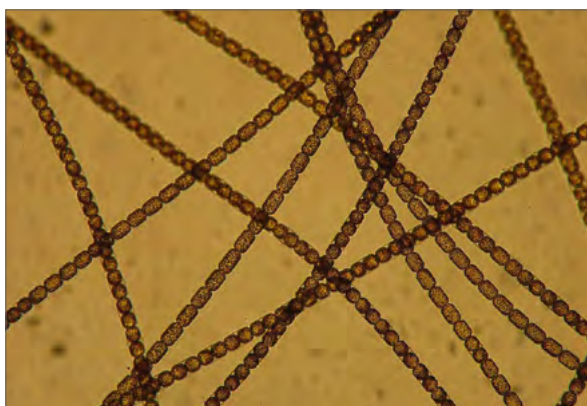


Рис. 3.2.5 Нити колоний *Melosira arctica*. Снимок выполнен с помощью светового микроскопа (СМ). Увеличение 400 и 1000 крат

и становятся эллипсоидальными по мере того, как новые полосы вставочных ободков добавляются в процессе их роста, при подготовке к делению (рис. 3.2.5). Первый обруч, изначально соединяющий створки панциря *M. arctica*, называется вальвокопулой: панцири молодых клеток состоят из двух створок и вальвокопулы (первого вставочного ободка). Один край вальвокопулы, несущий по краю полосу тонких амортизирующих ресничек, и за ними — массивный ободок, частично перекрывает эпитеку; другой край — гипотеку. Перед делением клеток добавляются новые открытые кольца вставочных ободков, частично перекрывающиеся с помощью тонких язычковых выростов. Так формируется прочная, но упругая конструкция растущего панциря, способного выдержать существенные деформирующие нагрузки при перегибании и встряхивании длинной цепочки клеток (рис. 3.2.6). Орнамент из отверстий, пронизывающих вставочные ободки, значительно тоньше, чем на створках, и состоит из прямых параллельных рядов мелких пор, по 40–50 рядов на 10 мкм.

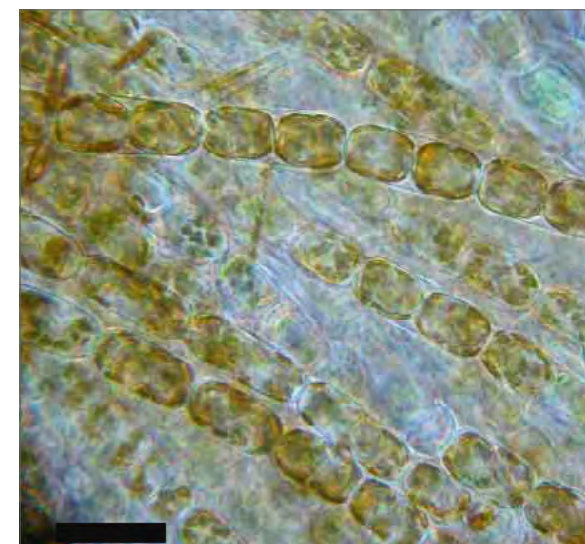
Сбоку створки выглядят полусферическими, немного трапециевидно суженными к уплощенным вершинам. Диаметр створок

достигает 17–33 мкм, а высота — 9–15 мкм. Обычно высота створки составляет примерно половину ее диаметра.

Внешняя поверхность створки выглядит гладкой, не несет существенных выростов, за исключением одного узкого кольцевого кия (воротника), образованного круговым утолщением, расположенного на вершине и проходящего примерно посередине диаметра створки (или уже). Створки соседних клеток в цепочке сцепляются своими воротниками подобно тому, как кисть одной руки сцепляет кулак другой. Разная структура воротников смежных створок — результат их различного морфогенеза при делении клетки: одна новообразующаяся створка несет захватывающий воротник, другая — захватываемый. Воротники несут основную функцию при устойчивом пространственном конфигурировании колоний, достигающих длины десятков сантиметров. Морфологически они образованы тонкой, приподнятой кремнеземной складкой наружного слоя створки.

Стенки створок не сплошные, состоят из рядов продолговатых прямоугольных камер, расходящихся параллельными, слегка извилистыми от их ветвления рядами от вершины купола к его краю. Наружная стенка камеры

перфорирована тонким орнаментом из поровых полей: пятен, образованных более мелкими пятнами из мельчайших пор. Особенно хорошо эти пятна заметны под килем (воротником). Внутренняя стенка камеры пронизана несколькими крупными сдвоенными порами, расположенными в ряд. Частота таких параллельных рядов составляет 32–43 ряда на 10 мкм, в одном ряду 5–6 пор на 1 мкм. Ближе к краю створки находится кольцо более крупных отверстий — римопортул — губчатых каналов, устроенных по принципу протяженных сот, открывающихся у *M. arctica* наружу простыми круглыми отверстиями, а внутрь панциря — невысоким двугубым валиком с щелью посередине, через которую выходит канал. Также немногочисленные римопортулы разбросаны по всей створке: на ее наружную сторону открываются еще два-три неправильных кольца отверстий. Наибольшая часть римопортул расположена вблизи и внутри воротникового кольца. На створках вегета-



Панорамный снимок с парусами прядей *M. arctica*. Снимок выполнен с помощью СМ. Масштабная линейка 20 мкм

Рис. 3.2.6



Рис. 3.2.7 Спора *Melosira arctica*. Снимок выполнен с помощью СЭМ. Масштабная линейка 1 мкм. Модифицировано по [1]

тивных клеток число римопортул достигает 17–28. Внешние отверстия римопортул различаются по размеру: самые крупные расположены по краю створки, однако внутренние отверстия одинаковы [1]. Через римопортулы клетками выделяется полисахарид, сообщающий колониям дополнительную плавучесть как благодаря его собственной пористости, так и за счет объединения нитей с его помощью в стабильные агрегаты. Римопортулы в области килевого кольца служат для прохода полисахаридных тяжей, дополнительно связывающих клетки между собой.

Споры. Представляют собой компактные клетки с толстыми, сильно силифицированными оболочками [2]. Располагаются, как правило, парами. Споры лишены килей, но имеют отчетливые звездчатые утолщения наружных стенок створок (рис. 3.2.7), несут по одной вальвокопуде, а также кольца римо-



Колонии *M. arctica* в составе густого поселения на обратной стороне плавучего льда. Модифицировано по [1]

портул, числом (меньшим) и расположением аналогичные таковым у вегетативных клеток.

Размножение. Происходит делением клетки надвое; известны случаи образования аукоспор в результате оогамного полового процесса.

Экология. В культуре клетки выжидали при температуре $-20...+4$ °C в темноте [3], и рост был обнаружен при солёности 20...90 psu [4]. В природе живые колонии обнаруживаются при температурах $-2,78...+4$ °C.

Подледные сообщества могут давать существенный вклад в биологическое продуцирование морей Арктики (рис. 3.2.8) [5]. Тем не менее роль *M. arctica* для арктического углеродного баланса неизвестна из-за весьма неравномерного, в высокой степени пятнистого распространения этого вида [6]. Слизистый характер конгломератов колоний *M. arctica* служит доказательством обилия полисахаридного матрикса, окружающего клетки, обеспечивающего скрепление колоний в пряди и формирующего вокруг них защитную микросреду [7]. Крупные локальные скопления *M. arctica* вряд ли могут играть ключевую роль в пелагической трофической сети. Поэтому цепочки клеток и образованный ими матрикс после их отрыва ото льда опускаются на морское дно, где могут вносить уже существенный вклад в бентическую пищевую цепь [8, 9]. По результатам исследований ле-

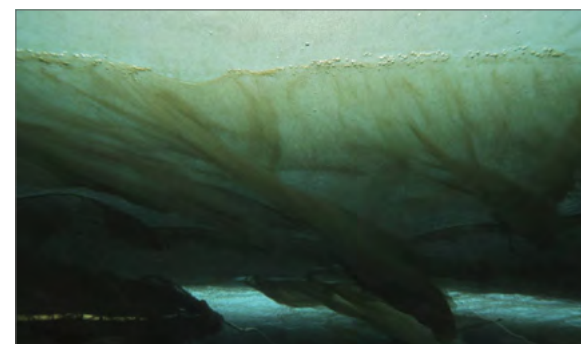


Рис. 3.2.8

дяных полей восточной части Центрального Арктического бассейна стало известно, что колонии *M. arctica* могут формировать не менее 45% общей первичной продукции подледного сообщества, а также свыше 85% экспорта биогенного углерода к морскому дну [9]. Тем не менее область распространения подледных ценозов с преобладанием *M. arctica* по Арктическому региону неизвестна. Однако их скопления наблюдаются преимущественно из областей рельефных ледяных поверхностей, с гребнями и кочками. В то же время, согласно материалам сравнительно недавних исследований [10], обилие *M. arctica* в составе прядей может достигать $(2-5) \cdot 10^6$ клеток/см³, а даже сантиметровой слой оброста может включать $35 \cdot 10^9$ клеток/м² поверхности льда.

Подледный оброст колоний этого вида служит не только пищей многим морским растительноядным животным, питающимся на льду, в том числе непосредственно ледовой фауне беспозвоночных, но и матриксообразующей основой биотопа для некоторых видов других ледовых диатомей: *Synedropsis hyperborea*, *Pseudogomphonema arcticum*, *Chaetoceros* sp., эпифитно живущих прямо на нитях колоний, а также свободнодвижущихся *Entomoneis paludosa* var. *hyperborea*, *Haslea crucigeroides*, *H. vitrea*, *Nitzschia longissima* и *Pleurosigma stuxbergii* [11].

Thalassiosira nordenskiöldii

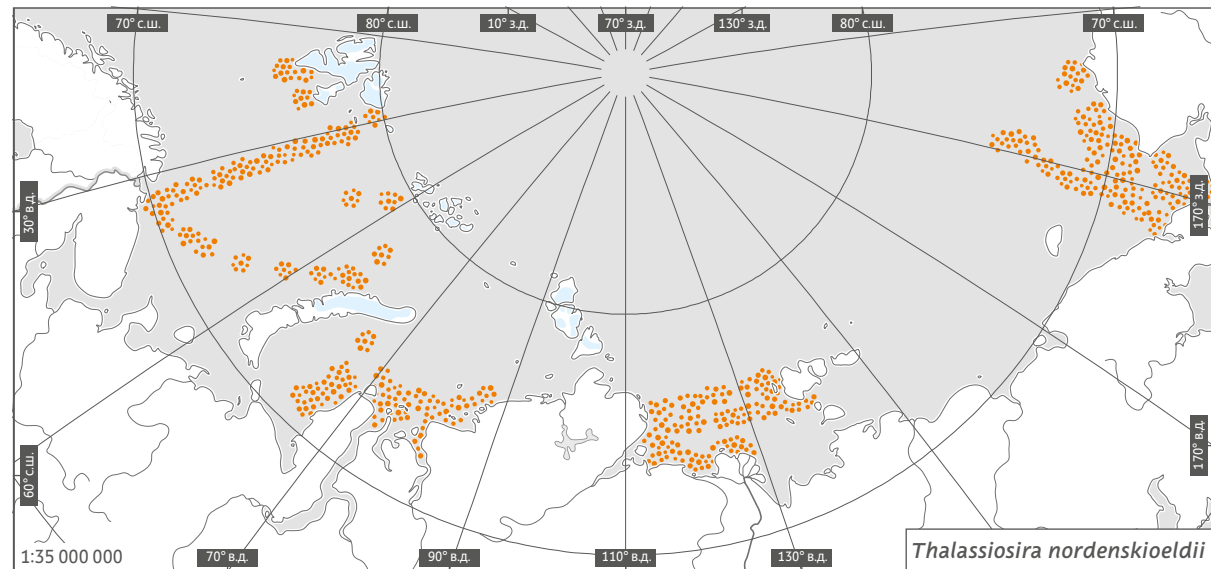
Систематическое положение


—	Stramenopiles
Отдел	Bacillariophyta
Класс	Coccinodiscophyceae
Подкласс	Thalassiosirophyceidae
Порядок	Thalassiosirales
Семейство	Thalassiosiraceae M. LEBOUR
Род	<i>Thalassiosira</i> CLEVE
Вид	<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> CLEVE

Арктобореальный, холодноводный вид. Центрическая диатомея, формирующая цепочковидные колонии в составе подледного фитопланктона как в предвесенний, так и особенно в весенний период. При массовом развитии является индикатором эвтрофикации акватории.

Морфология. Клетки при делении образуют колонии в виде коротких или длинных, довольно гибких цепочек, в составе которых соединяются тонким хитиновым тяжем [1]. Панцирь с пояском характерно восьмиугольный, уплощенный и даже слегка вдавленный в центральной части, высотой 9–15 мкм, со вставочными и соединительными ободками. Вальвокопула (первый от створки вставочный ободок) перфорирована мелкими ареолами (окнами мелкопористых полей), расположенными вертикальными рядами — примерно по 30 рядов на 10 мкм. Створки выпуклые с углублением в центре, диаметром 11–45 мкм.

Ареола на них довольно мелкие, в центре створки 18–20 ареол, иногда более на 10 мкм. Форамены — «окна» ареол — у *Th. nordenskiöldii*



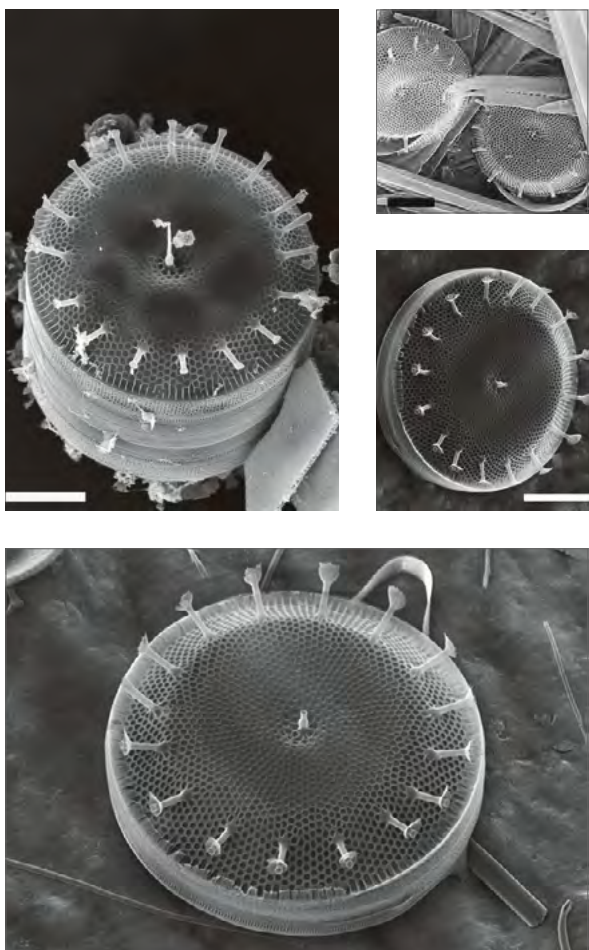
 область распространения

открытые с наружной поверхности створки, округлой или слегка вытянутой формы; крибрумы — пористые кремнеземные мембраны на дне ареол — с 20 порами на 1 мкм.

По периферии створки и по ее центру расположены трубчатые выросты — фултопортулы, или выросты с опорами — трубчатые элементы панциря, через которые клетка выпускает хитиновые волокна. Такие волокна, выходящие по краям створок и отрастающие на значительную длину, обеспечивают клеткам парение в толще воды, а центральный

хитиновый тяж, проходящий через единственную центральную фултопортулу у этого вида, связывает соседние клетки между собой. На внутренней стороне панциря периферическая фултопортула открывается отверстием, окруженным пятью валиками (опорами), чередующимися с пятью узкими отверстиями — сопутствующими порами, каналы которых открываются в трубку уже внутри стенки панциря (рис. 3.2.9). Через эти узкие поры и центральное отверстие клетка выделяет волокна хитина, заплетающиеся в трубке и вы-

3.2. Диатомовые водоросли



относительно длинных и заканчивающихся воронками («юбками») фултопортул, располагается примерно на $1/3$ диаметра створки от ее края. Наружные трубки фултопортул двуслойные, диаметром $0,2-0,4$ мкм и длиной $1,8-3$ мкм, слегка расширены у основания, с окаймляющей воронкой наверху диаметром до $1,2$ мкм, реже без нее.

Двугубый вырост — римопортула, через канал которого клетка выделяет менее жестко структурированный полимер полисахаридной природы, — расположен в одном кольце с фултопортулами, почти не отличается от них размерами, с наружной трубкой без воронки, на внутренней поверхности открывается короткой сжатой трубкой с щелью, ориентированной радиально. На краевом загибе створки, за пределами кольца фултопортул, имеются ареолы в прямых вертикальных рядах ($20-24$ ареол на 10 мкм).

Клетки содержат многочисленные диско-видные хлоропласты, расположение которых конфигурируется движущимися элементами цитоплазмы согласно освещению.

Диаметр створки составляет $9-23$ ($14 \pm 3,8$) мкм [3]. Цепочки содержат до 24 клеток; по $20-24$ ($22 \pm 1,2$) ареолы на 10 мкм. Схема ареоляции в центральной области створки сложная. Одно краевое кольцо фултопортул ($4-6$ ($5 \pm 0,6$) на 10 мкм), внешние отверстия краевых фултопортул окружены «расклеванной юбкой», присутствуют одна центральная фултопортула и краевая римопортула. Центр лицевой поверхности створки вдавлен, загиб створки широкий и наклонный, что придает панцирям характерный восьмигранный профиль (рис. 3.2.10).

Споры. Известны покоящиеся стадии в виде спор, по форме и структуре сходных с вегетативной клеткой.

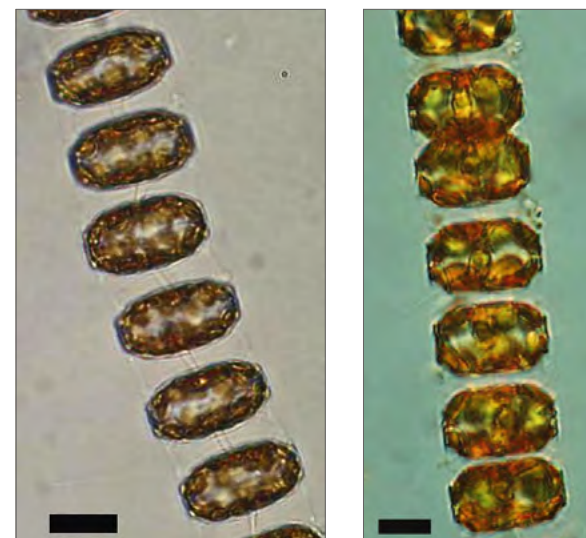
Размножение. Происходит делением клетки надвое; известны также случаи образования аукоспор в результате автогамии [2].

Экология. На открытых акваториях морей Арктики *Th. nordenskioldii* является ледово-неритическим видом, развивающимся в период арктической весны у кромки льдов, во время их вскрытия и краевого таяния. Вид часто обнаруживается в нижних слоях плавучих льдов в период, предшествующий началу весеннего цветения ледовой и околеледной альгофлоры. В целом ввиду своей эвригалинности и распространения также на морских границах эстуарных зон может быть рассмотрен как солоноватоводно-морской вид морского происхождения. Его массовое развитие в весенний период свидетельствует о нестабильной солености и высоком уровне содержания биогенов в районе цветения вида.

Индикатор мезотрофных, при массовом развитии — в слабой степени эвтрофированных условий среды, при густом цветении — индикатор эвтрофикации акватории. В Восточно-Сибирском и Чукотском морях является индикатором берингоморских высокопродуктивных вод.

Рис. 3.2.9 Внешний вид панцирей вегетативных клеток *Thalassiosira nordenskioldii* и их отдельных створок. Снимки выполнены с помощью СЭМ. Диаметр створки $9-23$ мкм. Масштабная линейка 5 мкм. Модифицировано по [2]

ходящие наружу уже в виде мощного, крепко сплетенного тяжа. Центральная фултопортула окружена снаружи несколькими более крупными ареолами, а на внутренней стороне панциря имеет лишь две сопутствующие короткие поры и два мощных опорных валика. Краевое кольцо, состоящее из крупных, равномерно расположенных (по $2-3$ шт. на 10 мкм),



Фрагменты живых колоний *Th. nordenskioldii*. Снимки выполнены с помощью СМ. Увеличение 1000 крат

Рис. 3.2.10

Navicula spp.

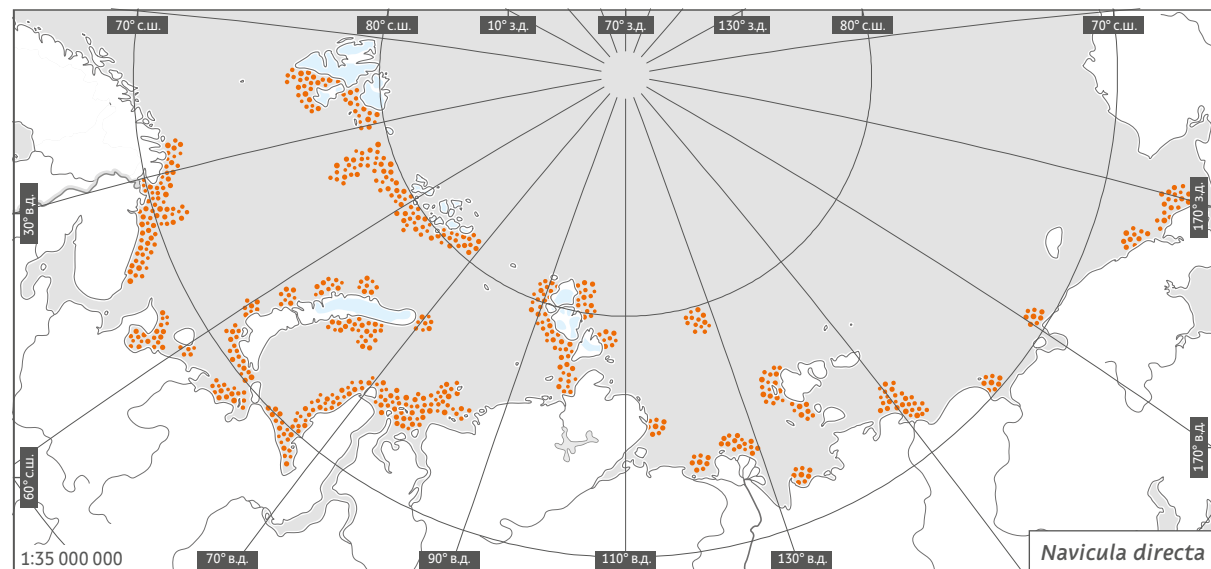
Систематическое положение


—	Stramenopiles
Отдел	Bacillariophyta
Класс	Bacillariophyceae
Подкласс	Bacillariophycidae
Порядок	Naviculales
Семейство	Naviculaceae KÜTZING
Род	<i>Navicula</i> J.B.M. BORY DE SAINT-VINCENT
ВИД	<i>Navicula distans</i> (W. SMITH) RALFS
	<i>Navicula directa</i> (W. SMITH) RALFS

В морях Российской Арктики обитает несколько десятков морских, солоноватоводных и полигалинных видов и подвидов диатомей из рода *Navicula*. Среди них индикаторная роль по отношению к тому или иному состоянию среды отмечена для двух видов — *Navicula directa* и *Navicula distans*.

Navicula directa (W. Smith) Ralfs — весьма подвижная, крупная пеннатная диатомея, легко узнаваемая по длинноранцетной форме панциря и характерной «ребенке» из параллельных штрихов на всем его протяжении. Населяет биотопы перифитона и бентоса, а также нижнюю поверхность и каналы в толще морского льда. Предпочитает мезотрофные и эвтрофные условия.

Морфология. Створки панциря имеют вытянутую, узколанцетную форму, иногда с почти параллельными краями в центральной части и заостренными концами, длиной 72–120 мкм, шириной 7–12 мкм (рис. 3.2.11). Шов прямой, образован простой щелью, изломанной углом в толще панциря, его центральные поры каплевидно расширенные, сближенные.



 область распространения

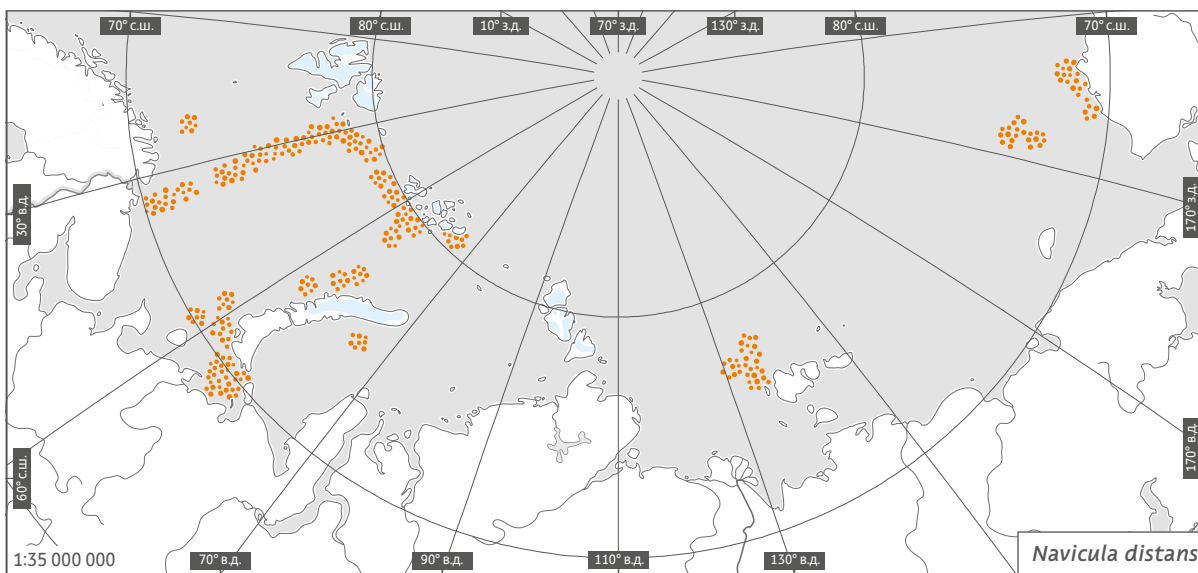
Осевое поле очень узкое, центральное поле маленькое, в очертаниях прямоугольное или округлое. Штрихи грубые, частые, 4–10 на 10 мкм. В клетке два длинных лентовидных хлоропласта, имеющих золотисто-бурую, интенсивно бурую или буро-зеленоватую окраску и располагающихся параллельно по краям створки. С пояска хлоропласты выглядят как широкие ленты (рис. 3.2.12). По цитоплазме, особенно ближе к концам створки, разбросаны голубоватые зерна волютина (полифосфата), есть две вакуоли с маслом. Вид активно дви-


жется, проскальзывая среди других микрофитов в составе перифитона и обрастаний плавучих льдов, часто встречается небольшими группами.

Размножение. Происходит простым делением клетки надвое; описано также образование аукоспор посредством изогамной гаметангиогамии [1].

Экология. Космополит. В массе встречается в обрастаниях стенок портовых сооружений и в эпилитоне скал, подверженных влиянию антропогенных стоков в районах

3.2. Диатомовые водоросли



 область распространения

прибрежных городов Севера. Входит в состав фитоперифитона. Также в небольших количествах развивается в сообществах нижней

поверхности тающих плавучих льдов весной и летом. Встречается на поверхности дна как на относительно глубоководных, притененных

участках, так и на прибрежных мелководьях с промытыми песками и по гребням песчаных баров. Пик размножения вида в Арктике приходится на лето и начало осени. Кроме склонности к активному размножению в биотопах, загрязненных азот- и фосфорсодержащими веществами, вид продуцирует навикулан – вещество, обладающее противовирусной активностью. Этот сульфатированный полисахарид был выделен из *N. directa*, собранной на относительно больших глубинах в зал. Тояма (Япония) [2]. Было показано, что это соединение ингибирует HSV-1 и HSV-2 (половина максимальной ингибирующей концентрации, IC50 = 7–14 мкг/мл), воздействуя на ранние стадии репликации вируса и с высокой вероятностью оказывая влияние на адгезию вируса и проникновение в клетки хозяина (в частности, двустворчатого моллюска). Из диатомей было выделено очень мало других биологически активных вторичных метаболитов. В целом мало что известно о противовирусной активности экстрактов или соединений диатомовых водорослей. Выбор

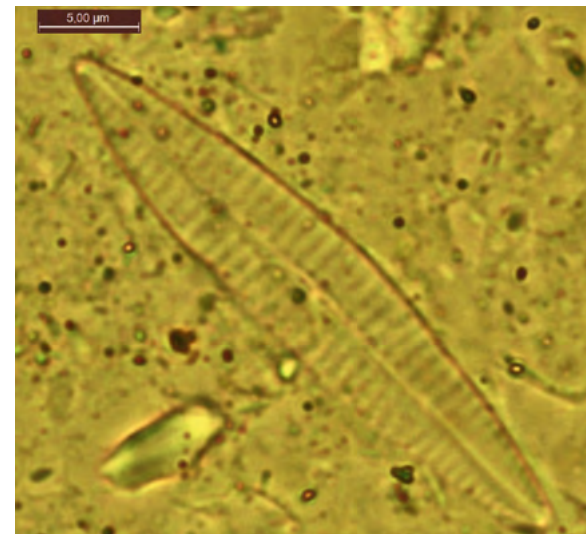
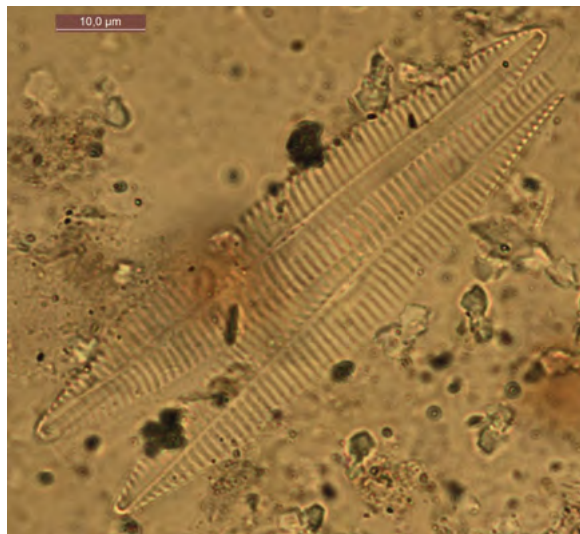
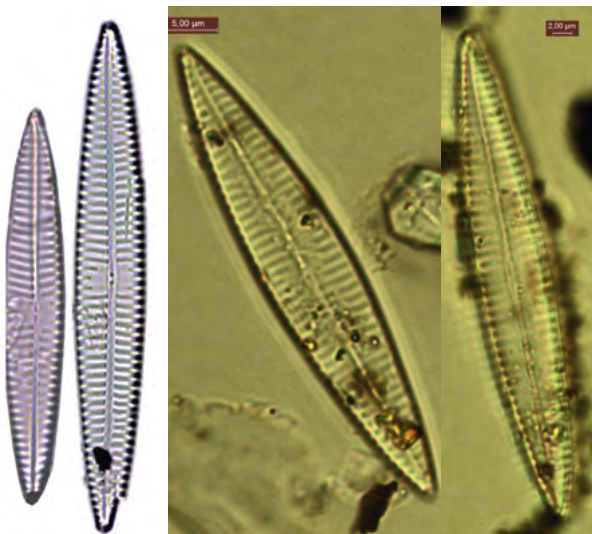


Рис. 3.2.11 Вид панциря *N. directa* со стороны створки (снимки выполнены с помощью светового микроскопа)

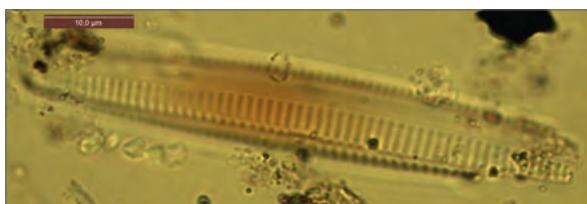


Рис. 3.2.12 Панцирь *Navicula directa* со стороны пояска (снимок выполнен с помощью светового микроскопа)

противовирусных морских соединений для аквакультурных сред, являющихся возможным решением для контроля передачи вирусных заболеваний [3], постепенно становится новой и многообещающей областью морских исследований. Тот факт, что марениноподобные пигменты, аналогичные продуцируемому *N. directa* навикулану, по-видимому, способны ингибировать рост патогенных морских бактерий и репликацию вируса, представляет существенный интерес для производителей устриц.

Индикатор мезотрофных, при массовом развитии — эвтрофных условий.

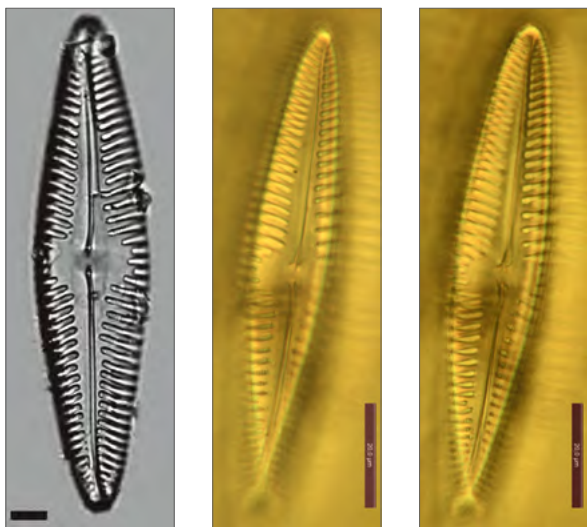


Рис. 3.2.13 Панцирь *N. distans* (снимки выполнены с помощью светового микроскопа)

Navicula distans (W. Smith) Ralfs — один из самых крупных видов подвижных диатомей, населяющих нериталь морей Арктики. Не образует цветений, встречается редко, населяя самые разные биотопы, за исключением эвтрофицированных.

Морфология. Створки в очертаниях от ланцетных до ланцетно-ромбических, с приостренно-закругленными концами, длиной 18–24 мкм шириной (рис. 3.2.13). Шов прямой, отчетливый, щелевидный, навикулоидного типа, его центральные поры (по полюсам центрального узелка) умеренно удалены друг от друга, апикальные (по полюсам клетки) поры оканчиваются в полярном положении, почти доходя до концов створки, и загибаются на одну сторону. Осевое поле (продольная бесструктурная полоса, проходящая по оси створки, между областями штрихов) узкое на вершинах, постепенно расширяется к большому, округлому центральному полю (бесструктурной области в районе центрального узелка) с неясными краями. Штрихи (ряды ареол) грубые, 5–6 рядов на 10 мкм, щелевидных ареол около 21 на 10 мкм. Панцирь с пояска почти прямоугольный, со скругленными углами (рис. 3.2.14), достигает 20–25 мкм в центральной, слегка расширенной, части и немного сужается к концам. Ребра распространяются на 1/5 высоты боковой поверхности клетки со стороны каждой створки. Два крупных золотисто-бурых или буро-зеленых хлоропласта имеют форму широких лент, занимают боковое положение вдоль краев створки и видны как узкие полосы, иногда со слегка лопастными краями, а с пояска занимают почти всю поверхность клетки, кроме полярных областей. В цитоплазме часты россыпи мелких капель волютина (запасного продукта, полифосфата), а также имеются, как правило, две крупные капли масла, располагающиеся по разные стороны от центра клетки. Ядро небольшое, центральное, расположено на узком цитоплазматическом мостике.

Размножение. Происходит делением клетки надвое; ауксоспоры неизвестны, жизненный цикл вида изучен недостаточно.

Экология. Космополит. Подвижный эпифит, встречается в планктоне неритали, а также в составе ледовой альгофлоры, отмечается и в ценозах зарослей *Melosira arctica*.

Служит индикатором устойчивого состояния экосистемы и, как правило, входит в состав довольно разнообразных сообществ. Быстро гибнет при органическом заражении акватории, поскольку практически не переносит налипания массы мелких органических частиц на покровы клетки, а также заселения их колониями бактерий. Способен развиваться на дне, на поверхности промытых песков.



Вид живой клетки *N. distans* со стороны пояска. Снимок выполнен с помощью СМ. Масштабная линейка 5 мкм

Рис. 3.2.14

Nitzschia spp.

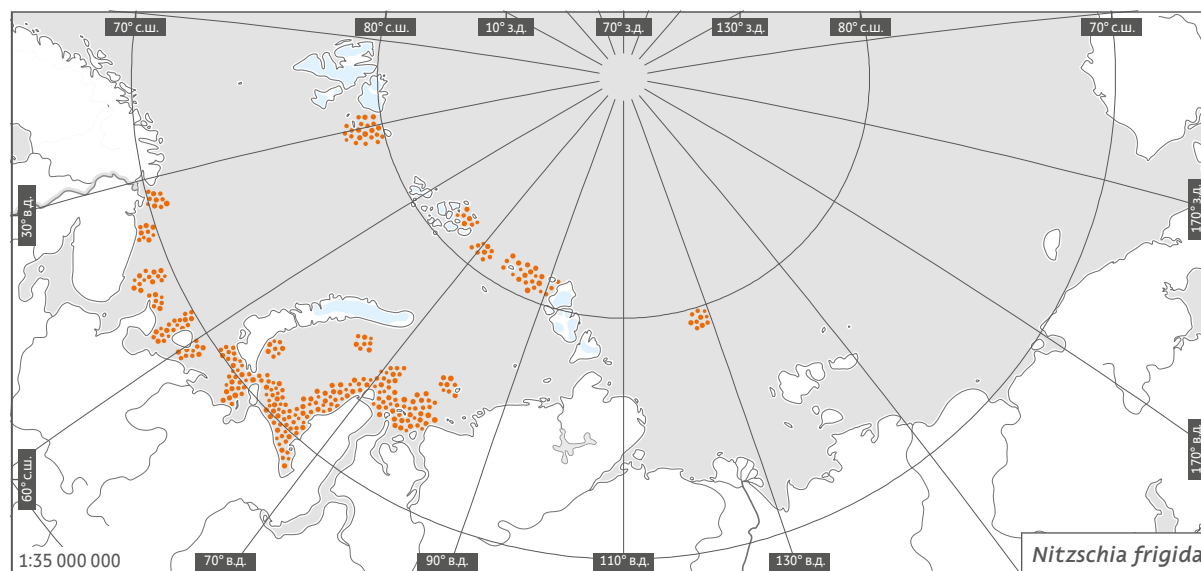
Систематическое положение


—	Stramenopiles
Отдел	Bacillariophyta
Класс	Bacillariophyceae
Подкласс	Bacillariophycidae
Порядок	Bacillariales
Семейство	Bacillariaceae EHRENBERG
Род	<i>Nitzschia</i> HASSALL
ВИД	<i>Nitzschia longissima</i> (BRÉBISSON) RALFS
	<i>Nitzschia frigida</i> GRUNOW
Род	<i>Pseudo-nitzschia</i> H. PERAGALLO
ВИД	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> (CLEVE) H. PERAGALLO

В морях Российской Арктики живут несколько десятков видов и внутривидовых таксонов рода *Nitzschia* — морских и солоноватоводных. Среди них индикаторная роль отведена для трех, включая один, ныне относимый к роду *Pseudo-nitzschia*. Не все таксономисты склонны выделять этот род как самостоятельный. Поэтому вид *Pseudo-nitzschia seriata* рассмотрен наряду с видами *Nitzschia*.

Nitzschia frigida Grunow — эта диатомея настоящая спутница и часто структурообразующий вид экосистемы толщи арктических льдов. Ее весеннее цветение, развивающееся зачастую в форме огромных колоний, окрашивает нижнюю поверхность и нижнюю толщу морского льда в характерный бурый или золотисто-бурый цвет. Вид способен жить только в ледяных поровых каналах или на дне в форме одиночных клеток, не образуя бурно развивающегося цветения в планктоне.

Морфология. Клетки *Nitzschia frigida*, «одетые» в перфорированные панцири из аморфно-



 область распространения

го опала, живут одиночно преимущественно на поверхности дна. В проходах поровых каналов морского льда они строят ветвящиеся древовидные колонии, объединяясь полюсами панцирей (рис. 3.2.15). Несколько клеток могут быть соединены концами в одно точечное «разветвление». При этом полимерный полисахарид, объединяющий и поддерживающий клетки в составе колонии, выделяется через поры поясковых ободков на полюсах панцирей. В пределах одной колонии клетки могут быть ориентированы либо в одной плоскости (створками, фронталь-

ными сторонами панцирей), либо в разных (створками или поясками, боковыми сторонами). Предполагается, что колонии хорошо сохраняются благодаря полимерным мостикам между клетками, поскольку неповрежденные колонии были найдены в материале 10-летней и даже 40-летней давности. На препаратах клетки часто лежат на поясковой стороне и створки видны по краям узкими полосами, отчего панцири приобретают отчетливый вид вытянутых усеченных эллипсов (рис. 3.2.16). Отдельные створки линейно-ланцетные с коническими

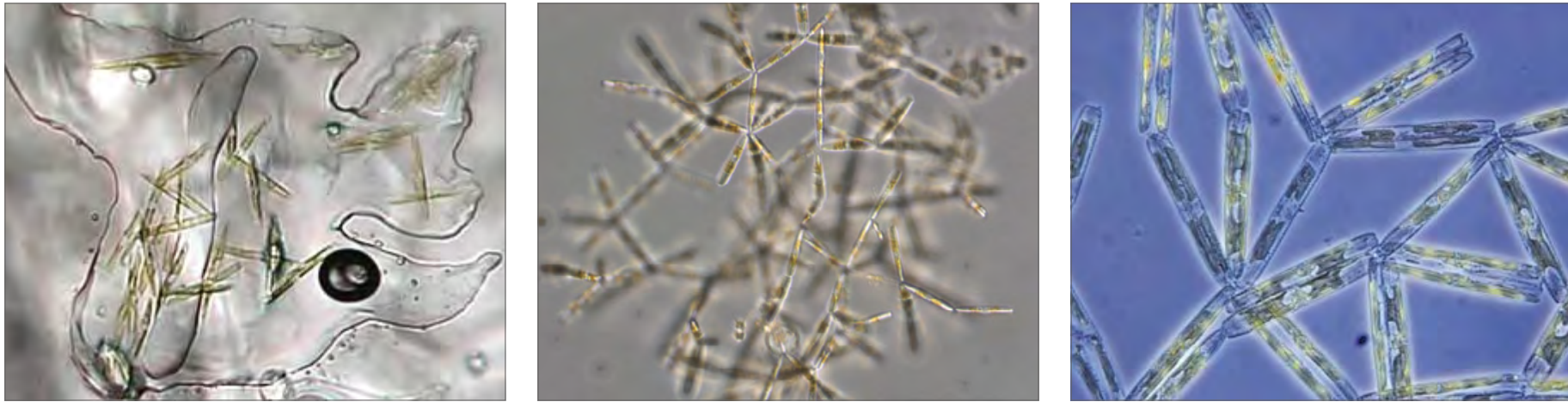


Рис. 3.2.15 Ветвящиеся колонии *N. frigida* из каналов в толще плавучего морского льда. Снимки выполнены с помощью СМ. Увеличение 400 и 1000 крат

закругленными концами. Штрихи, состоящие из пористых ареол, располагаются параллельно, пересекая створку в поперечном направлении, и перфорируют наружную стенку трубки каналовидного шва. Система швов, служащих для движения клеток, более или менее эксцентрична по отношению к оси створки. Системы перфораций верхней и нижней створок панциря располагаются друг под другом и не смещены к противоположным углам ромбовидного сечения панциря, как это бывает у многих видов *Nitzschia*. Было отмечено, что в колониях кили клеток (трубки каналовидных швов) нередко занимали центральное положение на створках [1]. Это возможно по той причине, что клетка более круглая в поперечном сечении, нежели ромбовидная, и не всегда видно, где заканчивается створка и начинается пояс. Шовная щель прерывается в середине центральным узелком, хорошо заметным с помощью световой микроскопии. Система каналовидного шва (трубка со швом сверху и рядом отверстий (интерфибул) снизу, со стороны клетки) не поднимается в выступающий киль. Фибулы — перемины между интерфибулами — мелкие, располагаются нерегулярно. Две центральные фибулы

довольно широко расставлены (до 4 мкм). Число фибул достигает 5–7 на 10 мкм. Два длинных пластинчато-корытоподобных хлоропласта золотисто-бурой или бурой окраски располагаются по разные стороны от небольшого округлого ядра, расположенного на цитоплазматическом мостике по центру клетки. Длина клеток составляет 45–75 мкм, ширина — 4,5–7,5 мкм, число штрихов 40–50 на 10 мкм.

Возможные ошибки при идентификации. Вид может быть спутан с *Nitzschia neofrigida*, также образующей ветвящиеся колонии в каналах толщи морского льда, но отличающейся более крупными размерами клеток (60–190 мкм длиной и 6–7 мкм шириной), более удлиненной формой, центральным (или лишь слегка эксцентрическим) положением шва на низко поднятом киле, более четкими и регулярно расположенными фибулами и менее отчетливо различимой штриховкой панциря (рис. 3.2.16–3.2.18) (~40 штрихов, очень слабо различимых в световой микроскоп на 10 мкм). Штрихи *N. frigida* практически достигают щели шва, а на створках *N. neofrigida* штрихи разной длины и до шва не доходят никогда. На вставочных ободках *N. frigida* располагаются до

четырёх рядов мелких пор, а у *N. neofrigida* — только по одному ряду. Колонии *N. neofrigida* содержат, как правило, не более 15 клеток.

Размножение. Клетки *N. frigida* размножаются делением надвое.

Экология. *Nitzschia frigida*, согласно результатам лабораторных экспериментов, может переносить очень низкие температуры (до -8°C), высокую соленость (свыше 40 psu) и крайне низкую освещенность в течение длительного времени [3, 4]. Эта диатомея не образует покоящихся клеток или спор, но выживает в экстремальных условиях арктической зимы, существенно снижая интенсивность своего метаболизма [3, 5].

В конце арктической зимы — в начале весны колонии *N. frigida* доминируют в самых верхних слоях льда, насколько достигают соляные поровые каналы, и их содержание в многолетнем льду больше, чем во льду первого года. Собственно, многолетний лед (возрастом два года и более) является резервуаром популяций *N. frigida* на поверхности арктических морей. Зимой в каналах верхних слоев его толщи содержится немного клеток этого вида, еще меньше их находится в каналах ближе

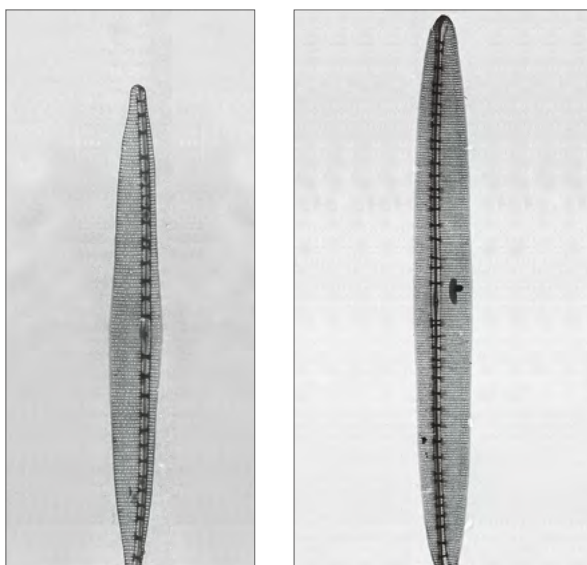


Рис. 3.2.16 Снимки панцирей *Nitzschia frigida*, выполненные с помощью ТЭМ. Вид со стороны створки (по [2])

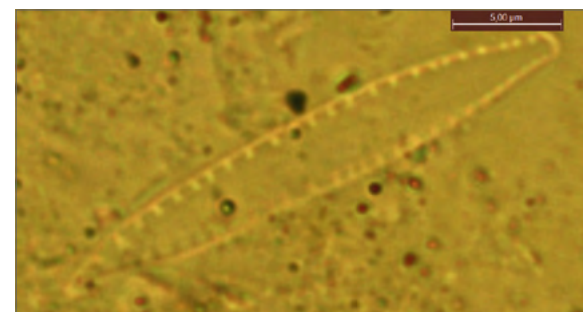
к нижней поверхности. Однако к концу апреля, когда становится ощутимо теплей и светлей, эти клетки, активно делясь, распространяются в средние и нижние слои льда — навстречу потеплевшей, более соленой воде, богатой биогенами. А уже в середине — конце мая отмечается их массовое цветение в этих слоях, особенно в самом нижнем, 10-сантиметровом слое толщи, где они фактически доминируют в альгоценозах. Из нижней толщи многолетнего льда происходит расселение клеток на нижние поверхности однолетнего и пакового, новообразующегося льда.

В каналах ближе к поверхности однолетнего льда тоже содержатся клетки — потомки тех, что заселили его год назад, когда он был паковым, хотя их здесь и меньше, чем в верхней толще многолетнего льда, поскольку здесь еще не происходило повторной (на второе лето) миграции к поверхности в летнее время, при подтаивании нижней кромки и распространении колоний вверх по каналам. Но в конце

весны они тоже мигрируют в нижние слои, где обильно разрастаются ветвящиеся колонии, и численность вида максимальна, поскольку однолетний лед тоньше многолетнего и более светопрозрачен. В то же время, поселяясь в нижних каналах нового пакового льда, клетки сразу образуют колонии, так как он наиболее тонок. Однако его цветение начинается примерно на неделю позже (в самом конце мая), чем на одно- и многолетнем льду, потому что заселяется вид уже после начала цветения ранее колонизированных льдин. На льдинах первого года цветение происходит наименее интенсивно. Таким образом, расселение *N. frigida* по новообразующимся ледяным полям Арктики происходит никак не за счет пакового, но при непосредственном участии одно-, двух- и преимущественно многолетнего льда, стабильно колонизируемого этим видом [6].

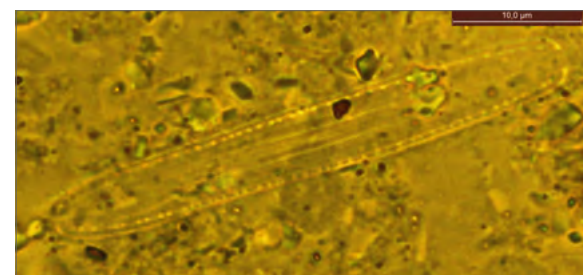
В мелководных областях северных морей поверхность донных отложений может служить резервуаром «посевного материала» *N. frigida*. Распространенность этого вида во льдах, к примеру, Балтийского, Белого морей и в Гудзоновом заливе [7, 8], которые не содержат льда летом, подтверждает данный факт. Однако это маловероятно при образовании льда над глубокими арктическими бассейнами.

На протяжении последних десятилетий происходит сокращение площади многолетних льдов Арктики. Летом плавучий многолетний лед занимает все меньшие акватории [9, 10]. При имеющейся тенденции климатических изменений это может означать, что в Северном Ледовитом океане практически не останется морских однолетних или многолетних льдов. На открытых, глубоководных участках Арктики *N. frigida* нуждается в стабильных биотопах для своих популяций — с целью поддержания достаточного уровня численности, позволяющей доминировать в составе весеннего цветения ледяных водорослей на паковом льду.



Панцирь *N. frigida*, заключенный в еловую смолу (снимок выполнен с помощью светового микроскопа)

Рис. 3.2.17

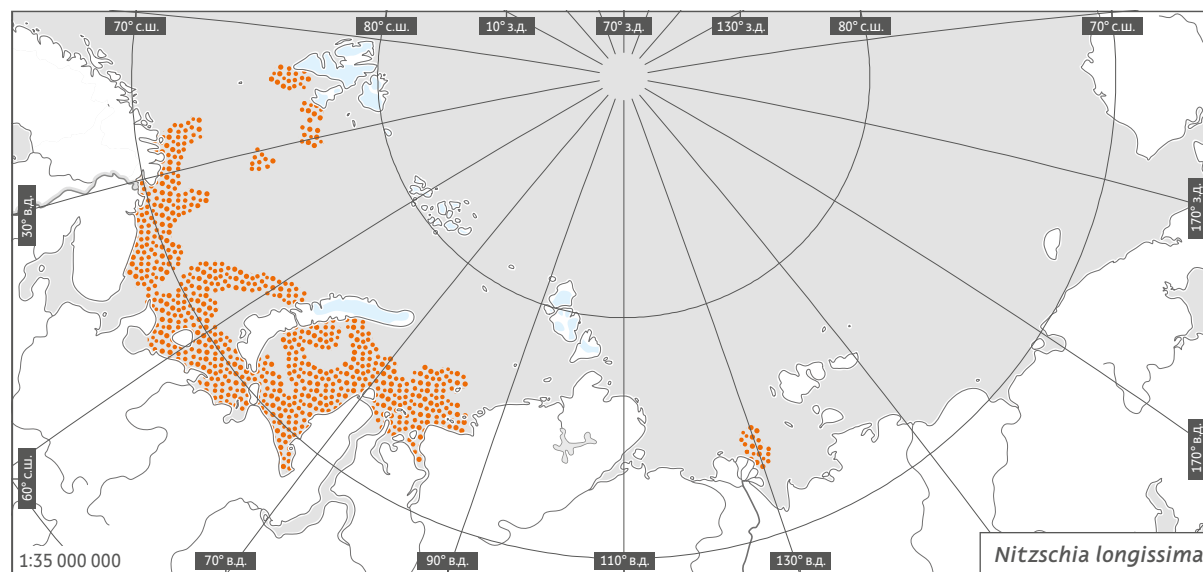



Панцирь *N. frigida*, заключенный в еловую смолу: вид с пояска (снимок выполнен с помощью светового микроскопа)

Рис. 3.2.18

При исчезновении резерватов популяций *N. frigida* весьма вероятно ее замещение в ледяных сообществах иными видами, способными обильно развиваться как во льду, так и в толще воды. Одним из таких микрофитов является *Fragilariopsis cylindrus*, формирующий колонии в виде плотных протяженных лент. На фоне изменений ледового режима последних лет уже есть данные, что *F. cylindrus* становится значимым компонентом сообществ прибрежного однолетнего льда первого года [11]. Снижение роли *N. frigida* в ценозах льда может иметь существенные последствия для питания ледовой фауны, приспособленной к потреблению колоний этого вида в нижних слоях водной толщи [12].

Является индикатором устойчивого состояния ценозов ледовой альгофлоры.



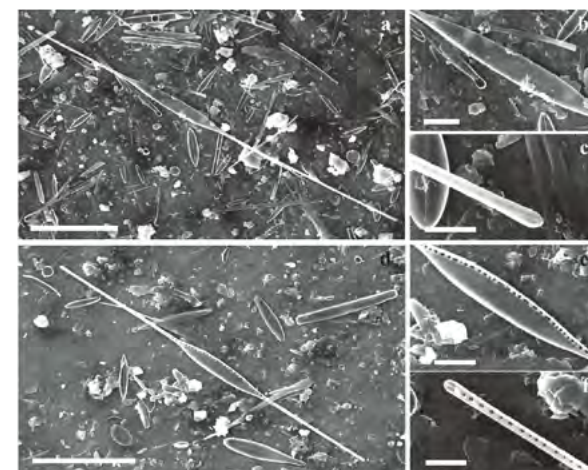
 область распространения

Nitzschia longissima (Brébisson) Ralfs — подвижная, сильно удлинённая в очертаниях диатомея, отличающаяся характерным веретеновидным обликом при крайне вытянутых узких концах (рис. 3.2.19). Обычный обитатель промытых песков на небольших глубинах. Также развивается как эпифит на макроводорослях и в составе сообществ зарослей *Melosira arctica*, нередок в планктоне неритали морей Арктики.

Морфология. Клетки ланцетные, с сильно оттянутыми концами, большей частью прямые, иногда слегка изогнутые в общих очертаниях из-за поворота концов в одну или в разные стороны. Центральная часть створки ланцетно расширенная и занимает примерно 1/7 от общей длины, уплощённая, с узкими загибами. Шовная система каналовидная (в виде трубки), эксцентричная и располагается по краю створки, на выступающем киле. Трубка открывается наружу узкой щелью шва, а в сторону клетки — нерегулярно расположенными интерфибулами (окнами), разделёнными фибулами раз-

ной ширины. Центральные поры (концы) шва простые, в то время как полярные концы загнуты на проксимальную сторону. Параллельные штрихи располагаются поперек створки по всей ее длине (трансапикальные), равноотстоящие друг от друга, строятся из небольших округлых ареол. Длина створки составляет 140–280 мкм, ширина в середине 5–8 мкм, число штрихов достигает 34–39 на 10 мкм длины створки, фибул — 5–8 на 10 мкм. В центральной, расширенной части клетки имеются два пластинчатых хлоропласта (рис. 3.2.20) буро-золотистой, бурой или зеленовато-бурой окраски, расположенные вдоль ее продольной оси. Возможны многочисленные включения в виде голубоватых зерен волютина, а также две крупные вакуоли с маслом.

Размножение. Происходит делением клетки надвое, известны случаи образования аукоспор в результате анизогамного полового процесса [14].



Nitzschia longissima: а — внешняя поверхность створки, масштабная шкала 50 мкм; б — центральная, ланцетно расширенная часть створки, вид изнутри (по краю виден ряд фибул каналовидного шва и узкий загиб створки), масштабная линейка 10 мкм; в — полярная, загнутая щель шва на конце створки, вид с поверхности, масштабная линейка 5 мкм; д — внутренняя поверхность створки, масштабная линейка 50 мкм; е — вид центрального расширения изнутри с отчетливыми штрихами, каналовидным швом и фибулами, масштабная линейка 10 мкм; ф — вид конца створки изнутри, шовная щель полузакрыта рядом фибул и видна только в полярной области, масштабная линейка 2 мкм. Модифицировано по [13]

Рис. 3.2.19

Экология. Космополит. *N. longissima* широко распространен в морях Российской Арктики и населяет самые разные биотопы, от плотных промытых песков на небольших глубинах, где бывает доминирующим видом альгоценоза в осеннее время, и до поверхности тонких илов на глубинах около 100 м, где встречается весьма редко. Также входит в состав сообществ на нижней стороне плавучих льдов, образуемых *Melosira arctica*, и способен заселять каналы в нижней толще тех же льдов, но встречается здесь не реже. Обычен в перифитоне макрофитов и в неритическом планктоне.

Вид является индикатором стабильного состояния сообществ при мезотрофных условиях.

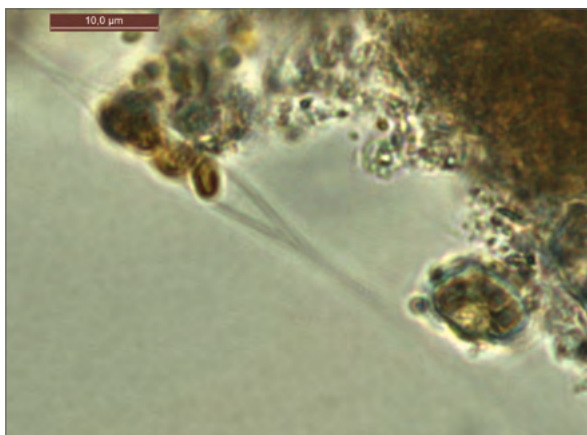
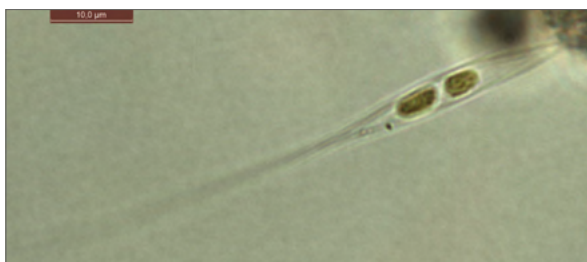
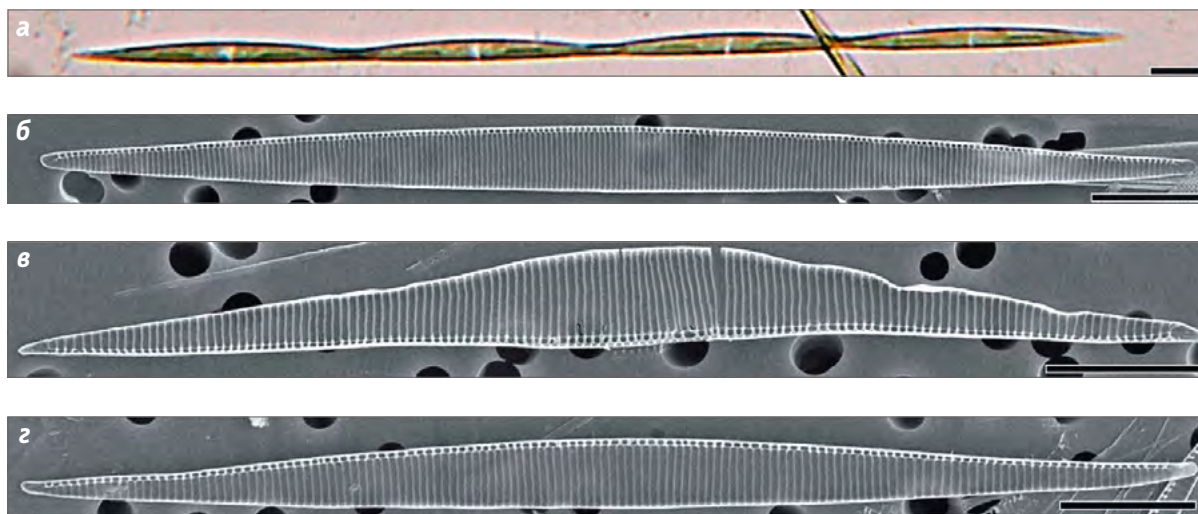


Рис. 3.2.20 Клетки *Nitzschia longissima* в различных состояниях жизнеспособности. На всех снимках видны два хлоропласта в центральной области клетки

Pseudo-nitzschia seriata (P.T. Cleve) H. Peragallo f. *seriata* — планктонная пенистая диатомея, образующая протяженные колонии из тонких, удлиненных клеток, сцепленных между собой концами внахлест.



а — внешний вид колонии *Pseudo-nitzschia seriata*. Снимок выполнен с помощью СМ, масштабная линейка 20 мкм; б—г — вид створок панцирей отдельных клеток. Снимок выполнен с помощью СЭМ, масштабная линейка для б и г — 10 мкм, для в — 8 мкм. Модифицировано по [15]

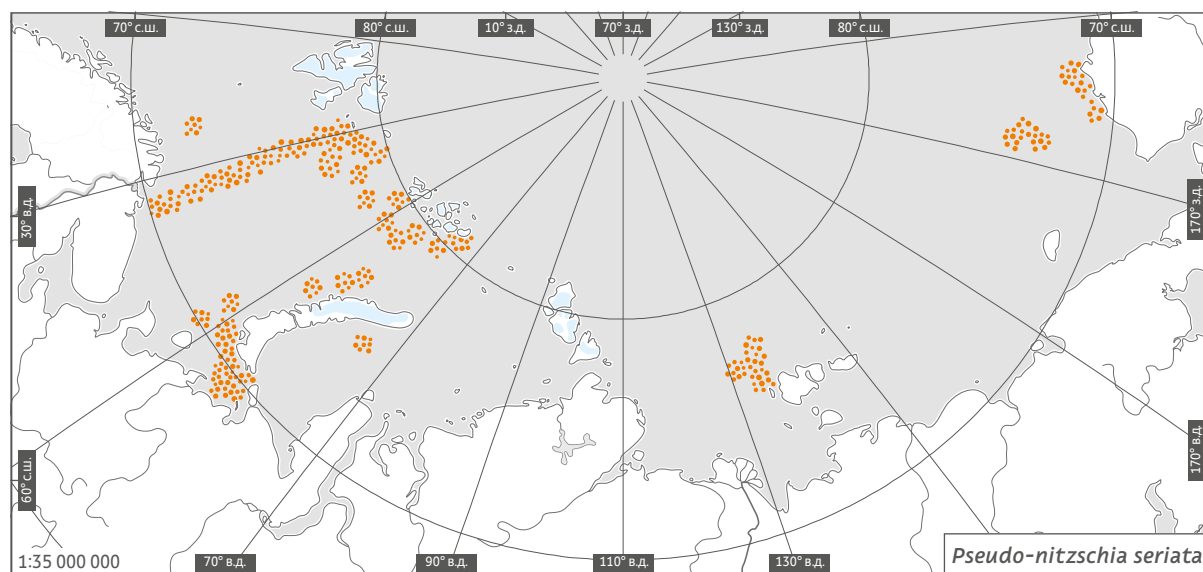
Рис. 3.2.21


Морфология. Клетки со стороны пояска (сбоку) выглядят линейными или ланцетными, с заостренными концами (рис. 3.2.21). Область перекрытия концов клеток в колониях составляет от одной трети до четверти длины клеток.

Клетка асимметрична относительно апикальной плоскости (транс-апикальная ось гетерополярна). Один край створки изогнут, а другой прямой, особенно в ее средней части. Концы створки слегка удлинены, с закругленными полюсами (см. рис. 3.2.21). Шовный аппарат каналовидный, в виде трубки, открывающейся щелью в пространство вне панциря и чередой интерфибул, разделенных фибулами в сторону клетки, может быть расположен на прямом или изогнутом крае. Междурядья (ребра) — бесструктурные полосы между рядами ареол (ячеек поровых полей, состоящих из тонкой кремнеземной мембраны и пороидов — групп пронизывающих ее мельчайших пор) — различимы на водяном препарате как со стороны пояска, так и со стороны створки.

Ребра и фибулы равны числом и неразличимы между собой на водяных препаратах. На очищенном от органических компонентов материале, заключенном в светопреломляющую смолу (среду Эльяшева, Канадский бальзам, среду «Канифоль», очищенную еловую смолу), фибулы просматриваются более отчетливо, чем ребра. Центральная сдвоенная (и потому более широкая, чем прочие в ряду) интерфибула, характерная для многих видов *Nitzschia* и *Pseudo-nitzschia*, отсутствует. Штрихи (ряды ареол) могут быть охарактеризованы как полосатые или ребристые, образованы одиночными рядами прямоугольных ареол. Длина панцирей составляет 91–160 мкм, ширина 5,5–8 мкм, число фибул колеблется от 14 до 18 на 10 мкм (как и число штрихов), на вставочных ободках 21–24 тонких штриха на 10 мкм.

Каждый штрих образован единым полем пороидов, расположенных в 3–4 параллельных рядах (рис. 3.2.22, б). Пороиды, близкие к ребрам, крупнее других и более однотипны



 область распространения

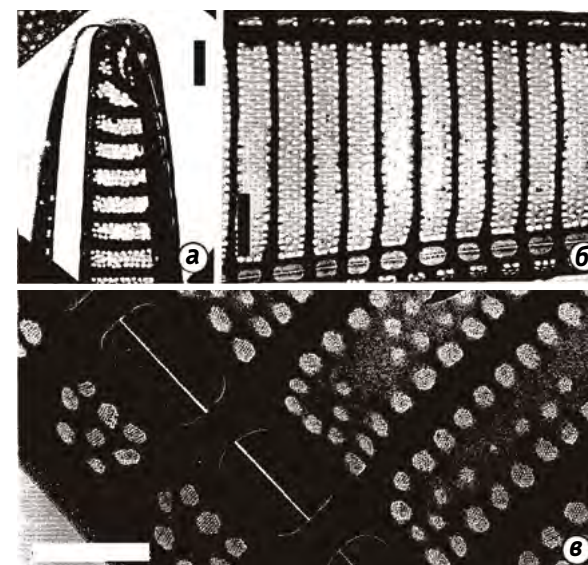
по очертаниям (рис. 3.2.22, в). Ребра на одном конце створки немного более разветвленные, чем на другом (рис. 3.2.22, а, 3.2.23).

На загибе створки ниже шва (на узком краю створки за линией шовного аппарата) короткие штрихи образованы 2–3 рядами пороидов, по структуре аналогичных тем, что в длинных рядах штрихов (см. рис. 3.2.22, в). Число пороидов на створках 7–8 на 1 мкм. Фибулы в основном выровнены с ребрами. Три перфорированных вставочных ободка были отмечены в составе панцирей в большинстве случаев, иногда вместе с четвертым, неперфорированным (см. рис. 3.2.23). Штрихи, хорошо развитые на вальвокопуде (первом вставочном ободке) и следующем вставочном ободке, образованы двумя рядами пороидов, иногда с третьим рядом между ними. Рядом с центром створки на вальвокопуде располагаются относительно длинные штрихи (по 4–6 пороидов в рядах), к полюсам они постепенно уменьшаются (до 1–2 пороидов в рядах). Штрихи

второго ободка примерно вдвое ниже, а на третьем расположен всего один поперечный ряд пороидов (рис. 3.2.24). Неперфорированная часть наружной поверхности у всех вставочных ободков примерно одинакова по ширине. Между рядами пороидов, как на створке, так и на вставочных ободках, находится облако совсем мелких пор, расположенных без особого порядка (рис. 3.2.22, в, 3.2.24).

Возможные ошибки идентификации. Габитуально *Pseudo-nitzschia seriata* f. *seriata* заметно отличается от *P. pungens* и *P. multiseries* контуром створки. Эта отличительная черта часто смазывается при анализе материала на электронном микроскопе из-за деформации створок, и по строению штрихов *P. seriata* f. *seriata* легко можно спутать с *P. multiseries*. Также следует обратить внимание на заостренные концы *P. multiseries* против закругленных концов *P. seriata*.

В свою очередь, *Pseudo-nitzschia seriata* f. *obtusata* отличается от типовой формы более



а — ветвящиеся ребра на одном из полюсов створки; б — расположение пороидов в составе штрихов на створке; в — пороиды в штрихах на створке и на загибе створки, масштабная линейка 1 мкм. Снимок выполнен с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ). Модифицировано по [16]

Рис. 3.2.22

тупыми концами створок, а также меньшей длиной и шириной, штрихами, располагающимися более тесно, и обычным отсутствием пороидов в середине штриха. Наиболее легко спутать *P. seriata* f. *seriata* с *P. australis* (синоним: *Nitzschia pseudoseriata*). Однако у последней клетки в среднем крупнее и штрихованы более грубо. Более крупные экземпляры *P. australis* симметричны относительно продольной оси, а концы их створок немного подвернуты, но эти признаки менее выражены на маленьких панцирях.

Ветвление ребер по обоим концам створки *P. australis* повторяет таковое у *P. seriata* f. *seriata*. Наблюдения структуры панциря *P. australis* с помощью трансмиссионного электронного микроскопа выявляют дальнейшие отличия. Штрихи на конце створки состоят только из

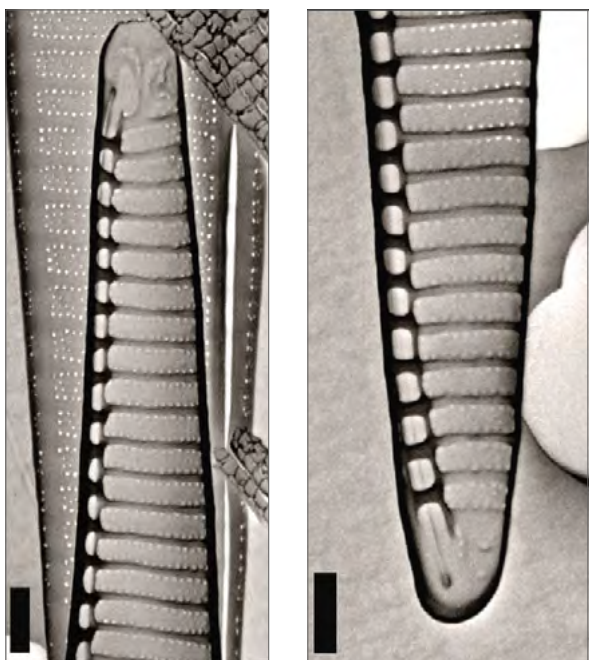


Рис. 3.2.23 Ветвление ребер на разных полюсах створки одной клетки, расположение пороидов в составе штрихов на створке, а также интерфибул и фибул шовного аппарата. Инвертированный снимок, выполнен с помощью СЭМ. Масштабная линейка 1 мкм. Модифицировано по [14]

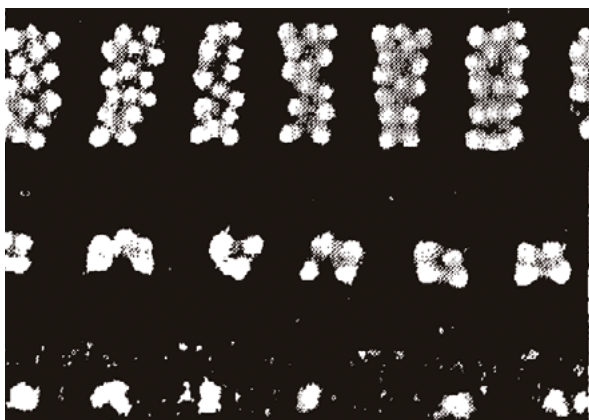


Рис. 3.2.24 Структура штрихов на вставочных ободках (нижние три ряда штрихов). Снимок выполнен с помощью ТЭМ. Модифицировано по [16]

двух рядов пороидов, разделенных продольным облаком мельчайших пор. Штрихи на загибе створки представлены кольцами из 5–6 пороидов. Штрихи вставочных ободков отличаются от таковых на створке наличием более чем двух рядов пороидов, а от штрихов на вставочных ободках *P. seriata* f. *seriata* — по форме и большим числом рядов пороидов.

Размножение. Происходит делением клетки надвое, возможна гаметангиогамия с образованием аукоспор.

Экология. Зимне-весенний вид в аркто-бореальной области, хотя непериодически отмечается в планктоне и осенью. В последние десятилетия роду *Pseudo-nitzschia* и распространению его видов уделяется большое внимание, так как несколько видов были причастны к цветению с выделением токсичной домоиковой кислоты у берегов Канады и США. Было показано, что цветение *Pseudo-nitzschia multiseries* (синоним *Nitzschia pungens* f. *multiseries*) в канадских прибрежных водах вызывает «отравление амнезиальными моллюсками» у людей через употребление загрязненных домоиковой кислотой мидий, культивируемых на коллекторах в море [17]. Вид *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* был расценен как источник домоиковой кислоты в моллюсках и планктоне в зал. Фанди на востоке Канады осенью 1988 г.: культуры, выделенные из этого района, дали низкие концентрации домоиковой кислоты [18]. *Pseudo-nitzschia australis* наблюдали в большом количестве в зал. Монтерей (Калифорния) осенью 1991 г. Его развитие сопровождало смерти морских птиц, питавшихся загрязненными домоиковой кислотой анчоусами [19]. На культурах было подтверждено, что *P. australis* является продуцентом домоиковой кислоты [20, 21]. Также продуцирование небольших количеств домоиковой кислоты было показано на культурах *Pseudo-nitzschia delicatissima* [22]. Затем ее продуцирование

было отмечено и на культурах *P. seriata*. Результаты этих исследований демонстрируют необходимость мониторинга распространения опасных и потенциально опасных видов *Pseudo-nitzschia*, среди которых *Pseudo-nitzschia seriata* f. *seriata* распространена в морях Российской Арктики наряду с *P. australis*, *P. granii*, *P. seriata* f. *obtusa*, *P. calliantha* и *P. turgidula*, но встречается чаще.

Массовое развитие вида может являться индикатором токсического заражения участка акватории.

Pinnularia spp.

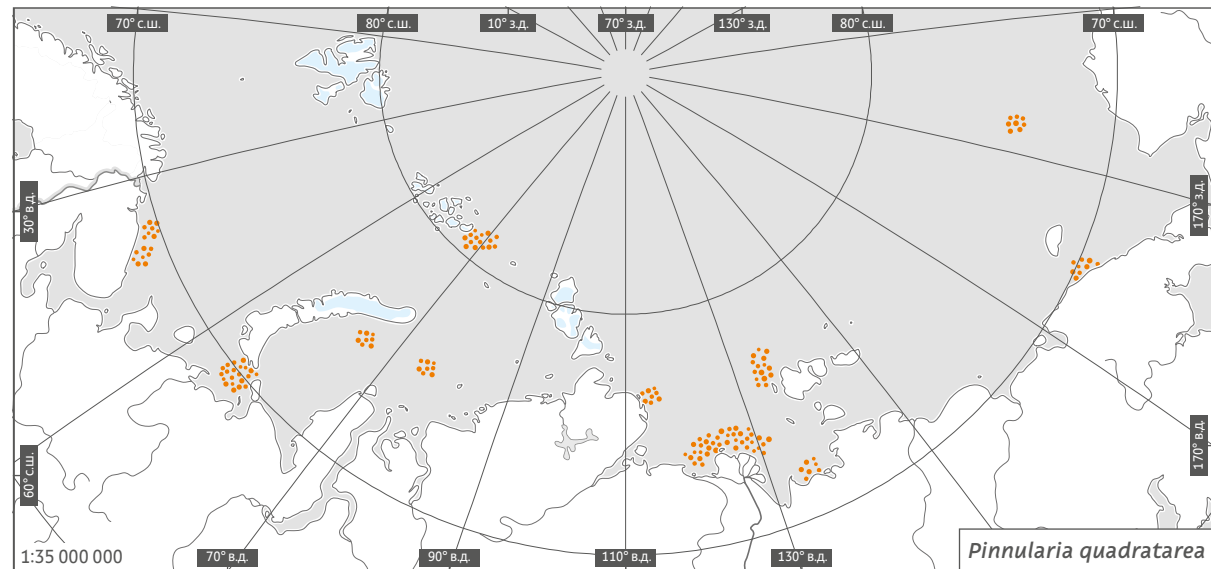
Систематическое положение


—	Stramenopiles
Отдел	Bacillariophyta
Класс	Bacillariophyceae
Подкласс	Bacillariophycidae
Порядок	Naviculales
Семейство	Pinnulariaceae D.G. MANN
Род	<i>Pinnularia</i> EHRENBERG
Вид	<i>Pinnularia quadratarea</i> (A.W.F. SCHMIDT) CLEVE

На акваториях морей Российской Арктики обитают порядка 10 видов и подвидов из рода *Pinnularia*. Большинство из них являются разновидностями ледового вида *Pinnularia quadratarea*. Индикаторная роль по отношению к состоянию условий среды выявлена для типового подвида *P. quadratarea*.

Pinnularia quadratarea var. *quadratarea* — крупная подвижная диатомея с панцирем пиннуляриоидного типа. Часто встречается в обрастаниях нижней поверхности плавучих льдов, а также в поровых каналах его толщи [1]. Не образует цветений и больших скоплений клеток, живет одиночно.

Морфология. Створки панциря из аморфного опала в очертаниях линейно-продолговатые, с параллельными краями, слегка зауженные к широко закругленным концам, толстостенные, длиной 60–80 мкм и шириной 8–12 мкм (рис. 3.2.25–3.2.27). Шов прямой, отчетливо заметный на створке, занимает центрально-осевое положение, коленчато изгибается в толще створки. Центральные поры шва изогнуты на одну сторону. Осевое поле умеренно узкое, достигает 1/5–1/6



 область распространения

ширины створки. Центральное поле большое, в виде широкой поперечной фасции, достигающей краев створки. Штрихи пиннуляриоидного типа: организованы в виде длинных полей тонких мембран (велумов), усеянных мелкими порами, расположенными рядами и опоясывающим контуром. Такие штрихи у диатомей именуется альвеолами. Расположение альвеол параллельное на всем протяжении створки. Они проходят также и под центральной фасцией, но на этом участке поры не открываются на поверхность.

Альвеолы разделены ребрами, простираются на загиб створки и достигают почти его края. На 10 мкм длины панциря приходится 8–10 альвеол. В клетке имеются два ленточных хлоропласта с извилистыми, слегка лопастными краями, проходящие по краям створки и загибающиеся к ее полюсам. При осмотре клетки сбоку хлоропласты занимают практически всю поясковую поверхность. В цитоплазме разбросаны разноразмерные гранулы волютина (полифосфата), имеются также несколько вакуолей с маслом, число

3.2. Диатомовые водоросли

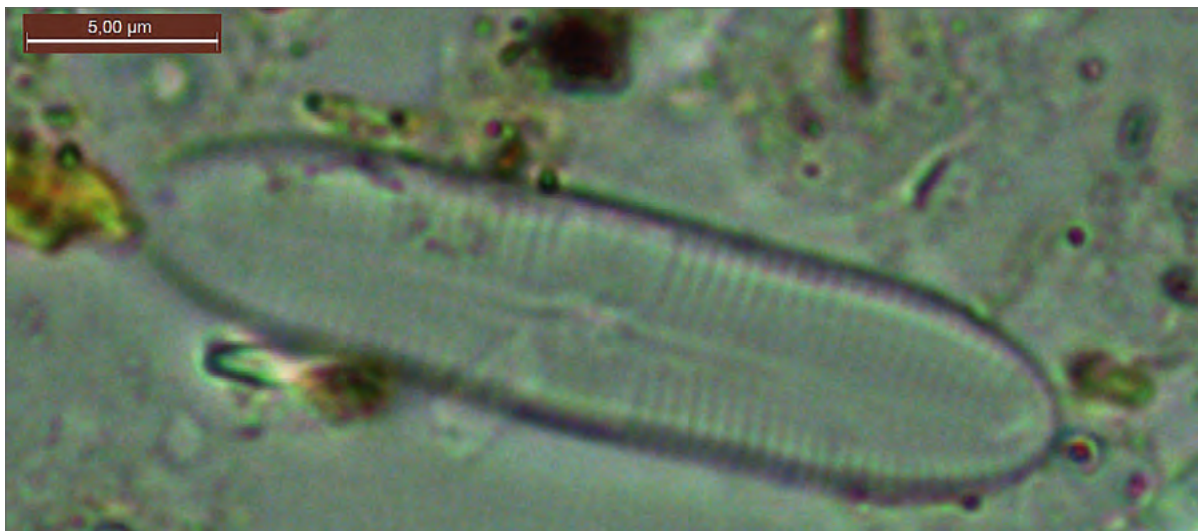


Рис. 3.2.25 Створка панциря *Pinnularia quadratarea* var. *quadratarea*. Снимки выполнены на материале из прибрежной зоны моря Лаптевых

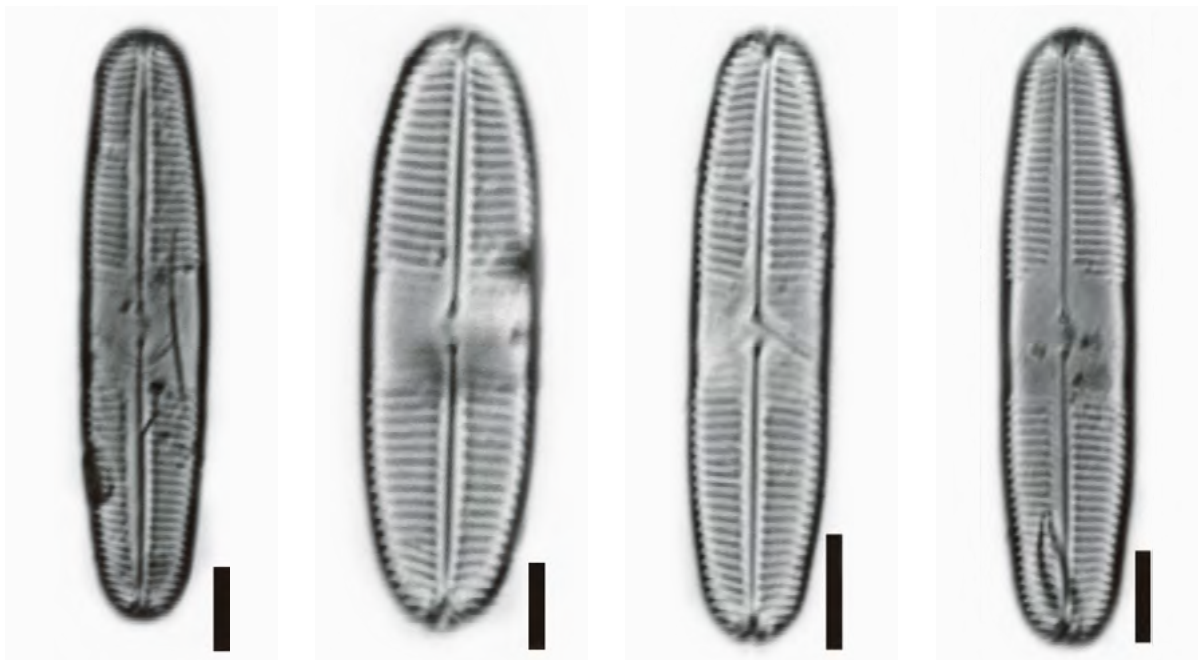
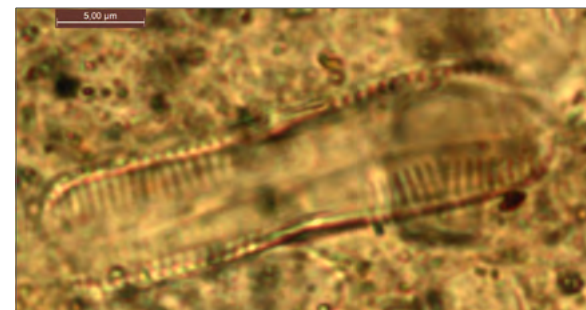


Рис. 3.2.26 Вид панциря *Pinnularia quadratarea* var. *quadratarea* со стороны створки. Масштабная линейка 10 мкм. Модифицировано по [2]



Вид панциря *P. quadratarea* var. *quadratarea* со стороны пояска, панцирь деформирован в поверхностном слое донных отложений

Рис. 3.2.27

которых растет при снижении температуры и повышении солености.

Размножение. Происходит простым делением надвое; известны случаи образования ауксоспор.

Экология. Холодноводный вид, обычный в небольших количествах для альгофлоры каналов, пронизывающих толщу плавучих льдов (первого года и многолетних) [3], а также изредка в зарослях *Melosira arctica*, развивающихся на нижней поверхности льдин [4]. Максимального развития достигает летом и реже осенью. Не образует цветений. На дне прибрежных мелководий вид встречается редко и отмечается только в осенне-зимние сезоны.

Вид является индикатором устойчивого состояния криопелагических сообществ.

Chaetomorpha melagonium

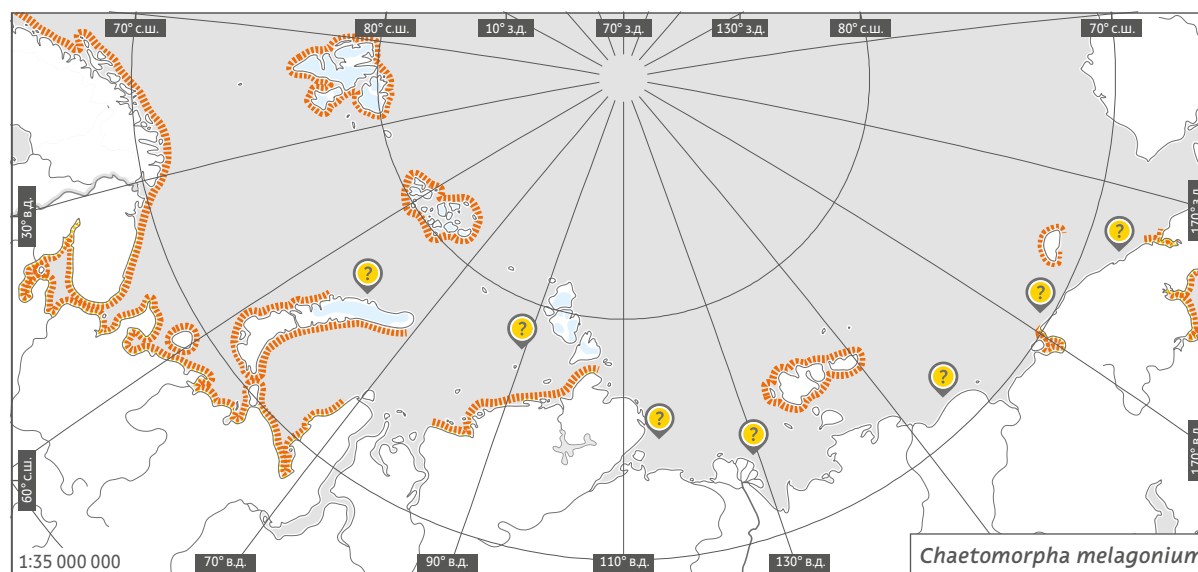
3.3.

Систематическое положение

Отдел	Chlorophyta
Класс	Ulvophyceae
Порядок	Cladophorales
Семейство	Cladophoraceae WILLE
Род	<i>Chaetomorpha</i> KÜTZING
Вид	<i>Chaetomorpha melagonium</i> (F. WEBER & D. MOHR) KÜTZING

Морфология. Кустики или одиночные однорядные неветвящиеся нити длиной до 25–30 см, шириной до 1 мм, жесткие, прямо стоячие, ярко-темно-зеленые, иногда с металлическим отливом. Базальная клетка длиной 900–3000 мкм и шириной 110–400 мкм, вытянутая, с выраженными лопастными выростами. Выше по таллому клетки сначала цилиндрические, затем — более укороченные, утолщенные. Длина клеток превышает ширину в 2–5 (реже в 7) раз в нижней части таллома, в 1,5–2 (реже в 3) раза в средней и верхней частях. Клеточные оболочки толстые. Клетки многоядерные. Хлоропласт пристенный, сложносетевидный, со многими пиреноидами [1–4].

Размножение. Изоморфная смена генераций. Половое размножение изогамное, дву-жгутиковыми гаметатами, бесполое — четырехжгутиковыми зооспорами. Гаметы и зооспоры могут образовываться в любой клетке таллома, выходят в окружающую среду через поры в боковых стенках клеток. Фертильные растения встречаются в разных популяциях в различное время: в районе о. Ньюфаундленд — круглый год, в Скандинавии — летом, на Британских



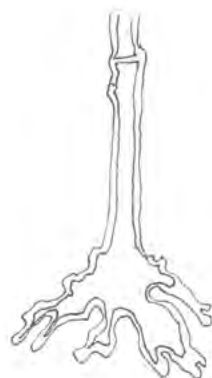
— область распространения

— районы, по которым нет сведений, но вид может там встречаться

островах — весной, в Баренцевом море — с января по март; выход зооспор здесь происходит при первом появлении солнца над горизонтом после полярной зимы при температуре воды около 0 °С. Проростки появляются в апреле [5]. Характерно вегетативное размножение — фрагментацией таллома [4, 6].

Экология. Многолетний вид. Обитает в сублиторали (на глубине до 8–12 м) и в литоральных ваннах, на камнях, встречается в обрастаниях ризоидов ламинариевых, эпифитирует на фукоидах. Рост наиболее интенсивен при

температуре воды +10...15 °С. Вид устойчив к высушиванию, длительному периоду темноты и эвритермен: переживает кратковременное замерзание при температуре воздуха –20 °С, при повышении температуры до +25...27 °С погибает, причем образцы, взятые из северной части Атлантического океана возле Исландии, чувствительнее к высокой температуре, чем таковые, взятые из вод более южных районов: из США, Франции и с о. Гельголанд [7]. В пределах ареала вида выделяют две группы, различающиеся по ITS rDNA: в одну входят



1



2



3



4

1 — базальная клетка с лопастными выростами
 2 — цилиндрические клетки в нижней части таллома
 3 — клетки средней части таллома
 4 — клетки верхней части таллома
 (по [6])

образцы из Исландии, Массачусетса (США), с п-ова Аляска и с арх. Шпицберген; в другую — европейские образцы из вод Франции, Германии, Шотландии, Уэльса и Швеции. Различия, однако, не превышают 0,5%, что позволяет говорить о едином центре распространения вида [8]. *Chaetomorpha melagonium* отличается высоким содержанием хлорофилла *a* (более 450 мкг/г сырой массы) и довольно высокой продукцией (валовый фотосинтез 0,71 мл O₂/г сырой массы в сутки) [5].

Распространение. Широко распространенный биполярный аркто-бореально-нотальный вид. В России встречается в Белом, Баренцевом, Карском, Восточно-Сибирском, Чукотском морях, море Лаптевых и в дальневосточных морях [9–11].

Охраны не требует. **Может служить индикатором чистых вод.**

30 см

Cladophora rupestris

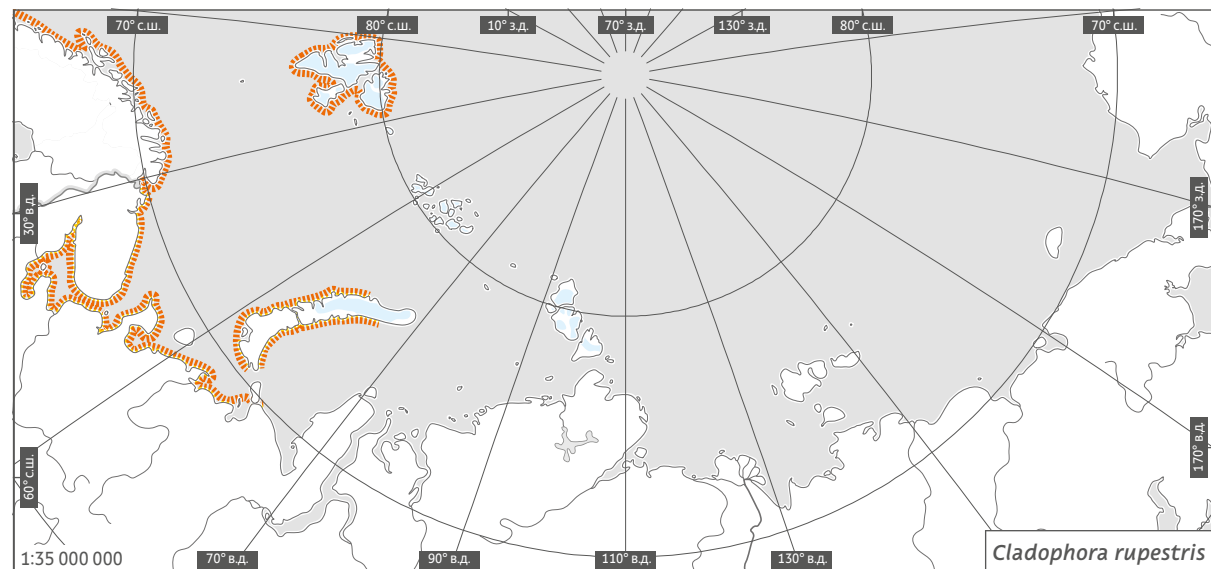
Common branched green weed


Систематическое положение

Отдел	Chlorophyta
Класс	Ulvophyceae
Порядок	Cladophorales
Семейство	Cladophoraceae WILLE
Род	<i>Cladophora</i> KÜTZING
Вид	<i>Cladophora rupestris</i> (LINNAEUS) KÜTZING

Морфология. Кустики высотой до 15 см, прямостоячие, не перекрученные, распадающиеся на отдельные пучки, жесткие, грубые, темно-зеленого или оливкового цвета, часто с синеватым отливом. Ветвление обильное, в основном псевдодихотомическое (три- и политомическое в нижней части таллома), прямые боковые ветви отходят под острым углом (30–45°) от стенки материнской клетки, при этом возникает косая перегородка, что создает впечатление дихотомии. Конечные веточки немногочисленные, расположены односторонне или поочередно. Клетки многоядерные, цилиндрические, иногда бочонковидные и клиновидно-булавовидные (в мутовках), их длина в 1,5–3 раза (может достигать до 8 раз) больше ширины. Ширина клеток 90–150 мкм в основных ветвях и до 45–70 мкм в конечных веточках. Клеточная оболочка слоистая, толстая, до 20–30 мкм в основных ветвях и до 8–12 мкм в конечных веточках. Хлоропласт слабо перфорированный, занимает всю видимую поверхность клетки [1, 2].

Размножение. Вегетативное (фрагментации таллома и акинетами), бесполое — двух- и четырехжгутиковыми зооспорами. При многократном бесполом размножении бывает



 область распространения

спорадический гаметогенез, при этом мейоз — гаметический. Изоморфная смена поколений. На Британских островах фертильные растения встречаются круглый год, на о. Ньюфаундленд — с апреля по сентябрь, а на Восточном Мурмане — только в мае–июне, при температуре +2...5 °С; в Белом море — в основном летом [2, 3].

Экология. Обитает в сублиторали (на глубине 0–12 м) на камнях, иногда эпифитно, часто под пологом более крупных водорослей (фукоидов), одиночно или образуя довольно

обширные куртины. Интенсивнее всего растет при температуре +15...20 °С, но способна к активному росту и при температуре +0...5 °С [3]. В западной части Белого моря — эдификатор ассоциации с участием багрянки *Furcellaria lumbricalis* (Hudson) J.V. Lamouroux и бурой нитчатки *Stictyosiphon tortilis* (Gobi) Reinke, распространенной в нижней литорали — верхней сублиторали, с общей биомассой до 0,55 кг/м² [4]. Неблагоприятные условия кладофора переживает в виде акинет, ризоидов или базальных частей таллома [1]. Талломы

3.3. Зеленые водоросли



15 см

содержат значительное количество жирных кислот, демонстрирующих антибактериальную активность [5].

Распространение. Широко распространенный, практически космополитный вид; встречается как в Арктике (Белое, Баренцево, Карское моря), так и в Южном полушарии (субантарктические острова), как в Европе (от Испании до Исландии), так и в Африке (Египет, Марокко, Тунис), как в Северной Америке (Массачусетс, о. Ньюфаундленд и др.), так и в Южной (Бразилия, Чили), а также в Азии (Турция, Ливан, Китай, Япония, Филиппины и др.) [1, 6, 7]. Не встречается только в тропиках.

Охраны не требует. **Может быть индикатором чистых приполярных и умеренных вод.**

Acrosiphonia arcta

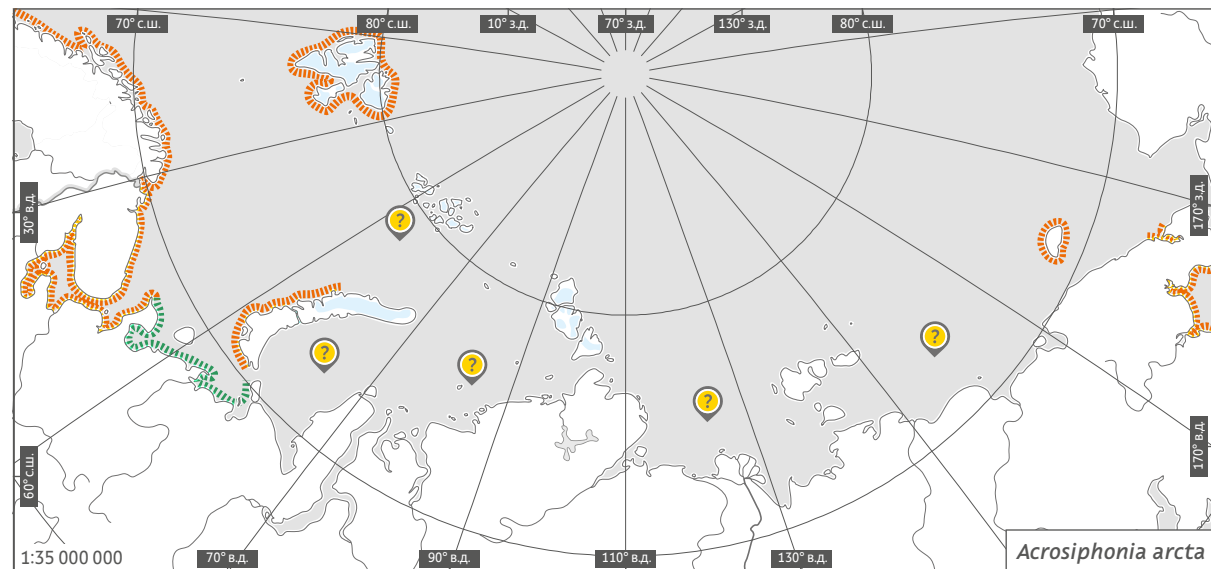
Green tarantula weed

Систематическое положение

Отдел	Chlorophyta
Класс	Ulvophyceae
Порядок	Ulotrichales
Семейство	Ulotrichaceae KÜTZING
Род	<i>Acrosiphonia</i> J. AGARDH
Вид	<i>Acrosiphonia arcta</i> (DILLWYN) GAIN

Один из самых сложных для видового определения родов зеленых водорослей, что связано с эволюционной молодостью рода и продолжением процессов видообразования, а также с высокой морфологической пластичностью. Виды рода *Acrosiphonia* трудно различимы как между собой, так и с представителями рода *Spongomorpha* [1, 2]. Данный вид был известен ранее и поныне встречается в литературе под названием *Spongomorpha arcta* (Dillwyn) Kützing.

Морфология. Дерновины высотой до 15 см, светло-зеленого цвета, мягкие. Молодые водоросли — плотные, кистевидные, часто равновершинные, зрелые — спутанные, ватообразные в нижней части, более свободные в верхней, распадающиеся на отдельные пряди, пучки и пучочки. Ризоиды тонкие (15–35 мкм шириной), что отличает *Acrosiphonia arcta* от других видов рода. Основные нити шириной 60–90 мкм (иногда достигают 120 мкм), прямые или извилистые, разветвленные поочередно или односторонне. Апикальные клетки растущей дерновины могут достигать длины 1 мм и даже более. Различают ветви неограниченного и ограниченного



— область распространения

— предполагаемая область распространения

— районы, по которым нет сведений, но вид может там встречаться

роста. Первые — основные — характерны для молодой дерновины, вторые — для зрелой, в которой растущие ветви сохраняются лишь в самой верхней части, а в нижней и средней частях развиваются боковые ветви с укороченными клетками, здесь нарастает число ризоидов и образуются гаметангии. Молодые веточки булабовидные, зрелые — суживающиеся к вершине. Характерная особенность вида и рода в целом — наличие закрученных или крючковидных веточек с тупой

или острой верхушкой, развитых по всей дерновине, особенно в нижней ее части, где они способствуют целостности и прочности дерновины. Однако иногда крючковидные веточки отсутствуют, что затрудняет видовое определение. Верхушки веточек часто вытягиваются в бичевидные ризоиды, обеспечивающие разрастание дерновины. Клетки цилиндрические, с тонкими оболочками (3–8 мкм), с прямыми поперечными стенками, многоядерные. Длина клеток редко



15 см

равна ширине, в основном в 2–4 (иногда в 6) раза больше. Хлоропласт перфорированный, с многочисленными крупными пиреноидами, занимает всю полость клетки [1, 3, 4]. Вид исключительно морфологически пластичен [1, 5].

Размножение. Гетероморфная смена поколений. Типичные нитчатые талломы — гаметофиты. Любая клетка таллома (кроме базальных) может превратиться в фертильную (гаметангий), с более плотным и темным содержимым. Гаметангии располагаются одиночно или сериями. Созрев, двужгутиковые гаметы выходят в воду через боковую пору (оперкулум) клетки. Развивающийся из зи-

готы спорофит микроскопический, одноклеточный, многоядерный, эндофит или паразит красных водорослей с мягким талломом, высших водных растений и мхов. Возможно, способен к существованию вне хозяина. Ранее считался отдельным видом под названием *Chlorochytrium inclusum* Kjellman или *Codiolum petrocelidis* Kuckuck. После мейоза образуются четырехжгутиковые зооспоры, прорастающие в нитчатые гаметофиты. Бесполое размножение наблюдается редко, двух- или четырехжгутиковые зооспоры образуются в клетках нитчатого таллома. Развито вегетативное размножение частями дерновин и/или ризоидами [1, 5, 6].

Экология. Обитает в нижнем горизонте литорали и в сублиторали (на глубине до 8 м), в хорошо промываемых полузащищенных или прибойных местах, на скалах и каменистых россыпях. Размеры дерновины, ее высота, особенности роста и даже клеточные параметры зависят от местообитания, в первую очередь — от прибойности, а также от солености, температуры, субстрата, состава сопутствующих видов. В более открытых местах с достаточной гидродинамикой и твердым грунтом акросифония формирует классические плотные дерновины со всеми характерными чертами вида. В более защищенных местах с рыхлым грунтом, пониженной соленостью и более высокой температурой вид представлен низкорослыми талломами с менее интенсивным ветвлением, дерновины рыхлые, «растрепанные», крючковидных веточек нет, гаметангии или очень редки, или вообще отсутствуют, зато развивается масса ризоидов [5].

Распространение. Широко распространенный, биполярный вид в северной части Атлантического океана (от Испании и Франции до Скандинавии, о-ва Гельголанд, Исландии и арх. Шпицберген), в северной части Тихого океана (Канада, п-ов Аляска), Калифорнии, Пакистане, а также в Южном полушарии: Аргентине, юге Чили, субантарктических островах (о. Кинг-Джордж), Антарктиде (Станция Палмер) [7, 8]. Отсутствие вида в тепловодных регионах привело к предположению об относительно недавнем (последний плейстоценовый гляциальный максимум, примерно 18 тыс. лет назад) проникновении вида в Южное полушарие через холодные глубоководные течения [7]. Однако, по последним данным, вид обитает и в тропической и субтропической западной части Атлантического океана [9]. В России встречается в Белом, Баренцевом, Чукотском морях, в дальневосточных морях: Беринговом и Японском, на арх. Командорские острова, на юго-востоке п-ова Камчатка [1, 10]. В Сибирских морях



Acrosiphonia arcta

обитают другие виды рода: *A. sonderi* (Kützing) Kornmann (Карское море), *A. flagellata* Kjellman (Карское, Восточно-Сибирское моря) [10].

Охраны не требует. Может быть индикатором чистых вод, хотя высокая морфо-экологическая пластичность, скорее всего,

будет маскировать или, напротив, усиливать впечатление экспертов об уровне антропогенного воздействия.

Ulva intestinalis (кишечница)

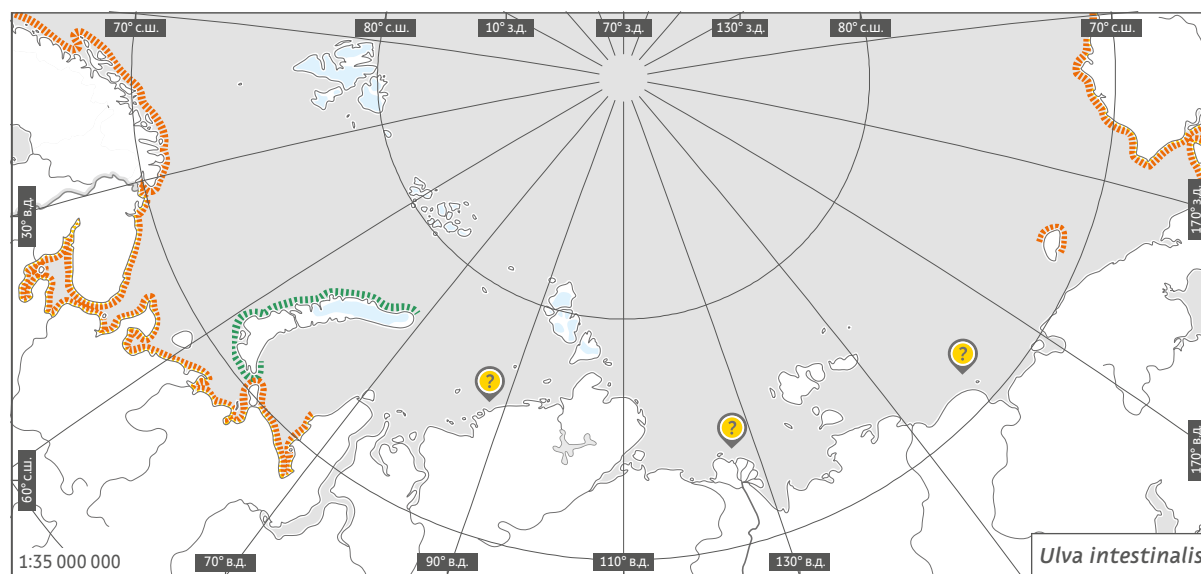
Gut Weed, Stone Hair, Sea Lettuce, Grass Kelp

Систематическое положение

Отдел	Chlorophyta
Класс	Ulvophyceae
Порядок	Ulvales
Семейство	Ulvaceae J.V.LAMOUREUX
Род	<i>Ulva</i> LINNAEUS
Вид	<i>Ulva intestinalis</i> LINNAEUS

До сих пор более известна как *Enteromorpha intestinalis*, хотя первоначальное линеевское название возвращено виду 16 лет назад [1]. Один из наиболее всесторонне изученных видов зеленых водорослей-макрофитов.

Морфология. Морфологически крайне пластична: мягкое, яркое, темно- или светло-зеленое слоевище длиной 5–80 см, шириной 0,1–6 см, простое или с редкими пролификациями в нижней части, от узкого трубчатого до широкого пластинчатого, часто бывает вздутым, с ровными или волнистыми краями, с гладкой или складчатой поверхностью, верхняя часть часто обесцвечена и оборвана. Клетки многоугольные (3–7 углов), округлые или неправильной формы, расположены главным образом беспорядочно, но бывают собраны в короткие ряды (до 8–10 клеток). Чаще клетки располагаются в одиночных или в двух-трех параллельных полуконцентрических структурах, включающих до 15–20 клеток. Хлоропласт находится в апикальной части клетки (в виде «колпачка») или занимает всю клетку. Пиреноид один (очень редко два), до 2,5 мкм в диаметре [2–4].



----- область распространения

----- предполагаемая область распространения

?? районы, по которым нет сведений, но вид может там встречаться

Размножение. Изоморфная смена генераций, которая часто нарушается, сменяясь только бесполом размножением четырехжгутиковыми зооспорами. Анизогаметы имеют два жгутика. Гаметы и споры выходят через пору на верхушке сосочкообразного изгиба внешней стенки клетки [3, 5].

Экология. Однолетник. Типичный вид-оппортунист, эврибионт, полисапробионт. Обитает на морском мелководье, от супралиторали до верхней сублиторали, в полносолёных и со-

лоноватоводных условиях, вблизи источников органического загрязнения, в супралиторальных скальных ваннах (rockpools), а также в эстуариях, лагунах, каналах, пресноводных ручьях, прудах и даже реках [6–9]. Vegetирует как прикрепленной в плотных, часто обширных куртинах, так и свободно плавающей, образующей большие маты, поддерживаемые на плаву выделяемым в процессе фотосинтеза кислородом. Высокопродуктивный вид: валовая продукция в 2–5 раз выше, чем



5–80 см

у многолетних *Fucus vesiculosus* и *Furcellaria lumbricalis* [10].

Быстрый интенсивный рост талломов (от 10 до 90 г/м² в сутки) позволяет рекомендовать *Ulva intestinalis* и близкие ей виды в качестве биоаккумуляторов поллютантов (в основном — избытка биогенных элементов) в эвтрофированных водоемах. Урожай ульвы с 1 га может достигать 400–700 т сырой массы за полгода. Такой объем биомассы способен извлечь из водной среды до 40 т азота и до 100 кг фосфора. При этом такая фитомасса содержит около $3 \cdot 10^8$ ккал, что эквивалентно 50 т условного топлива [11, 12]. Высококонкурентный вид: способен создавать условия среды, в которых не выживают другие водоросли-макрофиты — например, высокие значения pH (>10) и низкие концентрации неорганического углерода в супралиторальных скальных ваннах [7]. При речных паводках отрицательное влияние распреснения на эстуарную ульву компенсируется повышением концентраций биогенных элементов, из-за чего биомасса ульвы не только не падает, но даже возрастает [8].

Ulva intestinalis — признанный индикатор эвтрофированных и опресненных местообитаний, поскольку активно развивается и процветает в гипертрофных водах, где развитие других видов или подавлено, или вообще невозможно. Образует самостоятельную ассоциацию в полисапробных условиях, включающую до 28 видов водорослей (только красных и зеленых), причем по мере приближения к источнику загрязнения видовой состав ассоциации неуклонно беднеет, и ульва нередко остается единственным видом макрофитобентоса в портах или в местах выпуска бытовых стоков [3, 6, 13, 14 и др.].

Ulva intestinalis — обычный компонент «цветения» макроводорослей (в основном — именно ульвовых) в эвтрофированных водоемах, носящего иногда катастрофический характер. Цитогенетические исследования

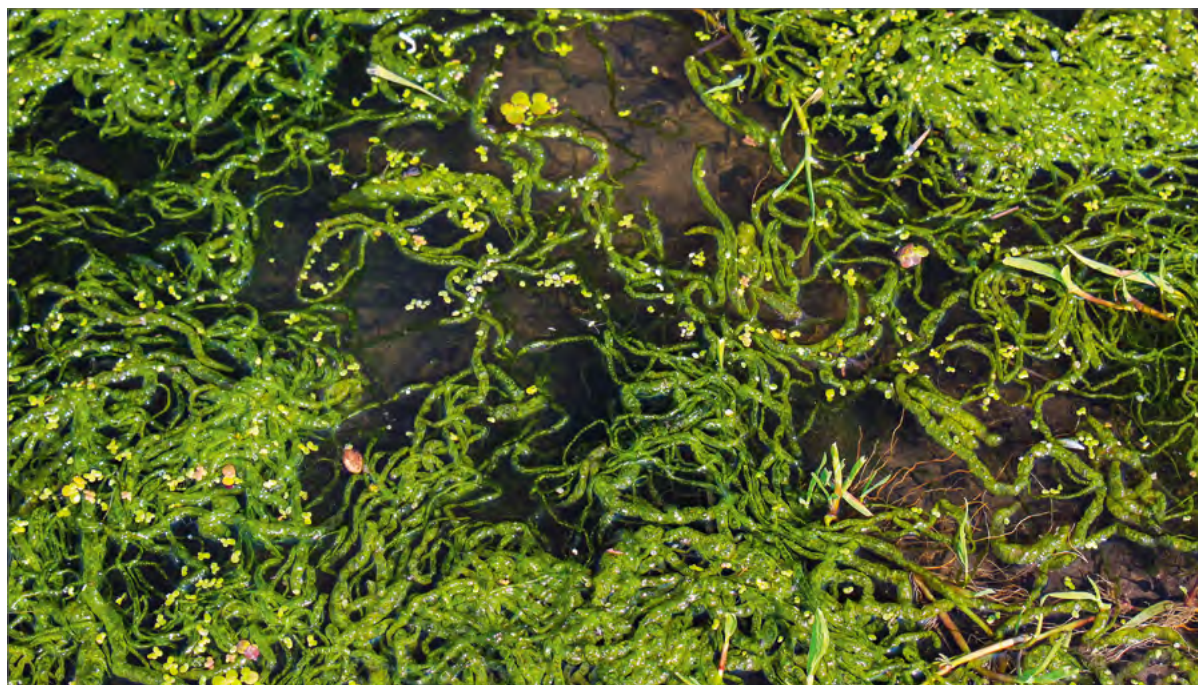


Ulva intestinalis

с использованием новых микросателлитных маркеров позволили проследить механизмы нарастания биомассы, оказавшиеся в основном вегетативными [15].

Распространение. Космополитный вид. Обитает во всех океанах от Арктики до Антарктики, на берегах всех континентов и на множестве островов. Есть сведения, что тропические представители рода требуют более тонких таксономических исследований, которые, скорее всего, обнаружат новые виды. В России обитает в Белом, Баренцевом, Карском (юго-западная часть), Чукотском, Балтийском, Черном, Азовском, Каспийском и Японском морях [2, 3, 16, 17].

Охраны не требует. Как и многие ульвовые, может использоваться для получения аминокислот, никотиновой кислоты, витаминов В₁₂, С и F, протеинов, гиббереллинов, гепатопротекторов и др. [18]. Отличается высоким содержанием белка (19,5% сухой массы) и углеводов (58%). Используется в поликультуре тигровой креветки (*Penaeus monodon*) как корм и биофильтр [19].



Ulva intestinalis

Pylaiella littoralis

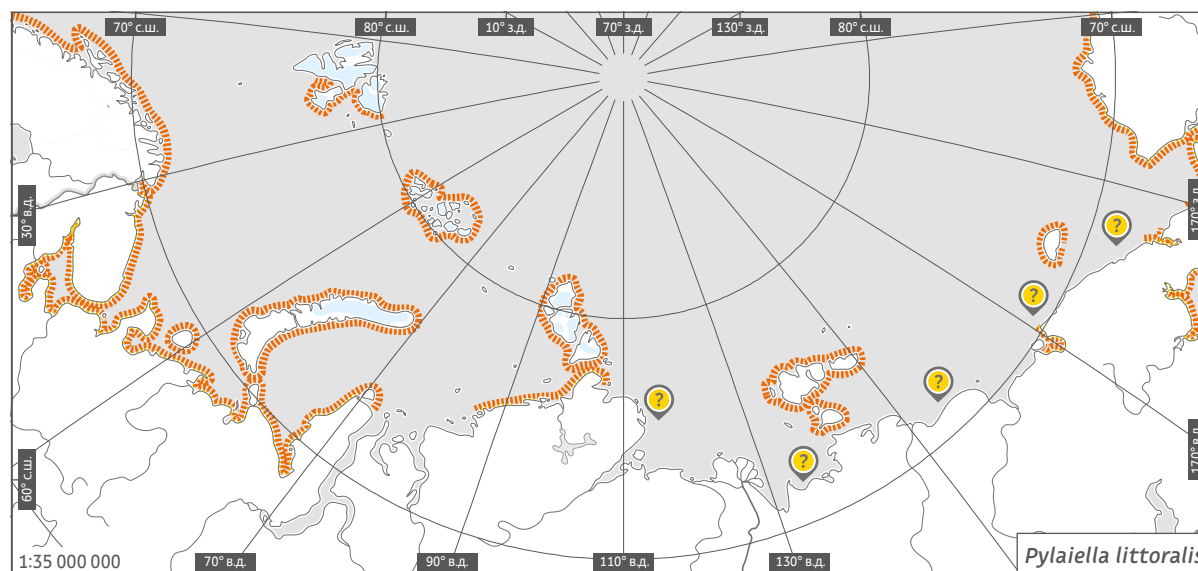
3.4.

Систематическое положение

Отдел	Ochrophyta
Класс	Phaeophyceae
Порядок	Ectocarpales
Семейство	Acinetosporaceae G. HAMEL EX FELDMANN
Род	<i>Pylaiella</i> BORY DE SAINT-VINCENT
Вид	<i>Pylaiella littoralis</i> (LINNAEUS) KJELLMAN

Морфология. Слоевище мягкое, в виде густых спутанных пучков однорядных нитей длиной 1–40 см, желтого, ржавого, бурого или оливкового цвета, чаще всего с выраженной главной осью (толщиной 30–60 мкм) в базальной части. Прикрепляется к субстрату горизонтальными ризоидальными нитями, однако часто образует и неприкрепленные спутанные массы. Ветвление супротивное, разбросанное или попеременное, ветви длинные и короткие, многочисленные, отходят от основной оси в основном под острым углом, часто имеют волосявидную бесцветную верхушку. Специальной зоны роста нет: деление клеток происходит в разных частях таллома. Хлоропласты (хроматофоры) дисковидные, по несколько в каждой клетке. Вид морфологически изменчив, выделяется до 10 морфоэкологических форм [1, 2]. Вместе с тем морфологически сходные образцы могут принадлежать к различным сиблингам, между которыми нет абсолютной репродуктивной изоляции [3].

Размножение. Спорофит и гаметофит изоморфны. Одноклетные спорангии шаровидные или овальные шириной 25–30 мкм и высотой 20–30 мкм; развиваются интер-



— область распространения

— районы, по которым нет сведений, но вид может там встречаться

калярно, образуя цепочки по 3–15 штук. Многоклетные спорангии цилиндрические или конусовидные, развиваются на боковых ветвях; иногда в спорангий превращается вся веточка. Генеративные органы встречаются на талломах круглогодично. Бесполое размножение зооспорами, половое — изо- или гетерогаметами, развивающимися в многоклетных спорангиях. Vegetативное размножение — фрагментацией таллома.

Экология. Вид однолетний. Эврибионт: обитает в литоральной и sublиторальной зо-

нах, эпилитно (на скалах, камнях) и эпифитно (на макрофитах *Zostera marina*, *Ascophyllum nodosum* и др.), на открытых и защищенных побережьях, в полносоленых и опресняемых местах, в чистых и эвтрофированных водах [1, 4–9]. Один из главных пионерных видов-оппортунистов (эксплерентов), заселяющих каменистый субстрат в Арктике [10]. Высокопродуктивный вид: биомасса составляет 0,3–1 кг/м², годовая продукция достигает 3 кг/м² в сырой массе (Белое море). Максимальная продуктивность наблюдается в летний

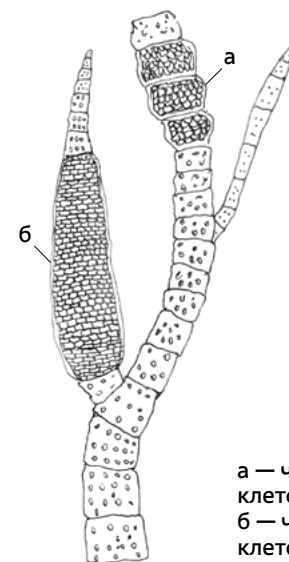
3.4. Бурые водоросли



1–40 см

период (июль): до 2–3 мг O_2 /г сырой массы в час [11]. По данным для арх. Земля Франца-Иосифа, валовый фотосинтез *Pylaiella littoralis* составляет 1,17 мл O_2 /г сырой массы в сутки при содержании хлорофилла *a* около 150 мкг/г сырой массы. В губе Зеленецкая продукция *P. littoralis* выше, чем у всех исследованных бурых водорослей (всего 11 видов) – 1,9 мг C /г сырой массы в сутки [12]. В северо-восточной части Балтийского моря *P. littoralis* продуцирует до 13 мг O_2 /г сухой массы в час,

что практически равно валовой продукции зеленой *Ulva intestinalis* и до 5 раз больше, чем продукция бурого многолетника *Fucus vesiculosus* и многолетней багрянки *Furcellaria lumbricalis* [13]. В конце вегетации вместе с другими нитчатками образует обширные гниющие скопления оторванных талломов в литоральных ваннах и в слабопроточных участках верхней сублиторали. В гиперэвтрофированных местообитаниях формирует монодоминантные ассоциации [14].



а — часть слоевища с одноклеточными спорангиями
б — часть слоевища с многоклеточными спорангиями

Распространение. Широко распространённый (бореальные Атлантика и Пацифика, Северный Ледовитый океан, Южный океан), мультizonальный, эврибионтный вид. Массовый вид в Белом, Баренцевом, Карском (вплоть до м. Желания, где *P. littoralis* — единственный вид макрофитов) морях, в море Лаптевых, Восточно-Сибирском, Чукотском морях, а также в Балтийском, Черном, Каспийском, Средиземном морях. Вид довольно подробно изучен вплоть до молекулярно-генетических исследований экологических и морфологических форм. Устойчив к умеренному нефтяному загрязнению [15, 16]. Хозяйственного значения не имеет. Охраны не требует.

Один из ярких примеров «мифологичности» индикаторных видов, имеющих широкое географическое распространение. При работе с такими видами велика вероятность принять наблюдаемые реакции за влияние антропогенных факторов, хотя они могут быть обусловлены естественной разницей реакций экологических форм (экад) [17].

Saccharina latissima

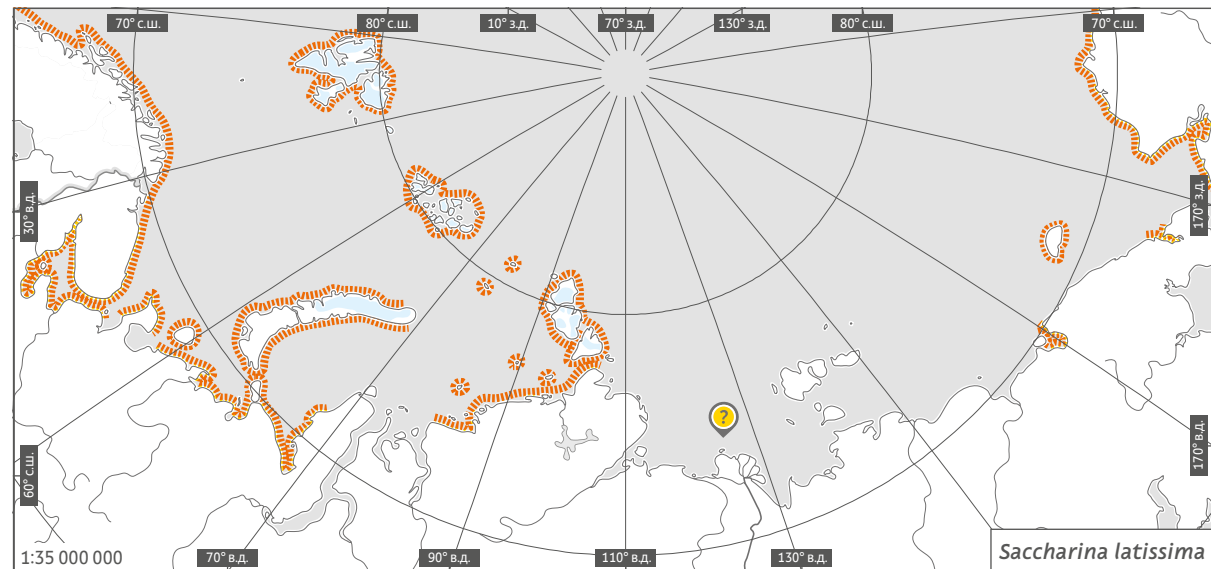
Sea belt, sweet wrack, sugar kelp


Систематическое положение


Отдел	Ochrophyta
Класс	Phaeophyceae
Порядок	Laminariales
Семейство	Laminariaceae BORY
Род	<i>Saccharina</i> STACKHOUSE
Вид	<i>Saccharina latissima</i> (LINNAEUS) C.E. LANE, C. MAYES, DRUEHL & G.W. SAUNDERS

По-прежнему часто используется устаревшее название *Laminaria saccharina*.

Морфология. Морфологически пластичный вид. Талломы спорофитов многолетние (3 года на Мурмане, до 5 лет в Белом море), длиной до 2,5–3 м и более, шириной до 90–100 см и массой до 700–800 г, прикрепленные к твердому субстрату (валунам, скалам) светло-бурыми многолетними ризоидами. От ризоидов отходит многолетний плотный темно-бурый стволик (длиной 40–150 см, диаметром 1–2 см), округлый или слегка уплощенный, на его поперечном срезе отчетливо видны годовые кольца, по которым можно определить возраст таллома. Стволик несет однолетнюю желтовато-бурую листовую пластину, отрастающую ежегодно за счет интеркалярной меристемы на границе стволика и пластины. Верхняя часть пластины — самая старая; она постепенно обесцвечивается и отмирает. Пластина цельная, линейная или овально-линейная, с волнистым краем, гофрированная или гладкая, более плотная и темная в центральной части [1–3].



 область распространения

 районы, по которым нет сведений, но вид может там встречаться

Размножение. Как все ламинариевые, имеет гетероморфную смену поколений: крупный диплоидный спорофит и микроскопический гаплоидный гаметофит. Вдоль средней части пластины спорофита проходит плотная споронесущая ткань, образующая на 1 см² до 560 тыс. спорангиев (с обеих сторон пластины) и около 12 млн гаплоидных зооспор. За сезон один спорофит продуцирует до 40 млрд зооспор, из которых прорастают раздельнополые гаметофиты, одноклеточные или нитевидные,

живущие 1–4 месяца, редко — до 2–3 лет, достигая при этом 2 см в длину. Образование зигот и прорастание ювенильных спорофитов происходит круглогодично, но успешнее развиваются те, что проросли летом [3, 4].

Экология. Вместе с другими ламинариевыми образует «подводные леса», служащие укрытием, местом обитания, нереста и питания множеству животных. Обитает в сублиторали до глубины 10–12 м (Белое море) и глубже (до 30 м в районе архипелагов



3 м

Земля Франца-Иосифа и Северная Земля). На Восточном Мурмане доминирует в спокойных водах защищенных губ: здесь биомасса вида составляет 80–95% от общей биомассы ламинариевых [2, 4–7]. Эдификатор и доминант растительных ассоциаций Белого моря на глубинах от 0,5 до 12 м; в климаксом фитоценозе *S. latissima* + *Laminaria digitata*, являющемся основным объектом промысла водорослевого сырья, доля *S. latissima* по биомассе достигает почти 50%, по плотности поселения — более 70% [2, 8]. На Восточном Мурмане средняя биомасса *S. latissima* составляет 8 кг/м², а чистая годовая продукция оценивается в 1,5 кг С/м² при суточной 1,68 мг С/г сырой массы [4]. Биомасса беломорской *S. latissima* достигает 20–30 кг/м² при обычной численности около 20 экз./м², а в молодых зарослях при заселении нового субстрата — 50 кг/м² и более при численности до 75–90 экз./м², хотя в пределах упоминавшегося ламинариевых фитоценоза обычно не превышает 4 кг/м² при максимальной численности 19 экз./м² [8, 9].

Распространение. Борейно-арктический вид. В Арктике встречается повсеместно — от арх. Шпицберген до Канады; в Атлантике — от Испании до Исландии, Гренландии и Скандинавии, в США — на о-вах Ньюфаундленд, Мэн и др.; в Тихом океане — в Японии, от п-ова Аляска до Калифорнии, в центральной Полинезии; есть данные о находках в Индии [10]. В России встречается в Белом, Баренцевом, Карском, Восточно-Сибирском, Чукотском морях, а также в дальневосточных морях. Отсутствие вида в море Лаптевых связано, скорее всего, с недостаточной изученностью местной альгофлоры. Сведения о виде в Тихом океане требуют уточнения, так как, по некоторым данным, тихоокеанские виды рода *Saccharina* отличаются от типично атлантическо-арктической *S. latissima* [11, 12]. Последние молекулярно-генетические исследования этого вида показали важнейшую роль гляциальных

циклов — своего рода «арктического насоса», способствовавшего расселению *S. latissima* в высоких широтах Атлантического и Тихого океанов с образованием генетически различных, но физиологически не обособленных географических групп [13]. В настоящее время *S. latissima* — один из самых далеко продвинувшихся на север келповых видов: доходит до 76–78° с. ш. (Гренландия, арх. Новая Земля) и до 80–81° с. ш. (архипелаги Шпицберген, Северная Земля и Земля Франца-Иосифа). Предполагается, что в результате глобального потепления климата, таяния льдов в Арктике и, соответственно, увеличения освещенности вид может распространиться еще дальше на север [14].

Один из наиболее широко используемых коммерческих промысловых видов (известен как «морская капуста», в Белом море именуется по-поморски «лапу́га»), в том числе в России. Источник массы ценных продуктов: фикоколлоидов (солей альгиновой кислоты), маннита, различных пищевых добавок, рекомендуемых при дефиците йода, а также при ряде желудочно-кишечных, сердечно-сосудистых и даже онкологических заболеваний. Спорофиты съедобны, широко используются в пищу как людьми, так и животными. Помимо промысла в природных условиях, может успешно культивироваться [3, 15].

Из-за широкого распространения пока не требует специальной охраны, но, будучи, как все ламинариевые, олигосапробионтом, страдает от антропогенного загрязнения в местах активной хозяйственной деятельности. Так, например, в Мурманском порту вид полностью исчез.

Laminaria digitata

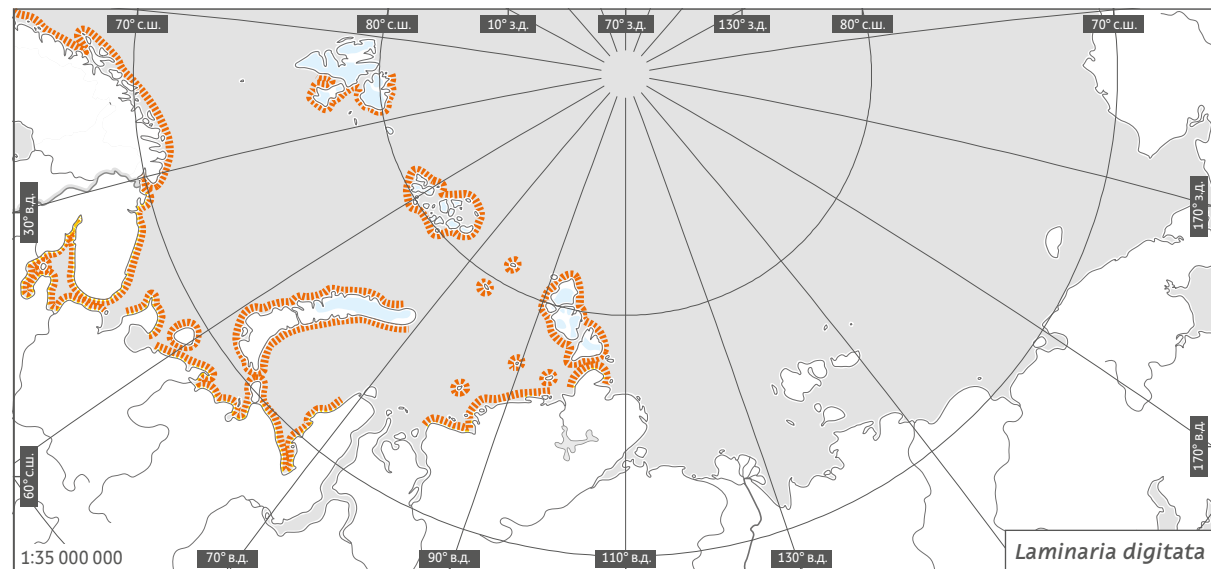
Oarweed


Систематическое положение

Отдел	Ochrophyta
Класс	Phaeophyceae
Порядок	Laminariales
Семейство	Laminariaceae Bory
Род	<i>Laminaria</i> J.V. LAMOUROUX
Вид	<i>Laminaria digitata</i> (HUDSON) J.V. LAMOUROUX

Морфология. Типовой вид рода, крупный, многолетний (до 13–14 лет) спорофит, с расчлененной по продольной оси листовой пластиной (секция *Digitatae*), морфологически пластичен: в защищенных местах и на большой глубине (до 15–20 м) образует цельную или слабо расчлененную пластину. Структура длинного (до 1 м и более) стволика имеет важное диагностическое значение: он гибкий, гладкий, округлый или уплощенный, практически одинакового диаметра по всей длине от ризоидов до листовой пластины, в нем нет слизистых каналов. Именно по стволу вид можно отличить от очень похожей *Laminaria hyperborea*. На поперечном срезе стволика видны годовые кольца. Листовая пластина темно-оливково-бурая, плотная, гладкая, с ровными, неволнистыми краями, с округлым, сердцевидным, иногда клиновидным или широким основанием. В Белом море максимальный размер таллома достигает 5,3 м, максимальная индивидуальная масса — более 2 кг [1–4].

Размножение. Обычный для ламинариевых гетероморфный жизненный цикл: крупный диплоидный спорофит и микро-



 область распространения

скопический гаплоидный гаметофит. Сорусы спорангиев располагаются на концах лопастей пластины или разбросаны по всей их площади. Спороношение начинается на 2–3-м году жизни и продолжается до 9–11 (максимум 13) лет. Спорангии и гаметангии формируются в основном в холодное время года, в разных частях ареала (на арх. Гельголанд — в мае, в Великобритании — в сентябре), а само спороношение продолжается несколько месяцев (во Франции — в июле — октябре, в Канаде —

с февраля по август, на Восточном Мурмане — в августе — сентябре). В Новой Шотландии (Канада) количество зооспор, продуцируемых в зарослях *Laminaria digitata* на 1 м² субстрата за год, было оценено в 20,02·10⁹, при средней годовой плотности талломов 3,2 экз./м² [5]. Важную роль в успешном размножении вида играет температура: на арх. Гельголанд в аномальные жаркие годы (2003 и 2006) у *L. digitata*, несмотря на созревшие спорангии, так и не произошло выхода зооспор [5].

3.4. Бурые водоросли



4 м

Экология. Наряду с *Saccharina latissima* — доминант сублиторальной растительности в Белом море. В Баренцевом и Карском морях — один из основных компонентов келповых «лесов», населенных богатой фауной и флорой. Высокопродуктивный вид: в Баренцевом море (губа Зеленецкая) продукция достигает 1,68 мг С/г сырой массы в сутки, что заметно выше, чем у других исследованных бурых водорослей (10 видов) кроме нитчатого однолетника г-стратега *Pylaiella littoralis*. Микроскопические гаметофиты демонстрируют

высокую температурную толерантность: они выживают в пределах от 1,5 до +22...23 °С при оптимуме +5...10 °С. Наиболее плотные заросли вид образует на глубинах 3–8 м, здесь его биомасса достигает 13–18 кг/м². На Восточном Мурмане плотность фертильных растений достигает 20 экз./м². Возрастная и размерная структура популяций *Laminaria digitata* характерна для крупных бурых водорослей, образующих плотные заросли: если максимальная численность (десятки и сотни экземпляров на м²) приходится на низшие воз-

растные и размерные классы, а минимальная (единицы) — на старшие классы, то с биомассой ситуация обратная: самый весомый вклад в биомассу популяции (до 90–95%) вносят талломы средних и старших возрастов и размеров. На примере *Laminaria digitata* прослеживается и сезонный ход роста и накопления массы талломами спорофитов ламинариевых: максимальный линейный рост в начале вегетационного сезона, часто еще до схода льда; в начале биологического лета — замедление линейного роста и усиление накопления массы таллома за счет формирования спороносной ткани; прекращение роста на время интенсивного спороношения и осеннее возобновление ростовых процессов на более низком уровне, чем весеннее, перед коротким периодом осенне-зимнего покоя [2–4, 6].

Распространение. Борейально-низкоарктический вид. Распространен в северной части Атлантического океана (в Европе от Канарских островов и Испании до Исландии и Гренландии; США), в Арктике (арх. Шпицберген) [7, 8]. В России встречается в Белом, Баренцевом, Карском морях [9].

Ценный промысловый вид: добывают в странах Европы (Франция, Англия, Шотландия, Германия, Россия) и в Канаде и используют для производства фикоколлоидов, медицинских и косметических препаратов, пищевых продуктов и удобрений [10]. После тотального промысла (с помощью драги) заросли восстанавливаются не ранее чем через 10–15 лет. Марикультура экономически невыгодна: товарного качества *Laminaria digitata* достигает лишь на 5–7-м году жизни [11].

Охраны не требует, однако в районах с сильным антропогенным загрязнением обитать не может, главным образом из-за низкой толерантности гаметофитов.

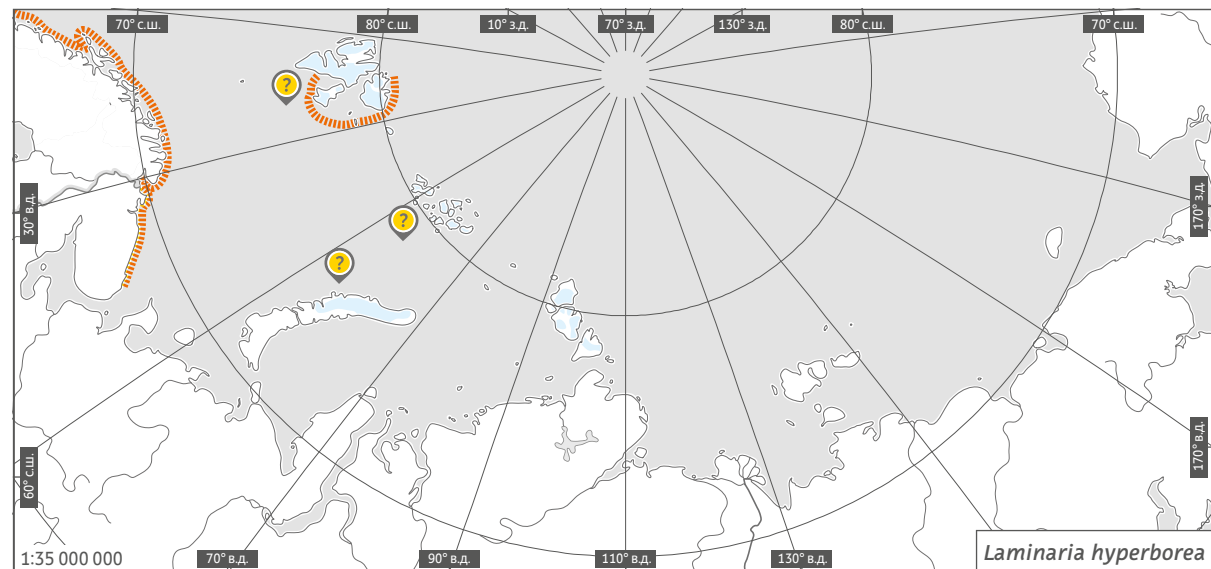
Laminaria hyperborea


Forest Kelp, Northern Kelp, May-weed, Sea rods, Split whip wrack, Cuvie, Tangle, Redware


Систематическое положение

Отдел	Ochrophyta
Класс	Phaeophyceae
Порядок	Laminariales
Семейство	Laminariaceae BORY
Род	<i>Laminaria</i> J.V. LAMOUROUX
Вид	<i>Laminaria hyperborea</i> (GUNNERUS) FOSLIE

Морфология. Вид относится к секции *Digitatae* и чрезвычайно похож на *Laminaria digitata*, поэтому долгие годы считалось, что он распространен лишь до западных границ Арктики (крайний север Норвегии), а восточнее обитает только *L. digitata*. Различия этих видов проявляются в строении стволика: у *L. hyperborea* он жесткий, конический, с морщинистой поверхностью, а главное — в нем есть слизистые каналы. Молекулярно-генетические исследования подтвердили, что это два самостоятельных вида [1]. Талломы спорофитов многолетние, крупные: общей длиной до 2,5 м (стволик более 1,2 м, пластина до 1,15 м), индивидуальной массой до 2,5 кг и более. Листовая пластина с широким округлым основанием продольно расчленена на лопасти, которых может быть от нескольких штук до 20–30 и больше. В начале вегетационного сезона на молодых талломах часто сохраняется пластина прошлого года, которая может еще некоторое время функционировать. Морфология спорофита зависит от прибойности местообитания: в прибойных местах она типичная, а в более защищенных формируются талломы с укороченным стеблем и более широкой и ме-



 область распространения

 районы, по которым нет сведений, но вид может там встречаться

нее рассеченной пластиной (форма *cucullata*). Предельный возраст талломов зависит от широты местообитания: в южных частях ареала он не превышает 8–9 (максимум 10) лет, а на севере достигает 18–20 лет [1–4].

Размножение. Как у всех ламинариевых — гетероморфная смена поколений: крупный многолетний диплоидный спорофит и микроскопический гаплоидный гаметофит. Спороношение происходит с сентября по апрель. Сорусы спорангиев формируются на лопастях листовой пластины (с обеих сто-

рон) у талломов возрастом от 15–18 месяцев, но обычно не ранее двух лет. Спороносная ткань занимает до 75% поверхности лопастей. Образуется до 7300 зооспорангиев на 1 мм² поверхности соруса. Каждый спорангий продуцирует 32 зооспоры, примерно в равных количествах мужских и женских. По оценке, приведенной в работе [5], с 1 м² субстрата в период наиболее интенсивного плодоношения *L. hyperborea* может выходить в воду до $3,3 \cdot 10^{12}$ зооспор. Обрастатели, особенно мшанки и нитчатые водоросли, могут инги-



3 м

бировать образование спорангиев. Двужгутиковые зооспоры сохраняют подвижность в течение нескольких часов (до суток), затем теряют жгутики, формируют плотную клеточную стенку и медленно оседают на дно, где и прорастают в гаметофиты, созревающие примерно за 10 дней. Гаметангии (антеридии и оогонии) производят по единственной гамете: антерозоиду и яйцеклетке, соответственно. Скорость развития гаметофитов зависит от условий среды: при низких освещенности и температуре нитевидные гаметофиты способны выживать в лабораторных условиях до двух лет, оставаясь стерильными.

ЭКОЛОГИЯ. *Laminaria hyperborea* обитает только в местах с прочным твердым субстратом (скалы, валуны) и с выраженной, но не чрезмерной, гидродинамикой, так как ее жесткий ствол не может противостоять штормовому волнению. В зависимости от условий прибойности вид образует монодоминантные заросли — на более открытых участках побережий или в более закрытых местах, полидоминантные совместно с родственными видами (*Alaria esculenta*, *Laminaria digitata*, *Saccharina latissima*) и *Desmarestia aculeata*. Диапазон глубин обитания: от верхней сублиторали до 1–3 м в водах повышенной мутности (из-за турбулентности или загрязнения), а в чистых водах — до 34–36 м (Норвегия, Южная Англия). Мощные заросли *L. hyperborea* обнаружены у Мурманского побережья Баренцева моря, у открытых участков: в губах Волоковая и Дальнезеленецкая, а также в Лумбовском заливе и губе Качковской Белого моря (Воронка, западный берег). В губе Зеленецкая (Мурманский берег) образует пояс на глубинах от 3–5 м до 20 м плотностью от 3 до 40 экз./м². Биомасса *L. hyperborea* колеблется здесь от 2,7 до 19,2 кг/м². Оптимальная глубина обитания 10–15 м. В Норвегии биомасса *L. hyperborea* колеблется в диапазоне 6–16 кг/м² в зависимости от степени прибойности. В пределах

ареала вид демонстрирует довольно высокую толерантность к температуре: от 2 °С на арх. Шпицберген до 17–20 °С в Португалии. Оптимум (для гаметофитов и ювенильных спорофитов) составляет 10–17 °С при достаточной освещенности. Гаметофиты способны сохранять жизнеспособность в полной темноте (при 10 °С) до 80 суток. Видимо, такая толерантность определяет положение северной границы ареала. Вид стеногалинный: не встречается в местах с выраженным опреснением, не выживает при солености ниже 16 psu, оптимум лежит в пределах 25...30 psu. Важную роль в годовой цикличности физиологических процессов играет длина светового дня (фотопериод), служащая триггером запуска и приостановки роста как данного вида, так и других широкоширотных ламинариевых [2–4, 6].

В губе Зеленецкая с зарослями *L. hyperborea* ассоциировано 66 видов других макрофитов как в нижних ярусах растительности, так и в эпифитной синузии (29 видов красных, 19 бурых и 18 зеленых водорослей). Большая часть эпифитов приурочена к стволу, на котором развивается четырехъярусная консорция, ядром которой служит ствол ламинарии. В Новой Англии с ризоидами и стволиком *L. hyperborea* ассоциировано более 350 видов беспозвоночных и водорослей [2, 7, 8].

Распространение. Атлантический вид, распространенный от Канарских островов и Португалии до Гренландии и арх. Шпицберген [2, 9]. В России встречается в Белом (западный берег Воронки) и Баренцевом морях (Мурманское побережье) [1, 7, 10]. Последние сводки не включают данный вид в альгофлору арх. Шпицберген, отмечая здесь лишь *Laminaria digitata* [11].

Охранный статус вида не определен. Наряду с другими массовыми макроводорослями включен в систему мониторинга биоразнообразия Арктики с выделением



Laminaria hyperborea

основных индикаторных параметров: видового богатства келповых зарослей, их обилия (численности) и биомассы [12]. Основной промысловый вид северной части Ат-

лантического океана, добывается в Норвегии, Англии, Ирландии, Франции, Испании для производства фикоколлоидов (альгинатов) и для употребления в пищу [13].

Laminaria solidungula

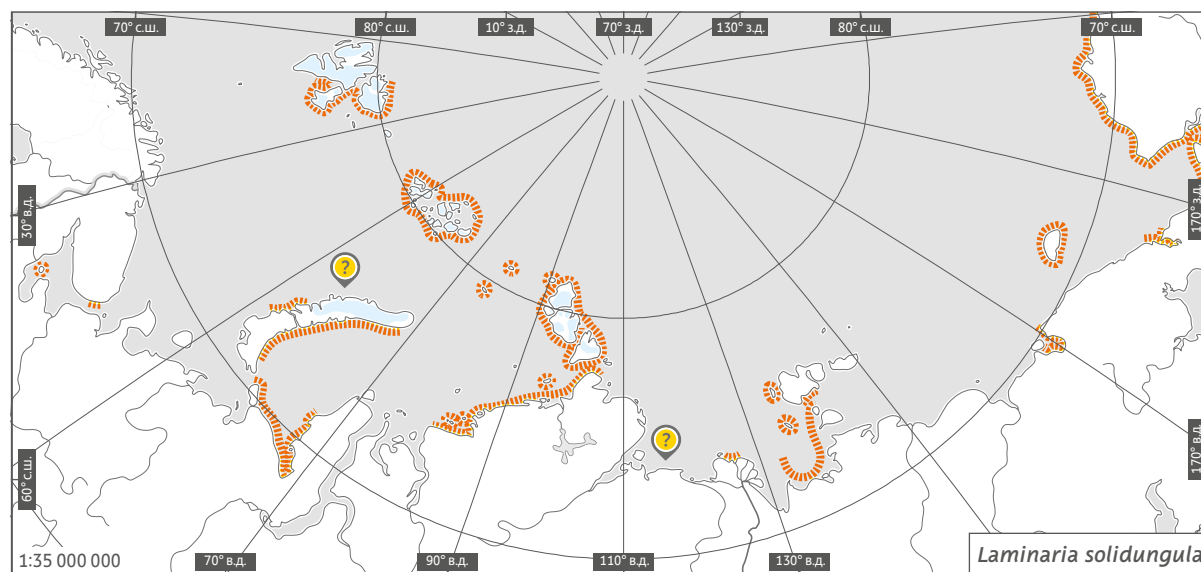
Систематическое положение

Отдел	Ochrophyta
Класс	Phaeophyceae
Порядок	Laminariales
Семейство	Laminariaceae BORY
Род	<i>Laminaria</i> J.V. LAMOUROUX
Вид	<i>Laminaria solidungula</i> J. AGARDH

Морфология. Многолетник, длиной от 30–40 см до 1,2–2 м (листовая пластина до 1 м, стволы 0,5 м и более), шириной 12–20 см. В отличие от других ламинариевых прикрепляется к твердому субстрату не ризоидами, а дисковидной подошвой. Другим отличием от родственных видов является характерная морфология листовых пластины: она не отмирает ежегодно, а остается прикрепленной к верхней части новой пластины, отделяясь от нее перетяжкой. Таких пластин может одновременно существовать до трех штук, причем все они остаются физиологически активными. Края плотных, кожистых листовых пластин ровные или волнистые [1].

Размножение. Стандартный жизненный цикл ламинариевых: гетероморфная смена поколений с крупными многолетними спорофитами и гораздо более короткоживущими микроскопическими раздельнополыми гаметофитами. Округлые сорусы спорангиев образуются на всех сохраняющихся листовых пластинах.

Экология. Обитает в сублиторали, на глубине 15–20 м (максимально до 30 м, о. Ньюфаундленд, Канада) [2]. Массовых зарослей



— область распространения

— районы, по которым нет сведений, но вид может там встречаться

не образует, встречаясь обычно единичными экземплярами. На п-ове Аляска остается подо льдом в условиях низкой освещенности до 8 месяцев (ноябрь — июнь), и именно в это время активно нарастает новая пластина, используя до 80% запасов углерода в прошлогодней части таллома. Вид способен к фотосинтезу при значениях фотосинтетически активной радиации (ФАР) в 2–3 раза более низких, чем для родственных видов ламинариевых [3], а также может поглощать и накапливать биогенные элементы (нитратный и аммонийный

азот) при их низких концентрациях в среде [4]. Спорофиты *Laminaria solidungula* способны расти лишь при температурах ниже 16 °C (при температуре 16 °C и выше наступает быстрая гибель талломов) с оптимумом роста в пределах +5...10 °C [2]. Экспериментальные исследования споро- и гаметогенеза у образцов, отобранных в прибрежье арх. Шпицберген, показали негативное влияние на эти процессы как повышенных температур (выше 12 °C), так и полных световых суток. Таким образом, потепление климата в высоких широтах может



0,5–2 м

нарушить непрерывность жизненного цикла этого вида; однако устойчивость гаметофитов к сочетанию низких температур и освещенности будет обеспечивать выживание вида на больших глубинах (до 18 м и глубже) даже при деградации мелководных зарослей [5]. Новейшие молекулярно-генетические исследования показали, что у арктического эндемика *Laminaria solidungula*, в отличие от бореально-арктической *L. digitata*, нарушен синтез одного из элементов пластидного генома — гена *usc37* — характерного для ламинариевых, устойчивых к высоким уровням освещенности. Возможно, это генетическое нарушение стало одним из факторов, определившим именно высокоширотное распространение вида [6].

В то же время в пределах ареала вид демонстрирует явную чувствительность к освещенности. Во время мониторинга нескольких популяций *L. solidungula* в море Бофорта (Boulder Patch*, п-ов Аляска) в 2004–2006 гг. минимальные размеры листовой пластины (от 0,5 до 37,5 см, в среднем $7,2 \pm 0,27$ см), скорости ее роста (менее 8 см/год) и продукции (0,1 г С/г сухой массы в год) были отмечены в 2004 г., т. е. после вегетационного сезона 2003 г., который характеризовался высокой штормовой активностью, низкой прозрачностью воды из-за взмучивания донных осадков и экстремально низкими значениями подводной ФАР: 180–200 мкмоль фотонов/м² в секунду при норме около 1400 мкмоль фотонов/м² в секунду. В спокойных 2005 и 2006 гг. аналогичные показатели были существенно выше: длина пластины варьировала от 1 до 51,5 см (в среднем $17,7 \pm 0,64$ см), скорость ее роста — от 18 до 47 см в разных популяциях, а продукция достигала 0,8 г С/г сухой массы в год [7].

* Boulder Patch — это обширная мелководная (6–8 м) банка у северного побережья штата Аляска, США, исключительно богатая донной растительностью.

Распространение. Циркумарктический вид, эндемик Арктики: арх. Шпицберген, о. Гренландия, США, Канада [8]. В России встречается в Баренцевом, Карском, Восточно-Сибирском, Чукотском морях и море Лаптевых [9, 10]. Относительно недавно обнаружен в Белом море: в Горле и у Соловецких островов [11]. В Канаде является промысловым видом: добывается для производства фикоколлоидов [12]. *L. solidungula* включена в Красную книгу Ненецкого автономного округа в качестве редкого вида и эндемика Арктики (статус 3).

Отмечается, что вид требует охраны и мониторинга состояния популяций в районах интенсивной хозяйственной деятельности на шельфе [13].

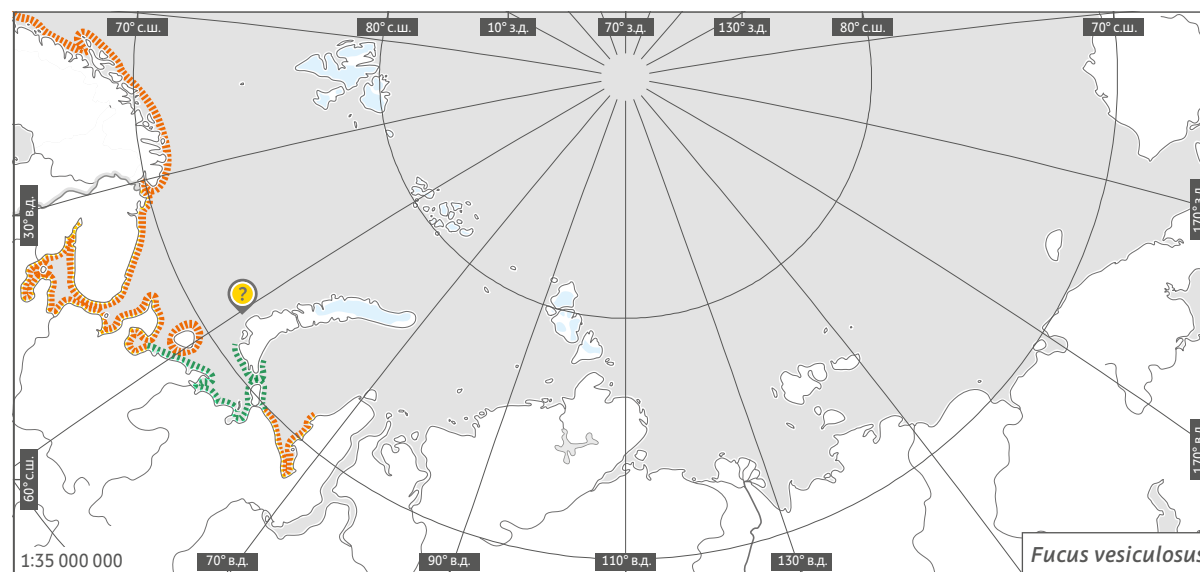
Fucus vesiculosus

Bladder wrack, Paddy-tang, Red fucus, Rockweed, Swine Tang, lady wrack, sea ware, bladder wrack rockweed, fucus

Систематическое положение

Отдел	Ochrophyta
Класс	Phaeophyceae
Порядок	Fucales
Семейство	Fucaceae ADANSON
Род	<i>Fucus</i> LINNAEUS
Вид	<i>Fucus vesiculosus</i> LINNAEUS

Морфология. Типовой вид рода, таллом высотой до 30–40 см (в верхнем отделе средней литорали) и до 80–100 см (в нижней литорали и верхней сублиторали), темно-оливковые в зрелых частях и светло-желто-оливковые — в молодых, в основном дихотомически ветвящиеся. Стволик темно-бурый, крепится к субстрату округлой подошвой (базальным диском). Рост апикальный. Ежегодно таллом прирастает на 5–10 (максимум 15) см, образуя по две новые дихотомии и один ряд парных (иногда, в месте разветвления таллома, тройных) воздушных пузырей. По числу дихотомий и рядов пузырей можно довольно точно (\pm год) определить возраст таллома северного фукуса [1]. На юге (Испания, Англия, Ирландия и др.) пузыри образуются чаще, иногда плотно покрывают ветви. В опресненных местах (эстуарии) может образовываться три и даже четыре дихотомии в год. Плоские ветви шириной 0,7–1,5 см имеют ярко выраженную срединную жилку (центральный нерв), латерально окаймленную крыльями листовой пластины, ровными, волнистыми, иногда спирально закручен-



— область распространения

— предполагаемая область распространения

— районы, по которым нет сведений, но вид может там встречаться

ными. У разных экологических форм (экад) ширина пластины варьирует от 1–2 мм (бентоплейстонные и карликовые экады) до 4–5 см (сублиторальная форма *giganteus*). Она имеет многочисленные углубления — криптостомы — с гиалиновыми волосками. Листовая пластина физиологически активна в течение двух вегетационных сезонов, после чего постепенно отмирает и разрушается; остается только жилка как часть скелетной структуры таллома [2–7].

Размножение. Фукус достигает возраста 8–9 лет (редко 11–13 лет в Белом, Баренцевом морях), а в южных частях ареала обычно не бывает старше 3–5 лет (Англия, штат Мэн США) [8]. В генеративную зрелость северный фукус вступает на 3–4-м году жизни, причем в опресненных местах примерно на год раньше, чем в полносоленых. Органы полового размножения — рецептакулы — образуются на концах генеративных ветвей. В период полной зрелости рецептакулы могут обеспе-



20–25 см

чивать до 50–80% общей массы таллома [3, 8]. В течение 3–4 месяцев после плодоношения генеративные ветви постепенно отмирают вместе с разрушающимися рецептакулами, ежегодно поставляя в детритную пищевую сеть тысячи тонн органического вещества.

Fucus vesiculosus — двудомный вид. Соотношение женских и мужских талломов различно в разных частях ареала и даже в горизонтах фитали. Так, в Белом море (Кандалакшский залив) соотношение полов практически всегда 1:1, а в Баренцевом море преобладают женские особи: в верхней фитали они составляют до 93% [8]. Мужские и женские рецептакулы визуально неразличимы; их форма, цвет и размеры разнообразны: от почти шаровидных и овальных до разветвленных, вильчатых; от темно-зеленых до светло-оливковых; от мелких (0,3–0,5 см в диаметре) до крупных (1,5–2 см и даже крупнее, что особенно характерно для эстуариев). С возрастом генеративных окончаний становится все больше, на последнем году жизни на всех апексах формируются рецептакулы, и после выхода гамет таллом погибает [5, 7].

Рецептакулы несут на себе многочисленные (80–170, иногда до 380) сферические углубления — концептакулы, или скафидии, гомологичные криптостомам. В них формируются гаметангии — оогонии (по 30–50 штук) и множество антеридиев. Созревшие гаметы выходят во внешнюю среду, где происходит оплодотворение и образование зиготы. Яйцеклетки (у рода *Fucus* — по 8 штук в оогонии) видны невооруженным глазом; из-за своей тяжести они быстро оседают на дно на расстоянии не более нескольких метров от родительского таллома. Антерзоиды (по 64 в каждом антеридии) микроскопические, подвижные. Через несколько часов после оплодотворения зигота прикрепляется к субстрату с помощью полисахаридного клея и начинает формировать первичный ризоид.

У фукоидов нет явной смены поколений: прорастающий из зиготы таллом — это диплоидный спорофит, а роль гаметофита играет выстилка скафидий, формирующая гаметангии [9].

Бесполое размножение отсутствует. Зато *Fucus vesiculosus* демонстрирует выраженную способность к вегетативному размножению. Уже у ювенильных талломов на поверхности подошвы начинают формироваться клональные проростки — раметы. При существенном повреждении основного таллома от остающейся на субстрате подошвы отрастают десятки и сотни раметов, обеспечивая быстрое возобновление пострадавших зарослей и стабильность популяции [10]. Соотношение вкладов вегетативного и полового размножения у беломорского *F. vesiculosus* составляет примерно 10:1 (по численности ювенилий) [11]. Вегетативное размножение обеспечивается за счет высокой регенерационной активности тканей фукуса, проявляющейся при ранении таллома. Существенную роль в заживлении ран играют флоротаннины [12]. На месте травмы образуется каллюс, продуцирующий адвентивные ветви.

У хрупких карликовых и бентоплейстонных экад вегетативное размножение фрагментацией таллома — преобладающее или единственное [6]. У балтийского *F. vesiculosus* обнаружено вегетативное размножение прикрепленной типичной формы *in situ* — за счет оторвавшихся адвентивных ветвей, что привело к образованию клональных микропопуляций в природных зарослях [13].

Экология. *F. vesiculosus* — доминант и эдификатор литоральной и верхнесублиторальной растительности северной части Атлантического океана. Исключительно толерантен к условиям среды: переносит высыхание до воздушно-сухого, ломкого состояния; обитает и размножается как при океанической солености, так и в опресняемых местах (эстуарии,

бухты), переживая на отливе погружение в пресную воду [2, 3, 9, 14]. Баренцевоморский фукус адаптирован к длительному пребыванию в темноте: он переходит к эндогенному питанию, сохраняя клеточный аппарат без признаков дегенерации [15]. Морфологически пластичный вид: образует несколько экад, от неприкрепленных карликовых и бентоплейстонных до гигантской (почти 2 м высотой) облигатно сублиторальной формы *giganteus* [3], генетическое единство которых подтверждено молекулярно-генетическими методами [6, 16–23].

F. vesiculosus — один из основных первичных продуцентов верхней фитали бореальной зоны. Его биомасса в Баренцевом море колеблется от 1,5 до 15 кг/м², в зависимости от сезона и места обитания. На Восточном Мурмане в течение года биомасса фукуса изменяется от 5 до 14–15 кг/м², выполняясь в основном за счет фертильных талломов [14, 24]. Беломорский фукус более продуктивен: его биомасса достигает 18 кг/м² и даже 40 кг/м² при средних значениях 2–3–6–8 кг/м² [2, 3, 8, 25, 26]. Плотность популяций беломорского *F. vesiculosus* составляет примерно 14–15 тыс. талломов на м². Более 50% численности приходится на сеголетки. Талломов максимального возраста в популяции всегда единицы [1]. Общий запас фукоидов Белого моря (отдельных данных по каждому виду не существует) приблизительно оценивается в 330 тыс. т сырой массы [27, 28]. Ежегодно отрывается штормами и льдом, отмирает, разрушается примерно половина. Оторванные талломы могут быть выброшены на берег, где образуют штормовые выбросы, населенные специфической фауной, или унесены в море, где они образуют плавучие скопления, месяцами сохраняющие жизнеспособность. Известны случаи перемещения живых фукоидов (*F. vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*) на десятки и сотни километров от берега, например, в водах возле Западной Исландии [29]. В Белом

море эти дрейфующие «острова» общей массой около 22 тыс. т на 90% состоят из фукоидов, в основном *F. vesiculosus*, и служат убежищем и средством расселения для 55 таксонов литоральных беспозвоночных [30].

В сезон размножения фукус вносит заметный вклад в прибрежную пищевую сеть за счет огромного количества гамет. В Белом море на пике плодоношения (июль — август) концентрация антерозоидов в прибрежной воде достигала 1880 клеток/мл (6,8 мг С/м³). За сутки в нижелиторальных зарослях фукуса в воду выходило от 18 до 108 тыс. яйцеклеток с 1 м² (0,33–2 мг С/м²) [31].

Распространено мнение о том, что фитофаги не потребляют фукоиды непосредственно, однако в эстуариях стареющие вегетативные и разрушающиеся генеративные части талломов фукуса активно поедают равноногие раки группы видов *Jaera "albifrons"*. Половые проростки фукуса (генеты), число которых на беломорской литорали составляет 80–650 экз./см², интенсивно потребляют брюхоногие моллюски рода *Littorina*, в основном *L. obtusata*, в течение месяца снижая численность проростков в 2–4,5 раза [17, 19]. В желудке одной особи *L. littorea* было обнаружено 68 проростков фукуса [32]. Литторины не только уничтожают «лишние» половые проростки, но и способствуют регенерационным процессам у ювенильных талломов, что сохраняет достаточную плотность поселений [11, 33].

Кроме собственно фитомассы фукус составляет в окружающую среду значительное количество растворенного органического вещества (РОВ), причем за год в виде может расходоваться до 70% валовой продукции макрофитов [34]. Макрофиты как выделяют, так и поглощают его, восполняя за счет органотрофии потери продукции из-за взаимного затенения в плотных зарослях [35]. Беломорский и баренцевоморский *Fucus vesiculosus* ежесуточно выделяет до 1 г углеводов и до

0,8 г простых фенолов на 1 кг сухой массы, т. е. с 1 м² в воду поступает до 2 г фенолов [36]. Химический состав талломов фукуса из разных местообитаний и морей существенно различается, что необходимо учитывать при использовании вида как индикатора [37]. Так, беломорский *F. vesiculosus* богаче белком, аминокислотами и полифенолами, по содержанию маннита одинаков с баренцевоморским, а полисахаридов (альгинатов и фукоидана) больше всего у балтийского фукуса [38].

F. vesiculosus устойчив не только к широкому диапазону природных абиотических факторов, но и к антропогенному загрязнению, особенно нефтяному. Взрослые талломы способны переносить высокие концентрации нефтепродуктов (до 1 мг/л при концентрации в чистых местообитаниях 0,04 мг/л; ПДК составляет 0,05 мг/л), хотя в загрязненных местах их размеры и скорость роста падают в 1,5–2 раза, а возраст — в 3–4 раза (до 4–6 лет против 12–16 лет). При этом в наиболее загрязненных местах (порт Североморска) макробиотентос представлен исключительно *F. vesiculosus*. В загрязненных местах в 3 раза повышается содержание в талломах липидов, а содержание маннита и фукоидана, напротив, снижается в 2–3 раза. Присутствие фукуса способствует быстрому очищению воды от нефтяных углеводородов (НУ): за три недели концентрация НУ падала в 100 раз. Это позволило рекомендовать *F. vesiculosus* в качестве средства очистки загрязненных акваторий путем создания плантаций-биофильтров [39, 40]. Проростки фукуса более чувствительны к воздействию НУ, а талломы, выросшие в загрязненных акваториях, преадаптированы к воздействию нефти и оказываются более устойчивыми [41–45]. При высокой устойчивости к НУ *F. vesiculosus* не выносит повышенной эвтрофикации: именно она привела к катастрофической деградации популяций фукуса в Балтийском море,



Fucus vesiculosus

начавшейся в середине XX в. и кардинально сузившей и географическое распространение вида, и его батиметрический диапазон: с 10–14 м фукус «поднялся» до 1–3 м, а местами полностью исчез [46–48 и др.]. Последние модельные исследования показали, что в связи с потеплением климата велика вероятность полного исчезновения фукуса в Балтийском море, особенно в сильно опресненных и эвтрофированных районах [49, 50]. В рамках Water Framework Directive Европейского союза вид объявлен индикатором экологического статуса прибрежных вод Балтийского моря [51]. Вид внесен в Красную книгу Ленинградской области с охранным статусом 1 (Е) — «находящийся под угрозой исчезновения» [52]. В других морях вид охраны пока не требует. *F. vesiculosus* — промысловый вид, источник альгинатов, маннита и других продуктов, применяемых в пищевой и медицинской промышленности, в сельском хозяйстве. В Белом море промысел фукоидов (по-поморски «тура») существовал вплоть до конца XX в., однако

в настоящее время практически отсутствует. При эксплуатации природных зарослей их восстановление происходит за 3–4 сезона после добычи сырья [53].

Распространение. Широкобореально-арктический вид: в Атлантическом океане встречается на востоке от Канарских островов и Португалии до о. Гренландия, о. Исландия и арх. Шпицберген, на западе — вдоль побережья Канады и от штата Мэн до Северной Каролины (США). В России распространен в Балтийском, Белом, Баренцевом морях, на юге Карского моря [3, 5, 54–56].

В качестве арктического индикаторного вида следует использовать не столько *F. vesiculosus*, сколько *F. distichus*, имеющий в Арктике более широкое распространение: Белое, Баренцево (побережье от Восточного Мурмана до островов Печорского моря и архипелагов Новая Земля и Шпицберген), Карское (по всему побережью арх. Новая Земля), Восточно-Сибирское моря, Канада, п-ов Аляска [16, 22, 54, 55, 57–61].

3.5.

Porphyra spp.

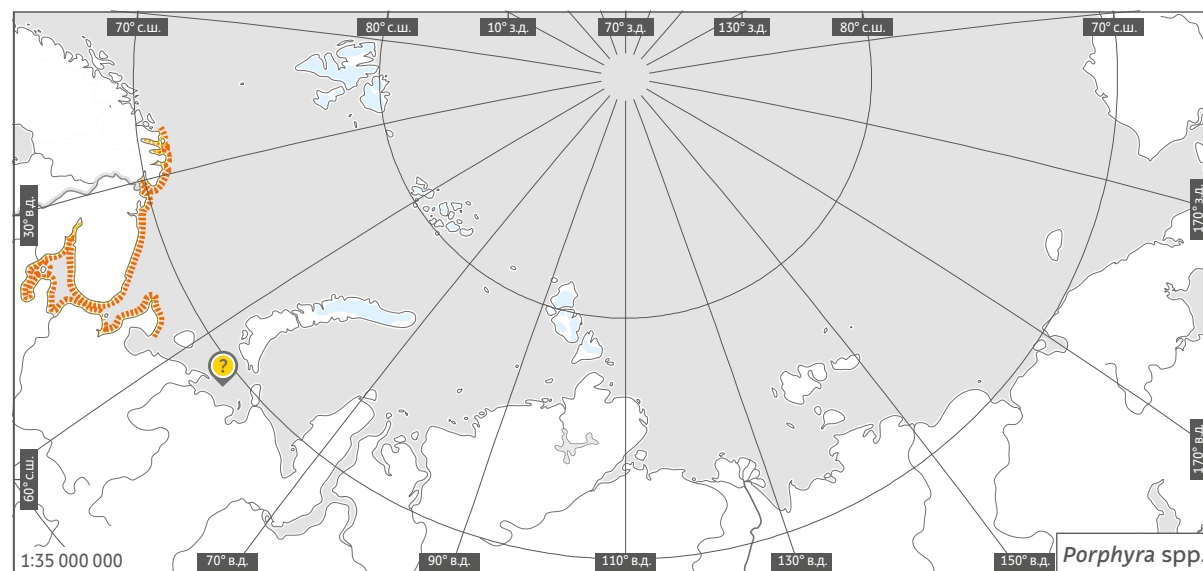
Nori, purple laver, red nori


Систематическое положение

Отдел	Rhodophyta
Класс	Bangiophyceae
Порядок	Bangiales
Семейство	Bangiaceae ENGLER
Род	<i>Porphyra</i> C. AGARDH
Виды	<i>Porphyra purpurea</i> (ROTH) C. AGARDH, <i>Porphyra umbilicalis</i> KÜTZING
Род	<i>Pyropia</i> J. AGARDH
Виды	<i>Pyropia njordii</i> MOLS-MORTENSEN, J. BRODIE & NEEFUS, <i>Pyropia leucosticta</i> (THURET) NEEFUS & J. BRODIE
Род	<i>Wildemanina</i> DE TONI
Вид	<i>Wildemanina amplissima</i> (KJELLMAN) FOSLIE
Род	<i>Boreophyllum</i> S.C. LINDSTROM, N. KIKUCHI, M. MIYATA & NEEFUS
Вид	<i>Boreophyllum birdiae</i> (NEEFUS & A.C. MATHIESON) NEEFUS

С одной стороны, «порфира» — одна из наиболее известных морских водорослей: во всем мире ее знают как нори, самую популярную съедобную водоросль. С другой стороны, таксономия этой примитивной группы в последнее время выходит на совершенно новый уровень благодаря молекулярно-генетическим методам [1–4]. Здесь будем придерживаться более или менее традиционных представлений [5–7], заключив термин «порфира» в кавычки.

Морфология. Представители семейства Bangiales (= Porphyrales), которые ранее рассматривались как виды одного рода *Porphyra* («порфиры»), морфологически сходны. Это прикрепленные к субстрату округлые, овальные, яйцевидные, линейные пластины красного (пурпурного, розового, желтоватого,



 область распространения

 районы, по которым нет сведений, но виды рода могут там встречаться

коричневато-бурого, зеленоватого, фиолетового) цвета, с цельным или фестончатым краем, обычно гладкие, иногда с выростами или продольно разорванные, лопастные. Пластина сужается к основанию и переходит в маленький стебелек, который может и отсутствовать, и в ризоиды, формирующие подошву. Талломы *P. purpurea* и *P. umbilicalis* могут разрастаться вокруг стебелька, образуя подобие розетки. Размеры таллома «порфир» могут варьироваться от нескольких миллиметров до нескольких десятков санти-

метров и даже до 3 м. Часть видов и родов различается по количеству слоев клеток, образующих таллом (одно- или двухслойные) [5–8]. Основание пластины, стебелек и подошва образованы грушевидными клетками с длинными нитевидными ризоидальными выростами, переплетающимися между собой. Клетки содержат по одному или два звездчатых хроматофора с одним пиреноидом в каждом [5, 6]. Видовое определение классическими методами затруднено и требует применения молекулярно-генетических ме-



5 см

тодов, поскольку «порфиры» весьма морфологически лабильны: размер, форма и окраска пластины зависят от условий произрастания, в основном — от активности гидродинамики и освещенности [7].

Размножение. Жизненный цикл «порфир» гетероморфный, разделен на две фазы — макро- и микроскопическую. Макроскопическая фаза — гаметофит. На его пластине (на одной у однодомных форм и на разных у двудомных) развиваются сорусы сперматангиев и карпоспорангиев, часто занимая почти целиком ее половины вдоль продольной оси, резко отличающиеся по цвету. Обычно сперматии (32, 64 или 128 в сперматангии) созревают и выходят в воду раньше карпоспор (обычно по 4, 8, 16 или 32 в карпоспорангии). После выхода гамет пластина обесцвечивает-

ся и постепенно разрушается. В популяциях *Porphyra purpurea* встречаются и чисто мужские растения, на них сорусы сперматангиев располагаются по краям пластины, окаймляя ее от апекса до основания. Бесполое размножение осуществляется при помощи моноспор, биспор и тетраспор (= archeospores), причем у некоторых форм оно преобладает [5–7]. Микроскопическую стадию ранее считали отдельным видом *Conchocelis rosea* Batters. Конхоцелис представляет собой однорядные нити, обитающие на различных субстратах, в том числе и на раковинах моллюсков, причем не только на их поверхности, но и проникая внутрь тела раковины. Показано, что он является микроскопической стадией не только «порфир», но и других бангиевых багрянок. По-видимому, конхоцелис — фаза переживания водорослями неблагоприятных условий. Благодаря чему возможно длительное культивирование конхоцелиса в лабораторной культуре [6, 7].

Места обитания. Представители этой группы обитают на скалах и водорослях, на литорали и в сублиторали до глубин 6–11 м [5, 6, 9].

Распространение. «Порфиры» широко распространены во всем Мировом океане: от Гренландии до Испании, от п-ова Аляска до Австралии [2, 9]. В арктических морях России ранее насчитывали 5 видов рода *Porphyra* [7, 10], отмечая их обитание только в Баренцевом море (Мурманское побережье: *P. purpurea*, *P. umbilicalis*, бывшие *P. leucosticta*, *P. miniata*, *P. amplissima*) и отчасти в Белом море. Беломорская альгофлора «порфир» обеднена: в Бассейне обнаружена только *P. purpurea* (о-ва Соностров и Большой Жужмуй), на глубине 8–11 м, биомассой около 5 г/м²), еще два вида (*P. umbilicalis*, *Wildemania miniata*) не заходят с севера дальше Горла и Воронки, а *Pyropia leucosticta* вообще не встречается в Белом море [7, 9]. В последнее время в Белом

море обнаружены *Boreophyllum birdiae* и *Pyropia njordii*, талломы которых ранее определяли как *P. purpurea* [4].

Хозяйственное использование. Виды «порфиры» и пиропии традиционно используются в пищу. Некоторые виды массово культивируют, особенно в Китае, Японии и других странах юго-восточной Азии. В талломах «порфир» содержится большое количество белка (25–50%) и биологически активных веществ, которые могут использоваться не только как пищевые добавки (в том числе в сельском хозяйстве и аквакультуре), но и в фармацевтике [11]. Рассматривается возможность использовать представителей этой группы для целей ремедиации. «Порфиры» являются источниками г-фикоэритрина, используемого как краситель для *in situ* гибридизации. Нередко представители этой группы служат модельными объектами в физиологических и экологических исследованиях [12].

Наличия угроз для численности популяции нет. **Некоторые представители этой группы более чувствительны к воздействию нефтяных углеводородов, чем фукус и ламинария [13].**

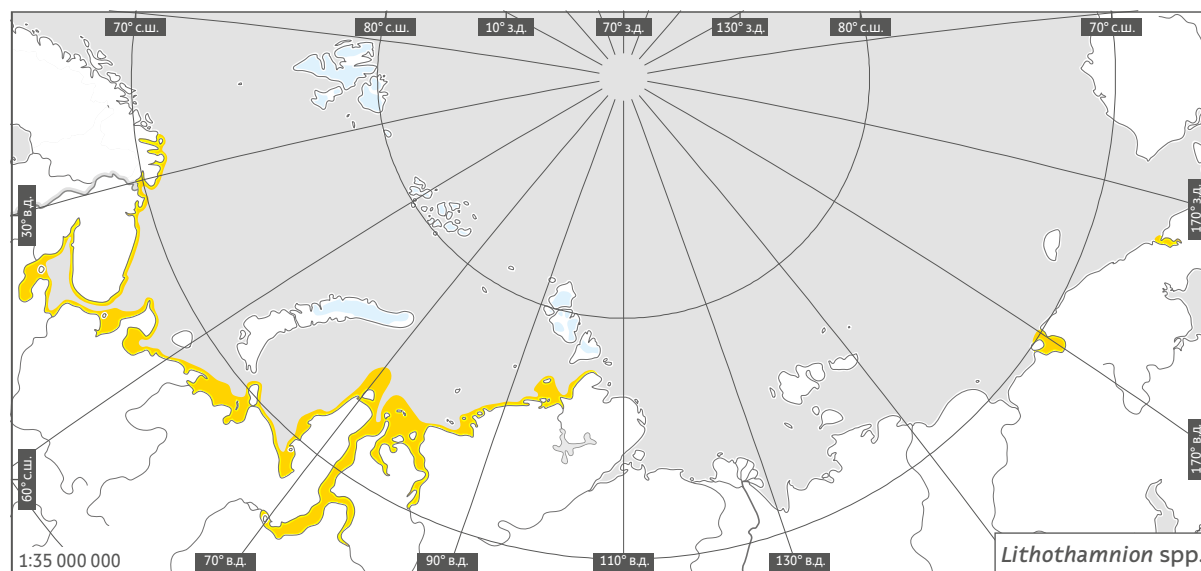
Lithothamnion spp.

Maerl

Систематическое положение

Отдел	Rhodophyta
Класс	Florideophyceae
Порядок	Corallinales
Семейство	Lithothamniaceae FOSLIE
Род	<i>Lithothamnion</i> HEYDRICH
Виды	<i>Lithothamnion tophiiforme</i> (ESPER) UNGER, <i>Lithothamnion norvegicum</i> (ARESCHOUG) KJELLMAN
Род	<i>Phymatolithon</i> FOSLIE
Вид	<i>Phymatolithon purpureum</i> (P. CROUAN & H. CROUAN) WOELKERLING & L.M. IRVINE
Семейство	<i>Lithophyllaceae</i> ATHANASIADIS
Род	<i>Lithophyllum</i> PHILIPPI
Виды	<i>Lithophyllum crouaniorum</i> FOSLIE, <i>Leptophytum laeve</i> ADEY
Семейство	<i>Mesophyllumaceae</i> C.W. SCHNEIDER & M.J. WYNNE
Род	<i>Leptophytum</i> W.H. ADEY
Виды	<i>Leptophytum foecundum</i> (KJELLMAN) W.H. ADEY, <i>Leptophytum arcticum</i> (KJELLMAN) ATHANASIADIS
Род	<i>Clathromorphum</i> FOSLIE
Виды	<i>Clathromorphum circumscriptum</i> (STRÖMFELT) FOSLIE, <i>Clathromorphum compactum</i> (KJELLMAN) FOSLIE

Морфология. Сборная группа видов из разных родов, семейств и даже порядков, которые традиционно и условно называют «литотамний». Все эти водоросли морфологически сходны и для точной видовой идентификации требуют специализированной обработки материала [1]. Они выглядят как накипные или черепитчатые известковые корки, с выростами или без, с гладкой, шероховатой, бугристой или исчерченной поверхностью, с ровными или неровными краями (рис. 3.5.1), а также как разветвленные веточки или кусты, похожие на кораллы (рис. 3.5.2). Разветвленные



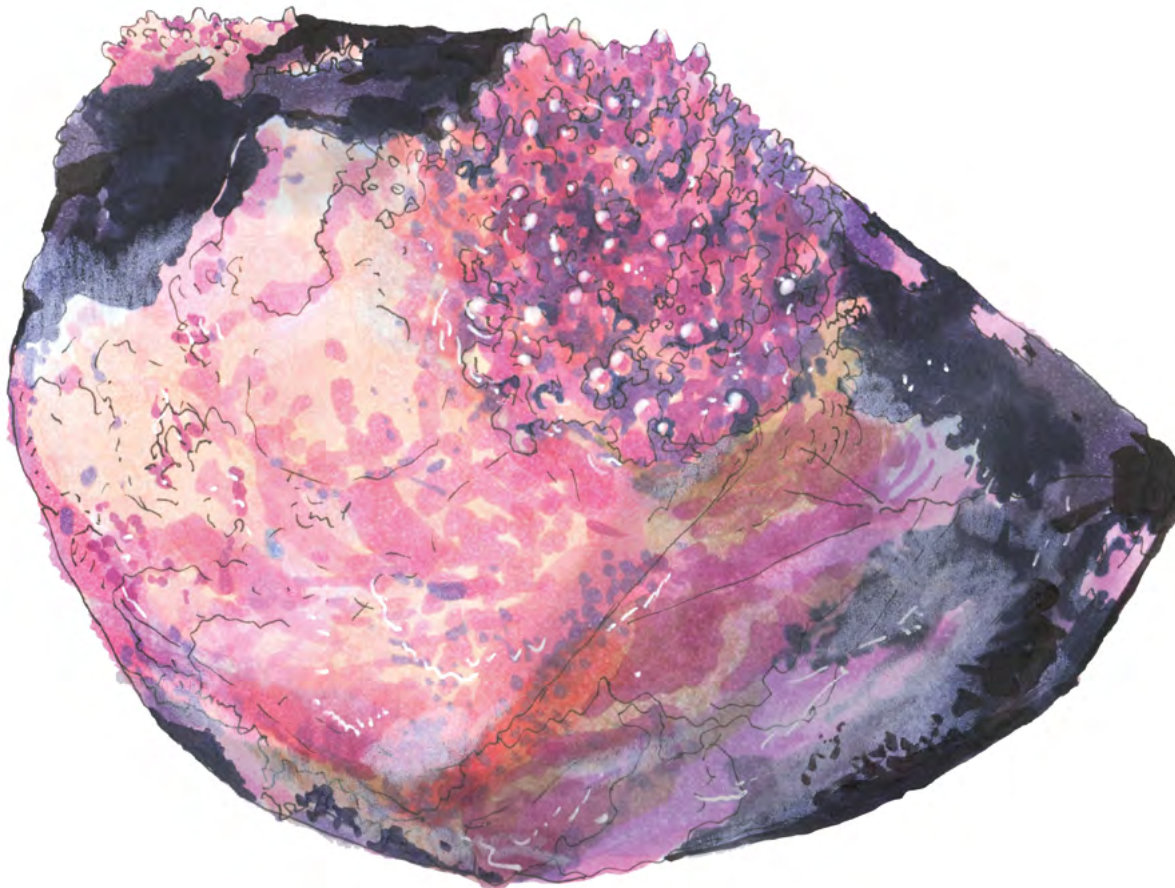
● область распространения

выросты никогда не бывают членистыми. Цвет может изменяться от белого до розового, сиреневого, розово-красного, красновато-фиолетового [1–3].

Анатомически слоевище состоит из двух или более слоев: гипо- и эпиталлий, в некоторых случаях присутствует еще и периталлий. Эпиталлий однослойный и необызвествленный. Клетки соседних нитей соединяются путем частичного бокового слияния [3]. Органы размножения (если имеются) расположены в развивающихся на поверхности или в сла-

бо погруженных в слоевище концептакулах. Концептакулы со спорангиями вначале бывают внутри разделены перегородками, состоящими из вертикальных рядов вегетативных клеток; при созревании спорангиев стенки разрушаются, крышки концептакул пронизываются порами, возникающими под каждым спорангием. Концептакулы с цистокарпом и сперматангиями обычно конической формы и снабжены одной верхушечной порой.

Размножение. Размножение красных корковых водорослей может происходить



5 см

как половым, так и бесполом путем. Их жизненный цикл включает три фазы: гаплоидный гаметофит, продуцирующий гаметы, а также две диплоидных. Первая диплоидная фаза представлена карпоспорофитом, продуцирующим карпоспоры. Вторая диплоидная фаза — тетраспорофит, продуцирующий тетраспоры. И гаметы, и споры образуются в основном в концептакулах.

Женские и мужские концептакулы, как правило, формируются на разных талломах, но могут встречаться и на одном. После слияния гамет, происходящего в женском концептакуле, формируется микроскопический карпоспорофит, состоящий из нитей гонимобласта, на апексе которых формируется по одной карпоспоре. После высвобождения карпоспоры развиваются в свободноживу-

щий тетраспорофит, который формирует гаплоидные тетраспоры. Созревшие тетраспоры после высвобождения из концептакул прорастают в новые гаметофиты. Вегетативное размножение может осуществляться за счет фрагментации таллома, формирования и распространения пропегул — группы вегетативных клеток, отделяющихся от основного таллома и дающих начало новым талломам [1, 3, 4].

Места обитания. Виды этой группы встречаются в очень широком диапазоне глубин — от литорали до 30 м, а в некоторых регионах и более, охватывая практически всю фиталь морей Арктики. Основными субстратами являются скалы и камни, но литогамии также могут обрастать и живые субстраты: как другие водоросли, так и твердые покровы животных (моллюсков, ракообразных) [1–3].

Распространение. Известковые красные водоросли, не имеющие членистого строения, широко распространены во всем Мировом океане. Они играют значительную роль в различных экосистемах: от коралловых рифов до сообществ бурых водорослей. Формируют специфические биотопы, которые называются кораллигенными (англ. coralligenous, т. е. созданный кораллиновыми водорослями) сообществами. В Арктике обычны в Баренцевом и Белом морях, но встречаются и в других районах: в Карском море, Чаунской губе Восточно-Сибирского моря, Колючинской губе Чукотского моря [5], что говорит о широком распространении этой разнородной группы в регионе.

Экология. Медленнорастущие красные корковые водоросли из рода *Lithothamnion* (в широком смысле) образуют скопления так называемых родолитов в разных частях Мирового океана, в том числе и в Баренцевом море. Эти скопления (maerl beds) представляют собой агрегации различной плот-

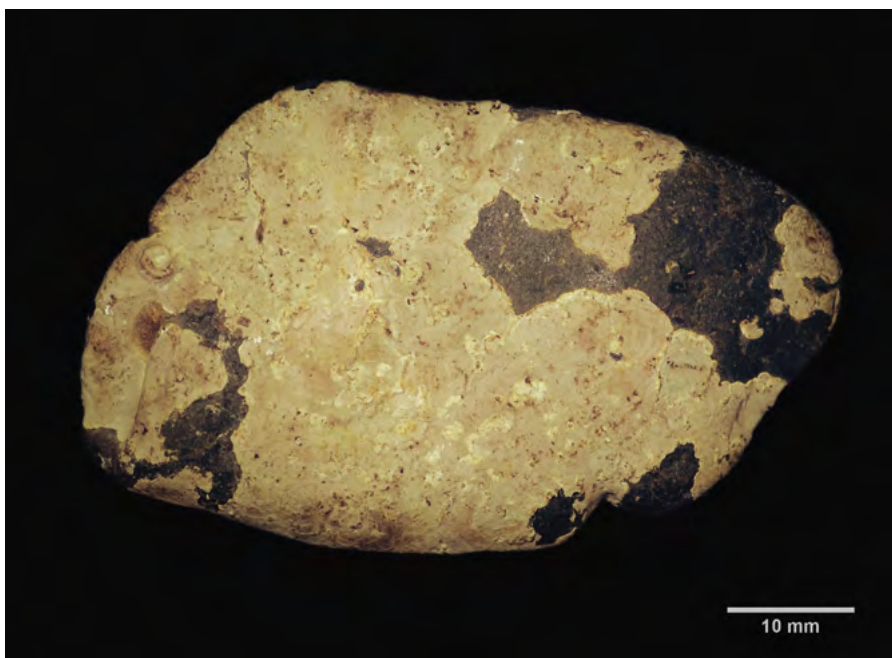
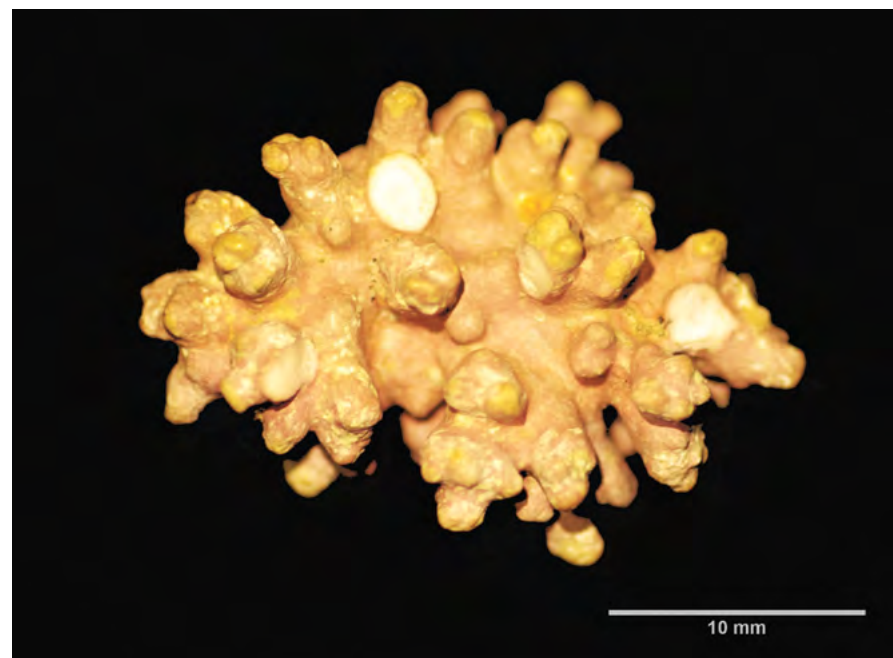


Рис. 3.5.1 *Phymatolithon* sp. (корковое слоевище)



Lithothamnion sp. (родолитовая форма)

Рис. 3.5.2

ности свободно лежащих на дне округлых тел, образованных в результате длительного роста. Основным фактором, влияющим на распределение таких сообществ, являются интенсивность придонных течений и волновая активность. Наибольшее развитие сообщества такого типа получают в условиях умеренной гидродинамики [6, 7]. Виды этой группы довольно хорошо изучены, особенно в умеренных и тропических водах, однако особенности их экологии в арктических морях практически неизвестны.

Хозяйственное использование. Родолиты традиционно использовали в Европе для внесения в почву и уменьшения кислотности питьевой воды, добывая их драгированием. В 1970-х гг. родолиты активно использовали в качестве пищевой добавки для скота и кондиционирования почвы. Только во Франции их добывали до 600 000 т в год [6, 7].

Наличие угроз для численности популяции и природоохранный статус. Отдельные талломы могут существовать более 100 лет, а возраст скоплений родолитов в Северном полушарии достигает 4000–8000 лет. Благодаря пространственной неоднородности и сложности трехмерной структуры скопления родолитов поддерживают высокое видовое разнообразие как седентарной, так и неприкрепленной флоры и фауны. Рост литотамниев очень медленный, а возобновление с помощью спор происходит редко, поэтому их сообщества уязвимы и должны рассматриваться как невозобновляемые ресурсы. Строительство в береговой зоне, дам্পинг, драгирование и траления, расчистка фарватеров приводят к прямому разрушению литотамниевых сообществ, причем не только в зоне непосредственного воздействия, но и на удалении от него — из-за падения прозрач-

ности воды. Взмучивание грунта приводит к замедлению роста и угнетению многих видов водорослей и красных корковых в особенности. Замедление гидродинамических процессов и заморы наносят непоправимый вред литотамниям, в особенности образующим родолиты. Эвтрофикация приводит к обрастанию известковых водорослей эфемероидными нитчатками и угнетению их роста [4, 6, 7].

Медленнорастущие корковые красные из рода *Lithothamnion* (в широком смысле) нередко обитают в нижней части фитали и могут быть объектами мониторинга как индикаторы устойчивого состояния нижней зоны фитали Баренцева, Карского и других арктических морей при условии интенсификации исследований их биологии и экологии в Арктике и организации мониторинга их разнообразия и обилия.

Взморник морской (*Zostera marina*)

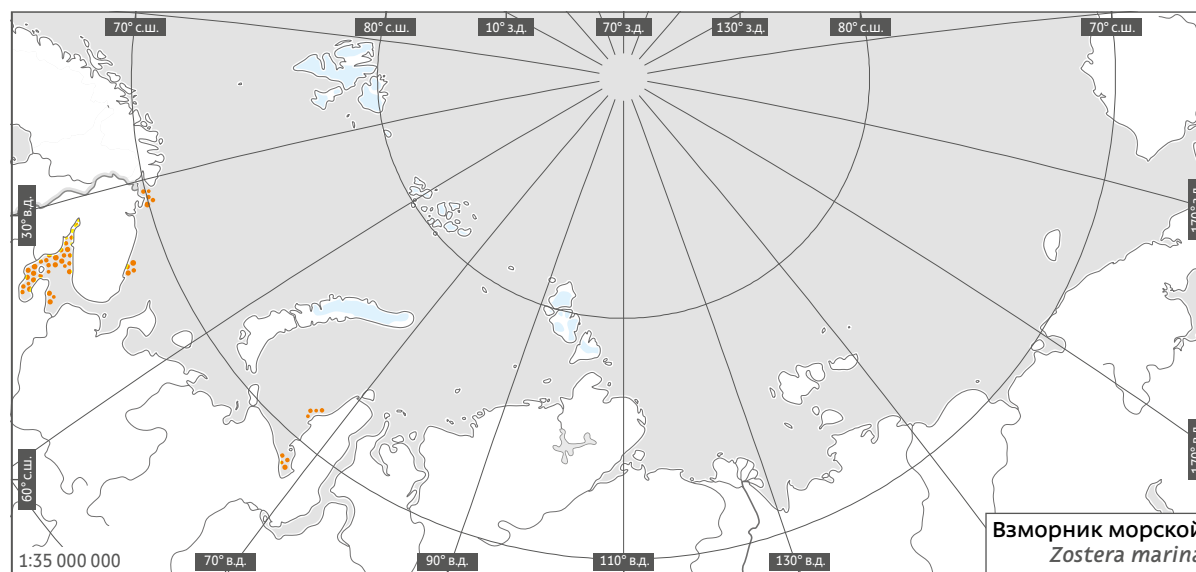
Eelgrass


3.6.

Систематическое положение

Отдел	Tracheophyta
Класс	Magnoliopsida
Порядок	Alismatales
Семейство	Zosteraceae DUMORTIER
Род	<i>Zostera</i> LINNAEUS
Вид	<i>Zostera marina</i> LINNAEUS

Морфология. Морская трава *Zostera marina* имеет многолетнее недревесневающее горизонтальное ветвящееся корневище и восходящие вегетативные и генеративные побеги. От узлов корневища отходят пучки неветвящихся беловатых корней. Молодые ярко-зеленые листья, с возрастом они постепенно буреют, очередные, двурядные, влагалищные. Листовые пластины линейные, цельнокрайные, тупые или слегка выемчатые на верхушке, длиной 5–160 (максимум 200) см, шириной 1,6–5 мм и толщиной 0,2–0,3 мм, с тремя-пятью параллельными жилками, с верхушечной порой (гидатодой). В начале вегетационного сезона (в Белом море в мае–июне, в Японском море — в апреле) появляются бледно-зеленые или кремовые простые или ветвящиеся генеративные побеги. На них формируются несколько (до 20) цветоносов и 1–8 (до 80) соцветий. Длина генеративных побегов достигает 2 м (в Белом море) и даже 3,2 м (в Охотском, Японском морях). Цветки взморника мелкие, упрощенные, голые: мужские представлены одним сидячим пыльником, женские — гинецеем с одним семязачатком и двумя нитевидными рыльцами на коротком столбике.



 область распространения

В одном и том же початковидном соцветии формируется 6–8 (до 14) женских цветков и 10–15 (до 24) мужских. Пыльцевые зерна нитевидные, до 5 мм длиной. Плод — односемянная, голая, овальная, буроватая листовка длиной 3–4 мм [1–3].

Экология. Взморник — настоящий гидатофит: весь его онтогенез проходит в воде, включая опыление (гидрофилия). Образует заросли на рыхлых грунтах в нижней литорали и в верхней сублиторали до глубины 4–5 м, в основном в прогреваемых кутовых частях

заливов и губ, часто — в эстуариях, а также в литоральных ваннах средней литорали [4–7]. Биомасса взморника в Кандалакшском заливе Белого моря колеблется в пределах 45–414 г/м² (сухая масса); плотность его поселений может достигать 6656 побегов/м², суммарная протяженность корневищ — 300 м/м²; на 1 м корневища приходится до 300–400 корней, уходящих в грунт на глубину до 10 см [1]. Запас беломорского взморника в 1960-х гг. оценивали в 400 тыс. т сырца; до 97% запаса обеспечивали заросли у Карельского берега [8]. Продукция



5 см

зарослей *Zostera marina* колеблется от 0,2 до 8 г С/м² в сутки, достигая 1200 г С/м² в год (на п-ове Аляска), что выше продукции большинства сельскохозяйственных культур [9]. Взморник толерантен к факторам среды: он вегетирует при солености 6...30 psu, переносит и полное опреснение (до 2-3 ч), и суточные колебания температуры в диапазоне до +15...20 °С. В зарослях взморника снижается гидродинамическая активность и прогревается вода (на +8...10 °С выше, чем окружающая вода), что благоприятно сказывается на созревании икры ряда массовых видов рыб и нагула их молоди. Эпифитная флора взморника насчитыва-

ет до 200 видов, с его зарослями ассоциирован 21 вид беспозвоночных. Его поедают чайки, а на пролете — лебеди и гуси [1, 6, 10-12].

В начале 1930-х гг. в северной части Атлантического океана погибли заросли взморника (локально на 90-100%) из-за эпифитотии, вызванной протистом *Labyrinthula zosterae*. Поскольку на взморнике откладывали икру многие промысловые рыбы, а сухие листья использовали как лучший наполнитель для мягкой мебели и упаковочный материал, эпифитотия нанесла огромный ущерб рыбной, мебельной и стекольной промышленности. Погибли ассоциированные с ним беспозвоночные, на 90% сократилась популяция черных гусей. В Salcombe Harbour (Великобритания) за одну ночь штормом были смыты песчаные банки, защищенные ранее плотными зарослями взморника [9]. Эпифитотия достигла Белого моря в 1960 г.: массовая гибель zostеры вызвала резкое сокращение вылова сельди, корюшки и почти полное исчезновение трехиглой колюшки и сига; изменение пролетных маршрутов ряда птиц (лебеди-кликуны) и падение численности полярной крачки (на полярдок) и черной казарки [11, 13]. Деградация зарослей привела к перераспределению рыхлых грунтов и замыванию твердых, из-за чего к началу 1970-х гг. во многих местах исчезли заросли фукоидов [14,15]. Популяции zostеры постепенно восстанавливаются (хотя и не везде); так, на о. Ряшков (Кандалакшский залив) площадь зарослей zostеры увеличилась со 127 м² (1973) до 5177 м² (2009) [1, 7, 13, 15, 16]. В конце 1990-х гг. из листьев беломорской zostеры из благополучной популяции была выделена лабиринтула. Видимо, поражение взморника патогенным протистом стало хроническим, а острая реакция (вплоть до гибели) наступает лишь при особо неблагоприятных условиях, например при высоких температурах из-за падения концентрации защитных фенольных соединений [6, 17].

Размножение. Вегетативное размножение обеспечивается разрастанием корневищ: за один вегетационный сезон они могут прирастать на 50 см и давать 4-8 новых боковых побегов. Генеративное размножение — семенами. Для вида характерна протогиния: женские цветки созревают раньше мужских, что исключает самоопыление [1].

Распространение. Циркумбореальный вид, широко распространенный в Атлантике (от о. Гренландия до Алжира) и в Пацифике (от п-вов Аляска и Камчатка до Мексики и Японии) [1, 12, 18]. В Арктике встречается в Белом, Баренцевом и Карском морях. Распространение лимитируется летними температурами и световыми условиями [19]. В Белом море zostера обитает преимущественно у берегов Кандалакшского и Онежского заливов (Карельский, Поморский берега); в Двинском заливе — у г. Северодвинск и в зал. Сухое море [1, 8, 20-22]. В Баренцевом море взморник крайне редок. Ранее отмечался в зал. Варангер-фьорд и у западных берегов п-ова Рыбачий в Вайда-Губе [23, 24], сейчас zostера обитает только в губе Малая Волоковая [19]. В губе Ивановская взморник встречается в средней и кутовой частях [25-27]. В Карском море вид отмечен в Байдарацкой губе [28], возле пос. Харасавэй [29].

Индикаторные свойства. Зостера чувствительна к температурным условиям [30], трофности вод [31], механическим нарушениям биотопа [32]. Показательный параметр — плотность зарослей, которая в загрязненных акваториях снижается в 1,5-2 раза вплоть до полной деградации [33]. Зостера — активный биоконцентратор тяжелых металлов. Под их влиянием наблюдаются структурно-функциональные изменения в листьях zostеры (толщина листьев, содержание фотосинтетических пигментов, флуоресценция хлорофилла *a*), что также позволяет использовать ее как вид-индикатор [34, 35].

Nephtys paradoxa

Catworm

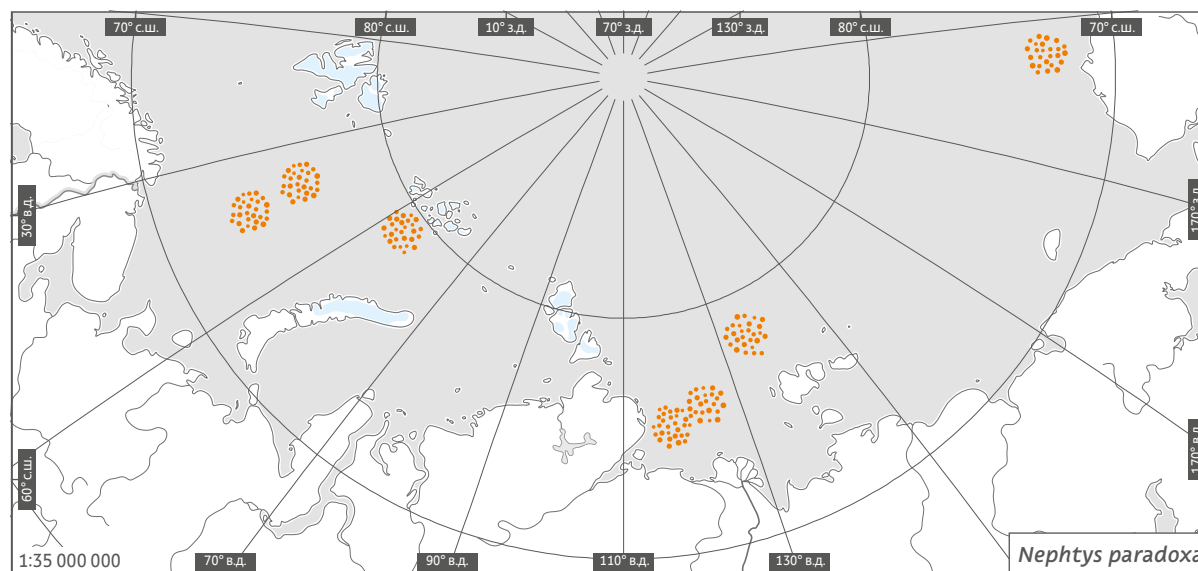
3.7.


Систематическое положение

Тип	Annelida
Класс	Polychaeta
Отряд	Phyllodocta
Семейство	Nephtyidae Grube, 1850
Род	<i>Nephtys</i> CUVIER, 1817
Вид	<i>Nephtys paradoxa</i> MALM, 1874

Морфология. *Nephtys paradoxa*, как и все представители рода *Nephtys*, — бродячие, активные хищные черви крупных размеров, длиной до 20 см. Окраска *N. paradoxa* обычно бежевая или красно-коричневая, тело толстое, длинное, состоящее из многочисленных (до 150) коротких, широких сегментов. Вдоль брюшной стороны червя тянется глубокий продольный желобок темно-фиолетового цвета. Головная лопасть очень маленькая, пятиугольная, с четырьмя маленькими щупальцами и глазами. Простомии у экземпляров с невывернутой глоткой почти квадратный, но большинство червей при фиксации выворачивает глотку, из-за чего простомии растягиваются поперек более чем в 2 раза. На заднем крае простомиума находятся три выроста, боковые выросты слегка отогнуты в стороны, в их вершинах находятся нухальные органы. Антенны конические, направлены вперед, пальпы тоже конические, направлены вперед и вбок. С брюшной стороны хорошо заметна так называемая нижняя губа, которая достигает пятого щетинконосного сегмента.

Глотка массивная, мускулистая, бочонкообразной формы, ее наружное входное от-

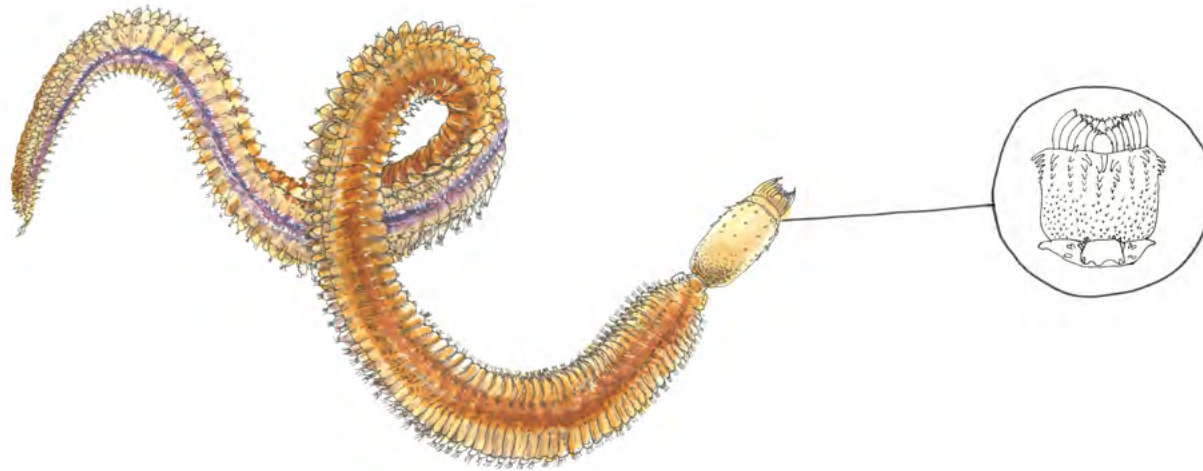


 область распространения

верстие с боков прикрыто двумя губами. По всей окружности глотки, преимущественно в дистальной части, располагаются многочисленные правильные продольные ряды из мягких, удлинённых папилл — 20 двойных и 2 одинарные — дорсальная и вентральная терминальные. 22 ряда субтерминальных папилл (до 7, обычно 5–6 в каждом ряду), также имеются непарная дорсальная и вентральная субтерминальные глоточные папиллы, которые лишь слегка больше остальных. У крупных червей проксимальная

поверхность глотки может быть покрыта дополнительными маленькими папиллами, заходящими между рядами субтерминальных папилл. Внутри глотки находятся челюсти, представленные двумя хитиновыми пластинками, которые обнаруживаются лишь при вскрытии глотки и наружу не высовываются. Первый щетинконосный сегмент рудиментарный. Параподии всех последующих сегментов хорошо развитые, двуветвистые, спинная и брюшная ветви широко расставлены, что придает телу червя четырехгранную

3.7. Многощетинковые черви (полихеты)



в сечении форму. Каждая ветвь параподии поддерживается мощной ацикулой; кончики ацикул снаружи прикрыты хитиновыми колпачками, которые просвечивают сквозь покровы животного, и при рассмотрении параподии в бинокляр ярко блестят. Спереди и сзади, как спинная, так и брюшная ветви параподии, прикрыты кожистыми лопастями. Передняя (предщетинковая) лопасть короче задней (защетинковой). Под спинной ветвью параподии располагается маленький нотоподиальный усик и лепестковидная жабра, брюшная ветвь лишена жаберы и несет только усик. Ближе к концу тела параподии постепенно редуцируются. Жаберы на них начинаются обычно с 10–11-го щетинконосного сегмента (у части экземпляров могут с 5–20-го). С 15–20-го щетинконосного сегмента жаберы по величине становятся больше нотоподиального усика. Щетинки простые, волосовидные, трех типов: гладкие, поперечно-исчерченные и с шипиками. Поперечно-исчерченные щетинки впервые появляются в нотоподиях на первом щетинконосном сегменте, в последующих сегментах, в направлении от головы

к хвосту, число их постепенно уменьшается. На первых трех щетинконосных сегментах в обеих ветвях параподий находятся только гладкие щетинки. Они тонкие, волосовидные, присутствуют в небольшом количестве и, начиная с 4-го сегмента, замещаются щетинками с шипиками. Это явление хорошо видно под бинокляром, поскольку щетинки с шипиками гораздо толще и длиннее поперечно-исчерченных. Пигидий с вентральным усиком, длина которого равна длине 15 последних щетинконосных сегментов, основание пигидия и сам усик слегка гранулированы [1, 2].

Черви легко рвутся на куски, которые продолжают активно плавать в пробе, зачастую затрудняя разбор материала.

Распространение и миграции. На настоящий момент распространение *N. paradoxo* недостаточно ясно. Типовое место этого вида находится в Северном море, а экземпляры из Арктики, определяемые различными исследователями, как *N. paradoxo*, имеют существенные морфологические различия, такие как наличие или отсутствие проксимальных папилл на глотке, форма параподий, в зависимости

от места сбора. Таким образом, *N. paradoxo* из арктических морей в действительности представляет собой не вид, а комплекс видов, нуждающихся в ревизии [2–5].

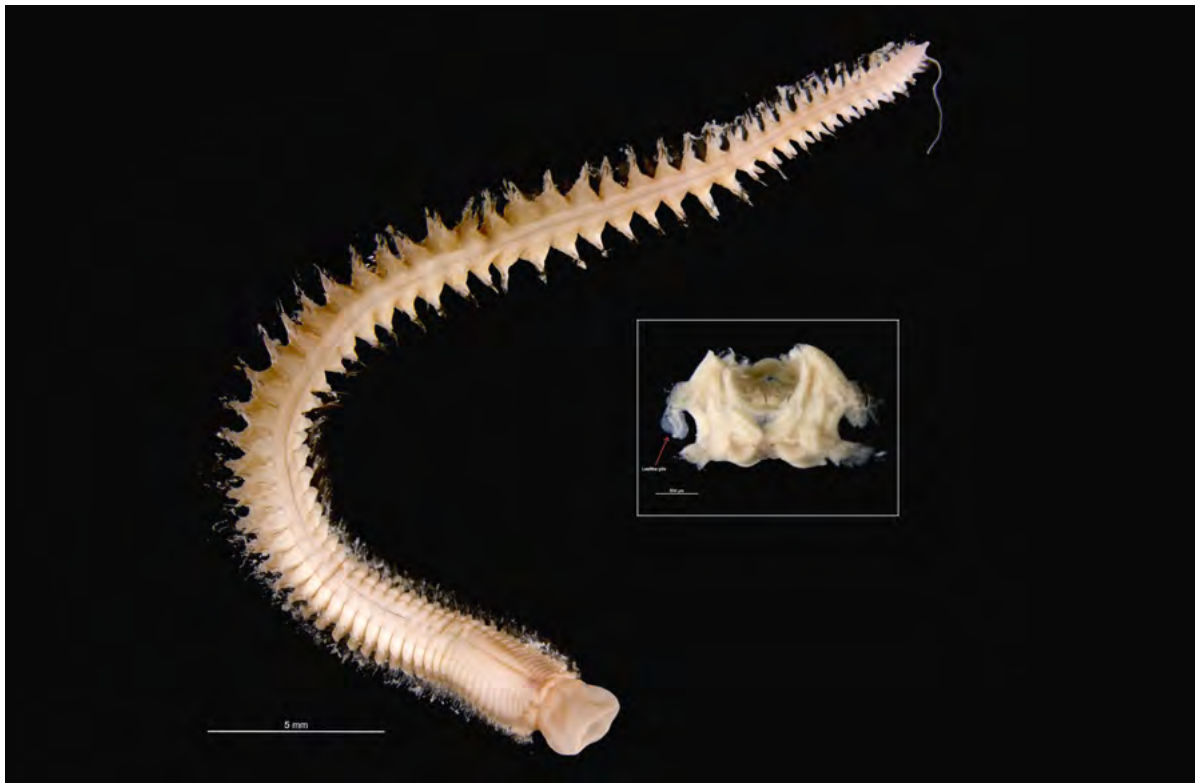
Места обитания. У *Nephtys* широкий батиметрический диапазон — они обитают в эстуариях, в прибрежных и удаленных водах, где ведут исключительно инфаунный образ жизни, роясь в толще грунта (от глины до чистого песка), и могут жить во временных вырытых норках, хотя и не строят трубок [3–5].

Эти черви являются активными пловцами. Перемещение в толще грунта осуществляется змеобразными движениями тела в горизонтальной плоскости. С помощью таких движений червь длиной около 10 см полностью уходит вертикально в грунт примерно за секунду. При плавании он изгибается синусоидально всем телом, и подиальные лопасти вытянутой стороной работают как весла [3–5]. Между ветвями параподий часто можно обнаружить симбиотических *Camptozoa*, напоминающих прозрачные колокольчики.

По типу питания все представители рода *Nephtys* относятся к всеядным. Молодь питается преимущественно детритом, в то время как крупные черви успешно хищничают [3–5].

Экология. *Nephtyidae* раздельнополы, оплодотворение наружное и гаметы освобождаются прямо в море. У них большое количество мелких яиц и пелагическая личинка. Выбор субстрата для оседания молоди зависит от присутствия ряда морских беспозвоночных, внутри- и межвидовых отношений и различных химических сигналов. Так, например, химические сигналы, испускаемые оседающими личинками, привлекают молодь своего вида и отпугивают взрослых. В то же время присутствие взрослых червей других видов может стимулировать оседание молоди [3–5].

При созревании половых продуктов у некоторых видов происходят резкие морфологические изменения — развиваются мо-



Nephlys paradoxa

дифицированные параподиальные лопасти и щетинки (явление эпитокии). Червь всплывает на поверхность и выметывает половые продукты [3–5].

Данные об изученности. Анализ литературы и работа с коллекциями показывают, что при определении представителей рода *Nephlys* из арктических морей установить видовую принадлежность червя затруднительно. Виды рода *Nephlys* исследователи начали описывать еще в конце XVIII в., но само семейство было создано только в 1850 г. Объем почти всех видов недавно уточнен и изменен, поэтому имеющиеся в литературе более ранние данные, как правило, относятся к другим видам [4–5].

Хозяйственное использование. Как большинство крупных аннелид, представители рода *Nephlys* являются объектами кормового бентоса и промысла на наживку для рыб. В Северном Ледовитом океане Nephlyidae составляют существенную часть бентосного сообщества, численность их достигает 8000 экз./м² [4].

Кроме того, из водных экстрактов свежесвыловленных полихет удалось выделить препараты, подавляющие рост некоторых злокачественных образований, а также противовирусные соединения — в частности, эффективные при лечении алеутской болезни норок [4, 5].

Представители Nephlyidae могут служить прекрасным объектом для изучения комменсализма, поскольку на их параподиях и ще-

тинках можно найти различных Камптозоа, инфузорий и нематод, которые иногда образуют своеобразное сообщество [4, 5].

Угрозы для численности популяции нет.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Представители семейства Nephlyidae более устойчивы к загрязнению бензапиренами и ароматическими углеводородами, нежели другие многощетинковые черви, и прочие морские беспозвоночные [6]. В частности, *Nephlys ciliata* играет большую роль в формировании биомассы сообщества на участках с максимальными величинами загрязняющих веществ, что указывает на высокую устойчивость этого вида к загрязнению [4, 5]. На *N. hombergii* и *N. cirrosa* также проводятся работы по токсикокинетическому моделированию и мониторингу загрязнения акваторий тяжелыми металлами, работы по устойчивости к высоким антропогенным нагрузкам [4, 5].

Использование в качестве биоиндикатора *N. paradoxa* представляется затруднительным. Показано, что он может выступать в роли биоиндикатора климатических изменений [7], однако, даже если не принимать во внимание то, что большинство определений *N. paradoxa* нуждается в проверке, в Северном Ледовитом океане и арктических морях он не является ни самым распространенным, ни самым массовым представителем рода.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Для мониторинга достаточно ежегодной съемки макрозообентоса по стандартной методике (дночерпатель площадью захвата 0,1 м², сетка в трехкратной повторности) с определением численности и биомассы вида.

Контролируемые параметры организмов биоиндикаторов. Присутствие или отсутствие в пробах, взятых по стандартным методикам, изменение биомассы, изменение общей численности, изменение размерной структуры популяции.

Maldane sarsi

Bamboo worm

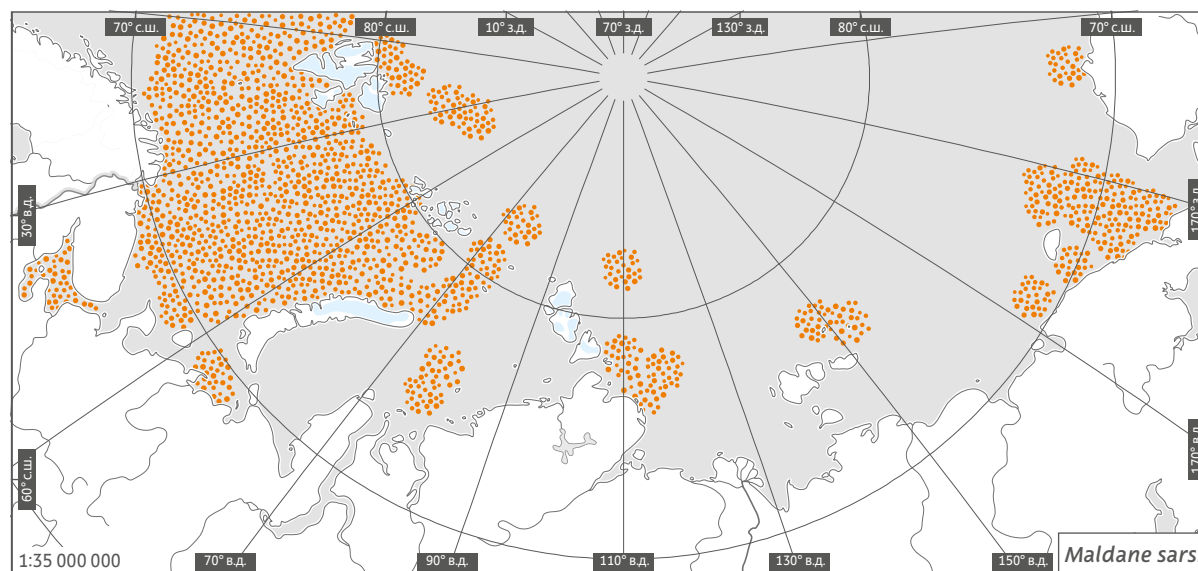
Систематическое положение


Тип	Annelida
Класс	Polychaeta
Отряд	Scolecida
Семейство	Maldanidae MALMGREN, 1867
Род	<i>Maldane</i> GRUBE, 1860
Вид	<i>Maldane sarsi</i> MALMGREN, 1865

Морфология. Средних размеров сидячие черви-детритофаги с характерными, как будто обрубленными, передним и задним концами тела и немногочисленными длинными, как у всех мальданид, туловищными сегментами, из-за чего они и получили свое английское название — «бамбуковые черви». Крупные экземпляры *Maldane sarsi* достигают 10–15 см в длину. Окраска цвета слоновой кости, желтоватая или кремовая, на голове и в передней части тела с коричневыми поперечными полосками и темными пятнами. При фиксации черви изгибают передний конец наподобие вязального крючка.

Тело *M. sarsi* состоит из головы, которая у большинства представителей семейства Maldanidae называется головной пластинкой, 19 длинных, цилиндрических щетинконосных сегментов с небольшими параподиями, сильно сдвинутыми к заднему краю, двух последних, укороченных бесщетинковых сегментов и пигидия.

Головная пластинка у *M. sarsi* удлинено-овальная, с высоким продольным килем, напоминающим гребень, и латеральной каймой, разделенной на три доли: затылочную и две боковые.

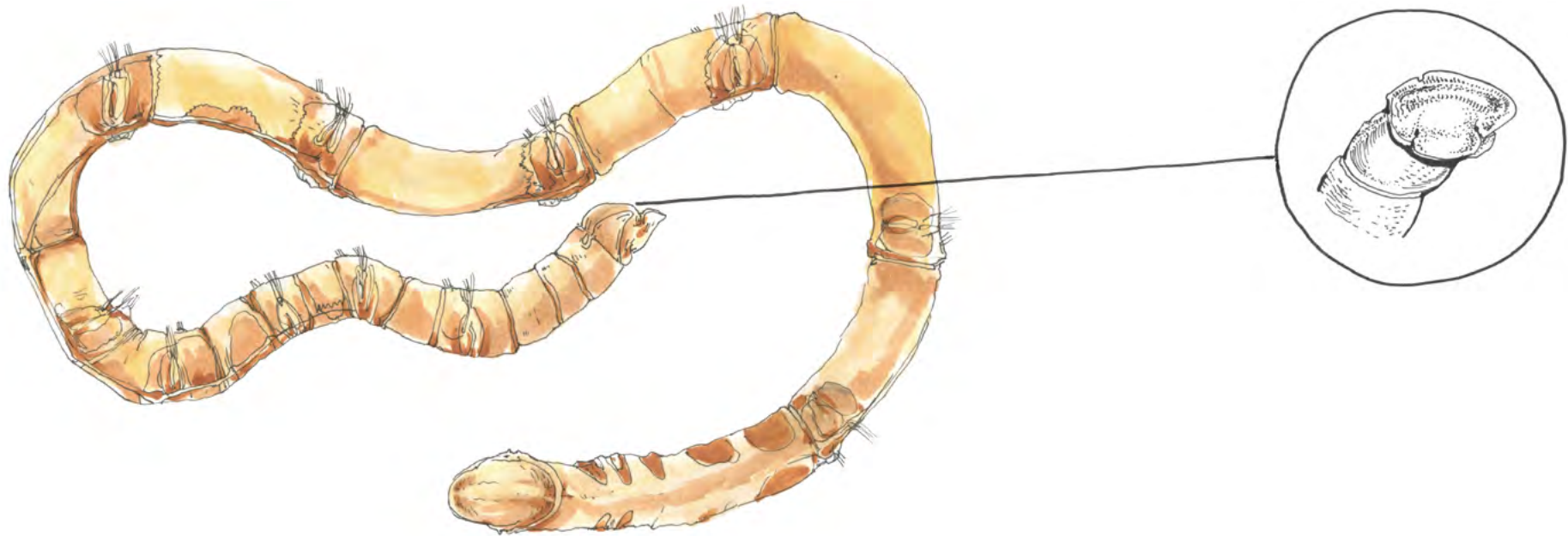


 область распространения

Первый туловищный сегмент лишен брюшной ветви, параподии всех последующих сегментов — двуветвистые. Спинная ветвь параподии представлена небольшим нотоподиальным бугорком с пучком простых тонких волосовидных щетинок, зазубренных на конце, брюшная — мускульным валиком, вдоль которого в один ряд расположены толстые и прочные крючковидные щетинки. Головка каждой крючковидной щетинки имеет 4–5 зубцов и характерную бороздку. Пигидий в виде круглой или овальной пластинки, по краю окруженной

каймой с двумя боковыми вырезами. Анус субтерминальный, расположен с вентральной стороны. При фиксации из него часто выпячивается задняя кишка, создавая впечатление выброшенной глотки, из-за чего задний конец тела неопытные разборщики проб нередко путают с передним концом *Praxillella*.

Распространение и миграции. На сегодняшний день *M. sarsi* считается почти космополитическим видом, распространенным в обоих полушариях от полярных широт до тропиков. Выделяют подвиды *M. sarsi borealis*,



M. sarsi tropica и *M. sarsi antarctica* из бореальных, тропических вод и из Южного полушария, соответственно. Однако статус этих подвидов в настоящее время представляется не совсем ясным и требует более внимательного морфологического анализа с применением молекулярно-генетических методов.

Места обитания. *M. sarsi* — шельфовый аркто-атлантико-тихоокеанский вид, массовый компонент бентосных проб и самый распространенный представитель семейства Maldanidae в Арктике [1]. В массовом количестве встречается на илистых и илисто-песчаных грунтах, на самых различных глубинах сублиторали, вплоть до самых глубоких желобов Баренцева и Карского морей.

Экология. *M. sarsi* питается детритом, собирая его с поверхности дна. Червь живет в трубке, которую строит с помощью специальных строительных желез, расположенных на первых 6–7 сегментах туловища, в попереч-

ных железистых поясах, из-за которых передние сегменты туловища кажутся двойными. Взрослый червь, извлеченный из трубки, не может восстановить ее и через некоторое время погибает. Трубки состоят из тонкой, прочной органической внутренней части, секретируемой строительными железами, и толстой наружной илистой обкладки. Обкладка представляет собой стопку надетых на внутреннюю часть трубки кусочков ила, по форме напоминающих плоские бублики, которые червь изготавливает, скрепляя частицы детрита с помощью своей клейкой паутины [2].

Поскольку *M. sarsi* обитает в местах со слабым течением, червям необходимо принимать дополнительные меры для прокачки свежей воды через трубку. Для этого *M. sarsi* периодически совершает перистальтические сокращения всего туловища. Трубки ориентированы в грунте более-менее вертикально, и черви могут разворачиваться в них, вы-

сывая наружу то передний, то задний конец. Для хождения по трубке в основном черви используют свои волосовидные щетинки, а крючковидные — для закоривания в ней при нападении хищников. Даже фиксированные, черви сидят в трубках очень плотно и с трудом поддаются извлечению.

Основные хищники, питающиеся *M. sarsi*, — рыбы-бентофаги и крупные многощетинковые черви отряда Phyllodoceidae. Рыбы высасывают червей из трубок или заглатывают вместе с трубкой целиком, в то время как хищные черви, как правило, откусывают от них куски. Как многие аннелиды, *M. sarsi* способна к регенерации, что позволяет ей восстанавливать откушенные хищниками части тела и даже переходить к бесполому размножению в неблагоприятных условиях. При бесполом размножении черви делятся на две части поперек восьмого туловищного сегмента. В отличие от большинства много-



Maldane sarsi

щетинок червей, которые размножаются паратомическим бесполом путем (сначала из родительских сегментов полностью развиваются новые черви, и только потом они отделяются друг от друга), деление у *Maldane sarsi* происходит архитомически, т. е. животное сначала делится на фрагменты, и лишь затем передняя часть восстанавливает себе хвост, а задняя — голову [1, 3, 4]. После того как у одного из новых червей, появившихся на свет таким способом, сформируется пищеварительный тракт, он достраивает себе собственную часть трубки, которую потом отделяет от своей родной трубки, и начинает жить самостоятельно.

О половом размножении *M. sarsi* известно очень мало. Несмотря на широкое распространение и многочисленность этого вида,

экземпляры с половыми продуктами в полости тела попадают в руки исследователей редко и нерегулярно [5]. Судя по этим отрывочным данным, половое размножение *M. sarsi* носит сезонный характер, а в некоторых частях ареала происходит не каждый год. Личинка *M. sarsi* до сих пор не описана.

Данные об изученности. Как у большинства морских беспозвоночных, до сих пор не использовавшихся в качестве лабораторного объекта, биология развития *M. sarsi* изучена слабо. В то же время за десятилетия исследований бентоса Мирового океана накопилось значительное количество данных об экологии этого вида, а в последние годы был опубликован ряд работ в области сравнительной анатомии, функциональной морфологии и биологии этих червей.

Хозяйственное использование. *M. sarsi* играет существенную роль в кормовой базе рыб-бентофагов и хищных полихет Арктики и арктических морей [6, 7].

Угрозы для численности популяции нет.

Индикационные свойства вида и методы индикации. *M. sarsi* встречается на большинстве исследуемых акваторий Северного Ледовитого океана. На мелководьях вблизи Новой Земли, Вайгача и Канинского п-ова, а также в центральной части Баренцева моря ее плотность может достигать 1600 экз. на м² при биомассе до 100 г на 1 м² [8]. При соответствии глубин и грунта она достаточно полно улавливается дночерпателем и может быть использована в качестве объекта биомониторинга [9]. Для этой полихеты отмечается низкая устойчивость к снижению содержания растворенного в воде кислорода, поэтому она может использоваться в качестве биоиндикатора по данному параметру [10, 11]. Показано, что данный вид в Баренцевом море может вытеснять другое распространенное сообщество *Spiochaetopterus typicus* в периоды похолоданий и снова отступать при потеплении [12], таким образом, может использоваться как ретроспективный показатель климатических изменений.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Для мониторинга *M. sarsi* как биоиндикатора, достаточно ежегодной съемки макрозообентоса по стандартной методике (дночерпатель площадью захвата 0,1 м², сетка в трехкратной повторности) с определением численности и биомассы вида.

Контролируемые параметры организмов биоиндикаторов. Присутствие или отсутствие в пробах, взятых по стандартным методикам, изменение биомассы, изменение общей численности, изменение размерной структуры популяции.

Littorina littorea

Common periwinkle

3.8.

Систематическое положение

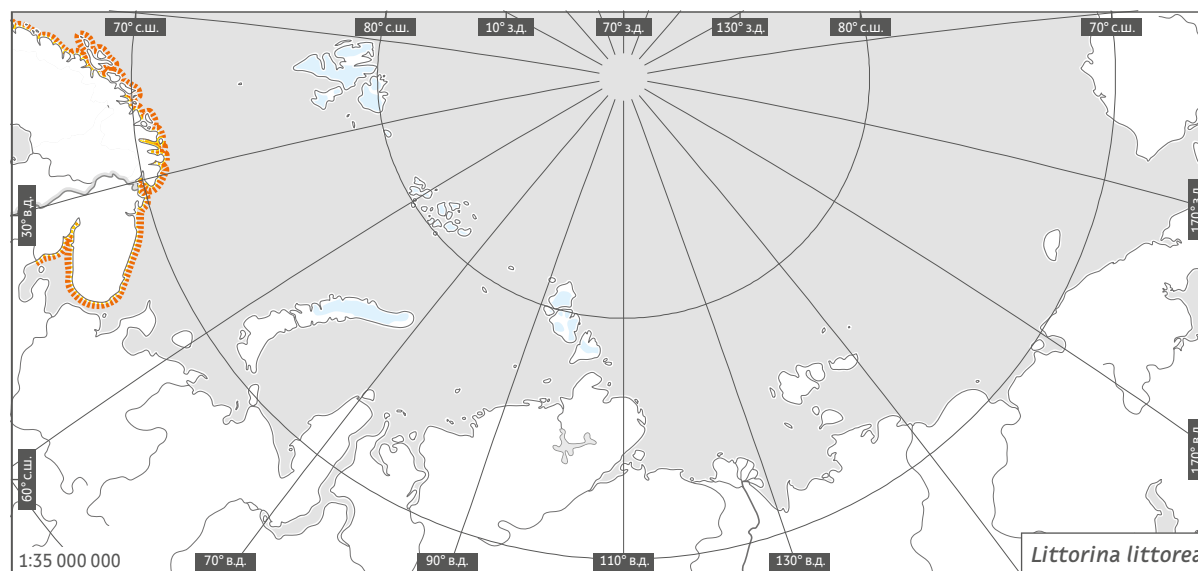
Тип	Mollusca
Класс	Gastropoda
Отряд	Littorinimorpha
Семейство	Littorinidae CHILDREN, 1834
Род	<i>Littorina</i> FERUSSAC, 1822
Вид	<i>Littorina littorea</i> (LINNAEUS, 1758)


Морфология. Раковина серовато-коричневая, овально-коническая с приподнятым заостренным завитком из пяти слабовыпуклых оборотов, разделенных вдавленным швом, высотой до 35 мм. На раковине заметны уплощенные спиральные ребра и линии роста. Устье округло-овальное. Пупок закрыт гладким каллусом; столбик белый [1–3].

Размножение. Раздельнополая форма. Оплодотворение внутреннее. В июне–июле самки откладывают многочисленные, плавающие в толще воды яйцевые капсулы, содержащие чаще всего от трех до пяти яиц, из которых в августе выходят пелагические личинки на стадии велигера. Оседание молоди происходит в сентябре–октябре [1–2]. Продолжительность жизни не более 10 лет [2].

Распространение. Атлантический широко распространенный бореальный вид. Встречается во всех морях северного сектора Атлантического океана и европейской части Арктики. В Атлантическом океане встречается до п-ова Лабрадор и южных регионов Англии [2].

Ареал построен по коллекциям ЗИН РАН [2–4] и другим источникам [1–3].



 область распространения

Экология. Обитает чаще всего на скальных и каменистых грунтах литорали и верхней сублиторали до глубины 2–3 м [5]. Питается в основном микроорганизмами поверхностей камней и макрофитов, но может поедать гидроидных полипов, мелких рачков и даже усоногих ракообразных *Semibalanus balanoides* [6].

Эвритермный тепловодный стенобатный вид [5]. Может достигать плотности поселения 250 экз./м² при биомассе 80 г/м² [2].

Относительно хорошо изучен в Баренцевом и Белом морях.

В ряде стран используется в пищу [1].

Угрозы для численности не отмечены.

Природоохранный статус не определен.

Основное индикационное свойство — общее обилие. Метод сбора — ручной или водолазный с помощью гидробиологической рамки для количественного учета биомассы и плотности поселения.

Контролируемый параметр — общее обилие.

Сведения о характере распределения на грунте отсутствуют, хотя можно ожидать, что оно агрегированное.



Littorina littorea



Многолетняя динамика обилия не изучена, однако весьма вероятно наличие его аутогенных квазициклических колебаний, характерных для многих бентосных организмов. Если эти два предположения верны, проведение разовых экспертных оценок может оказаться недостаточным. Для получения надежных данных необходимы ежегодные мониторинговые наблюдения в трех-пяти повторностях на нескольких точках [7].

Macoma calcarea

Chalky tellin

Систематическое положение

Тип	Mollusca
Класс	Bivalvia
Отряд	Cardiida
Семейство	Tellinidae BLAINVILLE, 1814
Род	<i>Macoma</i> LEACH, 1819
Вид	<i>Macoma calcarea</i> (GMELIN, 1791)

Морфология. Раковина вытянутая, овальная, белая, неравностворчатая, неравносторонняя неперламутровая, сзади зияющая, длиной до 40 мм и более. Задний конец слегка изогнут вправо. Макушки прямые, смещены назад.

Пропорции раковины:

$J_1 = 0,716 \pm 5,002$; $J_2 = 0,426 \pm 0,002$, где J_1 — отношение высоты к длине; J_2 — отношение толщины к высоте [1].

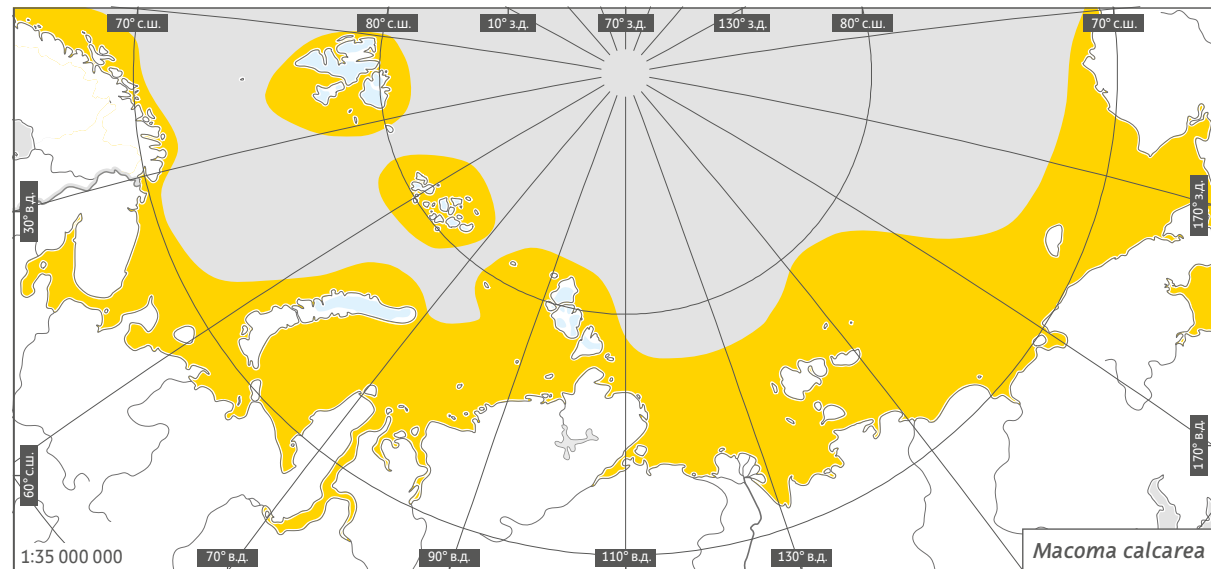
Уравнения линейной регрессии и зависимости трех измерений раковины друг от друга следующие:

$L = -0,12 + 1,42h$; $h = 0,42 + 2,28b$, где L — длина; h — высота; b — толщина [1].

Периостракум блестящий, тонкий, розоватый или коричневый, покрытый неправильными концентрическими морщинками, легко слущивающийся, у молодых особей прозрачный, у старых часто бывает почти целиком утрачен. Поверхность раковины покрыта только линиями нарастания.

Лунка и щиток не ограничены. Лигамент наружный, в задней части погруженный.

На каждой створке по два острых кардинальных зуба, из которых на правой раздво-



● область распространения

ен на конце задний, а на левой — передний. Латеральные зубы отсутствуют.

Сифоны хорошо развиты. Мантийная линия с закругленным на конце синусом, нижний край которого не на всем протяжении совпадает с мантийной линией. На правой створке синус немного заходит за линию, соединяющую макушки с нижним краем раковины, на левой — достигает уровня заднего края отпечатка переднего аддуктора [1].

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут параллельно верхнему перед-

нему краю раковины. От него по направлению к макушке могут быть видны места прикрепления (неровная поверхность или отпечатки) педальных мышц. Отпечаток заднего аддуктора вытянут параллельно отпечатку переднего. В верхней части к нему примыкает след прикрепления заднего ретрактора ноги.

Размножение. Оплодотворение наружное. Развитие с пелагической личинкой. Диаметр яиц около 200 мкм [2]. Продолжительность жизни может достигать 15 лет [1].



Macoma calcaria

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, в море Бофорта, в Гудзоновом заливе, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии, Исландии, архипелагов Шпицбергена и Земля Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Балтийского моря и о-вов Лонг-Айленд, в Тихом океане — до заливов Посьета и Монтерей.

Экология. Стенотермный, умеренно тепловодный, эврибатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид [3]. Может достигать плотности поселения 160 экз./м² при биомассе до 50 г/м². Зарывается в грунт или лежит на его поверхности, в обоих случаях левой створкой вниз,

что объясняет и изогнутость раковины вправо, и асимметрию мантийных синусов. Собирающий детритофаг, не исключено, что может переходить к сестонофагии [1].

Задний конец раковины часто обрастает колонией гидроида *Monobrachium parasitum* [4]. В среднем комменсалы обнаруживаются приблизительно на половине экземпляров моллюсков [1].

Хозяйственного значения не имеет.

Угроз для численности не отмечено.

Природоохранный статус не определен.

Основное индикационное свойство — общее обилие. Метод сбора — дночерпательные съемки для количественного учета биомассы и плотности поселения. Контролируемый параметр — общее обилие.



Сведения о характере распределения на грунте отсутствуют, однако можно ожидать, что оно агрегированное.

Многолетняя динамика обилия не изучена, однако весьма вероятно наличие его аутогенных квазициклических колебаний, характерных для многих бентосных организмов.

Если эти два предположения верны, проведение разовых экспертных оценок может оказаться недостаточным. Для получения надежных данных необходимы ежегодные мониторинговые наблюдения в трех-пяти повторностях на нескольких точках [5].

Yoldia hyperborea

Northern yoldia

Систематическое положение

Тип	Mollusca
Класс	Bivalvia
Отряд	Nuculanida
Семейство	Yoldiidae DALL, 1908
Род	<i>Yoldia</i> MÖLLER, 1842
Вид	<i>Yoldia hyperborea</i> (GOULD, 1841)

Морфология. Раковина вытянутая, оливково-зеленая, равносторчатая, равносторонняя, зияющая на переднем конце длиной до 45–50 мм. Рострум слабо выражен. Лигамент внутренний.

Пропорции раковины:

$J_1 = 0,508 \pm 0,002$; $J_2 = 0,496 \pm 0,002$, где J_1 — отношение высоты к длине; J_2 — отношение толщины к высоте [1].

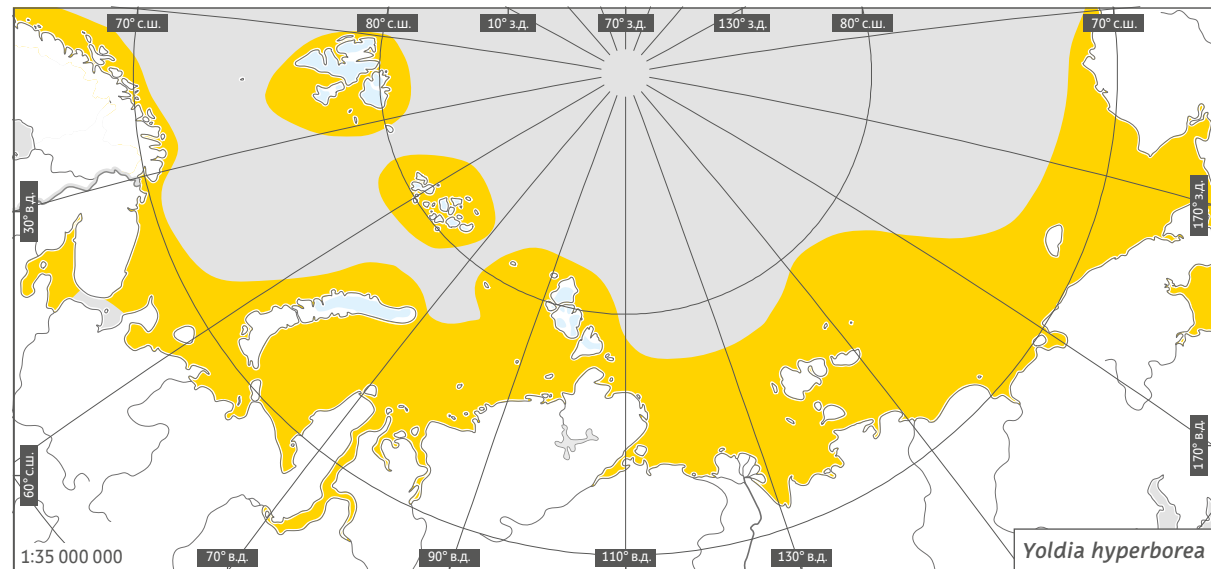
Уравнения линейной регрессии зависимости трех измерений раковины друг от друга: $L = -1,00 + 2,04h$; $h = 1,39 + 1,78b$, где L — длина; h — высота; b — толщина [1].

Макушки прямые, слабо выдающиеся.

Периостракум с лаковым блеском, гладкий, с линиями роста. Передний край раковины отделен от нижнего хорошо заметным вдавлением. В области рострума имеется слабо заметная радиальная волнистость. Лунка и щиток почти не очерчены, выдаются невысокими киями.

Лигамент внутренний, хондрофор имеется, резиллифер треугольный.

Замок нукулоидный. Число зубов замка передней ветви больше, чем задней, в соотношении $1,17 \pm 0,01$ [1].



● область распространения

Мантийная линия с глубоким синусом. Имеются сифоны. От нее в передней четверти раковины отходит линия, ограничивающая след гонады. Она идет плавной дугой к макушке и оканчивается в области отпечатков мощных pedalных мускулов.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя трапециевидный, заднего — овальный, вытянутый в горизонтальном направлении.

Размножение. Раздельнополая форма. Размножение не изучено. Половой зрелости достигает при длине раковины 10–12 мм.

Оплодотворение наружное. Размножение в июне—июле. Диаметр зрелых яиц в гонадах 150 мкм [2]. Кладка неизвестна. Возможно, есть пелагическая личинка [3]. Зародышевая раковина имеет длину 800 мкм. Соотношение полов 1:1 [1]. Продолжительность жизни около 10 лет [1].

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен во всех северных морях России, море Бофорта, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии, Ис-



Yoldia hyperborea

ландии, архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до арх. Лофотенские острова, в Тихом океане — до северо-западной части Японского моря [1].

Обитает на морском дне в основном в диапазоне глубин 10-100 м и более [4-8].

Экология. Эвритермный умеренно тепловодный, относительно эврибатный, стенотопный, предпочитающий илы вид [9]. Встречается в сублиторали на илистых грунтах. Может достигать плотности поселения около

30 экз./м² при биомассе до 3 г/м² [1]. Собирающий детритофаг. Зарывается передним концом раковины в грунт и собирает детрит с его поверхности, медленно передвигаясь с помощью мускулистой ноги, раздвоенной на проксимальном конце.

Относительно хорошо изучен в Баренцевом, Белом и Карском морях, данные по другим арктическим морям отрывочны.

Хозяйственного значения не имеет.

Угроз для численности не отмечено.

Природоохранный статус не определен.



Основное индикационное свойство — общее обилие. Метод сбора — дночерпательные съемки как минимум с тремя-пятью повторами на нескольких точках для количественного учета биомассы и плотности поселения. Контролируемый параметр — общее обилие.

Сведения о характере распределения на грунте отсутствуют, хотя можно ожидать, что оно агрегированное.

Многолетняя динамика обилия не изучена, однако весьма вероятно наличие его аутогенных квазициклических колебаний, характерных для многих бентосных организмов. Если эти два предположения верны, проведение разовых экспертных оценок может оказаться недостаточным. Для получения надежных данных необходимы ежегодные мониторинговые наблюдения в трех-пяти повторностях на нескольких точках [10].

Serripes groenlandicus

Greenland cockle

Систематическое положение

Тип	Mollusca
Класс	Bivalvia
Отряд	Cardiida
Семейство	Cardiidae LAMARCK, 1809
Род	<i>Serripes</i> GOULD, 1841
Вид	<i>Serripes groenlandicus</i> (MöHR, 1786)

Морфология. Раковина округлая, серая, коричневая, красноватая, равносторчатая, слабо неравносторонняя, сзади зияющая, неперламутровая длиной до 60 мм. Молодые экземпляры — молочно-белые с отчетливым красноватым зигзагообразным рисунком.

Пропорции раковины:

$J_1 = 0,865 \pm 0,00$; $J_2 = 0,617 \pm 0,003$, где J_1 — отношение высоты к длине; J_2 — отношение толщины к высоте [1].

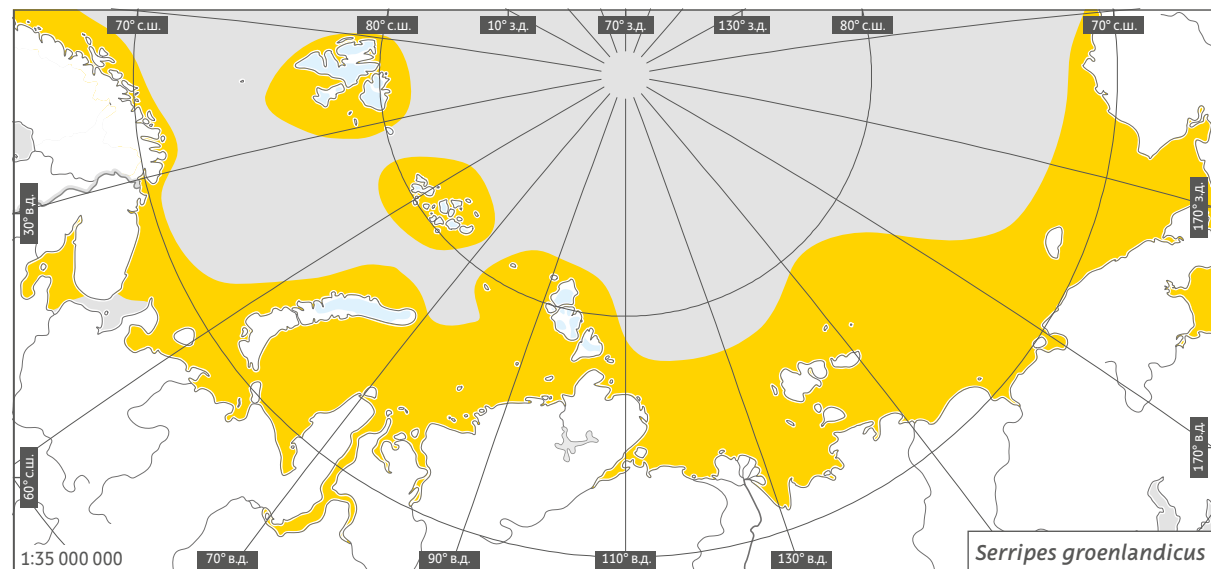
Макушки почти прямые, слегка смещены вперед. Периостракум тонкий, блестящий, на макушках часто стирается. Поверхность створок покрыта тонкими радиальными лучиками, которые в области заднего конца раковины принимают вид исчерченности.

Лунка и щиток не ограничены. Лигамент наружный.

Замочный край изогнут. Каждая створка несет по одному кардинальному зубу. На правой створке имеются передний и задний латеральные зубы, на левой — только передний.

Мантийная линия без синуса.

Отпечаток переднего мускула-замыкателя вытянут вертикально и заходит на ventральную поверхность латеральных зубов. Его



● область распространения

задний край неровный. Отпечаток заднего аддуктора округлый, след прикрепления заднего ретрактора ноги связан с ним тонкой линией. От макушек к задним краям передних аддукторов идут цепочки отпечатков небольших pedalных мускулов. Самый крупный из них (след прикрепления элеватора ноги) бобовидный, расположен в наиболее высокой части раковины. [1].

Размножение. Раздельнополая форма. Оплодотворение наружное. Протерандрический гермафродит [2]. Диаметр зрелых яиц

около 140 мкм [3]. Пелагические личинки встречаются в планктоне в конце июня [4]. Продолжительность жизни может достигать 20 лет [1].

Распространение. Встречен во всех северных морях России, у берегов Канадского Арктического архипелага, Гренландии и Исландии. В Атлантическом океане расселяется на юг до п-ова Кейп-Код, в Тихом океане — до заливов Посыета и Пьюджет-саунд.

Экология. Предпочитает песчаные и илисто-песчаные грунты. Фильтрующий сестонофаг.



Serripes groenlandicus

Стенотермный, умеренно тепловодный, относительно стенобатный, относительно эвритопный, предпочитающий илистые и песчаные грунты вид [5]. Отмечен на глубинах от 2 до 250 м. Может достигать плотности поселения 20 экз./м² и биомассы до 30 г/м² и более. Обычно глубоко зарывается в грунт, но может передвигаться и по его поверхности, энергично отгалкиваясь мускулистой ногой [1, 6–8].

Хозяйственного значения не имеет.

Угроз для численности не отмечено.

Природоохранный статус не определен. **Основное индикационное свойство** — общее обилие. Метод сбора — дночерпательные съемки для количественного учета биомассы и плотности поселения. Контролируемый параметр — общее обилие.

Сведения о характере распределения на грунте отсутствуют, хотя можно ожидать, что оно агрегированное.

Многолетняя динамика обилия не изучена, однако весьма вероятно наличие его



аутогенных квазициклических колебаний, характерных для многих бентосных организмов.

Если эти два предположения верны, проведение разовых экспертных оценок может оказаться недостаточным. Для получения надежных данных необходимы ежегодные мониторинговые наблюдения в трех-пяти повторностях на нескольких точках [9].

Nuculana pernula

Arctic nut clam

Систематическое положение

Тип	Mollusca
Класс	Bivalvia
Отряд	Nuculanida
Семейство	Nuculanidae H. ADAMS & A. ADAMS, 1858 (1854)
Род	<i>Nuculana</i> LINK, 1807
Вид	<i>Nuculana pernula</i> (O.F. MÜLLER, 1779)

В прежних работах некоторые популяции этого моллюска считались самостоятельными видами *N. buccata*, *N. lamellosa*, и *N. radiata* и др. [1]. В настоящее время сведены в синоним с *N. pernula*.

Морфология. Раковина вытянутая, оливковая, равностворчатая, неравносторонняя, длиной до 30 мм. Перламутровый слой отсутствует. Передний конец округлый, задний оттянут в обрубленный рострум.

Пропорции раковины:

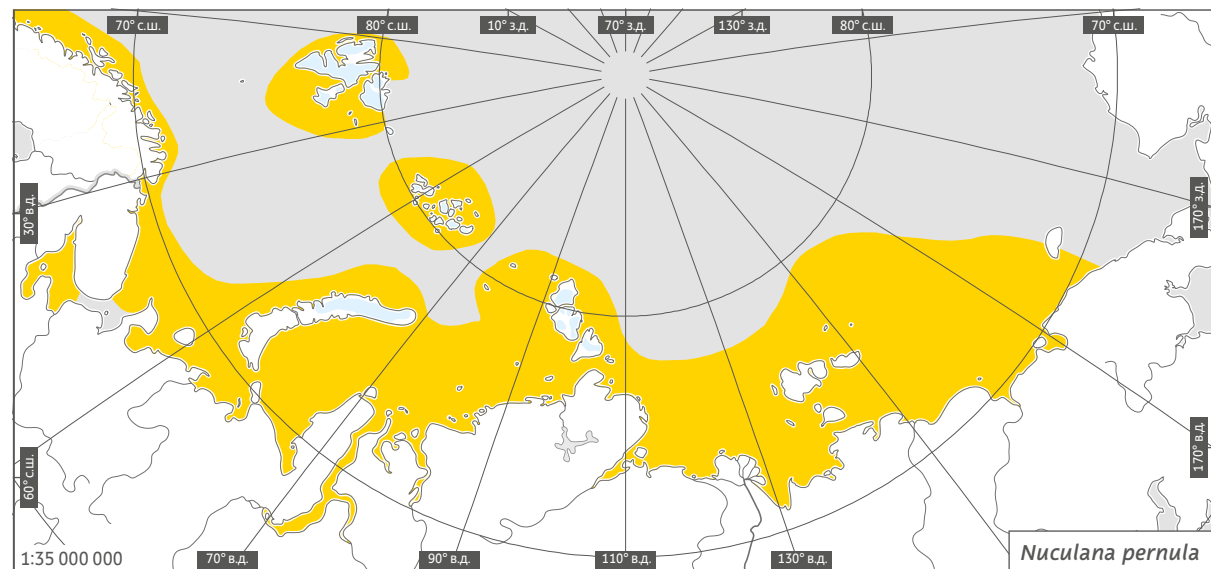
$J_1 = 0,478 \pm 0,002$; $J_2 = 0,549 \pm 0,001$, где J_1 — отношение высоты к длине; J_2 — отношение толщины к высоте [2].

Уравнения линейной регрессии и зависимости трех измерений раковины друг от друга: $L = -0,70 + 2,34h$; $h = 0,73 + 1,59b$, где L — длина; h — высота; b — толщина [1].

Макушки прямые, смещены вперед.

Периостракум матовый, поверхность створок довольно равномерно покрыта тонкими концентрическими ребрышками.

Лунка не ограничена. От макушек к верхнему и нижнему углам рострума идут радиальные лучи, верхние из которых ограничивают большой щиток. Лигамент внутренний,



● область распространения

хондрофор отсутствует. Резилифер треугольный, сильно скошен назад.

Замок нукулоидный. Задний ряд шеврообразных зубов больше переднего в соотношении $0,894 \pm 0,007$ [2].

Мантийная линия с синусом, имеются сифоны. От места соединения мантийной линии с отпечатком переднего аддуктора отходит линия, составленная из отпечатков мышц, ограничивающих гонаду, плавной дугой поднимается по направлению к макушке, а затем резко загибается назад и оканчивается

в первой четверти задней ветви замочной площадки.

Отпечатки мускулов-замыкателей округлые. Над передним из них на внутренней стороне замка имеются слабо заметные следы прикрепления педальных мускулов.

На внутренней стороне рострума имеется валик, разделяющий сифоны, который выходит за пределы рострума и тянется по крайней мере до отпечатка заднего аддуктора.

Размножение. Раздельнополая форма. Оплодотворение наружное. Размножение не



Niculana pernula

изучено, наличие планктонной личинки сомнительно [2]. Половой зрелости достигает при длине раковины 16–17 мм. Период размножения растянут. Особи с пустыми гонадами встречаются с июня по октябрь [3]. Кладка неизвестна. Диаметр зрелых яиц в гонадах — 160 мкм [3]. Длина зародышевой раковины 650 мкм [4]. Соотношение полов 1:1. Продолжительность жизни порядка 10 лет [2].

Распространение. Широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид. Встречен в Баренцевом, Белом, Карском, Восточно-Сибирском морях, море Лаптевых, у берегов Гренландии, архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа. В Атлантическом океане расселяется на юг до Бискай-

ского залива и п-ова Кейп-Код, в Тихом океане обнаружен во всех дальневосточных морях.

Экология. Обитает на морском дне в основном на глубине 10–300 м и более [1, 2, 4–7].

Стенотермный умеренно холодноводный, относительно эврибатный, стенотопный, предпочтительный или вид [8]. Может достигать плотности поселения 20 экз./м² и биомассы 3 г/м² [2]. Собирающий детритофаг. Передним концом раковины зарывается в грунт и собирает с его поверхности детрит, медленно передвигаясь с помощью мускулистой ноги, раздвоенной на проксимальном конце [2].

Относительно хорошо изучен в Баренцевом, Белом и Карском морях, данные по другим арктическим морям отрывочны.



Хозяйственного значения не имеет.

Угроз для численности не отмечено.

Природоохранный статус не определен.

Основное индикационное свойство — общее обилие. Метод сбора — дночерпательные съемки как минимум трех-пяти повторений на нескольких точках для количественного учета биомассы и плотности поселения. Контролируемый параметр — общее обилие.

Сведения о характере распределения на грунте отсутствуют, хотя можно ожидать, что оно агрегированное.

Многолетняя динамика обилия не изучена, однако весьма вероятно наличие его аутогенных квазициклических колебаний, характерных для многих бентосных организмов.

Если эти два предположения верны, проведение разовых экспертных оценок может оказаться недостаточным. Для получения надежных данных необходимы ежегодные мониторинговые наблюдения в трех-пяти повторностях на нескольких точках [9].

Calanus spp.

3.9.

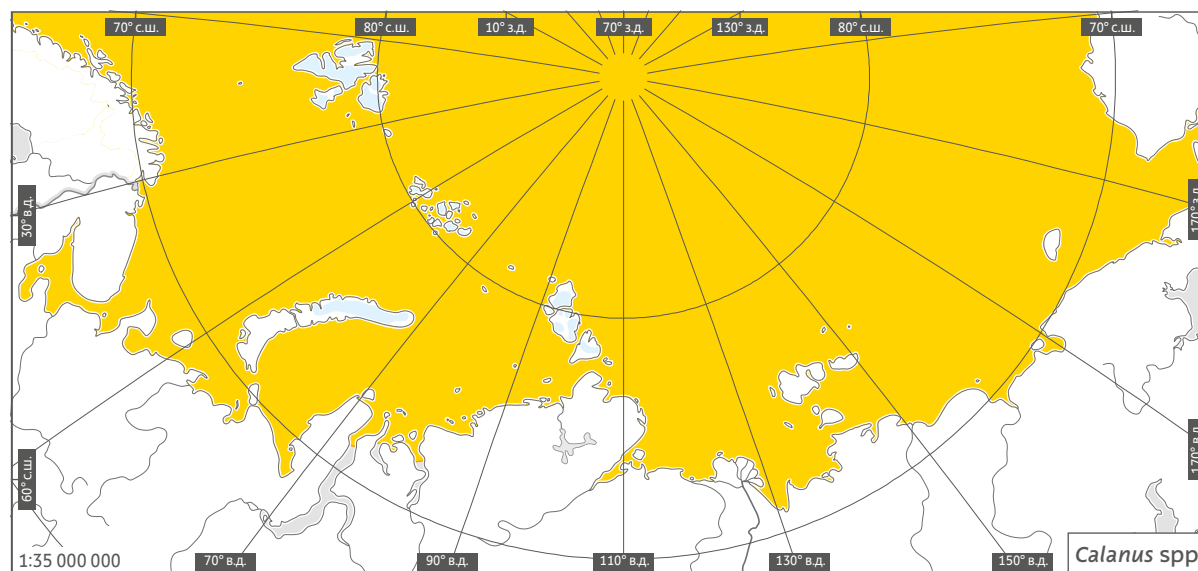
Систематическое положение

Тип	Arthropoda
Класс	Hexanauplia
Отряд	Calanoida
Семейство	Calanidae DANA, 1849
Род	<i>Calanus</i> LEACH, 1816
Вид	<i>Calanus</i> spp.

Calanus — родовое название крупных планктонных веслоногих рачков (копепод), обычных и массовых в арктических водах.

Морфология. Тело имеет удлинено-овальную форму и состоит из головогруди (цефалоторакса) и хвостовой части (абдомена). Цефалоторакс длиннее абдомена. В Арктическом регионе встречается три вида калянусов, размеры которых во взрослом состоянии колеблются от 2,3 до 10 мм. *Calanus* — наименее специализированный род в семействе Calanidae с очень слабой половой дифференциацией.

Пятая пара ног калянусов сохраняет плавательный тип. Первые антенны почти всегда длиннее тела. Тело калянусов бесцветное, прозрачное, со значительными включениями жира в виде вытянутой овальной опалесцирующей жировой капли, располагающейся вдоль оси цефалоторакса и нередко занимающей почти весь его объем. У взрослых самок на отдельных участках тела (антеннах, генитальном сегменте — первом сегменте абдомена, в основании плавательных ног и вдоль кишечника) присутствует красный пигмент.



● область распространения

Встречающиеся в Арктическом регионе виды *Calanus* морфологически очень близки, и по внешним признакам различать их сложно, поэтому в качестве критерия для их разделения нередко используют размер (длину) их цефалоторакса [1]. Несмотря на широкое использование размерного критерия, он недостаточно надежен и должен использоваться с осторожностью, так как в районах совместной встречаемости размеры разных видов существенно перекрываются [2]. Морфологические различия между тремя перечислен-

ными видами для взрослых рачков описаны в работе [3], однако и они не всегда помогают безошибочно их различать [2]. На сегодняшний день наиболее надежные результаты дает использование молекулярно-генетических методов [2], но их внедрение пока ограничено в силу трудоемкости и дороговизны. Для решения отдельных задач, в том числе задач экологического мониторинга, сравнение размеров остается единственным реально используемым методом различения атлантического *C. finmarchicus* и арктического *C. glacialis* [4].



Calanus finmarchicus, копеподиты

Распространение. Самый крупный из трех видов — это океанический вид *C. hyperboreus*. Общая длина тела его взрослых самок достигает 7–10 мм, а самцов 5–7 мм. Он предпочитает районы с глубинами, превышающими 500–1000 м, и распространен в северной части Атлантического океана, в Гренландском море, Центральном Арктическом бассейне. Встречается он и на внешнем шельфе всех арктических морей в районах с глубинами свыше 100 м [5–8].

Второй массовый арктический представитель рода — *Calanus glacialis* — считается неритическим видом, предпочитающим шельфовые районы с глубинами свыше 50 м и область континентального склона Арктического бассейна. *C. glacialis* обитает во всех краевых морях Северного Ледовитого океана и в его центральной части. В открытом океане численность *C. glacialis* обычно ниже, чем у кромки шельфа и над континентальным склоном [1, 8]. *C. glacialis* встречается также

в северной части Атлантического и Тихого океанов [5, 9]. Южная граница его распространения определяется проникновением на юг арктических вод. В Атлантическом океане она проходит южнее о. Ньюфаундленд, в Тихом — по северной части Охотского моря [9]. Примечательным фактом является присутствие популяции *C. glacialis* в субарктическом Белом море. Заселение этого водоема обычно связывают с геологической историей Белого моря. Считается, что проникнуть сюда *C. glacialis* позволило имевшееся в прошлом широкое соединение моря с Северным Ледовитым океаном [3].

Еще один представитель *Calanus* spp. в морях Арктического региона — это бореальный вид *Calanus finmarchicus*, один из самых массовых планктонных видов северной части Атлантического океана. На части акватории Северного Ледовитого океана он также может достигать высокой численности, однако его распространение ограничено Евразийской половиной Арктики. Он массово встречается в Баренцевом и Карском морях, в море Лаптевых, а также на восточной периферии котловин Нансена и Амундсена. В Американо-Арктическом бассейне Арктики этот вид обнаружен только в бассейне Макарова в непосредственной близости от хребта Ломоносова. На всей остальной акватории Американо-Арктического бассейна он отсутствует. Некоторые указания на находки этого вида в Канадской котловине [10] пока не получили надежного подтверждения.

Разножение и жизненный цикл. Жизненные циклы рассматриваемых видов *Calanus* включают активный период, в течение которого рачки интенсивно растут, линяют, достигают половой зрелости и размножаются, и неактивный, когда линьки прекращаются и развитие приостанавливается (рачки впадают в диапаузу). Этот период совпадает с периодом отсутствия в море первичной



Calanus glacialis, самки

продукции. Жизненные стратегии всех трех видов — *C. glacialis*, *C. finmarchicus* и *C. hyperboreus* — базируются на способности рачков

запасать резервные липиды в период обилия пищи [11–15]. Однако их репродуктивные стратегии различаются: самки *C. hyperboreus*

могут формировать яйца за счет резервных липидов и начинать нерест на глубинах еще зимой, невзирая на отсутствие растительной пищи [14–16]. Не питаясь, одна самка может отложить до 450 яиц, однако если пища доступна, совокупная продукция может достигать 2000 яиц. Яйца *C. hyperboreus* обладают запасами восковых эфиров, достаточными для того, чтобы первые стадии развития могли расти не питаясь [5]. У *C. glacialis* репродуктивная стратегия сочетает возможность непродолжительного нереста в отсутствие растительной пищи с необходимостью потребления фитопланктона для поддержания продолжительной устойчивой продукции яиц [1, 8, 17, 18]. В отличие от двух перечисленных видов размножение *C. finmarchicus* зависит от наличия фитопланктона [19]. Его нерест начинается только после откорма самок фитопланктоном, прекращается при голодании и возобновляется при появлении растительной пищи [13].

Миграции. Все холодноводные представители рода *Calanus* совершают регулярные сезонные миграции. Их популяции поднимаются к поверхности на период вегетации и опускаются на глубины для перезимовки после его окончания [1, 5, 8, 14, 20, 21]. Протяженность сезонных миграций наиболее велика у *C. hyperboreus* и *C. finmarchicus*, у которых она может составлять более 1000 м [1, 8, 20, 21]. У *C. glacialis* протяженность сезонных миграций существенно меньше и не превышает 200–300 м. Для всех трех видов характерны и онтогенетические миграции: их молодь концентрируется и развивается в поверхностных слоях, по мере развития опускаясь на все большие глубины [1, 8, 11, 22]. Суточные вертикальные миграции также характерны для представителей рода. Суточные миграции *C. glacialis* лучше всего исследованы в Белом море [11]. В полярный день и полярную ночь интенсивность мигра-



Calanus hyperboreus, самки

ций невелика или они вообще отсутствуют. В период смены дня и ночи активнее всех возрастов мигрируют копеподиты IV стадии.

Экология. Все представители рода *Calanus* проводят свою жизнь в пелагиали и встречаются в планктоне круглогодично.

Два арктических вида (*C. hyperboreus* и *C. glacialis*) предпочитают низкие температуры, диапазон оптимальных температур для них составляет $-1,6...+5$ °C [1, 8]. Все три вида являются планктонными фильтраторами. Их излюбленной пищей считается фитопланктон, ледовые водоросли, микропланктон. Благодаря своей массовости калянусы в арктической пелагической пищевой цепи служат основным передаточным звеном между первичными продуцентами и представителями более высоких трофических уровней.

Будучи массовыми представителями планктона, виды рода *Calanus* играют важную роль в питании планктоядных рыб, в частности сельди, личинок трески, а также морских птиц и китообразных. Наблюдающееся потепление в Арктике и деградация арктического ледового покрова в будущем могут привести к изменению существующих соотношений между тремя видами калянуса и усилению доминирования атлантического, наиболее мелкого вида *C. finmarchicus*. Изменение размерного спектра рачков может сказаться на доступности пищевых ресурсов для представителей высших трофических уровней и привести к непредсказуемым изменениям в структуре арктических планктонных сообществ.

Индикационные свойства. При использовании представителей рода *Calanus* в качестве видов-индикаторов необходимо проводить мониторинг размерного состава их популяций и обилия каждого из трех видов (численности и биомассы). Для сбора рачков следует использовать стандартные планктонные сети с ячейей 150–180 мкм. Необходимы контроль за присутствием рачков в акватории, изменениями возрастной структуры популяций и выявление нетипичных для конкретного сезона или конкретной акватории показателей.

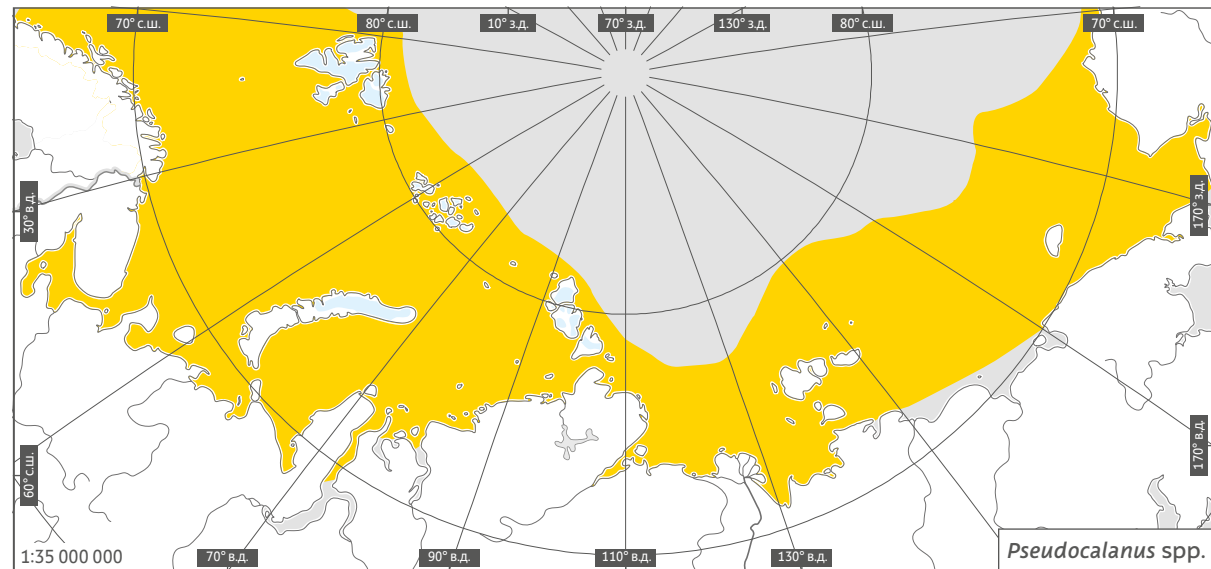
Pseudocalanus spp.

Систематическое положение

Тип	Arthropoda
Класс	Hexanauplia
Отряд	Calanoida
Семейство	Clausocalanidae GIESBRECHT, 1893
Род	<i>Pseudocalanus</i> БОЕСК, 1872
Вид	<i>Pseudocalanus</i> spp.

Морфология. Некрупные копеподы. Размеры самок составляют 1,0–2,0 мм, самцы псевдокалянуса всегда несколько мельче самок. Тело рачков удлинено-овальное, состоит из головогруди (цефалоторакса) и хвостовой части (абдомена). Пятая пара ног у самки отсутствует, но у некоторых особей присутствует ее рудименты. У самца всегда присутствует асимметричная пятая пара ног [1]. Тело рачков бесцветное или беловатое, с незначительным количеством красноватого пигмента на отдельных участках тела и щетинках взрослых особей.

Из арктических вод известно семь видов рода *Pseudocalanus*. Большинство из них морфологически очень схожи, но можно выделить наиболее крупный вид *Pseudocalanus minutus* (размеры самок составляют 2,1–2,4 мм). Он встречается исключительно на опресненных акваториях и легко отличим от остальных видов по более крупным размерам. Наиболее детально и аргументированно морфологические различия между видами внутри рода для взрослых рачков проанализированы и описаны Фростом [1]. Основные различия между массовыми и совместно встречающи-



● область распространения

мися в арктических морях видами *P. minutus*, *P. acuspes* и *P. newmani* сводятся к форме тела и головы и наличию шипов на вентральной стороне сегментов цефалоторакса взрослых особей [1]. Надежное видовое определение неполовозрелых особей (копеподитных стадий) псевдокалянуса по морфологическим признакам затруднено.

Распространение. Все представители рода псевдокалянус являются неритическими (шельфовыми) видами. Виды *P. minutus*, *P. acuspes* и *P. newmani* широко распростра-

нены во всех арктических морях — Белом, Баренцевом, Карском, море Лаптевых, Восточно-Сибирском, Чукотском, Беринговом, море Бофорта [2–10]. Они обитают на всех глубинах, но могут отсутствовать в наиболее распресненном поверхностном слое эстуарных районов. Во многих шельфовых районах представители рода *Pseudocalanus* доминируют над другими видами зоопланктона по численности. *Pseudocalanus* приурочен к прибрежным областям моря, а у края шельфовой зоны и над континентальным склоном Арктики его



Pseudocalanus spp., взрослая самка с яйцевым мешком

численность резко сокращается. В океанических районах Арктики род *Pseudocalanus* встречается единично только на периферии Арктического бассейна. Найденные в океанических районах особи являются характерными индикаторами выноса шельфовых вод за пределы шельфовой зоны [11].

Размножение и жизненный цикл. Жизненный цикл представителей рода *Pseudocalanus* в арктических водах составляет год, но часть особей, по-видимому, может достигать половой зрелости в течение вегетационного сезона и за более короткий срок — 4–4,5 месяца. Среди взрослых рачков во все сезоны преобладают самки.

Жизненный цикл *Pseudocalanus* spp. включает активный период, в течение которого рачки интенсивно растут, линяют, достигают зрелости и размножаются, и неактивный, когда линьки прекращаются и развитие приостанавливается (рачки впадают в диапаузу). Этот период совпадает с наиболее холодным периодом (в Белом море ноябрь — февраль [2]).

Миграции. Несмотря на небольшой размер, представители рода совершают регулярные сезонные миграции, держась ближе к поверхности в период вегетации и на глубинах

зимой [12]. Совершают они и онтогенетические миграции, концентрируясь в поверхностных слоях на ранних стадиях развития и опускаясь в более глубокие слои по мере увеличения возраста [2, 13]. Во все сезоны рачки совершают суточные миграции, которые особенно интенсивны во второй половине лета, когда в акватории арктических морей наблюдается чередование темного и светлого времени суток [2].

Экология. Псевдокалянус является голопланктонным животным, обитающим в толще воды в течение всего жизненного цикла и встречающимся в планктоне круглый год. Наибольшей численности популяция псевдокалянуса достигает весной. В Белом море весной его численность может достигать до 42 тыс. экз./м³ [2] и до 10–15 тыс. экз./м³ в мелководных районах моря Лаптевых и вокруг арх. Новосибирские острова [6].

Аркто-бореальные виды рода — *P. minutus* и *P. acuspes* — предпочитают низкие температуры и районы с полной соленостью. Диапазон оптимальных температур для них составляет –0,6...+10,2 °C [14]. Их массовое размножение начинается ранней весной подо льдом (в Белом море в марте) и длится более полугода [2]. Самки откладывают яйца в непарный яйцевой мешок, который они носят прикрепленным к абдомену до момента вылупления личинок науплиев. Одна самка способна последовательно отложить 6–10 кладок. Средний размер кладки составляет 10–20 яиц, максимальный — 60–100 яиц [4, 15, 16]. Яйценосные самки присутствуют в планктоне до начала ледостава. Период наиболее интенсивного размножения приходится на время пика первичной продукции [15]. В качестве пищи *Pseudocalanus* spp. предпочитают фитопланктон и ледовые водоросли, но могут питаться и микропланктоном. Таким образом, по составу пищи рачков следует отнести к всеядным оппортунистам.

В арктических водах особенности горизонтального и вертикального распределения *Pseudocalanus* spp. изучены в Белом море [2], море Лаптевых [5, 6], Чукотском море [10]. Сезонные, онтогенетические и суточные миграции наиболее хорошо описаны для Белого моря [2, 13], связь горизонтального распределения видов рода с распределением водных масс лучше всего проанализирована в Чукотском море [10].

Будучи массовым представителем зоопланктона, род *Pseudocalanus* играет важную роль в питании планктоядных рыб, в частности сельди.

Индикационные свойства. В прибрежье арктических морей изменение численности *Pseudocalanus* spp. может служить индикатором происходящих в сообществах изменений, однако в настоящее время неизвестно о каких-либо угрозах для численности представителей этого рода в арктических водах.

При использовании *Pseudocalanus* в качестве планктонного вида-индикатора необходимо проводить мониторинг его обилия (численности и биомассы). Для сбора рачков предпочтительно использовать планктонные сети с размерами ячеек 60–100 мк или пластиковые батометры объемом более 5 л. Необходим контроль за присутствием или отсутствием вида в акватории, изменениями его обилия во времени и пространстве для выявления нетипичных для данного сезона или данной акватории показателей.

Microcalanus pygmaeus

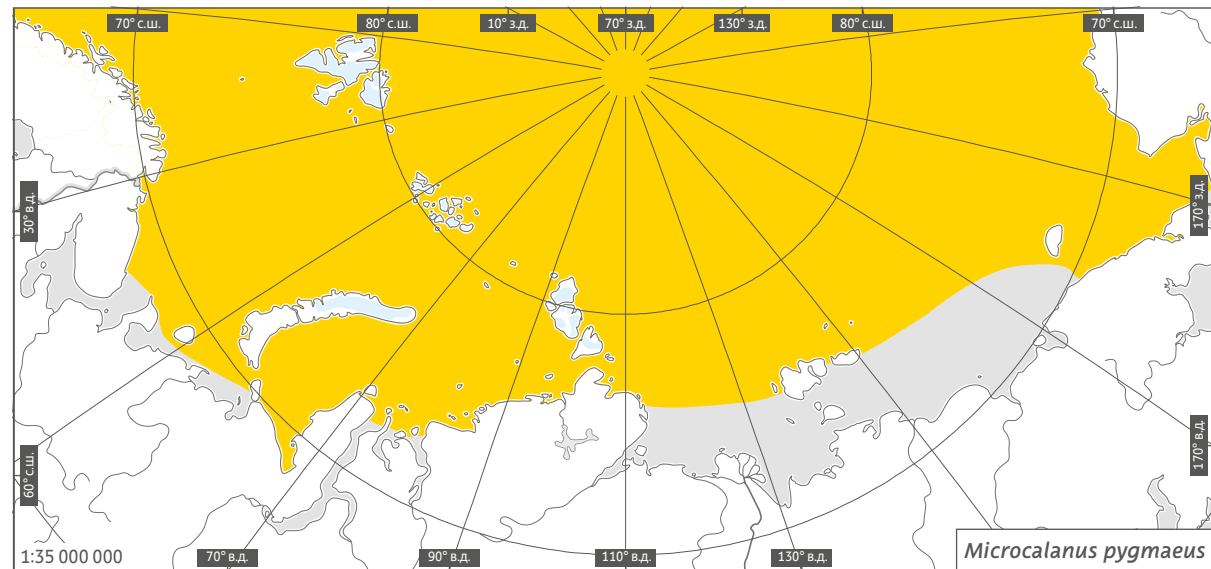
Систематическое положение

Тип	Arthropoda
Класс	Hexanauplia
Отряд	Calanoida
Семейство	Clausocalanidae GIESBRECHT, 1893
Род	<i>Microcalanus</i> Sars G.O., 1900
Вид	<i>Microcalanus pygmaeus</i> (Sars G.O., 1903)

Морфология. Мелкие копеподы, размеры взрослых самок составляют 0,7–0,88 мм, самцов — 0,8 мм. Тело коренастое, состоит из головогруди (цефалоторакса) и хвостовой части (абдомена). Голова слита с первым сегментом груди. Абдомен у самки короткий, у самца немного длиннее. Пятая пара ног у самки отсутствует, у самца — асимметричная, односторонняя. Тело бесцветное, прозрачное, сквозь покровы тела созревающей самки могут быть видны развивающиеся внутри нее ооциты [1].

В арктических водах известно два представителя рода — *M. pygmaeus* и *M. pusillus*, однако при рутинной обработке планктонных проб их обычно не различают, относя всех особей к первому виду.

Распространение. *Microcalanus* — холодноводный планктонный рачок, наиболее многочисленный в океанических районах Арктики, но встречающийся также и в относительно глубоководных шельфовых акваториях. Он предпочитает низкие температуры и районы с полной соленостью. На прогреваемые мелководья микрокалянус может заноситься течениями из прилежащих более глубоких районов,



● область распространения

однако в мелководных районах он обычно отсутствует или очень малочислен и не встречается в поверхностном слое (0–50 м). В водах открытого океана максимальной численности рачок достигает на глубинах до 100 м, встречаясь и до 1000 м [2]. Микрокалянус встречается в планктоне круглый год.

Размножение и жизненный цикл. Размножение *Microcalanus* в районах массового обитания, например, в Центральном Арктическом бассейне, начинается уже в марте до вскрытия ледового покрова. Самки выметывают

яйца непосредственно в воду. Ранняя молодь встречается с мая по октябрь, пик численности молоди приходится на середину июля и совпадает с пиком цветения фитопланктона. Самки *Microcalanus* с развивающимися в теле яйцами присутствуют в планктоне до начала ледостава. Таким образом, размножение растянуто и длится более полугода, хотя период наиболее интенсивного вымета яиц приходится на период пика первичной продукции [2, 3]. Продолжительность развития одной генерации в арктических водах неизвестна, но, судя

3.9. Ракообразные

по динамике возрастного состава, составляет около года [1–3]. Среди взрослых рачков во все сезоны года преобладают самки.

Миграции. Для *Microcalanus rugtaeus* характерны регулярные сезонные миграции. В период вегетации его популяция концентрируется наиболее близко к поверхности, а с его окончанием она погружается в более глубокие слои [2, 3]. Разные возрастные стадии предпочитают разные глубины: молодь обычно концентрируется ближе к поверхности, тогда как взрослые рачки предпочитают большие глубины. Таким образом, для вида характерны и онтогенетические миграции.

Экология. Пищевой рацион *M. rugtaeus* доподлинно неизвестен. Предполагается, что животные потребляют мелкий фитопланктон и гетеротрофный микропланктон. В теле рачков часто можно наблюдать жировую каплю, сообразную размерам животных, что предполагает возможность накопления ими резервных липидов. Сведения о наличии или отсутствии в цикле рачков диапаузы в литературе отсутствуют, и адаптации *M. rugtaeus* к переживанию арктической зимы не исследованы [2].

Особенности распределения *M. rugtaeus*, его сезонные и онтогенетические миграции, а также сезонная динамика возрастного состава наиболее хорошо изучены в Центральном Арктическом бассейне [2, 3]. Для большинства арктических морей данные по этому виду отсутствуют в связи с его малочисленностью в шельфовой зоне.

M. rugtaeus не используется в хозяйственной деятельности, но может служить пищей более крупным рачкам-копеподам, а последнее — пищей промысловых рыб. В прибрежье арктических морей численность микрокалануса низка и он не может служить индикатором происходящих в сообществах изменений. Для этой цели его лучше использовать на открытых морских акваториях с глубинами



Microcalanus rugtaeus, взрослая самка

100 м и более, соединяющихся с океаническими районами Арктики. В настоящее время неизвестно о каких-либо угрозах для численности популяции в арктических водах.

Индикационные свойства. При использовании *M. rugtaeus* в качестве вида-индикатора необходимо проводить мониторинг его обилия (численности и биомассы). Для сбора рачков

предпочтительно использовать планктонные сети с мелкой ячейей — 50–60 мкм или пластиковые батометры объемом более 5 л. Необходим контроль за присутствием или отсутствием вида в акватории, изменениями его общей численности/биомассы во времени и пространстве для выявления нетипичных для данного сезона или данной акватории показателей.

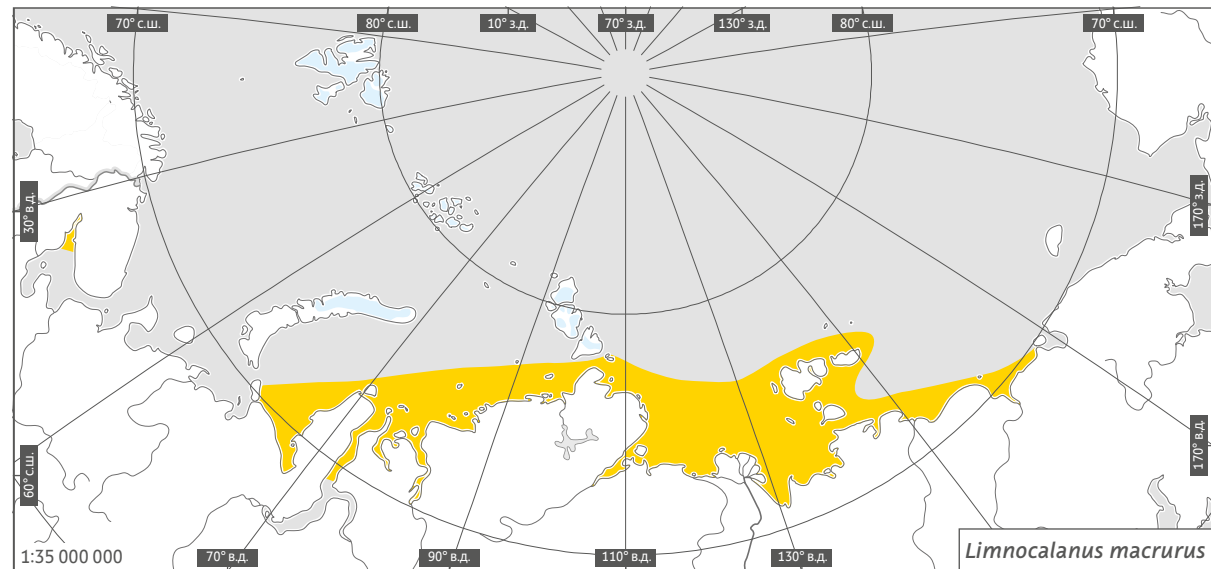
Limnocalanus macrurus

Систематическое положение

Тип	Arthropoda
Класс	Hexanauplia
Отряд	Calanoida
Семейство	Centropagidae GIESBRECHT, 1893
Род	<i>Limnocalanus</i> Sars G.O., 1863
Вид	<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars G.O., 1863

Лимнокалянус гримальди *Limnocalanus grimaldii* — устаревшее название. Современное название Лимнокалянус макрурус *Limnocalanus macrurus* Sars G.O., 1863.

Морфология. *Limnocalanus macrurus* — планктонный веслоногий рачок (Copepoda) среднего размера. Взрослые самки лимнокалянуса достигают в длину 2,8–3,4 мм, взрослые самцы несколько меньше — 2,5–2,9 мм. Тело рачка состоит из головогруды (цефалоторакса) и хвостовой части (абдомена), абдомен несколько короче цефалоторакса. Цефалоторакс рачка удлинённый овальный, его задние углы закругленные, без шипов. Абдомен самки трех-, а у самца — пятичленистый. Он заканчивается двумя каудальными ветвями, которые имеют почти такую же длину, как все членики абдомена. Антенны самок симметричные, они длиннее цефалоторакса и состоят из 25 члеников. У самцов членики правой антенны видоизменены примерно с середины ее длины [1]. В отличие от самцов многих каланоидных копепод у самцов этого вида нет видоизмененной пятой пары плавательных ножек, используемой самцами других калянид при спаривании.



● область распространения

Распространение. *L. macrurus* обитает во многих холодных и глубоких озерах Северного полушария и в то же время является обычным компонентом морских арктических шельфовых планктонных сообществ у побережья Канады, России и п-ова Аляска [2, 3]. В Арктике вид имеет циркумполярное распространение. В небольшом количестве он встречается в Белом море [4], многочислен во всех мелководных заливах моря Лаптевых и у арх. Новосибирские острова [5–7], найден вдоль восточных берегов Гренландии, у арх. Шпицберген,

в опресненных районах Карского моря [8–12] и в Восточно-Сибирском море [13]. Все эти районы характеризуются резкими сезонными колебаниями пресноводного стока и потому выраженными колебаниями солености [11]. В летний период воды с низкой соленостью распространяются в таких районах поверх морских вод с более высокой соленостью [12, 14], и области солоноватых вод существенно выходят за предел устьев рек и эстуариев. Распространение лимнокалянуса в арктических морях, судя по всему, тесно связано с зонами

смешения морских и речных вод. За пределами шельфовой зоны моря Лаптевых, Карского и Восточно-Сибирского морей его находят редко, и он полностью отсутствует в Баренцевом море и в Центральном Арктическом бассейне [5, 13, 15] — районах с полной океанической соленостью. Отдельные популяции лимнокалянуса найдены в Балтийском и Каспийском морях [16]. В то время как в Великих озерах (Great Lakes) его численность может достигать 600–4000 экз./м³, в Верхнем озере (Lake Superior) были обнаружены скопления с численностью до 100 000 экз./м³.

Размножение и жизненный цикл. Изучение жизненного цикла *Limnocalanus macrurus* в течение полного годового цикла в Арктическом регионе было проведено пока только в озере Мичиган (Великие озера), где было показано, что вид размножается зимой, с ноября по май. Предполагается, что таким образом развитие его новой подрастающей генерации происходит в период, когда наиболее высоко обилие его основной пищи — мелких ракообразных и фитопланктона [3]. Сходный жизненный цикл был описан у *L. macrurus* в высокоарктическом озере на севере Канады [17].

Миграции. О миграциях вида сведения в литературе отсутствуют.

Экология. *L. macrurus* — стенотермный холодноводный вид, обитатель распресненных районов. Его редко находят при температурах выше 14 °С и низких концентрациях кислорода. По этой причине его считают хорошим потенциальным индикатором эвтрофикации и загрязнения вод [2]. Первоначально *L. macrurus* был описан как реликтовый пресноводный вид [18], однако более поздние исследования показали, что существует морская форма, которая обладает очень высокой толерантностью к изменениям солености и может существовать при ее огромном разбросе. Например, в Карском море *L. macrurus* был обнаружен в естественных условиях при солености от

1,7 до 33,3 psu [11], а в экспериментальных условиях он выдерживал колебания солености от 0 до 40 psu [11].

Устойчивость *L. macrurus* к изменениям солености исследовали в экспериментальных и естественных условиях в Карском море [11]. На обширной обследованной акватории вид встречался на любых глубинах от поверхности до дна как в опресненных районах вблизи устьев рек, так и в районах с океанической соленостью. При анализе его пространственного распределения авторам не удалось установить четкой корреляции его распределения с какими бы то ни было факторами среды и в том числе с соленостью.

L. macrurus является всеядным видом-фильтратором, питающимся частицами размером 4–24 мкм. Существенную часть его пищи составляют диатомовые и золотистые водоросли, однако для него характерна и выраженная тенденция к хищничеству [3, 19]. Его излюбленными жертвами в пресных водах являются кладоцеры, другие копеподы и собственные науплии [2], а в морских — более мелкий солоноватоводный арктический рачок *Drepanopus bungei* [20].

Выживание и успешное размножение рачков в период неблагоприятных пищевых условий зимой возможны благодаря способности запасать липиды, которые осенью могут составлять до 67% сухого веса [3]. У рачков из озера Мичиган восковые эфиры составляли 57–80% всего липидного запаса, так же как и у обитающих в высоких широтах представителей рода *Calanus* [21]. На этом основании было высказано предположение о том, что *L. macrurus* использует ту же жизненную стратегию, что и арктические калянусы [3]. Результаты анализа состава жирных кислот в липидах рачков подтверждают, что вид использует и растительную пищу, занимая, таким образом, промежуточное положение между типично всеядными и растительноядными планктонными животными [11].

В ряде работ отмечено, что для обилия вида характерны резкие межгодовые колебания. Например, в одних и тех же районах Карского моря в разные годы в один и тот же сезон его численность отличалась существенно: в 1999 г. летом *L. macrurus* составлял в среднем 10% общей численности зоопланктона, тогда как в 1997 г. и 2000 г. его доля не превышала 0,5% численности [10].

Роль *L. macrurus* в питании планктоядных рыб высока, им питаются многие виды рыб как в озерах, так и в солоноватых водах [2]. В настоящее время неизвестно о каких-либо угрозах для численности его популяции в арктических водах, однако на фоне отмечающегося в последние годы увеличения пресноводного стока в Арктике нельзя исключить, что район обитания *L. macrurus* в будущем может расширяться.

Индикационные свойства. При использовании *L. macrurus* в качестве вида-индикатора необходимо проводить мониторинг его обилия (численности и биомассы) и возрастного состава его популяции. Для сбора рачков следует использовать стандартные планктонные сети с ячейкой размером 150–180 мкм или пластиковые батометры объемом более 5 л.

Необходимо осуществлять контроль за присутствием или отсутствием вида в акватории, изменениями его общей численности/биомассы, изменениями возрастной структуры популяции, выявляя нетипичные для данного сезона или данной акватории показатели. При этом следует иметь в виду, что его обилие может быть подвержено существенным межгодовым колебаниям.

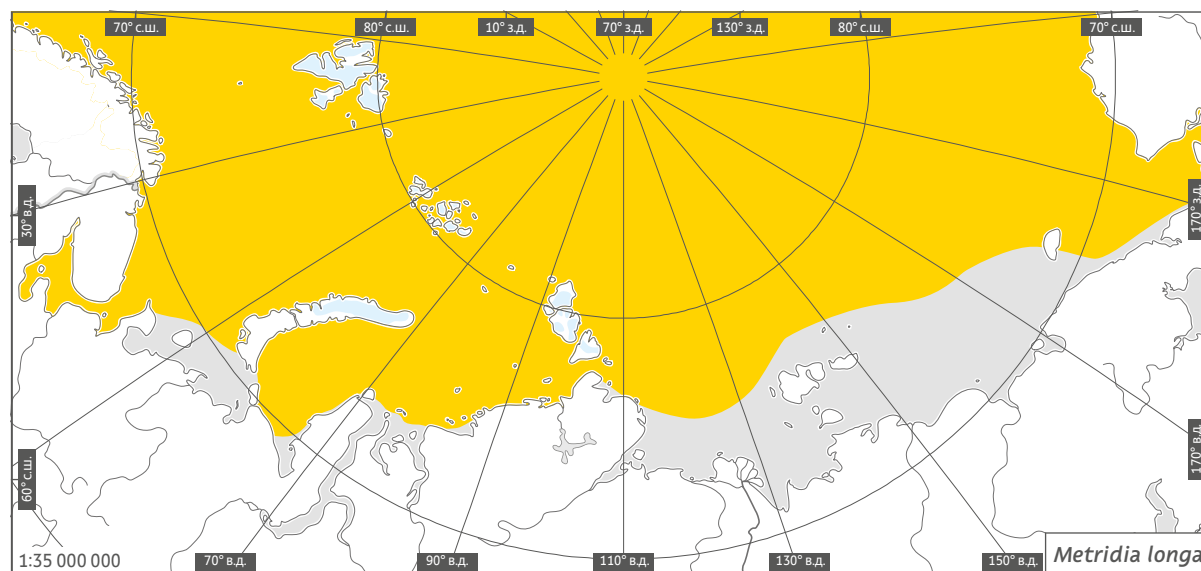
Metridia longa

Систематическое положение

Тип	Arthropoda
Класс	Hexanauplia
Отряд	Calanoida
Семейство	Metridinidae Sars G.O., 1902
Род	<i>Metridia</i> Воёск, 1865
Вид	<i>Metridia longa</i> (Lubbock, 1854)

Морфология. *Metridia longa* — относительно крупный планктонный веслоногий рачок (копепода), обычный вид в арктических водах. Взрослые самки метридии достигают в длину 4,1–4,5 мм, самцы несколько меньше — 3,5–3,7 мм. Тело рачка состоит из головогруды (цефалоторакса) и хвостовой части (абдомена), причем абдомен в 1,5 раза короче цефалоторакса. Антенны самок симметричные, состоят из 24 члеников, а у самцов одна из них (правая или левая) имеет видоизмененные крючковидные выросты на члениках примерно в середине своей длины [1]. Тело метридии длинное и узкое, бесцветное или беловатое, на голове виден яркий карминно-красный глаз. В зависимости от характера съеденной пищи кишечник рачка может иметь зеленоватую, сероватую или оранжевую окраску. Рачок способен к биолюминесценции: если его побеспокоить, он начинает светиться голубым светом.

Распространение. *Metridia longa* — холодноводный арктический вид, встречающийся в северной части Атлантического океана и практически повсеместно в Северном Ледовитом океане и его краевых морях [2].



● область распространения

В шельфовых районах Арктики с глубинами более 50 м *M. longa* встречается в толще воды круглогодично. В этих районах она является одним из доминирующих компонентов зоопланктона [3–7]. В глубоководных бассейнах Арктики *M. longa* встречается от поверхности до глубины 1000 м, однако за пределом континентального склона ее численность ниже, чем на арктическом шельфе.

Размножение и жизненный цикл. Массовое размножение *M. longa* начинается в конце летнего периода и может продол-

жаться до ноября, но единичные особи способны размножаться даже зимой [3, 8, 9]. Размножающиеся самки выметывают яйца непосредственно в воду. Продолжительный сезон размножения также говорит о том, что фитопланктон является не единственным источником энергии для этого вида и что успешное размножение может поддерживаться за счет иных пищевых ресурсов. Развитие особей от вымета яиц до достижения взрослого состояния занимает при типичных для арктических морей температурах около



Metridia longa, взрослая самка

года [3]. Считается, что в пределах своего ареала *M. longa* имеет однолетний жизненный цикл [2, 3].

Миграции. *Metridia longa* совершает регулярные сезонные и онтогенетические миграции, благодаря которым изменяется не только вертикальное, но и горизонтальное распределение ее популяции, если животные в ходе вертикальных перемещений попадают в разнонаправленные токи воды [3]. Помимо сезонных и онтогенетических, для *M. longa* характерны суточные вертикальные миграции. Они заключаются в подъеме части рачков в верхние слои воды в темное время суток и их опускании на глубины в период максимальной

освещенности у поверхности [2, 3, 8]. Суточные миграции *M. longa* особенно интенсивны во второй половине лета, когда в высокоширотных акваториях наблюдается чередование темного и светлого времени суток. Основными мигрирующими стадиями являются неполовозрелые IV–V копепоиды и взрослые самки вида [3].

В пределах ареала хорошо изучены особенности распределения *M. longa* в норвежских фьордах, арктических морях и Центральном Арктическом бассейне [3, 4, 6, 8, 10–12]. Ее сезонные, онтогенетические и суточные миграции также изучены в перечисленных районах [2, 3, 13, 14]. Жизненный цикл *M. longa* подробно описан на основании сезонных на-

блюдений в Белом море [3] и Бальсфьорде [8], а также неплохо исследован в Центральном Арктическом бассейне по материалам дрейфующих станций «Северный Полюс» [2, 15] и сезонных наблюдений с замороженных в лед ледоколов [14, 16]. Сведения о питании *M. longa* более ограничены [8, 17].

Будучи массовым представителем планктона, *M. longa* играет важную роль в питании планктоядных рыб, в частности сельди. В настоящее время неизвестно о каких-либо угрозах для численности популяции в арктических водах.

Экология. Вид предпочитает низкие температуры, его верхний физиологический предел 14 °С, а диапазон оптимальных температур составляет –0,6...+3,2 °С [18]. *M. longa* предпочитает районы с полной соленостью. Исследование состава пищи *M. longa* показало, что вид является эврифагом и может использовать в пищу как фито-, так и микропланктон [8, 17]. Фитопланктон существенно преобладает в рационе данного вида в период его обилия, однако с уменьшением количества фитопланктона рачок переходит на питание животными объектами, например, мелкими копеподами *Oithona similis*. Их потребление и приводит к появлению оранжевой окраски кишечника метридии, наблюдающейся нередко в осенний период.

Индикационные свойства. При использовании *M. longa* в качестве вида-индикатора необходимо проводить мониторинг возрастного состава популяции и обилия (численности и биомассы). Для сбора рачков следует использовать стандартные планктонные сети с ячейей размером 150–180 мкм или пластиковые батометры объемом более 5 л. Необходим контроль за присутствием или отсутствием *M. longa* в акватории, изменениями ее общей численности/биомассы, изменениями возрастной структуры популяции, выявляя нетипичные для данного сезона или данной акватории показатели.

Hyas araneus

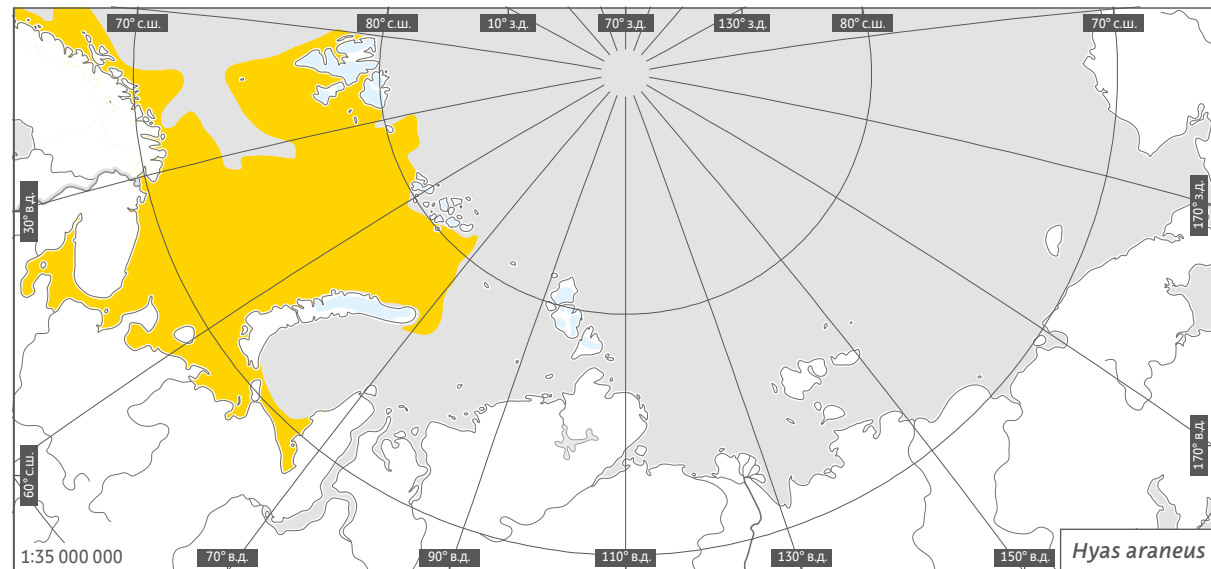
Toad crab, Great spider crab, Atlantic lyre crab

Систематическое положение

Тип	Arthropoda
Класс	Malacostraca
Отряд	Decapoda
Семейство	Oregoniidae GARTH, 1958
Род	<i>Hyas</i> LEACH, 1814
Вид	<i>Hyas araneus</i> (LINNAEUS, 1758)

Морфология. Небольшого размера, с грушевидной формой спинной части панциря (карапакса), до 8 см в ширину и 10 см в длину. Цвет крабов красновато-коричневый, со светлым, беловатым абдоменом. Дорсальная часть карапакса имеет небольшое количество бугров и может быть покрыта коркой беспозвоночных. На лобной области расположен ряд продольных парных бугорков и щетинок. Между глазами выдается раздвоенный рострум, который сходится и почти соединяется у кончиков [1].

Распространение. Крабы-пауки встречаются в североатлантических водах от п-ова Лабрадор до Род-Айленда, у берегов Гренландии и Исландии и достигает своего южного предела в прол. Ла-Манш. Встречается у побережья арх. Британские острова, но реже на юге и западе архипелага. Также встречается в водах Северного и Баренцева морей возле Норвегии, включая арх. Шпицберген, и в России. На большей части перечисленной территории и в восточной части Баренцева моря встречаются два вида крабов-пауков — *Hyas araneus* и *Hyas coarctatus*. Лишь *H. araneus* известен в Белом море и краевых западных районах Карского моря (север арх. Новая Земля и от Карских



● область распространения

ворот до п-ова Ямал). Недавно *H. araneus* был обнаружен в водах Антарктики, где он является непреднамеренным вселенцем [2].

Миграции. О миграциях вида сведения в литературе отсутствуют.

Экология. Взрослые особи *H. araneus* встречаются на твердых и песчаных субстратах, среди скал и водорослей на нижней литорали и сублиторали и до глубин около 400 м. Наиболее часто встречается на глубине 50–80 м. Молодь краба оседает и обитает на макрофитах.

H. araneus всеяден. В основном он является хищником/падальщиком [3, 4]. Есть предположение, что в зал. Святого Лаврентия *H. araneus* является основным потребителем молоди гребешков [5]. Очень высокое количество крабов было обнаружено в районах, сильно пострадавших от траления и других видов человеческой деятельности [6]. Однако некоторыми авторами было отмечено, что в его рацион входит большое количество морских водорослей [7]. По предварительным данным анализа содержимого желудков *Hyas* sp., со-



бренных в губе Териберская Баренцева моря, эти крабы питаются исключительно животной пищей и, в отличие от молоди камчатского краба, водоросли в составе их пищевого комка отсутствуют [3].

Hyas araneus является пищевым объектом для большого количества рыб, таких как атлантическая треска (*Gadus morhua*), мерланг (*Merlangius merlangus*), камбала (*Limanda limanda*), морской окунь (*Sebastes mentella*) и др. [8, 9]. Краба-паука едят другие хищные декаподы, так же как вселившиеся в Баренцево море камчатский краб (*Paralithodes camtschaticus*) и краб-стригун (*Chionoecetes opilio*), и он также был обнаружен в питании

белухи (*Delphinapterus leucas*) и моржа (*Odobenus rosmarus*) [10–13].

H. araneus является хозяином для взрослой формы паразитов *Sacculina inflata*.

Экология краба *H. araneus* очень мало изучена как в российских, так и во внешних водах. Не существует современных и очень мало исторических данных о количественном распределении краба. Большинство данных о находках этого вида существуют в общих бентосных работах и очень немногие из этих данных в открытом доступе. Однако существует довольно большое количество экспериментальных лабораторных работ по биологии личинок крабов-пауков.

Хозяйственное значение. Не является промысловым видом.

Угрозы численности. Из-за недостаточной изученности экологии *H. araneus* и разрозненности имеющихся данных трудно судить об угрозах численности и современном статусе популяции этого краба. Поэтому краб-паук не имеет официального природоохранного статуса. Однако на севере Баренцева моря и в Карском море (на периферии района распространения краба-паука) недавно вселился крупный хищный краб-стригун (*Chionoecetes opilio*), который представляет существенную угрозу для вида *H. araneus* [14].

Индикационные свойства. На данный момент однозначных контролируемых параметров крабов-пауков как биоиндикаторов нет. Однако дальнейшее изучение питания краба и приуроченность высоких популяций крабов к местам траления, возможно, позволят обнаружить индикационные тренды. На сегодняшний день наблюдение за численностью и размерным составом крабов-пауков в местах вселения чужеродных крабов-стригунов может помочь в оценке влияния нового вселенца на бентосные экосистемы.

Метод сбора и учета взрослых крабов возможен стандартным траловым сбором, а также при помощи видеонаблюдения встроенной системой стандартизированного учета (линейка, лазерные индикаторы размеров).

Ophiura sarsii

Brittle star

3.10.

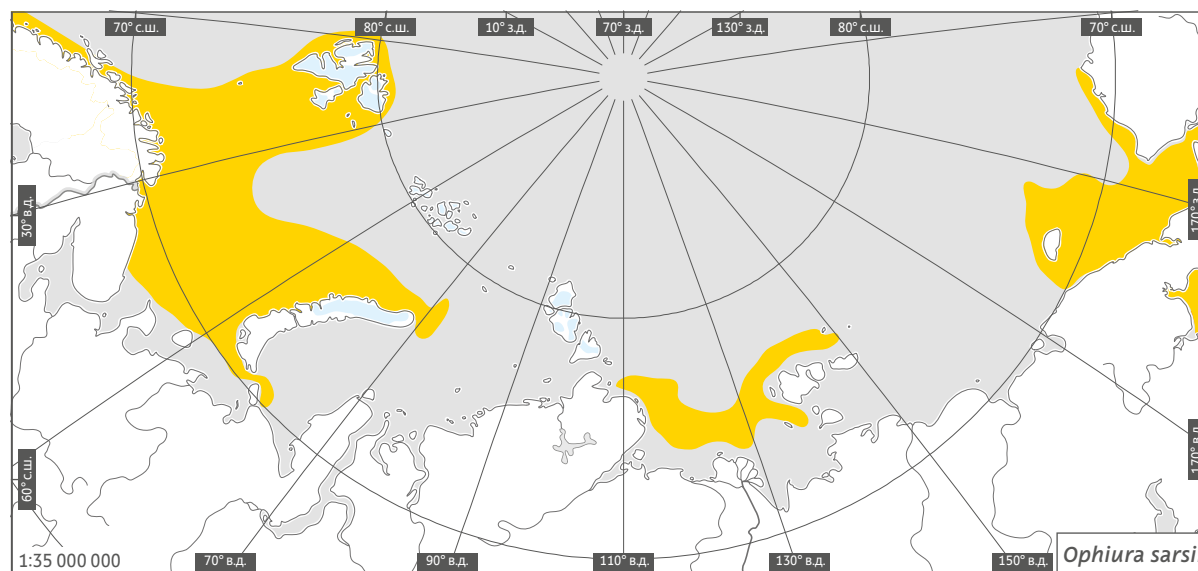
Систематическое положение

Тип	Echinodermata
Класс	Ophiuroidea
Отряд	Ophiurida
Семейство	Ophiuridae MÜLLER & TROSCHEL, 1840
Род	<i>Ophiura</i> LAMARCK, 1801
Вид	<i>Ophiura sarsii</i> LÜTKEN, 1855

Морфология. Крупный вид офиур, диаметр диска достигает 40 мм, размах лучей может составлять более 200 мм. Диск с боков закругленный, сверху плоский, покрыт отчетливо различимыми плоскими чешуйками разной величины, среди них выделяются вытянутые радиальные щитки. В месте прикрепления лучей со спинной стороны имеется глубокий дисковый вырез с многочисленными папиллами, расположенными двумя дугами по краю, таким образом, что между отдельными папиллами заметны небольшие промежутки (при этом на самих лучах таких папилл нет).

Лучи не ветвятся, изгибаются в силу строения позвонков преимущественно в горизонтальной плоскости. Членики лучей плоские (их ширина превосходит высоту), с каждой стороны имеются по три иглы, прижатые к поверхности луча, причем верхние более длинные (длиннее членика). Спинные и брюшные щитки хорошо развиты по всей длине луча, брюшные щитки без углублений или пор между собой.

На нижней стороне диска крупные ротовые щитки, расположенные в интеррадиусах между основанием лучей, одинаковой длины

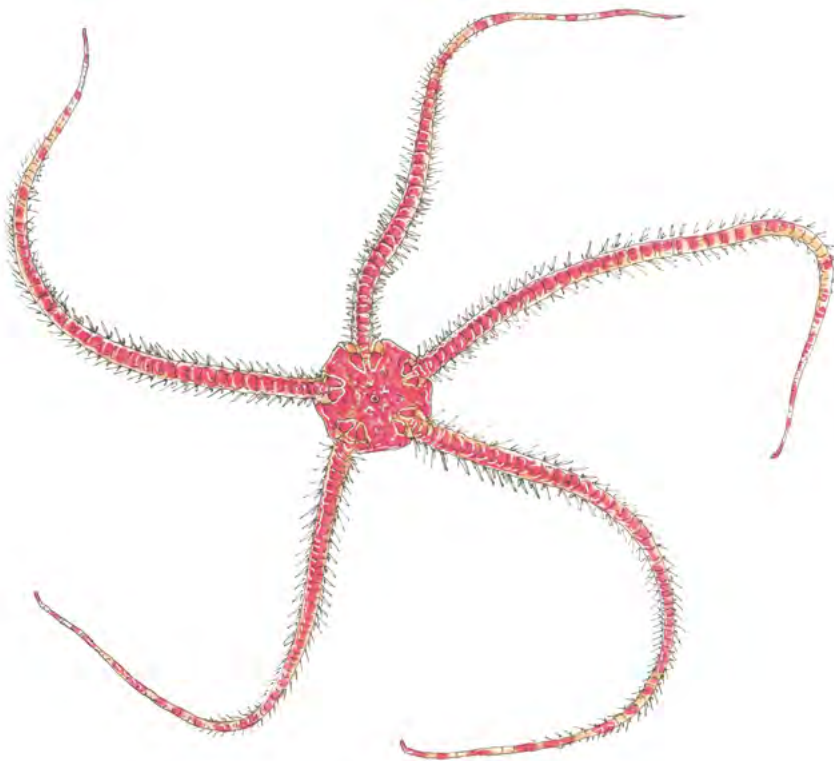


● область распространения

и ширины. Генитальные (бурсальные) щели по бокам от основания луча хорошо заметны. Амбулакральные чешуйки, прикрывающие пору амбулакральной ножки, широкие и уплотненные (до 4–5 штук вокруг каждой поры), 2-я по счету амбулакральная пора открывается в ротовую щель.

Цвет, обычно серо-зеленоватый, реже красноватый, иногда (в сибирских популяциях) розоватый или светло-сиреневый; диск часто в более темных пятнах или с пестрым рисунком [1–3].

Распространение. Широко распространенный вид, практически циркумполярный в арктических водах, за исключением Карского и Восточно-Сибирского морей, где встречается весьма ограниченно. Вне Арктики обитает в северных районах Атлантического океана (на юге до о. Гельголанд и Северо-Восточной части США) и Пацифики (примерно до 35° с. ш.). Встречается в большом диапазоне глубин, от нескольких метров до 3000 м, однако в российской части Арктики глубже 600 м (район желоба Святой Анны) встречен не был [2, 4–6].



Размножение и жизненный цикл. *Ophiura sarsii* — раздельнополые офиуры без выраженного полового диморфизма. Оплодотворение наружное, происходит в воде после выметывания половых продуктов в воду. Размножающуюся офиуру легко определить по характерной позе «на цыпочках» — животные приподнимаются на кончиках лучей, чтобы диск был как можно выше над грунтом. В такой позе происходит высвобождение половых продуктов через бурсальные щели. В Баренцевом море нерест происходит в мае — июле. После оплодотворения развивается планктонная личинка — офиоплутеус, который через несколько недель, превращаясь в молодую офиуру (диаметром около 0,4 мм), оседает на дно [3, 7–9].

Экология. Предпочитает илистые грунты с малым количеством твердого субстрата,

хотя в целом вид может быть встречен практически в любых местообитаниях в пределах своего ареала [5, 6].

O. sarsii — типичный представитель эпифауны. Чаще всего офиуры держатся на поверхности мягкого грунта, хотя в отдельных случаях могут наблюдаться на камнях и выступающих частях твердого субстрата. Данный вид принадлежит к офиурам с питанием смешанного типа. В большинстве случаев они ведут себя как сестонофаги, вытянув кончики лучей в толщу воды и отфильтровывая с помощью амбулаторных ножек съедобную взвесь. При этом опирается офиура на средние части лучей, так что диск тоже оказывается слегка приподнят над поверхностью субстрата. В случае необходимости офиура может довольно быстро передвигаться, перемещая диск движениями четы-

рех лучей (пятый при этом остается пассивно вытянутым назад) [10]. Однако *O. sarsii* способна и к детритофагии, желудок взрослых особей часто оказывается забит грунтом [3]. Кроме того, уникальные наблюдения за японскими популяциями *O. sarsii* продемонстрировали их способность атаковать медленно перемещающихся головоногих и миктофидных рыб, что можно расценивать как хищничество [11]. В свою очередь, офиурами питается некоторое количество рыб и крабов, однако, насколько известно, *O. sarsii* не является основным источником питания ни для одного из хищников. Исследования на континентальном склоне северо-восточной части США показали, что более 90% офиур имеют следы регенерации на лучах, однако это не означает, что все следы были оставлены хищниками [12].

Вид изучен достаточно хорошо, в особенности на акватории Баренцева и Норвежского морей и у восточного побережья США и Канады, где это массовый, один из наиболее часто встречающихся видов офиур [7].

Хозяйственное использование отсутствует.

Угрозы для численности популяции отсутствуют — на протяжении всего своего ареала это достаточно массовый вид.

Природоохранный статус не определен.

O. sarsii является доминантным видом на значительных площадях своего ареала. Изменения численности данного вида могут служить **индикатором** ацидификации морской воды и, возможно, количества взвеси, однако подобные исследования на настоящий момент отсутствуют.

Наибольшей уловистостью для *O. sarsii*, как и для подавляющего большинства других иглокожих, обладают донные тралы. Для оценки численности лучше всего подходит количественная видео- и фотосъемка, так как дночерпатели в силу своей небольшой площади пробоотбора хуже учитывают крупные виды эпифауны [13].

Strongylocentrotus pallidus

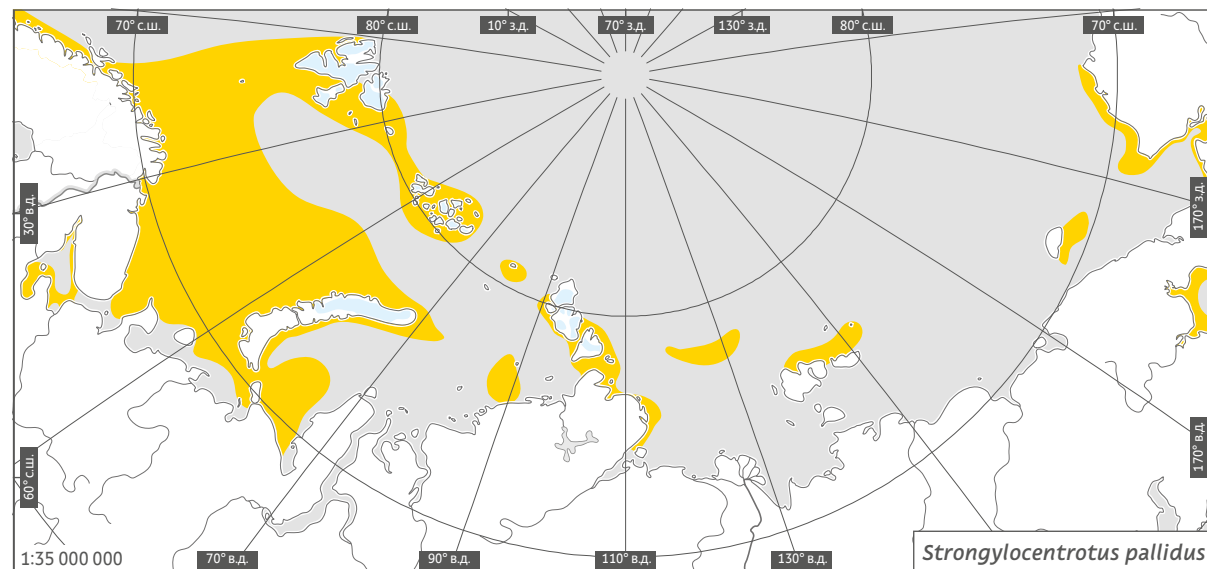
White sea urchin

Систематическое положение

Тип	Echinodermata
Класс	Echinoidea
Отряд	Camaradonta
Семейство	Strongylocentrotidae GREGORY, 1900
Род	<i>Strongylocentrotus</i> BRANDT, 1835
Вид	<i>Strongylocentrotus pallidus</i> (SARS G.O., 1872)

Морфология. Форма тела полусферическая (иногда немного уплощенная), диаметр без игл достигает 60–80 мм. Внутренние органы заключены в твердый известковый панцирь из жестко соединенных между собой пластинок. Пластинки располагаются 20 меридианальными рядами, чередуясь: 5 парных интерамбулакальных и 5 парных амбулакальных. На амбулакальных пластинках имеются мелкие отверстия (амбулакальные поры), расположенные парами. Из этих пор берут начало амбулакальные ножки, заканчивающиеся присасывательным диском. Снаружи панцирь покрыт тонким слоем пигментированного эпителия (бледно-кремовый, иногда коричневатый, серо-фиолетовый, зеленоватый или красноватый).

Игольный покров относительно редкий, у особей диаметром 50 мм количество первичных бугорков в амбулакальном и интерамбулакальном ряду составляет 18–22 и 14–17 соответственно. На нижней стороне располагается аристотелев фонарь с зубами. Зубы таврообразные (Т-образные) на поперечном срезе, с высоким килем, проходящим по



● область распространения

внутренней части зуба. Отношение высоты зуба к его ширине $1,00 \pm 0,03$.

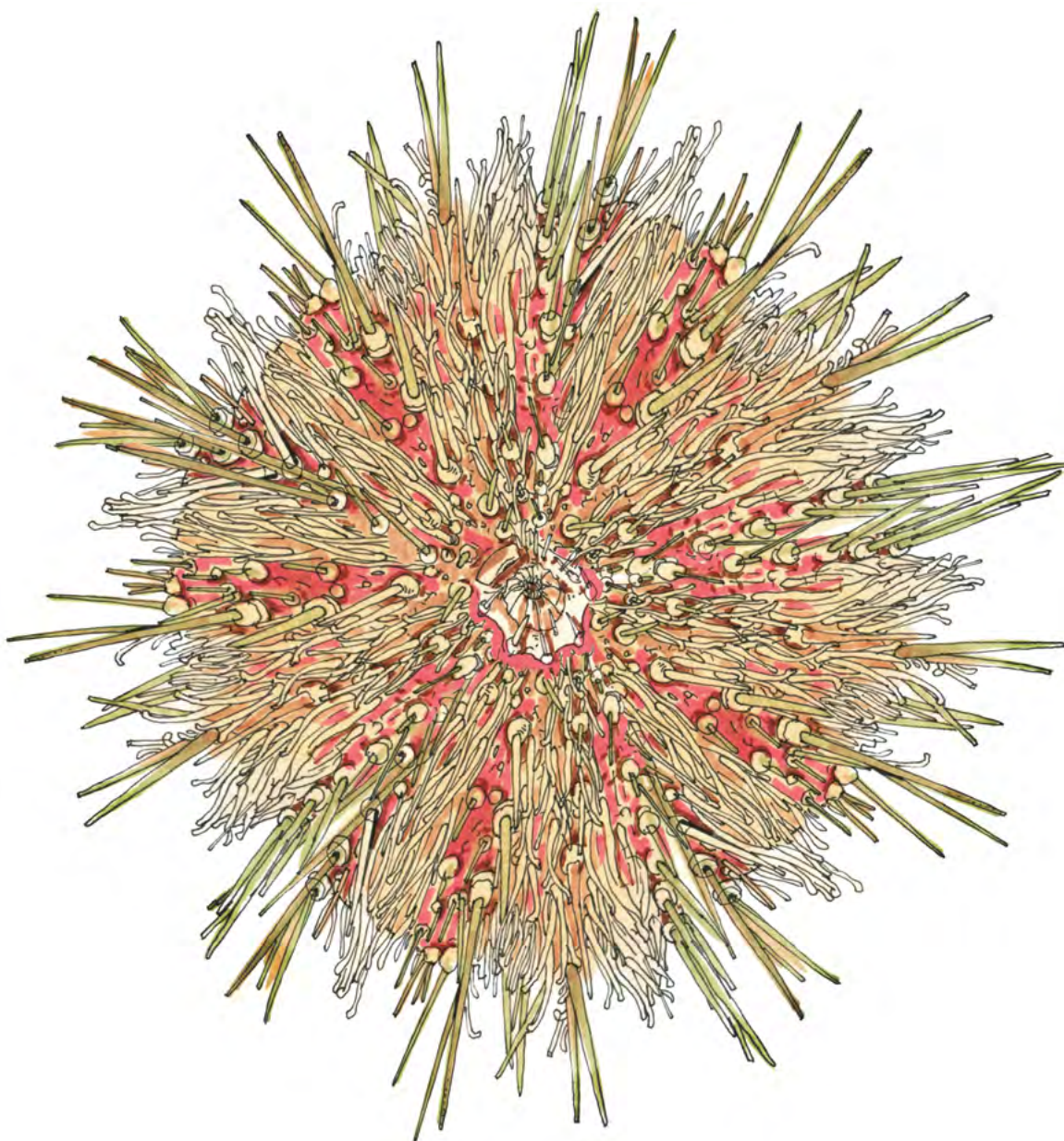
От очень сходного внешне и обитающего в тех же местах морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis* отличается гладкой закругленной поверхностью вдоль основания кляя зубов и более широкими, с ровными краями, вторичными зубными пластинами [1, 2].

Распространение. Очень широко распространенный вид, практически циркумполярный в арктических водах. Меньше всего вид представлен в Карском и Восточно-Сибирском

морях. В евразийской части Арктического бассейна северную границу распространения можно обозначить в пределах 82° с. ш. Южная граница распространения вида находится в районах Японского моря и тихоокеанского побережья Японии. Также встречается и в северной части Атлантического океана [2–4].

Диапазон глубин в Северном Ледовитом океане составляет от 0 до 800 м. В основном этот вид предпочитает глубины менее 250 м. Чаще встречается на твердых грунтах с малым количеством илистой фракции, хотя в редких

3.10. Иголкожие



случаях может быть встречен и на мягких илах (как, например, на шельфе моря Лаптевых). В сравнении с другими камарадонтными ежами предпочитает низкие температуры, в связи

с чем в Белом море встречается в основном на глубинах более 20–30 м, тогда как в Карском море или море Лаптевых может быть встречен и на глубинах в 2–3 м.

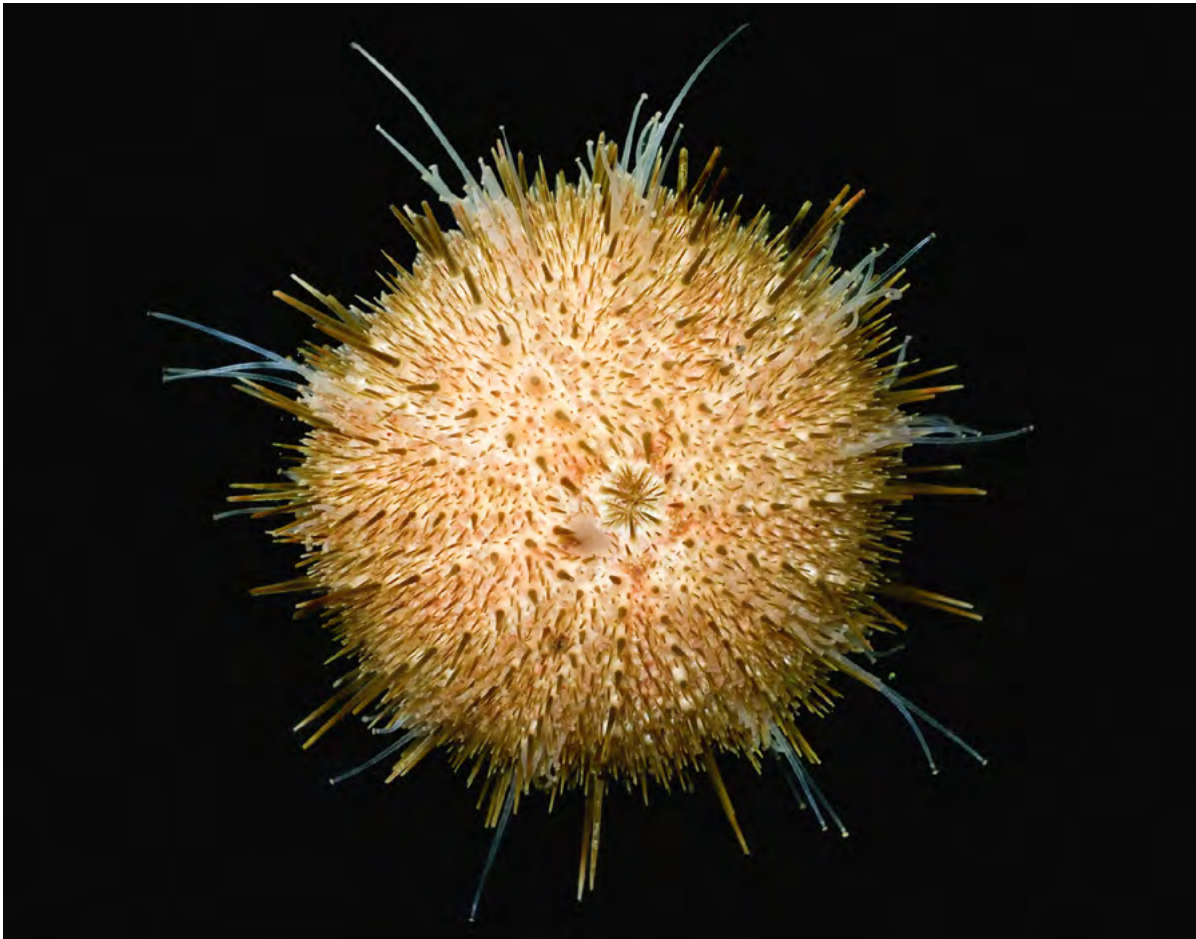
Размножение и жизненный цикл. *Strongylocentrotus pallidus* — раздельнополюй морской еж без выраженного полового диморфизма. Оплодотворение наружное, происходит в воде после выметывания половых продуктов в воду. Нерест происходит в среднем в мае — июле, в месяцы арктической весны. После оплодотворения развивается планктонная личинка — эхиноплутеус. Точные сроки развития *S. pallidus* неизвестны, однако у более изученных близкородственных видов массовое оседание личинок происходит в середине августа.

Половозрелости еж достигает в первые несколько лет жизни, а продолжительность жизни может составлять 40 лет [1, 2, 5, 6].

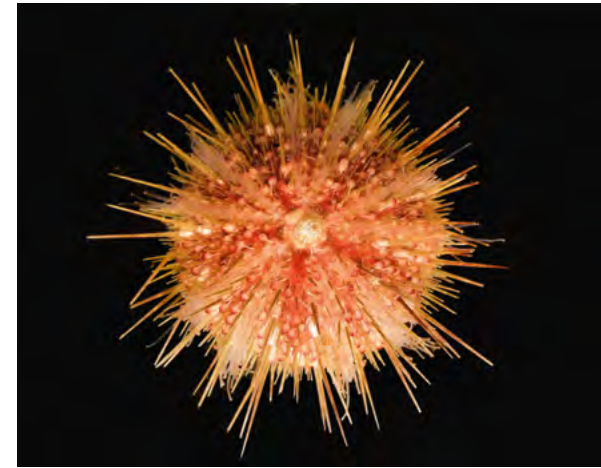
Экология. *S. pallidus* — типичный представитель эпифауны. Чаще всего ежи держатся на поверхности твердого грунта, хотя в отдельных случаях могут взбираться на макрофиты. Данный вид принадлежит к преимущественно растительноядным представителям, поедающим бурые водоросли, но также может питаться диатомеями, детритом и останками других животных, в том числе трупами рыб. На глубинах за пределами распространения макрофитов питается преимущественно детритом.

Несмотря на защищенность панцирем, морские ежи активно поедаются различными хищниками — крабами, морскими звездами, крупными рыбами и млекопитающими (например, каланами у побережья Камчатки). Также известно некоторое количество паразитов *S. pallidus*, включая патогенных амёб *Paramoeba invadens* и нематод *Echinomermella matsi*. В культурах близкородственных видов рода *Strongylocentrotus* отмечались бактериальные инфекции (например, «пятнистая болезнь», spotting disease), которые для человека неопасны [2, 7, 8].

Вид изучен достаточно хорошо, в особенности на акватории Баренцева и Японского морей.



Strongylocentrotus pallidus



достаточно массовый вид, имеющий малое в сравнении с родственными видами стронгилоцентротид хозяйственное значение.

Природоохранный статус не определен.

Индикационные свойства. Показаны изменения численности видов рода *Strongylocentrotus* на Дальнем Востоке России и у берегов п-ова Камчатка под действием пресса хищников (преимущественно каланов) и из-за воздействия промысла [2]. В случае *S. pallidus* предполагается взаимосвязь интенсивности питания и потока органики с продукцией ежей. Более конкретные экспериментальные исследования по этому виду отсутствуют [6].

Наибольшей уловистостью для *S. pallidus*, как и для подавляющего большинства других иглокожих, обладают донные тралы. Для оценки численности лучше всего подходит количественная видео- и фотосъемка [6], так как дночерпатели в силу своей небольшой площади пробоотбора хуже учитывают крупные виды эпифауны. Кроме того, возможна добыча при помощи ловушек с приманками. Такой способ используется для промышленной добычи близкородственных видов, например *S. franciscanus*, *S. intermedius* и *S. pulcherrimus* на тихоокеанском побережье США [2].

Хозяйственное использование. Виды рода *Strongylocentrotus* являются важным объектом промысла в Японии, а также в США, Канаде, Исландии, в Приморье и на о. Сахалин. Однако в пищу употребляются другие виды. *S. pallidus* известен в Японии, но в настоящий момент практически не имеет спроса, несмотря на высокие потребительские качества икры. В Баренцевом море и в других частях своего ареала не употребляется вовсе. Одна из возможных причин — хрупкий панцирь, разрушающийся

при использовании промысловых тралов, и отсутствие опыта промысла ловушками на больших глубинах, где он в основном держится во внеарктических частях своего ареала.

S. pallidus вместе с некоторыми другими видами стронгилоцентротид представляет интерес для медицины, так как у целомоцитов нескольких близких видов обнаружена мощная антибактериальная активность [7, 9].

Угрозы для численности популяции отсутствуют — на протяжении всего ареала это

Cucumaria frondosa

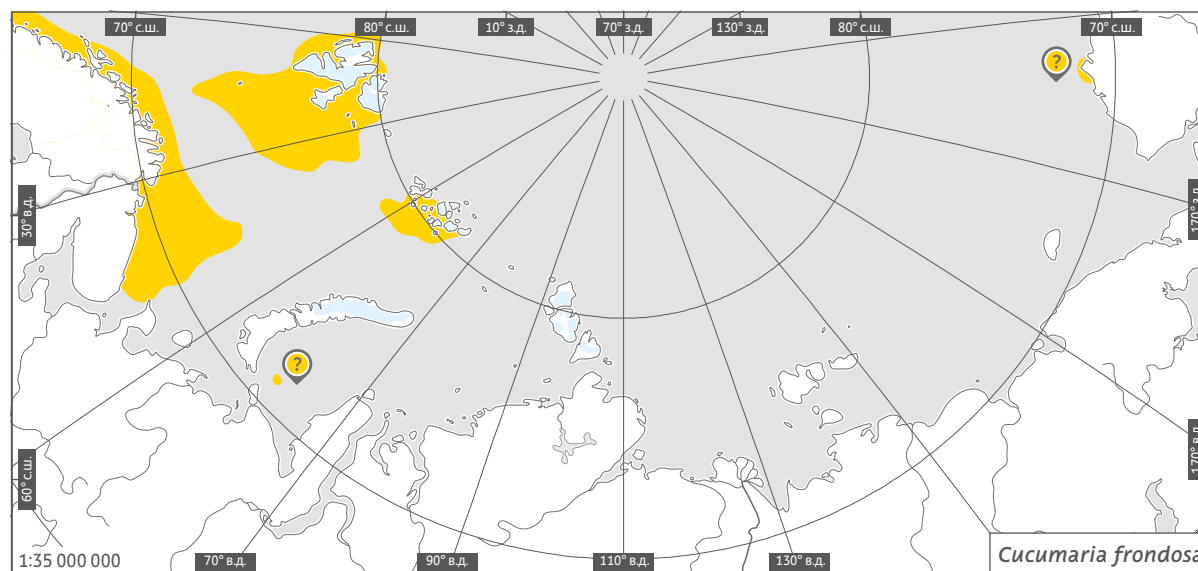
Orange-footed sea cucumber

Систематическое положение

Тип	Echinodermata
Класс	Holothuroidea
Отряд	Dendrochirotida
Семейство	Cucumariidae LUDWIG, 1894
Род	<i>Cucumaria</i> DE BLAINVILLE, 1830
Вид	<i>Cucumaria frondosa</i> (GUNNERUS, 1767)

Морфология. Форма тела широкоцилиндрическая, до 25 см длиной, иногда крупнее (в Кольском заливе известна находка особи длиной 50 см), обычно слегка изогнутая. Стенка тела толстая, кожистая, достаточно гладкая и мягкая. На переднем конце 10 сильно разветвленных втягивающихся древовидных щупалец примерно одинаковой длины. Вдоль пяти радиусов расположены ряды амбулакральных ножек. У молодых особей амбулакральные ножки длиной менее 0,5 см организованы в пять аккуратных рядов. У крупных экземпляров ножки организованы в несколько неправильных рядов вдоль каждого из радиусов. На вентральных трех радиусах ножки заметно длиннее, чем на двух дорсальных.

Известковое окологлоточное кольцо на переднем конце тела развито слабо; дополнительные, смотрящие назад, отростки отсутствуют. У крупных экземпляров отдельные элементы кольца могут исчезать. Известковые тельца в коже и в амбулакральных ножках, представляющие собой простые перфорированные пластинки от 0,1 до 0,8 мм в диаметре, гладкие или с отдельными мелкими бугорками, многочисленны у ювенильных особей



● область распространения

Ⓧ достоверность находок сомнительна

менее 1,5 см длиной и постепенно исчезают по мере роста. У крупных экземпляров могут оставаться отдельные тельца в самой задней и в передней частях тела. Молодые особи беловатые или желтоватые со светло-коричневой дорсальной стороной. Крупные взрослые экземпляры обычно темно-коричневые, иногда почти черные, или иссиня-красные, обычно вентральная сторона немного светлее. Щупальца черноватые. Пигментная часть эпителия слизистая и очень тонкая, при прикосновении легко сдвигается [1–3].

Распространение. Бореально-арктический вид, распространенный в атлантическом секторе Арктики и в северной части Атлантического океана. На западе *Cucumaria frondosa* распространена в восточной части Канадского Арктического архипелага и вдоль атлантического побережья о-вов Ньюфаундленд, Лабрадор и штата Мэн. На востоке кукумария встречается у британских островов, у берегов Норвегии и в акватории большей части Баренцева моря. Существует единственная находка данного вида в юго-западной части Карского



моря (с судна Djimphna в 1883 г.). Также есть неподтвержденная находка у м. Барроу на севере п-ова Аляска, однако в этом случае, по всей видимости, это был какой-то другой вид (возможно, *Pentamera calcigera*) [1, 3].

Диапазон глубин обитания кукумарии в Северном Ледовитом океане составляет от 10 до 300 м. В Баренцевом море преимущественно встречается в верхних 100 м. *Cucumaria frondosa* обитает на различных грунтах, однако предпочитает места с твердым субстратом, где может встречаться в больших количествах в щелях между крупными камнями. В целом предпочитает более теплые районы арктических морей. В Баренцевом море приурочена в первую очередь к местам, подверженным влиянию теплых атлантических вод [1, 3, 4].

Размножение и жизненный цикл. *C. frondosa* — раздельнополая голотурия, самцы и самки внешне неразличимы. Оплодотворение наружное, происходит в воде после выметывания половых продуктов в воду. Нерест происходит в среднем в мае — июле.

Самка выпускает длинные цилиндрические массы ооцитов (~3–10 мм), сразу же распадающихся на отдельные клетки под действием турбулентных потоков. Сперма самцов сразу растворяется в воде, отчасти под действием резких движений щупальцами, совершаемых при нересте. После оплодотворения развивается планктонная личинка — вителляррия, превращающаяся через 40–50 дней в пентакулу — личинку с двумя первыми амбулакральными ножками, которая оседает на дно. В первые годы жизни молодые голотурии держатся преимущественно в верхнем слое воды (20 м), глубже встречаются и исключительно крупные особи [5]. Половозрелости голотурии достигают за первые несколько лет жизни (2–3 года). Продолжительность жизни неизвестна, но, предположительно, может составлять более двух десятков лет [2, 6].

Экология. *C. frondosa* — типичный представитель эпифауны. Чаще всего голотурии держатся на поверхности, удерживаясь амбулакральными ножками за твердый грунт

(камни, скалы, иногда раковины моллюсков), хотя в отдельных случаях могут спокойно лежать на иле или песке.

Данный вид принадлежит к сестонофагам. Питаются голотурии, выпустив щупальца в поток воды. По мере того как разветвленными окончаниями щупалец задерживается съедобная взвесь, животное по одному щупальцу подтягивает ко рту и по очереди «облизывает».

Кукумария является объектом питания для ряда видов. Основным потребителем, по всей видимости, являются морские звезды *Solaster endeca*, в наибольшей степени влияющие на численность популяций *C. frondosa*. Отмечены случаи питания кукумарией среди других морских звезд (например, *Crossaster papposus*), а также среди некоторых рыб — саргов, *Diplodus sargus* и *D. vulgaris* (вероятно, другим видом кукумарий, в восточной части Атлантического океана). Впрочем, кроме морских звезд *S. endeca*, ни для кого из хищников *C. frondosa* не является основным источником пищи [7, 8].

Вид изучен достаточно хорошо, в особенности в акватории Баренцева моря и северо-востока США и Канады.

Хозяйственное использование. Виды рода *Cucumaria* являются важным объектом промысла в Японии, Китае, а также в Приморье и на о. Сахалин. Однако там в пищу употребляется другой вид — *Cucumaria japonica*. Что касается *C. frondosa*, то этот вид добывается в северной части Атлантического океана в первую очередь в зал. Мэн, у берегов о. Ньюфаундленд и в других частях атлантического побережья Канады.

Помимо употребления в пищу, *C. frondosa* вместе с некоторыми другими видами голотурий представляет интерес для медицины, так как у клеток стенки тела, щупалец, яйцеклеток и целоцитов этого вида обнаружена мощная антибактериальная активность. Кроме того, согласно некоторым исследованиям,



Cucumaria frondosa

тритерпеновые сапонины, выделенные из стенки тела *C. frondosa*, замедляют рост раковых клеток поджелудочной железы [8, 9].

У берегов Квебека (Канада) отмечены локальные уменьшения численности, возможно, в связи с перевыловом. Тем не менее **угрозы для численности** популяций отсутствуют — на протяжении всего своего ареала это достаточно массовый вид, несмотря на промысел [6].

Природоохранный статус не определен.

Индикационные свойства. По численности и биомассе *C. frondosa* не является доминантным видом ни в одном из известных биотопов. Однако численность кукумари в местах активных драгировок и траления может служить косвенным индикатором интенсивности донного промысла [6].

Наибольшей уловистостью для *C. frondosa*, как и для подавляющего большинства других иглокожих, обладают донные тралы. Для оценки численности лучше всего подходит

количественная видео- и фотосъемка, так как дночерпатели в силу своей небольшой площади пробоотбора хуже учитывают крупные виды эпифауны. Кроме того, хорошие результаты показывает съемка водолазным методом, поскольку этот вид преимущественно встречается на небольших глубинах. Существуют модификации донных тралов специально для лова кукумари с целью минимизировать количество прилова; такие тралы сейчас используются у берегов о-вов Мэн и Ньюфаундленда [10].

Parasagitta elegans

Arrow worms

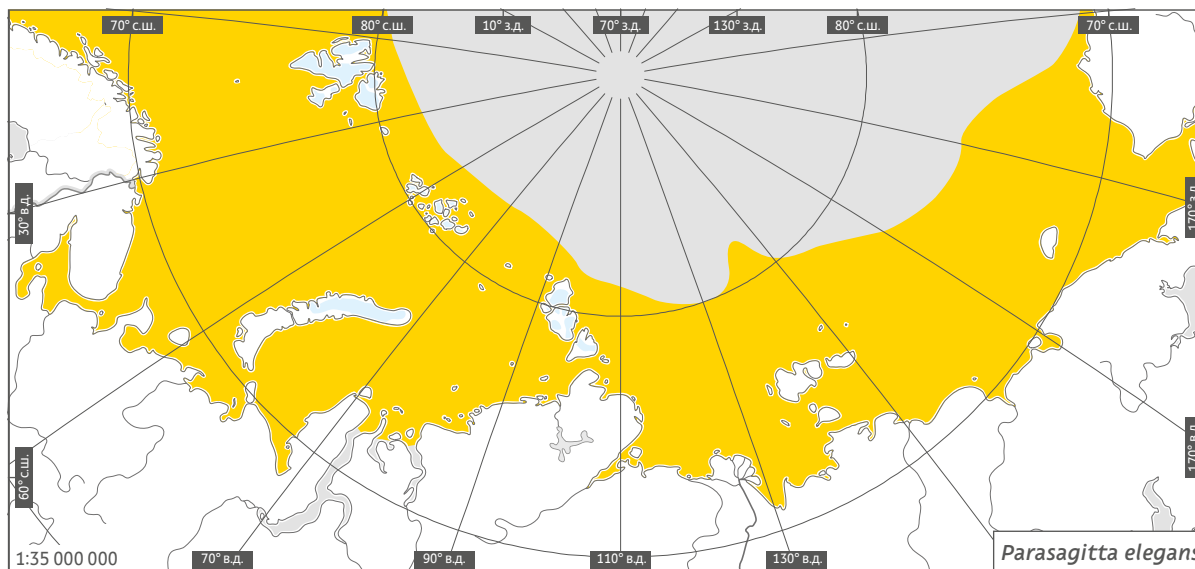
3.11.

Систематическое положение

Тип	Chaetognatha
Класс	Sagittoidea
Отряд	Aphragmophora
Семейство	Sagittidae CLAUS & GROBEN, 1905
Род	<i>Parasagitta</i> ТОКИОКА, 1965
Вид	<i>Parasagitta elegans</i> (VERRILL, 1873)

Щетинкочелюстные *Parasagitta elegans* — массовые представители макропланктона арктических морей. В шельфовых арктических морях распространен вид *Parasagitta elegans*, составляющий там 10–15% суммарной биомассы зоопланктона.

Морфология. Тело этих животных удлиненное, стреловидной формы, почти прозрачное. Взрослое животное может достигать в длину 37–38 мм, в ширину — 1,5–2 мм. Тело подразделено на две части — передний (туловищный) и задний — хвостовой отделы (около 15–20% общей длины тела). На голове животного расположен ловчий аппарат, состоящий из челюстных щетинок (от 8 до 12), с зубами на концах. С каждой стороны переднего конца головы находятся две группы зубчиков, число которых, так же как число челюстных щетинок, изменяется с возрастом. Голова такой же ширины, как и туловище. Челюстные щетинки обычно плотно прижаты к ее боковым сторонам. На спинной стороне головы хорошо заметны два черных пигментированных глаза. По бокам тела расположены две пары боковых плавников: более короткие и узкие передние



● область распространения

и более широкие задние. Тело заканчивается хвостовым плавником.

Распространение. *Parasagitta elegans* — планктонный вид, обитающий в Арктике и Субарктике и распространяющийся с течениями в северную часть умеренных районов Тихого и Атлантического океанов [1]. В планктоне сагитта встречается круглогодично, она предпочитает низкие температуры и глубины от поверхности до 200 м. *P. elegans* обитает во всех арктических морях (Гренландском, Баренцевом, Белом, Карском, Лаптевых, Вос-

точно-Сибирском, Чукотском, море Бофорта), но избегает мелководий с глубинами менее 50 м [1–13].

Размножение и жизненный цикл. Как и все щетинкочелюстные, *P. elegans* — протерандрический гермафродит. Их мужская половая система развивается и созревает раньше женской. У зрелых мужских особей по обеим сторонам хвостового отдела вблизи хвостового плавника могут располагаться заполненные сперматозоидами семенные пузырьки конической формы. Яичники самок располагаются

3.11. Щетинкочелюстные

в переднем отделе тела, они созревают позже, чем семенники, и созревающие прозрачные яйца могут заполнять почти весь туловищный отдел. Животные выметывают яйца непосредственно в воду. Размножение происходит в начале сезона вегетации и может начинаться до схода ледового покрова [3, 14].

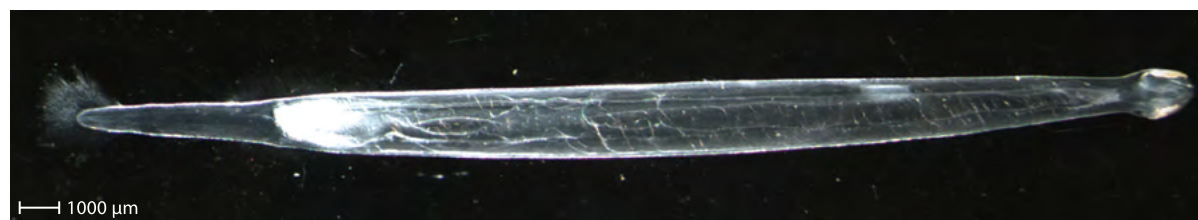
Изучение жизненного цикла *Parasagitta elegans* в разных частях ареала не позволяет дать однозначную характеристику продолжительности развития, однако в Арктическом регионе наиболее вероятен годовой [3, 7] или двухлетний жизненный цикл.

Экология. *P. elegans* ведут исключительно планктонный образ жизни. Животные плавают быстрыми толчками и по характеру движения напоминают маленьких рыб. *P. elegans* — один из наиболее распространенных и многочисленных планктонных хищников в пелагических сообществах арктических морей; составляет до 10–15% от общей биомассы зоопланктона в шельфовых водах. Основу питания *P. elegans* составляют массовые виды копеподного планктона, в рационе также присутствуют и другие зоопланктеры, известны случаи каннибализма [15]. В свою очередь, сагиттами питаются взрослые рыбы и некоторые гидромедузы.

Индикационные свойства. При использовании *P. elegans* в качестве вида-индикатора необходимо проводить мониторинг ее обилия (численности и биомассы) и размерного состава популяции. Для сбора животных следует использовать стандартные планктонные сети Джели-37 с ячейей размером 150–180 мк или макропланктонные сети с диаметром входного отверстия 60 см (1 м) с такой же ячейей. Необходимо осуществлять контроль за присутствием или отсутствием вида в акватории, изменениями его общей численности/биомассы, изменениями размерной структуры популяции, выявляя нетипичные для данного сезона или данной акватории показатели.



Parasagitta elegans, головной конец, на котором хорошо видны глаза



Parasagitta elegans, общий вид

Halocynthia pyriformis

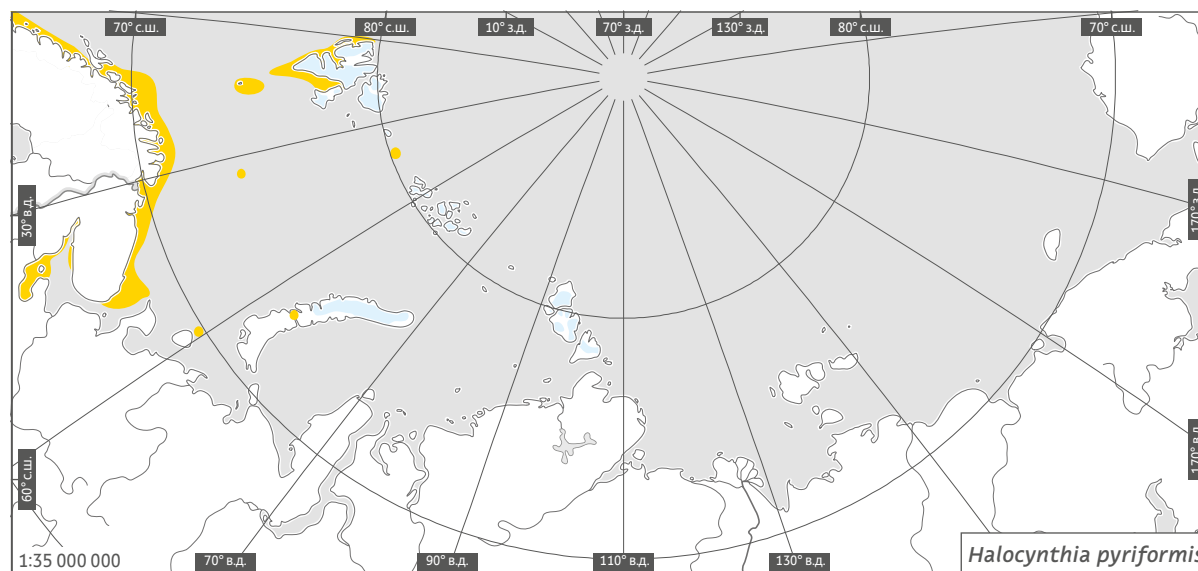
Sea peach

3.12.

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Ascidiacea
Отряд	Stolidobranchia
Семейство	Pyruridae HARTMEYER, 1908
Род	<i>Halocynthia</i> VERRILL, 1879
Вид	<i>Halocynthia pyriformis</i> (RATHKE, 1806)

Морфология. Форма тела яйцевидная или обратно-грушевидная (в сокращенном виде практически шарообразная), до 60–75 мм в высоту и до 40 мм в диаметре (в прол. Дэвиса был пойман экземпляр длиной 130 мм). Сифоны короткие и мощные, вводной (бронхиальный) более широкий, располагается практически на вершине тела; выводной (атриальный) — на спинной стороне, косо направленный, часто длиннее вводного. Отверстия сифонов четырехлопастные (у атриального сифона лопасти попарно слиты, так что отверстие скорее напоминает поперечную щель). Туника тонкая, но очень прочная, кожистая. Поверхность обычно ровная, почти без морщин, всегда чистая, лишённая обрастаний, на ощупь шероховатая из-за шипиков на поверхности. Каждый шипик состоит из полигонального основания, суживающегося в тупой конус, оканчивающийся крупной иглой; вокруг может быть от 4 до 10 более мелких игл. На сифонах шипики представляют собой одну большую иглу, равномерно покрытую со всех сторон многочисленными мелкими зубчиками. Число ротовых щупалец — 20–30, самые крупные щупальца дважды-перистые [1].



● область распространения

Жаберный мешок с 8–9 хорошо развитыми складками на каждой из сторон тела с многочисленными внутренними продольными сосудами, число которых меняется с возрастом. Распределение сосудов на складках и число промежуточных между складками сосудов можно описать следующими цифрами для каждой из сторон тела: 0–4 (5–28) 0–4 (10–34) 1–5 (10–34) 1–6 (10–30) 1–6 (0–30) 1–4 (7–28) 1–4 (4–25) 0–5 (1–19) 0–3 (1–14) 0–2. Среднее распределение сосудов для особи длиной 35 мм составляет 2 (16) 3 (18) 4 (22) 4 (24) 4 (22) 4 (14) 3 (10) 2 (3) 1

(цифры перед скобками обозначают вариацию числа сосудов в каждой из складок, цифры в скобках — число сосудов между складками). Жаберные щели прямые, горизонтальные, числом от 8 до 12. На спинной стороне жаберного мешка имеется вдающаяся в полость мембрана, так называемая спинная (дорсальная) пластина с многочисленными язычкообразными зубчиками по краю в два ряда. Желудок короткий и широкий, с продольными железистыми складками в проксимальной части ближе к пищеводу. Пилорическая часть желудка снабжена круп-



Halocynthia pyriformis

ной печенью. Кишечник широкий, образует короткую, широкую петлю. Гонады продолговатые, трубчатые, слегка изогнутые, обычно от 4 до 7 с каждой стороны (справа обычно на 1–2 больше, чем слева).

Прижизненная окраска очень яркая, оранжевая или красная, ближе к месту прикрепления обычно несколько бледнее [1, 2].

Распространение. Атлантический, бореально-арктический вид, распространенный в северной части Атлантического океана, в Баренцевом и Белом морях. На западе *H. pyriformis* встречается в прол. Дэвиса, у о. Элсмир и Гренландии и вдоль атлантического побережья о-вов Ньюфаундленд, Лабрадор и Новой Англии. В Тихом океане встречается близкий вид, *H. aurantium*, с которым *H. pyriformis* до недавнего времени объединяли в один [2–4].

Диапазон глубин в пределах ареала составляет от 3 до 185 м. В Баренцевом море преимущественно встречается в верхних 100 м. *H. pyriformis* обитает на твердых грунтах, включая камни, валуны, скалы, реже ракушу или песок. В Баренцевом и Белом морях приурочена к прибрежной зоне, где может быть встречена в больших количествах на поверхности скал и валунов [1].

Размножение и жизненный цикл. *H. pyriformis* — гермафродит, как и все асцидии. Мужские и женские половые продукты созревают у этого вида одновременно и выводятся через

выводной сифон. В южной части ареала нерест происходит в сентябре—октябре. Оплодотворение наружное, причем яйцеклетки не могут быть оплодотворены сперматозоидами той же особи. После нереста у яйцеклетки образуется широкое перивителлиновое пространство вокруг цитоплазмы [5, 6]. Через 9–12 ч развивается характерная для асцидий, напоминающая головастика личинка с жаберными щелями. Свободное плавание личинки продолжается всего несколько часов, после чего личинка оседает и метаморфозирует в молодую асцидию. От оседания до начала питания уже сформированной молодой асцидии обычно проходит около 10 дней [7]. Продолжительность жизни взрослой асцидии может составлять несколько десятков лет.

Экология. *H. pyriformis*, как и подавляющее большинство асцидий, сестонофаг. Вода активно профильтровывается через жаберный мешок, в котором задерживаются питательные частицы взвеси. В некоторых местах, где численность *H. pyriformis* достигает больших значений (например, в зал. Фанди — до 60 экз./м²), этот вид играет важную роль в осаждении взвешенной органики [8]. Асцидиями питается очень небольшое число организмов. Близкородственный тихоокеанский вид *Halocynthia aurantium* является объектом питания крабов-стригунов *Chionoecetes opilio* и морских звезд *Evasterias troschelii* [9, 10]. В случае *H. pyriformis* фрагменты туники были обнаружены в желудках обыкновенной зубатки (*Anarhichas lupus*) у побережья о. Ньюфаундленд [11]. Ареалы асцидии и зубатки близки, так что возможно, *H. pyriformis* составляет какую-то часть рациона зубатки и в Баренцевом, и в Белом морях. Вид изучен достаточно хорошо, в особенности в акватории Баренцева моря и северо-востока США и Канады. В настоящий момент вид *Halocynthia pyriformis* никак не используется в хозяйственной деятельности человека. Однако близкий вид *Halocynthia roretzi*, распространенный в западной Пацифике, активно употребляется в пищу

и культивируется в Корее и Японии. Другие виды асцидий также употребляются в Средиземноморье и в Чили [12]. Помимо употребления в пищу, *H. pyriformis* вместе с некоторыми другими видами асцидий может в будущем представлять интерес как ингредиент корма для рыб. В Норвегии в настоящий момент разработана методика аквакультуры и последующей переработки асцидий для рыбных хозяйств [13].

Угрозы для вида в связи с высокой численностью, небольшим количеством хищников и отсутствием хозяйственного интереса нет — на протяжении всего своего ареала это достаточно массовый вид.

Природоохранный статус не определен.

Индикационные свойства. Тем не менее,

как и все сестонофаги, *H. pyriformis* может быть чувствительна к локальным загрязнениям воды [8]. В зал. Фанди было показано, что активность питания *H. pyriformis* увеличивается по мере увеличения количества взвешенной органики в некоторых пределах. При превышении данного предела (47 мг/л) интенсивность питания резко уменьшается. Таким образом, значительное помутнение и эвтрофикация воды будут негативно сказываться на популяциях *H. pyriformis* и, по-видимому, других донных организмов-фильтраторов [8].

Хорошей уловистостью для асцидий обладают донные тралы. Кроме того, существуют специальные гребенки с крючками, которые хорошо накалывают асцидий при протягивании по дну. Такие гребенки, в частности, используются на Дальнем Востоке России для ловли асцидий [12]. Однако подобные способы лова не дают подробного представления о численности *H. pyriformis*. Для оценки численности лучше всего подходит количественная видеосъемка. Кроме того, хорошие результаты показывает съемка водолазным методом, поскольку этот вид преимущественно встречается на небольших глубинах. Данные о временной динамике популяций *H. pyriformis* отсутствуют.

3.13.

Северный скат (*Amblyraja hyperborea*) Arctic skate

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Chondrichthyes
Отряд	Rajiformes
Семейство	Rajidae DE BLAINVILLE, 1816
Род	<i>Amblyraja</i> MALM, 1877
Вид	<i>Amblyraja hyperborea</i> (COLLETT, 1879)

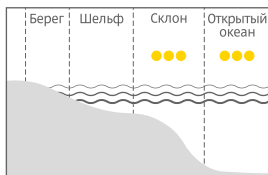
Характеристика

Длина, см	♂ 44–95	Масса, г	♂ 2200–5200
	♀ 42–86		♀ 2000–5000

Определительные признаки

Туловищный диск ромбической формы, рыло вытянутое и заостренное, длина составляет 1/5 от ширины диска. Тело дряблое, брюхо и нижний край диска утолщенные. Верхняя сторона диска покрыта мелкими шипами, нижняя сторона голая. Между спинными плавниками имеются 2 шипа. Хвост короче туловища, его длина составляет 0,7–0,8 длины диска. По средней линии тела и на передней части хвоста 22–32 крупных шипа. В лопаточной области с каждой стороны по 3 крупных шипа. На верхней челюсти 35–48 рядов зубов. Окраска верхней стороны диска и хвоста синевато-серого или коричневатого-серого цвета, низ тела светлый с темными полосами неправильной формы.

Предпочитаемая зона обитания



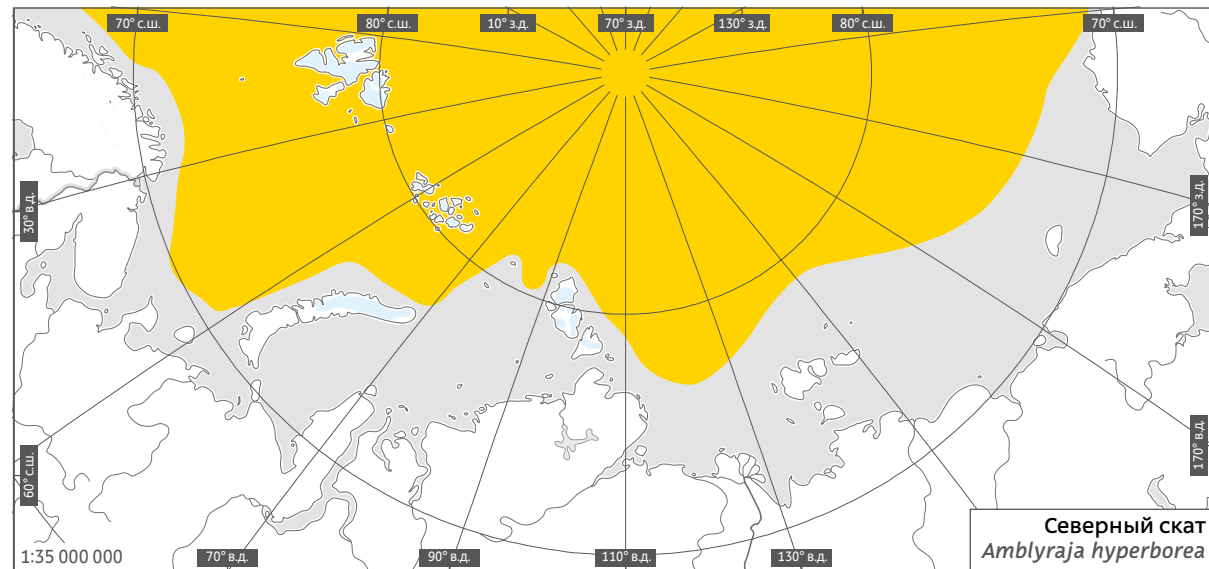
Охранный статус

МСОП* **LC**

Красная книга РФ (2020)** **—**

* Расшифровка категорий охрannого статуса, определяемых Красным списком МСОП, приведена на с. 382.

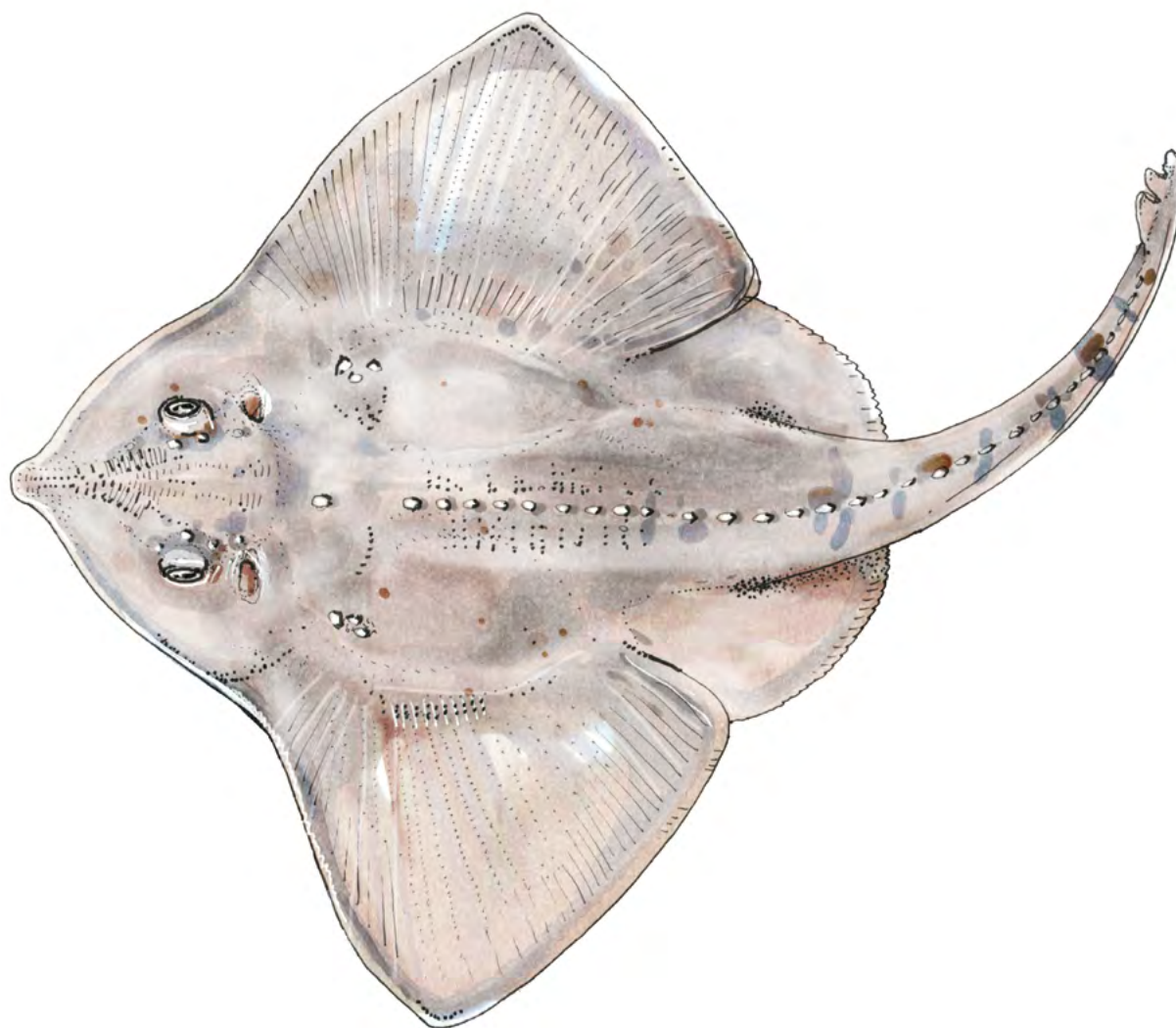
** Здесь и далее под Красной книгой РФ (2020) считать Приказ Минприроды России от 24 марта 2020 года № 162 «Об утверждении Перечня объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации».



● область распространения

Популяционная структура. Согласно современным данным, в Арктическом бассейне северный скат не подразделяется на подвиды или иные географические группировки. Морфологические признаки полярного ската сходны в разных участках Арктики [1]. Исследования с помощью молекулярно-генетических методов подтвердили высокую степень мономорфности вида: различия между группировками из северо-западного и северо-восточного секторов Северной Атлантики не выявлены [2].

Общая характеристика вида. Северный (полярный) скат — почти единственная настоящая арктическая хрящевая рыба. Вид имеет систему адаптаций для обитания в условиях низких температур, свойственных водам Арктического бассейна. Длина тела достигает 90–95 см, масса до 5,5 кг. В Баренцевом море длина тела полярного ската достигает 74–75 см. У западной части о. Гренландия его размеры несколько больше — длина тела самцов до 86 см, самок до 77 см. Наиболее крупные экземпляры полярного ската встречаются на



материковом склоне к северу от арх. Шпицберген, там длина их тела может быть более 90 см. Самцы и самки обитают совместно [3, 4].

Тело уплощено, ромбической формы, спинная сторона выпуклая, брюшная — плоская. Тело ромбовидное, резко отделено от тонкого хвоста. Рыло вытянутое и слегка заостренное, его длина составляет 1/5 от шири-

ны туловищного диска. Длина хвоста короче длины диска. Тело дрябкое, на спинной стороне кожа тонкая, брюхо, нижний край диска и грудных плавников утолщенные. Верхняя сторона диска покрыта мелкими шипами с характерным звездчатым основанием. По средней линии тела и на хвосте непрерывный ряд из 22–30 (иногда до 32) крупных шипов.

На большей части спинной поверхности туловищного диска множество более или менее равномерно расположенных мелких шипиков наподобие наждачной бумаги; они есть на рыле и передней кромке грудных плавников, а на внешнем крае грудных плавников они расположены в виде более плотных участков округлой формы. В лопаточной области с каждой стороны по 3 крупных шипа. Два спинных плавника на хвосте разделены большим промежутком, на котором расположены 2, редко 3 крупных шипа. Низ тела голый, шипики отсутствуют. На верхней челюсти 35–48 рядов зубов.

Окраска верхней стороны диска и хвоста более или менее равномерная, синевато-серого или коричневатого цвета, по средней линии от рыла до хвоста несколько более темная, чем по краю грудных плавников. Иногда, особенно у молодых особей, по спинной стороне есть мелкие светлые пятнышки с размытым краем. Низ тела светлый с темными полосами неправильной формы, часто имеющими симметричное расположение. Часто темные пятна занимают большую площадь, чем светлые [1, 5, 6].

Как и другие хрящевые рыбы, самцы отличаются от самок наличием совокупительных органов — класперов, представляющих собой увеличенные внутренние лучи брюшного плавника. Кроме того, самцы полярного ската несколько крупнее самок.

Размножение и развитие. Сведения по биологии размножения полярного ската отрывочны. В атлантическом секторе Северного Ледовитого океана (в северной части Норвежского и Баренцева морей) самцы численно преобладают — соотношение самцы:самки составляет 1:0,8...1:0,9, но в отдельные годы наблюдается увеличение доли самок (соотношение самцы:самки достигает 1:1,1...1:1,2) [3, 7, 8]. Продолжительность жизни и возраст наступления половой зрелости неизвестны [1].

По некоторым сведениям, половозрелыми особи становятся при длине тела более 45 см. Плодовитость неизвестна, самки полярного ската откладывают яйца на глубинах более 400 м. Яйца полярного ската имеют неправильную вытянутую форму длиной 8–12,5 см и шириной 5–8 см. Капсулы крупные, имеют гладкую поверхность. Считается, что эмбриогенез проходит при температуре около 0 °С. При вылуплении молодь полярного ската имеет длину тела 15–16 см [5, 9–11].

Питание. Полярный скат — плотоядный вид, использующий широкий спектр морских организмов. Потребляет как бентосных, придонных, так и пелагических беспозвоночных и рыб [12, 13]. Питание полярного ската может существенно отличаться в разных участках Арктического бассейна. В Норвежском и Баренцевом морях рацион полярного ската на 90% состоит из рыбной пищи. В этих районах первоочередное значение в его питании играют камбала-ёрш (*Hippoglossoides platessoides*) (до 37%), сельдь (*Clupea harengus*) и мойва (*Mallotus villosus*) (примерно по 20%), меньшее значение играют морские окуни (*Sebastes* spp.) (около 8%). Кроме того, полярный скат потребляет пелагических креветок (около 8%) и бентосных полихет (менее 1%) [3, 4, 14]. Известно, что в местах активного промысла и переработки в море промысловых рыб, где практикуется выброс отходов за борт, многие придонные виды, в том числе и полярный скат, активно поедают выброшенные внутренности, обрезки и трупы промысловых рыб [3, 15]. Питание полярного ската пелагическими и придонно-пелагическими видами рыб, такими как сельдь, мойва и морской окунь, свидетельствует о том, что данный вид отходит от придонных горизонтов и поднимается для охоты в толщу. В других районах Арктического бассейна питание полярного ската не изучено. Считается, что в Арктическом бассейне и на материковом склоне мо-

рей Сибири и Канадского сектора Арктики основную роль в питании играют придонные арктические рыбы, прежде всего представители семейства Бельдюговые (*Zoaridae*). Есть данные, что в северо-восточной части Баренцева моря до 15% рациона полярного ската составляют ликоды (*Lycodes* spp.) [16]. Известно, что крупные полярные скаты могут заглатывать очень крупную добычу. Скат длиной тела 90,3 см и массой 5270 г заглотил ликода (*Lycodes frigidus*) длиной 45,0 см, а скат длиной тела 74,5 см и массой 4716 г заглотил ликода того же вида длиной 59,0 см [14].

Поведение. Полярный скат ведет одиночный образ жизни и не образует сколько-нибудь существенных скоплений, самцы и самки не отличаются по выбору биотопа — они живут на илистых или, реже, на твердых грунтах. Уплотненное тело позволяет скату маскироваться на дне, отдельные особи часто набрасывают на себя ил и мелкий песок, выставляя наружу только глаза и брызгальца, через которые в жаберную полость поступает вода [17]. У полярного ската не описаны протяженные горизонтальные миграции; по данным телеметрии известно, что в безледный период перемещения отдельных особей не превышают 30 км за несколько месяцев [18]. Наиболее выражены горизонтальные перемещения полярного ската в тех районах, где он обитает совместно с другими донными видами рыб, например с синекорым палтусом (*Reinhardtius hippoglossoides*) [19–21].

Большую часть времени полярный скат малоактивен и неподвижно располагается на дне, периоды активности короткие и связаны, главным образом, с питанием. Считается, что полярный скат длиной тела 60 см потребляет около 12 кг пищи в год; с учетом низких температур, в которых он обитает, питание происходит 1–2 раза в месяц [22]. Для данного вида установлены три основных типа активности, или поведенческих стереотипа.

Первый — когда скат совершает короткие поисковые перемещения в придонном горизонте длительностью не более 30 мин, после чего следует период покоя не менее 1 ч. Во время таких перемещений скат охотится на мелких придонных беспозвоночных или поедает отходы переработки промысловых рыб [19, 20]. Второй тип активности состоит из множественных перемещений длительностью от нескольких минут до одного часа с короткими периодами отдыха; при этом скат совершает многократные переходы от придонного слоя в толщу в узком диапазоне глубин (не более 12–15 м). Такой тип поведения особенно характерен в местах с сильно пересеченным и сложным подводным рельефом, как, например, в Гренландском море [4, 20]. Третий тип характерен для особей, которые поднимаются со дна в толщу воды, совершая в течение 30–60 мин подъем на 200–300 м [4, 20]. Считается, что второй и третий типы миграций-перемещений отражают разные модели пищевого поведения — либо перемещение вдоль дна, повторяя все его изгибы и неровности для поиска придонных объектов питания (камбалы, ликоды, полихеты), либо подъем в толщу для охоты на пелагических и придонно-пелагических рыб [3, 20]. Для полярного ската описана суточная активность, когда в ночное время особи перемещаются, как и другие скаты, на меньшие по глубине участки, однако суточные миграции не очень велики по модулю и составляют чуть более десятка метров [4]. В течение жизни особенности миграций и распределение особей полярного ската почти не меняется.

Распространение и миграции. Встречается по всей Арктике, включая Центральный Арктический бассейн, ареал охватывает всю холодноводную область глубин всех морей бассейна Северного Ледовитого океана за исключением Белого моря. До недавнего времени не было доказательств его обитания в Чукот-

ском море, кроме единичных случаев поимки полярного ската на границе Чукотского моря и Центрального Арктического бассейна на глубине 290 м [18]. В Баренцевом море встречается преимущественно в центральных районах и у северной границы моря.

В целом полярный скат не поднимается на мелководья — минимальная глубина поимки составляет 200 м, особи ловились в широком диапазоне глубин от 317 до 1355 м; есть указания на то, что полярный скат встречается на глубине 2400 м. В Норвежском и Гренландском морях отмечен на глубине 500–800 и до 2400 м, в Баренцевом море неоднократно обнаружен на меньших глубинах (260–308 м), у западных берегов о. Гренландия обычен на глубинах от 200 до 1600 м. Полярный скат приспособлен к жизни в условиях очень холодной воды (от $-1,5$ до $2,9$ °C), в некоторых районах Гренландского моря вся его жизнь проходит при температуре около 0 °C, в Баренцевом и Норвежском морях большую часть времени он живет в воде с температурой от 1,2 до 2,2 °C [10]. Полярный скат живет при высокой солености 34,5...35,5 psu с небольшими колебаниями ($0,19 \pm 0,32$ psu по модулю) [7, 8]. Таким образом, распространение и распределение полярного ската ограничено глубинами (нижняя кромка континентального шельфа от глубины более 200 м) и холодными водами с температурами менее 4 °C [7–10]. По данным телеметрии в период открытой воды, скаты держатся на меньших глубинах, чем во время ледостава [7, 8, 23]. В целом зона обитания полярного ската характеризуется более или менее стабильными показателями температуры и солености воды в течение года [20].

Численность. Для большей части Арктического бассейна данных по численности нет. В Баренцевом море, где обитает 6 видов скатов, более 90% их биомассы приходится на колючего ската (*Amblyraja radiata*) [24]. Доля полярного ската составляет около 3% по численности [7,



Полярный скат *Amblyraja hyperborea*, видны глазница и брызгальце (сразу позади) — через это отверстие поступает вода в жаберную полость для дыхания ската

8], расчетная численность полярного ската в Баренцевом море варьирует от 0,78 до 6,8 млн экз., биомасса — 1,35–7,42 тыс. т [7, 8].

Хозяйственное значение. Полярный скат не является объектом целевого промысла и практически не представляет интереса как ценный вид водных биоресурсов. В то же время на материковом склоне полярный скат обитает совместно с такими ценными промысловыми видами, как синекорый палтус и треска, поэтому в Баренцевом и Гренландском морях он является обычным видом в прилове [7, 8, 25, 26].

Изученность. Полярный скат — малоизученный арктический вид хрящевых рыб. Неполнота данных обусловлена его обитанием на больших глубинах, труднодоступных для орудий лова, а также предпочтением районов, большую часть года покрытых паковыми или

плавающими льдами. В настоящее время целевых исследований полярного ската в России не проводится.

Наличие угроз. Добыча полярного ската в качестве прилова теоретически может приводить к сокращению численности локальной популяции в некоторых ограниченных районах, например в Баренцевом или Гренландском морях [27]. В связи с этим требуется корректировка величины изъятия. Однако, учитывая невысокую численность ската в районах промысла и их перекрытие с периферийными участками основного ареала полярного ската, угрозы существованию невелики [10].

Меры охраны. Специальных мер охраны не разработано и не требуется с учетом низкого пресса антропогенного воздействия на основной части ареала.

Азиатская (зубастая) корюшка (*Osmerus mordax*)

Rainbow smelt

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Actinopterygii
Отряд	Osmeriformes
Семейство	Osmeridae REGAN, 1913
Род	<i>Osmerus</i> LINNAEUS, 1758
Вид	<i>Osmerus mordax</i> (MITCHILL, 1814)
	<i>Osmerus mordax dentex</i> STEINDACHNER & KNER, 1870

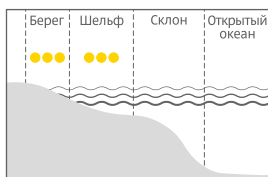
Характеристика

Длина, см	♂ 20–32	Масса, г	♂ ♀ 60–300
	♀ 20–34		

Определительные признаки

Тело веретеновидное. Спинной плавник сдвинут вперед. Есть жировой плавник. Хвостовой плавник глубоковыемчатый. Брюшные плавники на середине брюха. Чешуя без серебристого пигмента. Боковая линия неполная с 15–28 прободенными чешуями. Чешуя крупная, боковых рядов чешуй до 67–72. Позвонков 63–69. На челюстях сильные клыковидные зубы. На сошнике 2 пары крупных зубов. Рот большой, верхняя челюсть доходит до заднего края глаза. В свежем виде имеет сильный запах свежих огурцов.

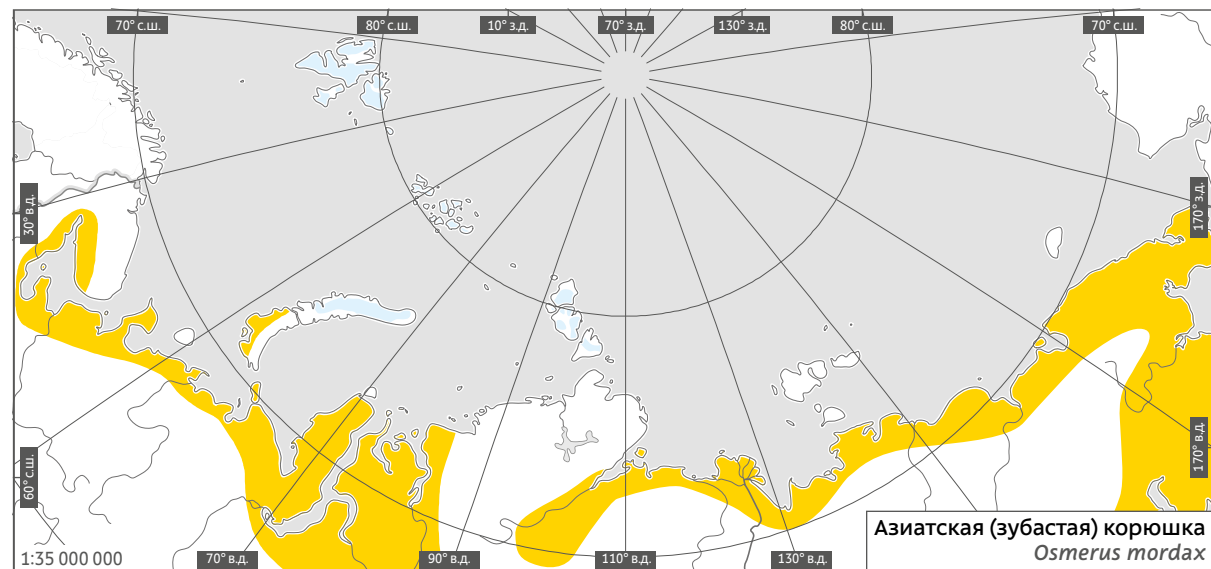
Предпочитаемая зона обитания



Охранный статус

МСОП **LC**Красная книга РФ (2020) **—**

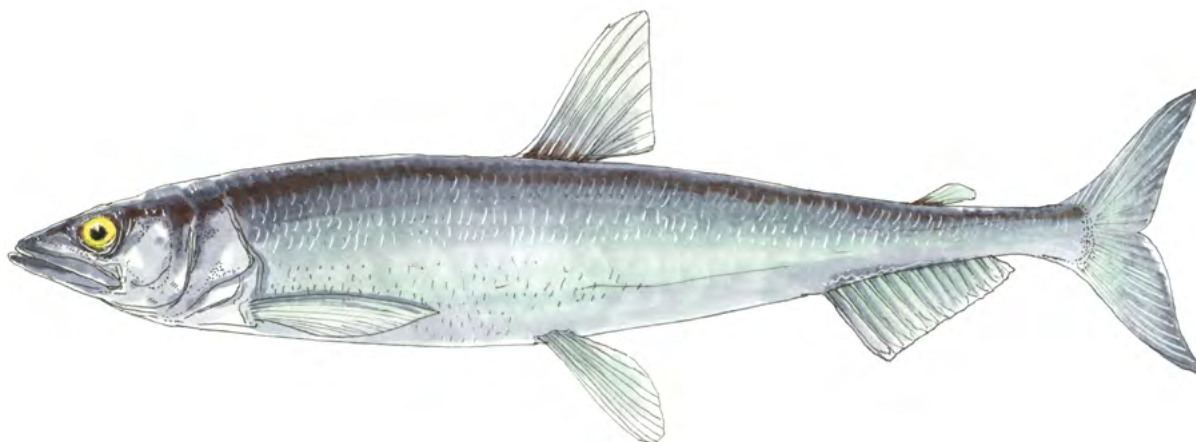
Популяционная структура. Азиатская корюшка — сложнокомплексный вид, занимающий обширный ареал в Голарктике, представленный подвидами и более мелкими географическими группировками. Выделение подвигов у корюшки является предметом дискуссии. Ранее выделяли два подвида — *Osmerus mor-*



● область распространения

dax mordax из водоемов Северной Америки и *Osmerus mordax dentex* из водоемов Евразии [1, 2]. В то же время из-за отсутствия существенных различий между евро-азиатскими и североамериканскими популяциями рядом авторов при описании вида чаще применяется биномен *Osmerus mordax* без указания подвида [3–5]. Кроме того, во многих участках ареала (восточная часть арктического побережья Северной Америки, море Бофорта) для корюшки описаны генетически различные линии, приуроченные к разным группам рек [4, 6].

Помимо пространственных группировок, у зубатой корюшки описаны экологические внутривидовые формы, различающиеся своей жизненной стратегией (мигрантные или резидентные). Известны пресноводная, полупроходная и проходная формы зубатой корюшки. В большинстве описанных водоемов эти формы, как правило, представляют собой более или менее обособленные самостоятельные популяции. Помимо жизненной стратегии, формы различаются между собой по морфологическим и генетическим призна-



кам и др. [4, 6, 7]. По азиатскому побережью различают две экологические формы — морскую и прибрежную. Первая проводит зиму в шельфовых акваториях, далеко удаляясь от берегов, вторая зимой остается в солоноватоводных озерах, в лиманах рек, в закрытых бухтах в непосредственной близости от побережья. По внешним признакам рыбы из этих группировок неразличимы [8–10].

Общая характеристика вида. Голова равномерно заостренная, крупная, лоб широкий, глаза большого диаметра. Верхняя челюсть достигает или заходит за задний край глаза (у крупных рыб), нижняя челюсть выдается вперед-вверх под рылом. Тело удлинненное, в поперечном сечении округлое, хвостовой стебель низкий. Начало спинного плавника несколько впереди основания брюшных плавников, грудные плавники длиннее брюшных. Анальный плавник длинный, снизу плавно закругленный, жировой плавник низкий, хвостовой плавник сильно выемчатый. Чешуя крупная, легко опадающая. На нижней челюсти, небных и крыловидных костях крепкие зубы, на сошнике 1–2 пары зубов, есть мощные зубы на языке. В спинном плавнике 8–9, анальном 12–16, грудном 10–12 ветвистых лучей, жаберных лучей слева и справа по 6–8,

жаберных тычинок 27–35, из них на нижней части жаберной дуги 19–23, на верхней 7–12, жаберные тычинки длинные и тонкие. Пилорических придатков 2–7, позвонков 63–68, прободенных чешуй в боковой линии 15–28, поперечных рядов чешуй 67–72.

В период нагула в эстуариях или море окраска типичная для пелагических рыб: голова сверху и сбоку, спина, спинной и хвостовой плавники, а также бока тела до уровня боковой линии серо-зеленые или зеленые; брюхо, нижняя часть головы, брюшные и анальный плавники белые или светло-желтые. Брюшина серебристая с мелкими редкими черными крапинками. Такие же мелкие крапины равномерно покрывают конец нижней челюсти и рыло, они более густые на спине и обрамляют наружные края чешуй. Вдоль средней линии тела отчетливо заметна темная полоса, тянущаяся от головы к хвосту [1, 11, 12]. Самцы и самки несколько различаются между собой. У самцов более длинные парные плавники. В период размножения они становятся более темными по сравнению с самками, у них развиваются крупные нерестовые бугорки на чешуе и голове, внешних лучах всех плавников.

Наибольший возраст — 12 лет. Возрастной состав и соотношение возрастных клас-

сов в популяциях зависят от местообитаний и интенсивности их промыслового использования. Как правило, арктические популяции имеют большую продолжительность жизни и меньший темп роста по сравнению с южными популяциями из Охотского и Японского морей. Беломорская корюшка живет до 8 лет, большую часть популяций составляют особи в возрасте 4–6 лет, енисейская корюшка живет до 10 лет, основу стада составляют рыбы в возрасте 7–8 лет. В Анадырском лимане при отсутствии промысла корюшка доживала до 11–12 лет, доминировали рыбы в возрасте от 5 до 6 лет.

Размножение и развитие. Размножение азиатской корюшки происходит в пресной воде. Проходная и полупроходная корюшки поднимаются на нерест во все типы рек — от мелких ручьев до крупнейших рек Сибири. Азиатская корюшка созревает при длине тела 16–18 см в возрасте 3–4 лет. Плодовитость самок длиной тела около 30 см составляет 93–103 тыс. икринок. Икра клейкая, желтого цвета, диаметром 0,8–1,0 мм. Экология нереста корюшки в Арктическом бассейне изучена слабо. Как правило, ее нерестовый ход начинается после распаления льда на реках, иногда подо льдом. Места размножения могут отстоять от устьев рек на разное расстояние — в небольших ручьях и речках это может быть 100–400 м, в крупных речных системах корюшка может подниматься на десятки и сотни километров. В р. Енисей нерестилища некоторых популяций корюшки расположены в 1000 км от устья. Размножение корюшки происходит при температуре воды +7...+10 °С на быстром течении и песчано-галечном грунте. После нереста самки и самцы сразу покидают нерестилища и скатываются вниз по течению, в эстуарий или море. Эмбриональное развитие происходит в течение 20 сут, и вскоре после вылупления личинки начинают активно питаться [1, 5, 13].

Питание. Во время морского нагула в питании корюшки преобладают морские ракообразные. В питании молоди наибольшее значение имеют эвфаузииды, мизиды Mysidae, амфиподы — гаммариды и гиперииды. В более старшем возрасте корюшка переходит на питание рыбной пищей, основу ее питания составляют массовые легкодоступные виды, главным образом молодь сиговых, тресковых, сельди (*Clupea* spp.), гольцов (*Salvelinus* spp.) и лососей (*Salmo* spp., *Oncorhynchus* spp.). Таким образом, в ранний период жизни зубатая корюшка выступает как конкурент, а во взрослом состоянии как хищник по отношению к обитающим с ней совместно морским, полупроходным и проходным видам. В реке до нереста и во время покатной миграции после нереста питается личинками пресноводных амфибиотических насекомых — ручейниками, веснянками, подёнками и хирономидами [1, 5, 12, 13].

Поведение. Особенности поведения зубатой корюшки изучены слабо. Корюшка — стайный вид, совершающий периодические миграции-откочевки вдоль берегов, а также от берега в сторону открытого моря и обратно. В период морского нагула не образует плотных скоплений, но в период анадромной миграции формирует большие стаи по несколько тысяч особей. Мощность хода тем больше, чем в более крупной реке проходит нерест. Во время анадромной миграции производители на нерест они не прекращают питание полностью, однако его интенсивность резко уменьшается, и у большей части мигрирующих на нерест рыб желудки пустые. Считается, что во время морских миграций корюшка держится в верхних слоях воды на глубине до 10 м [1].

У корюшки наблюдается сложная картина сезонных перемещений, связанных с зимовкой. В южных участках ареала (Охотское и Японское моря) часть особей уходит на зимовку

вдаль от берегов и проводит зиму в море. Часть особей предпочитает распресненную воду вблизи устьев крупных рек и в течение зимы остается в непосредственной близости от берегов. В бассейне Северного Ледовитого океана данные по зимнему распределению и поведению корюшки отрывочные. Известно, что она широко использует Обскую и Тазовскую губы как зимний биотоп, а также крупные заливы, находящиеся под сильным влиянием континентального пресноводного стока (Хатангский залив, Байдарацкая губа и др.) [13–16].

Распространение и миграции. Населяет побережье Северного Ледовитого океана от бассейнов Белого и Баренцева морей на восток до Берингова пролива и далее Северной Америки. Обитает по всей акватории Белого моря, в юго-восточной части Баренцева моря, но отсутствует на Мурманском берегу (баренцевоморском побережье Кольского полуострова). Обычна в Чёшской и Печорской губах, вблизи о-вов Колгуев и Вайгач, есть в прол. Югорский Шар, вдоль юго-западного побережья арх. Новая Земля. Далее на восток повсеместно от устья р. Кара и Карской губы до Берингова пролива. Исключение составляет только побережье п-ова Таймыр, однако это может быть следствием слабой изученности ихтиофауны этого региона. Есть в Хатангском и Пясинском заливах, реках Хатанга и Котуй [11, 17, 18]. В Тихом океане от Берингова пролива далее на юг вдоль восточного побережья Евразии до Корейского полуострова. Существование самовоспроизводящихся популяций на островах Северного Ледовитого океана маловероятно [1, 12, 13].

Зубатая корюшка не совершает отдаленных миграций во время морского нагула. Сомнительно использование термина «миграции» применительно к зубатой корюшке, так как отсутствуют цикличность и закономерность направления, протяженности и конфигура-

ции путей миграции в море. Скорее, речь идет про кочевки в поисках пищи, которые всегда проходят в районе континентального шельфа. Случаи нахождения корюшки в открытых водах Арктического бассейна над большими глубинами неизвестны. В Беринговом и Охотском морях может уходить от берегов на 100–200 км в летнее время, преследуя стаи молоди тихоокеанских лососей. Полупроходная корюшка не отходит от устьев рек более чем на 20–30 км [1, 12, 13, 19].

Численность. Оценки численности отдельных стад и вида в целом в Российском секторе Арктики недостаточно точны. В то же время по всей азиатской части ареала зубатая корюшка является объектом небольшого местного промысла, что свидетельствует скорее в пользу многочисленности локальных стад. Наиболее многочисленные популяции вида обитают в бассейнах Берингова и Охотского морей.

Хозяйственное значение. Практически во всех районах своего воспроизводства зубатая корюшка является традиционным объектом местного рыболовства. Промысловый лов корюшки осуществляется в Обской, Тазовской, Байдарацкой, Гыданской, Юрацкой губах и Енисейском заливе. Первостепенное значение имеет ее изъятие в процессе спортивного и любительского рыболовства. Стада, обитающие в отдаленных и труднодоступных районах, недоиспользуются. Значительный вылов корюшки происходит в зимний период рыбаками-любителями со льда [14, 16, 20, 21].

Изученность. Данные по арктическим популяциям корюшки отрывочные. По целому ряду локальных популяций сведения относятся к середине XX в. Оценки изменчивости, разнообразия жизненной стратегии и важнейших параметров структуры популяции (возрастной и половой состав, темп роста) отсутствуют или устарели.



Азиатская (зубастая) корюшка *Osmerus mordax*

Наличие угроз. Наиболее уязвимыми являются популяции корюшки, в своем размножении приуроченные к водоемам, расположенным вблизи населенных пунктов, или подверженные промыслу. Существенное воз-

действие оказывает вылов в зимний период, особенно на полупроходные и оседлые популяции.

Меры охраны. В настоящее время специальных мер охраны не разработано. Необходимы меры регулирования суточного изъятия

при любительском рыболовстве и контроль за их соблюдением в окрестностях крупных населенных пунктов. Стратегия охраны и рационального использования в отдаленных районах не разработана.

Сайка (*Boreogadus saida*)

Polar cod

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Actinopterygii
Отряд	Gadiformes
Семейство	Gadidae RAFINESQUE, 1810
Род	<i>Boreogadus</i> GÜNTHER, 1862
Вид	<i>Boreogadus saida</i> (LÉVÉRIER, 1774)

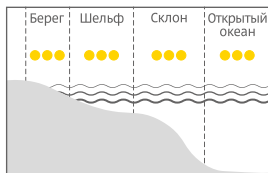
Характеристика

Длина, см	♂ 13–33, до 44	Масса, г	♂ 25–90, до 150
	♀ 13–36, до 40		♀ 25–100, до 230

Определительные признаки

Тело сильно утончается к хвосту. Три спинных плавника, два анальных. Спинные и анальные плавники широко расставлены. Начало первого анального плавника находится под началом второго спинного. Нижняя челюсть заметно выдается вперед. Хвостовой плавник заметно выемчатый. Есть маленький непарный усик на подбородке. Есть один ряд мелких зубов на верхней челюсти. На небных костях зубов нет. Боковая линия под вторым спинным плавником сильно и резко изломана, темного цвета на фоне более светлых боков тела. На голове нет пор каналов боковой линии.

Предпочитаемая зона обитания

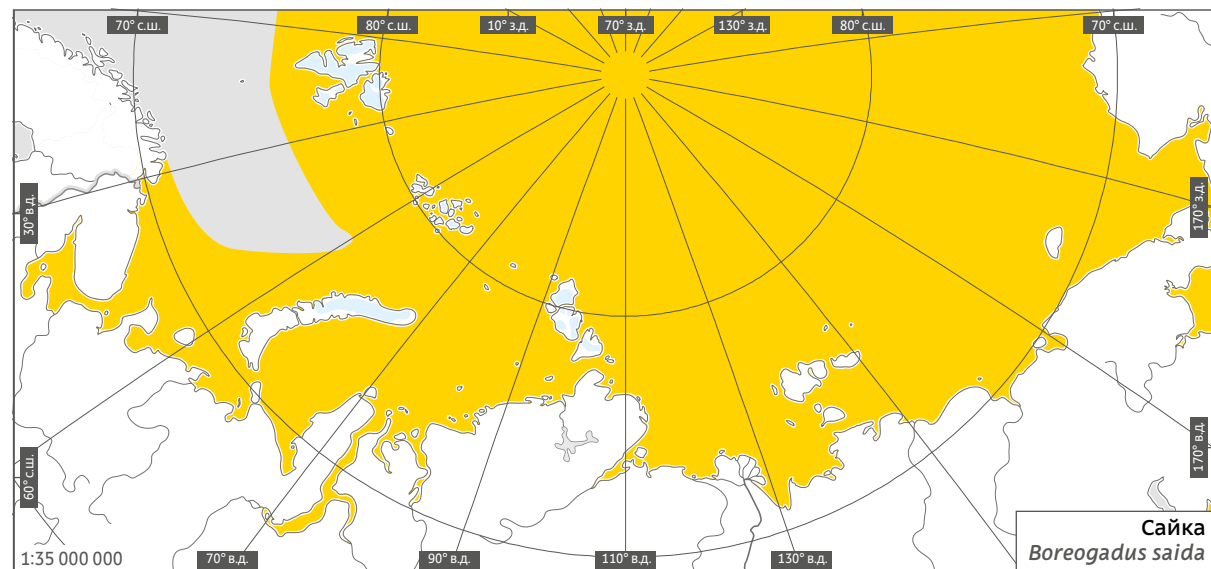


Охранный статус

МСОП **LC**

Красная книга РФ (2020) **—**

Популяционная структура. Степень изученности популяционной структуры сайки недостаточная. Предполагается, что, несмотря на распространение во всем Арктическом бассейне и отсутствие физических барьеров, вид подразделен на локальные пространственные группировки, приуроченные к разным морям. По ряду морфологических признаков

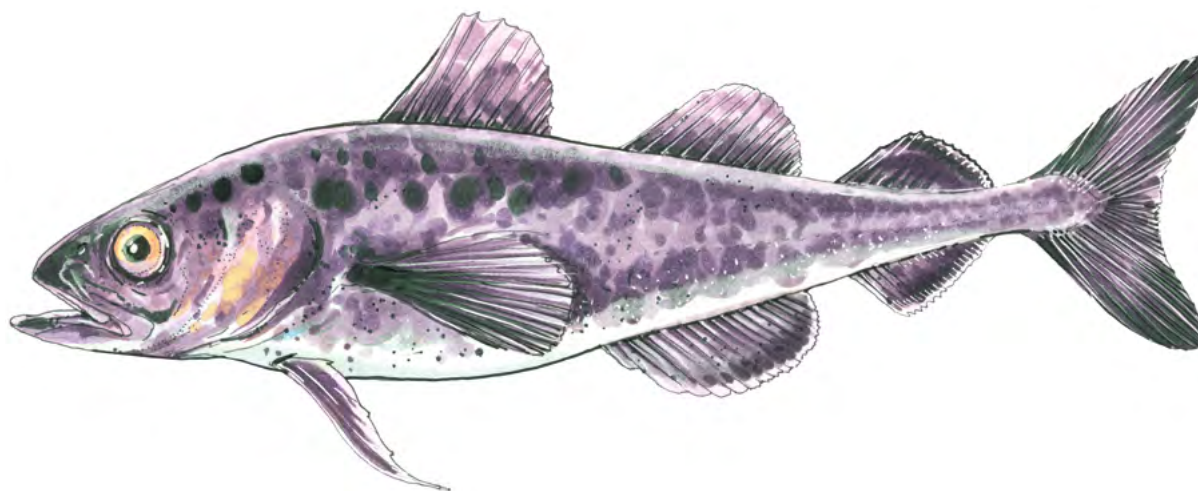


● область распространения

выделяются популяции морей Баренцева, Карского и Бофорта [1–4]. Более сложная внутривидовая структура наблюдается у сайки у западных берегов о. Гренландия и в море Баффина. В этом районе кроме типичной сайки (ekalluak) различают еще и сайку с более высоким телом и более глубоко вырезанным хвостовым плавником, имеющим закругленные лопасти (ordlek), который ранее выделялся в особый американско-гренландский подвид *Boreogadus saida polaris* или в особую, так называемую фьордовую форму

Boreogadus saida infraspecies agilis [2]. Однако современные оценки пространственной структуры вида, выполненные с применением молекулярно-генетических методов, свидетельствуют в пользу высокого мономорфизма сайки во всем бассейне Северного Ледовитого океана [5, 6].

Общая характеристика вида. Сайка — мелкий вид тресковых рыб, хорошо отличим от других видов семейства Тресковые. Голова сравнительно большая, наибольшая высота тела приходится на затылочную часть. Не-



парный подбородочный усик на нижней челюсти выражен слабо и иногда отсутствует у наиболее крупных особей. Его длина менее диаметра зрачка. Глаза большие, их диаметр составляет более 1/4 длины головы. Хвостовой плавник с глубокой вырезкой, края его лопастей слабо закруглены. Три спинных и два анальных плавника разделены большими промежутками длиной, примерно равной диаметру глаза. Длина основания третьего спинного плавника всегда больше длин оснований первого и второго спинных. Боковая линия на всем протяжении прерывистая, за первым спинным плавником круто спускается к средней линии тела, образуя под вторым спинным плавником волнообразные или резко зазубренные изгибы. Верх головы и спина серовато-коричневые, бока светлее, с фиолетовым или желтоватым отливом, брюхо серебристо-серое. По всему телу разбросаны многочисленные темные пигментные точки. Плавники, за исключением обоих анальных, темные. Половой диморфизм у сайки не выражен, самцы и самки по внешним признакам неотличимы между собой [2, 7].

Продолжительность жизни точно не определена. Источники, относящиеся к началу — середине XX в., указывают, что предельный возраст сайки составлял 8 лет. В настоящее время предельный возраст для сайки из Баренцева и Карского морей составляет не более 6 лет [8]. Возраст и размеры сайки существенно варьируют в разных участках Арктического бассейна. В южной части Баренцева моря, где сайка образует значительные плотности, длина тела рыб составляет 5–31 см при массе тела 10–230 г, возраст рыб от 1 года до 6 лет, преобладают рыбы в возрасте 3–4 лет. В этом районе самки в среднем крупнее самцов. В северной части Баренцева моря сайка имеет меньшие размеры — длина тела 6–23 см, масса 1–90 г. В конце XX — начале XXI в. повсеместно в Арктике наблюдается уменьшение размеров и продолжительности жизни сайки и более раннее наступление полового созревания.

Размножение и развитие. Половое созревание сайки в разных участках Арктического бассейна наступает в сходные сроки. Самцы становятся половозрелыми в возрасте 2 или 3 лет, самки — в возрасте 3 лет. Самцы и самки вступают в нерестовое стадо при дли-

не тела более 16–17 см. Плодовитость самок в зависимости от размеров варьирует от 1,8 до 68 тыс., в среднем около 15 тыс. икринок. Среди всех тресковых у сайки самая крупная икра: диаметр икринок составляет 1,4–2,1 мм. Внешний вид и строение икринок указывают на высокую приспособляемость для обитания в условиях Арктики — большие размеры, тонкая и непрочная оболочка, слабая пигментация, отсутствие жировой капли и высокая прозрачность. Соотношение самцов и самок в нерестовом стаде примерно равное, однако среди молодежи всегда наблюдается преобладание самцов [9, 10].

Нерест сайки происходит в феврале — апреле. Нерестилища расположены в основном в прибрежных, относительно мелководных районах. В Баренцевом море сайка размножается у берегов арх. Новая Земля, о-вов Вайгач, Колгуев, западного побережья арх. Шпицберген, у побережья п-ова Канин. Массовый нерест происходит подо льдом или среди плавучих льдов над глубинами 20–60 м, иногда нерест может быть в центральных участках моря над глубинами 200 м. Нерест сайки единовременный, вымет икры одной самки происходит за 1, реже 2 дня. Инкубационный период продолжительный и длится от 1,5 до 3,5 месяцев, в некоторых случаях при долгом периоде ледостава может достигать 4 месяцев. Выклев личинок происходит во время интенсивного распаления и разрушения льда: в западной части Баренцева моря в мае—июне, в восточном секторе — в июне—июле, в Карском море вылупление может затягиваться до сентября. После выклева личинки сайки держатся в верхних слоях воды, а по мере роста уходят на глубину до 10, реже до 20 м. По мере удаления от ледового припая личинки и ранняя молодь уходят на большую глубину [9].

Успешность воспроизводства сайки находится в сильной зависимости от внешних факторов. В Баренцевом море наиболее мно-

гочисленные и урожайные поколения сайки формируются в холодные годы, когда зона ледовой кромки и плавучих льдов простирается дальше всего на юг. В то же время на выживаемость поколений существенное влияние оказывают ветер и волнение — даже в холодные годы с частыми штормами выживаемость икры и личинок заметно падает. Икра, личинки и ранние мальки хорошо адаптированы к нестабильным и суровым условиям Арктики: для эмбрионов характерен длительный период резорбции желтка, у личинки наблюдается длительный период смешанного питания, личинки и мальки способны голодать длительное время, сохраняя жизнеспособность. Личинки и мальки сайки быстро плавают, демонстрируют хорошо выраженную поисковую реакцию, быстро расширяют спектр потребляемых пищевых объектов по мере роста, могут редко питаться, но долго переваривать заглоченную пищу.

Питание. Сайка — типичный арктический вид, ее питание происходит в течение всего года как у границы ледового припая, так и под паковыми льдами. Наименьшая интенсивность питания отмечена перед нерестом, в феврале, после нереста интенсивность откорма возрастает и достигает максимума во второй половине лета и осенью. В желудках сайки встречаются все обитатели водной толщи и придонных слоев моря [8, 11]. В Баренцевом море среди пищевых организмов обнаружен 61 вид, принадлежащий к 13 систематическим группам, наибольшее значение имеют 10–12 видов. В северной, северо-восточной и юго-восточной частях Баренцева моря первое место по массе и встречаемости в годовом рационе сайки занимают копеподы, из которых наибольшее значение имеют представители родов *Calanus*, *Metridia* и *Paraeuchaeta*, второе место — рыбы. Менее значительную роль в питании сайки имеют эвфаузииды, кумовые раки (Cumacea), крылоногие моллю-

ски [12]. В любое время года в разных морях и в Центральном Арктическом бассейне доля питающихся рыб превышает 80% [8]. Состав потребляемой пищи существенно различается в разных участках Северного Ледовитого океана. В море Бофорта и прибрежных районах Карского моря сайка питается почти исключительно зоопланктоном (Copepoda и Euphausiacea). Вдали от материкового побережья и в открытых районах Арктики рацион сайки более чем на 1/4–1/3 состоит из личинок, молоди и взрослых арктических рыб — рогатковых, главным образом ицелов (*Icelus* spp.), люмпенусов (*Lumpenus* spp.), липарисов (*Liparis* spp.), ликодов (*Lycodes* spp.), самой сайки и полярной трески (*Arctogadus* sp.). Рыба в желудках сайки встречается круглый год. Наиболее широкий спектр потребляемых сайкой видов рыб наблюдается у кромки льдов, тогда как под паковыми льдами большую часть потребляемой рыбной пищи составляют сама сайка и молодь арктической трески (*Arctogadus glacialis*). Считается, что сайка очень прожорлива и может заглатывать крупную рыбу, которая немногим уступает ей по длине тела.

Поведение. По своему образу жизни сайка — стайная, массовая пелагическая рыба, особенно охотно она держится в разреженных льдах и под паковыми льдами Центрального Арктического бассейна. В некоторые периоды года может быть дифференцировка в формировании стай и их распределение. Так, в море Бофорта в предзимний период сеголетки и молодь сайки формируют неустойчивые стаи и разреженные скопления на глубинах до 60 м. Крупная половозрелая сайка держится на более глубоких горизонтах — до 200 м. При этом как неполовозрелая, так и половозрелая сайка предпочитают воды с температурой около -1 °C. С установлением ледового покрова вертикальная стратификация нарушается и формируются смешанные скопления на

глубинах от 10 до 100 м [13, 14]. В некоторых районах моря Бофорта мощные зимние скопления образуются на глубине 200–220 м [15]. Вертикальные и горизонтальные перемещения сайки в некоторых случаях могут определяться влиянием рыбоядных морских млекопитающих, которые охотно потребляют сайку в зимнее время. В море Бофорта в период полярного дня сайка предпочитает глубины около 200 м, в период полярной ночи она перемещается на более высокие горизонты — 60–90 м. Отмечено, что сайка при высокой концентрации китов и тюленей предпочитает находиться на глубине более 180 м. В районах, где численность китов и тюленей невысокая, молодь и взрослая сайка могут находиться в верхних водных горизонтах (0–80 м) весной и осенью, совершая суточные перемещения, поднимаясь в ночное время к поверхности, а в дневное уходя на глубину [16]. В местах с большим количеством битого льда для сайки характерно формирование небольших стоек по 20–30 особей, которые предпочитают держаться в расщелинах между льдинами, в слоях льда на разных глубинах, придерживаясь приповерхностных вод. Тем самым сайка активно использует укрытия из разрушенных льдов и нагуливается на плотных скоплениях планктонных ракообразных [17]. По-видимому, сайка весьма требовательна к содержанию кислорода в воде. В Карском море она не встречается в местах, где содержание кислорода в воде составляет менее 80% насыщения [1].

Распространение и миграции. Сайка распространена по всему Северному Ледовитому океану и обычна во всех континентальных морях Арктики. В отличие от других типичных арктических рыб в зимнее время она в массовых количествах заходит в Белое море, обычна у п-ова Канин и у восточных берегов Кольского полуострова, но отсутствует в западной части Баренцева моря. Повсеместно распространена от прибрежных

мелководий до открытых бассейнов в морях Карском, Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском, вокруг архипелагов Новая Земля и Земля Франца-Иосифа, обычна в Беринговом проливе и Анадырском заливе. Обычный вид в Канадском секторе Арктики, включая побережье п-ова Лабрадор, о-ва Баффинова Земля и Гренландия. Обычна в водах высоких широт (далее 80° с. ш.) и под самим Северным полюсом [2]. Будучи самым массовым видом рыб в Арктическом бассейне, сайка встречается в разных биотопах — водах прибрежного мелководья, полузакрытых бухтах, участках арктического и субарктического шельфа, континентального склона и в толще воды [18–20].

Сайка — вид с высокой подвижностью, благодаря этой способности она легко преодолевает большие пространства, и весьма возможно, что редкие ее встречи в местах с высокой температурой имели место при ее передвижениях из одного района в другой. Вместе со льдами сайка заходит в районы, где в другие сезоны года не встречается. Именно таким образом с установлением ледового покрова в проливах Воронка и Горло Белого моря происходит ее заход в центральные районы Белого моря зимой. Сайка встречается на самых разных глубинах. В Канадском секторе Арктики сайка может опускаться до глубины 350 м, в Баренцевом море — до 340 м. В Карском море случаи поимки сайки зарегистрированы на глубине 520 м. Обычные горизонты распределения сайки в большинстве морей Арктики — до 300 м. Сайка предпочитает холодную воду с температурой ниже 0 °С, подавляющее большинство ее находок приурочено к местам с температурой воды -1 °С. В то же время известно, что сайка может быть встречена в районах с температурой воды +4 °С (Баренцево море). В подавляющем большинстве случаев сайка предпочитает воды с соленостью 34...35 psu,

при этом обычным явлением является кратковременный заход в районы с пониженной соленостью [1, 2].

Численность. Сайка — самый массовый вид пелагических рыб во всем Арктическом бассейне. Образует мощные скопления в морях Арктики, достигая плотности до 300 экз./м³. По данным траловых съемок, в Карском море на площади 39 тыс. км² биомасса сайки оценивается в 97 тыс. т, или 2,48 т/км². В то же время биомасса сайки распределена неравномерно — в северных районах Баренцева и Карского морей на 100-метровых изобатах в летнее время плотность составляет всего 0,011 т/км², тогда как в южных районах Карского моря в некоторых участках она составляет 3,3 т/км² [8].

Хозяйственное значение. Сайка является промысловым видом в ряде стран, в том числе и в России, однако рассматривается как малоценный и второстепенный объект местного промысла. В то же время сайка является одним из важнейших компонентов в полярных морских экосистемах и ключевым видом в их структурно-функциональной организации. Сайка в отдельные периоды и в ряде районов является первостепенным объектом питания для морских млекопитающих. Отмечается, что благодаря сайке происходит перенос вещества и энергии в арктических экосистемах от придонных областей к приповерхностным [8, 21].

Изученность. Несмотря на высокую численность, повсеместную встречаемость и некоторое хозяйственное значение, изученность сайки на сегодняшний день недостаточная. В первую очередь это относится к труднодоступным участкам Центрального Арктического бассейна, покрытым льдами в течение всего года, и к удаленным участкам морей Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского. В связи с этим относительно слабо изучена популяционная структура,

географическая изменчивость морфологических и популяционно-генетических признаков вида и особенности его воспроизводства в разных морях.

Наличие угроз. Достоверных угроз существованию вида не установлено. Считается, что промысел сайки в Баренцевом море мог привести к сдвигам в возрастной структуре локальной группировки, омоложению стада и раннему половому созреванию [8]. Тем не менее в остальных участках Северного Ледовитого океана степень антропогенного воздействия на сайку низкая. Установлено, что сайка может быстро накапливать некоторые виды загрязнителей, в первую очередь — нефтепродукты, и тем самым служить биоиндикатором уровня загрязнения в экосистеме. В то же время достоверных данных о существенном негативном влиянии на состояние вида небольших доз загрязнителей не установлено [22].

Меры охраны. В настоящее время специальных мер охраны не разработано. Считается, что необходима коррекция промыслового изъятия в некоторых участках Арктики с учетом естественных колебаний возрастного состава и урожайности поколений [8].

Колюшка девятииглая (*Pungitius pungitius*)

Ninespine stickleback

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Actinopterygii
Отряд	Gasterosteiformes
Семейство	Gasterosteidae BONAPARTE, 1831
Род	<i>Pungitius</i> COSTE, 1848
Вид	<i>Pungitius pungitius</i> (LINNAEUS, 1758)

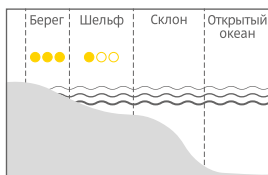
Характеристика

Длина, см	♂ 30–65 (90?)	Масса, г	♂ 1,1–8,4
	♀ 30–70 (90?)		♀ 1,3–8,8

Определительные признаки

8–10 спинных колючек, направленных в разные стороны. Незазубренных брюшных колючек 2, по 1 с каждой стороны тела. В передней части нет костных щитков. На хвостовом стебле киль, образованный мелкими костными пластинками. На брюхе треугольная или ланцетовидная костная пластинка. Рыло умеренно длинное, не трубковидное.

Предпочитаемая зона обитания

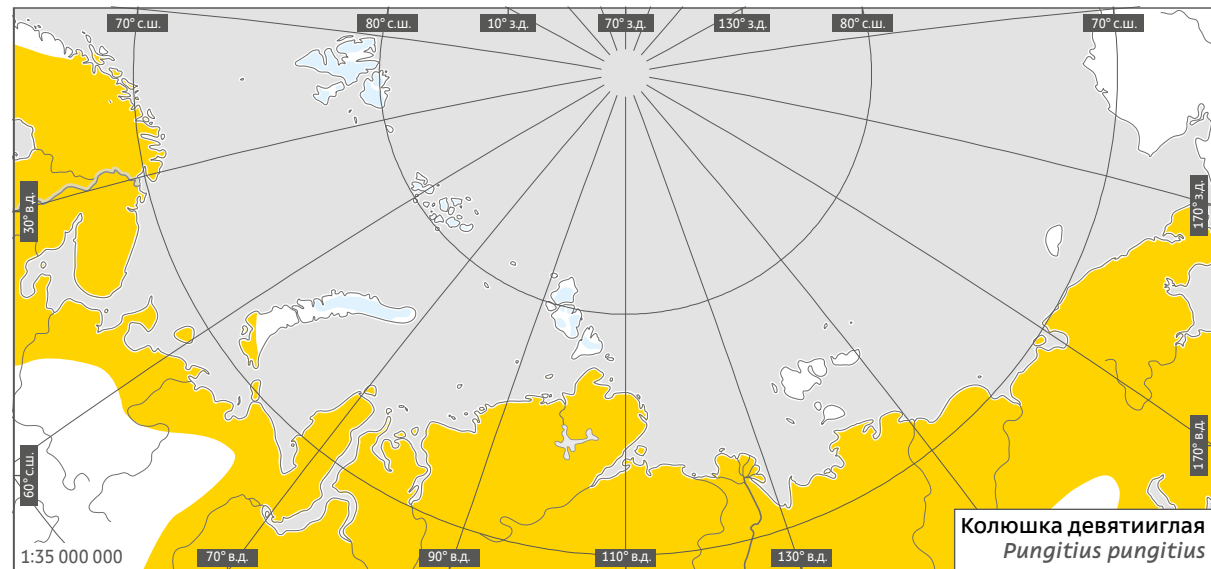


Охранный статус

МСОП **LC**

Красная книга РФ (2020) **—**

Популяционная структура. Ранее в составе вида выделялось до 4 подвидов, из которых 2 подвида повышены в статусе до видового уровня (амурская *Pungitius sinensis* и сахалинская колюшки *Pungitius tumensis*). По современным представлениям выделяется два подвида — *Pungitius pungitius pungitius*, занимающий широкий ареал от Приморья до Берингова пролива и по всему Арктическому побережью Евразии, и *Pungitius pungitius lae-*

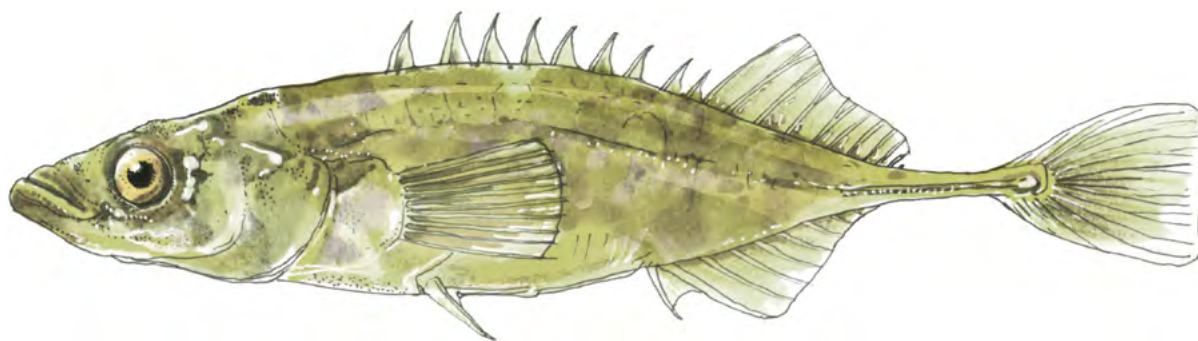


● область распространения

vis, населяющий водоемы Западной Европы. У девятииглой колюшки описаны жилые и проходные формы, но настоящей морской формы не описано [1,2].

Общая характеристика вида. Тело веретенообразное, в сечении овальное. Наибольшая высота тела на уровне переднего края грудных плавников. Рыло коническое, умеренно длинное, но не бывает в форме трубки. Голова и передняя часть голые или покрыты очень мелкими костными пластинками на участке над грудными плавниками. Хорошо развит

боковой тазовый отросток, достигающий основания грудного плавника. На хвостовом стебле хорошо выраженный киль, образованный мелкими острыми костными пластинками. Окраска тела различается в разное время года. Зимой спина и голова темно-голубые или зеленые, бока серебристые с мелкими темными пигментными пятнышками, плавники бесцветные. Летом спина и бока тела оливково-зеленые, хвостовой стебель темно-зеленый, брюхо светло-зеленое с желтым оттенком. Низ головы оранжевый или красноватый. В период



нереста бока и брюхо самцов становятся темно-зелеными, почти черными, лучи брюшного плавника приобретают белый цвет. У самок во время нереста на боках появляется блестящее серебристое пятно. У самцов и самок во время нереста плавники становятся желтовато-серыми, а их ветвистые лучи более темными, они хорошо выделяются на фоне более светлой лопасти. Колючки спинного плавника с рудиментарной мембраной у заднего края. Хвостовой плавник прямой или редко слегка выпуклый [1, 3, 4].

Продолжительность жизни до 5 лет, нерестовое стадо состоит преимущественно из особей в возрасте трех-четырёх лет.

Размножение и развитие. Половое развитие девятииглой колюшки наступает в возрасте 2–3 лет, хотя данные по всему ареалу неполные. Предположительно, в более южных участках ареала большая часть популяции, и самцы, и самки, становятся половозрелыми на втором году жизни, тогда как в северных участках, в бассейне Северного Ледовитого океана, массовое созревание происходит на год позже. В Арктическом бассейне нерест проходит в легнее время, в июне – августе, при температуре воды от 4–6 до 14 °С. Нерестилища могут располагаться в пресной или солоноватой воде, но нерест при океанической солености не описан. Нерестилища девятииглой колюшки расположены на глу-

бине от нескольких сантиметров до 1 м. Для девятииглой колюшки характерен порционный нерест, при этом после вымета каждой порции икры самки уходят с нерестилищ и интенсивно нагуливаются для созревания следующей генерации икринок. Продолжительность нереста каждой самки в условиях холодноводных водоемов может растягиваться до 1,5 месяца. В каждой из порций содержится 40–130 икринок, общая плодовитость за период размножения достигает 400 икринок. Икринки янтарно-желтого или оранжевого цвета с диаметром 1,4–1,8 мм. Самец сооружает шаровидное гнездо, которое редко лежит на дне, чаще оно приклеено к стеблям водных растений с помощью его кожных слизистых выделений. Самец охраняет икру и выклюнувшуюся молодь в течение 5–6 дней, причем для вылупившихся личинок он строит второе гнездо, которое расположено выше первого. После нереста проходные особи уходят в море, но массового ската отнерестившихся рыб не отмечено. Пресноводные остаются в своем водоеме. У девятииглой колюшки наблюдается высокая посленерестовая гибель, которая может наступать вскоре после нереста. Более того, часть самцов, охраняющих отложенную икру, может погибнуть до выклева молоди [1].

Питание. Девятииглая колюшка неразборчива в выборе объектов питания и потребляет все виды доступного корма в морских

и пресноводных экосистемах. Первоочередное значение в питании колюшки играют разнообразные мелкие водные беспозвоночные, обитающие в придонном слое воды. В морской воде это амфиподы, мизиды, малощетинковые черви, в пресных водах это личинки амфибиотических насекомых (веснянки, подёнки, ручейники, хирономиды). Девятииглые колюшки могут эффективно извлекать из илистых грунтов или расщелин между гравием дна водоемов погруженных водных беспозвоночных. В солоноватоводных и морских экосистемах девятииглые колюшки легко переходят на питание зоопланктоном при появлении его в больших концентрациях, при этом колюшки переходят от придонного к пелагическому образу жизни. Колюшка может переходить на питание мелкими личинками и мальками рыб, но, как правило, в случае их массового появления в водоеме [1, 5].

Поведение. В период размножения самцы колюшки демонстрируют ярко выраженное территориальное поведение. Во время нагула рыбы держатся небольшими стайками по несколько десятков особей, очень редко образуют большие стаи. В целом девятииглая колюшка почти не образует больших скоплений ни в морских, ни в пресноводных экосистемах, встречаясь повсеместно, но в относительно небольших количествах. Считается, что проходная колюшка совершает сезонные кочевки, перемещаясь весной и летом в мелководные участки, и там совершает возвратно-поступательные перемещения в соответствии с картиной морских приливов и отливов. Весной и летом колюшка часто остается в лужах на литорали моря, остающихся после отлива. Девятииглая колюшка непуглива и часто встречается в одних скоплениях с другими видами рыб. При появлении опасности стремится занять укрытый биотоп под нависающими стеблями водных растений, под любыми крупными подводными



Колюшка девятииглая *Pungitius pungitius*

ми предметами (деревья, валуны). В целом в летнее время и молодь, и взрослые колюшки предпочитают участки моря с небольшой соленостью. В зимнее время девятииглые колюшки обычны в воде с соленостью до 32 psu. Во время нагула каждая особь осуществляет самостоятельный поиск пищевых объектов и степень согласованности действий в стае низкая. По-видимому, девятииглая колюшка совершает перемещения-кочевки небольшой протяженности от десятков-сотен метров до 20–30 километров [1].

Распространение и миграции. Циркумполярный вид, занимает обширный ареал в Голарктике, встречаясь в водоемах самого разного типа — от мелких луж и небольших термокарстовых озер до крупных речных систем. Обычна в прибрежных участках морей, встречается в очень широком диапазоне температуры и солености. Обычна на небольших глубинах, но редка над глубинами более 10 м. Осваивает крупные озера, реки, включая небольшие ручьи, в небольших реках может достигать самых верховьев. По Арктическому побережью Северного Ледовитого океана обитает повсеместно: в небольших бухтах и крупных заливах, в дельтах рек, вдоль по-

логого склона и у скалистых берегов, вверх по рекам проникает в участки, удаленные от моря на 500–1000 км. В то же время существование девятииглой колюшки в пресноводных водоемах или участках морского побережья островов Северного Ледовитого океана изучено недостаточно. Есть отрывочные сведения о нахождении девятииглых колюшек в Карском море у восточного побережья арх. Новая Земля [1, 2, 6].

Данные по миграциям отрывочны. Считается, что девятииглая колюшка не совершает отдаленных миграций и весь свой жизненный цикл проводит на небольшом пространстве. Кочевки колюшки в море изучены слабо, по-видимому, это пищевые перемещения, которые определяются наличием в водоеме скоплений доступных кормовых объектов. В море, как правило, кочевки колюшки происходят вдоль береговой линии, и только в конце осени — начале зимы колюшки отходят от береговой линии в сторону более глубоких участков. Миграции пресноводной колюшки в реках и озерах не изучены, вероятно, она ведет оседлый образ жизни и не совершает сколько-нибудь выраженных сезонных перемещений [1, 2].

Численность. Оценка численности для крупных регионов не проводилась. Имеющиеся в настоящее время данные относятся к отдельным рекам и нуждаются в уточнении [7]. Несмотря на широкую встречаемость и высокую толерантность вида к условиям обитания, численность в целом низкая, существенно меньше, чем у трехиглой колюшки. Девятииглой колюшке несвойственны резкие колебания численности в отдельные годы, взрывоподобный рост численности для этого вида не описан.

Хозяйственное значение ничтожно. Ранее добывалась наряду с трехиглой колюшкой в некоторых районах (Балтийское море), но никогда не учитывалась как отдельный объект. Не представляет интереса как пищевой объект. Имеющиеся указания на использование девятииглой колюшки как корма для ездовых и охотничьих собак на Севере нуждаются в уточнении, ибо неясно, о каком виде колюшек идет речь [5].

Изученность крайне неравномерная. Колюшка из бассейнов Балтийского и Белого морей в прошлом была объектом внимания как один из компонентов прибрежных экосистем, а также модельным объектом для изучения ряда аспектов биологии видов семейства Gasterosteidae (особенности эмбриогенеза, анализ вкусовой чувствительности, иммунологические реакции и т. д.). В то же время на подавляющем протяжении ареала ввиду ничтожного хозяйственного значения колюшки специальные исследования не проводились, данные по биологическим и морфологическим особенностям отсутствуют. В первую очередь это относится к Арктическому бассейну.

Наличие угроз. Достоверных угроз существованию вида не установлено.

Меры охраны. В настоящее время ввиду отсутствия угроз специальных мер охраны не разработано.

Колюшка трехиглая (*Gasterosteus aculeatus*)

Three-spined stickleback

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Actinopterygii
Отряд	Gasterosteiformes
Семейство	Gasterosteidae BONAPARTE, 1831
Род	<i>Gasterosteus</i> LINNAEUS, 1758
Вид	<i>Gasterosteus aculeatus</i> LINNAEUS, 1758

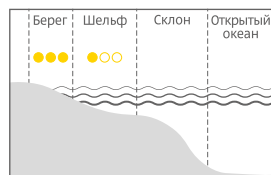
Характеристика

Длина, см	♂ 4–10	Масса, г	♂ 2,6–12,3
	♀ 4–11		♀ 2,9–13,1

Определительные признаки

Тело сильно утончается к хвосту. Три спинных плавника, два анальных. Спинные и анальные плавники широко расставлены. Начало первого анального находится под началом второго спинного. Нижняя челюсть заметно выдается вперед. Хвостовой плавник заметно выемчатый. Есть маленький непарный усик на подбородке. Есть один ряд мелких зубов на верхней челюсти. На небных костях зубов нет. Боковая линия под вторым спинным плавником сильно и резко изломана, темного цвета на фоне более светлых боков тела. На голове нет пор каналов боковой линии.

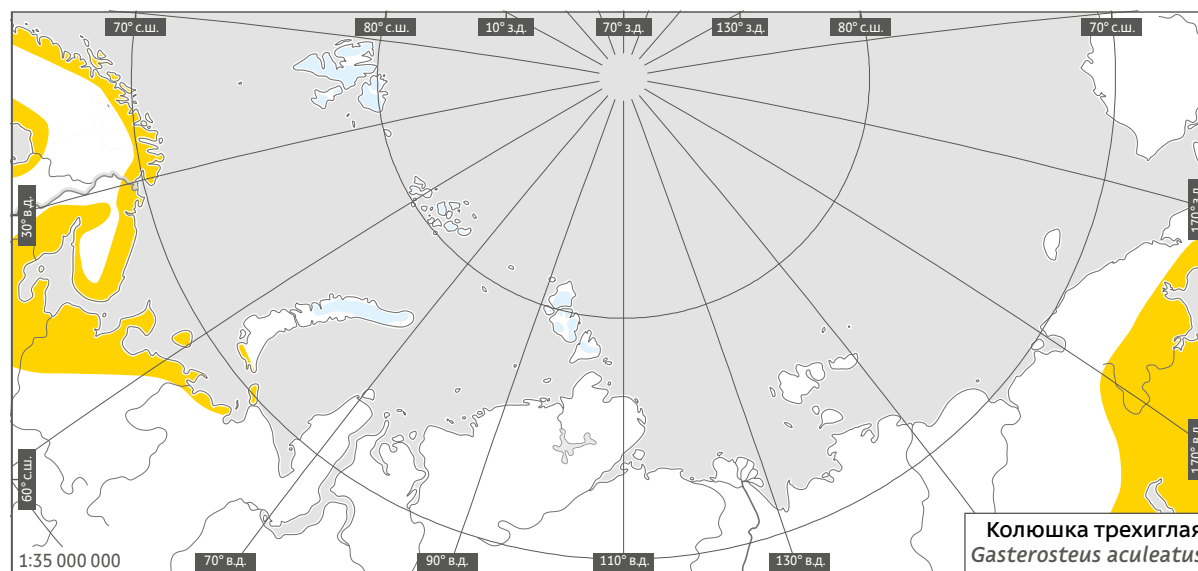
Предпочитаемая зона обитания



Охранный статус

МСОП **LC**Красная книга РФ (2020) **—**

Популяционная структура. У трехиглой колюшки подвиды не выделяются, но на всем ареале наблюдается высокая морфологическая и генетическая изменчивость. По морфологическим признакам выделяются три формы — *trachurus*, *semiarmatus* и *leurus*, различающиеся по числу боковых костных щитков на теле и типу жизненного цикла. Первая и вторая



● область распространения

формы ведут проходной образ жизни, третья отмечена только в пресных водах. Частота встречаемости форм в разных частях ареала различна, между ними возможны переходы, иногда формы симпатричны и особи разных форм могут размножаться совместно. В других случаях между формами наблюдается репродуктивная изоляция [1, 2]. По современным данным, число щитков на боках тела находится под контролем экспрессии нескольких регуляторных генов. Трехиглая колюшка рассматривается как сложнокомплексный вид,

представляющий собой систему частично или полностью обособленных географических и экологических группировок.

Общая характеристика вида. Тело веретенообразное, в сечении овальное или слегка сжатое с боков. Наибольшая высота тела на уровне второй или третьей колючки. Рыло коническое, иногда слегка трубковидное. Кости жаберной крышки хорошо выражены. На челюстях, сошнике, небных и глоточных костях зубов нет. В жаберной перепонке три луча. Хвостовой стебель тонкий. Три спинные



колючки и брюшные плавники представлены одной мощной колючкой. Вне периода нереста окраска рыб пелагическая — зеленоватая или оливковая спина, серебристые бока, белое или серебристое брюхо. Все плавники сероватые или бесцветные. У трехиглой колюшки наблюдается половой диморфизм: самки отличаются от самцов меньшими индексами относительной длины головы и относительным диаметром глаза [3, 4].

В разных популяциях предельный возраст варьирует, чаще всего продолжительность жизни не превышает 7 лет, наибольшую долю в популяции среди половозрелых рыб составляют особи в возрасте 4–5 лет. Длина тела варьирует незначительно, на всем ареале длина половозрелых рыб варьирует от 4 до 11 см, большая часть половозрелых особей имеет длину тела около 8 см.

Для колюшки отмечены резкие колебания численности. В отдельные годы численность трехиглой колюшки в некоторых регионах может увеличиваться взрывоподобно, как, например, на востоке п-ова Камчатка, начиная с конца 1970-х гг. В Белом море очень

высокая численность трехиглой колюшки наблюдалась до начала 1970-х гг., после чего до начала 2000-х гг. ее численность была на очень низком уровне. С 2010-х гг. вновь наблюдается ее рост.

Размножение и развитие. Половой зрелости трехиглая колюшка достигает в возрасте 2–4 года. В бассейне Северного Ледовитого океана половое созревание наступает позже, в умеренных водах Охотского моря — раньше. Нерест в арктической зоне происходит в летнее время. Нерест порционный, самки колюшки выметывают 2 или 3 генерации икринок; обычно в генерации 350–700 икринок, средняя плодовитость самок около 1 тыс. икринок. Икра желтого цвета, диаметром до 1,8 мм. В южных участках ареала число порций больше и может достигать до 10. Во время периода размножения у самцов появляется яркий брачный наряд — спина и бока тела становятся бирюзовыми или ярко-зелеными, нижняя часть боков и брюхо — ярко-красными. Самец трехиглой колюшки из кусочков растительности сооружает гнездо на дне водоема или на стеблях водных растений.

Гнезда трехиглой колюшки располагаются на глубине от нескольких сантиметров до 1,5 м. Обычно в одном гнезде откладывают икру несколько самок. После оплодотворения икры и заполнения гнезда самец агрессивно охраняет гнездо, аэрирует отложенную икру. Выклев личинок происходит через 8–12 дней, самец охраняет вылупившуюся молодь в течение 5–7 дней, после чего покидает гнездо. В популяциях колюшки преобладают первые нерестующие особи; считается, что большая часть производителей гибнет после первого нереста [2, 5, 6].

Питание. Спектр питания трехиглой колюшки весьма широк. Во время морских миграций колюшка потребляет преимущественно придонных морских беспозвоночных — ракообразных, много- и малощетинковых червей, мелких брюхоногих моллюсков. Реже в море она переходит на питание зоопланктоном (ветвистоусыми рачками, мизидами). В пресноводных биотопах колюшка переходит на питание любыми доступными видами корма. Основу питания в пресных водах составляют личинки амфибиотических насекомых — веснянок, подёнок, ручейников, хирономид. В случае появления в водоеме массового и легкодоступного корма, например икры и трупов тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) после их нереста, колюшка переходит на потребление этого корма. В целом трехиглая колюшка неразборчива в выборе кормовых объектов, легко переходит с одного объекта на другой, в ряде случаев может переходить на потребление растительной пищи — фитопланктона, а также детрита [2].

Поведение. В период размножения самцы демонстрируют ярко выраженное антагонистическое поведение, вне сезона размножения во время нахождения в море колюшка ведет стайный образ жизни, численность стай может достигать сотен тысяч и даже мил-



Колюшка трехиглая *Gasterosteus aculeatus*

лионов особей. В реках и небольших озерах стайный инстинкт также хорошо выражен, но стаи редко бывают многочисленными, состоят из десятков и сотен особей. Во время анадромной миграции колюшка сбивается в плотные ходовые стаи и двигается вверх по течению вдоль берегов на глубине не более 1,5 м. Достигнув нерестилищ, стаи быстро распадаются. Покатная миграция отнерестившихся рыб выражена менее отчетливо. Молодь, как и взрослые особи, ведет стайный образ жизни.

Во время нереста самец колюшки крайне агрессивен и выталкивает конкурентов с охраняемого участка, принимает устрашающие позы, раскрывая грудные плавники и растопыривая жаберные крышки. Схватки между самцами равной силы могут продолжаться в течение нескольких часов. Как правило, проигравшая поединок особь в течение нескольких минут теряет брачный наряд и приобретает блеклую окраску [2].

Распространение и миграции. Трехиглая колюшка занимает обширный ареал в северной части Атлантического и Тихого

океанов. В бассейне Северного Ледовитого океана обычна в Белом море и у Кольского полуострова, далее на восток до устья р. Кары и в районе прол. Маточкин Шар. Вопрос о существовании популяций колюшки к востоку от прол. Карские Ворота открыт. В настоящее время нет надежных данных, свидетельствующих о присутствии колюшки в Обской губе или устье р. Лены, равно как и в других участках морей Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского. Популяции трехиглой колюшки появляются южнее м. Дежнева, от Анадырского лимана далее на юг до Корейского полуострова, южных Курильских островов и Японии. Трехиглая колюшка обитает в самых разных водоемах — от ультраолиготрофных с минерализацией менее 10 мг/л до супергалинных с соленостью до 100 psu и даже в термальных потоках п-ова Камчатка. Колюшка может жить в торфяных карьерах и термокарстовых озерах, где не живет никакая другая рыба [2, 7].

Данные о морских миграциях колюшки скудные. У колюшки выделяются три экологические формы: морская, проходная и пресноводная. Морская форма проводит весь свой жизненный цикл в море, встречается в Белом море. Особи ведут пелагический образ жизни и довольно далеко (на десятки километров) уходят от берегов в море. Весной и летом они подходят к берегам для размножения, которое происходит на прибрежных мелководьях при солености около 20 psu. Проходная форма колюшки нагуливается в море, но для размножения поднимается в ручьи, реки и лиманы рек. В море она, как и морская форма, может уходить от берегов на несколько десятков километров. По рекам проходная колюшка может подниматься на 100–200 км. После нереста производители погибают или скатываются в море. Пресноводная форма постоянно живет и размножается в пресной воде, не выходя в море [8].

Численность. Оценка численности локальных популяций трехиглой колюшки в Арктическом бассейне не проводилась. По-видимому, в этом регионе численность колюшки находится на историческом уровне и сохраняется природный ритм ее динамики.

Хозяйственное значение. В начале — середине XX в. существовал специальный промысел колюшки в Белом и Балтийском морях, а также на п-ове Камчатка в периоды высокой численности вида. Колюшка дает рыбий жир и тук высокого качества. В настоящее время масштабный промысел не ведется, но ее добывают в некоторых районах в качестве удобрения для сельскохозяйственных культур.

В то же время колюшка играет весьма важную экосистемную роль, являясь промежуточным звеном в пищевых сетях водоемов и околородных сообществ. Колюшку поедают многие виды рыб (гольцы, лососи, сиги, щука, налим, треска, бельдюга, рогатковые). Колюшка является важным элементом питания хищных наземных животных — норки, выдры, медведя (на п-ове Камчатка), рыбоядных птиц.

Изученность. Трехиглая колюшка — один из наиболее изученных видов костистых рыб, в настоящее время ее геном считается расшифрованным. Вскрыты многие закономерности формирования разнообразия жизненной стратегии, взаимоотношения между разными экологическими формами. В то же время остается слабо изученной географическая изменчивость на уровне популяций, данные по крайним популяциям неполные. Наименее изученными являются популяции в бассейне Северного Ледовитого океана, кроме бассейна Белого моря.

Наличие угроз. Достоверных угроз существованию вида не установлено.

Меры охраны. В настоящее время ввиду отсутствия угроз специальных мер охраны не разработано.

Европейская навага (*Eleginus navaga*)

Navaga

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Actinopterygii
Отряд	Gadiformes
Семейство	Gadidae Rafinesque, 1810
Род	<i>Eleginus</i> FISCHER, 1813
Вид	<i>Eleginus navaga</i> (WALBAUM, 1792)

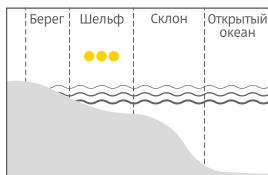
Характеристика

Длина, см	♂	20–30, до 42	Масса, г	♂	70–100, до 700
	♀	20–30, до 44		♀	70–100, до 700

Определительные признаки

Три спинных плавника, два анальных, все плавники разделены широкими промежутками. Хвостовой плавник усеченный или слабовеямчатый. На подбородке очень короткий усик длиной менее диаметра зрачка. Нижняя челюсть немного короче верхней. Небных зубов нет. На голове нет отверстий каналов сейсмической системы. Жаберных тычинок на одной жаберной дуге 23–28, в среднем 25.

Предпочитаемая зона обитания

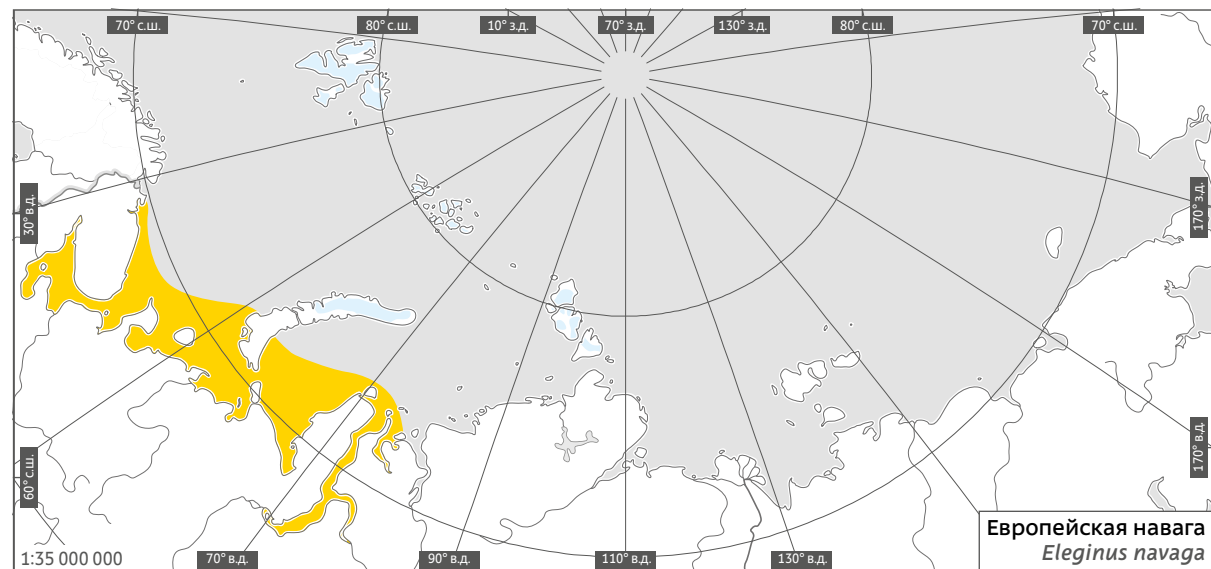


Охранный статус

МСОП **LC**

Красная книга РФ (2020) **—**

Популяционная структура. У европейской наваги не выявлены подвиды, однако на основании комплексного анализа возрастного состава, морфологических особенностей, состава паразитофауны, популяционно-генетических параметров, а также мечения было выявлено, что навага распадается на ряд локальных популяций, между которыми обмен генами ограничен. Размеры локальных популяций опре-

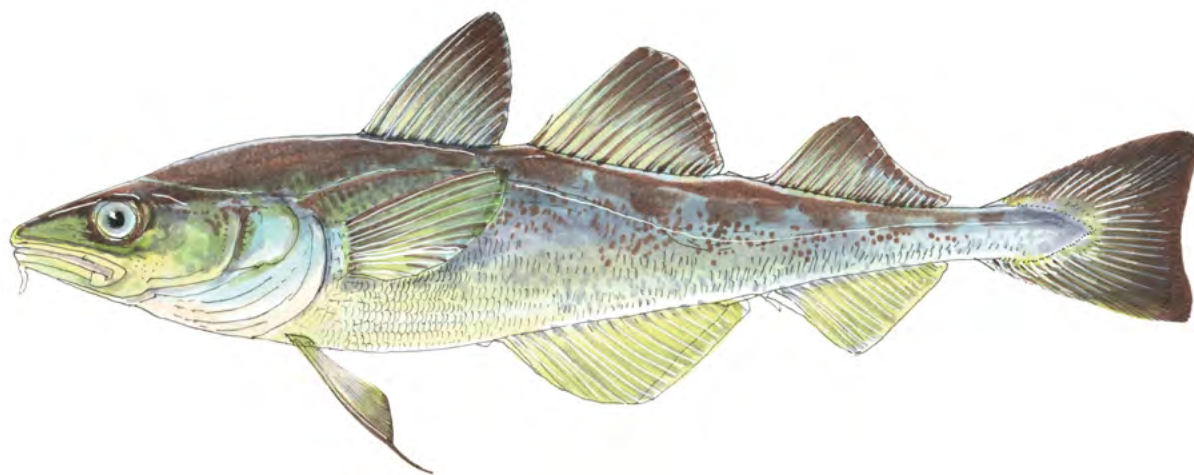


● область распространения

деляются геоморфологией береговой линии и гидрологическими особенностями участков моря. В Белом море выделяется несколько таких группировок, приуроченных ко всем заливам, а также к прол. Воронка Белого моря. В восточной части Баренцева моря выделяются группировки из Чёшской губы и наиболее многочисленная группировка-популяция из Печорского моря [1].

Общая характеристика вида. Навага — вид тресковых рыб, приуроченный к мелководным районам северных морей, в открытом

море крайне редка. Это массовая некрупная рыба. Тело веретеновидное, округлое в сечении. Наибольшая высота тела на уровне заднего края жаберной крышки. Тело утончается к хвосту. Три спинных и два анальных плавника, разделенные широкими промежутками. Хвостовой плавник усеченный или слабовеямчатый. Рот полунижний, верхняя челюсть слегка нависает над нижней. На подбородке короткий (длиной менее диаметра зрачка) усик, который менее выражен у крупных половозрелых особей. На голове нет пор сейсмической



сорной системы. Боковая линия прямая или тянется пологой дугой от головы до начала второго спинного плавника, далее резко опускается вниз и идет до основания хвостового плавника прерывистыми участками. У наваги поперечные отростки позвонков длинные, на конце с расширением, куда входят отростки плавательного пузыря. Жаберных тычинок на первой жаберной дуге 23–28, в среднем 25, позвонков 57–61, в среднем 58, пилорических придатков 31–54, в среднем 40. Окраска спины бурая или светло-коричневая, бока тела светло-коричневые, брюхо желтоватое или интенсивно желтое. Спинные и хвостовой плавники темные, анальные плавники светлые с желтоватым отливом. Половой диморфизм отсутствует [2].

Длина тела до 31 см, масса до 250 г; есть сообщения, что в восточной части Баренцева моря изредка попадаются особи длиной до 44 см и массой около 700 г [2, 3]. Продолжительность жизни до 13 лет. Основу стад наваги в Белом и Баренцевом морях составляют особи возраста от 4 до 6 лет и длиной тела 18–28 см. В Баренцевом море продолжительность жизни и размеры несколько больше, чем в Белом море.

Наиболее высокий темп роста наблюдается в первые два года жизни [1].

Размножение и развитие. В Белом море навага достигает половой зрелости в возрасте 2–3 лет, в основном — в 2 года, в Баренцевом море — чаще в возрасте 3 лет. Самцы и самки созревают примерно в одном возрасте, или самки несколько позже самцов, особенно в восточной части Баренцева моря. Нерест особей единовременный, пелагический, но растянут во времени с декабря по февраль с пиком в конце января — начале февраля в прибрежной зоне на глубине 5–15 м. Для нереста производители выбирают участки моря с сильными горизонтальными течениями. Плодовитость от 8 до 90 тыс. икринок в зависимости от размера самок. После вымета и оплодотворения икринки опускаются на дно или развиваются в плавучем состоянии в придонном слое воды. Оболочка не клейкая, поэтому при опускании на дно икринки не прикреплены ни к какому субстрату. Развитие эмбрионов происходит подо льдом, вылупление приурочено к моменту разрушения ледового покрова. В случае резкого подъема температуры наблюдается массовая гибель эмбрионов и личинок [4].

Питание. Навага питается широким спектром кормов. Основу питания составляют донные и придонные беспозвоночные — много- и малощетинковые черви, брюхоногие моллюски, гаммарусы, мизиды, эвфаузииды. В отдельные годы (в начале лета) может подниматься в толщу воды и переходить на питание крупными пелагическими беспозвоночными — полихетами, крылоногими моллюсками. Половозрелая навага длиной тела более 15 см активно потребляет рыбу. В летнее время ее добычей становятся песчанка (*Ammodytes* spp.), мойва (*Mallotus* spp.), колюшки, молодь сельди (*Clupea* spp.), трески (*Gadus morhua*), рогатковых, камбаловых. В зимнее время состав кормовых организмов существенно не меняется, хотя доля рыбной пищи несколько сокращается, но при этом возрастает значение в питании собственной молоди. В целом состав пищевых объектов наваги более или менее хорошо соответствует их соотношению в конкретном районе моря, в связи с чем можно говорить о избирательности наваги в выборе объектов питания.

Поведение. Навага — стайная рыба, в некоторых районах может образовывать большие скопления. В то же время навага ведет более или менее оседлый образ жизни, совершая небольшие кочевые перемещения в поисках пищи. Типичное поведение наваги — движение в сторону берега и от него в приливно-отливной волне. Особенно отчетливо выражены такие перемещения в зимнее время. Во время прилива стаи наваги двигаются по мелководьям, особенно в тех местах, где во время отлива лед лежит на дне. В прилив навага идет вслед за поднимающимся льдом, находясь в щели между нижней кромкой льда и дном, ширина которой составляет всего 10–30 см. В летнее время навага часто заходит в распресненные участки моря, в устья и лиманы рек и долгое время находится в воде, соленость которой ва-

рыирует от 5 до 15 psu. Как правило, в устьях рек стая наваги распадается на мелкие стайки из 2–3 десятка особей.

Распространение и миграции. Ареал наваги охватывает все Белое море, включая проливы Горло и Воронка, баренцевоморское побережье Кольского полуострова, далее на восток до прол. Маточкин Шар. Есть сообщения о наваге в Карской губе, у западного побережья п-ова Ямал и даже Обской губе. Встречается вдоль западного и юго-восточного побережья арх. Новая Земля. Распространение европейской наваги далее Байдарацкой губы маловероятно [2, 3, 5, 6]. Навага не совершает протяженных миграций; как правило, каждая локальная популяция занимает акваторию морского залива (особенно в Белом море). Исключение составляет Печорское море, где навага обитает на огромной акватории от материкового побережья до южной оконечности арх. Новая Земля. Для наваги из Карской губы описаны сезонные миграции: летом она держится в значительном количестве в самой губе и на удалении в нескольких десятках километров в открытом море, а в начале сентября начинается ее ход в устье р. Кары, где она поднимается вверх по течению примерно на 5 км, на которые распространяется действие прилива [5].

Численность. Европейская навага характеризуется высокой численностью: в восточной части Баренцева моря занимает второе место по численности в траловых уловах и первое место в Печорском море. В Белом море это первый или второй (в разные годы) вид в прибрежных уловах.

Хозяйственное значение. Навага — важный промысловый объект в бассейнах Белого, Баренцева и Печорского морей. Промысел проходит в основном в зимнее время, осуществляется подледными ловушками-рюжками в мелководных районах. Реже добыча проводится донным тралом, особенно в Печорском



Европейская навага *Eleginus navaga*

море [7, 8]. Кроме того, навага является важным объектом спортивного и любительского рыболовства. В Белом море вылов достигает 1,5 тыс. т в год [1, 9].

Изученность. Европейская навага — традиционный объект научных исследований отечественных ученых, она пристально изучается начиная с 1920-х гг. В настоящее время накоплен обширный материал, который активно используется для планирования промысла. Предметом подробного изучения являются динамика численности отдельных популяций и параметры воспроизводства и формирования урожайности поколений [1].

Наличие угроз. Состояние запасов наваги на Европейском Севере России находится под наблюдением и контролем промысловых орга-

низаций и Министерства природных ресурсов России. Ежегодно проводится мониторинг состояния локальных стад. Угрозы могут исходить от нерационального промысла. Кроме того, потенциальную угрозу группировкам из Печорского моря, Чёшской губы и Поморского пролива может составить разработка запасов углеводородов на шельфе [7].

Меры охраны. В настоящее время сводятся к осторожному подходу при проведении промысла, при котором изъятие составляет меньше, чем это было бы возможно в соответствии с показателями численности локальных стад. Специальных мер охраны, связанных с потенциальным загрязнением среды при добыче углеводородов, не требуется (при соблюдении стандартных мер безопасности).

Тихоокеанская навага (*Eleginus gracilis*)

Saffron cod

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Actinopterygii
Отряд	Gadiformes
Семейство	Gadidae RAFINESQUE, 1810
Род	<i>Eleginus</i> FISCHER, 1813
Вид	<i>Eleginus gracilis</i> (TILSIEUS, 1810)

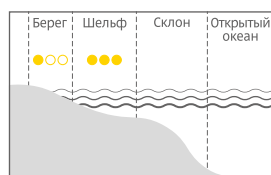
Характеристика

Длина, см	♂ 20–30, до 47	Масса, г	♂ 70–150, до 1050
	♀ 20–30, до 52		♀ 70–150, до 1200

Определительные признаки

Три спинных плавника, два анальных, все плавники разделены широкими промежутками. Хвостовой плавник усеченный или слабовеямчатый. На подбородке очень короткий усик длиной менее диаметра зрачка. Нижняя челюсть немного короче верхней. Небных зубов нет. На голове нет отверстий каналов сейсмической системы. Жаберных тычинок на одной жаберной дуге 14–24, в среднем 19.

Предпочитаемая зона обитания

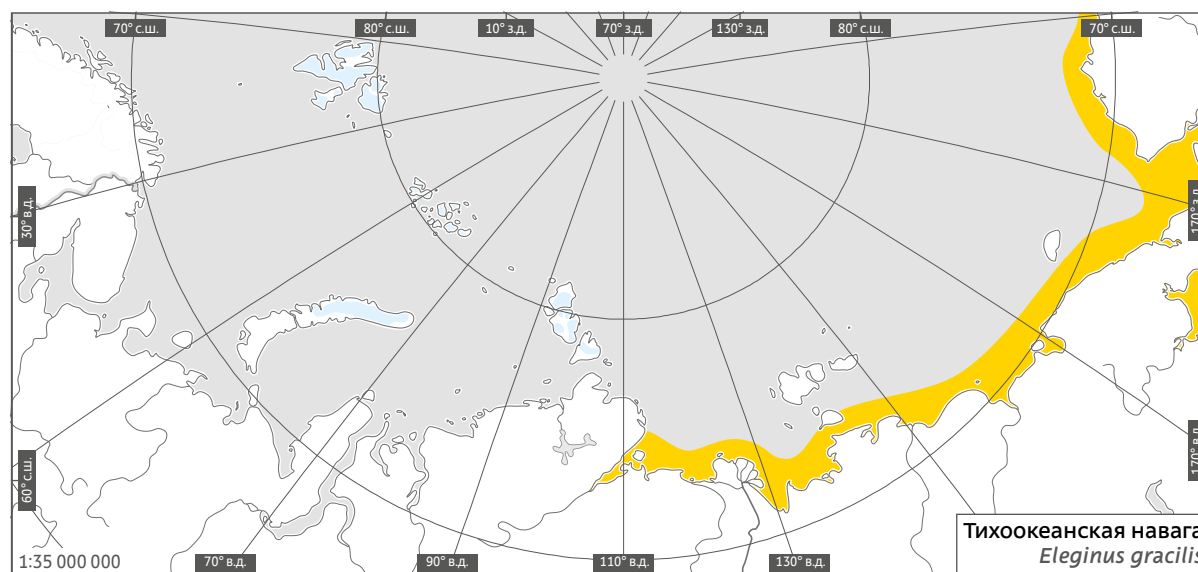


Охранный статус

МСОП **LC**

Красная книга РФ (2020) **—**

Популяционная структура. В пределах своего обширного ареала тихоокеанская навага (вахня) распределена дискретно, образуя ряд локальных стад, но при этом подвиды не выделяются. В то же время на основании анализа морфологических особенностей выделяются локальные популяции, приуроченные к отдельным регионам. В бассейне Тихого океана вахня восточного и западного побережий



● область распространения

п-ова Камчатка, о. Сахалин и материкового побережья Охотского моря принадлежит к самостоятельным пространственным популяциям, обмен генами между которыми ограничен. В качестве отдельных популяций выделена вахня из Карагинского и Анадырского заливов [1]. Популяционная структура вахни, обитающей в Беринговом море в прибрежных водах п-ова Аляска, сложная, и, видимо, постоянных обособленных крупных популяций не существует [2]. В море Бофорта также описаны отдельные обособленные популяции

вахни, приуроченные к крупным морским заливам [3]. Статус вахни из морей российского сектора Северного Ледовитого океана не определен. Для вахни из Северной Пацифики установлена клинальная изменчивость по ряду пластических морфометрических признаков — у вахни северных популяций более низкое и прогонистое тело, короче верхняя челюсть и пр. [1].

Общая характеристика вида. Тихоокеанская навага — один из массовых видов тресковых рыб в Северной Пацифике, принадлежит

Тихоокеанская навага *Eleginus gracilis*

к рыбам прибрежного комплекса. Тело веретеновидное, округлое в сечении. Наибольшая высота тела на уровне начала первого спинного плавника. Тело утончается к хвосту, хвостовой стебель высокий и массивный, овальный в сечении. Три спинных и два анальных плавника, разделенные широкими промежутками. Хвостовой плавник усеченный или слабовеямчатый.

Рот полунижний, верхняя челюсть слегка нависает над нижней. На подбородке хорошо выраженный усик присутствует как у молодежи, так и у половозрелых рыб. На голове нет пор сейсмочувствительной системы. Боковая линия тянется пологой дугой или прямая от головы до основания хвостового плавника, не делает резких изгибов. У наваги поперечные отростки

позвонков длинные, на конце с расширением, куда входят отростки плавательного пузыря. Расширения начинаются с 9-го позвонка. Жаберных тычинок на 1-й жаберной дуге 14–24, в среднем 19, позвонков 57–64, в среднем 62. Спина темно-оливковая с мраморовидным рисунком из темных пятен. Бока сверху серебристо-фиолетовые с темным рисунком, внизу желтые. Непарные плавники желтоватые или красноватые, по краям спинных и хвостового плавников светлые полосы. Половой диморфизм отсутствует [4, 5].

Длина тела варьирует в разных популяциях, по азиатскому побережью Берингова моря длина тела до 52 см, масса до 1200 г, чаще популяции представлены половозрелыми особями длиной 15–30 см. Продолжительность жизни до 13 лет. Основу локальных популяций вахни в Северной Пацифике составляют особи нескольких поколений, в основном — от 2 до 6 лет [1, 2], в море Бофорта у арктического берега п-ова Аляска среди половозрелых рыб преобладают особи в возрасте 4–7 лет [3].

Размножение и развитие. Половое созревание наступает в южных участках ареала преимущественно в 2 года, на севере — в возрасте 2–3 лет при длине тела 18–21 см и массе тела 45–70 г. Как правило, большая часть самцов созревает на 1 год раньше большинства самок [1, 2, 6]. Для вахни свойственны сильные колебания индивидуальной плодовитости в разных участках ареала. Плодовитость самок западнокамчатской вахни 86–509 (в среднем 170) тыс. икринок, что вдвое больше, чем в популяциях у восточного побережья полуострова (17–265, в среднем 76 тыс. икринок). Икра желтого цвета, без жировой капли, диаметром 1–1,3 мм [1, 6]. Нерест каждой самки единовременный, но период нереста длительный, проходит в самое холодное время года — с конца декабря по февраль с пиком в январе [7]. Нерест проходит на плотных песчано-галечных грунтах в местах с сильными прилив-

но-отливными течениями на глубине 2–10 м при температуре от –0,2 до –1,8 °С. Нерест проходит в местах с высокой соленостью — от 24 до 33 psu. Вахня выметывает демерсальную неклеючую икру, которая свободно лежит на дне, часть икры может вмерзать в ледяную шугу или ледовый припай, но даже вмерзшая икра не погибает [8–10]. Есть сведения, что в Охотском море вахня может размножаться на глубинах 100 и даже 200 м [11]. Развитие икры продолжается в течение 80–100 дней, выклеп личинок растянут, происходит с апреля по май [6].

Питание. Навага интенсивно питается круглый год, потребляя широкий спектр кормов. Качественный состав пищи весьма разнообразен: рыбы младших возрастных классов преимущественно зоопланктофаги, по мере роста и достижения половой зрелости вахня становится зообентофагом. Взрослые особи вахни поедают любой корм, который могут найти в придонных слоях воды, но могут подниматься и в толщу. В период нереста других видов рыб (сельдь (*Clupea pallasii*), треска (*Gadus macrocephalus*), мойва (*Mallotus villosus*)) они переходят на питание икрой и личинками этих рыб. Крупные особи вахни, начиная с длины тела 25 см, становятся хищниками и поедают любую рыбу, которую способны заглотить. У побережья п-ова Камчатка и о. Сахалин во время подхода мойвы к берегам для нереста вахня полностью переходит на питание мойвой. В зимнее время доля рыбы в питании вахни возрастает, в том числе и доля собственной молоди [1, 10].

Поведение. Вахня ведет стайный образ жизни, образуя плотные скопления в прибрежной зоне дальневосточных морей. Особенно высока плотность скоплений в зимний период под ледовым припаем, при этом может часто заходить в зоны смешивания морских и опресненных вод. В зимнее время может переносить существенное колебание солености

и заходить в устья рек, но долгое время в пресной воде не выдерживает и после нескольких дней откочевывает в более глубокие и соленые воды. Зимой стаи большие, состоят из тысяч и десятков тысяч рыб и сохраняют свой состав в течение длительного времени. Летом стаи менее плотные и встречаются мозаично, легко распадаются на небольшие группы по несколько десятков особей. Ранняя молодь ведет пелагический образ жизни [1–3, 10].

Распространение и миграции. Вахня имеет обширный ареал: от Корейского полуострова и южных Курильских островов на юге вдоль всего азиатского побережья Тихого океана до Берингова пролива, по американскому побережью она обитает от Берингова пролива далее на юг до штата Вашингтон. В бассейне Северного Ледовитого океана обычно по всему побережью Канадского сектора Арктики, встречается у о. Баффинова Земля и в Гудзоновом заливе. В Российском секторе Арктики вахня обычна в прибрежных районах Чукотского моря, на континентальном шельфе вблизи устьев крупных сибирских рек, в дельте р. Лены. Наиболее западной частью ареала вахни в Северном Ледовитом океане считается Хатангский залив [1–3, 5].

Миграции у вахни выражены слабо, хотя для стай этого вида свойственны короткие кочевки вдоль побережья, а также перемещения в сторону берега и от него с приливно-отливными водами. Как правило, если материковый берег сильно изрезанный, изобилует бухтами, заливами, речными лиманами, вахня распределена более или менее равномерно, но при этом кочевки короткие или рыбы вовсе живут в ограниченном районе и не совершают сколько-нибудь выраженных перемещений [1–3].

Численность. В целом по ареалу вахня характеризуется высокой численностью, это массовый шельфовый вид, образующий порой очень мощные скопления, например, у восточ-

ного побережья п-ова Камчатка, о. Сахалин и у побережья п-ова Аляска в Беринговом море [1–3, 12].

Хозяйственное значение. Важный объект промысла в дальневосточных морях, в водах п-ова Камчатка, и ее среднесезонный вылов составляет более 40 тыс. т. Играет очень важную роль как объект местного вылова, один из главных объектов целевого спортивного и любительского рыболовства по всему Дальнему Востоку и арктическому побережью. Важный объект питания морских млекопитающих [1, 6].

Изученность неравномерная. Этот вид хорошо изучен в южной части ареала — у берегов п-ова Камчатка, материкового побережья Охотского моря, на о. Сахалин и в Приморье. Изученность ледовитоморских популяций крайне скудная, данные отрывочны.

Наличие угроз. В настоящее время главным фактором антропогенного воздействия является промысел. Известно, что в 1970–1980-е гг. произошел перелов вахни в водах п-ова Камчатка. В Арктическом бассейне ввиду отсутствия масштабного промысла угрозы невелики.

Меры охраны. Регулирование промысла и недопущение перелола. Для Арктического бассейна не разработаны и не определены.

3.14.

Белошекая казарка (*Branta leucopsis*) Barnacle goose

Систематическое положение

Тип	Chordata		
Класс	Aves		
Отряд	Anseriformes		
Семейство	Anatidae LEACH, 1820		
Род	<i>Branta</i> SCOPOLI, 1769		
Вид	<i>Branta leucopsis</i> (BECHSTEIN, 1803)		

Характеристика

Размах крыльев, см	♂ ♀ 130–145	Масса, г	♂ 1500–2200
			♀ 1300–1900

Охранный статус

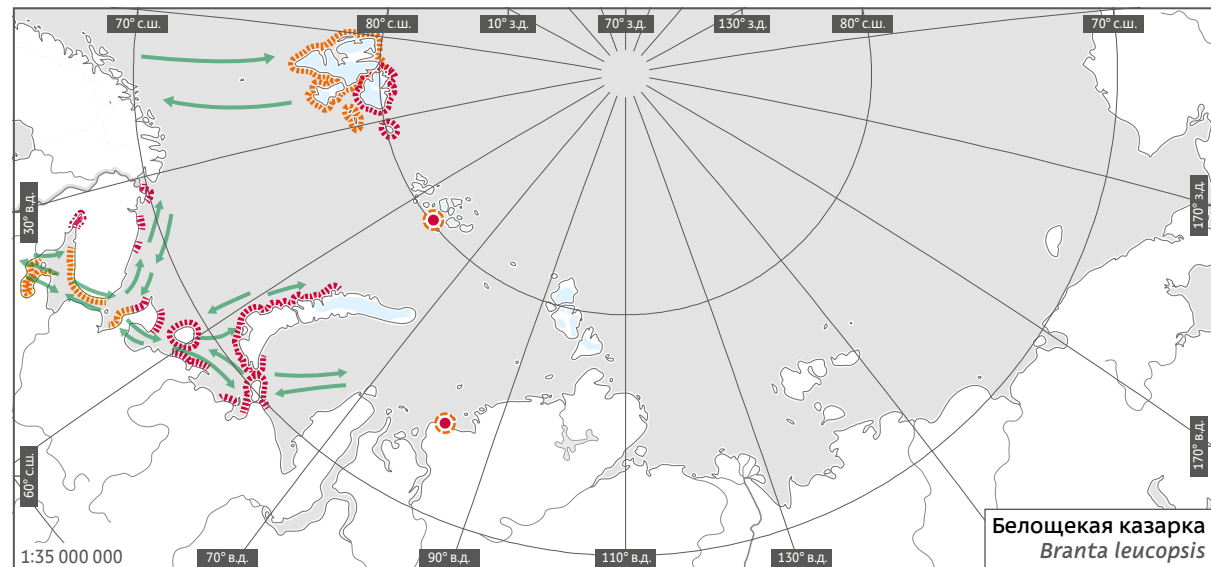
МСОП **LC**

Красная книга РФ (2020) —

Внешний вид. Белошекая казарка — гусь средних размеров (масса от 1300 до 2400 г) с довольно длинной шеей и коротким маленьким клювом. Половой диморфизм не выражен, но самцы в среднем крупнее самок [1]. Окрас черно-белый, отличительный признак — белые щеки и лоб. Шея черная, низ туловища белый, на спине чешуеобразный рисунок из чередования черного, серого и белого.

У молодых особей черная полоска от клюва к глазу часто продолжается до черного цвета на голове, верхняя часть щек испещрена дымчатыми пятнами. Остальная часть оперения более тусклая, серые и коричневые тона преобладают над черными. Коричневые полосы по бокам туловища менее заметны.

Распространение и миграции. Мировой ареал вида приурочен к Северо-Восточной



районы гнездования

вероятные районы гнездования

изолированные места гнездования за пределами основных районов гнездования

основные пути миграций

В настоящем разделе картографические сведения по распространению и миграциям птиц приведены только для акваторий арктических морей Российской Федерации

Атлантике: от северо-восточной части о. Гренландия и арх. Шпицберген до арх. Новая Земля на востоке и побережья Северного моря в Центральной Европе на юге. Монотипический вид с тремя популяциями. В России обитает восточно-европейская популяция, гнездящаяся в южной и восточной частях Баренцева моря, в Белом море и на Балтике. В Российской

Арктике гнездование известно от Западного Мурмана до Югорского полуострова, о. Вайгач и западного побережья арх. Новая Земля, включая Северный остров; в Белом море установлено гнездование в Кандалакшском заливе и возможно в восточной части акватории [2–5]. Наиболее массовые гнездовья расположены на островах и побережье Печорского моря.



В настоящее время ареал восточно-европейской популяции продолжает расширение, начавшееся в 1970-х гг. после депрессии популяции. Исторический ареал вида не только восстановился, но и имеет тенденцию к рас-

ширению в новые, ранее не заселявшиеся области, в том числе в Арктике. Залеты казарок в Западную Сибирь отмечали с 1980-х гг. [2], в Среднюю Сибирь на п-ов Таймыр с начала 2000-х гг., а в 2015 г. на западе п-ова Таймыр

был зафиксирован первый случай гнездования [6]. Ранее, в 1990-х гг., единичное гнездование было зарегистрировано на арх. Земля Франца-Иосифа [2], сейчас белошекая казарка — периодический залетный вид на архипелаге (М.В. Гаврило, неопубликованные данные).

Белошекая казарка относится к ближним мигрантам, ее миграционный путь составляет около 3–4 тыс. км [7, 8]. Восточно-европейская популяция мигрирует Беломоро-Балтийским пролетным путем — от арктических мест гнездования вдоль побережий Баренцева моря, через прол. Горло и восточную часть Белого моря и далее в Карелию, Ладожское озеро и Финский залив к зимовкам в умеренных широтах в Нидерландах и Германии [8].

На весеннюю миграцию казарки могут затрачивать около 2 месяцев с учетом приостановки движения из-за поздней весны и возврата холодов [8]. Ближе к местам гнездования, в Онежском заливе Белого моря, весенний пролет проходит в относительно сжатые сроки, массовая миграция приходится на вторую половину мая, пролет заканчивается к середине июня [9]. На места гнездования на острова Печорского моря первые казарки прилетают в середине мая, а массовое появление птиц происходит в последней декаде мая — начале июня [10, 11]. Весенние стоянки, ближние к местам гнездования, известны на востоке Белого моря — в устье рек Северной Двины и Мезени [8], менее массовые — на островах Онежского залива [9].

Осенняя миграция белошекой казарки на Северо-Западе России проходит с последней декады сентября до первых чисел ноября и имеет сходные сроки от Двинской губы Белого моря до южного побережья Финского залива [8]. На Белом море осенняя миграция казарок более растянута по сравнению с весенней и идет несколькими волнами с начала сентября по конец октября с пиком в конце сентября —

начале октября [9]. Продолжительность осенних миграций у отдельных особей составляет 30–40 дней [8]. Выводки на первую зимовку летят в составе семейных групп вместе с родителями. Осенние миграционные стоянки в Баренцевом море известны на о. Колгуев, в Колокольной губе, далее — в Онежском заливе [8].

Численность. В середине прошлого века популяции белошекой казарки переживали глубокую депрессию численности. В это время они гнездились разрозненными парами и небольшими группами. В середине 1980-х гг. начался бурный рост численности казарок, птицы стали гнездиться крупными колониями. В настоящее время белошекая казарка — один из наиболее благополучных видов гусеобразных Северной Евразии [12].

По данным учетов на зимовках, численность восточно-европейской популяции (подавляющее большинство птиц которой гнездится в российской части Баренцева моря) возросла с 20 тыс. особей в 1960-х гг. до 880 тыс. в 2010-х гг. [13], по последним оценкам, численность популяции достигла 1,2 млн особей [14]. Основной очаг гнездования казарок в Российской Арктике находится на о. Колгуев (около 65 тыс. пар в 2000-х гг., [15]); оценки по другим районам: о. Вайгач — более 9 тыс. пар [16], побережье Малоземельской тундры — около 4 тыс. пар в начале 2000-х гг. [17], по другим районам современных данных нет. На арх. Новая Земля в конце 1990-х гг. наиболее крупные колонии достигали 1–2 тыс. гнезд [18].

Белошекие казарки — стайные птицы и формируют скопления на протяжении всего годового цикла: на гнездовании, линьке, миграциях и зимовках. В местах массового гнездования (острова Колгуев, Вайгач) средняя плотность поселений белошеких казарок может достигать 1700–2800 и до 6010 гнезд/км² [11, 16], а локальная плотность в колонии — 1000 гнезд/га [19]. В по-

слегнездовой период образуют смешанные выводковые и линные стаи в сотни и тысячи особей. Самая крупная послегнездовая концентрация отмечена на о. Колгуев и оценена в 55 тыс. особей [11]. Величина пролетных стай может достигать 1000 особей, но обычно до 200–400 птиц [8].

Места обитания. Белошекая казарка, в целом приморский гусь, гнездится в прибрежной полосе до 30–40 км от берега. Выделяют два типа гнездовых местообитаний: низменные, или равнинные, и горно-скалистые. Приморские колонии в равнинном ландшафте расположены на небольших морских островах столовой формы, на низменных островах с приморскими маршами, на песчаных косах и пляжах с куртинами пионерной растительности или плавником, на дюнах с пресными водоемами, болотами, ивняками. Могут гнездиться также на карнизах скальных выступов и останцов. Во внутренние районы казарка проникает по долинам рек, колонии здесь расположены на кромках и карнизах речных каньонов, холмистых участках речных долин, островах и берегах устьев рек и на озерах [2, 20]. Все гнездовые биотопы, используемые белошекими казарками, в основном связаны с внезональными элементами ландшафта, что объясняется их большей безопасностью, хотя полностью недоступными для песцов можно считать только карнизы на крутых обрывах [20]. В горно-скалистых ландшафтах численность колоний и плотность гнездования на порядки ниже, чем в равнинных местообитаниях.

В период вождения выводков и линьки большинство казарок придерживается прибрежных местообитаний с достаточной кормовой базой — приморских маршей, охотно использует прибрежные мелководья [11, 21, 22]. На о. Колгуев казарка освоила самые разнообразные тундровые местообитания как для кормления в период инкубации, так и в по-

слегнездовой период, здесь часть популяции после окончания гнездования перемещается во внутренние тундры с озерами и реками [22]. В период миграций массовые остановки казарок приурочены к низменным морским побережьям: лайдам и маршам, мелководным участкам моря.

Размножение. Казарки приступают к размножению на третьем году жизни [1]. Как и все гуси, белошекие казарки живут долго, максимальная продолжительность жизни, по данным кольцевания, — 25–28 лет [23]. Соотношение размножающейся и неразмножающейся части популяции непостоянно и зависит как от погодных условий и уровня численности мышевидных грызунов, так и от половозрастной структуры популяции. Доля гнездящихся птиц в районе о. Вайгач — арх. Новая Земля варьировала от 30 до 75% [24, 25].

Белошекие казарки могут гнездиться колониями различного размера, в Российской Арктике насчитывающими иногда до нескольких тысяч пар, реже — отдельными парами [2, 10, 16]. Небольшие колонии во внутренних районах приурочены к колониям бургомистров, халеев или хищных птиц [16]. Могут селиться на уступах в верхних частях птичьих базаров [18], в равнинных местообитаниях — совместно с гагами, другими видами гусей.

Сроки сезонных явлений, в том числе гнездования и линьки, зависят от погодных условий сезона и района, в холодные годы фенология гнездования смещается на более поздние сроки иногда на 10–15 дней. На севере ареала — на арх. Новая Земля, сроки также запаздывают по сравнению с о. Вайгач и другими островами Печорского моря примерно на 10 дней [25], но данных по арх. Новая Земля практически нет.

К размножению казарки приступают сразу после прилета, откладка яиц в зависимости от региона и хода весны может быть растянута от 20-х чисел мая (отмечено на о. Колгуев) до



Белошекие казарки *Branta leucopsis* с птенцом. Архипелаг Новая Земля

первой декады — середины июня (о. Вайгач, арх. Новая Земля), поздние кладки могут появляться в конце июня [11, 16, 25–27]. Инкубация длится 24–25 дней. Вылупление и первые выводки у казарок отмечаются начиная с конца июня, пик вылупления в благоприятные годы на п-ове Канин и в Печорском море — в последних числах июня — первой пятидневке июля, в середине июля на о. Вайгач; поздние кладки отмечаются до конца июля [6, 11, 24, 25, 28]. От вылупления до подъема молодых

на крыло проходит 40–45 дней [1]. Первые выводки на крыле отмечаются с начала августа.

Казарки откладывают одну кладку, но после утраты кладки могут гнездиться повторно [29]. Размер кладки от 1 до 7 яиц (распространен феномен подкладывания яиц самкой в чужие гнезда), в среднем 3–5 яиц, варьирует в зависимости от условий сезона (3,9 и 4,3 яйца в неблагоприятный и благоприятный сезоны соответственно на о. Вайгач) и района гнездования (в среднем к северу средняя кладка

несколько меньше), (3,2 яйца на арх. Новая Земля и 3,9 яйца на о. Вайгач в один сезон [25]). Насиживает самка, самец сторожит гнездо недалеко от него, активно защищая от хищников, как и другие виды гусей.

Тип развития птенцов — выводковый, гусята покидают гнезда сразу после обсыхания. Репродуктивный успех сильно варьирует в зависимости от погодных условий и хищничества. Размер выводков, по данным учетов на зимовках, составляет 1,4–3,1 птенца [1]. Основные факторы гибели потомства — хищничество и неблагоприятные погодные условия. Естественные враги — песец, лисица, крупные чайки, поморники; гнезда также могут уничтожать северные олени. В последнее время заметный ущерб колониям казарок в северных частях ареала стал наносить белый медведь [30]. Роль хищничества песцов и чайковых птиц многократно возрастает в случае беспокойства. На взрослых птиц охотятся песцы, хищные птицы. На севере ареала для шпицбергенской популяции отмечено хищничество белых медведей [31].

Линька. Как и у всех пластинчатоклювых, линька происходит бурно, с потерей способности к полету. Ее продолжительность — 3–4 недели, массово в среднем с середины июля до середины августа, негнездящаяся часть популяции начинает и заканчивает линять немного раньше гнездящейся [1]. Выводковые птицы объединяются на линьку с неразмножающейся частью. При опасности нелетные птицы спасаются, уходя в море, на лагуны, озера или реки.

Питание и кормовая экология. Как и все гуси, казарки — растительноядные птицы. Иногда в качестве дополнительного корма поедают мелких моллюсков и ракообразных. В питании гусят на ранних стадиях обильны насекомые.

Белошекие казарки в противоположность белолобым гусям и гуменникам актив-

но питаются в течение всего периода насиживания, в результате этого кормовые ресурсы казарок на гнездовой колонии истощаются, и после вылупления птенцов семьи казарок покидают пределы гнездовой колонии, перемещаясь на марши или сменяя тундровые биотопы [11].

На маршах казарки потребляют преимущественно галофитные злаки (бескильницу) и осоки [20, 21, 32]. В других приморских местообитаниях (лайды, устья рек с косами и пляжами) основа рациона состоит из ив, злаков и осок, в том числе галофитных видов; характерна большая доля разнотравья и хвощей. В тундровых местообитаниях спектр питания включает листья ивы, мхи (особенно в начале сезона при низкой биомассе травянистых растений), разнотравье, а также осоки и хвощи [33].

Изученность. Современное распространение довольно хорошо известно как на местах гнездования, так и на пролете [8]. Наблюдения на миграциях ведутся преимущественно за пределами арктического ареала [8], за исключением мониторинга в Онежском заливе [9]. Мониторинг общей численности популяции и репродуктивного успеха (размер выводка) ведется на местах зимовок [13, 14]. Данные по гнездовой численности в различных районах ареала неоднородны, более полные данные имеются для района Печорского моря, включая острова Колгуев, Вайгач, побережье Малоземельской и Большеземельской тундр [11, 15–17], но и эти данные, исходя из оценок численности на зимовках, уже устарели. Современные материалы по численности и особенностям распределения на арх. Новая Земля практически отсутствуют за исключением отрывочных наблюдений [34]. Кормовая экология вида [20–22, 32], демографические параметры популяции и фенология изучались на островах Колгуев и Вайгач, п-ове Канин, в Малоземель-

ской тундре [11, 16, 19, 25–28], но мониторинг этих параметров не проводится. Тем не менее в целом белошекая казарка — один из наиболее изученных видов птиц, включенных в список видов-индикаторов.

Хозяйственное использование. Перешла в категорию охотничье-промысловых видов. Она служит объектом любительской охоты в Ненецком автономном округе и Архангельской области, а также на путях пролета за пределами Арктики. Местные жители также собирают яйца казарок.

Наличие угроз. После восстановления численности белошекая казарка была выведена из списка особо охраняемых видов и не включена в действующую Красную книгу России (2001). В настоящее время это один из наиболее многочисленных и процветающих видов гусеобразных птиц, продолжающий увеличивать свою численность и расширять ареал [12]. Вид не подлежит специальной охране.

Наиболее серьезная потенциальная угроза виду — загрязнение прибрежных местообитаний в результате аварийного разлива нефти и нефтепродуктов. Пространственно-биотопическая структура популяции белошекой казарки, для которой свойственна высокая и сверхвысокая концентрация птиц в прибрежных морских биотопах на протяжении всего годового цикла, обуславливает высокую уязвимость вида по отношению к нефтяному загрязнению [2, 35, 36]. Периодом наибольшей уязвимости является послегнездовой сезон: вождение выводков и линька, когда молодые еще не встали на крыло, а взрослые птицы потеряли способность к полету из-за смены полетного оперения. В этот же период птицы формируют самые массовые скопления и приурочены к типам побережий, характеризующихся наиболее высокими индексами чувствительности по отношению к нефтяному загрязнению.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Белошекая казарка относится к массовым видам водоплавающих птиц. Следующие особенности экологии вида обуславливают его индикационные свойства: белошекая казарка имеет высокую численность в арктической и субарктической зоне западного сектора Российской Арктики; это экосистемно значимый фитофаг [33], использующий приморские местообитания; вид, удобный для наблюдений. Совокупность этих качеств, а также наличие исторических мониторинговых данных позволяет рассматривать белошекую казарку как индикатор состояния прибрежной морской экосистемы Баренцева моря. Методы индикации включают слежение за ключевыми параметрами популяции в местах массового гнездования и пролета, а также за динамикой ареала.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Традиционные визуальные методы учета в гнездовой колонии (маршрутные учеты, учеты с применением беспилотной авиации), стандартные методы определения репродуктивного успеха, учеты и картографирование птиц в послегнездовых скоплениях (в том числе с применением беспилотной и сверхлегкой авиации), стандартные фенологические наблюдения, слежение за динамикой ареала.

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов.

1. Основные демографические параметры: численность гнездовой популяции, размер кладки и успешность размножения; продуктивность (размер выводка на зимовках).

2. Численность и размещение птиц в послегнездовых скоплениях.

3. Положение границы ареала.

Примечания. В силу незначительного распространения в Арктике вид имеет ограниченное значение в качестве индикатора состояния в масштабах всей арктической зоны России.

Обыкновенная гага (*Somateria mollissima*)

Common eider

Систематическое положение

Тип	Chordata	
Класс	Aves	
Отряд	Anseriformes	
Семейство	Anatidae LEACH, 1820	
Род	<i>Somateria</i> LEACH, 1819	
Вид	<i>Somateria mollissima</i> (LINNAEUS, 1758)	

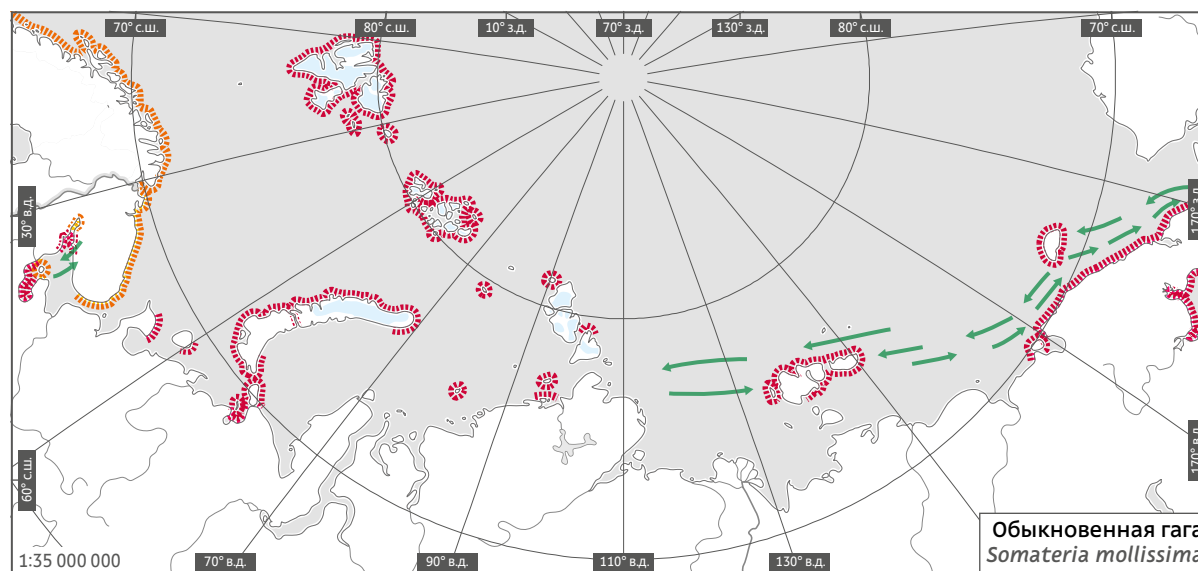
Характеристика

Размах крыльев, см	♂ 80–110	♀ 80–110	Масса, г	♂ 2250–2600	♀ до 3000
--------------------	----------	----------	----------	-------------	-----------

Охранный статус

МСОП **NT**Красная книга РФ (2020) **—**

Внешний вид. Обыкновенная гага — крупная морская утка, самая крупная из гаг. Масса очень сильно изменяется в течение года и между подвидами, максимальной массы птицы достигают перед размножением [1]. Как у большинства уток, ярко выражен половой диморфизм. Самец в брачном наряде имеет характерную для гаг контрастную окраску с преимущественно белым верхом и черным низом, с черной шапочкой на голове и зеленоватыми косицами вдоль задней части шеи и хорошо отличим от селезней других гаг. Окраска клюва варьирует от зеленовато-оливкового до желто-оранжевого. После гнездования самец линяет в промежуточный наряд черноватого цвета с большими продолговатыми белыми пятнами (косицами) по бокам спины. Самки бурые, с поперечным



районы гнездования, линьки и зимовки

районы гнездования и линьки

основные пути сезонных миграций

охристым рисунком, очень схожие с самками гребенушек, но отличаются по оперению головы: мыски со щек заходят на клюв дальше, чем со лба, и достигают ноздрей.

Тихоокеанская гага *S.m. v-nigrum* немного крупнее номинативного подвида *S.m. mollissima*, клюв у самцов оранжево-желтый, а на горле есть черный рисунок в виде латинской буквы V, обращенной острием к основанию подклювья.

Взрослый наряд самцы надевают в возрасте 3 лет, до этого в окраске варьирует сочетание черных, белых и бурых пятен.

Распространение и миграции. Обыкновенная гага имеет голарктическое распространение и гнездится в арктической и бореальной зонах Северного полушария, доходя на юг до Алеутских островов, севера Франции, Северного моря и Балтики; изолированная популяция существует на Черном море [2].



В Российской Арктике гнездится вдоль морских побережий материка и на островах от Западного Мурмана и Белого моря на восток до о. Вайгач, арх. Новая Земля и Югорского полуострова, на север до арх. Земля Франца-Иосифа [3]. В центральной части Российской Арктики существует практически разрыв гнездового ареала, связанный со слишком суровыми ледовыми условиями. В Карском море гага гнездится преимущественно по западной окраине: по южной и северной оконечности восточного побережья арх. Новая Земля, а также спорадически на островах северо-востока Карского моря и на арх. Северная Земля [4]. Далее в море Лаптевых гнездовой ареал начинается от арх. Новосибирские острова, а на материке — от Чаунской губы, и идет на восток по побережью п-ова Чукотка, включает острова Врангеля и Геральда, за м. Дежнева продолжается по южному побережью п-ова Чукотка в Берингово и Охотское моря [5].

В мировой фауне выделяют от 4 до 7 подвидов обыкновенной гаги [6–8], из которых в Российской Арктике обитают *S.m. mollissima*, *S.m. borealis* и *S.m. v-nigrum* [9], но первые два в Западной Палеарктике по современным

воззрениям предлагают считать единым номинативным подвидом [8]. В западном секторе Российской Арктики гнездится номинативный подвид *S.m. mollissima*. При выделении самостоятельного северного подвида *S.m. borealis* птиц с арх. Земля Франца-Иосифа [7, 9], а иногда и севера арх. Новая Земля [10] относят к нему. В море Лаптевых и восточнее обитает тихоокеанская гага *S.m. v-nigrum*.

Обыкновенная гага арктических морей использует выделенный в недавнее время циркулярный пролетный путь [11], т. е. птицы не покидают арктических морей и сопредельных вод. В годовом цикле гаг выделяются три основных миграционных активности: летние миграции на линьку, осенние — к местам зимовок и весенние — к местам размножения. Их выраженность, протяженность и сроки различаются у разных популяций. Из-за высокой весовой нагрузки на крыло обыкновенная гага совершает самые короткие миграции из всех арктических водоплавающих [5]. Места зимовок гаг расположены по возможности максимально близко к местам гнездования, но протяженность миграций заметно различается у разных популяций. Гаги, гнездящиеся в Бе-

лом море, формируют оседлую (эндемичную) беломорскую популяцию и зимуют в основном в восточной части Белого моря, в районе Онежского залива, в меньшем числе — в Кандакшском заливе [12]. Мурманская популяция перераспределяется во внегнездовой период и зимует вдоль берегов Кольского полуострова, на восток до Терского берега, часть птиц смещается на запад в норвежские воды [13, 14]. О путях пролета и зимовки гаг с архипелагов Новая Земля и Земля Франца-Иосифа конкретных данных нет; предполагается, что новоземельские птицы могут зимовать в Баренцевом море у кромки льда или у берегов Кольского полуострова, а птицы с арх. Земля Франца-Иосифа аналогично шпицбергенским гагам — у берегов Норвегии или Исландии [14, 15]. Тихоокеанская гага совершает более протяженные и выраженные миграции и зимует в полыньях Берингова моря, у берегов архипелагов Алеутские и Командорские острова, п-ова Камчатка [5].

Гаги мигрируют преимущественно вдоль побережий, в ледовых условиях придерживаются полыней и прибрежных разводий, открытые акватории пересекают при необходимости преодолеть участок моря между берегами (популяция арх. Земля Франца-Иосифа, возможно арх. Новая Земля).

Сроки прилета к местам гнездования зависят от расстояния до места зимовок, от ледовой обстановки и хода весны. Весенняя миграция у баренцевоморских гаг начинается во второй половине марта и продолжается в апреле–мае [16], пик миграции на Западном Мурмане — первая половина мая [14]. В Кандакшском заливе Белого моря гаги подходят к местам гнездования в течение апреля, в среднем в середине месяца [12, 16]. У берегов арх. Новая Земля гага появляется в начале апреля, у о. Вайгач и Югорского полуострова — в начале мая [17, 18]. В Онежском заливе Белого моря гаги выходят к местам гнездования

в середине апреля — начале мая [19]. Начало миграции гаг, зимующих в полыньях у южной части п-ова Чукотка, приходится на конец апреля, в это же время первые гаги появляются у берегов о. Врангеля [20]. На арктическое побережье п-ова Чукотка и арх. Новосибирские острова первые гаги прилетают в конце мая, а массовый пролет и выход на морские предгнездовые местообитания происходит в конце мая — первой декаде июня [5, 21, 22].

В середине июня — начале июля у гаг происходят летние миграции на линьку. Первыми, после начала инкубации, мигрируют отгнездившиеся самцы, молодые и холостые птицы. Протяженность летних миграций варьирует между популяциями. Успешные самки линяют при выводках в районах гнездования, неуспешные самки могут оставаться в районе гнездования или следовать на линьки за самцами. После окончания линьки гаги мигрируют к местам зимовок. Сроки и интенсивность миграций, половозрастной состав мигрирующих стай варьируют в зависимости от успешности гнездового сезона [2, 5, 14].

Беломорские гаги линяют в Онежском заливе в районе будущих мест зимовок, таким образом, у них более выражены летние миграции [12, 16, 19]. Мурманская популяция в ходе летних миграций перераспределяется вдоль берегов Кольского полуострова. Самцы и холостые птицы вайгачской, югорской и частично новоземельской популяций линяют недалеко от мест гнездования, у них более выражены осенние миграции к местам зимовок. Самки с молодыми откочевывают в сентябре, а часть птиц задерживается до октября. Популяции арх. Новосибирские острова и о. Врангеля линяют в районе гнездования, их летние миграции происходят в форме местных перекочевков. Отлет гаг на зимовку на о. Врангеля начинается в середине сентября, но часть птиц задерживается на разводьях у побережья до конца ноября [20]. Часть выводковых самок с арх. Новосибир-

ские острова начинают осеннюю миграцию еще при выводках, вплавь. Последние гаги могут задерживаться здесь до конца сентября [21–23]. Наиболее выражены летние миграции тихоокеанских гаг северной части п-ова Чукотка. Птицы скапливаются у побережий в конце июня — начале июля, а затем массово мигрируют на восток к Берингову проливу и далее на юг к местам линьки и зимовок [5].

Численность. Обыкновенная гага — одна из самых многочисленных морских уток. Мировая популяция оценивается более чем в 4 млн особей [7]. По данным учетов 2000-х гг., общая численность беломорской популяции составляет около 50 тыс. особей [24], при этом численность гнездящихся птиц варьирует в пределах 7–9 тыс. пар [19, 25]. Общая численность мурманской (местной) популяции — около 13 тыс. особей [15]. При этом у берегов Кольского полуострова от Западного Мурмана до Терского берега зимующая популяция насчитывает порядка 95 тыс. гаг [26]. Численность прочих гнездовых популяций Западного сектора Российской Арктики оценены экспертно и приблизительно составляют: 25 тыс. пар для арх. Новая Земля, 2–3 тыс. пар для арх. Земля Франца-Иосифа и 1,5 тыс. пар для Печорского моря [15, 27]. Общая численность тихоокеанской гаги в конце 1990-х гг. приблизительно оценена в 8–10 тыс. особей для о. Врангеля [5], а для арктического побережья п-ова Чукотка, по данным неполных учетов, — в 20 тыс. особей [28].

Тренды общей численности разнонаправленны в разных популяциях, в целом западные популяции гаги *S.m. mollissima* и *S.m. borealis* находятся, очевидно, в более благополучном состоянии, чем тихоокеанская гага *S.m. v-nigrum*. Долговременный тренд общей численности беломорской гаги положительный: популяция удвоилась по сравнению с 1970-ми гг. [15]. Численность популяции на арх. Земля Франца-Иосифа также очевидно

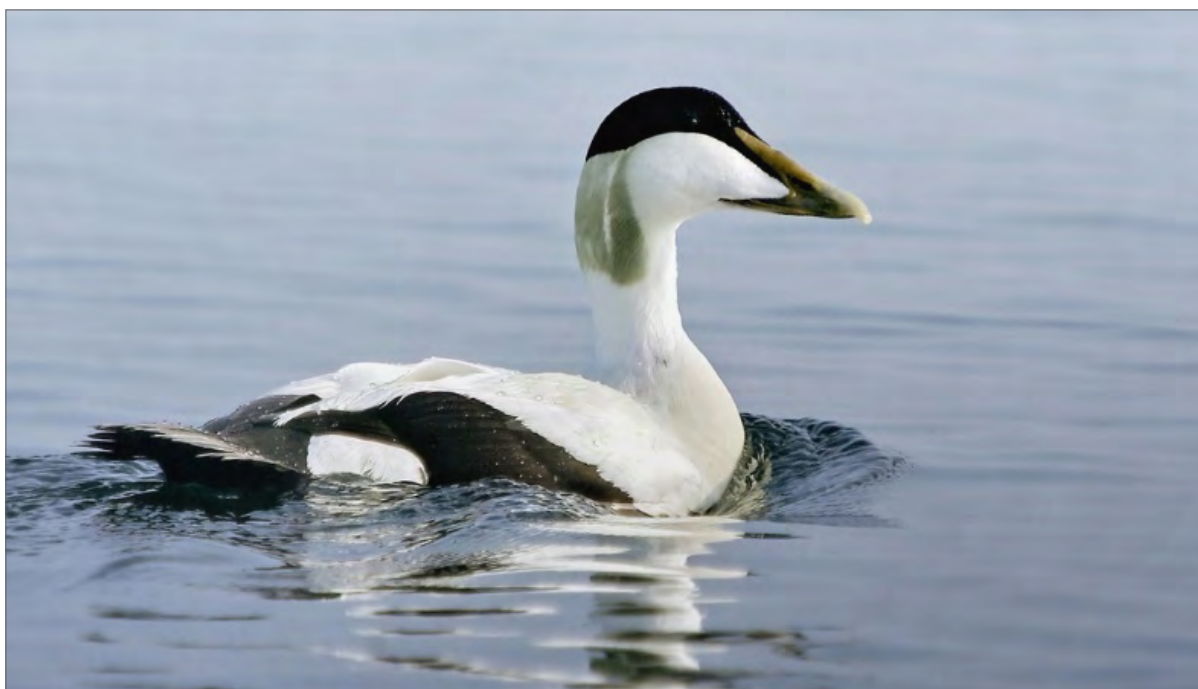
увеличилась по сравнению с концом прошлого века ([15], Гаврило М., неопубликованные данные). Данных по динамике птиц самой многочисленной, новоземельской популяции нет. Сравнение исторических и современных оценок для тихоокеанской гаги свидетельствуют о снижении общей численности за последние полвека [5, 20, 29, 30].

На фоне общего долгосрочного тренда численность гнездящихся птиц может сильно варьировать между годами в зависимости от условий сезона: хода весны, ледовой ситуации, хищничества [1, 2, 5, 19].

Обыкновенная гага склонна к колонизальному гнездованию и формированию скоплений на протяжении остального годового цикла: линьке, миграциях и зимовках. Наиболее плотное и массовое гнездование известно у номинативного подвида в Белом и Баренцевом море с плотностью в оптимальных биотопах 800–1000 гнезд/га и численностью колоний от нескольких сотен до тысячи гнезд [19, 31]. В местах разреженного гнездования плотности поселений в колониях составляют от нескольких десятков до сотни пар [19]. Тихоокеанская гага гнездится более разреженно, плотности поселений на порядки ниже — от 10–30 гнезд/га до одиночного гнездования [5]. Скопления, образуемые в послегнездовой период на линьке и зимовках, достигают у подвидов *S.m. mollissima* и *S.m. v-nigrum* от сотен и до нескольких тысяч птиц [5, 14], северная гага арх. Земля Франца-Иосифа в силу малочисленности формирует скопления менее сотни особей.

Места обитания. Обыкновенная гага — типичная морская утка, связанная с прибрежной сушей на протяжении короткого гнездового периода.

Факторы, влияющие на размещение гнезд: защищенность от наземных хищников и близость к водоемам местообитаниям для выращивания выводков и линьки самок. При этом



Самец обыкновенной гаги *S. mollissima* в брачном наряде. Архипелаг Земля Франца-Иосифа

гнездовые биотопы у подвидов различаются. Гаги подвидов *S.m. mollissima* и *S.m. borealis* — сугубо морские прибрежные птицы, редко гнездятся на материке, предпочитая острова и мелкие островки вдоль побережья, недоступные для хищников [3]. На материке и крупных островах почти все гнезда сосредоточены в полосе до 500, редко 1000 м от моря. Выводки после вылупления сразу перемещаются на море.

Тихоокеанская гага гнездится в приморских тундрах, в том числе по берегам тундровых озер на удалении от морского берега до 50 км, максимум до 100 км [5]. Выводки этого подвида могут расти как на море, так и на озерах. Для этого подвида характерно гнездование в тундре под покровительством хищных птиц и чаек [5, 20]. На арх. Новосибирские острова предпочитает гнездиться в устьях рек, на островах, лагунах, косах, пляжах, заходя

вглубь суши на несколько километров [23]. На о. Врангеля гага населяет все побережье и разнообразные внутренние равнины с водоемами, наиболее высокая плотность гнездования наблюдается на песчано-галечниковых косах и широких надпойменных террасах в низовьях крупных рек [20].

Во внегнездовой период гаги держатся на море, в прибрежной мелководной зоне преимущественно на глубинах до 10–20 м [1]. Основной кормовой биотоп в безледовых условиях — литораль. Весной перед началом размножения скапливаются на море в районах гнездования, на севере ареала — на полыньях, в разводьях и в зоне ледовой кромки. Линяют на морской акватории в местах с достаточной кормовой базой, в небольшом числе на востоке ареала, и на лагунных озерах. На море предпочитают участки с сильным приливно-отливным

течением, зоны прибоя, со скально-каменными грунтами и обильным макробентосом, а на востоке ареала также устьевые участки рек, лагунные комплексы [2, 5]. Зимуют исключительно на морских акваториях, в пределах Российской Арктики — у скалистых берегов Мурманского берега или на стационарных полыньях и в разводьях на Белом море.

Размножение. Самцы гаг могут приступать к размножению в возрасте 3 лет, но регулярно начинают размножаться с 4-го года жизни, самки на год раньше [1]. Как и все морские птицы, гаги живут долго, максимальная продолжительность жизни, по данным кольцевания, — более 36 лет [32]. Соотношение размножающейся и неразмножающейся части популяции непостоянно, доля холостых половозрелых птиц зависит от кормовых и погодных условий, в том числе на зимовках, уровня хищничества, в том числе в связи с лемминговыми циклами для тихоокеанской гаги, гнездящейся в тундре, а также от половозрастной структуры популяции [1, 2, 12, 20, 33]. Доля негнездящихся птиц в популяции в отдельные сезоны может достигать 60–70% [34]. Для беломорской гаги выявлено смещенное соотношение полов: доля половозрелых самцов в популяции на 50–60% выше взрослых самок [24], при этом в популяции существует значительный резерв птиц, ежегодно не выходящих на размножение [15].

Гаги номинативного подвида гнездятся преимущественно колониями с различной плотностью поселения и лишь иногда отдельными парами. Северная гага арх. Земля Франца-Иосифа гнездится также преимущественно колониями, но меньших размеров, большая доля популяции гнездится дисперсно или под покровительством чаек и крачек. Колонии могут быть смешанными, с участием местных видов чайковых (серебристых, морских, клуш, бургомистров, белых чаек, поморников и крачек), бакланов, казарок [2, 12].



Самка обыкновенной гаги *S. mollissima* на гнезде. Архипелаг Земля Франца-Иосифа

Гнезда тихоокеанской гаги располагаются преимущественно разрозненно. Колониальное гнездование тихоокеанской гаги отмечено на о. Врангеля и Новосибирских островах. Для этого подвида более характерно гнездование под покровительством полярных сов, сапсанов, чайковых птиц [1, 19, 20].

Сроки гнездования зависят от погодных условий сезона и ледовой обстановки в районе гнездования и соответственно от географического района. Перед выходом на гнездовые территории гаги скапливаются на море в ближайшем доступном районе и откармливаются. Первые кладки появляются на Белом море в среднем в середине мая, на арх. Новая Земля и побережье Чукотки — в первую десятидневку июня, на о. Вайгач и Югорском полуострове — в первой половине июня [5, 18, 19, 34]. Массовая откладка яиц приходится на третью декаду мая — первую декаду июня в Онежском

заливе, в середине июня на о. Врангеля, во второй половине июня на о. Вайгач, в конце июня — первых числах июля на арх. Новосибирские острова [5, 19, 20, 23, 34].

Гаги откладывают одну кладку, но после ее утраты могут гнездиться повторно. Известны случаи массового (более 60% самок) повторного гнездования [35].

В полной кладке обычно 3–8 яиц (более крупные кладки — совместные), средний размер кладки варьирует между сезонами и географическими районами, в среднем в пределах 3,75–5 яиц [5, 10, 19, 20, 23, 34].

Насиживает только самка, самец после начала инкубации покидает район гнездования и мигрирует на линьку. Самка насиживает очень плотно, практически не отлучаясь на кормежку. Инкубационный период 24–26 дней [1]. В целом в связи с высоким прессом хищничества сроки гнездова-

ния в популяции растянуты — иногда более чем на месяц [5]. На Югорском полуострове самки с поздними выводками наблюдались до второй половины октября [18]. Массовое появление выводков наблюдается в разных регионах от конца июня (Белое море и Мурманский берег) до конца июля (арх. Земля Франца-Иосифа), в поздних гнездах птенцы вылупляются в течение августа.

Тип развития птенцов — выводковый. После 1–2 суток самка уводит выводок на воду. Гаги западных подвигов уводят птенцов в море, а выводки тихоокеанской гаги могут оставаться на внутренних водоемах или постепенно двигаться к морю. Для обыкновенной гаги характерно формирование смешанных и объединенных выводков, которые могут объединять по несколько десятков птиц [20, 36]. Птенцы встают на крыло примерно в возрасте 2 месяцев.

Основной фактор гибели потомства — хищничество, которое многократно усиливается при наличии беспокойства и в годы депрессии леммингов. В меньшей степени кладки и птенцы гибнут от неблагоприятных погодных условий и других абиотических факторов, в частности при продолжительном сохранении припая облегчается доступ в колонии наземных хищников. Естественные враги — крупные чайки, поморники, белые совы, врановые, песец, лисица, норка. В последнее время заметный ущерб колониям гаг в северных частях ареала стал наносить белый медведь [37–40]. В условиях высокой плотности существенное снижение численности могут вызывать эпизоотии, поражающие в первую очередь птенцов [3].

На взрослых птиц охотятся песцы, хищные птицы. Для самок беломорской гаги в последние годы стал существенен пресс орлана-белохвоста [41]. В суровые зимы гаги, зимующие в Белом море, могут страдать от недостатка запасов бентосных моллюсков [42].



Самки обыкновенной гаги *S. mollissima* в полете. Архипелаг Земля Франца-Иосифа

Линька. Линяют обыкновенные гаги дважды в год — полностью после сезона размножения и частично перед сезоном размножения на местах зимовок [14]. Полная линька, как и у всех пластинчатоклювых, происходит бурно, с потерей способности к полету на 3–4 недели, но в разные сроки у разных демографических групп популяции (см. выше). Линочные скопления могут образовываться как в гнездовой, так и в промежуточной части ареала или в районах зимовки. Подавляющая часть гаг линяет на море. Основные массовые линники обыкновенных гаг в арктических морях России известны в Белом море в Онежском заливе (беломорская популяция) и у Терского берега (мурманская популяция), в Баренцевом море в районе мест гнездования у берегов о-вов Колгуев, Вайгач и арх. Новая Земля; на Земле Франца-Иосифа (северный подвид), в Карском море — на крайнем северо-востоке арх. Новая Земля; тихоокеанская гага, гнездившаяся на арх. Новосибирские острова, остается на линьку на архипелаге, а большая часть самцов

и холостых летит на линьку в Берингово море, какая-то часть остается на северном побережье п-ова Чукотка [5, 14, 15, 21].

Питание и кормовая экология. Корм добывается нырянием на глубину до 10, максимум — 20–40 м, оставаясь под водой до 1 минуты [1, 3, 43].

В питании преобладают донные беспозвоночные, в основном моллюски (чаще всего мидии), поедает также полихет, иглокожих и ракообразных, икру рыб [3, 5, 43]. Зимой в случае недоступности привычных кормов переходит на питание рыбой [44]. Состав кормов определяется характером донных сообществ и доступных кормовых объектов в районе кормежки [45, 46], но при этом гаги проявляют селективность кормления и на избирательность кормов влияет их энергетическая ценность [1, 3]. В субарктической части ареала (на Белом море и Мурманском берегу) 60–70% рациона гаг составляют мидии, их дополняют брюхоногие моллюски, иглокожие и ракообразные [43, 47]. В арктической части

ареала рацион более разнообразен. Как массовый потребитель литорального бентоса, обыкновенная гага может выедать значительную часть биомассы донных организмов и влиять на состав донных сообществ [1].

В течение годового цикла потребление кормов, энергетические затраты и соответственно масса тела подвержены существенной динамике. Максимальную массу гаги набирают к началу гнездового сезона, что предполагает интенсивную кормежку на весенних миграциях и местах предгнездового нагула. Потребление пищи значительно сокращается у самцов в брачный период, а у самок в период инкубации, при этом энергетические затраты растут (на брачное поведение, синтез и обогрев яиц). К окончанию брачного периода самцы теряют до 10%, а самки к моменту вылупления птенцов — до 45% массы тела, набранной весной [1]. Поздним летом и осенью гаги нуждаются в эффективном питании, особенно с учетом того, что в этот период требуются дополнительные энергетические затраты на линьку.

Изученность. Несмотря на то что обыкновенная гага — один из самых изученных видов-индикаторов среди птиц [3, 5, 14, 48, 49], данные о ней очень разные как по отдельным аспектам экологии, так и для различных популяций. Хорошо описан ареал вида, но особенности пространственно-временного размещения птиц в его пределах известны только для беломорской и мурманской популяций. В целом подавляющее большинство материалов по демографии, динамике численности, биологии размножения, питанию, поведению получено для этих популяций, но основные целенаправленные исследования проводились более 30 лет назад. При этом полностью отсутствуют современные данные о гагах архипелагов Новая Земля и Новосибирские острова. До сих пор достоверно неизвестны пути пролета и районы зимовок

самой многочисленной новоземельской популяции гаг, а также птиц северного подвида с островов арх. Земля Франца-Иосифа. Данные по численности, распределению, демографии и миграциям для популяции о. Врангеля неактуальны, для популяции чукотских гаг — разрозненны и в основном неактуальны.

Хозяйственное использование. Номинативный подвид гаги в Белом и Баренцевом морях на протяжении нескольких столетий являлся объектом промысловой охоты, сбора пуха и яиц. В настоящее время обыкновенная гага не является охотничьим видом в России, в европейской части ее добыча запрещена. Сбор пуха в настоящее время ведется частными компаниями на Белом море и о. Вайгач. Тихоокеанская гага на п-ове Чукотка — объект промысла местных жителей, которые добывают взрослых птиц и собирают яйца в рамках традиционного природопользования [50]. Сбор пуха здесь никогда не был развитым промыслом вследствие меньшей плотности гнездования.

Наличие угроз. Обыкновенная гага в целом — многочисленный, но уязвимый вид. Номинативный подвид внесен в Красную книгу Мурманской области как восстановленный (категория 5), Красную книгу НАО как редкий вид с ограниченным ареалом (категория 3). Тихоокеанская гага внесена в Красную книгу Республики Саха (Якутия) как редкий, уязвимый вид с ограниченным гнездовым ареалом в Якутии (категория 3). В Красном списке МСОП обыкновенная гага с 2015 г. имеет статус «вид, близкий к угрожаемому» на основании снижения численности в европейской части ареала по причине чрезмерного промысла, беспокойства, угроз, связанных с промыслом водных биоресурсов и загрязнения морской среды [51].

В историческое время популяции гаги в Баренцевом и Белом морях были подорваны браконьерским промыслом пуха и самих птиц. Существенным фактором, повышающим гибель

кладок и смертность птенцов, является беспокойство [52, 53]. В настоящее время браконьерство и беспокойство имеет меньшее распространение, чем в прошлом веке, а подавляющая часть популяций Белого моря, Мурманского берега, вся популяция арх. Земля Франца-Иосифа и частично севера арх. Новая Земля гнездится на особо охраняемых территориях.

Как прибрежный вид морских птиц, в течение всего жизненного цикла связанный с литоралью, а некоторые популяции — с ледовыми местообитаниями, обыкновенная гага в целом — самый уязвимый вид в случаях аварийных нефтяных разливов. Наибольшую угрозу нефтяное загрязнение представляет для линных и выводковых птиц, когда молодые еще не встали на крыло, а взрослые птицы потеряли способность к полету из-за смены полетного оперения [3, 54]. В силу большей привязанности к морю и более высокой плотности гнездования популяции номинативного и северного подвидов более уязвимы, чем популяции тихоокеанской гаги [54].

Как потребитель бентоса, гага подвержена риску биоаккумуляции и биомгнификации загрязняющих веществ. В Норвегии были выявлены случаи повышенной смертности яиц и птенцов в районах с загрязненной акваторией [3].

В районах с развитым прибрежным рыболовством существенным фактором смертности взрослых птиц может служить прилов в жаберные сети [3], но для Российской Арктики эта угроза пока не очень актуальна.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Обыкновенная гага относится к типичным морским птицам, которые в целом признаны надежными биоиндикаторами состояния морских экосистем [55]. Ее индикационные свойства обуславливают следующие особенности экологии вида: обыкновенная гага — широко распространенный, многочисленный, местами массовый, арктический вид,

удобный для наблюдений; занимает верхнюю позицию в бентосной трофической пирамиде, используя прибрежные морские местообитания. Вид относительно хорошо изучен, для ряда районов имеются продолжительные ряды мониторинга. Совокупность этих качеств позволяет рассматривать обыкновенную гагу как индикатор состояния прибрежной морской экосистемы на большей части Российской Арктики (за исключением Карского моря и моря Лаптевых). Обыкновенная гага внесена в список видов, предлагаемых для циркумполярного мониторинга в рамках программы КАФФ Арктического Совета [56], список ключевых экосистемных компонентов в рамках Программы циркумполярного мониторинга биоразнообразия [57], список видов-индикаторов для экосистемного мониторинга Баренцева моря [58]. Методы индикации включают слежение за ключевыми параметрами гнездовых популяций в местах размножения, численностью на местах линьки и зимовок (варьирует в зависимости от популяции) [15].

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Традиционные визуальные методы учета в гнездовой колонии (маршрутные учеты, учеты с применением беспилотной авиации), стандартные методы определения репродуктивного успеха, учеты и картографирование птиц в линных скоплениях и на зимовках (в том числе с применением авиации). Предложения по организации мониторинга численности различных популяций подвидов *S.m. mollissima* и *S.m. borealis* в Белом и Баренцевом морях изложены в работе [15].

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов.

1. Основные демографические параметры: численность гнездовой популяции, размер кладки и успешность размножения; выживаемость взрослых птиц.

2. Численность и размещение птиц во внегнездовой период (линька, зимовки).

Гага-гребенушка (*Somateria spectabilis*)

King eider

Систематическое положение

Тип	Chordata		
Класс	Aves		
Отряд	Anseriformes		
Семейство	Anatidae LEACH, 1820		
Род	<i>Somateria</i> LEACH, 1819		
Вид	<i>Somateria spectabilis</i> (LINNAEUS, 1758)		

Характеристика

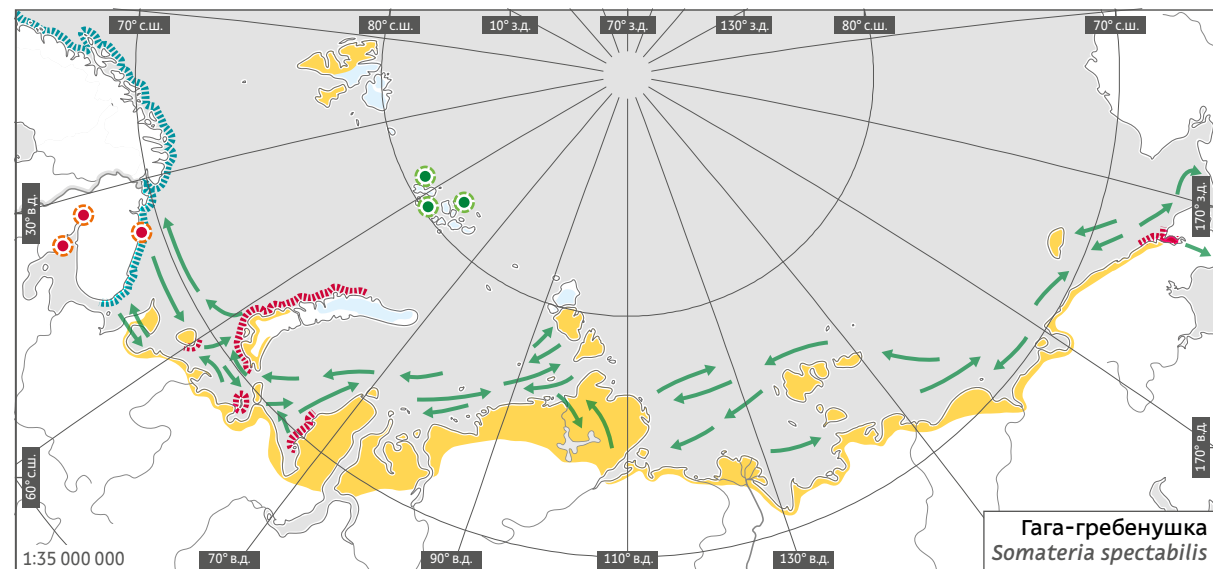
Размах крыльев, см	♂ 85–100	♀ 85–100	Масса, г	♂ 1900–2900	♀ 1900–2200
--------------------	----------	----------	----------	-------------	-------------

Охранный статус

МСОП **LC**

Красная книга РФ (2020) —

Внешний вид. Гага-гребенушка — крупная морская утка, но мельче обыкновенной гаги. Масса сильно изменяется в течение года и в зависимости от кормовых условий, максимальной массы и самцы, и самки достигают перед размножением [1, 2]. По линейным размерам самцы несколько крупнее самок. Как у большинства уток, половой диморфизм ярко выражен в окраске. Самец в брачном наряде имеет характерную для гаг контрастную окраску с преимущественно белой и розоватой передней частью туловища и черной задней. В этом наряде самца невозможно ни с кем спутать, его голова наиболее декоративна среди всех гаг — перламутрово-голубая с зеленоватыми щеками и ярко оранжевым жировым наростом над красным клювом. После гнездования самец линяет в промежуточный наряд темного,



● районы гнездования

▬ основные районы массовой линьки

▬ районы зимовок

● изолированные места гнездования за пределами основных районов гнездования

● залеты

→ основные пути миграции

почти черного цвета с белыми зеркальцами на крыльях. Самки бурые, с поперечным охристым рисунком, очень схожие с самками обыкновенных гаг, но отличающиеся по оперению головы: мыски со щек заходят на клюв менее, чем со лба, и не достигают ноздрей.

Взрослый наряд самцы надевают в возрасте 3 лет, до этого в окраске варьирует сочетание черных, белых и бурых пятен.

Распространение и миграции. Гребенушка имеет циркумполярное распространение и в целом самый северный ареал среди гаг. Она гнездится в тундровой зоне от северных ее пределов на архипелагах Шпицберген и Северная Земля до южных тундр [3].

В Российской Арктике гнездится в приморских материковых тундрах от п-ова Канин на восток до запада п-ова Чукотка и Ванка-



ремской низменности [4–6], максимально проникает вглубь побережья на п-ове Таймыр, доходя по долинам рек до северной лесотундры [7]. Гнездится на островах Колгуев, Вайгач, Врангеля, ряде островов Карского моря, архипелагах Новая Земля, Северная Земля, Новосибирские острова [4, 5, 8, 9]. На арх. Земля Франца-Иосифа гребенушка — редкозаметный вид (М.В. Гаврило, неопубликованные данные).

Вид монотипический, но в ареале выделяют четыре пролетные популяции [10]. Гребенушка — типичный дальний мигрант, преобладающее направление миграций — широтное, так как миграция связывает арктические гнездовые области с субарктическими и бореальными областями зимовок (в пределах так называемого циркумполярного пролетного пути) [11]. Населяющие Российскую Арктику гребенушки представлены двумя пролетными популяциями: атлантической и тихоокеанской [10], с границей гнездового ареала между ними на востоке п-ова Таймыр. Атлантическая

популяция зимует у берегов Кольского полуострова от Терского берега далее на запад до акваторий северной Норвегии [4, 12]. Зимовки тихоокеанской пролетной популяции гребенушек расположены в Беринговом море, в том числе у берегов Аляски [6].

В годовом цикле гребенушек выделяются три основные миграционные активности — летние миграции на линьку, осенние к местам зимовок и весенние к местам размножения. Сроки и интенсивность миграций, половозрастной состав мигрирующих стай варьируют в зависимости от успешности гнездового сезона. Гребенушки мигрируют преимущественно вдоль побережий, но держатся в целом мористее обыкновенных гаг [1, 6, 13]; на весенней миграции в ледовых условиях придерживаются полыней и прибрежных разводий [12, 14, 15]. Часть тихоокеанских гребенушек сокращает миграционный маршрут, пролетая от Колючинской губы речными долинами над внутренними частями п-ова Чукотка к побе-

режью Берингова моря [16]. Большая часть гребенушек летит вдоль северного побережья п-ова Чукотка через Берингов пролив [6, 17].

Гребенушки атлантической популяции, зимующие на северо-западе России, появляются на полыньях в районе арх. Новая Земля уже в марте [12, 18], когда основная часть птиц еще держится на местах зимовок [4, 12, 13]. Возможно, что какие-то особи зимуют у ледовой кромки и в полыньях у арх. Новая Земля [12]. С началом миграционной активности в конце марта — начале апреля на зимовках начинается перераспределение гребенушек, связанное с передвижением к местам откорма на прибрежных нерестилищах мойвы и формированием предотлетных скоплений (апрель — май) [12]. Массовый отлет в сторону мест гнездования отмечен с середины апреля [13]. Негнездящаяся часть особей покидает районы зимовки в последнюю очередь, миграции у берегов Мурманского берега заканчиваются к концу июня [4].

Как и для других видов морских уток, для гребенушки характерна летняя послебрачная миграция на линьку, которая происходит в течение июля. У самцов эта миграция выражена наиболее четко и проходит синхронизированно в течение июля [13, 17, 19], после окончания их участия в размножении. С самцами летят и холостые особи. В летние миграции постепенно вовлекаются и гнездившиеся, но потерпевшие неудачу самки.

Линочные скопления могут образовываться как в гнездовой, так и в промежуточной части ареала. Основной район массовой линьки гребенушек, гнездящихся в европейских и западносибирских тундрах, находится в Печорском море у берегов о-вов Долгий, Матвеев, Колгуев, а также у западного берега Югорского полуострова [20–22]. Менее концентрированные линники расположены у западных берегов арх. Новая Земля, в прол. Маточкин Шар, у берегов Карского моря: в Байдарацкой губе и заливе Торосовой, у побережий п-ова Тай-

мыр, в Хатангском заливе, к юго-западу от арх. Новосибирские острова, в Колючинской губе и у арктического побережья п-ова Чукотка [6, 9, 13, 17, 23–25]. Большинство гребенушек тихоокеанской пролетной популяции улетает на линьку в Берингово море или к берегам Аляски [1].

Отлет гребенушек на зимовку происходит после окончания линьки, а у успешных самок с выводками после становления молодых на крыло в течение сентября, но часть птиц задерживается у морских побережий в области гнездования или на промежуточных стоянках до октября—ноября, а некоторые остаются на стоянках в восточной части Баренцева моря и зимой, в декабре—январе [8, 9, 12, 13].

Численность. Гребенушка — массовый вид морских уток. Мировая популяция полностью не оценена, но, очевидно, превышает миллион особей, численность популяции Северо-Восточной Атлантики, включая, помимо западного сектора Российской Арктики, еще и восток о. Гренландия, оценена приблизительно в 300 тыс. особей [10]. Для восточносибирских тундр оценка численности отсутствует. Исторические оценки для Российской Арктики составляли от 600 тыс. до 1,5 млн особей [25, 26].

Глобальный популяционный тренд считается негативным, но различным для разных популяций [10, 27]. Для российских популяций данные об изменении численности практически отсутствуют, для норвежских зимовок в конце прошлого века значимый тренд в изменении численности не выявлен [4].

Во внегнездовой период гага-гребенушка — стайный вид, образующий плотные и крупные скопления в традиционных местах линьки, нагула и зимовки. По данным авиаучетов, в Печорском море в период линьки и миграционных стоянок одновременно учитывалось до 20 тыс. особей, при этом попытка экстраполяции численности на всю акваторию Печорского моря дала минимальную оценку

около 500 тыс. особей, а среднюю общую численность почти 2 млн особей [28]. На норвежских зимовках в 1990-х гг. общая численность грубо оценивалась в 70–100 тыс. особей [4]. По данным авиаучетов, на российско-норвежских зимовках от прол. Горло Белого моря до побережья Финнмарка в конце 1990–2000-х гг. зимовало порядка 60 тыс. особей гребенушек, из них в российских водах — до 10 тыс. [12]. Поскольку для гребенушек характерны местные перекочевки в пределах зимовочной области, достоверные оценки общей численности можно получить только при сплошном учете во всем ареале зимовки популяции.

Гнездится гребенушка дисперсно, области наиболее плотного гнездования в Российской Арктике включают северо-восточную часть п-ова Таймыр (10–12 ос./км² (7 — локально, в редких случаях колониального поселения — до 130 ос./км² [29])), западное побережье Якутии от р. Анабар до дельты р. Лены (плотность гнездования 3,5 ос./км² [25]), обычно максимальные плотности гнездования не превышают 0,5–1 ос./км² [6, 24].

Места обитания. Гребенушка — типичная морская утка, связанная с приморской полосой суши на протяжении короткого гнездового периода.

Гнездятся гребенушки в приморских тундрах различного типа с обязательным наличием мелких озер, где они устраивают гнезда по берегам или на островках. Также предпочитают речные дельты или долины рек, на плакорах плотность гнездования снижается, в горных тундрах не встречаются. На островках в устьях рек могут формировать колониальные поселения совместно с чайками, крачками [6, 7, 30]. Выводки водят на тундровых озерах или в устьевых участках рек.

Внегнездовой период практически все гребенушки проводят в море: самцы около 11 месяцев в году, размножающиеся самки около 9 месяцев, неполовозрелые гаги на суше

бывают лишь эпизодически. В море держатся как на участках открытой воды в незамерзающих морях, так и в разводьях и полыньях, по сравнению с другими видами гаг на относительно глубоководных участках (до 50 м) и большем удалении от берега. В предотлетный период характерны концентрации в эстуариях рек и на морских взморьях. Подавляющая часть гаг линяет на море, успешные самки, вероятно, могут линять на озерах [1, 6, 12, 13, 17]. У берегов Кольского полуострова известны зимовки в заприпайных полыньях [12].

Размножение. Гребенушки приступают к размножению в возрасте 3 лет [1]. Как и все морские птицы, гребенушки живут долго, но данных очень мало: максимальная продолжительность жизни по данным кольцевания — 15 лет, но в реальности очевидно выше [1]. Соотношение размножающейся и неразмножающейся части популяции непостоянно, доля холостых половозрелых птиц зависит от кормовых и погодных условий, в том числе на зимовках и в районах весеннего нагула, уровня хищничества [1, 6, 8, 25]. Долю негнездящихся птиц в популяции оценить трудно, так как многие из них держатся в море вдали от мест гнездования [9]. Для материковых восточно-европейских тундр индекс участия гребенушек в размножении, по многолетним данным, варьировал от 16 до 63%, в среднем 45% [24].

Сроки гнездования зависят от погодных условий сезона, сроков схода снежного покрова и появления открытой воды. Перед выходом на гнездовые территории гребенушки скапливаются на море, часто вдали от мест гнездования на полыньях, где происходят их откорм, а также спаривание [2, 6, 9, 14], в ближайшем доступном районе и откармливаются. Выход на места гнездования происходит в последних числах мая — первой половине июня [6–9]. Первыми в тундре появляются гнездовые птицы, затем — молодые и холостые, часть неразмножающихся птиц остается на море.



Смешанная стая самцов и самок гаги-гребенушки *Somateria spectabilis*. Архипелаг Новая Земля

Ранние кладки появляются на восточносибирских тундрах в первой декаде июня, обычно в середине месяца [6], в конце июня — начале июля на п-ове Таймыр, Новосибирских островах, о. Врангеля [7–9].

В норме одна кладка, в случае гибели яиц до отлета самца некоторые самки откладывают повторную кладку. В полной кладке 3–7 яиц, в среднем 4–6 [6, 7, 9].

Насиживает только самка, самец после начала инкубации покидает район гнездования и мигрирует на линьку. Самка насиживает очень плотно, практически не отлучаясь на кормежку. Инкубационный период 26–28 суток [1]. Вылупление птенцов происходит в разных районах в среднем в течение второй половины июля, в поздних гнездах птенцы могут вылупляться и в течение августа [6–9].

Тип развития птенцов — выводковый. После вылупления самка уводит выводок на озера, по мере роста выводки постепенно перемещаются к морю. Птенцы встают на крыло примерно в возрасте полутора месяцев [9].

Основной фактор гибели потомства — хищничество, которое многократно усиливается при наличии беспокойства и в годы депрессии леммингов. В меньшей степени кладки и птенцы гибнут от неблагоприятных погодных условий и других абиотических факторов [6, 8, 9]. Естественные враги — крупные чайки, поморники, белые совы, врановые, песец. При высоком прессе хищничества локальный успех размножения может быть нулевым. На взрослых птиц охотятся песцы, белые совы. Известны случаи массовой гибели взрослых птиц от истощения при дефиците доступных кормов [1].

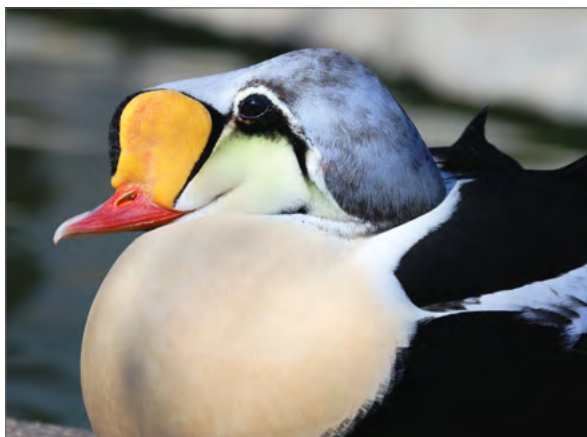
Линька. Линяют гребенушки дважды в год — полностью после сезона размножения и частично перед сезоном размножения на местах зимовок [12]. Полная линька, как и у всех пластинчатоклювых, происходит бурно с потерей способности к полету на 3–4 недели, но в разные сроки у разных демографических групп популяции. Размножившиеся самцы линяют ранее гнездовых самок.

Питание и кормовая экология. Корм добывается нырянием на глубину до 50 м и более, но обычно в пределах 20 м, находясь под водой около полутора минут [1, 4].

Гребенушка питается теми же видами донных беспозвоночных, что и обыкновенная гага, но спектр питания обычно более разнообразен и отличается по соотношению кормовых объектов благодаря использованию более разнообразных и глубоководных кормовых биотопов [4]. В диете преобладают донные беспозвоночные, в основном моллюски и иглокожие, поедает также полихет, ракообразных, икру рыб [1, 4, 6]. В районе массовой концентрации гребенушек на линьке и миграциях в Печорском море гребенушки откармливаются мидиями [16, 30].

В течение годового цикла потребление кормов, энергетические затраты и соответственно масса тела подвержены существенной динамике. Максимальную массу гребенушки набирают к началу гнездового сезона, что предполагает интенсивную кормежку на весенних миграциях и местах предгнездового нагула. Потребление пищи значительно сокращается у самцов в брачный период, а у самок в период инкубации, при этом энергетические затраты растут (на брачное поведение, синтез и обогрев яиц). Самки к моменту вылупления птенцов теряют до 25% массы тела, набранной весной [1]. Поздним летом и осенью гаги нуждаются в эффективном питании, особенно с учетом того, что в этот период требуются дополнительные энергетические затраты на линьку. Массовое истощение и гибель гребенушек наблюдаются периодически на путях пролета и зимовок при слишком суровых ледовых условиях [19].

Изученность. В отличие от обыкновенной гаги, гребенушка — гораздо менее изученный вид [4, 31, 32]. Многие базовые сведения по биологии и распределению вида в Российской Арктике базируются на данных полевых

Самец гаги-гребенушки *Somateria spectabilis*

наблюдений середины прошлого века [9, 17]. Очень неравномерно вид изучен и в пределах разных частей российского ареала: ключевые районы концентрации гребенушек во внегнездовое время закартографированы только для юга Баренцева моря и Белого моря; данные по гнездовой биологии собраны преимущественно для средне- и восточносибирской части ареала. Оценка общей численности для атлантической пролетной популяции неполная, а для тихоокеанской популяции отсутствует: нет ни данных, ни представления о популяционных трендах. Полностью отсутствуют современные данные о состоянии популяций гребенушки на архипелагах Новая Земля и Новосибирские острова, неактуальны данные по району наиболее массового гнездования вида на п-ове Таймыр.

Хозяйственное использование. В отличие от обыкновенной гаги благодаря низкой плотности гнездования гребенушка никогда не являлась объектом сбора пуха. В восточносибирских тундрах и на п-ове Чукотка гребенушка — объект промысла местных жителей, которые добывают взрослых птиц и собирают яйца в рамках традиционного природопользования [33].

Наличие угроз. Гребенушка — широко распространенный и многочисленный, но уязвимый вид. Вид не подлежит специальной охране, но внесен в Приложение к Красной книге НАО как объект, нуждающийся в особом внимании к его состоянию в природной среде по причине уязвимости по отношению к нефтяному загрязнению.

Как прибрежный вид морских птиц, склонный к формированию массовых скоплений во внегнездовой период и в течение подавляющей части своего жизненного цикла связанный с шельфовыми мелководьями и ледовыми местообитаниями, гребенушка — один из самых уязвимых по отношению к аварийным нефтяным разливам вид птиц [34]. Наибольшую угрозу нефтяное загрязнение представляет для линных птиц, которые теряют в этот период способность к полету из-за смены полетного оперения и образуют плотные многочисленные скопления в прибрежных водах. Зоной наибольшего риска в морях Российской Арктики для гребенушки является Печорское море.

Как потребитель бентоса, гребенушка подвержена риску биоаккумуляции и биомагнификации загрязняющих веществ [4], но анализ содержания стойких органических загрязнителей в птицах тихоокеанской пролетной популяции показал крайне низкие их концентрации, зачастую ниже порога определения [35]. Более существенным может оказаться загрязнение тяжелыми металлами, в первую очередь свинцом, кадмием, ртутью [35], но выявленные на настоящее время концентрации этих элементов также пока не считаются серьезной угрозой популяционному здоровью гаг [36].

В районах с развитым прибрежным рыболовством существенным фактором смертности взрослых птиц может служить прилов в жаберные сети [4, 37, 38], но для Российской Арктики эта угроза пока не очень актуальна.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Гребенушка относится к морским птицам, которые в целом признаны надежными биоиндикаторами состояния морских экосистем [39]. Следующие особенности экологии вида обуславливают его индикационные свойства: гребенушка — широко распространенный циркумполярный, многочисленный вид, удобный для наблюдений, особенно во внегнездовой период; занимает верхнюю позицию в бентосной трофической пирамиде, используя прибрежные морские местообитания. Вместе с тем по ряду параметров ее индикационные качества уступают обыкновенной гаге: вид значительно хуже изучен, мониторинг на местах гнездования затруднен дисперсным характером гнездования. Более мористое распределение на акватории и большая миграционная активность усложняют и удорожают проведение адекватных учетов для мониторинга популяционной численности. Все это сужает возможности использования гребенушки в качестве индикатора состояния прибрежной морской экосистемы, в итоге этот вид не включен в список видов, предлагаемых для циркумполярного мониторинга в рамках программы КАФФ Арктического Совета [40], список ключевых экосистемных компонентов в рамках Программы циркумполярного мониторинга биоразнообразия [41], список видов-индикаторов для экосистемного мониторинга Баренцева моря [42]. Методы индикации могут включать слежение за численностью на местах линьки и зимовок.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Учеты (авиационные) и картографирование птиц в линных скоплениях и на зимовках [43, 44].

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов. Численность и размещение птиц во внегнездовой период (линька, зимовки).

Тонкоклювая кайра (*Uria aalge*)

Common murre

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Aves
Отряд	Charadriiformes
Семейство	Alcidae LEACH, 1820
Род	<i>Uria</i> BRISSON, 1760
Вид	<i>Uria aalge</i> (PONTOPPIDAN, 1763)

Характеристика

Размах крыльев, см ♂ ♀ 65–70 Масса, г ♂ ♀ 800–1100

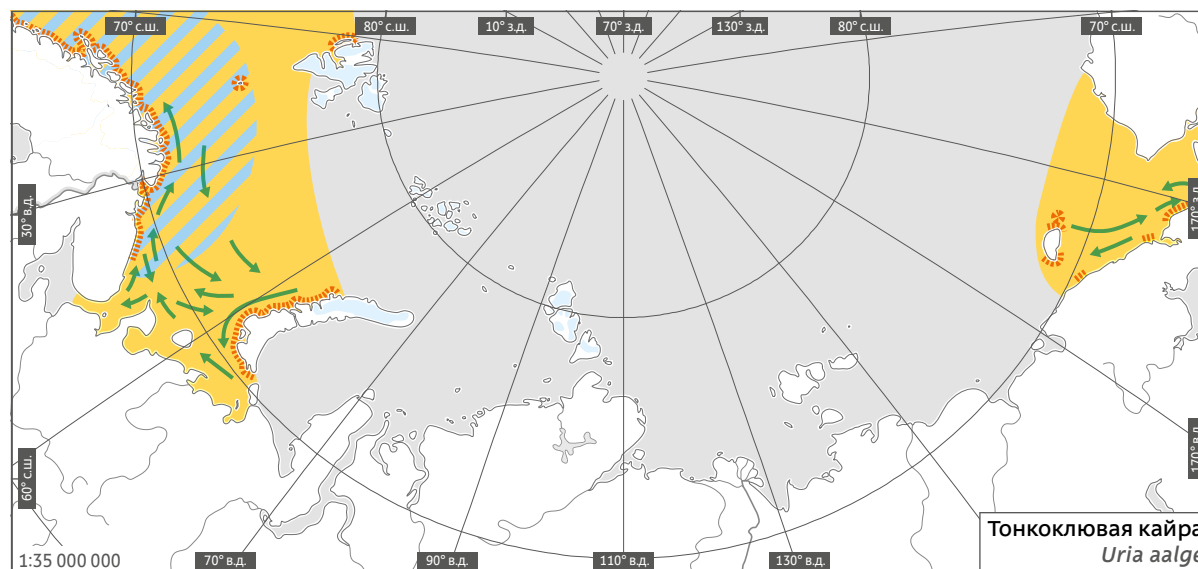
Охранный статус

МСОП **LC**

Красная книга РФ (2020) —

Внешний вид. Тонкоклювая кайра — птица средних размеров с характерной для чистиковых веретенообразной формой тела. Масса тела взрослых птиц варьирует в течение годового цикла и между популяциями (у тихоокеанского подвида выше) [1, 2].

Половой диморфизм в окраске не выражен, самцы немного крупнее самок. Окрас контрастный черно-белый. Взрослые птицы летом имеют черновато-бурую верхнюю сторону тела, голову и шею и белую нижнюю сторону тела и подкрылья. У «очковой» морфы вокруг глаза имеется белое кольцо, а за глазом — белая полоска. В зимнем наряде белая окраска появляется на горле и шее, на щеках белые пестрины. От внешне очень похожей толстоклювой кайры отличается общим более прогонистым телосложением и менее высо-



- районы кочевок и миграций
- районы зимовок
- районы гнездования
- основные пути сезонных миграций

ким и более длинным однотонным клювом, а в полете — бурым исподом крыла. Встречается очковая форма, отсутствующая у толстоклювой кайры.

Распространение и миграции. Ареал амфибореально-субарктический, охватывает Северную Атлантику и Тихоокеан между 40 и 75° с. ш., заходя в небольшом количестве на север до архипелагов Шпицберген, Новая Земля, юга о. Гренландия, восточной части п-ова

Чукотка и Аляски [2, 3]. В Российской Арктике гнездится в Баренцевом море на Мурманском берегу и в колониях арх. Новая Земля на север до Архангельской (Двинской) губы [3], в Чукотском море — на о. Геральд и на материковом побережье на запад до Колючинской губы [4].

В мировом ареале выделяют от 5 до 7 подвидов [2, 3], из них в Российской Арктике обитают два: *U.a. hyperborea* в Баренцевом море и *U.a. inornata* — в Чукотском [1, 5].



Во внегнездовой период кайры широко распространяются по морским акваториям между районами гнездования и зимовок, заходят в Печорское и Белое моря, в Чукотском море до о. Врангеля [1].

Зимовки изучены недостаточно полно, особенно для кайр, гнездящихся на арх. Новая Земля и на п-ове Чукотка. Зимуют тонкоклювые кайры в целом в смежных с районом гнездования акваториях, перемещаясь в места с более благоприятными условиями и избегая льдов [6]. Северные атлантические тонкоклювые кайры с Мурманского берега зимуют в прибрежных и шельфовых водах Баренцева, Норвежского и Северного морей, в целом в менее глубоководных районах, чем толстоклювые кайры. С востока эта область ограничена прол. Горло Белого моря, а с запада — южными районами Норвегии, но часть популяции распространяется шире и может достигать юго-западных берегов о. Гренландия, арх. Британские острова и даже Средиземного моря [7, 8]. В российской части юга Баренцева моря зимуют также тонкоклювые кайры из норвежских колоний [9]. Зимой кайры в значительных количествах отмечены в Норвежском море на банке Джорджес. Чукотские кайры зимуют в Беринговом море, более точных данных по этому подвиду нет [1]. В целом районы зимовки тихоокеанских кайр, видимо, также связаны с расположением льдов и доступностью корма. Зимовки кайр отмечены на юг до Орегона и Калифорнии, в массе — в юго-восточной части Берингова моря и вдоль побережий Курильских островов и Охотского моря [2].

Миграции как таковые у кайр не выражены — птицы постепенно перемещаются, преимущественно вплавь, в сопредельные более благоприятные районы. Выводки могут дрейфовать вместе с преобладающими течениями, а отгнездившиеся самки и холостые птицы совершать более прямые перелеты к местам зимовок [10]. Так, в российской части

Чукотского моря осенью могут встречаться выводки кайр из колоний Аляски [10], а на востоке Баренцева моря птицы из норвежских колоний [9]. Наиболее выраженные миграции можно наблюдать весной, когда птицам приходится преодолевать пространства, покрытые сплошным льдом. Тонкоклювые кайры появляются в районах гнездования задолго до начала размножения. Из районов зимовки к местам гнездования они начинают продвигаться, вероятно, в феврале. На Мурманском берегу кайры концентрируются в прибрежных водах вблизи колоний уже в середине февраля [7]. Районы весеннего нагула расположены в прибрежных водах. Так, в марте крупные стаи кайр наблюдаются в 5–10-километровой полосе акватории, примыкающей к местам гнездования. Тонкоклювые кайры впервые выходят на свои гнездовые участки на Мурманском берегу в среднем в двадцатых числах марта. Данных по другим районам практически нет. На арх. Новая Земля появление кайр в районах гнездования отмечено к концу марта [11, 12]. В морях тихоокеанского бассейна прилет кайр происходит в целом позднее, чем в Атлантике [12, 13]. Весенняя миграция первогодков и неполовозрелых птиц старшего возраста проходит в более поздние сроки [7]. Молодые кайры в первые годы мигрируют дальше, чем в последующие, и меньше времени проводят вблизи гнездовых колоний [2].

Осенние миграции начинаются сразу же после слета птенцов с гнездовых карнизов — в июле—августе. Кайры мигрируют осенью со средней скоростью от 4 до 20 км/сут, птицы, зимующие в удаленных районах, — со средней скоростью до 30 км/сут [7]. Холостые птицы могут начать миграцию еще до начала слета. Первые птенцы в колониях Мурманского берега покидают гнездовые карнизы в среднем 18 июля, последние — в середине августа, в конце августа практически все особи оставляют побережье Мурманского берега и рас-

пределяются в районах нагула от юго-востока Баренцева моря и прол. Горло Белого моря на запад до Норвежского моря, затем постепенно смещаются в районы зимовок [7]. Большинство птиц покидает восточную часть Баренцева моря к октябрю. Покинув колонии на Мурманском берегу, тонкоклювые кайры откочевывают в открытые районы побережья. Осенняя миграция происходит разрозненными рыхлыми скоплениями, в которых держатся как взрослые птицы без потомства, так и выводки [7].

Численность. Тонкоклювая кайра, как и толстоклювая, считается наиболее многочисленной морской птицей Северного полушария и одной из наиболее многочисленных в мире с общей гнездовой численностью от 13 до 21 млн особей [2].

В Российской Арктике колонии северной атлантической тонкоклювой кайры находятся на краю гнездового ареала и относительно невелики: численность вида на Мурманском берегу оценивается менее чем в 10 тыс. пар, а на арх. Новая Земля, по оценкам прошлого века, — менее чем в 1 тыс. пар [3, 14], но современных данных по арх. Новая Земля нет. Популяция тихоокеанской тонкоклювой кайры в российской части Арктики, по историческим приблизительным оценкам, составляет также порядка 20 тыс. особей, из которых 200–300 гнездятся на о. Геральда [4, 15].

Изменения численности популяций толстоклювых кайр неодинаковы в различных частях ареала. На Мурманском берегу после достижения максимальной численности в начале 1980-х гг. наблюдался крах популяции зимой 1986–1987 гг., после чего численность в течение 10 лет в основном восстановилась [3, 16]. В материковых колониях Мурманского берега в 2000-х гг. в условиях нестабильной кормовой базы наблюдалась деградация колоний тонкоклювых кайр при значительной межгодовой динамике численности и продуктивности [17–19]. По арх. Новая Земля данных

о динамике численности или распространения нет. На п-ове Чукотка во второй половине XX в. прослежена экспансия вида на запад и соответственно увеличение численности [4].

В периоды миграций кайры распределены на обширных пространствах акваторий и их средняя плотность распределения невелика: численность, как правило, не превышает 1–2 ос./км². И лишь перед началом размножения в прибрежных участках акваторий, прилегающих к крупным колониям, кайры собираются в плотные стаи от нескольких сотен до тысяч особей. У Мурманского побережья Баренцева моря в этот период могут концентрироваться до 30–40 тыс. особей [7].

Места обитания. Тонкоклювая кайра — истинно морская птица, выходит на берег только в период гнездования. Гнездится на скалах морских побережий материка и островов. Использует клифы, обрывающиеся прямо в море. Высота гнездования над уровнем моря варьирует от нескольких метров до нескольких десятков и даже сотен метров. Гнездится на широких карнизах и полках. В отличие от толстоклювой кайры занимает более широкие полки и плоские вершины скал [1, 3]. Гнездовые колонии приурочены к участкам акватории с повышенной биологической продуктивностью вод [1, 12].

Взрослые птицы во внегнездовой период, а также большинство неполовозрелых круглый год держатся в прибрежных и шельфовых районах морей, в целом в более прибрежных водах, чем толстоклювые кайры. Повышенная плотность распределения кайр на акватории отмечается в районах фронтальных зон различного происхождения. Весной и ранним летом тонкоклювые кайры концентрируются в районах прибрежного нереста рыб [7, 17].

Демография и размножение. Большинство тонкоклювых кайр приступают к размножению в возрасте 5–6 лет [20], хотя в других источниках указывается на возможность

первого гнездования в возрасте 3 лет [1], но это относится к единичным особям. Как и все морские птицы, тонкоклювые кайры живут долго, максимальная продолжительность жизни, по данным кольцевания, — 40–42 года [21].

Тонкоклювая кайра — облигатно-колониальный вид со строгим гнездовым консерватизмом. Моногамия поддерживается верностью месту гнездования [1, 2]. Тонкоклювая кайра, наряду с моевкой, составляет ядро населения в колониях бореального типа [22]. Кроме них в смешанных колониях обычны чистики и различные бореальные элементы: бакланы, ипатки, топорки, серебристые и морские чайки. В районах перекрытия ареалов обычны смешанные колонии тонкоклювых и толстоклювых кайр. На колониях кроме гнездящихся птиц присутствуют и неразмножающиеся особи.

Единственное яйцо откладывает прямо на скалу. После гибели первого яйца большинство самок способны к повторной откладке [1].

Массовая кладка синхронизирована и занимает до 10 дней, но общие сроки гнездования могут быть растянуты за счет повторных кладок до 3–6 недель [1]. Сроки откладки яиц довольно постоянны для определенного района: на Мурманском берегу кладки появляются во второй половине мая, а на арх. Новая Земля примерно на три недели позже [11, 12]. Сроки размножения, как и миграций, на севере ареала тихоокеанской тонкоклювой кайры наступают позже. При совместном гнездовании серьезных фенологических отличий между двумя видами кайр не наблюдается [23].

Насиживают оба родителя, инкубация продолжается 33–35 дней, в среднем 32–33 дня [1, 2]. Тип развития полувыводковый. После вылупления птенец остается на гнездовом карнизе до 35 дней, в среднем птенцы покидают гнездовой карниз в возрасте 20–25 дней [23, 24]. Возраст слета птенцов зависит от факторов окружающей среды

и кормовых условий, влияющих на способность родителей обеспечить птенцов пищей и соответственно определяющих физическое состояние птенцов. Массовый слет на Мурманском берегу начинается в среднем в середине июля, птенцы покидают колонию в течение месяца [7]. Слет птенцов имеет четко выраженный суточный ритм и синхронизированность, пик приходится на период между 20 и 24 часами местного времени, отмечено влияние погодных условий на интенсивность слета [25]. Птенец спускается с гнездового карниза неспособным к активному полету и покидает район гнездования вплавь в сопровождении самца [25]. Выводки сохраняются на протяжении около 1 месяца.

Основные хищники в гнездовой период в арктической и субарктической частях ареала — пернатые: крупные чайки (морская, серебристая, бургомистр), ворон и серая ворона.

Яйца и птенцы гибнут при обвалах, при падении с карниза, закатывания яйца в расщелины или в лужицу воды. Погодные условия в пределах средних вариаций слабо влияют на смертность птенцов, но экстремальные погодные условия, такие как затяжные шторма, приводят к снижению темпов роста или гибели [1, 23, 24]. В итоге общая успешность размножения до момента слета широко варьирует. Некоторое количество птенцов (в разных районах от 4 до 10–20%) может погибнуть во время слета и сразу после него из-за хищничества чаек, поморников, из-за гибели от удара о скалы, при попадании в прибой и потери связи с родителем [25]. Итоговая смертность в неблагоприятные годы может достигать 75% [1].

Взрослые птицы могут становиться добычей крупных соколов и чаек, больших поморников, бургомистров. Основным фактором падения численности гнездовой популяции кайр является повышенная смертность взрослых птиц на зимовках [1] в первую очередь от бес-

кормицы. Дефицит кормов и нестабильность кормовой базы оказывают решающее влияние на общую продуктивность [16, 17, 19].

Линька. Взрослые птицы линяют дважды в году. Послебрачная линька начинается со смены мелкого контурного оперения еще на гнездовых карнизах. Линька маховых, сопровождающаяся потерей способности к полету, происходит вскоре после покидания гнездовых колоний, в ходе осенних миграций в разных районах в августе — октябре, у некоторых особей маховые еще дорастают в декабре [1]. Частичная линька в брачный наряд заканчивается обычно к февралю [2].

Питание и кормовая экология. Корм добывается нырянием. Обычно охотится в верхнем 50-метровом слое воды, но максимальные глубины ныряния могут достигать 150 м [26]. Основной корм — мелкая стайная пелагическая и придонная (в мелководных районах) рыба (отмечено более 30 видов) и в меньшем количестве (около 10%) ракообразные и другие беспозвоночные [1, 16]. Рацион питания имеет сезонные и географические различия. В Баренцевом море основные рыбные корма: мойва, песчанка, сельдь, молодь, а также молодь придонных видов — трески и пикши, на севере ареала также сайка. По сравнению с толстоклювой тонкоклювая кайра — более рыбацкий вид и имеет в целом менее разнообразный рацион.

Дальность кормовых разлетов сильно варьирует в зависимости от доступности кормов. Обычно кайры кормятся в непосредственной близости от гнездовых колоний — до 10 км [1, 16]. В целом для тонкоклювых кайр очевидно менее характерны экстремально дальние кормовые разлеты, как это наблюдается у толстоклювых кайр, но полеты до 100 км от колоний задокументированы для американского сектора Чукотского моря [10].

Являясь одним из массовых видов морских птиц в Северной полушарии, тонкоклювая

кайра относится к числу важных потребителей биологической продукции на высшем трофическом уровне в морских экосистемах Субарктики. Колониальный образ жизни в период гнездования способствует тому, что, добывая из моря большое количество органического вещества, кайры возвращают вблизи колоний значительную его часть в виде экскрементов, содержащих легко растворимые соединения, пригодные для использования как фитопланктоном, так и наземными растениями. Тем самым осуществляются трансформация и перераспределение веществ, имеющие определенное значение для биогенного круговорота в прибрежной зоне.

Изученность. Несмотря на то что тонкоклювая кайра — довольно хорошо изученный вид-индикатор среди птиц [3, 12, 16, 23, 24 и др.], данные о ней очень разнокачественные как по разным аспектам экологии, так и для различных популяций. Хорошо описан гнездовой ареал вида, но в краевых его частях, очевидно, имеются незадокументированные изменения, данных о пространственно-временном размещении птиц на акватории крайне недостаточно, а имеющиеся сведения относятся преимущественно к североатлантическому подвиду. В целом подавляющее большинство материалов по демографии, динамике численности, биологии размножения, питанию, поведению получено для популяции Мурманского берега, но и здесь основные целенаправленные исследования проводились в прошлом веке. Мониторинг численности, успешности размножения и диеты ведется только на Мурманском берегу [14]. В отличие от толстоклювой кайры инструментальных данных о миграциях и районах зимовок для тонкоклювых кайр российских колоний нет. Данные по численности и распределению для кайр *U. a. inornata* популяции Чукотского моря неактуальны [4, 15], а сведения по особенностям их биологии и экологии отсутствуют.

Хозяйственное использование. В Баренцевом море по сравнению с толстоклювой кайрой промысловое значение гораздо менее многочисленной тонкоклювой кайры было несопоставимо мало. В настоящее время сбор яиц и добыча взрослых птиц на море возможно проводится в ограниченном масштабе в местах совместного гнездования двух видов кайр коренным населением Чукотки в рамках традиционного промысла [27].

Наличие угроз. Тонкоклювая кайра — массовый, широко распространенный вид, в целом не вызывающий опасений. Его глобальный тренд считается растущим [28]. При этом состояние популяций тонкоклювой кайры неодинаково в разных частях ареала: в циркумполярном ареале в ряде районов (Исландия, Аляска, материковая Норвегия) наблюдается снижение численности [14, 28]. В российской части ареала мониторинг ведется только на Мурманском берегу, где выявлена деградация ряда крупных колоний [17, 19]. Специальной охране в России вид не подлежит.

Основные угрозы, выделяемые для вида [29]: чрезмерная добыча, конкуренция с промышленным рыболовством, нефтяное загрязнение, гибель в сетях.

Широко практиковавшийся в СССР до 1950-х гг. промысел яиц и взрослых кайр, который привел к истощению популяции толстоклювой кайры в колониях Баренцева моря [30], очевидно, не затронул гораздо менее многочисленную здесь тонкоклювую кайру [3].

С конца прошлого века наиболее существенным фактором, негативно влияющим на популяции кайр, стало промышленное рыболовство, приведшее к подрыву кормовой базы баренцевоморских популяций как на местах зимовок, так и в районах гнездования [16]. По сравнению с толстоклювой кайрой тонкоклювые кайры российских популяций страдают от подрыва кормовой базы в большей степени в связи с перекрытием мест гнездования

и зимовок с районами коммерческого рыбного промысла. Негативные тенденции в популяции, вызванные долговременной нестабильностью кормовой базы, наблюдаются на юге Баренцева моря [17–19].

Как ныряющий вид птиц с ограниченными летными качествами, проводящий большую часть жизни на акватории, в том числе ледовых местообитаниях, и периодически формирующий массовые скопления, тонкоклювая кайра высоко уязвима по отношению к аварийным нефтяным разливам [3]. Как и для толстоклювых кайр, наиболее уязвимым является период после оставления птенцами гнездовых колоний (август—сентябрь), когда птенцы еще не приобрели способность к полету, а взрослые птицы меняют полетное оперение [31].

Быстрые климатические изменения могут оказывать негативное влияние на популяции кайр и приводить к снижению численности. Резкие негативные тренды численности в гнездовых колониях тонкоклювой кайры наблюдались в ответ на наиболее резкие изменения поверхностной температуры океана (так называемые режимные сдвиги 1977 и 1987 гг.), причем направление этих сдвигов (потепление или похолодание) не играло роли [32].

Как хищник высшего порядка, тонкоклювая кайра подвержена риску биоаккумуляции и биомагнификации загрязняющих веществ [3].

К локально действующим факторам угрозы можно отнести беспокойство, вызванное низкими полетами авиации, которое ведет к панике на колонии, что, с одной стороны, может повлечь прямую гибель яиц и птенцов, сброшенных с карнизов, а с другой — способствовать хищничеству чаек [29].

В ряде районов ареала беспокойство вызывает прилов взрослых птиц в жаберные сети, но для Российской Арктики эта угроза пока считается не очень актуальной.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Тонкоклювая кайра относится к типичным морским птицам, которые в целом признаны надежными биоиндикаторами состояния морских экосистем [33, 34]. Следующие особенности экологии вида обуславливают его индикационные свойства: тонкоклювая кайра — массовый в ряде районов Российской Арктики вид, удобный для наблюдений; хищник высшего порядка, использующий шельфовые местообитания в поверхностном слое до 100 м. Совокупность этих качеств, а также наличие исторических мониторинговых данных позволяют рассматривать тонкокклювую кайру как индикатор состояния шельфовой морской экосистемы Баренцева и Чукотского морей. Тонкоклювая кайра внесена в список видов, предлагаемых для циркумполярного мониторинга в рамках программы КАФФ Арктического Совета [35], список ключевых экосистемных компонентов в рамках Программы циркумполярного мониторинга биоразнообразия [36], список видов-индикаторов для экосистемного мониторинга Баренцева моря [37]. Методы индикации включают слежение за ключевыми параметрами гнездовых популяций в местах размножения, а также мониторинг распределения птиц в море [34].

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Традиционные визуальные методы учета в гнездовой колонии и определения репродуктивного успеха, выживаемости взрослых птиц методом мечения/повторного отлова, определение состава кормов по отрывкам и визуальным наблюдениям, отбор проб биоматериала для определения содержания загрязняющих веществ, стабильных изотопов, параметров популяционного здоровья.

Предложения по организации мониторинга, включая методы мониторинга распределения птиц в море, приведены в программном предложении [34].



Тонкокклювые кайры *Uria aalge* на колонии

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов.

1. Основные демографические и фенологические параметры: численность гнездовой популяции, продуктивность, выживаемость взрослых птиц, сроки наступления основных событий гнездового сезона.
2. Состав рациона питания в гнездовой сезон.
3. Уровни содержания основных загрязнителей (стойкие хлорорганические загрязнители, нефтяные углеводороды, ртуть и др.)

совместно с содержанием стабильных изотопов углерода и азота для параллельного контроля трофического уровня. Содержание загрязняющих веществ может определяться в яйцах (все загрязнители, а также толщина скорлупы), крови взрослых птиц (СО₂, НУ, ТМ) и перьях (ртуть); в этих же тканях определяются стабильные изотопы.

4. Показатели популяционного здоровья (иммуно-гематологические показатели, содержание гормонов, в первую очередь гормона стресса — кортикостерона).

Толстоклювая кайра (*Uria lomvia*)

Thick-billed murre

Систематическое положение

Тип	Chordata	
Класс	Aves	
Отряд	Charadriiformes	
Семейство	Alcidae LEACH, 1820	
Род	<i>Uria</i> BRISSON, 1760	
Вид	<i>Uria lomvia</i> (LINNAEUS, 1758)	

Характеристика

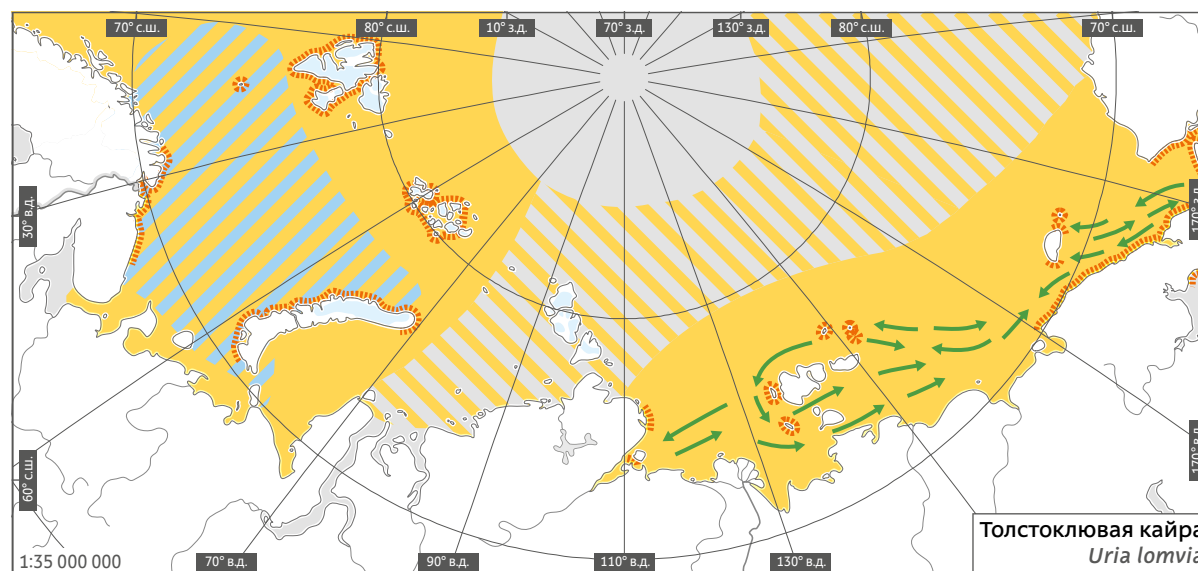
Размах крыльев, см	♂ ♀ 65–80	Масса, г	♂ ♀ 900–1400
--------------------	-----------	----------	--------------

Охранный статус

МСОП **LC**Красная книга РФ (2020) **—**

Внешний вид. Толстоклювая кайра — птица средних размеров с характерной для чистиковых веретенообразной формой тела. Масса тела взрослых птиц в среднем 1000–1200 г, варьирует в течение годового цикла и между популяциями (у тихоокеанского подвида выше) [1, 2].

Половой диморфизм в окраске не выражен, самцы немного крупнее самок. Окрас контрастный, черно-белый. Взрослые птицы летом имеют черновато-бурую верхнюю сторону тела, голову и шею и белую нижнюю сторону тела и подкрылья. В зимнем наряде белая окраска появляется на горле и шее, на щеках белые пестрины. От внешне очень похожей тонкоклювой кайры отличается общим более тяжелым телосложением и более высоким и коротким клювом со светлой полосой вдоль нижнего края надклювья, а в полете — белым исподом крыла.



- районы кочевок и миграций
- районы нерегулярных кочевок и залетов
- районы зимовок
- районы гнездования
- основные пути сезонных миграций

Распространение и миграции. Ареал циркумполярный, охватывает арктические и субарктические моря, доходя на юг до Северной Норвегии, Исландии, о. Ньюфаундленд, Британской Колумбии и арх. Алеутские острова [2]. В Российской Арктике гнездовой ареал дискретен и имеет разрыв в центральной части: в Карском море и на северо-западе моря Лаптевых. Толстоклювая

кайра гнездится преимущественно на архипелагах: Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Новосибирские острова, о. Врангеля; вдоль материкового побережья преимущественно на мелких близлежащих островках Мурманского берега, Хатангского залива (о. Преображения) и северной части п-ова Чукотка (о. Колючин и др.), далее гнездовой ареал уходит в Берингово море [1, 3].



В настоящее время вслед за Л.А.Портенко выделяют 4 подвида *U.l. lomvia*, *U.l. arra*, *U.l. eleonora*, *U.l. heckeri* [1, 4, 5], хотя самостоятельность последних двух оспаривается и их предлагается рассматривать в составе тихоокеанского подвида *U.l. arra* [6]. В западном секторе Российской Арктики проходит восточная граница номинативного подвида с самой восточной колонией на о. Гемскерк арх. Новая Земля со стороны Карского моря [7]. В Восточном секторе обитают два эндемичных подвида *U.l. eleonora* в море Лаптевых, включая острова Де-Лонга, и *U.l. heckeri* — на о. Врангеля и арктической части п-ова Чукотка [1, 4]. В России, на арх. Земля Франца-Иосифа, находится самая северная в мире колония толстоклювой кайры [8].

Во внегнездовой период кайры широко распространяются по морским акваториям, отсутствуют они лишь в центральной части шельфа Сибири, для западного побережья арх. Северная Земля отмечены единичные позднелетние залеты кочующих особей [9, 10]. Известны редкие залеты кайр в Арктический бассейн до 87-й широты [11–14].

Зимуют толстоклювые кайры обычно по возможности вблизи мест гнездования в зоне ледовой кромки. Атлантические толстоклювые кайры с архипелагов Новая Земля и Земля Франца-Иосифа зимуют в Баренцевом море и сопредельных водах Гренландского и Карского морей [15], подтверждая, в частности, более ранние наблюдения зимовки кайр в полыньях у севера арх. Новая Земля [16, 17]. Кайры с Мурманского побережья зимуют преимущественно в южной части Баренцева и Норвежского морей, часть популяции мигрирует на запад в район Исландии и южной части о. Гренландия [15, 18, 19]. Предположения о зимовках кайр на полыньях морей Сибири [20] пока не подтверждены. Кайры из моря Лаптевых и более восточных районов

зимуют в Беринговом море, у архипелагов Алеутские и Командорские острова, доходя на юг до широты о. Хонсю [1].

Миграции как таковые у кайр не выражены — птицы постепенно перемещаются, преимущественно вплавь, характер их движения во многом определяется ледовой обстановкой, становлением ледяного покрова осенью, появлением полыней и отступанием ледовой кромки весной. Наиболее выраженные миграции можно наблюдать весной, когда птицам приходится преодолевать пространства, покрытые сплошным льдом. Толстоклювые кайры появляются в районах гнездования задолго до начала размножения, и даты весеннего появления варьируют по годам и регионам, что во многом определяется ледовыми условиями прилегающих акваторий. На Мурманском берегу кайры концентрируются в прибрежных водах вблизи колоний уже в феврале, но молодые особи появляются намного позже [18]. На полыньях арх. Земля Франца-Иосифа кайры обычны со второй половины марта [21], к берегам арх. Новая Земля кайры, зимующие в удаленных районах, прибывают в течение марта—апреля и даже мая [18], а часть птиц не покидает прилегающих акваторий (см. выше). Районы весеннего нагула расположены в центральных районах Баренцева моря у кромки льдов, где в апреле—мае отмечаются крупные концентрации кайр. В восточном секторе прилет происходит в целом немного позднее, кайры мигрируют с тихоокеанских зимовок по разводьям и полыньям, а в район гнездовых колоний выходят в середине апреля — мае, в ранние годы могут появляться уже в марте [22, 23].

Осенние миграции начинаются сразу же после слета птенцов с гнездовых карнизов — в конце августа — сентябре. Выводки вплавь перемещаются со скоростью 30–40 км/сут, взрослые особи со средней скоростью до 50 км/сут [18, 24]. Холостые птицы могут начать миграцию еще до начала слета. Первые

птенцы в колониях Мурманского берега покидают гнездовые карнизы в среднем 18 июля, последние — в середине августа, в конце августа практически все особи оставляют Мурманский берег и распределяются в районах нагула от юго-востока Баренцева моря и прол. Горло Белого моря на запад до Норвежского моря, затем постепенно смещаются в районы зимовок [18]. Толстоклювые кайры из колоний архипелагов Новая Земля и Земля Франца-Иосифа покидают их в течение августа [18, 21, 25, 26]. Толстоклювые кайры с Южного острова арх. Новая Земля движутся широким фронтом в западном направлении. Часть популяции через центральные районы Баренцева моря мигрирует в направлении о. Гренландия. Район осенних кочевок охватывает обширные акватории от юго-восточной части Баренцева моря до юго-западных районов Карского моря, от Белого моря до прибрежных районов Норвегии [15, 18, 27]. Наиболее удаленных районов зимовок у берегов о. Гренландия новоземельские и мурманские кайры достигают в конце декабря — начале января [18].

Численность. Толстоклювая кайра, наряду с люриком, считается наиболее многочисленной морской птицей Северного полушария и одной из наиболее многочисленных в мире с общей гнездовой численностью около 22 млн особей [7].

В Российской Арктике наиболее крупные колонии атлантических кайр расположены на западном побережье архипелагов Новая Земля и Земля Франца-Иосифа (более миллиона пар — [28] с дополнениями), в морях Сибири — на арх. Новосибирские острова и о. Преображения (от 50 до 100 тыс. [29–32]), на о-вах Врангеля и Геральд и на арктическом побережье п-ова Чукотка — порядка 200–300 тыс. пар [22, 32].

Изменения численности популяций толстоклювых кайр неодинаковы в различных частях ареала. На Мурманском берегу после

достижения максимальной численности в конце 1970-х гг. наблюдается долговременный негативный тренд, наиболее выраженный в западных районах Баренцева моря и сопредельном норвежском побережье [28, 33, 34]. По арх. Новая Земля актуальных полномасштабных данных нет, но косвенные оценки свидетельствуют об общем существенном снижении численности по сравнению с началом прошлого века: ретроспективный анализ численности самой массовой колонии в губе Безымянная показал более чем 10-кратное падение численности между 1930-ми и 1990-ми гг. [35]. Для нескольких колоний арх. Земля Франца-Иосифа отмечен долговременный рост численности в последние десятилетия [36]. На о. Врангеля и п-ове Чукотка в конце прошлого века наблюдались периодические колебания численности в зависимости от условий года [32, 37].

В периоды миграций кайры распределены на обширных пространствах акваторий и их численность как правило не превышает 1–2 ос./км². И лишь перед началом размножения в прибрежных участках акваторий, прилегающих к крупным колониям, кайры собираются в плотные стаи от нескольких сот до тысяч особей. У Мурманского побережья Баренцева моря в этот период могут концентрироваться до 3–5 тыс. особей [18].

Места обитания. Толстоклювая кайра — истинно морская птица, выходит на берег только в период гнездования. Гнездится на скалах морских побережий материка и островов. Использует клифы, обрывающиеся прямо в море или отстоящие от него на несколько десятков метров. Высота гнездования над уровнем моря варьирует от нескольких метров до нескольких десятков и даже сотен метров. Гнездится как на широких, так и на узких карнизах и выступах скал. В отличие от тонноклювой кайры занимает участки на горизонтальных или слабо покатых скалистых вершинах небольших островков [1–3].

Гнездовые колонии приурочены к участкам акватории с повышенной биологической продуктивностью вод [1, 38]. Крупные колонии обычно формируются на мелких островках либо на выступающих в море скалистых мысах, циркуляционные течения вокруг которых способствуют возникновению скоплений кормовых организмов [39].

Лимитирующим фактором гнездового пространства на севере ареала служит ледовый режим акватории. Изолиния среднего многолетнего положения ледовой кромки в августе — начале сентября определяет северную границу гнездования [23, 40]. Именно тяжелые ледовые условия второй половины лета делают невозможным гнездование кайр на арх. Северная Земля. На севере ареала гнездовые колонии приурочены к стационарным полыньям и системам постоянных разводий [8, 41–43].

Взрослые птицы во внегнездовой период, а также большинство неполовозрелых круглый год держатся в прибрежных и шельфовых районах морей, в целом мористее тонкоклювых кайр, предпочитая глубины более 30 м. Повышенная плотность распределения кайр на акватории отмечается в районах фронтальных зон различного происхождения. Весной и ранним летом особенно выражена приуроченность к зоне ледовой кромки, включая полыньи [1, 18].

Размножение. Толстоклювые кайры приступают к размножению в возрасте 5–6 лет [2], хотя в других источниках указывается на возможность первого гнездования в возрасте 2–3 лет [44–46]. Как и все морские птицы, кайры живут долго, максимальная продолжительность жизни, по данным кольцевания, — 27 лет [47].

Толстоклювая кайра — облигатно-колонильный вид со строгим гнездовым консерватизмом. Моногамия поддерживается верностью месту гнездования [1, 2]. Толстоклювая кайра, наряду с моевкой, составляет ядро населения

в колониях арктического типа [48]. Кроме них в смешанных колониях обычны чистики и бургомистры, на северном пределе ареала — люрики, а в южных окраинах ареала добавляются различные бореальные элементы: бакланы, ипатки, топорки, тонкоклювые кайры, серебристые чайки.

На колониях кроме гнездящихся птиц присутствуют и неразмножающиеся особи, доля которых может составлять до 15–20% [2].

Единственное яйцо откладывает прямо на скалу. После гибели первого яйца около двух третей самок способны через две недели к повторной откладке, а очень незначительное число птиц может отложить и третье яйцо [45].

Массовая кладка синхронизирована, период между ранними и поздними кладками до двух недель на Мурманском берегу и менее недели на арх. Новая Земля [1], но общие сроки гнездования могут быть растянуты за счет повторных кладок. Сроки откладки яиц довольно постоянны для определенного района и слабо зависят от условий окружающей среды, межгодовые отклонения обычно не превышают 5 дней [38, 45, 46, 49]. На северо-востоке арх. Новая Земля начало массовой кладки отмечено в середине июня [16], на Бельковском острове — в конце июня 1954 г. [29], на о. Беннета — 20–23 июня 1956 г. [30], на о. Врангеля — 19–24 июня 1979–1984 гг. [22]. Однако на северном пределе ареала экстремально тяжелые ледовые условия могут вызывать задержку начала размножения более чем на неделю [31, 50].

Насиживают оба родителя, инкубация продолжается от 30 до 35 дней, в среднем 32–33 дня [1, 2]. Тип развития полувыводковый. После вылупления птенец остается на гнездовом карнизе от 15 до 30 дней, в среднем птенцы покидают гнездовой карниз в возрасте 19–24 дней [2, 22, 31, 45, 46]. Возраст слета птенцов зависит от факторов окружающей среды и кормовых условий, влияющих на способность родителей обеспечить птенцов пищей

и соответственно определяющих физическое состояние птенцов. К концу периода слета птенцы оставляют скалы в более молодом возрасте [2]. Массовый слет на Мурманском берегу начинается в среднем в середине июля, птенцы покидают колонию в течение месяца [18]. Начало спуска птенцов на севере Баренцева моря и в морях восточного сектора Российской Арктики приходится на первую декаду августа, массовый спуск — в середине месяца, птицы покидают колонии практически на всем ареале к концу августа, последние особи задерживаются до первых чисел сентября [16, 22, 29–31]. Слет птенцов имеет четко выраженный суточный ритм и синхронизированность, пик приходится на период между 20 и 24 часами местного времени, отмечено влияние погодных условий на интенсивность слета [1, 2, 51]. Птенец спускается с гнездового карниза неспособным к активному полету и покидает район гнездования вплавь. Выводки сохраняются на протяжении около 1 месяца.

Основные хищники в гнездовой период — пернатые: крупные чайки (морская, серебристая, западносибирская и бургомистр; последняя в Российской Арктике играет основную роль). На более доступных участках колоний яйца и птенцов могут добывать песцы, а в последнее время — белые медведи [52–54].

Яйца и птенцы гибнут при обвалах, при падении с карниза, закатывании яйца в расщелины или в лужицу воды. Погодные условия в пределах средних вариаций слабо влияют на смертность птенцов, но экстремальные погодные условия приводят к снижению темпов роста или гибели [44, 46, 49]. В итоге общая успешность размножения до момента слета широко варьирует и может превышать 90%. Прослежено ее снижение по ходу размножения [1, 2]. Значительное количество птенцов (до 25%) может гибнуть во время слета и сразу после него из-за хищничества чаек, поморников, песцов, моржей и медведей, от удара

о скалы и при попадании в прибой [37, 51]. На северном пределе гнездования тяжелая ледовая обстановка под колонией в период слета может увеличить смертность птенцов и взрослых птиц и привести к полной гибели потомства [37].

Взрослые птицы могут становиться добычей крупных соколов, белых сов, больших поморников, бургомистров. На севере ареала взрослые птицы гибнут при снежных обвалах и селях, раненые птицы становятся добычей хищников. Возможна гибель птиц, попавших в ледовую ловушку в слишком маленьком разводье или на заторошенных льдах, откуда они не могут взлететь.

Линька. Взрослые птицы линяют дважды в год. Послебрачная линька начинается со смены мелкого контурного оперения еще на гнездовых карнизах. Линька маховых, сопровождающаяся потерей способности к полету, происходит вскоре после покидания гнездовых колоний в ходе осенних миграций в разных районах в августе — октябре, у некоторых особей маховые еще дорастают в декабре [1]. Частичная линька в брачный наряд заканчивается обычно к февралю [2].

Питание и кормовая экология. Корм добывается нырянием. Обычно охотится в верхнем 50-метровом слое воды, но максимальные глубины ныряния могут превышать 200 м [2]. Основные группы кормов — мелкая стайная пелагическая и придонная рыба (отмечено более 30 видов) и ракообразные, также добывает полихет, кальмаров и других беспозвоночных [1–3]. Рацион питания имеет значительные сезонные и географические различия. В целом доля рыбных кормов выше в гнездовой период, доля беспозвоночных возрастает в высокоширотной части ареала, в ледовитых акваториях, в том числе на зимовках в зоне ледовой кромки. В открытых водах Баренцева моря основные рыбные корма: мелкие пелагические виды — мойва, песчанка, сельдь, а также

молодь придонных видов — трески и пикши [3, 35, 38, 46], на северо-востоке Баренцева моря и морях шельфа Сибири толстоклювые кайры из рыб потребляют главным образом сайку [2, 22, 30, 31, 46]. По сравнению с тонкоклювой рацион толстоклювой кайры более разнообразен, большая доля приходится на беспозвоночных, в основном ракообразных [2].

Дальность кормовых разлетов сильно варьирует в зависимости от доступности кормов. Обычно кайры кормятся в непосредственной близости от гнездовых колоний (до 10 км [1, 35]), но при необходимости могут преодолевать дистанции до 100–200 км либо в поисках чистой воды, либо для достижения предпочитаемых кормовых биотопов (зоны ледовой кромки, например) [2, 49]. Радиус кормежки выше в предгнездовой период и в период инкубации, при кормлении птенцов может проявляться бимодальный характер разлетов — более дальние полеты для собственного кормления и ближние — для сбора корма для птенцов [2].

Являясь одним из наиболее массовых видов морских птиц в Северном полушарии, толстоклювая кайра относится к числу важных потребителей биологической продукции на высшем трофическом уровне в морских экосистемах Арктики. Колониальный образ жизни в период гнездования способствует тому, что, добывая из моря большое количество органического вещества, кайры возвращают вблизи колоний значительную его часть в виде экскрементов, содержащих легко растворимые соединения, пригодные для использования как фитопланктоном, так и наземными растениями. Тем самым осуществляются трансформация и перераспределение веществ, имеющие определенное значение для биогеографического круговорота в прибрежной зоне.

Изученность. Несмотря на то что толстоклювая кайра — один из самых изученных видов-индикаторов среди птиц [3, 35, 37, 38, 44, 45 и др.], данные о ней очень разнокаче-

ственные как по разным аспектам экологии, так и для различных популяций. Хорошо описан гнездовой ареал вида, но особенности пространственно-временного размещения птиц на акватории изучены крайне недостаточно, а имеющиеся сведения относятся преимущественно к номинативному подвиду. В целом подавляющее большинство материалов по демографии, динамике численности, биологии размножения, питанию, поведению получено для популяций Баренцева моря, но и здесь основные целенаправленные исследования проводились в прошлом веке. Мониторинг численности, успешности размножения и дичеты ведется только на Мурманском берегу [28], для нескольких колоний недавно получены инструментальные данные о миграциях и районах зимовок [15]. Данные по численности, распределению, демографии для популяции о. Врангеля и п-ова Чукотка (подвид *U.l. heckeri*) неактуальны [22, 32, 37]. Наименее изучен подвид *U.l. eleonoraе*: современных данных по нему нет, исторические сведения единичны [29–31].

Хозяйственное использование. В СССР до 1950-х гг. широко практиковался промысел яиц и взрослых птиц преимущественно на арх. Новая Земля, что привело в ряде колоний к истощению популяций [45]. В настоящее время сбор яиц и добыча взрослых птиц на море проводятся в ограниченном количестве коренным населением п-ова Чукотка в рамках традиционного промысла [55].

Наличие угроз. Толстоклювая кайра — массовый, широко распространенный вид, в целом не вызывающий опасений [56]. Состояние популяций толстоклювой кайры неодинаково в разных частях ареала, в циркумполярном ареале в ряде районов (Канада, Исландия, арх. Шпицберген) наблюдается снижение численности. Надежных данных по подавляющему большинству районов массового гнездования в российской части ареала нет. В России вид специальной охране не подлежит.

Основные угрозы, выделяемые для вида [57]: чрезмерная добыча, конкуренция с промышленным рыболовством, нефтяное загрязнение, гибель в сетях.

В историческое время популяция кайр в Баренцевом море (в основном на арх. Новая Земля) была подорвана чрезмерным промыслом яиц и самих птиц [35]. В настоящее время промысел в российской части ареала не ведется, подавляющая часть российских популяций кайр зимует вне мест охоты в других странах.

С конца прошлого века наиболее существенным фактором, негативно влияющим на популяции кайр, стало промышленное рыболовство, приведшее к подрыву кормовой базы баренцевоморских популяций как на местах зимовок, так и в районах гнездования [3, 28, 35]. По сравнению с толстоклювой кайрой толстоклювые российских популяций пока страдают от подрыва кормовой базы в меньшей степени в связи с более удаленными от районов коммерческого лова местами гнездования и зимовок. Негативные тенденции в популяции, вызванные долговременной нестабильностью кормовой базы, наблюдаются на юге Баренцева моря [34, 58, 59].

Как ныряющий вид птиц с ограниченными летными качествами, проводящий большую часть жизни на акватории, в том числе ледовых местообитаниях, и периодически формирующий массовые скопления, толстоклювая кайра высоко уязвима по отношению к аварийным нефтяным разливам [3, 60]. Наиболее уязвимым является период после оставления птицами гнездовых колоний (конец августа — октябрь), когда птенцы еще не приобрели способность к полету, а взрослые птицы меняют полетное оперение [60].

Быстрые климатические изменения могут оказывать негативное влияние на популяции кайр и приводить к снижению численности. Резкие негативные тренды численности в гнездовых колониях толстоклювой кайры наблю-

дались в ответ на наиболее резкие изменения поверхностной температуры океана (так называемые режимные сдвиги 1977 и 1987 гг.), причем направление этих сдвигов (потепление или похолодание) не играло роли [61].

Как хищник высшего порядка, толстоклювая кайра подвержена риску биоаккумуляции и биомагнификации загрязняющих веществ [3].

К локально действующим факторам угрозы можно отнести беспокойство, вызванное низкими полетами авиации, которое ведет к панике на колонии, что, с одной стороны, может повлечь прямую гибель яиц и птенцов, сброшенных с карнизов, а с другой — способствовать хищничеству чаек [57].

Индикационные свойства вида и методы индикации. Толстоклювая кайра относится к типичным морским птицам, которые в целом признаны надежными биоиндикаторами состояния морских экосистем [62, 63]. Следующие особенности экологии вида обуславливают его индикационные свойства: толстоклювая кайра — широко распространенный, массовый арктический вид, удобный для наблюдений; хищник высшего порядка, использующий шельфовые местообитания в поверхностном слое до 100 м, а также ледовые местообитания. Совокупность этих качеств позволяет рассматривать толстоклювую кайру как индикатор состояния шельфовой морской экосистемы на значительном протяжении Российской Арктики (за исключением Белого моря и центральной части шельфа Сибири). Толстоклювая кайра внесена в список видов, предлагаемых для циркумполярного мониторинга в рамках программы КАФФ Арктического Совета [64], список ключевых экосистемных компонентов в рамках Программы циркумполярного мониторинга биоразнообразия [65], список видов-индикаторов для экосистемного мониторинга Баренцева моря [66]. Методы индикации включают слежение за ключевыми

параметрами гнездовых популяций в местах размножения, а также мониторинг распределения птиц в море [62, 66].

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Традиционные визуальные методы учета в гнездовой колонии и определения репродуктивного успеха, выживаемости взрослых птиц методом мечения/повторного отлова, определение состава кормов по отрывкам и визуальным наблюдениям, отбор проб биоматериала для определения содержания загрязняющих веществ, стабильных изотопов, параметров популяционного здоровья.

Предложения по организации мониторинга, включая методы мониторинга распределения птиц в море, приведены в программном предложении [62], методические подходы к организации мониторинга и картографирования на основе авиаучетов описаны в [67].

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов.

Мониторинг состояния популяций толстоклювой кайры должен включать следующее.

1. Основные демографические параметры: численность гнездовой популяции, продуктивность, выживаемость взрослых птиц.

2. Состав рациона питания в гнездовой сезон.

3. Уровни содержания основных загрязнителей (стойкие хлорорганические загрязнители, нефтяные углеводороды, ртуть и др.) совместно с содержанием стабильных изотопов углерода и азота для параллельного контроля трофического уровня. Содержание загрязняющих веществ может определяться в яйцах (все загрязнители, а также толщина скорлупы), крови взрослых птиц (СО₂, НУ, ТМ) и перьях (ртуть), в этих же тканях определяются стабильные изотопы.

4. Показатели популяционного здоровья (иммуно-гематологические показатели, содержание гормонов, в первую очередь гормона стресса — кортикостерона).

Чистик (*Cerpphus grylle*)

Black guillemot

Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Aves
Отряд	Charadriiformes
Семейство	Alcidae LEACH, 1820
Род	<i>Cerpphus</i> PALLAS, 1769
Вид	<i>Cerpphus grylle</i> (LINNAEUS, 1758)

Характеристика

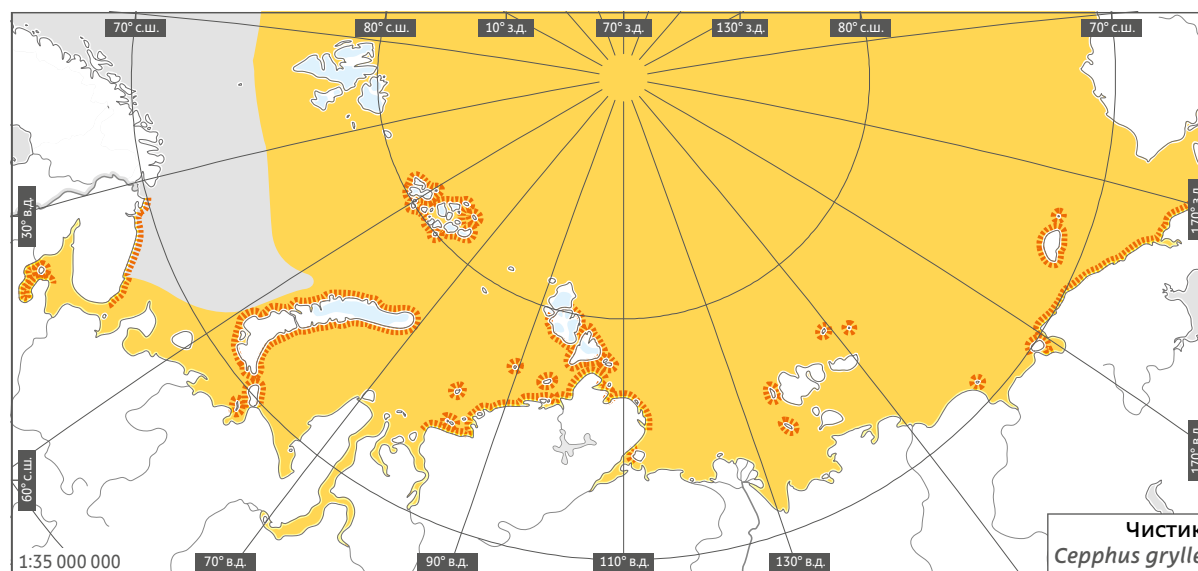
Размах крыльев, см	♂ ♀ 52–58	Масса, г	♂ ♀ 320–485
--------------------	-----------	----------	-------------

Охранный статус

МСОП **LC**Красная книга РФ (2020) **—**

Внешний вид. Чистик — средних размеров представитель одноименного семейства, птица величиной с голубя [1]. Размеры подвержены географической изменчивости: самые мелкие чистики в российской части ареала обитают в Белом море, самые крупные — на п-ове Чукотка и о. Врангеля [2].

Половой диморфизм в окраске не выражен, самцы немного крупнее самок. Окрас, как у всех чистиковых, черно-белый, имеет выраженные сезонные различия. Взрослые птицы летом полностью черные с зеленоватым отливом на спине. На крыле белое зеркальце, подмышечные и часть подкрыльевые белые. Клюв черный, ноги и ротовая полость ярко-красные. В зимнем наряде общий окрас серебристо-пестрый, образованный черными перьями с белыми каймами



● район кочевок и миграций

— районы гнездования

разной ширины, брюшная сторона белая. Молодые по окрасу похожи на взрослых в зимнем перье.

Распространение и миграции. Ареал циркумполярный, охватывает арктические, субарктические и частично бореальные моря, в Атлантике доходит на юг до арх. Британские острова, Балтики, Гудзонова залива, а в Пацифике заменяется тихоокеанским чистиком *Cerpphus columba* [2]. В Российской Арктике

гнездовой ареал простирается от Кольского полуострова и Белого моря на восток до п-ова Чукотка и Берингова пролива, включает все арктические архипелаги и многие острова. На материке прерывистость ареала обусловлена отсутствием подходящих гнездовых биотопов на низменных берегах [2, 3].

В мировом ареале принято выделять пять подвидов чистика [4–6], но российские зоологи вслед за Л.А. Портенко [7] выделяют еще один



подвид — *C.g. tajani*, описанный с о. Врангеля [2, 8], которого в мировых сводках относят к *C.g. mandtii*. В то же время не все российские авторы принимают самостоятельность чистика Белого и юга Баренцева морей [2, 3, 9]. Согласно наиболее современной отечественной сводке, в Российской Арктике обитают три подвида чистика *C.g. arcticus*, *C.g. mandtii*, *C.g. tajani* [8]. Подвид *C.g. arcticus* населяет юг Баренцева моря и Белое море, в остальных районах распространен полярный чистик *C.g. mandtii* за исключением о. Врангеля, где обитает эндемичный подвид *C.g. tajani* [8].

Во внегнездовой период чистики распространяются по прибрежной акватории материка и островов, но в целом остаются вблизи районов гнездования. Полярные чистики могут кочевать по акваториям, довольно широко заходя и в Арктический бассейн до 86° с. ш. [10–13].

Чистики ведут относительно оседлый образ жизни, дальних миграций не совершают и зимуют по возможности вблизи мест гнездования. В южных частях ареала это более или менее оседлые птицы, в северной — кочующие [2, 5]. Возможно, наиболее выраженные перемещения чистиков связаны с послегнездовой дисперсией молодых (так называемыми ювенальными миграциями [14]).

Беломорские чистики оседлы, кочуют вблизи мест гнездования в Кандалакшском и Онежском заливах в пределах нескольких сотен километров [15, 16]. Максимальные разлеты чистиков *C.g. arcticus*, по данным кольцевания, достигают 1000–1500 км [14]. Чистики *C.g. arcticus*, гнездящиеся на Мурманском берегу, кочуют в прибрежье Кольского полуострова и у берегов севера Норвегии. Полярные чистики *C.g. mandtii* и птицы врангелевского подвида *C.g. tajani* отмечаются зимой на полыньях и разводьях в районах гнездования [17–19], данных о перемещениях и актуальных районах их зимовок нет. Прослежены пути сезонных миграций для полярных чистиков

Аляски, которые следуют за перемещением ледовой кромки из Чукотского моря через Берингов пролив и зимуют в Беринговом море [20].

Осенние кочевки и миграция начинаются после окончания гнездования, в Белом море перемещения наблюдаются в октябре—ноябре, а весенние кочевки — в апреле—мае [14, 16], причем в районах гнездования птицы появляются задолго до начала размножения; даже в северных частях ареала — за 2–3 месяца [1, 21, 22].

Численность. Оценки численности чистика очень приблизительные в связи с трудностями учета его как закрыто гнездящегося и дисперсно распределенного вида. По данным МСОП, мировая популяция насчитывает от 400 тыс. до 1,5 млн взрослых особей [23]. Для Российской Арктики более-менее достоверных общих оценок нет, по экспертным оценкам прошлого века, общая численность может составлять от 60 до 100 тыс. пар [2]. В целом по сравнению с другими представителями семейства чистик относительно немногочисленная птица. Приблизительная оценка для подвида *C.g. arcticus* — более 8 тыс. пар [14, 16, 24], для *C.g. mandtii*: порядка 6–7 тыс. на арх. Новая Земля, 3–4 тыс. на арх. Земля Франца-Иосифа [24], 1–5 тыс. на арх. Северная Земля [25], вероятно, эти оценки занижены. Численность *C.g. tajani* на о-вах Врангеля и Геральд оценена примерно в 10 тыс. особей [21, 26].

Чистики не образуют крупных колоний, селятся достаточно дисперсно, преимущественно в смешанных колониях. На Белом море самые крупные поселения *C.g. arcticus* насчитывают 70–80 пар, а большинство птиц гнездится в небольших колониях менее 20 пар [16]. Более крупные колонии известны для полярных и врангелевских чистиков. Они могут насчитывать по несколько сотен пар и приурочены к островам с наиболее суровыми ледовыми условиями, где чистики могут занимать позицию субдоминантов — неко-

торые острова архипелагов Земля Франца-Иосифа, Северная Земля, острова Де-Лонга, о. Геральда [21, 25, 27–29].

Данных по динамике численности чистика практически нет. Для *C.g. arcticus* на Соловках в начале 1990-х гг. был отмечен рост численности, а с середины 1990-х гг. на фоне ежегодных колебаний тренд не выражен [16].

На акваториях чистики распределены дисперсно, плотность распределения обычно невелика. Максимальные скопления до нескольких сотен особей образуются в районах размножения в предгнездовой период перед распределением по гнездовым колониям и в начале гнездования на акваториях вблизи колоний [1, 21]. Плотность птиц на акватории у о-вов Врангеля и Геральд в мае достигала 11–37 ос./км² [21], а на акватории Онежского залива осенью в период кочевки варьировала от 0,4 до 1,3 ос./км² [30].

Места обитания. Чистик — истинно морская птица, выходит на берег только в период гнездования. Гнездится в укрытиях на морских побережьях островов, реже — материка. Использует самые разные типы убежищ как на крутых обрывистых берегах, так и на низменных — расщелины в скалах, каменистые россыпи, ниши в торфяных берегах, завалы плавника, преимущественно вблизи моря, изредка на удалении до 2–3 км, в том числе в речных каньонах [2, 21]. Высота гнездования над уровнем моря варьирует от нулевых отметок непосредственно над линией прилива до нескольких сотен метров на птичьих базарах. На северных пределах ареала полярный чистик — самый неприхотливый вид морских колониальных птиц и имеет наиболее широкое распространение, гнездится не только на птичьих базарах, но и формирует небольшие самостоятельные поселения.

Наиболее прибрежный вид из всех чистиковых [1]. Держится обычно на мелководьях у берегов, но может перемещаться вместе

с дрейфующими льдами и на акваториях, покрытых льдом, встречаться вплоть до открытых районов глубоководного Арктического бассейна [10, 11, 13]. В отличие от кайр и даже люриков может довольствоваться небольшими трещинами и разводьями во льду. Полярный чистик (в данном случае, включая врангелевского *C.g. tajani*) наряду с белой чайкой — типичный пагофильный вид [31]. По данным геолокаторов, во внегнездовой период в Чукотском и Беринговом морях большинство птиц держатся в зоне ледовой кромки (30–60% льда) [20].

Размножение. Чистики приступают к размножению в среднем в возрасте 4–5 лет [1], хотя известны случаи первого гнездования в возрасте 2–3 лет. Как и все морские птицы, чистики живут долго, максимальная продолжительность жизни, по данным кольцевания, — 29 лет [32].

Чистик — факультативно-колониальный вид со строгим гнездовым консерватизмом [1]. Моногамия поддерживается верностью месту гнездования. Чистик преимущественно дополняет население колоний, сформированных другими массовыми видами птиц. На птичьих базарах с доминированием кайр и моевок он обычно селится на периферии обособленными группами, но отдельные пары могут гнездиться в подходящих расщелинах в ядерной части колонии. На северном пределе ареала обычны смешанные поселения люриков и чистиков, а в самых суровых условиях, при недостатке гнездовых биотопов и дефиците массовых кормов, чистик, как наименее прихотливый вид, может оставаться единственным видом морских колониальных птиц.

Кладка состоит из двух яиц, которые чистик откладывает прямо на голый субстрат в укрытии [2, 15, 16]. При утрате кладок в начале инкубационного периода часть птиц в течение недели может отложить яйца повторно [2].

Оседлые популяции держатся в районах гнездования и могут выходить на колонии за долго до начала гнездования, даже мигрирующие популяции могут прибывать на колонии за три месяца до начала кладок. Сроки начала гнездования варьируют не только географически, но и между сезонами в зависимости от погодных условий в месяце, предшествующем гнездованию [1, 2]. Откладка яиц растянута примерно на месяц, начало кладки на Белом море и на Мурманском берегу приходится в среднем на последнюю декаду мая [15, 16, 33], на о. Врангеля — на последние числа июня [21], на арх. Новая Земля кладка происходит с середины июня до середины июля, на арх. Земля Франца-Иосифа — с конца июня до конца июля [2].

Насиживают оба родителя, инкубация продолжается от 26 до 36, в среднем 28–29 дней [1, 2]. Вылупление птенцов на Белом море начинается в середине июня и в основном заканчивается к середине июля [16], на о. Врангеля — во второй половине июля [21]. Выкармливают птенцов оба родителя. Молодые покидают гнезда в возрасте 31–40 дней [1, 2]. Птенцы покидают гнезда на Белом море в последних числах июля — первой половине августа [16], на о. Врангеля — во второй половине августа [21].

Успешность вылупления варьирует в ареале от 50 до 95%, успешность гнездования в целом — от 25 до 80% [1]. В Российской Арктике, по данным для Мурманского берега, успешность размножения чистиков *C.g. arcticus* довольно высока 65–80% [15]. Кладки в гнездах, расположенных вблизи уреза воды, могут гибнуть от штормов и иных неблагоприятных погодных условий. Плохо скрытые гнезда могут разорять как пернатые, так и наземные хищники: крупные чайки (морская, серебристая, западносибирская и бургомистр), куньи, лисы, песцы, на севере ареала — белые медведи [1, 2, 16, 34]. В целом гибель потомства от хищничества незначительна, но может быть существен-

ной в локальном масштабе. При экстремальных погодных условиях, снижающих доступность кормов, птенцы могут гибнуть от голода [1, 2].

Взрослые чистики могут становиться добычей крупных соколов, орлана-белохвоста, ястреба-тетеревятника, белой совы, крупных чаек [1, 2]. На насиживающих птиц могут нападать лисицы и горностаи, на севере ареала — песцы [35].

Линька. Взрослые птицы линяют дважды в году. Полная послебрачная линька начинается уже в конце гнездования. Линька маховых, сопровождающаяся потерей способности к полету, протекает в ходе осенних миграций, заканчивается в ноябре. Частичная предбрачная линька (кроме маховых и рулевых) идет с января по май [2].

Питание и кормовая экология. Корм добывается нырянием. Обычно охотится в придонном слое в прибрежных мелководных акваториях с глубинами преимущественно до 35 м, максимум — 50 м [1]. В ледовых условиях морей кормится, подныривая под льдины. Под водой находится от 30–35 с до 1 мин [1, 15], проплывая за это время до 75 м [2]. Основная добыча — мелкие придонные рыбы, молодь крупных рыб, также может добывать ракообразных, полихет [1–3]. Избирательность питания выражена слабо, охотится на наиболее доступные местные виды рыб, поэтому спектр кормов имеет региональную специфику и может меняться между годами [2, 15, 33]. На севере ареала у полярного чистика существенную роль в питании играют криофильные гидробионты, в частности сайка *Boreogadus saida* и амфиподы [1].

Изученность. В российском ареале чистик — относительно слабо изученный вид-индикатор среди птиц [2, 3], что обусловлено низкой плотностью и закрытым типом гнездования. Последнее сильно затрудняет проведение учетов, поэтому надежные оценки и мониторинговые данные по численности

чистика практически отсутствуют. Общий гнездовой ареал вида известен, но конкретные и документированные данные о гнездовании отсутствуют для значительных пространств (побережье п-ова Таймыр вместе с прибрежными островами и шхерами, восток арх. Новая Земля, острова арх. Северная Земля). Практически отсутствуют сведения об особенностях пространственно-временного размещения птиц на акватории. Подавляющее большинство материалов по демографии, динамике численности, биологии размножения, питанию, поведению получено для популяций Баренцева и Белого морей (подвид *C.g. arcticus*), но и здесь основные целенаправленные исследования проводились в прошлом веке [2, 15, 36]. Мониторинговые наблюдения за видом в российской части ареала не проводились и не проводятся. Имеющиеся данные по распределению, фенологии, демографии, питанию не актуальны за исключением Онежского залива Белого моря [16]. По сравнению с другими подвидами наименее изучен полярный чистик *C.g. mandtii*.

Хозяйственное использование. Хозяйственное использование чистика на большей части ареала незначительно. В небольшом количестве чистик добывается в Исландии и на о. Гренландия. В Российской Арктике немного чистиков и их яиц добывается на п-ове Чукотка [37].

Наличие угроз. Чистик — обычный, широко распространенный вид, в целом не вызывающий опасений [23]. Достоверных данных о состоянии популяций для большинства районов Российской Арктики нет (см. Изученность). В России вид специальной охране не подлежит.

Как ныряющий вид птиц с ограниченными летными качествами, проводит большую часть жизни в прибрежных акваториях или в ледовых местообитаниях. Чистик в целом — один из высоко уязвимых видов по отношению

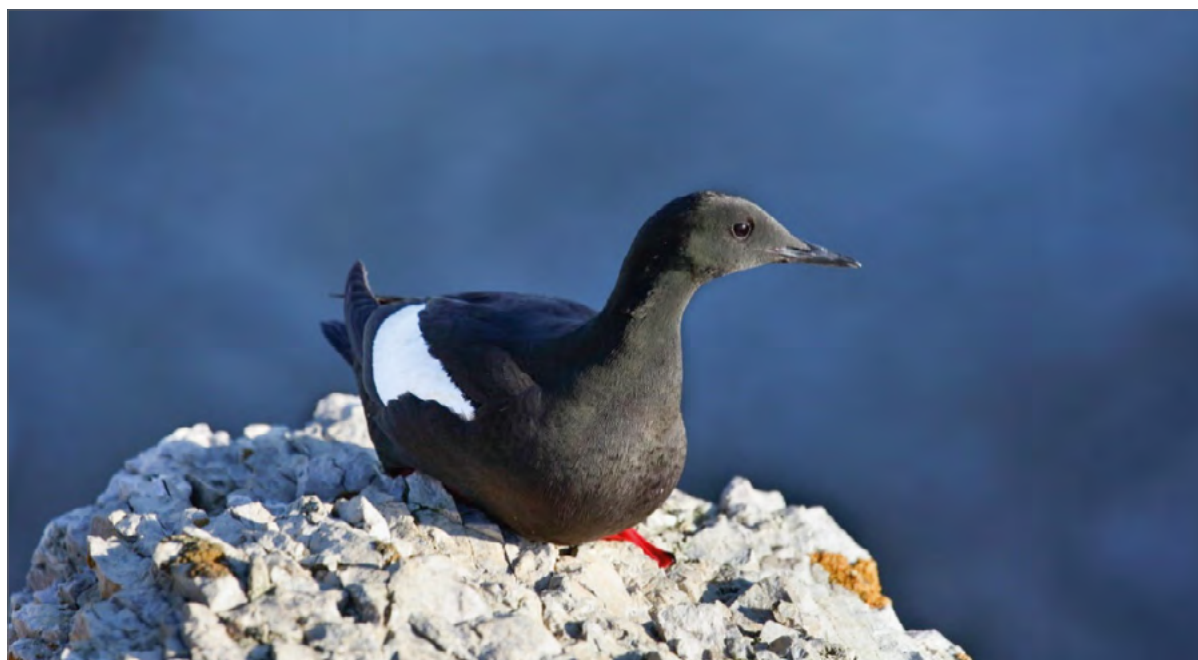
к аварийным нефтяным разливам. Наибольшую угрозу нефтяное загрязнение представляет для линных птиц, которые потеряли способность к полету из-за смены полетного оперения [3, 38]. В силу большей привязанности к ледовым биотопам популяции полярного и врангелевского чистиков более уязвимы, чем популяции *C.g. arcticus*.

Быстрые климатические изменения могут оказывать негативное влияние на популяции чистика, снижать успешность размножения и выживаемость взрослых птиц. Наиболее подвержен рискам в связи с потеплением климата и сокращением площади морского ледяного покрова полярный чистик (аналогично — врангелевский), как вид с выраженными чертами экологической зависимости от ледовых местообитаний [20].

Как потребитель придонных рыб и беспозвоночных, чистик подвержен риску биоаккумуляции и биомагнификации загрязняющих веществ [3].

В районах с развитым прибрежным рыболовством существенным фактором смертности взрослых птиц может служить прилов в жаберные сети [3]. Для Российской Арктики актуальность этой угрозы отмечена для Белого и Баренцева морей [2, 15].

Индикационные свойства вида и методы индикации. Чистик относится к типичным морским птицам, которые в целом признаны надежными биоиндикаторами состояния морских экосистем [39]. Следующие особенности экологии вида обуславливают его индикационные свойства: чистик — широко распространенный, немногочисленный, но обычный и характерный арктический вид; занимает верхнюю позицию в бентосной трофической пирамиде, используя прибрежные морские местообитания. Низкая миграционная активность, а для ряда популяций практически оседлый образ жизни делают возможным использовать чистика в качестве индикатора



Взрослый чистик *Cerpphus grylle*. Архипелаг Новая Земля

именно местных условий, в том числе в отношении загрязнения морской среды [40]. Совокупность этих качеств позволяет рассматривать чистика как перспективный индикатор состояния прибрежной морской экосистемы почти что на всей территории Российской Арктики (за исключением южной части Карского моря). В списке видов, предлагаемых для циркумполярного мониторинга в рамках программы КАФФ Арктического Совета [41], индикационные качества чистика оценены как средние. Методы индикации включают слежение за ключевыми параметрами гнездовых популяций в местах размножения, а также содержанием загрязняющих веществ.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Визуальные методы учета в гнездовой колонии (маршрутные учеты на акватории в предгнездовой период), стандартные методы определения репродук-

тивного успеха, сроков гнездования, определение уровней содержания загрязнителей и характеристик биомаркеров [39, 42].

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов.

1. Основные демографические параметры: индекс численности гнездовой популяции, размер кладки и успешность размножения, фенология гнездования.

2. Уровни содержания загрязнителей (ХОС, тяжелые металлы и др.), характеристики биомаркеров.

Примечания. Ограничения использования чистика в качестве индикатора связаны с трудностями учета численности и труднодоступности гнезд в связи с закрытым типом гнездования, низкой плотностью населения и дисперсным характером пространственного распределения птиц, а также с отсутствием исторических мониторинговых данных.

Белая чайка (*Pagophila eburnea*)

Ivory gull

Систематическое положение

Тип	Chordata	
Класс	Aves	
Отряд	Charadriiformes	
Семейство	Laridae RAFINESQUE, 1815	
Род	<i>Pagophila</i> KAUP, 1829	
Вид	<i>Pagophila eburnea</i> (Phipps, 1774)	

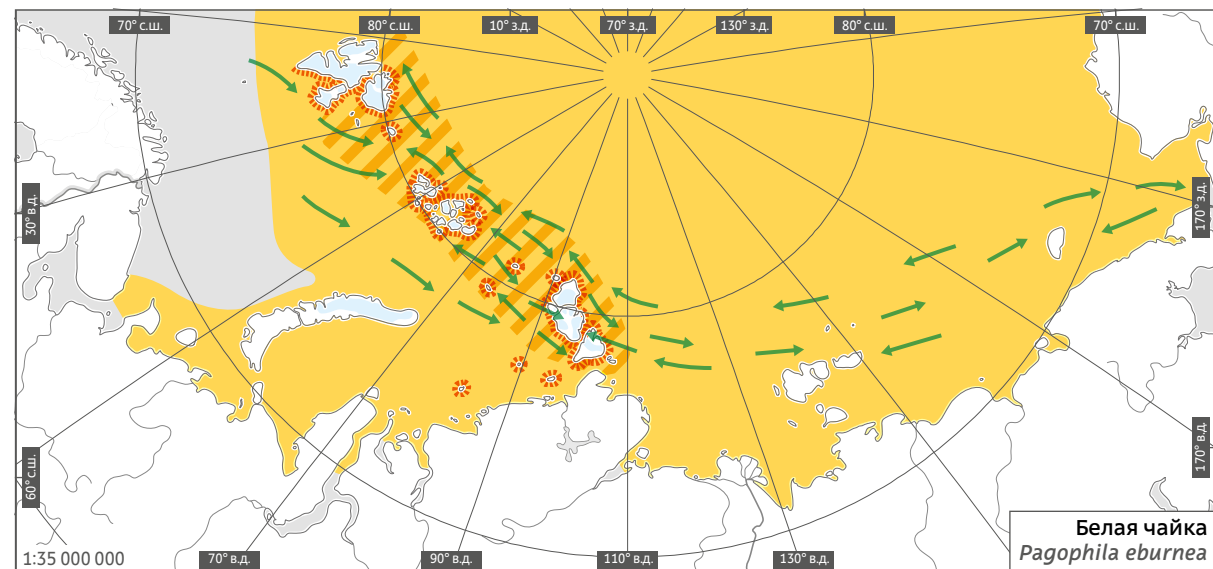
Характеристика

Размах крыльев, см	♂ ♀ 100–120	Масса, г	♂ ♀ 450–700
--------------------	-------------	----------	-------------

Охранный статус

МСОП **NT**Красная книга РФ (2020) **3**

Внешний вид. Белая чайка — чайка средних размеров. Половой диморфизм в окраске отсутствует, но самцы статистически несколько крупнее самок [1]. Взрослые птицы имеют чисто белое оперение и черные ноги. Клюв двухцветный с желто-красным кончиком и серовато-голубоватым основанием. Чайки первого года жизни отличаются черноватой маской и такого же цвета редким рисунком из пятен на крыльях, хвосте и туловище, который сильно варьирует у разных особей. Взрослый (полностью белый) наряд птицы надевают уже в течение второй зимы своей жизни, в дальнейшем сезонных различий в наряде нет. В отличие от других чаек, белые чайки имеют облик, напоминающий голубя: закругленная грудь, аккуратная круглая голова и короткие ноги. В воздухе демонстрируют изящный и высокоманевренный полет.



● район кочевок и миграций
 // район послегнездового нагула

--- районы гнездования
 → основные пути миграций

Распространение и миграции. Белая чайка — вид с ограниченным гнездовым ареалом и спорадическим распространением в его пределах. Внутривидовая дифференциация не выявлена, мировая метапопуляция считается панмиктической [2]. Гнездовой ареал белой чайки, в среднем самый северный из всех птиц, приурочен к высокоширотным островным областям Северной Атлантики от Канадского Арктического архипелага, восточ-

ной части о. Гренландия, арх. Шпицберген до островов Карского моря и арх. Северная Земля [3]. Во внегнездовой период белые чайки расселяются по Северному Ледовитому океану и его окраинным морям, распространяясь циркумполярно [4–7]. В России гнездовой ареал находится на территории двух субъектов Арктической зоны РФ — Архангельской области и Красноярского края. Область гнездования ограничена островами северо-восто-



ка Баренцева моря (о. Виктория и арх. Земля Франца-Иосифа), северо-востока Карского моря (о-ва Визе, Уединения, Тройной, Ушакова и ряд др.) и арх. Северная Земля [8].

Северный предел гнездования ограничен распространением евразийской суши: самая северная колония находится на м. Флигели о. Рудольфа арх. Земля Франца-Иосифа на $81^{\circ}50'$ с. ш. Южная граница обусловлена климатическими факторами, самая южная колония находится на о. Большой в Карском море на $75^{\circ}21'$ с. ш. Гнездовой ареал белой чайки полностью лежит в однородных ледовых районах Баренцева и Карского морей с наиболее суровым ледовым режимом [9, 10], где дрейфующие льды в норме сохраняются в течение всего лета, а южная граница гнездового ареала белой чайки хорошо описывается положением ледовой кромки в третьей декаде августа [11].

Вдоль западных и южных границ гнездования белой чайки в России в последние десятилетия наблюдаются пульсации ареала, проявляющиеся в многолетнем негнездовании, угнетении или исчезновении ряда крупных плоскостных колоний.

Для белых чаек характерны широкие перемещения во внегнездовой период. Неразмножающиеся птицы все лето широко кочуют по акватории Северного Ледовитого океана в пределах зоны распространения дрейфующих льдов. Они могут быть встречены как в центре Арктического бассейна [12–14], так и гораздо реже у материкового побережья [4, 6].

Миграции белых чаек связывают места их гнездования на высокоарктических островах с зимовками в арктических и субарктических морях и носят преимущественно субширотное направление. Сезонные миграции птиц, гнездящихся в России, носят разнонаправлен-

ный характер: птицы из одной колонии могут улетать на атлантические (Дэйвисов пролив и Лабрадорское море) или на тихоокеанские (Берингово и Охотское моря) зимовки [15]. Пролетные пути не выражены и могут меняться от года к году в зависимости от распределения ледяного покрова. В некоторых районах миграционные потоки могут сужаться вдоль естественных направляющих, таких как ледовая кромка или побережье, например, в районе о. Врангеля [16].

Белые чайки, закончившие размножение, покидают гнездовые колонии с подъемом молодых на крыло (в конце августа — первой половине сентября). В сентябре—октябре совершают нагульные кочевки в пределах области гнездования [15]. Ключевой район откорма расположен в краевой зоне шельфа от арх. Земля Франца-Иосифа до востока арх. Северная Земля. Здесь нагуливаются птицы, гнездящиеся не только в России, но и на арх. Шпицберген и о. Гренландия. Выраженная осенняя миграция приходится на ноябрь и связана с началом интенсивного ледообразования и наступлением полярной ночи. Возможно, что какая-то часть особей зимует у ледовой кромки и в полыньях Баренцева моря [17, 18].

Весенние миграции и кочевки у белых чаек наблюдаются с марта до середины июня. Первые птицы могут появляться на полыньях и в зоне ледовой кромки в районе размножения и посещать места будущего гнездования уже в марте [19]. Массовый выход на гнездовые колонии происходит с конца мая — начала июня.

В период весенней миграции и в течение лета у белых чаек проходит полная и единственная в году линька [20, 21]. У гнездящихся особей линька часто прерывается в сезон размножения на стадии смены внешних первостепенных маховых. В этом случае ее окончание очевидно совпадает с началом послегнездовых перемещений.

Численность. Белая чайка — самая малочисленная морская птица Арктики. Общая мировая численность вида оценивается очень приблизительно в 58–78 тыс. особей [22], но, очевидно, эта оценка завышена. Около 70–80% мировой популяции гнездится в России, численность российской популяции оценивается в 11–13 тыс. пар [11], что соответствует приблизительно 33–39 тыс. особей. Общий тренд изменения численности в России не выявлен, но отмечена значительная флюктуация численности птиц в отдельных колониях. В неблагоприятные в кормовом отношении сезоны значительная часть взрослых птиц может пропускать размножение, в отдельных колониях может наблюдаться полное негнездование. Межгодовая амплитуда колебаний гнездовой численности в одной колонии может различаться в 10 раз, причем минимальные и максимальные значения могут в последующие сезоны сменять друг друга [11].

В настоящее время в российской части ареала расположены крупнейшие в мире гнездовые колонии белой чайки, в том числе на о-вах Домашний и Визе, где в благоприятные годы численность поселений достигает 1000–2000 пар. Также крупные колонии формируются на о-вах Комсомолец, Шмидта, Уединения, Ева-Лив, Земля Александры и некоторых др. [11].

Во внегнездовой период белая чайка распределена по акватории дисперсно, встречается поодиночке или небольшими группками, в том числе на пролете и зимовках. Временные скопления, иногда по несколько сотен особей, могут иногда образовываться в местах с обильным кормом (родовые залежки тюленей, отбросы рыболовного промысла), но такие факты зафиксированы только в местах зимовок за пределами Российской Арктики, например в Охотском море [23, 24].

Места обитания. Белая чайка — типичная морская птица, она всю свою жизнь связана

с морскими льдами и относится к экологической группе так называемых пагофильных видов — видов, ассоциированных с морскими льдами [7, 25, 26].

В море распределение белой чайки приурочено к зоне дрейфующих льдов. По данным спутникового мечения [25], выявлено, что около половины встреч белых чаек приходится на внутреннюю зону ледовой кромки в полосе шириной около 40 км, а в полосе шириной около 100 км встречается более 75% чаек. В весенне-летний период с мая по сентябрь чайки придерживаются более сплоченных льдов (80% встреч приходится на зону с концентрацией льда более 30%), чем в осенне-зимний период, когда более половины птиц отмечаются в разреженных льдах (менее 30%). При отсутствии дрейфующих льдов чайки могут кормиться вдоль фронтов выводящих ледников [27].

В выборе гнездовых местообитаний белая чайка очень пластична и при наличии подходящих кормовых условий на акватории в радиусе 100–200 км селится в разнообразных перигляциальных ландшафтах арктических островов, часто вдали от побережья [3, 7].

В Российской Арктике чайки могут гнездиться практически в любых биотопах в пределах своего ареала — на любых высотах, на любой дистанции от моря, в самом разнообразном рельефе — на равнинах, склонах, отвесных скалах. Гнезда могут строить на любом субстрате, но избегают участков сплошного растительного покрова и моховой дернины, предпочитая пустоши со скудной растительностью. Охотно заселяют антропогенный ландшафт — гнездятся на заброшенных постройках, среди развалов бытового хлама и строительного мусора. Самые крупные колонии известны в равнинных местообитаниях: на маленьких островах или мысах, отгороженных ледником, на холмистой внутренней равнине среди песчаной пустоши [28]. Лимитирующим фактором при

выборе места гнездования является хищничество, преимущественно песка. Поэтому гнезда располагаются либо в местах, физически для песцов недоступных, либо в местностях со стабильно очень низкой плотностью этого хищника [28, 29].

Размножение. Как типичная морская птица, белая чайка выходит на сушу только для гнездования. Молодые и пропускающие размножение птицы держатся в море, но могут посещать гнездовые колонии в весенне-летний период [30, 31].

Белые чайки могут приступать к размножению, очевидно, на третий календарный год жизни (к этому времени они надевают окончательный взрослый наряд) [7], но скорее всего не ранее, чем в три года. Белая чайка — одна из наиболее долгоживущих морских птиц Арктики (более 25 лет по данным кольцевания [32]). Недавние исследования обнаружили смещенное в сторону самцов соотношение полов: в глобальной популяции белых чаек 67,8% самцов [1].

Белые чайки гнездятся в колониях различного размера (от нескольких до 2000 пар), изредка встречаются одиночные гнезда. Соседства с другими видами обычно избегают, но изредка гнездятся на скалах совместно с мовевками, чистиками и бургомистрами [28, 33]. На равнинах вместе с белыми чайками могут селиться обыкновенные гаги, черные казарки, полярные крачки [29, 34].

Уровень гнездовой филопатрии варьирует между колониями. В устойчивых колониях он может быть весьма высок: около 20% для трехлетних птиц, окольцованных здесь птенцами, более 70% для взрослых птиц, размножавшихся в предыдущий год (о. Домашний [31]). Аналогичные данные по natalной филопатрии были получены и в Канаде [32]. В то же время существует и альтернативная стратегия, когда птицы меняют места гнездования от года к году.

Сроки откладки яиц, численность гнездящихся птиц, размер кладки и успех размножения сильно варьируют и в значительной степени зависят от ледовых условий в районе гнездования в весенне-летний период.

Гнездование отдельной особи происходит в сжатые сроки и укладывается в два месяца. Откладка яиц приходится на период от конца июня до конца июля, насиживание длится немного меньше месяца (до 26 дней) с начала июля по начало августа. Птенцы вылупляются с середины (редко начала) июля до конца августа, массовые вылупления обычно в конце июля — начале августа. Способность к полету птенцы приобретают в возрасте 4–5 недель. Подъем на крыло и оставление колонии происходят с конца августа до начала сентября [7, 30, 31, 33, 35].

Гнезда разнообразны по размерам и форме: от массивной рыхлой конструкции из мха и травы до плоской лунки с несколькими камешками и щепками. В норме откладывают одну кладку. В кладке 1–2, реже 3 яйца зеленовато-бурого крапчатого окраса, характерного для наземно гнездящихся чаек. Размер кладки зависит от кормовых условий предгнездового сезона. При неблагоприятных кормовых условиях (слишком тяжелые или, наоборот, безледовые условия весны) трехъяйцевые кладки отсутствуют [30, 36].

Для белых чаек характерна изменчивая, в целом высокая смертность молодняка на всех стадиях гнездования. Нередки сезоны с нулевым репродуктивным успехом, который может быть связан как с хищничеством, так и с бескормицей или экстремальными погодными явлениями [7, 30, 31]. Отмечены случаи полной гибели кладок и пуховых птенцов из-за затяжного шторма с дождем [37]. Основной хищник в колониях белых чаек — песец, в меньшей степени — белый медведь. Среди пернатых хищников в российской части ареала наиболее обычны бургомистры и ко-

роткохвостые поморники [4, 31, 38], в других частях ареала хищничают вороны, белые совы, кречеты [7].

Питание и кормовая экология. Как все чайки, имеет разнообразный рацион питания. Кормовая специализация проявляется в довольно жестких требованиях к кормовым биотопам и ограниченных способах кормления. Корм белые чайки добывают преимущественно в море среди льдов, ловят его у поверхности воды на лету или заныривая слету на глубину собственного корпуса, склевывают из воды у кромки льдин, передвигаясь по льду, или собирают с поверхности льда и в снежниках [7, 39]. В отличие от других чаек очень неохотно плавают и не кормятся на плаву, по крайней мере при температурах, близких к точке замерзания воды. При отсутствии дрейфующих льдов могут кормиться на литорали или у ледяных барьеров ледников. Предпочитаемая добыча — криофильные беспозвоночные и мелкая рыба. Из рыб в рационе доминирует сайка, на местах зимовок отмечены миктофиды; в отсутствии рыбы ловит криофильных ракообразных, а также крылоногих моллюсков, кальмаров и др. [4, 7, 40, М.В. Гаврило, неопубликованные данные]. Активные падальщики и мусорщики, особенно во внегнездовой период, охотно кормятся остатками добычи белых медведей, плацентой и погибшими животными на родовых залежах пагофильных видов тюленей, подбирают остатки на промысле морского зверя, пищевые отбросы и пр. Реже чем другие виды чаек следуют за судами, но в ледовитых водах могут подбирать в кильватерном следе оглушенную и выброшенную на лед сайку.

Разнообразная животная диета обуславливает высокую позицию белой чайки в морской пищевой пирамиде с относительным трофическим уровнем 4,0 и прибрежным районом питания ([41–43]: на основании соотношения стабильных изотопов $\delta^{15}\text{N} / \delta^{13}\text{C}$).

Изученность. Удаленность мест гнездования белой чайки и их изолированность от очагов освоения, круглогодичное обитание на труднодоступных ледовитых акваториях, спорадичность распределения в границах ареала — все это обуславливает фрагментарность информации по многим важным параметрам видовой биологии. Всплеск интереса и целенаправленные исследования белых чаек в последние 10 лет касались преимущественно зарубежной Арктики, состояние изученности вида в России остается неудовлетворительным. Единственные крупномасштабные учеты численности белой чайки были проведены в 2006 г. в рамках российско-норвежского сотрудничества. Попутные и фрагментарные наблюдения последующих лет свидетельствуют о значительных изменениях в размещении гнездовых колоний, биотопическом распределении и пространственной структуре популяции белой чайки. Эти явления связаны с быстрыми изменениями климата и перестройкой всей арктической экосистемы, масштабы которых пока не оценены. Отсутствует систематический мониторинг численности и продуктивности белых чаек. Практически нет данных о миграциях основной части российской популяции белых чаек, гнездящейся в Карском море. Отсутствуют достаточные данные о рационе питания и трофических связях из российской части ареала, оценка содержания загрязняющих веществ и их возможных воздействиях на организм белых чаек базируется на очень ограниченной выборке.

Хозяйственное использование. Хозяйственного значения вид в Российской Арктике не имеет. В ряде мест, особенно в прошлом веке, местные жители полярных метеостанций и военных баз на островах собирали яйца белых чаек для личного потребления.

Наличие угроз. Белая чайка охраняется во всех странах ее ареала: в Норвегии (арх. Шпицберген), Дании (о. Гренландия), Канаде, США

и России. С 2005 г. статус белой чайки в Красном списке МСОП — «близкий к угрожаемому» (NT, A2bc+3bc+4bcd*). Белая чайка включена в Красную книгу России с 1984 г. как редкий спорадически распространенный вид, представитель монотипического рода (категория 3), а также в региональные Красные книги Мурманской и Архангельская областей, Ненецкого автономного округа, Красноярского края, Республики Саха (Якутия), Чукотского автономного округа и Камчатского края.

Основными современными угрозами для белой чайки в российской части ареала являются потепление климата и загрязнение морской среды, а также комбинированный стресс от их совместного воздействия.

Наряду с белым медведем белая чайка отнесена к арктическим видам, наиболее уязвимым к эффектам потепления климата [7, 44]. К факторам, лимитирующим численность, относится в первую очередь сокращение площади морского ледяного покрова и связанный с ним дефицит доступных морских кормов. В мировом ареале наблюдается сокращение размеров и числа гнездовых колоний, общей численности гнездящихся птиц [3, 45, 46] и птиц в море [47–49].

В Российской Арктике современное потепление климата, очевидно, также вызвало негативные изменения в ряде краевых частей ареала белой чайки, включая периодическое массовое негнездование и депрессию колоний, сокращение площади гнездового ареала [11].

Наблюдения последних лет обнаружили косвенные воздействия климатических изменений, связанные с каскадным эффектом в морской экосистеме Арктики [50, 51]. На фоне сокращения летней площади льдов заметно увеличилось и стало существенным фактором хищничество белых медведей. Наблюдаются снижение репродуктивного успеха в доступных медведю колониях и ответная реакция чаек в виде смены гнездовых местообитаний [50].

Занимая высший трофический уровень в морских экосистемах, белая чайка подвержена риску биоаккумуляции и биомагнизации загрязняющих веществ. Уровни содержания стойких хлорорганических загрязнителей у белых чаек одни из наиболее высоких среди морских птиц Арктики [43, 52–55]. Обнаруженные высокие концентрации загрязнителей, в особенности стойких хлорорганических загрязнителей (СОЗ), в первую очередь ПХБ, ДДТ и их метаболитов [53, 55]. У птиц из канадской Арктики выявлены экстремально высокие уровни содержания ртути [43, 52]. Выявленные высокие уровни приближаются или иногда превышают пороговые значения для возникновения негативных эффектов, известных для других птиц. У белых чаек обнаружены истончение скорлупы яиц по сравнению с историческими данными, а также признак оксидативного стресса [54].

Морской образ жизни и приуроченность к зоне ледовой кромки обуславливают высокую уязвимость белой чайки по отношению к нефтяным разливам [11, 56] и другим антропогенным факторам, связанным с освоением шельфа. Предпочитаемые низменные прибрежные гнездовые местообитания могут быть напрямую загрязнены нефтью при аварийном разливе. Кроме того, велики угрозы, связанные с нарушением местообитаний вследствие проведения мероприятий по ликвидации последствий нефтяных разливов. При этом максимальной угрозе нарушения и загрязнения подвергаются оптимальные местообитания, в которых сконцентрировано более 80% российской и около 65% мировой гнездовой популяции вида [11].

В российской части ареала подавляющее число белых чаек гнездится в крупных колониях на побережье низменных островков, т. е. в относительно доступных местообитаниях. В период гнездования благодаря особенностям своего поведения и экологии

вид крайне уязвим к воздействию фактора беспокойства [11]. Источником беспокойства может служить рост посещения районов гнездования, связанный с развитием туризма, ростом судоходства, развитием промышленной инфраструктуры и производственными процессами по обустройству и эксплуатации месторождений углеводородов на шельфе. С ростом освоения районов обитания белой чайки связаны риски браконьерства и разорения гнезд беспривязными собаками.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Белая чайка относится к типичным морским птицам, которые в целом признаны надежными биоиндикаторами состояния морских экосистем [57]. Следующие особенности экологии обуславливают индикационные свойства вида: белая чайка — арктический эндемик и обитатель высокоширотной области Арктики, хищник высшего порядка и стенотопный пагофил, чьи местообитания на протяжении всего жизненного цикла тесно связаны с морскими льдами и перигляциальными ландшафтами. Совокупность этих качеств позволяет рассматривать белую чайку как индикатор состояния криопелагической экосистемы Арктики и индикатор состояния эндемичной группы арктического биоразнообразия. Белая чайка внесена в список видов, предлагаемых для циркумполярного мониторинга в рамках программы КАФФ [58]. Методы индикации включают слежение за ареалом, ключевыми демографическими показателями, параметрами популяционного здоровья и оценку общего состояния популяции белой чайки.

Кроме того, благополучное состояние популяции редкого и особо охраняемого вида будет свидетельствовать о том, что проектная деятельность Компании осуществляется экологически допустимыми методами.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Сбор данных по основным популяционным параметрам белой чайки

должен охватывать ключевые колонии вида в Баренцевом и Карском морях и проводиться синхронно в разных частях российского ареала в силу высокой межгодовой изменчивости этих параметров. Особенности гнездового распределения белой чайки в российской части ареала позволяют организовать эффективную систему мониторинга этого вида [59]. С учетом доступности колоний и особенностей гнездования ключевая сеть мониторинга должна включать:

1) колонии, расположенные вдоль границы ареала: о-ва Виктория, Земля Александры, Тройной, Большевик, чтобы своевременно отследить, как вид реагирует на современные изменения ледовых условий;

2) колонии в ядре ареала, в местах наиболее массового и стабильного гнездования (северо-восток арх. Земля Франца-Иосифа, о-ва Визе, Седова, Шмидта, Уединения, что позволит отслеживать динамику значительной части мировой популяции, в существенной мере определяющей мировой популяционный резерв вида).

В модельных колониях (с учетом постоянства их существования и транспортно-логистической доступности) визуальные наблюдения здесь можно дополнить автоматическим мониторингом с помощью фотокамер слежения.

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов [59].

1. Фенологические данные и основные демографические параметры: в первую очередь численность и занятость колоний; а также продуктивность (размер кладки) и успешность размножения и факторы смертности.

2. Уровни содержания основных загрязнителей (стойкие хлорорганические загрязнения, нефтяные углеводороды, ртуть) совместно с содержанием стабильных изотопов углерода и азота для параллельного контроля трофического уровня. Содержание загрязняющих веществ может определяться в яйцах (все за-



Взрослая белая чайка *Pagophila eburnea* в полете, Карское море

грязнители, а также толщина скорлупы), крови взрослых птиц (СОЗ, НУ) и перьях (ртуть), в этих же тканях определяются стабильные изотопы.

Примечания. Все лицензионные участки ПАО «НК «Роснефть» в акваториях морей Российской Арктики и Дальнего Востока от Баренцева до Охотского входят в российский ареал белой чайки. Учитывая, что масштабы запланированной Компанией деятельности по

освоению углеводородного сырья на шельфе Российской Арктики охватывают практически целиком все критические среды обитания белой чайки, целесообразно в рамках корпоративной Программы сохранения биологического разнообразия морских экосистем на лицензионных участках ПАО «НК «Роснефть», расположенных в Арктической зоне Российской Федерации, разработать специальную программу защиты белой чайки.

Морская чайка (*Larus marinus*)

Great black-backed gull

Систематическое положение

Тип	Chordata		
Класс	Aves		
Отряд	Charadriiformes		
Семейство	Laridae RAFINESQUE, 1815		
Род	<i>Larus</i> LINNAEUS, 1758		
Вид	<i>Larus marinus</i> LINNAEUS, 1758		

Характеристика

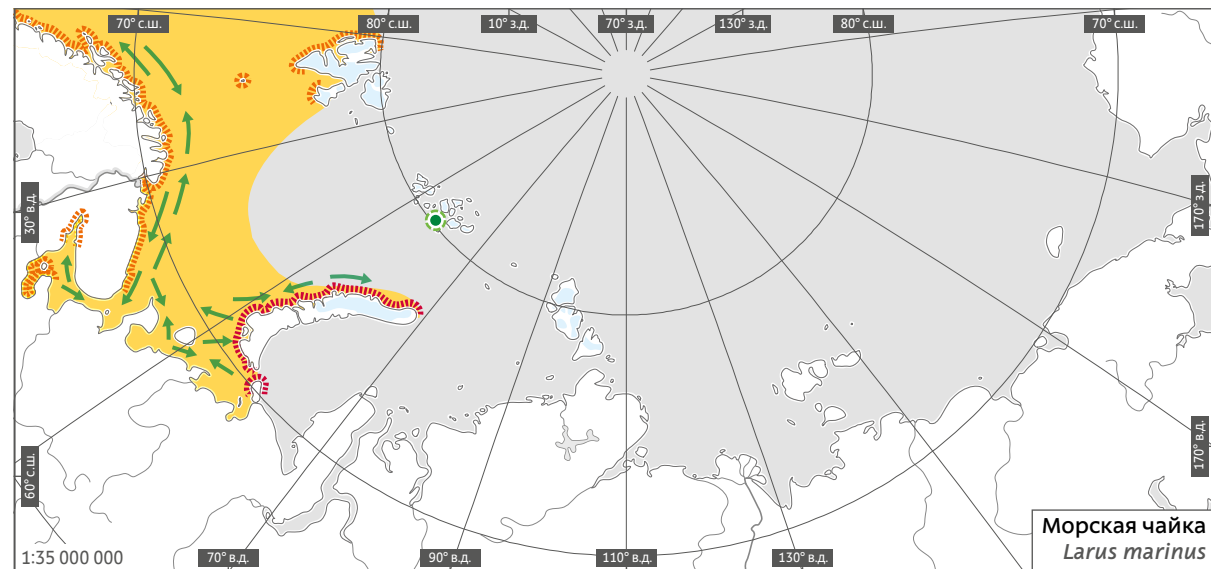
Размах крыльев, см	♂ 150–170	♀ 150–170	Масса (в среднем), г	♂ 1880	♀ 1400
--------------------	-----------	-----------	----------------------	--------	--------

Охранный статус

МСОП **LC**Красная книга РФ (2020) **—**

Внешний вид. Морская чайка — самая крупная чайка арктических морей: масса от 1000 до 2200 г. Половой диморфизм в окраске отсутствует, но самцы крупнее самок [1]. Взрослые птицы в летнем наряде имеют темную черновато-аспидную мантию. Маховые с белыми пятнами на вершинах, образующими кайму по внутреннему краю крыла. По внешнему краю крыла также узкая белая кайма образована кроющими перьями. Остальное оперение чисто-белое. Ноги фиолетово-розовые, клюв лимонно-желтый, с красным пятном на подклювье. В зимнем наряде у взрослых птиц появляются узкие буроватые пестрины на голове и задней стороне шеи. Остальной окрас как в летнем наряде.

Взрослый наряд морские чайки надевают в возрасте 4–5 лет [1, 2]. Молодые птицы имеют



- район кочевок и миграций
- - - основные районы гнездования
- - - периферийный район гнездового ареала с редким спорадическим гнездованием

- основные пути миграций
- залет за пределы основной области распространения

пестрый бурый окрас, который с возрастом светлеет за счет сокращения пестрин и постепенного формирования темной мантии. Ноги у молодых птиц буровато-телесные, клюв темно-розовый с черным кончиком, с возрастом постепенно желтеющий.

Распространение и миграции. Морская чайка — североатлантический вид с гнездо-

вым ареалом от п-ова Лабрадор и берегов Северной Каролины до востока Баренцева моря. На север распространена до юга о. Гренландия и арх. Шпицберген, на юг — до берегов южной Европы и Балтики. Вид монотипический, подвидов не образует.

В России гнездовой ареал морской чайки простирается от берегов Финского залива до



Белого и Баренцева морей и находится в пределах территорий трех субъектов Арктической зоны РФ — Мурманской и Архангельской областей, Ненецкого автономного округа.

В Российской Арктике морская чайка гнездится на побережье Кольского полуострова, где расположены наиболее массовые поселения вида в России, на островах Белого моря, на восток доходит до о. Вайгач и западного побережья арх. Новая Земля [3, 4], где проходит восточная граница видовой ареала. На восточном пределе ареала гнездование редкое и спорадическое. Расселение на восток прослежено с начала — середины XX в. [1, 5].

В море придерживается в целом прибрежных акваторий, но может выходить и в центральную часть Баренцева моря.

Миграции морских чаек приурочены к Восточно-Атлантическому пролетному пути, и большинство птиц мигрируют вдоль баренцевоморского побережья Кольского полуострова к местам зимовок в Западной Европе. Часто мигрируют в смешанных стаях с серебристыми чайками. Морские чайки, размножающиеся на Мурманском берегу, зимуют в Северном море. Взрослые птицы демонстрируют постоянство мест зимовки, которое с возрастом очевидно усиливается [6]. Единичные особи изредка остаются на зимовку в Кольском заливе вблизи Мурманска, в антропогенном ландшафте [6], и в Белом море [5].

Начало отлета холостых птиц и молодых с мест гнездования на Мурманском берегу приходится на первую половину — середину

июля, а в годы кризиса кормовой базы массовые кочевки чаек в Кольский залив в окрестности Мурманска происходят уже в конце июня [7, 8]. К концу августа чайки распределяются вдоль побережья Кольского полуострова, откочевывая преимущественно в западном направлении. Отлет происходит постепенно.

Весенний пролет идет в обратном направлении: на восток вдоль Кольского полуострова, через прол. Горло и Воронка на акваторию Белого моря или далее на восток в сторону о. Вайгач и арх. Новая Земля. Взрослые морские чайки появляются весной на побережье Мурманского берега в первой половине февраля, в Онежской губе Белого моря с середины марта до середины апреля, в Кандалакшском заливе — со второй половине марта [5, 6].

На миграцию от британских мест зимовки до мест гнездования на Мурманском берегу морские чайки затрачивают около 30–40 суток, т. е. около 60–80 км/сут с учетом промежуточных остановок. Путь от Кольского залива вокруг Кольского полуострова до вершины Кандалакшского залива Белого моря морские чайки проделывают за 14–15 суток со средней скоростью 60–65 км/сут [6].

Численность. Мировая численность вида очень приблизительно оценивается в 230–300 тыс. пар [9]. Численность морской чайки в Российской Арктике оценивается почти что в 8000 пар [10], при этом подавляющая часть популяции сосредоточена на Мурманском берегу — около 7500 пар. В Белом море в Онежском заливе численность оценивается в 150–170 пар [5], остальные птицы гнездятся в Кандалакшском заливе. На восточном пределе ареала — на о. Вайгач и арх. Новая Земля морская чайка очень редка и численность ее вряд ли превышает несколько десятков пар. Как и во всем ареале, численность на Мурманском берегу и Белом море с середины прошлого века демонстрировала устойчивый рост. После пика в 1970–1980-е гг. на Мурманском

берегу наметилась тенденция к снижению численности [3, 11], а на востоке Белого моря сохраняется положительный тренд [5].

В море крупных агрегаций не образуют, встречаются обычно поодиночке и небольшими группами. Плотность распределения на акватории ниже, чем у других крупных чаек: 2,9 ос./км² в прибрежной зоне, 1,3 ос./км² на открытой акватории летом [12], 0,06–0,4 ос./10 км пути на открытой акватории осенью [13].

Во внегнездовой период на местах доступных кормов в антропогенном ландшафте морские чайки могут скапливаться тысячными стаями [7].

Места обитания. Морская чайка — типичная морская прибрежная птица. Гнездится на морских побережьях преимущественно в двух основных типах местообитаний: на скалистых берегах или небольших островках, удаленных от материкового побережья. Собственных колоний не образует, но может гнездиться изолированными парами.

В Норвежском море и самых западных районах Баренцева моря морские чайки встречаются на удалении до 200–300 км от берега, но далее на восток район их распространения в море постепенно сужается до 30–40 км у берегов Восточного Мурмана [6]. В гнездовой период большинство морских чаек кормится в прибрежной полосе 5–10 км от берега, до 30 км при появлении доступных косяков рыбы [11]. В центральных районах Баренцева моря летние встречи морских чаек редки [8]. В послегнездовое время распространяются по акватории шире и могут быть обычны, но немногочисленны на открытой акватории в 200–400 км от берега [13].

В море морские чайки охотно следуют за судами.

Негнездящиеся птицы часто концентрируются в антропогенном ландшафте, скопления взрослых и молодых птиц, особенно

массовые в годы бескормицы или перед началом осенних миграций, наблюдаются у населенных пунктов Кольского полуострова, на свалках, у портовых сооружений и зверосовхозов [6, 7].

Размножение. Морские чайки могут приступать к размножению, очевидно, в возрасте 4–5 лет [1]. Как и все морские птицы, морские чайки живут долго, максимальная продолжительность жизни, по данным кольцевания, 20 лет [1].

Морские чайки гнездятся в колониях различного размера. Крупнейшая колония в России известна на о. Большой Айнов на Западном Мурмане, где численность оценивалась в 3000 пар [3]. На периферии ареала гнездится отдельными парами.

На плоских островах часто селится совместно с серебристыми чайками, но, как правило, несколько обособленно на краю колоний [5]. Гнездится смешанными колониями и с другими морскими птицами (бакланами, гагами), селится вблизи птичьих базаров моевок и кайр. На периферии ареала на арх. Новая Земля зафиксированы смешанные пары с бургомистрами [1, 14].

Начало строительства гнезд и откладки яиц приходится на вторую половину апреля на Западном Мурмане, первую половину мая — на Восточном Мурмане и в Онежском заливе, массовая откладка яиц — примерно на полмесяца позже. Насиживание длится около месяца (от 28 до 33 дней). На Западном Мурмане птенцы появляются начиная с 20-х чисел мая, массовое вылупление приходится на первую половину июня; на Восточном Мурмане средняя дата первого появления птенцов — 8 июня [1 и ссылки в ней]. В Онежском заливе вылупление птенцов приходится на первую половину июня [5]. Способность к полету молодые птицы приобретают в возрасте около 40 дней. Большинство птенцов встает на крыло во второй половине июля

(период растянут с начала — середины июля до начала августа в разных районах и в разные сезоны). Первое время молодые чайки держатся вблизи мест гнездования сначала вместе с родителями, а потом в отдельных стаях. Постепенный отлет молодых начинается уже в конце июля, окончательно птицы покидают родные колонии в сентябре, но могут задерживаться в районе размножения до октября—ноября [1, 5].

Морские чайки откладывают одну кладку, но после утраты кладки могут гнездиться повторно. В полной кладке 3 яйца, но средняя многолетняя величина кладки в популяции ниже: в Онежском заливе 2,75 яйца [5]. Яйца оливково- или серовато-бурого цвета с темно-бурыми пятнами. Тип развития птенцов — полувыводковый. Первую неделю чайчата сидят в гнездах, в дальнейшем бродят в радиусе нескольких метров от гнезда. Репродуктивный успех сильно варьирует в зависимости от кормовых и погодных условий, плотности и структуры поселения [2]. Основным фактором гибели потомства — неблагоприятные погодные условия и бескормица. В период становления самостоятельной жизни, когда птенцы уже летают, но не могут кормиться самостоятельно, часть их гибнет вследствие каннибализма со стороны взрослых особей [1].

Питание и кормовая экология. Как и все чайки, имеет разнообразный рацион питания, легко переключаясь на обильные доступные корма. Спектр кормов подвержен сезонной, географической и индивидуальной изменчивости. Основные группы кормов — это рыба, птицы и их яйца, литоральные беспозвоночные, а также антропогенные корма [1]. Ловят добычу в поверхностном слое моря слету или сидя на воде, собирают беспозвоночных на берегу, охотятся на птиц на берегу и в воздухе, разоряют птичьи гнезда. Дополнительные способы кормодобывания — клептопаразитизм, сбор насекомых и ягод в тундре.



Взрослая морская чайка *Larus marinus* в полете. Баренцево море

Рацион питания зависит от конкретного места гнездования и соответствующих наиболее доступных источников корма. Основные рыбные корма на Мурманском берегу — треска, сельдь, мойва, в меньшей степени — другие виды рыб [11]. Пары, гнездящиеся на птичьих базарах, специализируются на добыче яиц, птенцов и взрослых птиц [5, 11].

Охотно подбирают отходы рыболовного промысла, пищевые отходы на свалках, в том числе рыбообрабатывающих предприятий [11]. Доля антропогенных кормов заметно повышается во внегнездовой период. Рост численности чаек в 1960–1970-х гг. мог быть связан с развитием в Баренцевом море промышленного рыболовства, служившего для чаек постоянным дополнительным источником корма, а последующий перепромысел рыбных ресурсов Баренцева моря практически лишил морских чаек Мурманского берега их основного корма, что привело к массовому гнездованию и росту смертности как птенцов, так и взрослых птиц [3, 11].

Изученность. Общие сведения о популяционных характеристиках, миграциях и трофических отношениях морской чайки получены в ходе мониторинга и исследований в Кандакшском заповеднике в прошлом веке [3, 11

и др.]. В настоящее время систематический мониторинг численности ведется в Онежском заливе [5], а по остальным территориям современные данные фрагментарные или устаревшие. Количественные данные о распределении в море также отрывочные. Данные по содержанию загрязняющих веществ в тканях морских чаек из российского ареала отсутствуют.

Хозяйственное использование. В российской части ареала хозяйственного значения не имеет.

Наличие угроз. Состояние популяций морской чайки считается довольно благополучным, вид не подлежит специальной охране.

Основной угрозой для морской чайки может считаться дефицит рыбных кормов. В годы острого дефицита рыбы снижается масса тела взрослых птиц вплоть до гибели истощенных особей, смещаются сроки гнездования, утрачивается возможность возобновления кладки, возрастает смертность птенцов. Как хищник высшего порядка, морская чайка подвержена риску биоаккумуляции и биомагнификации загрязняющих веществ, но уровни содержания стойких хлорорганических загрязнителей в чайках с сопредельных территорий Норвегии оказались относительно низкими, особенно по сравнению со сходными видами

арктических чаек [15]. Как прибрежный вид морских птиц, в том числе использующих литораль, морская чайка уязвима по отношению к аварийным нефтяным разливам.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Морская чайка относится к типичным морским птицам, которые в целом признаны надежными биоиндикаторами состояния морских экосистем [16]. Следующие особенности экологии вида обуславливают ее индикационные свойства: морская чайка — массовый вид, удобный для наблюдений; хищник высшего порядка, использующий прибрежные местообитания. Совокупность этих качеств, а также наличие исторических мониторинговых данных позволяет рассматривать морскую чайку как индикатор состояния прибрежной морской экосистемы Белого и Баренцева морей. Методы индикации включают слежение за ключевыми параметрами популяции в местах массового гнездования и за динамикой ареала.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Традиционные визуальные методы учета в гнездовой колонии и определения репродуктивного успеха, фенологические наблюдения, определение состава кормов по отрывкам и визуальным наблюдениям.

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов.

1. Основные демографические параметры: численность гнездовой популяции, продуктивность (размер кладки) и успешность размножения, фенология гнездования. Кроме того, необходимо следить за динамикой периферийной части ареала.

2. Состав рациона питания в гнездовой сезон.

Примечания. В силу незначительного распространения в Арктике вид имеет ограниченное значение в качестве индикатора состояния в масштабах всей арктической морской экосистемы.

Бургомистр (*Larus hyperboreus*)

Glaucous gull

Систематическое положение

Тип	Chordata		
Класс	Aves		
Отряд	Charadriiformes		
Семейство	Laridae RAFINESQUE, 1815		
Род	<i>Larus</i> LINNAEUS, 1758		
Вид	<i>Larus hyperboreus</i> GUNNERUS, 1767		

Характеристика

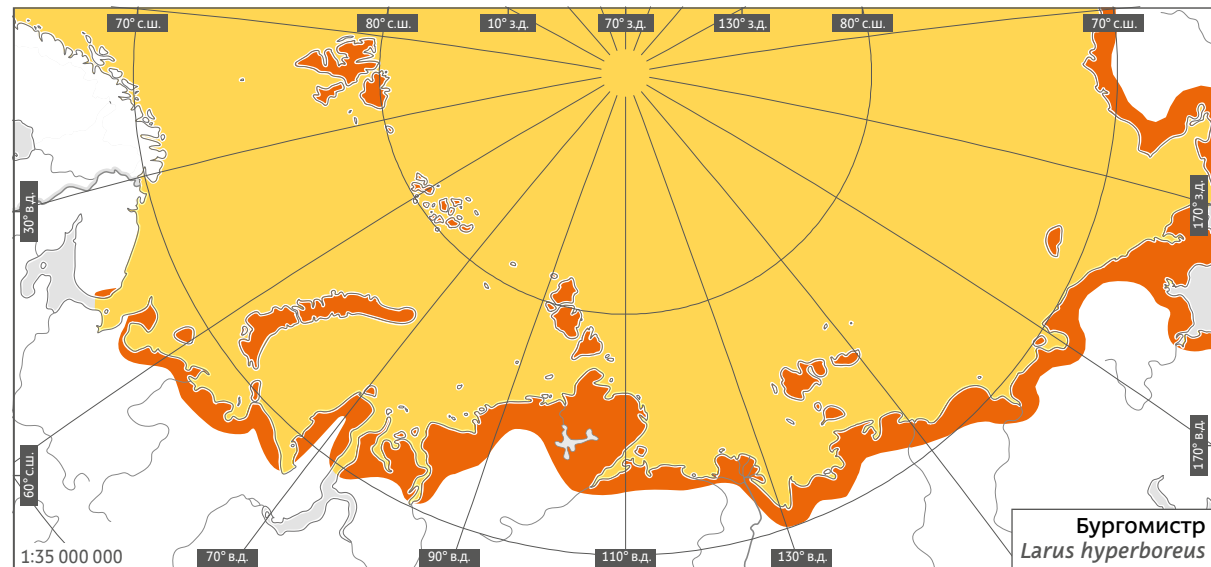
Размах крыльев, см	♂ ♀ 130–170	Масса (в среднем), г	♂ 1780 ♀ 1460
--------------------	-------------	----------------------	------------------

Охранный статус

МСОП **LC**Красная книга РФ (2020) **—**

Внешний вид. Бургомистр — вторая по размерам чайка, немного уступающая морской: масса от 950 до 2200 г, но самцы крупнее самок [1]. Половой диморфизм в окраске отсутствует. Взрослые птицы в летнем наряде имеют светло-серую мантию. Маховые с белыми кончиками без темных пятен на вершинах. Остальное оперение чисто-белое. Ноги розовые, клюв желтый, с красным пятном на подклювье. В зимнем наряде у взрослых птиц появляются размытые буровато-серые пестрины на голове и задней стороне шеи. Остальной окрас как в летнем наряде.

Взрослый наряд бургомистры надевают в возрасте 5 лет [1]. Молодые птицы имеют пестрый светло-буровато-охристый окрас, который с возрастом светлеет за счет сокращения пестрин и постепенного формирования серой мантии. Ноги розовые, клюв серый



● район кочевков и миграций

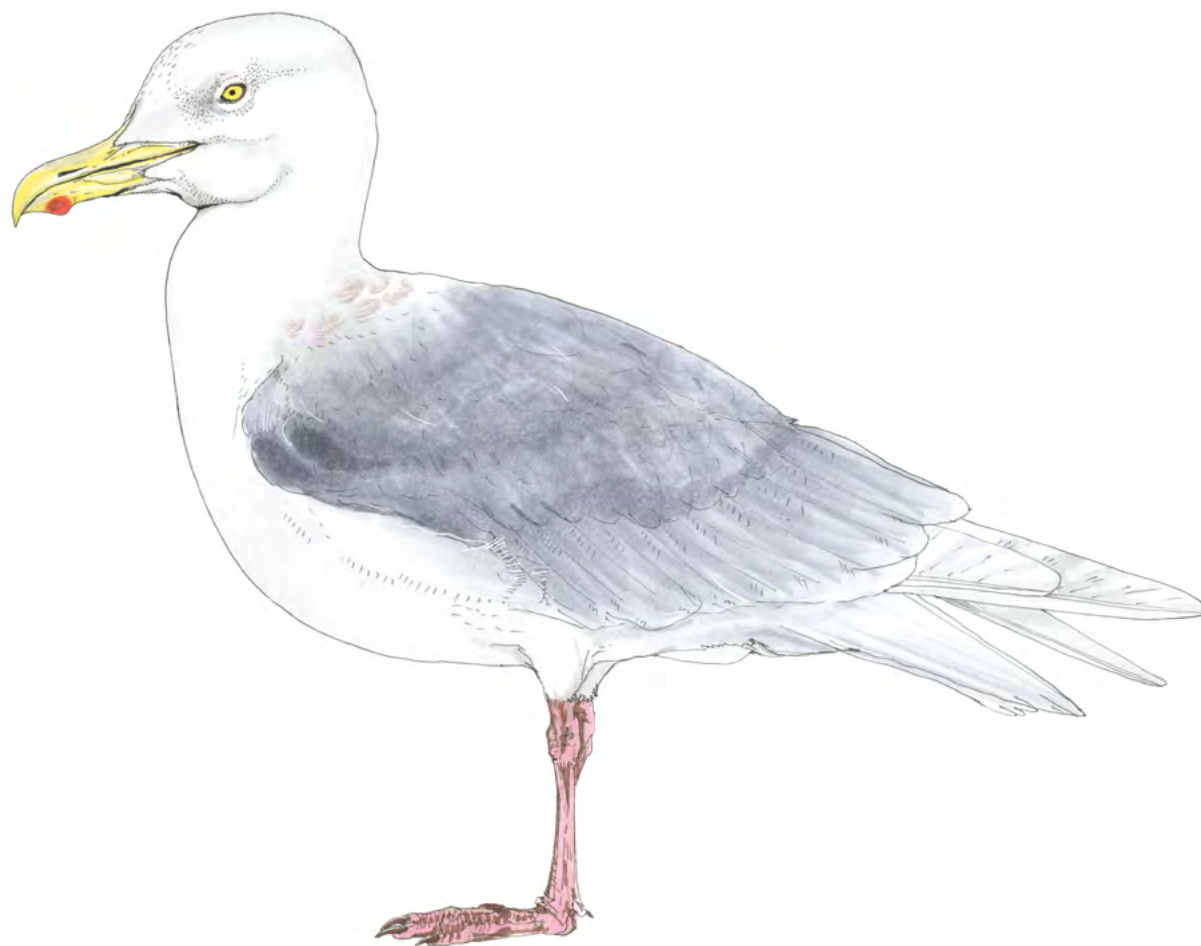
● основные районы гнездования

или розовый с черным кончиком, с возрастом постепенно желтеющий.

Выделяют четыре подвида бургомистра: *L.h. hyperboreus* в европейской части Арктики, Западной и Средней Сибири, *L.h. leuceretes* — на западе о. Гренландия, *L.h. barrovianus* — на Аляске и в Канаде и *L.h. pallidissimus* — от Восточной Сибири на восток до п-ова Чукотка и о-вов Прибылова [2]. Из двух подвигов, гнездящихся в России, восточно-сибирский подвид *L.h. pallidissimus* немного крупнее и светлее номинативного *L.h. hyperboreus* [1].

Распространение и миграции. Бургомистр имеет циркумполярное распространение в арктической климатической зоне, выходя за ее пределы на п-ове Лабрадор, юге Аляски и побережье Анадырского залива [1].

В Российской Арктике гнездится на всех арктических островах от о. Виктории до о-вов Врангеля и Геральда и на материковом побережье. На материке западная граница ареала находится на северо-востоке Кольского полуострова, далее на восток южная граница проходит преимущественно по довольно узкой



полосе приморских тундр, но по долинам рек может проникать и вглубь материка [2]. На п-ове Таймыр гнездится во внутренних районах до гор Бырранга и оз. Таймыр [3]. В западном секторе Российской Арктики гнездится номинативный подвид *L.h. hyperboreus*, в восточном секторе *L.h. pallidissimus*, граница между подвидами проходит по устью р. Хатанги на юго-восточной части п-ова Таймыр [1]. Между п-вом Таймыр и дельтой р. Лены находится зона перекрытия распространения подвидов [4].

В море бургомистры придерживаются в целом прибрежных акваторий, но во время кочевок, миграций и зимовок могут встречаться и на открытых акваториях, включая Арктический бассейн [1, 5–9]. Молодые птицы в первые годы жизни кочуют ближе к местам зимовки и в очень небольшом количестве встречаются в районах гнездования.

Миграции в целом приурочены к так называемому циркумполярному пролетному пути, связывающему места гнездования на побережьях окраинных морей Северного Ле-

довитого океана с зимовками на акваториях Северной Атлантики и Северной Пацифики. Считается, что бургомистры номинативного подвида *L.h. hyperboreus* летят арктической ветвью Восточно-Атлантического пролетного пути в Северо-Восточную Атлантику, а бургомистры *L.h. pallidissimus* мигрируют в противоположном направлении по акваториям восточного сектора Арктики через Берингов пролив на тихоокеанские зимовки. Сама миграция не выражена и происходит, как и у прочих чаек, в форме перекочевок.

В период миграций отдельные птицы могут быть встречены вдали от основных пролетных путей в глубине материка от Центральной Европы до оз. Байкал [1, 10].

На зимовках бургомистры распространены от кромки льда арктических морей до умеренных широт вплоть до 30° с. ш. [1]. По недавно полученным с помощью геолокаторов данным, бургомистры, гнездящиеся на арх. Земля Франца-Иосифа (*L.h. hyperboreus*), остаются на зимовку в центральной и западной частях Баренцева моря от зоны ледовой кромки и до Мурманского берега и далее на восток до востока Норвежского и Гренландского морей, часть птиц летит на зимовку к берегам Исландии [11]. По визуальным наблюдениям небольшое число бургомистров зимует на полыньях и в разводьях востока Белого моря и у арх. Новая Земля [10, 12]. Имеются отрывочные сведения о зимовках восточно-сибирского подвида *L.h. pallidissimus* в небольшом числе на полыньях и разводьях Чукотского моря [13].

После окончания гнездования бургомистры концентрируются и откармливаются в прибрежной зоне. Отлет происходит постепенно, птицы начинают откочевывать с мест гнездования с середины сентября (архипелаги Земля Франца-Иосифа, Северная Земля, Новосибирские острова) — начала октября (арх. Новая Земля) и покидают их в целом



Бургомистр *Larus hyperboreus* с птенцами. Архипелаг Новая Земля

в октябре (арх. Земля-Франца-Иосифа) — ноябре (архипелаги Новая Земля, Северная Земля) [10, 14, 15], хотя отдельные особи могут задерживаться и дольше [16]. Миграция вдоль дальневосточных берегов на тихоокеанские зимовки наблюдается с сентября по ноябрь [1].

Первые птицы появляются в районах гнездования на полярных и разводьях довольно рано, начиная с марта [10, 17], т. е. в условиях гидрологической зимы, а в апреле бургомистры встречаются уже по всему гнездовому ареалу и посещают места будущего размножения [14, 15, 17–22], но в районах, удаленных от кромки льдов, выход на места гнездования происходит позже (в мае — начале июня) [3, 20].

Численность. Мировая численность бургомистра очень приблизительно оценивается в 140–220 тыс. пар [2]. Численность вида в России оценивается также очень приблизительно в 50 тыс. пар, из которых 20 тыс.

L.h. hyperboreus, а 30 тыс. *L.h. pallidissimus* [2]. В российской части Баренцева моря гнездовая популяция оценена более чем в 5 тыс. пар [23], на арх. Северная Земля — от 0,5 до 1 тыс. пар [15], но эти оценки условные и не базируются на учетных данных.

Данных об изменении общей численности популяций подвидов в Российской Арктике нет [2]. По сведениям из конкретных мест гнездования, долгопериодные популяционные тренды либо стабильные или флуктуирующие, либо растущие: для *L.h. hyperboreus* по материалам из Печорского моря, архипелагов Земля Франца-Иосифа, Северная Земля [2, 24, 25]; для *L.h. pallidissimus* по материалам с западной части п-ова Чукотка и о. Врангеля [17, 26].

В море крупных агрегаций не образуют, встречаются обычно поодиночке и небольшими группами. В арктических морях плотность распределения может быть на порядок выше

в зоне дрейфующих льдов, чем на свободных ото льда акваториях: (12,5 и 0,7–1,6 ос./км² по данным летних учетов в Баренцевом море [27]).

В послегнездовой период на аккумулятивных участках побережий бургомистры могут скапливаться стаями в десятки и даже сотни птиц, в южных частях ареала совместно с другими крупными чайками (халеом *L. heuglini*, чайкой Вега *L. vegae*).

Места обитания. Бургомистр — типичная морская, преимущественно прибрежная птица, в высокоширотной Арктике связана с ледовым местообитаниями. Гнездится на морских скалистых и тундровых побережьях, островах; во внутренние участки тундры проникает по долинам рек и селится там в речных каньонах и по берегам озер. В равнинных местообитаниях селится на косах и островках, в лагунах и устьях рек, на озерах. На скалистых побережьях тяготеет к птичьим базарам. Может гнездиться в антропогенном ландшафте на заброшенных постройках [1, 2, 3, 9, 17, 25].

В море предпочитает прибрежную зону или зону ледовой кромки [28]. На акваториях, покрытых льдом, может встречаться повсеместно в арктических морях и выходить в Арктический бассейн [1, 4–7]. На арктических зимовках придерживается зоны ледовой кромки, но встречается и на открытых акваториях шельфа [11] и у побережий [29].

В послегнездовой период концентрируются вдоль аккумулятивных морских побережий, в антропогенном ландшафте — у поселков, на местах зверобойного промысла [1, 17].

Демография и размножение. Бургомистры могут приступать к размножению, очевидно, в возрасте 4–5 лет [1]. Как и все морские птицы, морские чайки живут долго, максимальная продолжительность жизни, по данным кольцевания, 20 лет [1].

Бургомистры гнездятся чаще всего небольшими колониями. Наиболее крупные и плот-

ные поселения связаны с птичьими базарами и колониями водоплавающих (до 200–300 пар), могут образовывать небольшие самостоятельные колонии или гнездиться изолированными парами [1, 10, 17, 25, 30].

На птичьих базарах селятся совместно с кайрами, моевками, чистиками, люриками и некоторыми другими видами колониальных птиц [17, 30]. В южных частях ареала образуют смешанные колонии с другими крупными белоголовыми чайками [3, 26]. На арх. Новая Земля зафиксированы смешанные пары с морской чайкой, которая находится здесь на периферии своего гнездового ареала [1, 31].

Откладка яиц растянута из-за появления повторных кладок: наиболее ранние кладки отмечены в мае (Кольский полуостров, арх. Новая Земля, о. Вайгач), основная масса кладок появляется в первой половине июня, а самые поздние свежие кладки отмечены в конце июля [1, 17]. Инкубация длится 21–31 день. Способность к полету молодые птицы приобретают в возрасте около 45–50 дней [1, 9, 17].

Первые летные молодые, судя по датам ранних кладок, могут появляться в середине июля, в большинстве районов птенцы встают на крыло в течение августа, в основном во второй его половине, птенцы из поздних гнезд могут задерживаться до середины сентября [1].

Первое время молодые чайки держатся вблизи мест гнездования семейными группами, которые в сентябре распадаются, а молодые переходят к самостоятельному кормодобыванию. Отлет с мест гнездования постепенный, первыми откочевывают взрослые птицы [1].

Бургомистры откладывают одну кладку, но после утраты кладки могут гнездиться повторно. В полной кладке 3 яйца, но средняя многолетняя величина кладки ниже: 2,6–2,8 [9]. Яйца бургомистра очень похожи на яйца других крупных чаек, особенно большой морской, и имеют оливково- или серо-

вато-бурый цвет с темно-бурыми пятнами. Насиживают и выкармливают птенцов оба родителя [1].

Тип развития птенцов — полувыводковый. Первую неделю чайчата сидят в гнездах, в дальнейшем могут бродить в радиусе нескольких метров от гнезда или перемещаться на водоемы (в равнинных колониях). Репродуктивный успех сильно варьирует в зависимости от кормовых и погодных условий, местоположения гнезд. Основные факторы гибели птенцов — неблагоприятные погодные условия в первые дни после вылупления и недостаток корма. Естественных врагов мало, кладки и выводки могут быть разорены песцами, реже другими наземными хищниками, особенно те, что расположены в равнинных местообитаниях [1, 2, 14]. В последнее время по отношению к гнездам бургомистров усилилось хищничество белых медведей [32].

Питание и кормовая экология. Как и все чайки, бургомистры имеют разнообразный рацион питания, легко переключаясь на обильные доступные корма. Спектр кормов подвержен сезонной, географической и индивидуальной изменчивости. Основные группы кормов это рыба, беспозвоночные, птицы и их яйца, грызуны, падаль, а также антропогенные корма [1, 10]. Ловят рыбу и беспозвоночных в поверхностном слое моря слету или сидя на воде, собирают беспозвоночных на литорали, охотятся на птиц на берегу, в воздухе и на море, разоряют птичьи гнезда, в тундре ловят леммингов. Дополнительные способы кормодобывания — клептопаразитизм, в южных частях ареала — сбор насекомых и ягод в тундре.

Рацион зависит от конкретного места гнездования, условий сезона и соответственного наиболее доступного источника корма [2, 9, 17]. Основные морские корма — сайка, гольцы, моллюски, ракообразные, иглокожие и др. В сезоны пиков численности леммингов грызуны составляют основу рациона бур-

гомистров, гнездящихся в тундре. Птицы, гнездящиеся на птичьих базарах, добывают в основном птиц и их яйца. В местах массового гнездования водоплавающих птиц значительную часть рациона составляют птенцы уток и гусей. Благополучное состояние популяции бургомистров в Печорском море связывают с бурным ростом популяции белошеюй казарки в регионе [25]. Антропогенные корма потребляют преимущественно во внегнездовой период, но птицы, гнездящиеся вблизи человеческого жилья, поедают пищевые отбросы сами и могут кормить ими птенцов.

Изученность. Бургомистры никогда не были объектом специальных исследований и мониторинга в Российской Арктике, и все имеющиеся сведения собраны попутно. В связи с этим данные даже по основным популяционно-демографическим параметрам, фенологии, биологии размножения и питанию отрывочны и часто неактуальны. Учитывая широкое распространение вида и разнообразные природно-климатические условия в пределах ареала, очевидно, что изученность вида на популяционном уровне крайне низкая. Наименее изучены популяции островов шельфа Сибирских морей, а также материкового побережья, основной материал по экологии собран на о. Врангеля [17] и в Баренцевом море [10], но и он по большей части устарел. Для наиболее изученной популяции региона Баренцева моря отмечена слабая обеспеченность ключевыми данными, необходимыми для оценки угрозы нефтяного загрязнения (численность гнездовых колоний, демографические характеристики популяции [33]).

Хозяйственное использование. В российской части ареала хозяйственного значения практически не имеет. На Чукотке яйца бургомистров в небольшом количестве собирают для еды местные жители [33].

Наличие угроз. Состояние популяций бургомистров в целом в Российской Арктике



Пара бургомистров *Larus hyperboreus* на гнездовом участке. Архипелаг Земля Франца-Иосифа

можно считать довольно благополучным, вид не подлежит специальной охране.

В циркумполярном ареале в ряде районов (Канада, Исландия, арх. Шпицберген) наблюдается снижение численности и выделяются следующие угрозы: нехватка кормов, загрязнение морской среды, болезни, конкуренция с серебристой чайкой [2].

Среди этих угроз наиболее актуальной для российских популяций может считаться загрязнение. Как хищник высшего порядка, бургомистр подвержен риску биоаккумуляции и биомагнификации загрязняющих веществ. У чаек с о. Медвежий в Баренцевом море обнаружены одни из самых высоких среди морских птиц уровни содержания стойких хлорорганических загрязнителей и связанные с ними эффекты воздействия на иммунную систему, снижение репродуктивного успеха и повышение смертности взрослых птиц [34–37]. В 2010-х гг. на островах арх. Земля Франца-Иосифа так же, как ранее на арх. Шпиц-

берген, ежегодно стали отмечаться погибшие взрослые особи бургомистров (М.В. Гаврило, неопубликованные данные).

Как прибрежный вид морских птиц, в том числе использующих ледовые местообитания и литораль, бургомистр уязвим по отношению к аварийным нефтяным разливам [38].

Индикационные свойства вида и методы индикации. Бургомистр относится к типичным морским птицам, которые в целом признаны надежными биоиндикаторами состояния морских экосистем [39]. Следующие особенности экологии вида обуславливают его индикационные свойства: бургомистр — широко распространенный, достаточно многочисленный арктический вид, удобный для наблюдений; хищник высшего порядка, использующий прибрежные и ледовые местообитания. Совокупность этих качеств позволяет рассматривать бургомистра как индикатор состояния прибрежной морской экосистемы практически на всем протяжении Российской Арктики (за

исключением Белого моря и южной части Баренцева моря). Бургомистр внесен в список видов, предлагаемых для циркумполярного мониторинга в рамках программы КАФФ Арктического Совета [40], список видов-индикаторов для экосистемного мониторинга Баренцева моря [41] и предложен в качестве биоиндикатора состояния загрязнения морской среды Арктики [42]. Методы индикации включают слежение за ключевыми параметрами гнездовых популяций в местах размножения.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Традиционные визуальные методы учета в гнездовой колонии и определения репродуктивного успеха, выживаемости взрослых птиц методом мечения/повторного отлова, определение состава кормов по отрывкам и визуальным наблюдениям, отбор проб биоматериала для определения содержания загрязняющих веществ, стабильных изотопов, параметров популяционного здоровья.

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов.

1. Основные демографические параметры: численность гнездовой популяции, продуктивность (размер кладки) и успешность размножения, выживаемость взрослых птиц.

2. Состав рациона питания в гнездовой сезон.

3. Уровни содержания основных загрязнителей (стойкие хлорорганические загрязнители, нефтяные углеводороды, ртуть и др.) совместно с содержанием стабильных изотопов углерода и азота для параллельного контроля трофического уровня. Содержание загрязняющих веществ может определяться в яйцах (все загрязнители, а также толщина скорлупы), крови взрослых птиц (СО₂, НУ, ТМ) и перьях (ртуть), в этих же тканях определяются стабильные изотопы.

4. Показатели популяционного здоровья (иммуно-гематологические показатели, содержание гормонов).

Моевка (*Rissa tridactyla*)

Black-legged kittiwake

Систематическое положение

Тип	Chordata	
Класс	Aves	
Отряд	Charadriiformes	
Семейство	Laridae RAFINESQUE, 1815	
Род	<i>Rissa</i> STEPHENS, 1826	
Вид	<i>Rissa tridactyla</i> (LINNAEUS, 1758)	

Характеристика

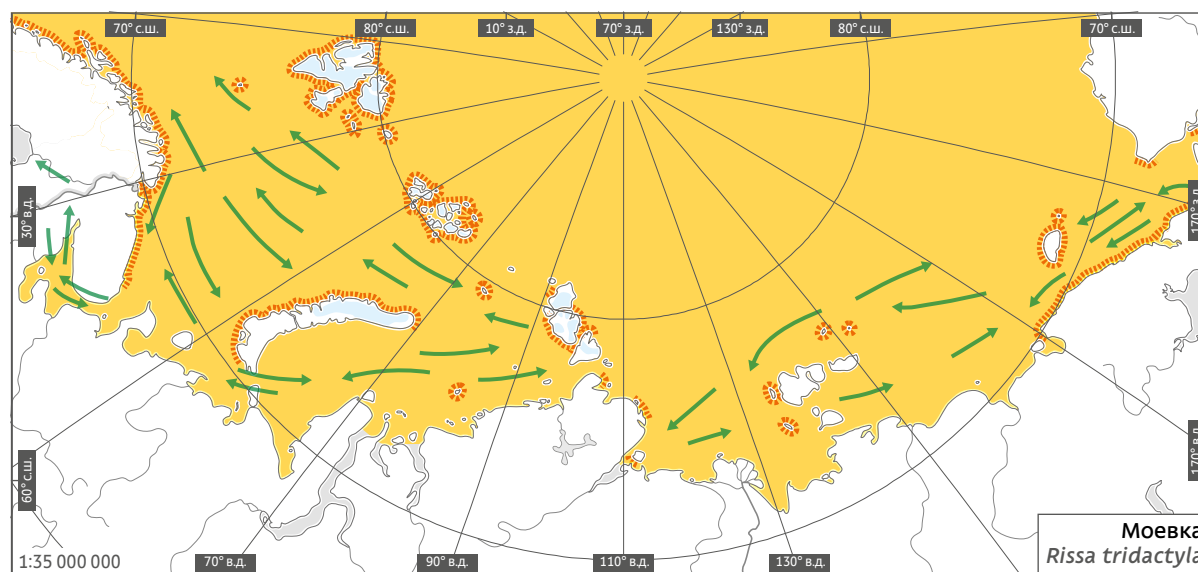
Размах крыльев, см	♂ ♀ 90–97	Масса, г	♂ ♀ 300–600
--------------------	-----------	----------	-------------

Охранный статус

МСОП **VU**Красная книга РФ (2020) **—**

Внешний вид. Чайка средних размеров, но самцы немного крупнее самок [1, 2]. Половой диморфизм в окраске отсутствует.

Взрослые птицы в летнем наряде имеют светло-серую мантию. Маховые с черными кончиками без белых пятен на вершинах. Остальное оперение чисто-белое. Ноги черные, клюв зеленовато-желтый. От всех других чаек род *Rissa* (трехпалые чайки) отличается недоразвитым задним пальцем. В зимнем наряде у взрослых птиц на голове появляется сизый налет и темное поперечное пятно, охватывающее полукольцом бока головы и зашеек. Остальной окрас как в летнем наряде. Атлантический подвид немного мельче тихоокеанского, с меньшим развитием черного рисунка на первостепенных маховых [1].



● район кочевок и миграций

→ основные пути миграций

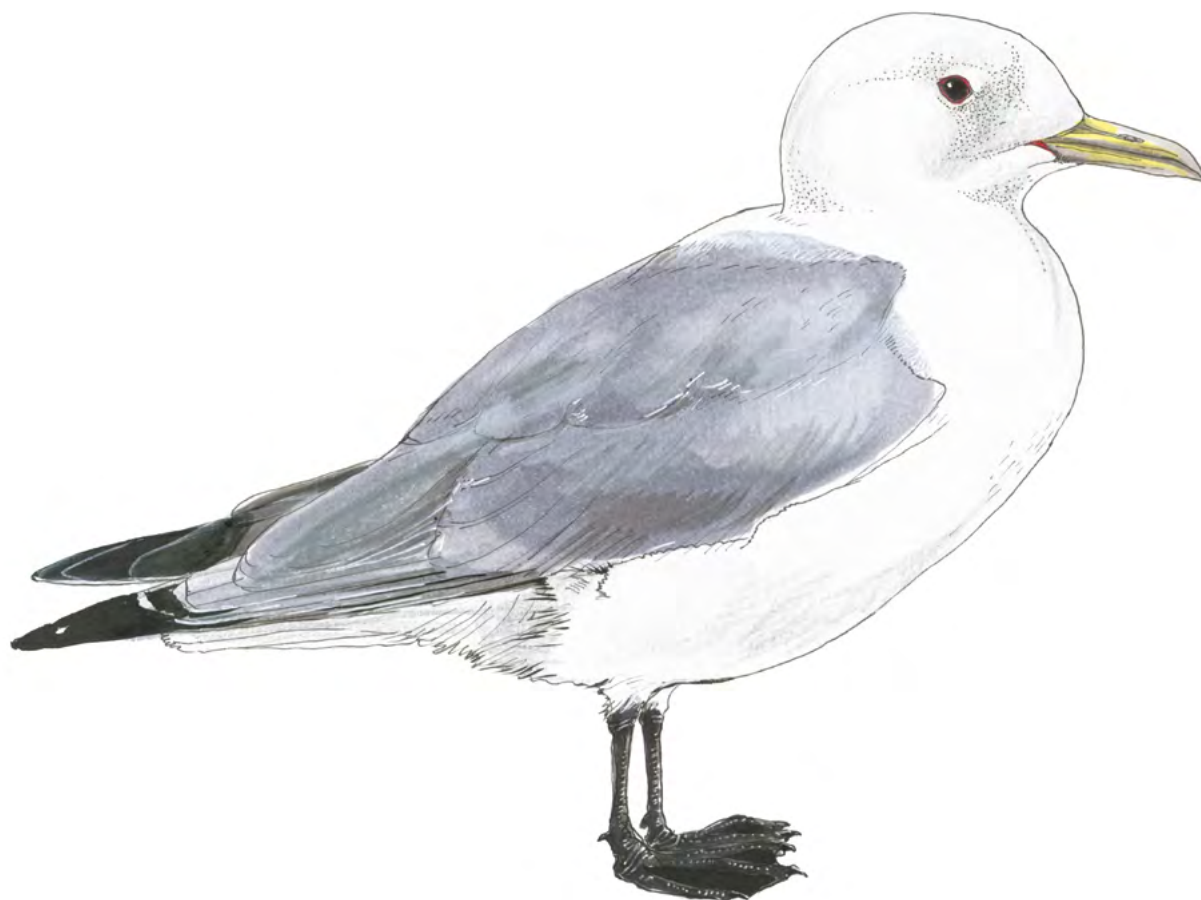
--- районы гнездования

Взрослый наряд моевки надевают в возрасте двух лет [1]. У первогодков на крыльях на фоне сизого оперения бурая зигзагообразная полоса.

Распространение и миграции. Ареал циркумполярный, охватывает арктические и boreальные моря. Северный его предел ограничен островной арктической сушей, окаймляющей Арктический бассейн. На арктических островах Канады эта граница опускается до 74° с. ш.

Южная граница гнездового ареала проходит между 50 и 40° с. ш. в Северной Атлантике и Пацифике [1, 2]. Во внегнездовой период моевки расселяются широко по акваториям, в том числе встречаются повсеместно в Северном Ледовитом океане, его окраинных морях и Арктическом бассейне [1–3].

В Российской Арктике моевка гнездится на материковом побережье и островах повсеместно в подходящих биотопах. В Барен-



цевом море — на Мурманском побережье, архипелагах Земля Франца-Иосифа и Новая Земля, в Карском море только на островах в северо-восточной его части, в море Лаптевых — на восточном побережье арх. Северная Земля, северо-восточной части п-ова Таймыр, в Хатангском заливе (о. Преображения) и на арх. Новосибирские острова, далее на восток — на о. Врангеля и северном побережье п-ова Чукотка, затем ареал уходит в Берингово и Охотское моря [1, 4–6].

Выделяют два подвида моевки: атлантический (западный) [1] *R. tridactyla tridactyla*

в Северной Атлантике и прилежащих районах Арктики и тихоокеанский (восточный) *R. tridactyla pollicaris* в Северной Пацифике и прилежащих районах Арктики. Оба подвида гнездятся в России, атлантическая моевка на восток до арх. Северная Земля и п-ова Таймыр; тихоокеанская моевка от арх. Новосибирские острова на восток до Берингова пролива и далее по побережью Берингова моря на юг [1, 6], подвидовая принадлежность птиц из Хатангского залива требует уточнения. Тихоокеанская моевка, отличающаяся по морфометрии, деталям окраски оперения, вокализации

и некоторым средним демографическим параметрам, может заслуживать статуса самостоятельного вида [2].

Для моевок характерны широкие перемещения в течение внегнездового периода. Птицы, не участвующие в размножении, все лето широко кочуют по акваториям арктических морей, в том числе и в районах, удаленных от мест гнездования. Они проникают далеко на север, в центр Арктического бассейна, это один из наиболее часто встречаемых видов в районе Северного полюса [7–10]. Отмечаются и дальние кочевки в южном направлении, залеты в континентальные области Сибири [1]. Сеголетки рассредотачиваются по акваториям более широко, проникают на местах зимовок южнее (окольцованные на Мурманском берегу птицы достигают западного побережья Марокко, берегов Черного и Каспийского морей). Второе лето жизни молодые птицы проводят в основном в пределах зоны зимовки [1, 11].

Миграции двух подвигов моевок, гнездящихся в Российской Арктике, происходят разнонаправленно и приурочены к Восточно-Атлантическому и Тихоокеанскому пролетным путям. Атлантические моевки в большинстве своем мигрируют от мест гнездования в Карском и Баренцевом морях на запад морским путем к основным местам зимовок в Северной Атлантике [11, 12]. Часть птиц, по крайней мере мурманской популяции, использует континентальные маршруты и летит через Белое море и далее пересекает сушу и выходит в Балтийское море через Финский и Ботнический заливы в Северное море [13], а небольшая доля птиц оказывается зимой в бассейнах Черного, Каспийского и Средиземного морей [11, 13]. Тихоокеанские моевки из моря Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского летят морским путем на восток и через Берингов пролив уходят на зимовки в северную часть Тихого океана — в Японское море, к югу от арх. Алеутские острова, к берегам Америки до Калифорнии [1].

Атлантические моевки в небольшом количестве остаются на зимовку в западных и центральных районах Баренцева моря [11–14].

Миграции моевок происходят в форме перекочевок. В области пролета чайки двигаются широким фронтом от границы льдов на севере до прибрежных районов материкового побережья на юге.

Сроки миграций у моевок сильно варьируют по годам, в том числе в зависимости от успешности размножения. В годы успешного размножения молодые птицы с подъемом на крыло покидают колонии и отлетают в открытое море уже в середине — второй половине июля, раньше взрослых, которые могут задерживаться на базарах еще на месяц, до второй половины августа, что прослежено для мурманской популяции [11]. В годы кризиса кормовой базы массовые откочевки взрослых птиц на Мурманском берегу происходят также во второй половине июля. В послегнездовой период атлантические моевки совершают нагульные кочевки в северном и восточном направлениях, а затем смещаются в районы зимовок [12, 14].

На севере ареала первые птицы начинают послегнездовые кочевки в конце августа, а отлетают с мест размножения в течение сентября [1, 15, 16]. В это время кочевки приобретают характер хорошо выраженного осеннего пролета. При благоприятной кормовой ситуации моевки в значительных количествах могут задерживаться на акваториях в районе гнездования до начала октября [17].

Места атлантических зимовок моевки покидают в феврале—марте [18]. На тихоокеанских зимовках весеннее движение птиц на север начинается со второй половины марта в южных районах и первых чисел апреля в северных [1]. Неполовозрелые особи мигрируют позднее, чем взрослые, часть из них остается на местах зимовок или в области пролета, не достигая мест гнездования [1, 11]. На Восточном Мурмане основная масса взрослых птиц

появляется в районе будущего размножения в начале марта, в конце месяца птицы выходят на базары [11]. В более суровых районах ареала прилет во многом зависит от ледовой обстановки, птицы продвигаются к местам гнездования по мере появления открытой воды.

На крайнем северо-востоке арх. Новая Земля, на арх. Земля Франца-Иосифа и у западных берегов арх. Северная Земля первые моевки отмечались в апреле, а к концу месяца на северо-востоке Баренцева моря происходит массовый прилет [15–17, 19]. В мае на полынях у арх. Северная Земля моевки многочисленны [10, 20]. У северных побережий п-ова Чукотка и на о. Врангеля птицы появляются в мае; при средних многолетних датах для о. Врангеля с 9 по 20 мая [18, 21, 22].

Численность. Моевка — самый массовый вид чайковых птиц мира, с общей гнездовой численностью около от 14,6 до 15,7 млн пар [23].

В Российской Арктике наиболее крупные колонии атлантических моевок расположены на Мурманском берегу — около 100 тыс. пар, в том числе на Городецком мысе около 50 тыс. пар и в губе Дворовая более 30 тыс. пар. [24]. Многочисленные, но менее крупные колонии расположены по западному побережью арх. Новая Земля и на островах арх. Земля Франца-Иосифа, всего порядка 300 тыс. пар ([25] с дополнениями). В Карском море и на арх. Северная Земля гнездится до 20 тыс. пар [26, 27]. Наиболее крупные колонии тихоокеанских моевок расположены на островах Врангеля и Геральд, где в конце прошлого века в разные годы гнездились от 35 до 85 тыс. пар [18], а также на о. Колючин 15–20 тыс. пар [28]. В целом численность этого подвида (включая сюда птиц о. Преображения) в арктических морях России с учетом исторических данных и приблизительных оценок составляет от 125 до 150 тыс. пар [6, 29–33].

Во второй половине прошлого столетия практически повсеместно в мировом ареале отмечался рост численности моевок, который

сменился в последние десятилетия сокращением численности во многих популяциях [2, 3, 34]. Причиной повсеместного роста было, по-видимому, как и у других чаек, улучшение кормовой базы в том числе за счет освоения отходов и антропогенных кормов, особенно в зимнее время [1]. Для Баренцева моря решающую роль сыграла динамика запасов основного корма — мойвы [35, 36]. Сходные процессы прослежены и в российской части ареала и задокументированы наиболее подробно на Мурманском побережье, где проводится многолетний мониторинг [24, 34, 36]. На островах Врангеля и Геральд общая численность тихоокеанских моевок в конце прошлого века была подвержена значительным флюктуациям [17, 22]. Отрывочные сведения об изменениях численности обоих подвигов на архипелагах Новая Земля [35], Северная Земля [27], на арктическом побережье п-ова Чукотка [28] также свидетельствуют о сходных процессах долгосрочного роста численности, но более подробных мониторинговых данных для оценки современной динамики всех популяций, кроме мурманской, нет. Полностью отсутствуют современные данные о численности тихоокеанских моевки и ее динамике на арх. Новосибирские острова и о. Преображения.

Места обитания. Моевка — истинно морская птица, выходит на берег только в период гнездования. Гнездится на скалах морских побережий материка и островов, по берегам фьордов, известны колонии на берегах озер, удаленных от морского побережья на несколько десятков километров [37]. При прочих равных условиях выбирает места, расположенные поблизости от источников пресной воды, но может обходиться и без нее. Высота гнездования над уровнем моря варьирует от нескольких метров до нескольких десятков и даже сотен метров. Селится очень плотно на небольших скальных уступах и узких карнизах, предпочитая стенки с отрицательным



Моевка *Rissa tridactyla* на гнезде. Архипелаг Земля Франца-Иосифа

уклоном, скальные ниши [1, 3]. Одним из лимитирующих факторов гнездового распространения является наличие пригодных скальных местообитаний. При дефиците пригодных природных местообитаний могут селиться на постройках и береговых сооружениях, отдельные пары — даже на ровной поверхности в колониях других птиц [1, 3]. Низменный характер берегов обуславливает отсутствие колоний моевок на значительном протяжении материкового побережья Карского моря, моря Лаптевых и Восточно-Сибирского.

Среди всех чаек моевка ведет наиболее пелагический образ жизни. Взрослые птицы во внегнездовой период, а также большинство неполовозрелых чаек круглый год держатся в открытых шельфовых районах морей, встречаются и на акваториях глубоководных бассейнов. Повышенная плотность распределения моевок на акватории отмечается в районах фронтальных зон различного происхождения,

в районах скопления в поверхностном слое мелкой стайной рыбы [3, 34, 38, 39]. Основной кормовой биотоп — поверхность открытого моря, но могут добывать корм на мелководьях около берега и на литорали [40, 41]. На севере ареала излюбленные места кормежки — верховья ледниковых фьордов, акватории вдоль ледниковых фронтов, стоки небольших рек, кромка плавучих льдов [42, 43].

Размножение. Моевки могут приступать к размножению в возрасте 3–4 лет (самки) и 4–5 лет (самцы) [1, 3]. Как и все морские птицы, моевки живут долго, максимальная продолжительность жизни, по данным кольцевания, — 26–28 лет [44].

Моевка — облигатно-колониальный вид со строгим гнездовым консерватизмом. Многогамия поддерживается верностью месту гнездования [1, 3]. Моевка, наряду с толстоклювой кайрой, составляет ядро населения в колониях арктического типа [45]. Кроме

них в смешанных колониях обычны чистики и бургомистры, на северном пределе ареала — люрики, а южных окраинах ареала добавляются различные бореальные элементы: бакланы, ипатки, топорки, тонкоклювые кайры, серебристые чайки.

На колониях кроме гнездящихся птиц присутствуют и неразмножающиеся особи, их доля сильно варьирует в зависимости от кормовых условий сезона [3] и может в году бескормицы составлять абсолютное большинство [34, 36, 46].

К гнездованию в арктической части ареала приступают через один–два месяца после прибытия, когда скалы полностью освобождаются от снега. Откладка яиц на Мурманском берегу происходит в мае [41], на арктических островах во второй половине — конце июня до начала июля в наиболее суровых условиях [17, 19, 21, 22, 26]. Способность к повторной откладке после утраты кладки развита относительно слабо [1]. Период откладки яиц в колонии может растягиваться на месяц [2]. Полные кладки содержат от 1 до 3 яиц, средний размер кладки варьирует в зависимости от кормовых условий сезона и положительно коррелирует с успешностью яйцекладки, но редко превышает 2 яйца [1, 3, 34, 35, 41], в более суровых частях ареала средний размер кладок в целом может быть ниже, но региональные различия прослеживаются не везде. Насиживают кладку оба партнера, инкубация длится в среднем 27 дней [3].

Начало вылупления птенцов на Мурманском берегу приходится на июнь [41, 47], на архипелагах Земля Франца-Иосифа, Северная Земля, Новосибирские острова — на конец июля — начало августа [27, 30, 48], на о. Врангеля в среднем на вторую половину июля [18]. Способность к полету птенцы приобретают в возрасте 40 дней [1, 3].

Первые молодые моевки начинают вылетать из гнезд с конца июля на Мурманском бе-

регу, на месяц позже — на севере ареала. Первое время летные птенцы возвращаются в колонию, родители продолжают их кормить в течение около двух недель после подъема на крыло [1].

Основные хищники в гнездовой период — пернатые: крупные чайки, в том числе морская, серебристая, западносибирская, тихоокеанская, бургомистр (последняя в Российской Арктике играет основную роль), а также поморники, орланы и другие дневные хищные, врановые [1, 3, 49]. Хищничеству способствуют и тревожные слеты моевок с карнизов. Максимальный уровень хищничества наблюдается в колониях моевок средней плотности, его эффективность обратно пропорциональна плотности гнездования [34]. Для наземных хищников гнезда моевок практически недоступны, хотя изредка моевок на колонии может добывать песец. Яйца и птенцы могут гибнуть при экстремальных погодных условиях, в том числе птенцы могут гибнуть от истощения при затяжных штормах, а также при обрушении гнезд [3, 49].

Однако решающее влияние на успешность гнездования и продуктивность имеет наличие массовых доступных (в поверхностном слое моря вблизи от колоний) кормов в предгнездовой и гнездовой периоды [3, 34, 49]. Успешность гнездования в связи с обеспеченностью кормами варьирует в широких пределах и может на любой стадии гнездового цикла свестись к нулю. Недостаток кормов также способствует более высокому прессу хищничества на гнезда моевок из-за более длительных отлучек родителей от гнезда [3, 49].

В районах гнездования взрослые птицы могут становиться добычей крупных соколов, белых сов, больших поморников, морских чаек, бургомистров. Основная смертность моевок приходится на зимний период, но известны случаи массовой гибели птиц от истощения и в летнее время, а также случаи массового отравления токсинами микроводорослей [3].

Линька. Линька протекает постепенно, весной и осенью, так что птицы не теряют способности к полету и линных скоплений не образуют.

Питание и кормовая экология. Моевки добывают с поверхности или ударным нырянием с небольших (до 0,5 м) глубин. Могут отбирать рыбу друг у друга или у других птиц: кайр, тупиков, топорков, полярных крачек [1, 34]. Охотно сопровождают китов и тюленей, вылавливая рыбу, которую звери подгоняют к поверхности. Как и другие чайки, охотно сопровождают суда, подбирая отходы.

Основа рациона повсеместно — мелкая стайная пелагическая рыба и молодь более крупных видов: мойва, песчанка, сельдь, сайда и др. [1, 34, 41, 47]. Зоопланктон (ракообразные, моллюски, черви, кальмары), икра рыб служат замещающим, альтернативным кормом [32, 34, 46]. Как и всем чайковым, но в меньшей степени, моевкам свойственна пищевая пластичность, они легко переходят с одного массового корма на другой, но обеспеченность в гнездовой период ключевым рыбным кормом влияет на все основные параметры размножения — сроки гнездования, вовлеченность в размножение, размер кладки и выводка, общий репродуктивный успех [3, 24, 32, 34, 46]. Для хорошо изученных районов показана географическая и сезонная изменчивость рациона питания [3, 41]. На севере ареала среди рыбных кормов преобладает сайка, а также встречаются мелкие придонные арктические виды (липарисы, бычки и др.), в целом выше доля беспозвоночных [19, 21, 30, 50, 51].

Дальность кормовых разлетов зависит от состояния кормовой базы в районе гнездования, и по данным телеметрии из разных районов ареала в среднем варьирует между 20 и 40 км, но может превышать 100 км [3]. Аналогичные радиусы кормления 20–30 км выявлены по данным визуальных учетов для Мурманского берега [34] и о. Врангеля [17].

Изученность. В мировом масштабе моевка — вид морских птиц с наиболее изученной биологией и экологией, признанный модельным [3].

Для Российской Арктики моевка также один из самых изученных видов-индикаторов среди птиц [1, 4, 22, 24, 34, 41, 52 и др.], но, несмотря на это, данные о ней очень разноразличные как по разным аспектам экологии, так и для различных популяций. Хорошо описан гнездовой ареал вида, но особенности пространственно-временного размещения птиц на акватории изучены крайне недостаточно, а имеющиеся сведения относятся преимущественно к атлантическому подвиду. В целом подавляющее большинство материалов по демографии, динамике численности, биологии размножения, питанию, поведению в Российской Арктике получено для популяций Баренцева моря [4, 24, 32, 34, 36, 46], но и здесь основные целенаправленные исследования проводились в прошлом веке [34, 41, 47]. Мониторинг численности, успешности размножения и диеты ведется только на Мурманском берегу [25], для нескольких колоний недавно получены инструментальные данные о миграциях и районах зимовок [12], дополнившие и уточнившие ранее имевшиеся сведения по результатам кольцевания [11]. Данные по численности, распределению, демографии для популяции о. Врангеля и п-ова Чукотка (подвид *R.t. pollicaris*) неактуальны [6, 17, 22]. Наименее изучены популяции моевок в морях Карском, Лаптевых, Восточно-Сибирском, современных данных по этим районам нет, исторические сведения фрагментарны [26, 27, 29, 30, 50].

Хозяйственное использование. В российской части ареала хозяйственного значения практически не имеет. На п-ове Чукотка яйца моевок в небольшом количестве собирают для еды местные жители в рамках традиционного природопользования [53], сбор яиц практи-

куется вблизи населенных пунктов в других районах арктического побережья России, но здесь это считается браконьерством.

Наличие угроз. Состояние популяций моевки в целом в Российской Арктике можно считать довольно благополучным, хотя надежных данных по подавляющему большинству районов массового гнездования в российской части ареала нет. На Мурманском берегу, в точках наиболее продолжительного мониторинга, в последние десятилетия наблюдаются массовые негнездования, снижение репродуктивного успеха, а также деградации колоний, связанные с многолетней бескормицей [3, 32, 34, 46]. Специальной охране в России моевка не подлежит.

В мировом ареале во многих районах наблюдается снижение численности, и в 2017 г. вид был внесен в Красный список МСОП как уязвимый [31].

Для него выделены следующие основные угрозы: конкуренция с промышленным рыболовством за кормовые ресурсы, нехватка доступной добычи в весенне-летний сезон из-за перестроек трофической системы и каскадных эффектов, обусловленных быстрыми климатическими изменениями.

С конца прошлого века наиболее существенным фактором, негативно влияющим на популяции моевок, стало промышленное рыболовство, приведшее к подрыву кормовой базы баренцевоморских популяций как на местах зимовок, так и в районах гнездования [34]. Негативные тенденции в популяции, вызванные долговременной нестабильностью кормовой базы в связи с климатическими изменениями, наблюдаются на юге Баренцева моря [24, 32, 36, 46].

Угрозу для вида также представляет загрязнение окружающей среды. Находясь на вершине трофической пирамиды, моевка подвержена риску биоаккумуляции и биомагнификации загрязняющих веществ, хотя содержание, например, хлорорганических

соединений в их тканях в 3–5 раз ниже, чем у крупных чаек *Larus spp.* из тех же районов, но выше, чем у птиц-бетофагов [34, 54, 55]. Моевка, как и прочие неныряющие морские птицы, менее подвержена риску поражения при нефтяных разливах, но часть сезонных популяций имеет высокую уязвимость [56].

К локально действующим негативным факторам можно отнести беспокойство, вызванное низкими полетами авиации, которое ведет к панике в колонии, что, с одной стороны, может повлечь прямую гибель яиц и птенцов, выброшенных из гнезд, а с другой — способствовать хищничеству чаек.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Моевка относится к типичным морским птицам, которые в целом признаны надежными биоиндикаторами состояния морских экосистем [57, 58]. Следующие особенности экологии вида обуславливают его индикационные свойства: моевка — широко распространенный, массовый открыто гнездящийся колониальный арктический вид, удобный для наблюдений; хищник высшего порядка, использующий открытые морские местообитания. Совокупность этих качеств вместе с хорошей изученностью и наличием для ряда колоний долговременных рядов данных позволяют рассматривать моевку как индикатор состояния морской экосистемы открытого моря практически на всем протяжении Российской Арктики (за исключением Белого моря). Моевка внесена в список видов, предлагаемых для циркумполярного мониторинга в рамках программы КАФФ Арктического Совета [59], список ключевых экосистемных компонентов в рамках Программы циркумполярного мониторинга биоразнообразия [60], список видов-индикаторов для экосистемного мониторинга Баренцева моря [61]. Методы индикации включают слежение за ключевыми параметрами гнездовых популяций в местах размножения, а также мониторинг распределения птиц в море [58, 61].

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Традиционные визуальные методы учета в гнездовой колонии и определения репродуктивного успеха, выживаемости взрослых птиц методом мечения/повторного отлова, определение состава кормов по отрывкам и визуальным наблюдениям, фенологические наблюдения в гнездовой период, отбор проб биоматериала для определения содержания загрязняющих веществ, стабильных изотопов, параметров популяционного здоровья.

Предложения по организации мониторинга, включая методы мониторинга распределения птиц в море, приведены в программном предложении [58], методические подходы к организации мониторинга и картографирования на основе авиаучетов описаны в работе [62].

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов.

1. Основные демографические параметры: численность гнездовой популяции, продуктивность (размер кладки и размер выводка перед слетом) и успешность размножения, выживаемость взрослых птиц.

2. Фенология гнездового сезона.

3. Состав рациона питания в гнездовой сезон.

4. Уровни содержания основных загрязнителей (стойкие хлорорганические загрязнения, нефтяные углеводороды, ртуть и др.) совместно с содержанием стабильных изотопов углерода и азота для параллельного контроля трофического уровня. Содержание загрязняющих веществ может определяться в яйцах (все загрязнители, а также толщина скорлупы), крови взрослых птиц (СОЗ, НУ, ТМ) и перьях (ртуть), в этих же тканях определяются стабильные изотопы.

5. Показатели популяционного здоровья (иммуно-гематологические показатели, содержание гормонов, в первую очередь гормона стресса — кортикостерона).

Моевки



3.15. Млекопитающие



кромка дрейфующих льдов и заприпайных полней, система прибрежных разводий и не очень сплоченные дрейфующие льды в зоне континентального шельфа [2, 4, 9, 10]. Для этих районов характерна повышенная плотность тюленей — основных объектов питания белого медведя.

Сезонные миграции белых медведей зависят от динамики ледяного покрова. Весной и летом при разрушении льда медведи уходят вместе с отступающей ледовой кромкой на север. С началом устойчивого ледообразования медведи начинают обратную миграцию на юг [5, 6, 9–14].

Экология. Белые медведи ведут одиночный образ жизни и настоящих социальных группировок не образуют; исключение — семейные группы, размножающиеся пары или временные скопления на свалках с пищевыми отходами или у выброшенного на берег трупа кита [15].

В высоких широтах Арктики, особенно в местах с суровым климатом, частыми и силь-

ными ветрами, возможно, также при недостатке корма в берлоги ложатся звери всех половых и возрастных групп, но на более короткий период времени по сравнению с размножающимися самками [3]. Южнее нерамножающиеся самки, самцы и молодые медведи могут быть активны круглый год, за исключением периодов с особенно холодной погодой, когда они укрываются в торосах, среди скал или выкапывая временное убежище в снегу.

Родовые берлоги устраивают все размножающиеся самки в подавляющей массе на островах и континентальном берегу. Самка приносит потомство один раз в 2–3 года. В помете один-три медвежонка, но чаще два. После выхода из берлоги самки с медвежатами стараются избегать встречи со взрослыми самцами, которые могут быть опасны для медвежат [2].

Среди основных объектов питания белого медведя доминируют кольчатая нерпа и морской заяц. В некоторых районах медведи добывают гренландских тюленей, хохлачей [16]

и моржей [17]. Отмечены случаи нападения хищника на белуху и нарвала [18–20], птиц [21] и дикого северного оленя [22]. Когда традиционных объектов добычи мало, белые медведи используют в пищу трупы найденных на берегу животных, посещают птичьи базары, добывают леммингов и пр. Некоторые медведи в поисках пищи заходят в поселения человека, где могут представлять опасность для человека. Оказавшись на суше, медведи время от времени поедают различные растительные корма. Особенно охотно это делают размножающиеся самки перед залеганием или после выхода из берлог [23].

Данные об изученности, хозяйственное использование. Отсутствуют достоверные данные о современной численности некоторых субпопуляций. По мнению группы специалистов по белому медведю Международного союза охраны природы, численность белых медведей в циркумполярном регионе составляет приблизительно 26 тыс. особей [16]. Полностью отсутствуют данные о численности субпопуляции белого медведя в центральной части Арктического бассейна.

Существуют утратившие актуальность оценки для трех популяций обитающих в Российской Арктике: карско-баренцевоморская популяция на начало 1980-х гг. оценивалась разными методами в 2500–5000 или в 4000–6700 особей [24]; чукотско-алаянская популяция — в 2000–5000; лаптевская — в 800–1200 особей [25, 26]. В 2004 г. была оценена численность белых медведей в Баренцевом море (баренцевоморская субпопуляция) — в среднем 2650 особей [27].

В России белых медведей запрещено добывать с 1957 г., в Норвегии — с 1973 г. Действует временный мораторий на добычу белых медведей чукотско-алаянской популяции. Квоту определяет Российско-Американская комиссия по белому медведю, но пока она не вступила в силу.

Наличие угроз для численности популяции. Потепление климата признается основной угрозой для всех популяций белого медведя. Сокращение площади распространения и толщины ледяного покрова, появление все большего числа открытых участков воды, отступление ледовой кромки летом в районы с пониженной биопродуктивностью, аномальные оттепели — все это негативно скажется на физиологическом состоянии животных, приведет к появлению новых болезней и паразитов, потере районов размножения или доступа к этим районам, уменьшению количества приплода, снижению выживаемости и репродуктивного успеха [28, 29].

Трансграничные загрязняющие вещества или загрязнители, образующиеся в Арктике в результате ее хозяйственного освоения, следует отнести к числу наиболее опасных антропогенных угроз. Кроме этого, конфликты между человеком и зверем, нелегальная добыча медведей в ряде районов несут значимую угрозу некоторым популяциям [30].

Индикационные свойства вида и методы индикации. Белый медведь — консумент высшего уровня, его распространение по акватории зависит от ледовой обстановки и распределения основных кормовых объектов, особенно нерпы.

Белый медведь отвечает всем требованиям, предъявляемым к видам — биологическим индикаторам состояния экосистем: вид характерен (репрезентативен) для арктической экосистемы; достаточно многочисленный и распространенный в пределах рассматриваемой экосистемы на протяжении всего года; доступный для исследований — существует реальная возможность проведения исследований вида-индикатора в пределах экосистем; возможные результаты исследований могут обладать точностью, достаточной для выявления изменений, изучаемых параметров.

Основная проблема выбранного вида-индикатора — белого медведя — это недостаточная изученность как отдельных популяций, так и вида в целом.

В настоящее время сложно, но возможно получить количественные данные об отдельных популяциях медведя. Основные индикаторные значения могут иметь общие популяционные характеристики: оценка общей численности, количественных соотношений полового и возрастного состава, анализ миграций и пространственной структуры популяций, анализ активности на участках устройства берлог, а также сбор и анализ данных о стрессированности, заболеваемости особей (по результатам различных анализов (биопсии, экскременты и пр.), выживаемости детенышей, особенностей и динамики загрязненности).

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы:

- количественные и качественные учеты с борта судна, с берега, авиаучеты, учеты в местах размножения;
- работы по длительному мониторингу популяций в местах возможных воздействий;
- сбор биопсийного материала от павших и живых особей;
- прослеживание перемещений особей с помощью спутниковых или иных передатчиков;
- разработка и применение неинвазивных методов сбора биологических образцов.

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов. Главным параметром оценки состояния популяций белого медведя являются *численность*, а также *ежегодное количество приплода*. Дать относительную оценку можно по учету встречаемости белого медведя в целом и отдельных его возрастных и половых категорий, встречаемости и величины выводов.

Изучение пространственного распределения необходимо для корректной интерпре-

тации результатов других мониторинговых исследований. В частности, выявление состава и уровней загрязнителей в организме белого медведя. Накопление этих веществ идет преимущественно через пищевые цепи и, таким образом, отражает присутствие этих опасных для живых организмов веществ в экосистеме.

Проведение иммунологических и микробиологических исследований на выявление патогенного фона в популяции белых медведей. Отклонения в этой области говорят об изменении здоровья популяции в целом. Могут быть вызваны как ухудшением кормовой базы, так и токсикологическим воздействием поллютантов, стрессовой ситуацией, вызванной фактором беспокойства.

Визуальное определение упитанности белых медведей. Соотношение частоты встречаемости медведей разной степени упитанности может косвенно отражать состояние экосистемы в целом. При этом должны учитываться конкретная ледовая обстановка, данные по перемещениям медведей в исследуемом районе. По результатам возможна относительная оценка состояния кормовой базы белого медведя. Поскольку медведь венчает трофическую пирамиду арктических экосистем, состояние его кормовой базы явным образом коррелирует с состоянием собственно экосистемы.

Для получения многих из указанных параметров требуются специальные полевые (отлов и мечение животных, забор биологических образцов, сбор патологического материала) и лабораторные (в том числе молекулярно-генетические) исследования. Важно разработать и внедрить новые способы малоинвазивного мечения белых медведей любого пола для отслеживания их перемещений.

Работы могут быть выполнены как попутно, так и в результате специальных исследований.

Морж (*Odobenus rosmarus*)

Walrus

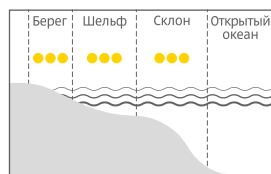
Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Mammalia
Отряд	Carnivora
Семейство	Odobenidae ALLEN, 1880
Род	<i>Odobenus</i> BRISSON, 1762
Вид	<i>Odobenus rosmarus</i> (LINNAEUS, 1758)

Характеристика

Длина, см	♂ 450	Масса, кг	♂ 1500
	♀ 360		♀ 800–900

Предпочитаемая зона обитания



Охранный статус

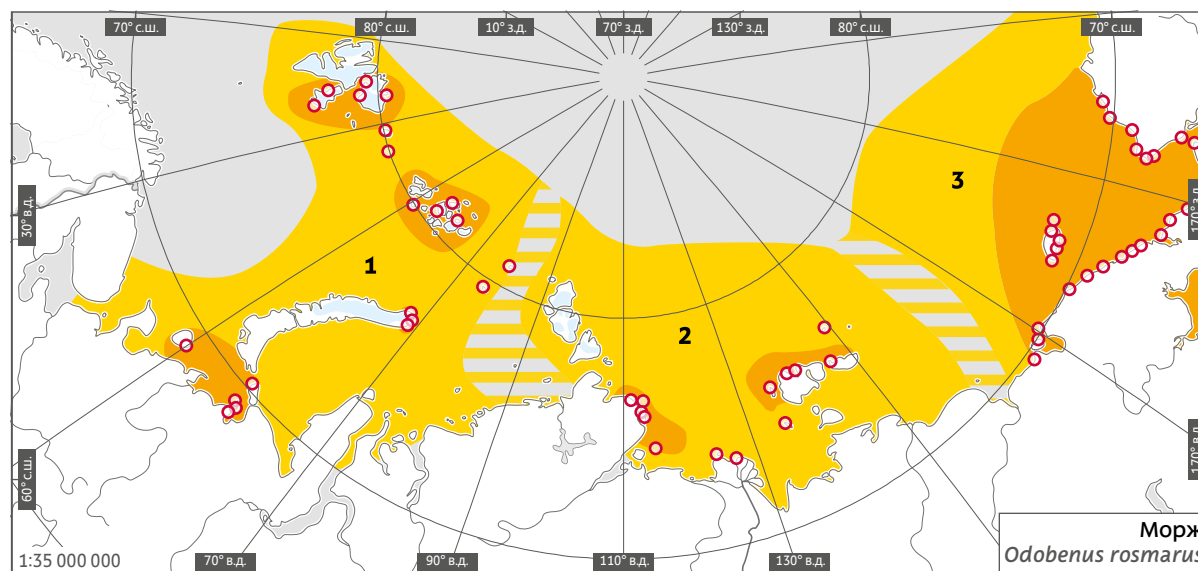
МСОП **DD**
Красная книга РФ (2020) **2¹, 3²**

¹*O. r. rosmarus*,
²*O. r. laptevi*

Популяционная структура. В арктических водах обитают 3 подвида [1, 2]: атлантический (*O. r. rosmarus*), лаптевский (*O. r. laptevi*) и тихоокеанский (*O. r. divergens*).

Существование лаптевского подвида некоторые исследователи ставят под сомнение [3]. Необходимы дополнительные исследования для уточнения таксономического статуса.

Внешний вид. Морж — самое крупное ластоногое Северного полушария. Характерная особенность животных этого вида — наличие массивных и длинных клыков, растущих из верхней челюсти. У самок клыки тоньше и короче. У новорожденных зубы отсутствуют, клыки появляются через не-



- области регулярной встречаемости
- области повышенной встречаемости
- ▨ предполагаемая зона перекрытия распространения подвидов

○ лежбища

Подвиды

- 1 - атлантический
- 2 - лаптевский
- 3 - тихоокеанский

сколько месяцев после рождения. У годовалых моржат они достигают 10 см [4]. Тело животных крупное, массивное. У взрослых особей кожа толстая, покрыта многочисленными складками и морщинами. Голова широкая с короткой тупой мордой, на конце ее большое количество жестких вибрисс. Окрас у взрослых моржей желтовато-серый или рыжеватого-коричневый, окрас тела темно-

коричневый, с возрастом светлеет. Волосной покров густой, но с возрастом редееет. По твердому субстрату моржи передвигаются медленно при помощи передних лап [5]. В воде животные подвижны и быстро плавают, используя передние и задние лапы. На лед взбираются с трудом при помощи клыков и передних лап. Продолжительность жизни моржа около 40 лет [1].



Распространение и миграции. Атлантический подвид моржа распространен на западе от Канадского Арктического архипелага, на востоке — до Карского моря. Основные районы концентрации в российских водах и крупные береговые лежбища расположены в Печорском море (о-ва Матвеев, Голец, Долгий, Вайгач), на архипелагах Шпицберген, Земля Франца-Иосифа и Новая Земля [6–11]. Реже моржи встречаются в южной, западной и восточной частях Карского моря. Зарегистрировано восстановление лежбищ на о-вах Ушакова и Визе [12]. Моржи появ-

ляются весной в Бассейне, Воронке и Горле Белого моря [13, 14].

Сезонные миграции атлантических моржей в российской части ареала изучены слабо. В последние годы удалось получить данные о перемещениях моржей, помеченных спутниковыми передатчиками на о. Вайгач. Результаты показали, что большинство меченых животных перемещалось в безледовый период в акватории между о. Вайгач и о-вами Матвеев, Долгий и Голец [15, 16].

Ареал лаптевского подвида моржа включает акваторию моря Лаптевых от арх. Се-

верная Земля до арх. Новосибирские острова и западную часть Восточно-Сибирского моря [1]. Предполагают существование зон перекрытия ареалов лаптевского с тихоокеанским подвидом моржа в центральной части Восточно-Сибирского моря [17], а перекрытие лаптевского моржа с атлантическим, вероятно, находится в восточной части Карского моря [5].

О миграциях и численности лаптевского подвида моржа ничего не известно. По материалам попутных наблюдений во время ледовой авиаразведки в море Лаптевых [18], моржи встречались в ледовый период почти во всей акватории с разной плотностью, за исключением зоны припая. Преимущественно животные отмечались в зоне молодых льдов. К северу от 100-метровой изобаты их наблюдали редко [19]. Летом и в начале осени моржи отмечались в основном в западной части моря Лаптевых (вблизи восточного побережья Таймырского полуострова); зимой они обычно встречаются у северного и западного побережья арх. Новосибирские острова, где животные сосредотачиваются главным образом у кромки стационарной полыньи [5].

Область распространения тихоокеанского подвида моржа охватывает Чукотское море, восточную часть Восточно-Сибирского и северную часть Берингова морей [1]. На севере тихоокеанский морж проникает до приполюсных районов, на западе — до Чаунской губы в Восточно-Сибирском море [18, 20]. Вдоль северного побережья п-ова Аляска морж доходит до м. Барроу. Зимой и в начале весны большая часть животных сосредотачивается у стационарных заприпайных полыней и зон разреженных дрейфующих льдов [21] в районе о. Св. Лаврентия и между Бристольским заливом и о-вами Прибылова [22].

В российской части летом и ранней осенью моржи сосредотачиваются у северного побережья Чукотского полуострова,

в прол. Лонга, в районе о-вов Врангеля и Геральд, а часть животных встречается в восточной части Восточно-Сибирского моря [23–25]. Наиболее крупные лежбища расположены на северном и восточном побережьях Чукотского полуострова, на о-вах Врангеля и Геральд [26]. Самое крупное лежбище зарегистрировано в районе м. Сердце-Камень, в 2009 г. здесь насчитывалось около 100 тыс. голов [27].

В отношении миграции тихоокеанского моржа известно, что она ежегодно начинается в апреле. Животные направляются вслед за отступающей кромкой льда на север к Берингову проливу, придерживаясь южных и восточных берегов Чукотского полуострова. В конце мая — начале июня часть моржей, пройдя Берингов пролив, мигрирует в западную часть Чукотского моря и восточную часть Восточно-Сибирского моря, а часть — вдоль северо-западного побережья п-ова Аляска. Осенью с началом ледообразования начинается обратная миграция моржей в Берингово море. В это время они придерживаются прибрежной акватории [1, 4, 23, 25].

Места обитания. Лед для моржей — основная платформа для размножения и отдыха. При отсутствии льда моржи выходят на береговые лежбища, которые имеют многолетнюю локализацию и посещаются моржами каждый год с разной частотой и степенью заполнения животными.

Моржи предпочитают добывать пищу на глубинах 30–80 м, но в отдельных случаях животные погружались на глубину до 200 м. В поисках пищи моржи могут уходить от берега на расстояние до 60 км, а при наличии льда, возможно, и дальше [5].

Экология. После распада льдов в конце лета — начале осени моржи выходят на береговые лежбища. Это происходит только при наличии прилегающего непосредственно к лежбищу обширного участка открытой

воды или тонкого, мелкобитого льда, который животные не могут использовать для залежки. Сроки формирования береговых лежбищ, продолжительность нахождения на них, численность, их заполнение и поведение животных, половой и возрастной состав и прочие параметры определяются рядом факторов внешней среды, среди которых важнейшую роль играют ледовые условия [26–32].

Моржи — стадные, полигамные животные, для которых характерно образование групп от 2–5 до 100 и более особей [33]. Половой зрелости самцы достигают в возрасте 7–9 лет, самки — 6–8 лет. Спаривание происходит в январе — марте в районах раздробленного дрейфующего льда. Беременность длится 15–16 месяцев, лактация — до 2 лет. Молодые самки могут рожать ежегодно или раз в два года, но большинство самок — один раз в три-четыре года. Детеныши весом от 45 до 75 кг рождаются в апреле—мае [1]. У детенышей формируется тесная взаимосвязь с матерью.

Основу питания моржа составляют донные беспозвоночные, главным образом двустворчатые моллюски. Реже морж питается другими беспозвоночными: ракообразными, червями, иглокожими, асцидиями, голотуриями, иногда рыбой [1]. Известны среди атлантических и тихоокеанских моржей хищные особи. Они способны добывать и поедать тюленей и птиц наряду с беспозвоночными.

Данные об изученности, хозяйственное использование. Тихоокеанский морж является объектом промысла коренного населения на Чукотке. С учетом всех форм изъятия из популяции и непродуцированных потерь уровень добычи в 2001–2011 гг. составил в среднем 2000 голов в год [34]. Ограниченное число моржей также отлавливается для дельфинариев и цирков.

Тихоокеанский подвид моржа является одним из наиболее изученных. Изучение ат-

лантического подвида, особенно на юго-востоке Баренцева моря, возобновлено в последние годы. Лаптевский подвид остается самым слабо изученным.

Наличие угроз для численности популяции. Естественными врагами моржа в Арктике являются в первую очередь белые медведи, для которых морж может быть объектом питания. Основной угрозой для всех подвидов моржа считается потепление климата, которое приведет к значительному изменению ледового режима морей. В период отсутствия льда моржи выходят для отдыха на острова и материковый берег — береговые лежбища, здесь они становятся более уязвимыми к любым воздействиям со стороны хищников и человека.

Традиционный промысел тихоокеанского подвида моржа малочисленными коренными народами Чукотки, животолов для научных и культурно-просветительских целей в России ограничены устанавливаемыми ежегодно Минсельхоз РФ объемами допустимого улова (ОДУ) и контролируются соответствующими органами. Для этого подвида угрозу может нести необоснованное выделение квот для добычи особей, некорректное освоение выделенных квот, а также слабое увеличение попутной (неучтенной) гибели животных во время отлова при слабом контроле за этим процессом.

Значительной угрозой является химическое загрязнение среды обитания и основных кормовых объектов. Потенциальную угрозу представляют хозяйственное освоение шельфа и интенсификация арктических грузоперевозок по трассе Северного морского пути, также расширение районов рыболовства, увеличение доступности инфраструктуры на побережье арктических морей, неконтролируемое посещение лежбищ, которое может вызвать беспокойство среди моржей, вспугивание их и гибель в результате давки.

Индикационные свойства вида и методы индикации. В арктическом секторе российских морей морж является одним из оптимальных видов-индикаторов среди морских млекопитающих: вид широко распространен, миграционно активен, значителен по численности, обитает и доступен для изучения в районе исследования в течение всего годового цикла, для исследователей существует реальная возможность проведения исследований в пределах ареала каждого подвида. Этот вид как консумент интегративно отражает состояние других компонентов морской биоты, в частности бентосных сообществ.

Основная проблема выбранного вида-индикатора — моржа — это недостаточная изученность как отдельных подвидов, особенно лаптевского, так и вида в целом. В настоящее время сложно получить количественные данные об отдельных популяциях моржа, поэтому основное индикаторное значение могут играть как общие популяционные характеристики: оценка общей численности и численности (заполняемости) лежбищ и ледовых залежек, оценки количественных соотношений полового и возрастного состава групп, анализа миграций и пространственной структуры, так и анализ индивидуальных особенностей особей и отдельных групп: сбор данных о стрессированности, заболеваемости особей, особенностях и динамики загрязненности.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы. Количественные и качественные учеты с борта судна, с берега, авиаучеты, учеты в местах размножения, береговых лежбищах и ледовых залежках.

Работы по длительному мониторингу популяций в местах возможных воздействий. Моржи ведут стадный образ жизни и достаточно сильно привязаны к определенным районам отдыха, кормления, размножения. Контроль регулярности присутствия на них животных позволяет оперативно отслеживать возможные изменения состояния экосистемы.

Соотношение количества моржей разной степени упитанности на береговых лежбищах и здоровья может косвенно отражать состояние экосистемы в целом. При этом должна учитываться конкретная ледовая обстановка, данные по перемещениям моржей, результаты молекулярно-генетических исследований, исследования кормовой базы моржей. Поскольку морж венчает трофическую пирамиду арктических экосистем, состояние его кормовой базы явным образом коррелирует с состоянием собственно экосистемы.

Сбор биопсийного материала от павших и живых особей. Токсикологические исследования показывают состав и уровни загрязнителей (металлы и стойкие органические загрязнители) в организме моржа.

Отклонения в области иммунологических и микробиологических исследований, направленных на выявление патогенного фона моржей, говорят об изменении здоровья популяции в целом. Могут быть вызваны как ухудшением кормовой базы, так и токсикологическим воздействием поллютантов, стрессовой ситуацией, вызванной фактором беспокойства.

Изучение пространственного распределения с помощью спутниковых или иных передатчиков необходимо для корректной интерпретации результатов других исследований.

Разработка и применение неинвазивных методов сбора биологических образцов.

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов. Главным параметром оценки состояния популяций моржа являются численность, а также ежегодное количество приплода.

Другими контролируемыми параметрами критических состояний отдельных популяций и подвидов служат:

- оценка присутствия и численности моржей в местах регулярного образования береговых лежбищ;

- оценка здоровья животных (на лежбищах) по внешним признакам и на основе лабораторных анализов;
- оценка загрязненности особей;
- оценка количества погибших животных (особенно молодых особей).

Выявление изменений любого из вышеперечисленных экологических параметров у моржа не может гарантировать, что причиной таких изменений стал, например антропогенный фактор. Однако эти изменения должны служить сигналом для более тщательного мониторинга этого компонента в данной экосистеме.

Еще одним параметром оценки состояния моржа является *состояние кормовой базы* в исследуемом районе. Доминирование в питании моржа того или иного вида обусловлено его наличием и доступностью в определенный сезон года. Чтобы оценить состояние кормовой базы в том или ином районе, необходима информация о состоянии запасов, но этот вопрос остается слабо изученным.

Наиболее доступным параметром состояния подвидов моржа в отдельных районах Арктики может являться *оценка состояния ледовых полей*, пригодных для отдыха, рождения и выкармливания детенышей.

Кольчатая нерпа (*Pusa hispida*)

Ringed seal

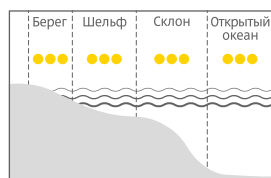
Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Mammalia
Отряд	Carnivora
Семейство	Phocidae GRAY, 1821
Род	<i>Pusa</i> SCOPOLI 1771
Вид	<i>Pusa hispida</i> (SCHREBER, 1775)

Характеристика

Длина, см ♂ ♀ 150 Масса, г ♂ ♀ 50–60

Предпочитаемая зона обитания



Охранный статус

МСОП **LC^{1,2,4}, EN⁵, VU³**

Красная книга РФ (2020) **3³, 2¹**

¹*P.h. botnica*, ²*P.h. hispida*, ³*P.h. ladogensis*,
⁴*P.h. ochotensis*, ⁵*P.h. saimensis*

Популяционная структура. В англоязычной литературе выделяют 5 подвидов [1]:

P. h. botnica — обитает в Балтийском море;

P. h. hispida — обитает во всем Арктическом бассейне;

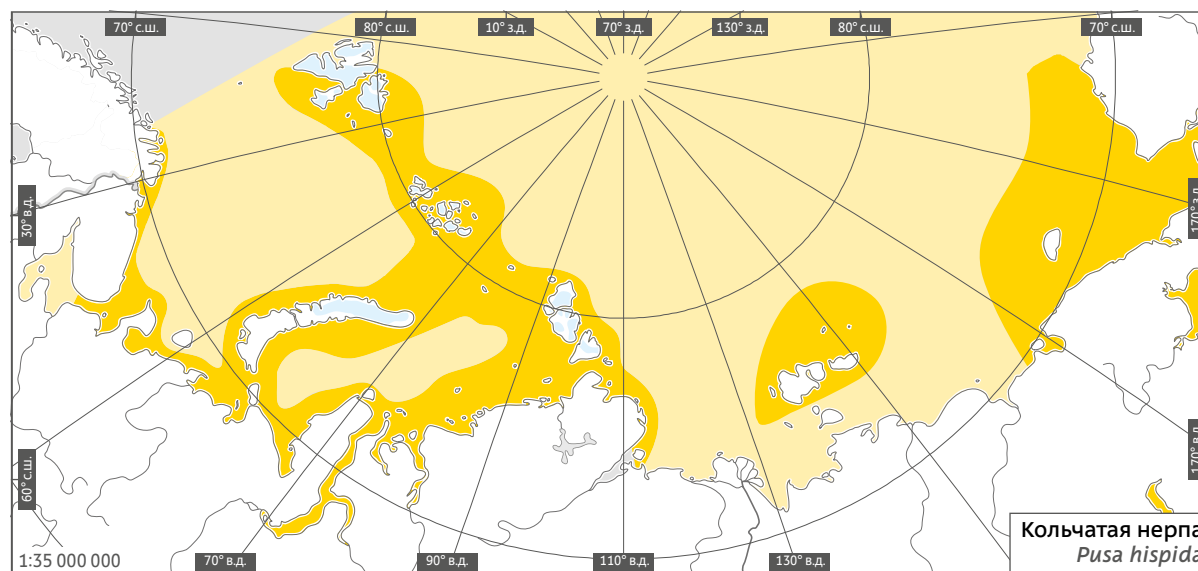
P. h. ladogensis — обитает в Ладожском озере;

P. h. ochotensis — обитает в Охотском и Японском морях;

P. h. saimensis — обитает в оз. Сайма.

По мнению отечественных систематиков, внутривидовая структура нерпы нуждается в уточнении [2].

Внешний вид. Кольчатая нерпа — один из самых мелких тюленей. Размеры тела заметно различаются в зависимости от района оби-



- области пониженной встречаемости
- области регулярной встречаемости

тания. Длина тела взрослого тюленя может достигать 150 см, а масса обычно не превышает 50–60 кг [3]. Тело относительно короткое и толстое. Голова небольшая, морда укороченная. Волосистой покров взрослых зверей, как и у других видов настоящих тюленей, короткий, жесткий. В окраске, которая варьируется в широких пределах, характерно большое количество светлых колец, разбросанных по всей оволосенной части тела, за исключением лап. Детеныш рождается в белом наряде [4].

Распространение и миграции. Нерпа, или кольчатый тюлень, является обычным обитателем во всех арктических морях России — от Мурманского побережья до Берингова пролива, а также Белого, Берингова и Охотского морей, встречается в центральной части Северного Ледовитого океана [5]. В указанных морях нерпа обитает круглогодично, встречается на припайных льдах в заливах, на дрейфующих многолетних льдах, на кромке паковых льдов в высоких широтах и на песчаных и камени-



стых отмелях. В Японском море встречается лишь на севере — в Татарском проливе. Распространение нерпы тесно связано с наличием плотных ледовых полей, сохраняющихся на протяжении значительной части года [4].

Места обитания. В течение ледового периода кольчатые нерпы имеют индивидуальный участок, в пределах которого поддерживают в незамерзающем состоянии несколько продухов или лунок [6]. Весной, с отходом на север и таянием льдов, тюлени совершают достаточно протяженные миграции, пути которых не изучены. Данные спутниковой телеметрии показали, что нерпа может преодолевать значительные водные пространства, перемещаясь, например, от архипелагов Шпицберген и Земля Франца Иосифа к арх. Новая Земля и обратно [7]. На береговых залежках, образуемых летом и осенью, тюлени лежат разреженно, иногда совместно с другими видами. Распределение нерпы по районам изменчиво по сезонам и зависит от наличия льда и корма. Например, в летне-осенний период в Белом и Баренцевом морях нерпа формирует залежки на камнях и косах, обнажающихся во время отлива [8].

Экология. Для нерпы наиболее важными являются районы, где в марте—апреле происходит рождение детенышей в специально

устроенных логовах среди льдов [6]. Одним из основных факторов успешной щенки является наличие доступного для щенения припайного однолетнего льда или паковых дрейфующих льдов со снежным покровом и торосами. Основной период щенки приходится на апрель.

В питании кольчатой нерпы в Белом, Баренцевом и Карском морях основу составляют донные и донно-пелагические беспозвоночные и рыбы разного размера, в большей степени это мелкая рыба. Осенью в пище нерпы могут преобладать песчанка, мойва, полихеты, амфиподы, а также сельдь, навага, колюшки [9, 10]. Во время массовых проходов в Баренцевом и Карском морях сайки она преобладает в пище тюленей. Встречаются нерпы, желудки которых наполнены одними ракообразными [11]. Нерпа иногда заходит в устья северных рек и может подниматься на десятки километров вверх по течению, где охотится на лососевых рыб — семгу, сига, горбушу, кумжу [11, 12].

Показатели разного рода органических загрязнителей, скапливающихся в подкожном жире нерпы из разных районов Арктики, являются значительными [13].

Данные об изученности, хозяйственное использование. В Арктике нерпы плохо изу-

чены. После завершения в 1990 г. в Охотском и Беринговом морях судового промысла изучение нерпы в этих морях приостановлено. Нет четкого представления о распространении, численности и предпочитаемых биотопах, особенно в безледовый период.

В настоящее время кольчатая нерпа — это промысловый вид, используемый в основном аборигенным населением Севера. У народов Крайнего Севера — этот вид тюленя по-прежнему является ценным источником пищи и шкур, которые используются для изготовления одежды, обуви, сувениров. В прибрежных водах Чукотского полуострова ежегодно может добываться несколько тысяч тюленей. В другой части ареала выделяемые квоты чаще всего не востребованы.

Наличие угроз для численности популяции. Отдельные подвиды кольчатой нерпы имеют разный природоохранный статус.

Промысловые подвиды *P. h. hispida*, *P. h. ochotensis* обитают во всем Арктическом бассейне, Охотском и Японском морях.

Традиционный промысел нерпы малочисленными коренными народами Севера и Дальнего Востока, животнолов для научных и культурно-просветительских целей в России ограничены устанавливаемыми ежегодно Минсельхоз РФ объемами допустимого улова и контролируются соответствующими органами.

Естественными врагами нерпы в Арктике являются в первую очередь белые медведи, для которых нерпа — основной объект питания. В более южных районах опасность представляют косатки, а в прибрежных районах — некоторые наземные хищники, которые могут добывать нерпу на залежках, особенно щенков тюленей на льду.

К числу основных негативных антропогенных факторов воздействия относят разного рода беспокойство и шумовое загрязнение, особенно в районе традиционных мест раз-

множения. Одним из главных природных факторов, оказывающих воздействие на нерпу, является наличие или отсутствие льда в районах обитания нерпы в период рождения и выкармливания детенышей в марте — мае. Другим не менее важным фактором является наличие или отсутствие кормовых объектов в районах обитания нерпы в течение годового цикла.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Выбор видов-индикаторов в арктическом секторе российских морей среди настоящих тюленей можно обосновать рядом важных показателей: широкое распространение, миграционная активность, значительная численность, обитание в районе исследования в течение годового цикла, доступность для изучения, пагофильность. Нерпа подходит в качестве индикатора по всем указанным показателям. Этот вид тюленей как консумент высшего порядка интегративно отражает состояние других компонентов морской биоты: фито- и зоопланктона, ихтиофауны.

Основная проблема выбранного вида-индикатора — кольчатой нерпы — это недостаточная изученность как отдельных популяций, так и вида в целом. В настоящее время сложно получить количественные данные об отдельных популяциях нерпы, и основное индикаторное значение могут иметь как общие популяционные характеристики: оценка общей численности, оценки количественных соотношений полового и возрастного состава групп, анализа миграций и пространственной структуры популяций, так и анализ индивидуальных особенностей особей и отдельных групп: сбор данных о стрессированности, заболеваемости особей, особенностей и динамики загрязненности по внешним признакам (фото) и по результатам различных анализов (биопсии, экскременты и пр.).

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы:

- количественные и качественные учеты с борта судна, с берега, авиаучеты, учеты в местах размножения;
- работы по длительному мониторингу популяций в местах возможных воздействий;
- сбор биопсийного материала от павших и живых особей;
- прослеживание перемещений особей с помощью спутниковых или иных передатчиков;
- разработка и применение неинвазивных методов сбора биологических образцов.

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов. Главным параметром оценки состояния популяций нерпы является их *численность*, а также *ежегодное количество приплода*. Однако только в Белом море в 1980–1990-е гг. выполнялись регулярные оценки численности и распределения нерпы на припайных льдах в марте—апреле, в результате которых было сделано заключение о том, что численность нерпы в Белом море составляет 20–24 тыс. шт. и является стабильной [6, 14]. Для популяции нерпы на юго-востоке Баренцева моря имеются экспертные оценки, сделанные на основе выборочных авиаучетов в отдельных районах, для нерпы юго-западной части Карского моря также имеются только экспертные оценки численности. Количество приплода нерпы не оценивалось, за исключением отдельных районов Белого и Карского морей.

Еще одним параметром оценки состояния популяций нерпы является *состояние кормовой базы* в данном районе. Известно, что нерпа кормится массовыми видами мелкой рыбы и ракообразными в пелагиали и придонных областях. Доминирование в питании тюленя того или иного вида обусловлено его наличием и доступностью в определенный сезон года, причем нерпа достаточно легко переходит на питание другими кормами, заменяя мелкую сельдь (или сайку) на сумму

других видов. Например, в Белом море сельдь заменяется на мелкую навагу, мойву, корюшку, камбалу, колюшек, песчанку, креветок, морских тараканов и даже полихет, в Карском море сайка заменяется на бычков, липарисов и морских тараканов [14]. Таким образом, чтобы оценить состояние кормовой базы в том или ином районе, необходима информация о состоянии запасов не только промысловых и ценных видов рыб, но и так называемых сорных, непромысловых видов и массовых видов макропланктона и бентосных ракообразных и полихет.

Еще одним наиболее доступным для получения информации параметром состояния популяций нерпы может являться *оценка состояния ледовых полей*, пригодных для рождения и выкармливания детенышей. Необходимость наличия ценного ледога для рождения и выживания детеныша нерпы обуславливает определенные характеристики льда — это белый однолетний или паковый лед со снежным покрытием не менее 1 м и явлениями торосистости.

При организации кратковременного мониторинга изучаемых параметров трудно оценить, какое воздействие может оказать хозяйственная деятельность человека, в данном случае геологоразведка и судоходство.

Белуха (*Delphinapterus leucas*)

Beluga whale, white whale

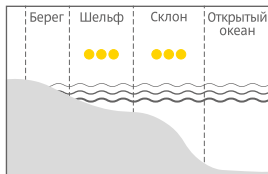
Систематическое положение

Тип Chordata
 Класс Mammalia
 Отряд Cetartiodactyla
 Семейство Monodontidae GRAY, 1821
 Род *Delphinapterus* LACÉPÈDE, 1804
 Вид *Delphinapterus leucas* (PALLAS, 1776)

Характеристика

Длина, см ♂ 350–600 Масса, кг ♂ 1000–1500
 ♀ 350–500 ♀ 800–1200

Предпочитаемая зона обитания



Охранный статус

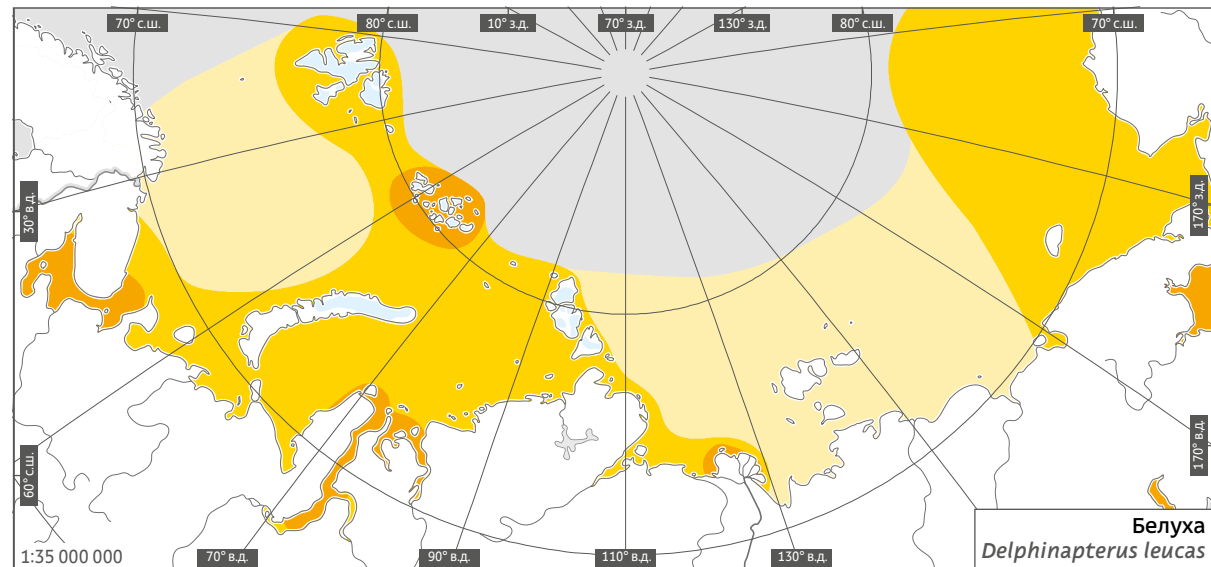
МСОП **NT**

Красная книга РФ (2020) **—**

Внешний вид. От других китообразных белуха отличается равномерно белым цветом взрослых особей и отсутствием спинного плавника [1].

Распространение и миграции. Белуха — циркумполярный вид, обитающий в Северном полушарии, встречающийся от умеренных вод Охотского моря до высоких полярных районов.

Сезонное распространение и характер миграций могут существенно отличаться у разных популяций. Белухи Белого моря практически никогда его не покидают, лишь изредка появляясь в южной части Баренцева моря. В самом Белом море белухи массово

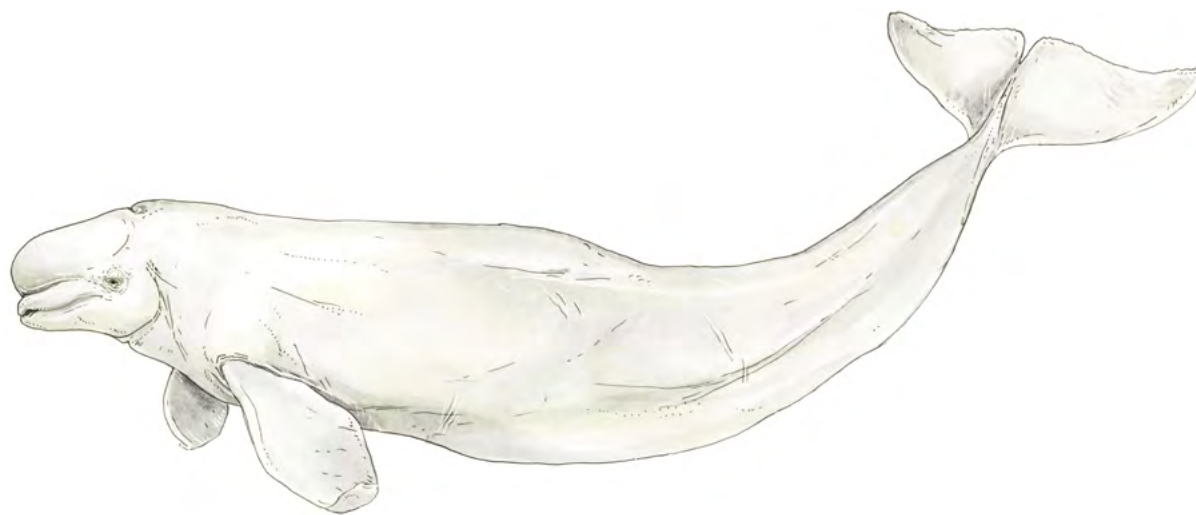


- области пониженной встречаемости
- области регулярной встречаемости
- области повышенной встречаемости

встречаются во всех заливах, кроме Кандалакшского [2]. Выделяется несколько репродуктивных скопления [3], например по мнению В.М. Бельковича, по два скопления в Мезенском и Двинском заливах и четыре — в Онежском [4]. Зимуют белухи в более глубоководных частях акватории на глубинах 50–200 м, а по мере разрушения льда возвращаются в мелководные прибрежные районы. В начале весны

некоторые белухи мигрируют в Воронку Белого моря, другие же остаются в его центральной части [5].

Особи, населяющие акватории Баренцева и Карского морей, в летние месяцы концентрируются у берегов арх. Новая Земля и п-ова Таймыр, в Обской и Чёшской губах, могут встречаться также в устьях крупных рек и в заливах. Некоторые исследователи предпо-



лагают, что в водах арх. Земля Франца-Иосифа обитает отдельное стадо [6]. Миграции белух здесь осенью начинаются с формированием припая. Через прол. Маточкин Шар, например, проходит один из миграционных путей этих животных, часто следующих за огромными стаями сайки [7]. Зимний ледовый сезон они проводят среди льдов на значительном удалении от берега [1, 8, 9]. В период сезонных миграций и в местах концентрации корма белухи могут образовывать крупные стада [1, 4]. Места зимовок и пути сезонных миграций белух этого обширного арктического района до сих пор не установлены. Известно лишь, что весной и осенью, в период миграций, они большими стадами проходят через проливы Карские Ворота и Югорский Шар, мимо архипелагов Новая Земля и Земля Франца-Иосифа [10, 11].

Белухи Анадырского залива в летний период концентрируются в Анадырском лимане и в устьях рек, по которым могут подниматься довольно высоко. Осенью, с образованием льда, белухи покидают лиман и Анадырский залив, и вдоль западного побережья Берингова моря

мигрируют на юг, где зимуют в пределах шельфовой зоны между м. Наварин и Олюторским заливом [12].

В Беринговом море зимуют белухи нескольких стад берингово-чукотско-бофортской популяции, маршруты весенней миграции которых к местам нагула и осеннего возврата в район зимовки проходят через Беринговый пролив, в том числе вдоль Чукотского полуострова [12]. Хотя с наблюдательных береговых пунктов в июле — сентябре белухи, как правило, не отмечались у восточного и северного побережий Чукотского полуострова [13].

В Охотском море по результатам популяционно-генетического анализа выделяют две популяции белух: западную и северо-восточную [14]. Белухи западной популяции в летний период образуют отдельные репродуктивные стада в Сахалинском заливе и заливах Шантарского региона. С началом формирования ледового покрова белухи мигрируют в центрально-северную часть моря, где вдалеке от берега зимуют вплоть до начала разрушения льда [15]. Белухи северо-восточной охотоморской популяции проводят лето в зал. Шелихо-

ва и у западного побережья п-ова Камчатка, образуя временные скопления в устьях крупных рек. Точное место зимовки этих белух неизвестно [4].

Места обитания. Для вида характерна сезонность в выборе местообитаний [1]. Ледовый сезон белухи, как правило, проводят среди льдов на значительном удалении от берега. Взрослые, особенно самки, после зимы обычно возвращаются для рождения детенышей в те места, где сами появились на свет [16]. Летом белухи обычно концентрируются в прибрежных водах, заходят в заливы и устья рек, где рожают детенышей, линяют и нагуливаются [1].

Экология. Держатся белухи обычно небольшими группами около десятка особей. Одиночные животные встречаются редко. В период сезонных миграций и в местах концентрации корма белухи могут образовывать крупные скопления — до тысяч особей. Самки с детенышами объединяются в группы, включающие еще и так называемых теток — взрослых бездетных самок, и в летний период приходят из года в год, как правило, в одни и те же места — мелководные хорошо прогреваемые заливы, отмели и эстуарии рек [1, 8]. Теплая распресненная вода стимулирует линьку животных [17].

Рацион белух чрезвычайно разнообразен и различается по возрасту животных, в течение года и районам обитания. Взрослые белухи питаются преимущественно рыбой, но поедают также ракообразных и других беспозвоночных, например, моллюсков и полихет. Беспозвоночные составляют важную часть рациона молодых особей [1]. Перечень кормовых видов рыб зависит от района обитания белух. Например, в Баренцевом и Карском морях белухи предпочитают сайку, арктического гольца, сиговых, сельдь и навагу, но охотятся также и на других тресковых и мелких стайных рыб [10, 11]. В морях Дальнего Востока основу рациона составляют лососевые, сельдь, тресковые, а также корюшка [1].

Данные об изученности, хозяйственное использование. Анатомию, биологию и экологию белух активно изучали в местах их промысла в 1920–1950-х гг. Белух добывали в Белом, Баренцевом, Карском, Охотском морях и на п-ове Чукотка. В XX в. промысел приобрел коммерческий характер, и животные добывались тысячами. В настоящее время белухи в России ограничено добываются только в рамках аборигенного промысла, а также отлавливаются в культурно-просветительских и научно-исследовательских целях — для дельфинариев и научных институтов. Работы по изучению белухи существенно сократились со снижением интереса к ней как к объекту промысла. В условиях дельфинариев проводились и продолжают отдельные исследования физиологии и поведения белух. Численность, особенности сезонного распределения и отдельные генетические исследования в лучшей степени проведены для популяций Белого, Охотского морей и Анадырского залива. Мало что известно про белух, обитающих в морях центральной части Российской Арктики.

Наличие угроз для численности популяции. Промысловый вид. Традиционными промыслами белух коренными малочисленными народами Севера, животнолов для научных и культурно-просветительских целей в России ограничены устанавливаемыми ежегодно Минсельхозом РФ объемами допустимого улова и контролируются соответствующими органами.

Естественными врагами белух являются косатки и белые медведи [1]. К числу основных антропогенных факторов негативного воздействия относятся беспокойство и шумовое загрязнение, особенно в районе традиционных мест размножения и нагула. Также влияние оказывает пресс промышленного рыболовства на кормовую базу белух [9], загрязнение акваторий [18] и инфицирование их патогенами, общими для домашних жи-

вотных и китообразных. Известны случаи нелегальной добычи белух, однако ее объемы, предположительно, невелики [15, 19].

Индикационные свойства вида и методы индикации. Белуха как консумент высшего порядка интегративно отражает состояние других компонентов морской биоты: фито- и зоопланктона, ихтиофауны. В связи с этим важнейшей оценкой любой морской системы является характеристика верхнего трофического звена в части биологического разнообразия.

Ввиду недостаточной изученности отдельных популяций и вида в целом, сложности получения количественных данных об отдельных популяциях белух, основное индикаторное значение могут иметь как общие популяционные характеристики: оценка общей численности и количественных соотношений полового и возрастного состава групп, анализ миграций и пространственной структуры популяций, так и анализ индивидуальных особенностей особей и отдельных групп: сбор данных о стрессированности, заболеваемости особей, особенностей и динамики загрязненности по внешним признакам (фото) и по результатам различных анализов (биопсии, экскременты и пр.).

Преодоление технических трудностей наблюдений и сбора материала, малая плотность и низкая повторяемость возможных наблюдений, а также организация комплексного подхода к изучению популяций белух в местах возможных воздействий может дать информацию для оценки индикации этим видом того или иного негативного воздействия.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы:

- количественные и качественные учеты с борта судна, с берега, авиаучеты, учеты в местах размножения;
- работы по фотоидентификации и длительному мониторингу популяций белух в местах возможных воздействий;

- сбор биопсийного материала от павших и живых особей;

- прослеживание перемещений особей с помощью спутниковых или иных передатчиков;

- разработка и применение неинвазивных методов сбора биологических образцов от белух.

Контролируемые параметры организмов-биоиндикаторов. Численность и пространственно-временная динамика распределения по рассматриваемой акватории белух испытывают существенные межгодовые и сезонные изменения в зависимости от ряда абиотических факторов, среди которых ледовые условия, доступность и обилие корма играют наиболее заметную роль [20, 21]. При организации кратковременного мониторинга изучаемых параметров трудно оценить, какое воздействие может оказать хозяйственная деятельность человека, в данном случае геологоразведка и судоходство.

Белуха имеет достаточно высокую численность и обширный ареал, некоторые особенности их жизненного цикла могут достаточно эффективно использоваться при проведении мониторинговых работ и для последующей оценки и прогноза состояния морских экосистем.

Для белух критически важными являются места их концентрации во время миграций и нагула [10].

Гренландский кит (*Balaena mysticetus*)

Bowhead whale

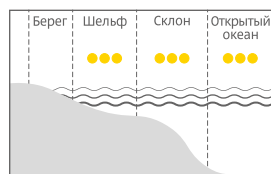
Систематическое положение

Тип	Chordata
Класс	Mammalia
Отряд	Cetartiodactyla
Семейство	Balaenidae GRAY, 1821
Род	<i>Balaenidae</i> LINNAEUS, 1758
Вид	<i>Balaena mysticetus</i> LINNAEUS, 1758

Характеристика

Длина, см	♂ 1400–1700	Масса, кг	♂ 80–90 тыс.
	♀ 1600–1800		♀ 80–100 тыс.

Предпочитаемая зона обитания



Охранный статус

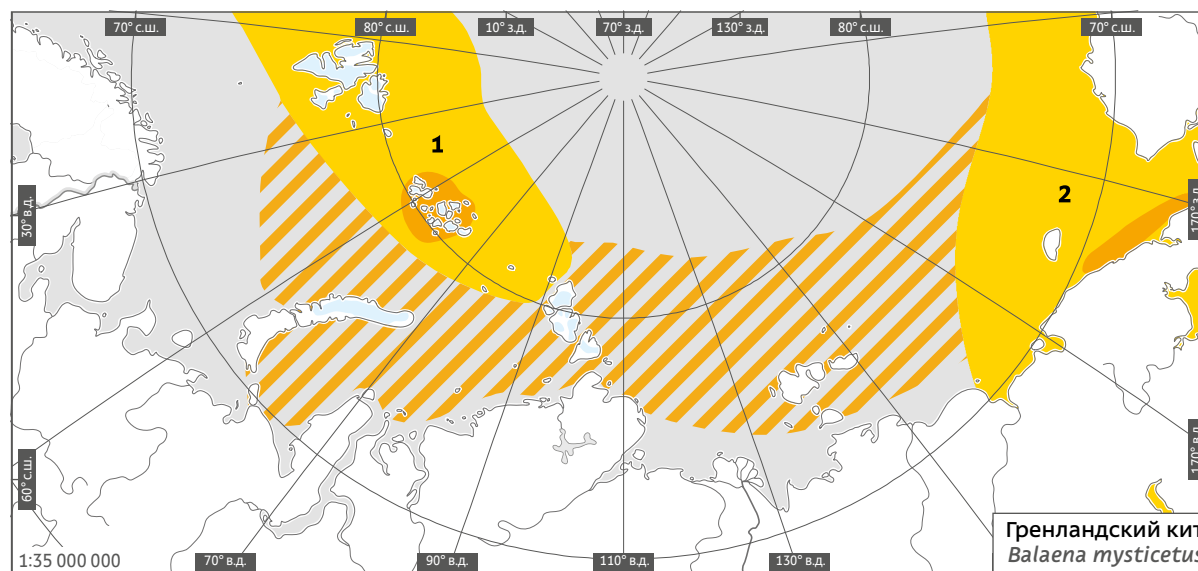
МСОП **CR¹, LC²**

Красная книга РФ (2020) **1¹, 5²**

¹шпицбергенская,
²берингово-чукотская

Популяционная структура. В настоящее время выделяют четыре популяции гренландского кита, из которых две обитают в водах Российской Арктики [1]: берингово-чукотская (берингово-чукотско-бофортская) и шпицбергенская (североатлантическая).

Внешний вид. Туловище китов короткое и массивное с широкой гладкой спиной без спинного плавника. Самцы могут достигать 14–17 м в длину, самки — 16–18 м, масса взрослых особей может достигать до 100 т [2]. Голова большая, составляет примерно одну треть общей длины. Узкая верхняя челюсть кита изогнута крутой дугой, нижняя губа большая, ковшеобразная. Общий окрас — тем-



- области регулярной встречаемости
- области повышенной встречаемости
- ▨ области возможных заходов

Популяции

- 1 - шпицбергенская (североатлантическая)
- 2 - берингово-чукотская (берингово-чукотско-бофортская)

но-серый или черный. Хвостовой плавник по ширине достигает трети длины кита [3]. Возраст некоторых гренландских китов составляет более 150 лет [4].

Распространение и миграции. Мировая численность гренландского кита была существенно подорвана коммерческим китобойным промыслом в XVII–XX вв. Особенно сильное воздействие было оказано на шпицберген-

скую популяцию. В 20-х гг. XX в. в атлантическом секторе Арктики гренландские киты считались полностью истребленными [3]. В 1980-х гг. небольшая группа китов была обнаружена экспедицией ВНИИприроды в водах арх. Земля Франца-Иосифа [5], а позже стали поступать сведения о встречах этих животных в районе арх. Новая Земля. В настоящее время киты этой популяции встречаются от восточ-



ного побережья о. Гренландия до арх. Северная Земля [6]. В последнее десятилетие встречи китов участились в весенне-летний период у северо-восточной оконечности о. Гренландия [7], в прол. Фрама и севернее о. Шпицберген [8, 9], в акватории арх. Земля Франца-Иосифа [10]. В последнее десятилетие отмечены летне-осенние встречи гренландских китов в различных частях Карского моря [11] и единичная встреча зафиксирована в западной части моря Лаптевых [12]. Зимние места обитания неизвестны, но данные акустического мониторинга свидетельствуют о постоянном присутствии китов в прол. Фрама в зимний период [13]. Спутниковое отслеживание одной особи показало, что киты, зимующие в высоких широтах, перемещаются на юг на Гренландский шельф к местам летнего нагула [14].

Киты берингово-чукотской популяции весной мигрируют из Берингова в Чукотское море и далее частично уходят в море Бофорта [15], а частично мигрируют вдоль припайных льдов Чукотского побережья на запад [16, 17]. В летний период популяция распространена от арх. Новосибирские острова в вос-

точной части Восточно-Сибирского моря до зал. Амундсена в море Бофорта, нагуливаясь преимущественно в восточной части Чукотского моря [15, 16, 18]. Зимует популяция в западной части Берингова моря. Северное и восточное побережье Чукотского полуострова в летне-осенний период и акватория от м. Чукотский до м. Наварин зимой может быть основным сезонным местообитанием берингово-чукотской популяции в российских водах [16, 19].

Места обитания. Гренландский кит — типичный житель арктических и субарктических вод. На всем ареале жизненный цикл его неразрывно связан с ледяным покровом [20]. В летний период киты встречаются поодиночке, парами и небольшими группами. Для вида характерны сезонные изменения половозрастной структуры стада [21].

Экология. Спектр питания гренландского кита достаточно широк и включает около 60 видов зоопланктона. Основа рациона — мелкие ракообразные, главным образом представители отрядов Calonoida и Euphausiacea. На мелководьях киты также питаются гам-

маридами и мизидами [22]. Предполагается, что киты могут отыскивать кормовые поля, используя обоняние [23], при этом определяют направление ветра с помощью вибрисс, расположенных двумя рядами за дыхалом [24]. Гренландский кит отличается тонким слухом [20]. Его вокальный репертуар необычайно разнообразен, особенно в период спаривания зимой [13].

Данные об изученности, хозяйственное использование. Наиболее изучена берингово-чукотская популяция, традиционно промысливаемая коренными жителями Чукотского полуострова и Северной Америки. Имеющиеся данные о сезонном распределении и перемещении гренландского кита затрагивают преимущественно акваторию Берингова моря и Берингов пролив [25, 26]; явно недостаточно данных по Восточно-Сибирскому и Чукотскому морям, а также о численности, распределении, приуроченности к определенным местообитаниям, кормовой базе в северной акватории этих морей.

Шпицбергенская популяция не изучена, целенаправленных ее исследований в России не проводится.

Коммерческий промысел гренландского кита запрещен повсеместно с 1946 г. [20]. С 1997 г. возобновлена охота на китов жителями Чукотского полуострова в рамках традиционного промысла. В 2013–2018 гг. чукотские китобои могли добыть 30 китов, т. е. в среднем 5 китов (но не более 7) в год. Международной китобойной комиссией регулируется использование гренландских китов коренными жителями России и США.

Наличие угроз для численности популяции и природоохранный статус. Основные угрозы виду в российских водах — это интенсификация судоходства, шумовое и химическое загрязнение, разведка и добыча углеводородов, механическое загрязнение приповерхностных вод (в основном пластиком

и утерянными рыболовными снастями) [3]. Естественная угроза для вида — потепление климата в Арктике, влекущее за собой разрушение ледовых местообитаний и увеличение хищничества косаток.

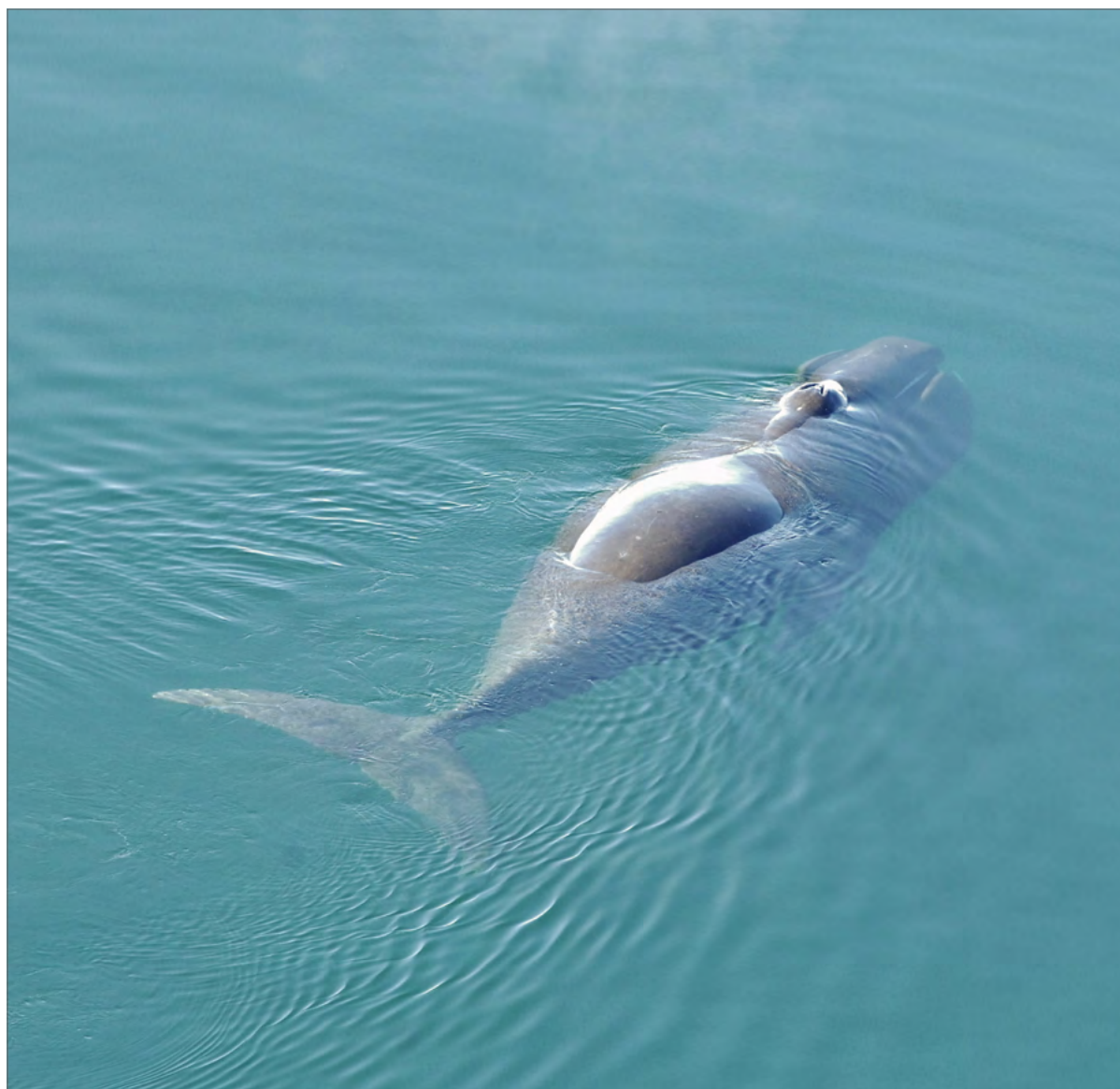
В российских водах к данному виду применяются общие меры охраны в отношении видов, занесенных в Красную книгу России.

Популяции гренландского кита, обитающие в арктических водах, имеют разный природоохранный статус.

Индикационные свойства вида и методы индикации. Отсутствие достоверных знаний о распространении и миграционной активности, численности популяций гренландского кита, обитающих в российских водах Арктики; отсутствие доступности для изучения вида по ключевым популяционным параметрам, определяющим его как вид-индикатор, делают в настоящее время этого кита не соответствующим требованиям, предъявляемым к отдельным видам и сообществам, определяющим их как биондикаторы. Возможно, что с накоплением знаний о виде в целом и об отдельных популяциях в российских водах Арктики можно будет в перспективе отнести гренландского кита к виду-индикатору и разработать для него соответствующие индикационные параметры.

Методы сбора материала для оценки состояния экосистемы:

- количественные и качественные учеты с борта судна, с берега, авиаучеты, учеты в местах размножения;
- работы по длительному мониторингу популяций в местах возможных концентраций и негативных воздействий;
- сбор биопсийного материала от павших и живых особей;
- прослеживание перемещений особей с помощью спутниковых или иных передатчиков;
- разработка и применение неинвазивных методов сбора биологических образцов.



Гренландский кит *Balaena mysticetus*

Контролируемые параметры организмов-биондикаторов. Главным параметром оценки состояния популяций китов являются их *распространение* и *численность*, а также

ежегодное количество приплода. Состояние кормовой базы и оценка состояния местообитаний — важные параметры оценки состояния популяций.



Глава 4

**ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКОГО
РАЗНООБРАЗИЯ
НА ЛИЦЕНЗИОННЫХ УЧАСТКАХ
ПАО «НК «РОСНЕФТЬ»**

**Белощекие казарки. Прибрежная территория Баренцева моря,
Ненецкий автономный округ, Архангельская область**



Баренцево море

4.1.

Лицензионный участок «Альбановский»

Лицензионный участок «Альбановский» расположен в северо-восточной части континентального шельфа Баренцева моря между архипелагами Новая Земля и Земля Франца-Иосифа. Площадь участка составляет 44 736 км², глубины моря в пределах участка изменяются от 39 до 390 м. Лицензионный участок находится в 112 км к западу от побережья арх. Новая Земля и в 32 км к югу от побережья о. Ламон арх. Земля Франца-Иосифа.

Эколого-рыбохозяйственные исследования (ЭРХИ) для оценки состояния окружающей среды на лицензионном участке проведены в период с июля по август 2016 г. Наблюдения за морскими птицами и морскими млекопитающими на лицензионном участке выполняются в рамках геолого-геофизических работ Компании с 2016 г. По данным исследований Компании, для лицензионного участка характерны следующие показатели видового разнообразия.

В **фитопланктоне** отмечено 90 видов, из них динофитовых 38 видов (42%). По численности преобладали диатомовые (38–2390 млн кл./м³), наибольшие значения у видов рода *Chaetoceros* — биомасса варьировала в пределах 36–1209 мг/м³. Горизонтальное распределение было равномерным.

В **зоопланктоне** найдены 36 видов. По численности (193–1393 экз./м³) доминировали

копеподы *Calanus finmarchicus**, *Pseudocalanus acuspes* и *P. minutus*, *Microcalanus pygmaeus*, *Oithona similis* и *O. atlantica*, по биомассе (14,7–22,4 мг/м³) — копеподы и моллюски *Limacina helicina*.

Бентос. На акватории были встречены 187 видов, наиболее представлено сообщество многощетинковых червей. Средняя плотность бентоса составляла 1665 экз./м², наибольший вклад вносили двусторчатые моллюски и полихеты. Биомасса в среднем по участку составляла 90 г/м², преобладал многощетинковый червь *Spiochaetopterus typicus*, второстепенную роль играла офиура *Ophiopleura borealis*. В сравнении с фондовыми данными, отмечается тенденция к возрастанию роли офиур в донных сообществах акватории лицензионного участка.

Ихтиофауна. Среди промысловых видов рыб по численности преобладала сайка (*Coreogadus saida*). Ихтиопланктон был относительно беден в качественном и количественном отношении.

Основу летне-осенней **орнитофауны** составляли всего четыре вида: глупыш (*Fulmarus glacialis*), **моевка** (*Rissa tridactyla*), **толстоклювая кайра** (*Uria lomvia*) и люрик (*Alca alle*). В июле 2016 г. в ходе производственного экологического контроля и мониторинга (ПЭКиМ) при

*Здесь и далее полужирным шрифтом выделены виды, входящие в Перечень видов флоры и фауны, являющиеся индикаторами устойчивого состояния морских экосистем Арктической зоны Российской Федерации, утвержденный распоряжением Минприроды России от 22.09.2015 № 25-р.

сейсмозаведочных работах из 19 тыс. птиц 61% встреч пришлось на кайр, 20% — моевок, 11% — люриков, 8% — глупышей. По фондовым данным, в первой половине зимы при наличии участков открытой воды на лицензионном участке могут встречаться **бургомистры** (*Larus hyperboreus*), **белые чайки** (*Pagophila eburnea*), люрики, толстоклювые кайры и **чистики** (*Stercorarius pomarinus*) [1, 2]. Численность их минимальна и постепенно увеличивается к приходу весны. Весной появляются глупыши, резко увеличивается количество моевок, люриков и кайр.

Териофауна. В июле и августе 2016 г. в ходе ЭРХИ и ПЭКиМ было встречено девять видов китообразных и четыре вида ластоногих: беломордый дельфин (*Lagenorhynchus albirostris*), **гренландский тюлень** (*Pagophilus groenlandicus*), атлантический белобочий дельфин (*Lagenorhynchus acutus*), косатка (*Orcinus orca*), **белуха** (*Delphinapterus leucas*), нарвал (*Monodon monoceros*), **гренландский кит** (*Balaena mysticetus*), **горбач** (*Megaptera novaeangliae*), **финвал** (*Balaenoptera physalus*), сейвал (*B. borealis*), **малый полосатик** (*B. acutorostrata*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), **атлантический подвид моржа** (*Odobenus rosmarus rosmarus*), а также **белый медведь** (*Ursus maritimus*). Для большинства видов морских млекопитающих, отмеченных в границах лицензионного участка, характерны низкая плотность поселения и спорадичное распределение, а также высокая миграционная активность, что связано с климатическими особенностями и сезонным перераспределением кормовых ресурсов.

Лицензионный участок «Варнекский»

Лицензионный участок «Варнекский» расположен в северо-восточной части континентального шельфа Баренцева моря в 25 км к западу от побережья арх. Новая Земля. Площадь лицензионного участка составляет 12 836 км². Глубины моря в пределах участка изменяются от 68 до 457 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке проведены в июле–августе 2016 г.

В **фитопланктоне** найдены 54 вида, наиболее представленной группой были диатомовые (78%). По встречаемости лидировали *Chaetoceros decipiens*, *Ch. densus*, *Ch. diadema*, *Rhizosolenia hebetata*. Общая численность менялась в пределах 0,1–3,3 млн кл./м³, доминировали представители рода *Chaetoceros*. Биомасса менялась от 4 до 80 мг/м³, преобладали те же формы.

В **зоопланктоне** отмечены 34 вида, преимущественно копеподы. По численности доминировали *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus acuspes* и *P. minutus*, *Microcalanus rugmaeus* и *Oithona similis* (81%). По биомассе преобладали *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *P. acuspes* и *P. minutus*. Наибольшую биомассу имели *C. finmarchicus* (55%), моллюски *Litmacina helicina* (30%) и щетинкочелюстные *Parasagitta elegans* (4%). Пространственная неоднородность распределения планктонного сообщества была невысокой.

В **бентосе** найдены 163 вида, наиболее разнообразно сообщество многощетинковых червей. Средняя плотность составляет 2030 экз./м², наибольшими плотностями поселения обладают двустворчатые моллюски и многощетинковые черви. Биомасса в среднем составляет 90 г/м². Доминируют сидячая полихета *Spiochaetopterus typicus* и сипункулиды рода *Golfingia*. Наиболее

глубоководные районы на акватории лицензионного участка занимает сообщество многощетинковых червей и сипункулид, последние годы тут развиваются офиуры. В центральной части участка находится сообщество полихет *Spiochaetopterus typicus* и *Scoletoma fragilis*.

Ихтиофауна насчитывала 11 видов. Наибольшая встречаемость у сайки (*Boreogadus saida*) и камбалы-ерша (*Hippoglossoides platessoides*). Численность составляла 6–127 экз./час траления. Наибольший вклад в биомассу (0,04–4,8 кг/час траления) вносили те же камбала-ерш и сайка.

В основе летне-осенней **орнитофауны** всего четыре вида: глупыш (*Fulmarus glacialis*), моевка (*Rissa tridactyla*), толстоклювая кайра (*Uria lomvia*) и люрик (*Alle alle*). В ходе ЭРХИ для большинства птиц плотность распределения была ниже 1 экз./км², и лишь на отдельных участках численность глупыша, толстоклювой кайры, моевки незначительно выше этого показателя. По фондовым данным, в первой половине зимы при наличии участков открытой воды на лицензионном участке могут встречаться бургомистры (*Larus hyperboreus*), белые чайки (*Pagophila eburnea*), люрики, толстоклювые кайры и чистики (*Cephus grylle*). В весенний период появляются глупыши, резко возрастает количество моевок, люриков и кайр.

Териофауна включает 9 видов китообразных и 4 вида ластоногих: атлантический белобочий дельфин (*Lagenorhynchus acutus*), беломордый дельфин (*L. albirostris*), косатка (*Orcinus orca*), белуха (*Delphinapterus leucas*), нарвал (*Monodon monoceros*), **гренландский кит** (*Balaena mysticetus*), горбач (*Megaptera novaeangliae*), финвал (*Balaenoptera physalus*), сейвал (*B. borealis*), малый полосатик (*B. acutorostrata*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), **морж**

(*Odobenus rosmarus rosmarus*), а также **белый медведь** (*Ursus maritimus*). В ходе ЭРХИ для большинства видов морских млекопитающих, обитающих в районе лицензионного участка, были характерны низкая плотность поселения и спорадичный характер распределения, а также высокая миграционная активность, что связано с климатическими особенностями и сезонным перераспределением кормовых ресурсов.

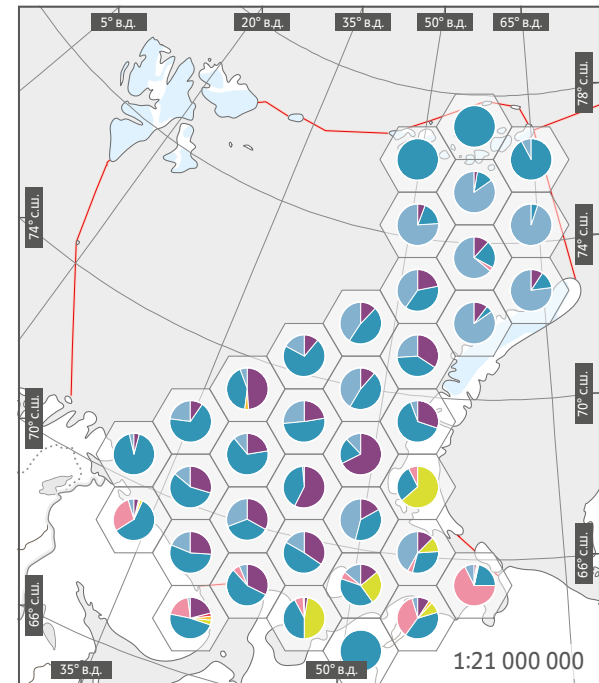
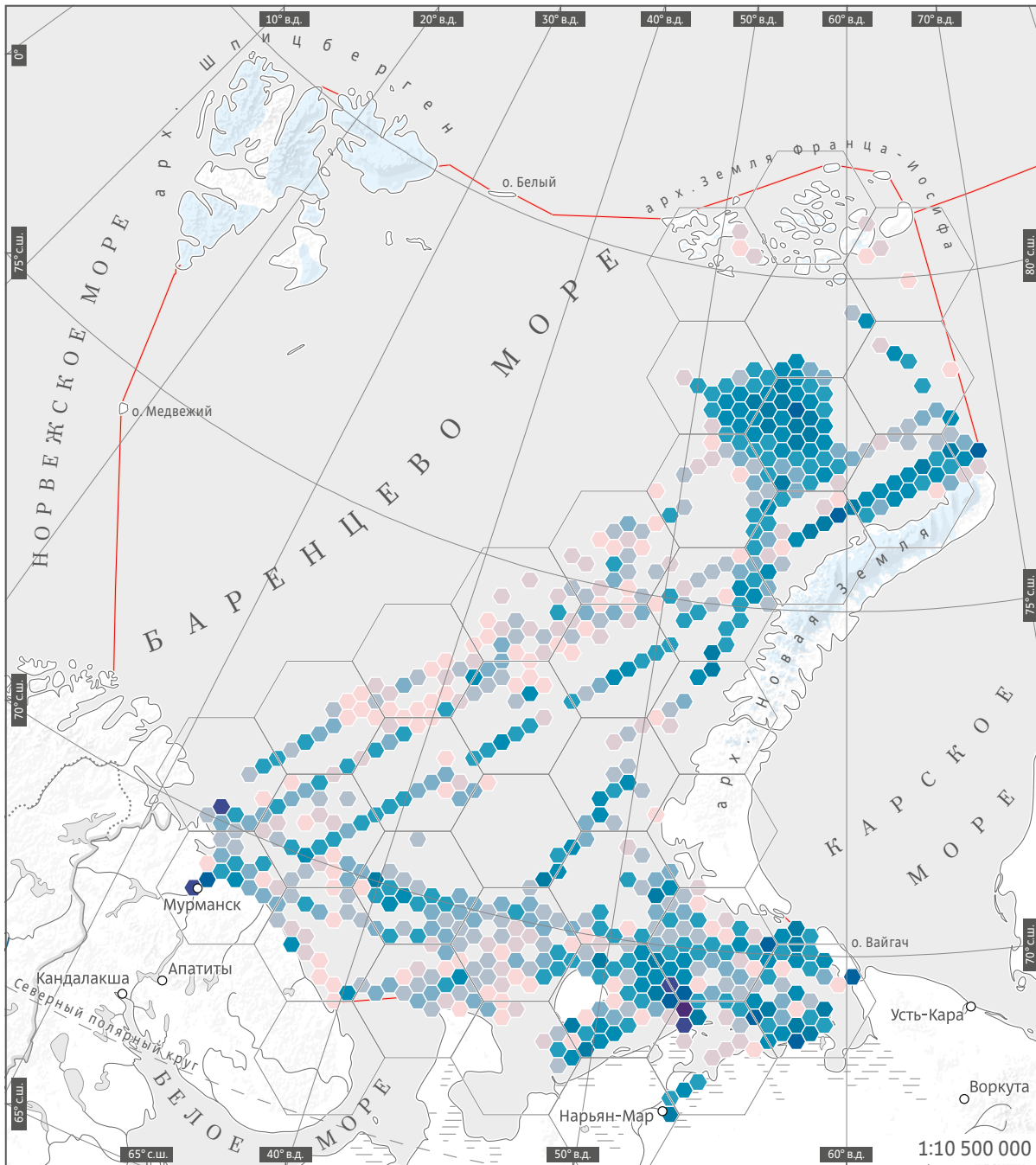
Лицензионный участок «Гусиноземельский»

Лицензионный участок «Гусиноземельский» находится в юго-восточной части континентального шельфа Баренцева моря у западного побережья о. Южный арх. Новая Земля. Лицензионный участок охватывает глубины от 80 до 280 м. Площадь участка составляет 17 930 км².

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в июле 2017 г.

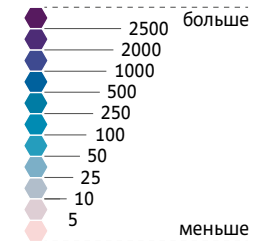
В **фитопланктоне** отмечено 99 видов, из которых 42 динофитовых и 37 диатомовых. Наиболее часто встречались (>80%) диатомовые водоросли рода *Chaetoceros*; динофитовые родов *Amphidinium*, *Alexandrium*, *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, криптофитовые родов *Teleaulax*, *Leucocryptos*, зеленые рода *Pyramimonas*. Численность и биомасса водорослей в приповерхностном и промежуточном горизонтах была выше по сравнению с придонным слоем. В приповерхностном слое численность варьировала от 53 до 556 тыс. кл./л, в промежуточном — 65–1350 тыс. кл./л, в придонном — 20–1827 тыс. кл./л. В приповерхностном и промежуточном слоях биомасса водорослей менялась в пределах 0,3–2,1 мг/л и 0,1–3,3 мг/л соответственно, в придонном слое была снижена до 0,04–0,5 мг/л.

4.1. Баренцево море



Относительная встречаемость и видовое обилие морских и околоводных птиц Баренцева моря по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



Структура систематических групп в ячейке



В составе **зоопланктона** обнаружено 48 видов, преимущественно копепод. По численности доминировали *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *Oithona similis*, *Pseudocalanus minutus*, *Microcalanus pusillus*, *Metridia longa* и циприсы усоногих. В направлении от мелководных станций, расположенных ближе к арх. Новая Земля, к более глубоководным возрастала доля *C. glacialis* и *O. similis* и снижалась доля *C. finmarchicus* и циприсов усоногих. В направлении с юга на север возрастала доля *O. similis*, *P. minutus* и *M. longa*. Численность варьировала от 285 до 1110 экз./м³, биомасса — от 52 до 250 мг/м³.

В **бентосе** был найден 81 вид. Численность варьировала от 120 до 2400 экз./м², биомасса — от 42 до 865 г/м². На акватории лицензионного участка было обнаружено три сообщества: *Golfingia margaritacea* + *Astarte borealis* + *Ciliatocardium ciliatum* + *Ctenodiscus crispatus* на большей части лицензионного участка; *Balanus balanus* + *Macoma calcarea* и *B. balanus* + *Strongylocentrotus pallidus* ближе к берегу. В траловых приловах попадались морские ежи *S. pallidus* и двустворчатый моллюск *Serripes groenlandicus*.

Ихтиофауна была представлена пятью видами. Плотность достигала 28 экз./час траления, преобладала камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*). По биомассе, достигавшей 3,12 кг/час траления, также доминировала камбала-ерш. В небольших количествах попадалась сайка (*Boreogadus saida*).

В **орниофауне** в ходе ЭРХИ чаще всего встречались **толстоклювая кайра** (*Uria lomvia*, 48,9%), **глупыш** (*Fulmarus glacialis*, 26,7%) и **моевка** (*Rissa tridactyla*, 23,5%), распределенные на всей акватории лицензионного участка. Наибольшие плотности этих видов были отмечены в южной и юго-западной частях района исследований.

Среди представителей **териофауны** были отмечены финвал (*Balaenoptera physalus*), малый полосатик (*B. acutorostrata*) и морская

свинья (*Phocoena phocoena*). Кроме отмеченных видов в настоящее время на изучаемой акватории могут наблюдаться скопления беломордых дельфинов (*Lagenorhynchus albirostris*), одиночные особи или группы горбачей (*Megaptera novaeangliae*), косатки (*Orcinus orca*), а также гренландские тюлени (*Pagophilus groenlandicus*).

Лицензионный участок «Западно-Приновоземельский»

Лицензионный участок «Западно-Приновоземельский» расположен в северо-восточной части континентального шельфа Баренцева моря в 30 км к западу от побережья арх. Новая Земля. Ближайшее побережье к востоку от лицензионного участка — берег небольшого о. Северный Крестовый (около 15 км). Ближайшее расстояние от лицензионного участка до арх. Новая Земля (о. Северный) составляет около 30 км, до материка (п-ов Ямал) — 475 км. Участок охватывает площадь 19 502 км². Глубины моря в пределах лицензионного участка изменяются от 47,5 до 224 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке проведены в августе 2016 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках геолого-геофизических работ Компании проводятся с 2014 г.

В **фитопланктоне** обнаружено 77 видов, наиболее разнообразно представлены диатомовые (57%). Численность изменялась от 0,1 до 1,1 млн кл./м³, доминировали диатомовые водоросли. Наибольшие значения были отмечены для *Chaetoceros decipiens* (до 68 тыс. кл./м³), *Ch. diadema* (1–16 тыс. кл./м³), *Ch. debilis* (1–20 тыс. кл./м³); основной продуцент *Rhizosolenia hebetata* (4–784 тыс. кл./м³). Биомасса колебалась от 0,6 до 29,8 мг/м³, основной вклад вносил *Ceratium arcticum* (0,5–7,6 мг/м³), *Protoperdinium depressum* (0,5–0,9 мг/м³), *P. pelucidum* (до 1,3 мг/м³) и *P. bipes* (до 1,3 мг/м³).

Зоопланктон был представлен 37 видами, преимущественно копеподами. По численности доминировали *Calanus finmarchicus*, *Oithona similis*, *Pseudocalanus minutus*, науплии рода *Pseudocalanus*, *Fritillaria borealis*, циприсы усоногих и личинки полихет. По биомассе преобладали *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *P. minutus*, *F. borealis*, циприсы усоногих и *Mitrocomella polydiademata*. Численность варьировала от 925 до 2918 экз./м³, биомасса — от 66 до 150 мг/м³.

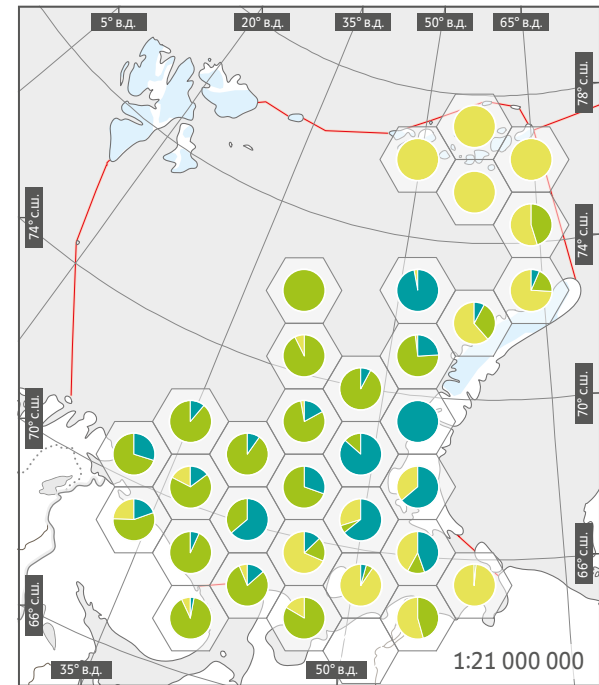
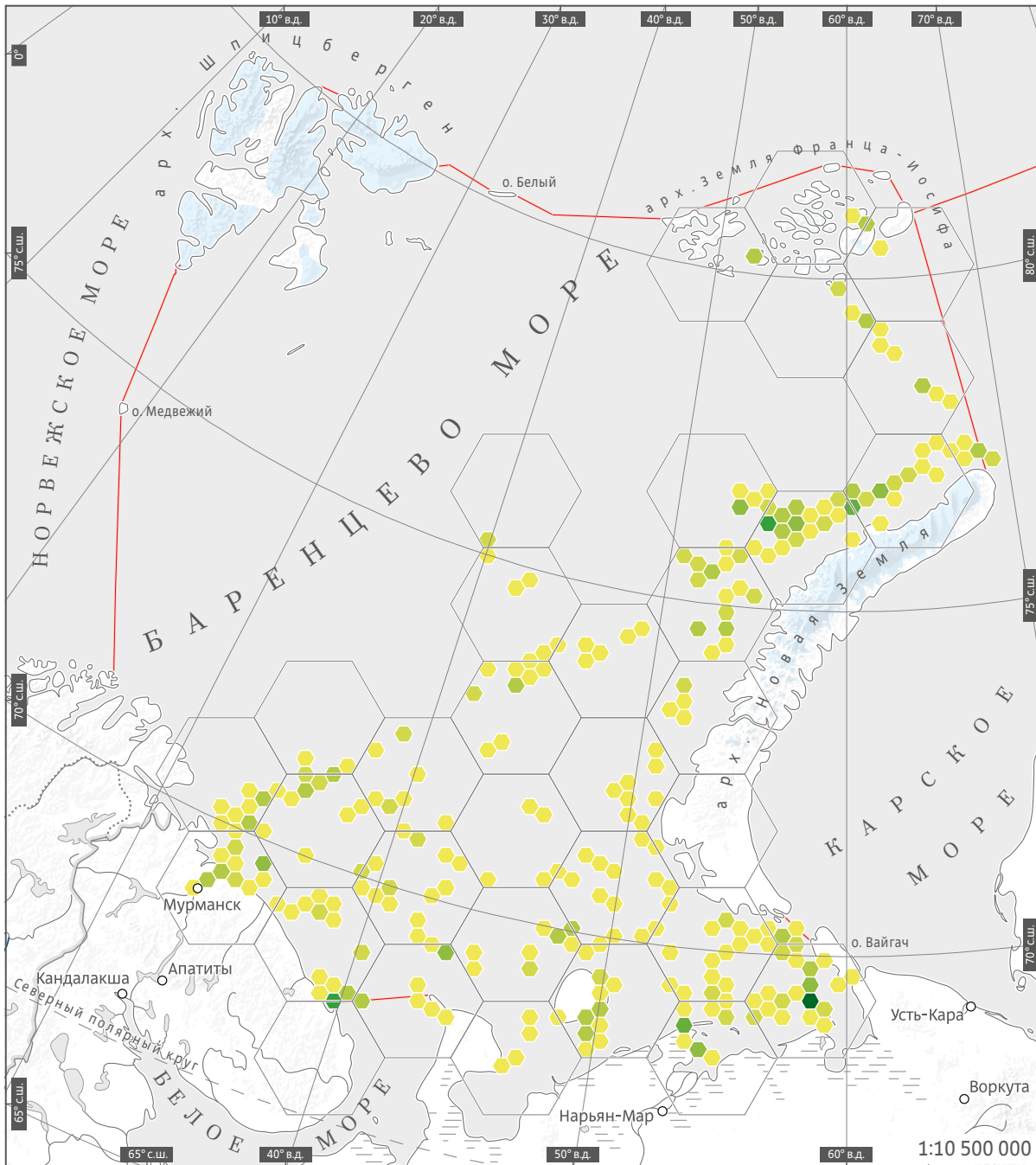
Бентоса найдено 97 видов. На всей акватории лицензионного участка доминировал двустворчатый моллюск *Macoma calcarea*, субдоминантами являлись морской еж *Strongylocentrotus pallidus*, сипункулида *Golfingia margaritacea*, голотурия *Psolus phantapus*, сидячая полихета *Maldane sarsi* и двустворчатый моллюск *Hiattella arctica*.

Ихтиофауна была представлена семью видами, наиболее часто встречались сайка (*Boreogadus saida*) и камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*, 50%). Численность варьировала в пределах 6–73 экз./час траления. Максимальная плотность сайки отмечена в северной части лицензионного участка. Средняя биомасса составляет 7,7 кг/час траления, преобладала камбала-ерш.

Орниофауна, отмеченная в акватории лицензионного участка в ходе ЭРХИ (август 2016 г.), была представлена пятью видами: глупыш (*Fulmarus glacialis*), средний (*Stercorarius pomarinus*) и короткохвостый поморники (*S. parasiticus*), **моевка** (*Rissa tridactyla*), **толстоклювая кайра** (*Uria lomvia*). Плотность встреч всех видов была низкой, и лишь на отдельных трансектах численность глупыша, толстоклювой кайры и моевки была немногим выше 1 экз./км².

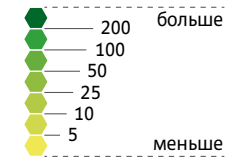
По фондовым данным, **териофауна** насчитывает 16 видов: беломордый дельфин (*Lagenorhynchus albirostris*), косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), **белуха** (*Delphinapterus leucas*), кашалот (*Physeter*

4.1. Баренцево море

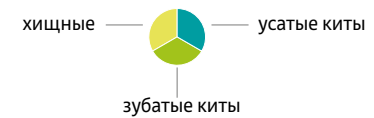


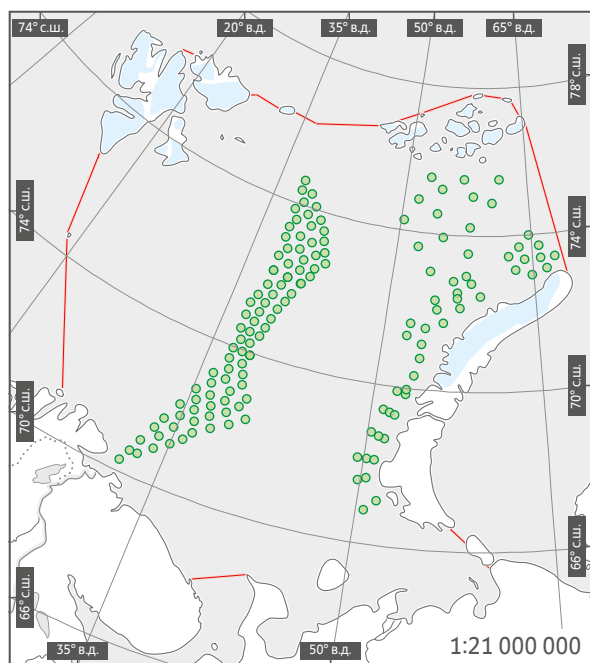
Относительная встречаемость и видовое обилие морских млекопитающих Баренцева моря по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



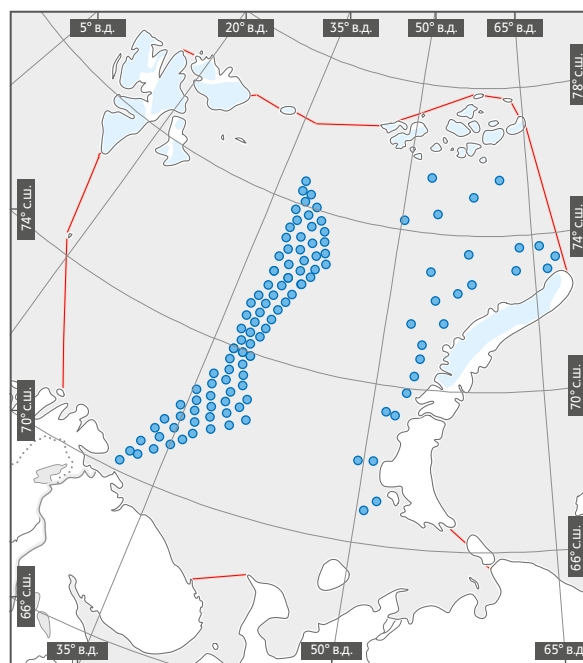
Структура систематических групп в ячейке





Станции проведения гидробиологических исследований

● станции отбора гидробиологических проб



● станции иктиологических исследований

macrocephalus), горбач (*Megaptera novaeangliae*), синий кит (*Balaenoptera musculus*), финвал (*B. physalus*), сейвал (*B. borealis*), малый полосатик (*B. acutorostrata*), атлантический подвид моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), белый медведь (*Ursus maritimus*) [3]. В ходе наблюдений в рамках работ Компании отмечались финвал, малый полосатик, беломордый дельфин.

Лицензионный участок «Персеевский»

Лицензионный участок «Персеевский» расположен на севере центральной части континентального шельфа Баренцева моря в 780 км

от г. Мурманска. Акватория занимает площадь 22 953 км². Средние глубины составляют 120–240 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке проведены в июне–июле 2013 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся также с 2013 г.

В фитопланктоне отмечен 91 вид. Численность варьировала от 9,8 до 1000 тыс. кл./л, биомасса от 51 до 745 мкг/л. В поверхностном горизонте численность и биомасса составляли 0,7–131 тыс. кл./л и 13–468 мкг/л соответственно. Отмеченные максимальные значения были связаны с развитием колониальной водоросли *Phaeocystis pouchetii*. В слое скачка плотности характеристики были сопоставимы

с поверхностными. Повышение характеристик было связано с развитием диатомовых родов *Chaetoceros* и *Thalassiosira*. Максимальные биомассы достигались за счет развития крупных форм хетоцероса и диатомеи *Entomoneis paludosa*. В придонном горизонте численность фитопланктона колебалась от 1 до 1332 тыс. кл./л, биомасса — от 40 до 3168 мкг/л.

В зоопланктоне было отмечено 35 видов. Суммарная численность варьировала от 34 до 2311 экз./м³, а общая биомасса от 1,6 до 122 мг/м³. По плотности на всех станциях доминировали копеподы, также высокую численность имели личинки оболочников (4–207 экз./м³) и эвфаузииды (0,4–30 экз./м³). Широко были представлены копеподы *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *Pseudocalanus acuspes* и *P. minutus*, щетинкочелюстные *Parasagitta elegans*.

Суммарная численность бентоса на лицензионном участке менялась от 147 до 640 экз./м², биомасса варьировала от 9 до 205 г/м². Основу биомассы составляли иглокожие и двустворчатые моллюски. С юга расположено сообщество голотурии *Psolus phantapus* и морской звезды *Ctenodiscus crispatus*, севернее — двустворчатых моллюсков рода *Astarte* и офиуры *Ophiacantha bidentata*.

Ихтиофауна представлена 18 видами. Плотность распределения рыб составляла 1920 экз./км². Основу численности создавали сайка (*Boreogadus saida*), мойва (*Mallotus villosus*) и камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*). Суммарная биомасса рыб не превышала 25 кг/час траления, в среднем составляла 3,9 кг/час траления. Основу ее создавали камбала-ерш (43%), сайка (30%), полярный (северный) скат (*Amblyraja hyperborea*, 17%).

В орнитофауне наиболее представлены ржанкообразные и поморниковые. В ходе наблюдений в рамках работ Компании преобладали моевки, глупыши и толстоклювые кайры. По фондовым данным, основу населения в течение всего года составляют глупыш

(*Fulmarus glacialis*) и моевка (*Rissa tridactyla*). Летом к ним присоединяются поморники, бургомистры (*Larus hyperboreus*) и кайры. Зимой наиболее многочисленны толстоклювая кайра (*Uria lomvia*) и моевка (1–10 тыс. экз./10 км²), обычен глупыш (100–1000 экз./10 км²).

Териофауна. По данным наблюдений 2013 г., был отмечен не определенный до вида усатый кит. При этом в полевой сезон 2017 г. было зарегистрировано 317 встреч (1174 особи) морских млекопитающих 5 видов. Среди отмеченных животных были представители трех видов усатых китов (горбач, финвал, малый полосатик) и два вида зубатых китообразных (косатка, беломордый дельфин). По частоте встреч доминировал горбач (38%), далее беломордый дельфин (28%) и финвал (14%). По численности доминировали беломордый дельфин (58%). Численность горбача и финвала составляли 18 и 7% соответственно. Встречи косатки и малого полосатика были редкими и носили случайный характер.

Лицензионный участок «Федынский»

Лицензионный участок «Федынский» расположен на юго-западе центральной части континентального шельфа Баренцева моря. Площадь участка составляет 38 147 км². Расстояние до ближайшего побережья — п-ова Варангер (Норвегия) 250 км, до м. Немецкий п-ова Рыбачий 300 км, до арх. Новая Земля 480 км. Глубина моря в пределах участка варьирует от 180 до 300 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке проведены в июне—июле 2013 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся также с 2013 г.

В **фитопланктоне** отмечено 112 видов. Численность варьировала от 49 до

131 360 кл./л, биомасса — от 0,04 до 644 мкг/л. В поверхностном слое численность и биомасса выше: 730–131 000 кл./л и 13–468 мкг/л соответственно. Максимальные плотности были отмечены в центре лицензионного участка и связаны с развитием золотистой колониальной водоросли *Dinobryon balticum*. На остальных участках численность не превышала десятков тысяч клеток в литре, пространственное распределение было достаточно равномерным. Максимальные биомассы были обнаружены в восточной части лицензионного участка и связаны с развитием крупных динофлагеллят родов *Protoberidinium*, *Ceratium*, *Dinophysis*. В придонном горизонте численность фитопланктона колебалась от 49 до 35 787 кл./л, биомасса от 0,04 до 50 мкг/л. Высокие значения биомассы были связаны с развитием центральных диатомовых *Thalassiosira anguste-lineata*, *Chaetoceros* и крупных форм рода *Coscinodiscus*.

В **зоопланктоне** было найдено 49 видов. Их суммарная численность варьировала от 43 до 1760 экз./м³, общая биомасса менялась от 4 до 48 мг/м³.

Бентос. В северо-восточной части лицензионного участка доминировали голотурии *Psolus phantapus* и морские звезды *Ctenodiscus crispatus*. В южной части лицензионного участка, подверженной воздействию теплых атлантических вод, доминировал морской еж *Brisaster fragilis*. В переходной зоне преобладали двустворчатые моллюски *Astarte crenata* и *A. sulcata*. Суммарная численность изменялась от 160 до 697 экз./м², биомасса варьировала от 8 до 249 г/м².

Ихтиофауна. Донными и пелагическими травами выловлены 25 видов рыб, в том числе **полярный скат** (*Amblyraja hyperborea*, единично) и **сайка** (*Boreogadus saida*). По частоте встречаемости доминировали треска (*Gadus morhua*, 90%), камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*), пикша (*Melanogrammus*

aeglefinus, 52,5%), черный палтус (*Reinhardtius hippoglossoides*, 17,5%). Численность не превышала 224–252 экз./час траления, биомасса 290–340 кг/час траления. Основу и численности, и биомассы составляли треска, пикша и камбала-ерш. Плотность демерсальных (донных) рыб составляла 2348 экз./км², пелагических 29 экз./км². Биомасса рыб распределялась между пелагиалью и придонным горизонтом аналогично: по пелагической съемке биомасса составляет 1 кг/км², по донной 3201 кг/км².

В **орнитофауне** отмечены 15 видов, в том числе виды-биоиндикаторы: **бургомистр** (*Larus hyperboreus*), **морская чайка** (*Larus marinus*), **моевка** (*Rissa tridactyla*) и **кайры**. В ходе ЭРХИ, выполненных в июне—июле 2013 г., более 90% встреч пришлось на моевку, многочисленны были средний поморник (*Stercorarius pomarinus*) и толстоклювая кайра. В ходе ПЭКиМ с июня по октябрь 2013 г. преобладали кайры и гагары. По фондовым данным, основу населения в течение всего года составляют глупыш (*Fulmarus glacialis*) и моевка. Летом к ним присоединяются поморники, бургомистры и кайры. Зимой наиболее многочисленны **толстоклювая кайра** (*Uria lomvia*) и моевка (0,1–1 тыс. ос./км²), обычен глупыш (10–100 ос./км²).

Териофауна лицензионного участка насчитывает 20 видов: белобочка (*Delphinus delphis*), атлантический белобокий дельфин (*Lagenorhynchus acutus*), беломордый дельфин (*L. albirostris*), косатка (*Orcinus orca*), высоколобий бутылконос (*Hyperoodon ampullatus*), обыкновенная морская свинья (*Phocoena phocoena*), **белуха** (*Delphinapterus leucas*), кашалот (*Physeter macrocephalus*), **гренландский кит** (*Balaena mysticetus*), горбач (*Megaptera novaeangliae*), синий кит (*Balaenoptera musculus*), финвал (*B. physalus*), сейвал (*B. borealis*), малый полосатик (*B. acutorostrata*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), обыкновенный тюлень (*Phoca*

vitulina), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), серый тюлень (*Halichoerus grypus*), морж (*Odobenus rosmarus rosmarus*), белый медведь (*Ursus maritimus*). Наибольшие число видов и плотность могут наблюдаться в летне-осенний период, когда через южную и центральную части акватории Баренцева моря проходит миграционная волна малого полосатика, горбача и части популяции гренландского тюленя. В ходе ЭРХИ (июнь—июль 2013 г.) были отмечены финвал, беломордый дельфин и морская свинья. В ходе ПЭКиМ (июнь — октябрь 2017 г.) при выполнении геолого-геофизических работ Компании были встречены горбатый кит, малый полосатик, беломордый и белобокий дельфины.

Лицензионный участок «Центрально-Баренцевский»

Лицензионный участок «Центрально-Баренцевский» расположен на континентальном шельфе Баренцева моря, примыкая с севера к лицензионному участку «Федынский». Площадь участка составляет 15 783 км². Глубины лежат в диапазоне от 160 до 300 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке проведены в июне 2013 г.

В фитопланктоне было отмечено 87 видов, наиболее представлены диатомовые (48%) и динофитовые (42%). В поверхностном горизонте основу численности (3147–120 853 кл./л) составляла золотистая водоросль *Dinobryon balticum*. Биомасса варьировала от 45 до 444 мкг/л. Максимальные показатели относительной биомассы были зарегистрированы в центральной части лицензионного участка для динофитовых *Protoperdinium depressum*, *P. breve* и *Gyrodinium lacryma*. В слое скачка плотности численность изменялась от 11 680 до 100 760 кл./л при колебаниях биомассы от 46 до 734 мкг/л. Максимальные значения

численности были отмечены в северной части лицензионного участка и связаны с развитием спор диатомовых рода *Chaetoceros* и колониальной стадии *Phaeocystis pouchetii*.

В зоопланктоне было отмечено 44 вида. Суммарная численность менялась от 285 до 965 экз./м³. Общая биомасса варьировала от 4 до 48 мг/м³. По биомассе лидировали *Sopropoda* (3–42 мг/м³), *Euphausiacea* (0–6,7 мг/м³) и *Chaetognatha* (0–1,5 мг/м³). Широко представлены копеподы *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *Pseudocalanus acuspes* и *P. minutus*, щетинкочелюстные *Parasagitta elegans*.

Бентос. На лицензионном участке было встречено 232 вида. Суммарная численность менялась от 223 до 1203 экз./м². Биомасса варьировала от 21 до 815 г/м². Основу биомассы составляли двустворчатые моллюски и иглокожие. Часто доминировали двустворчатые моллюски *Macoma calcarea*, *Ciliatocardium ciliaium*, *Hiatella arctica*, офиуры *Gorgonocephalus arcticus*, голотурии *Psolus phantapus*, морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis*, морские звезды *Ctenodiscus crispatus* и *Urasterias lincki*, а также сипункулиды рода *Golfingia*. Большую часть лицензионного участка занимало сообщество *P. phantapus* + *C. crispatus*; в центрально-восточной части было отмечено небольшое пятно сообщества *M. calcarea* + *H. arctica*.

Ихтиофауна. Донными и пелагическими тралами выловлены 16 видов рыб, в том числе полярный скат (*Amblyraja hyperborea*, единично) и сайка (*Boreogadus saida*). По частоте встречаемости доминировали камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*), мойва (*Mallotus villosus*) и атлантическая треска (*Gadus morhua*). Основу численности составляли камбала-ерш (50%) и атлантическая треска (40%). Численность рыб в среднем по участку 94 экз./час траления или 1788 экз./км², биомасса изменялась в пределах 10–340 кг/час траления.

В орнитофауне отмечены 10 видов птиц: четыре поморниковых, три чайковых, два вида чистиковых, а также глупыш (*Fulmarus glacialis*). Наиболее многочисленны моевка (*Rissa tridactyla*, 1582 экз.) и глупыш (1119 экз.), расчетная удельная численность 51 ос./100 км². В целом орнитофауна акватории лицензионного участка бедная.

В териофауне возможны встречи 22 видов: белобокий (*Lagenorhynchus acutus*) и беломордый (*L. albirostris*) дельфины, белуха (*Delphinapterus leucas*), высоколобый бутылконос (*Hyperoodon ampullatus*), горбач (*Megaptera novaeangliae*), гренландский кит (*Balaena mysticetus*), кашалот (*Physeter macrocephalus*), косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), нарвал (*Monodon monoceros*), сейвал (*Balaenoptera borealis*), финвал (*B. physalus*), малый полосатик (*B. acutorostrata*), синий кит (*B. musculus*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), морж (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), обыкновенный тюлень (*Phoca vitulina*), серый тюлень (*Halichoerus grypus*), хохляк (*Cystophora cristata*), белый медведь (*Ursus maritimus*). В ходе ЭРХИ в июне 2013 г. был зафиксирован лишь один вид — беломордый дельфин.



Водопад у побережья Баренцева моря. Село Териберка, Мурманская область

Лежбище моржей в Печорском море



Печорское море

Лицензионный участок «Западно-Матвеевский»

Лицензионный участок «Западно-Матвеевский» расположен в юго-восточной части континентального шельфа Баренцева моря — в Печорском море. Площадь участка составляет 2537,6 км². Глубина моря в пределах участка варьирует от 10 до 40 м. Расстояние до ближайшего побережья — о. Матвеев — составляет 3 км, до о. Вайгач — 26 км, до материка — 33 км.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в октябре 2016 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся с 2014 г.

Фитопланктон представлен 72 видами, наиболее разнообразны динофитовые (34) и диатомовые (30) водоросли. Часто встречаются (>80%) представители родов диатомовых *Leptocylindrus*, *Chaetoceros*, *Paralia*, *Nitzschia*, динофитовых *Amphidinium*, *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, *Scrippsiella*, *Dinophysis*, криптофитовых *Plagioselmis*, *Leucocryptos*, зеленых *Pyramimonas*. Численность в поверхностном слое 96–512 тыс. кл./л, в среднем слое 50–254 тыс. кл./л, в придонном слое 17–58 тыс. кл./л. Биомасса фитопланктона также снижалась от поверхностного слоя к придонному: в поверхностном слое 0,21–1,04 мг/л, в срединном слое 0,17–0,58 мг/л, в придонном слое 0,01–0,15 мг/л. В северной, более глубоководной части ли-

цензионного участка значения максимальные, в более мелководной южной части минимальные.

В **зоопланктоне** отмечено 37 видов, широко представлены копеподы *Limnocalanus macrurus*, *Pseudocalanus* spp., *Acartia* spp., кладоцеры *Evadne nordmanni*. Численность менялась от 4,2 до 30,4 тыс. экз./м³, биомасса от 6,4 до 202,2 мг/м³.

Бентос лицензионного участка представлен 103 видами с доминированием двустворчатых моллюсков. Основную часть лицензионного участка занимало сообщество двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus* и *Ciliatocardium ciliatum* со средней биомассой 170–260 г/м². Северо-восточная мористая часть лицензионного участка затрагивала сообщество двустворчатых моллюсков *Astarte borealis*, обычное для северной части Печорского моря. Суммарная биомасса бентоса в этом сообществе достигала 400–700 г/м².

Ихтиофауна. Найдено 23 вида. По численности преобладали **навага** (*Eleginus navaga*, 62 тыс. экз./м²), камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*, 5345 экз./м²), люмпенус миноговидный (*Lumpenus lampretaeformis*, 5321 экз./м²), сельдь чешско-печорская (*Clupea pallasii suworowi*, 5300 экз./м²).

В **орнитофауне** в ходе ЭРХИ встречены семь видов. Чаще других встречается **обыкновенная гага** (*Somateria mollissima*).

В списке **териофауны** лицензионного участка присутствуют косатка (*Orcinus orca*), беломордый дельфин (*Lagenorhynchus albi-*

rostris), атлантический белобокий дельфин (*L. acutus*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), белуха (*Delphinapterus leucas*), малый полосатик (*B. acutorostrata*), **атлантический подвид моржа** (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), **белый медведь** (*Ursus maritimus*). В ходе ЭРХИ встречены белый медведь и малый полосатик. В ходе ПЭКИМ геолого-геофизических работ в 2014–2015 гг. отмечались малый полосатик, беломордый и белобокий дельфины и морж.

Лицензионный участок «Медынско-Варандейский»

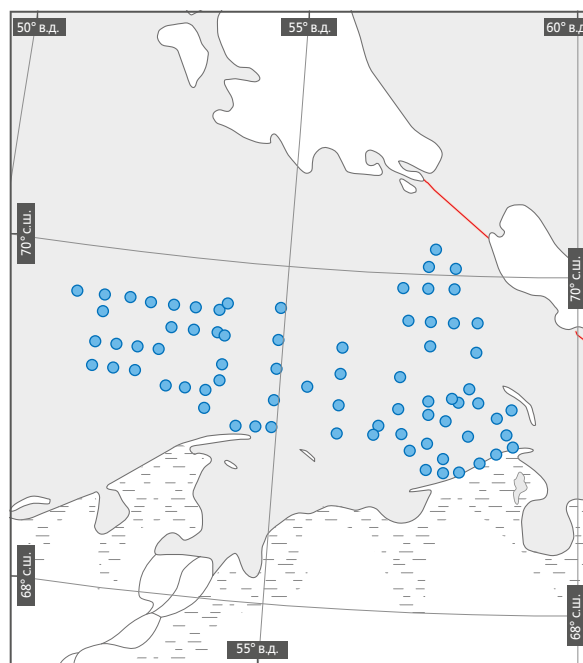
Лицензионный участок «Медынско-Варандейский» расположен в юго-восточной части континентального шельфа Баренцева моря — в Печорском море. Лицензионный участок примыкает к береговой линии, ближайшие острова — Матвеев, Голец и Долгий входят в состав государственного природного заповедника «Ненецкий»; расстояние до островов — 15, 13,5 и 3 км соответственно, до границ заповедника — менее 1 км. Площадь лицензионного участка составляет 2561,5 км² с глубинами 10–19 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в июле 2013 г. Компания проводит ежегодный экологический мониторинг на лицензионном участке с 2014 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выпол-



Станции проведения гидробиологических исследований

● станции отбора гидробиологических проб



● станции икhtiологических исследований

нения геолого-геофизических работ Компании проводятся с 2013 г. В 2015 и 2019 г. совместно с заповедником выполнялись исследования атлантического моржа.

Фитопланктон характеризуется как типично морской с незначительной степенью распреснения. Всего найдено 129 видов, 70 из которых диатомовые. В поверхностном горизонте численность варьировала в пределах 15–92 тыс. кл./л. Преобладали цианопрокариоты и диатомовые. Среди доминирующих видов отмечена *Skeletonema costatum* (численность в придонном слое 9–110 тыс. кл./л). Общая биомасса в поверхностном слое менялась от 7,8 до 65,7 мкг/л, доминировали диатомовые. В придонном горизонте общая биомасса 11–201 мкг/л. Среди диатомовых наиболее полно представлены рода *Chaetoceros* и *Navicula*,

среди перидиниевых — *Protoperidinium*, *Gonyaulax* и *Gymnodinium*.

В зоопланктоне найдены 24 вида. В среднем численность и биомасса составляли 1336 экз./м³ и 0,06 г/м³. В юго-восточной части лицензионного участка показатели были выше. Широко представлены копеподы *Limnocalanus macrurus*, *Pseudocalanus spp.*, *Acartia spp.*, клadoцеры *Evadne nordmanni*.

Бентос представлен 125 видами. Южную часть лицензионного участка занимало сообщество двустворчатых моллюсков *Macoma calcarea* и асцидий *Pelonaia corrugata*, расположенное вдоль материкового побережья на песчаных грунтах и глубинах до 30 м. По биомассе это наиболее бедная часть лицензионного участка — в среднем суммарная биомасса бентоса составляла 100 г/м². Остальную часть

лицензионного участка занимало сообщество с доминированием промысловых двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus* и *Ciliatocardium ciliatum*. Суммарная численность изменялась от 157 до 1640 экз./м². Биомасса сильно варьировала: от 4 до 342 г/м².

Ихтиофауна представлена 12 видами. Основу численности составляли навага (*Eleginus navaga*), песчанка (*Ammodytes marinus*), полярная камбала (*Liopsetta glacialis*), а в сетных уловах в прибрежной зоне — чешско-печорская сельдь (*Clupea pallasii suworowi*, 38%) и навага (29%). Биомасса рыб не превышала 1,5–2,2 кг/час траления, ее основу составляли навага и полярная камбала.

Орнитофауна представлена 21 видом. Из числа видов-биоиндикаторов на акватории лицензионного участка зарегистрированы обыкновенная гага (*Somateria mollissima*), гага-гребенушка (*S. spectabilis*), бургомистр (*Larus hyperboreus*), моевка (*Rissa tridactyla*), толстоклювая кайра (*Uria lomvia*) [4]. Часто встречаются синбирские гаги (*Polysticta stelleri*), морянки (*Clangula hyemalis*), турпаны (*Melanitta fusca*). Наиболее многочисленны синьги (*M. nigra*, более 30% от общего числа птиц). В период с 2013 по 2015 г. в ходе ПЭКиМ геолого-геофизических работ Компании преобладали гаги обыкновенные.

В списке **териофауны** присутствуют козатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), белуха (*Delphinapterus leucas*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), атлантический подвид моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), белый медведь (*Ursus maritimus*). На акватории лицензионного участка лежбищ морских млекопитающих нет. В период с 2013 по 2015 г. в ходе ПЭКиМ геолого-геофизических работ Компании отмечались белый медведь, белуха и атлантический морж.

Лицензионный участок «Поморский»

Лицензионный участок «Поморский» расположен в юго-восточной части континентального шельфа Баренцева моря — в Печорском море. Расстояние до ближайшего побережья — м. Русский Заворот — менее 2 км. Площадь участка составляет 1209,7 км², он охватывает глубины от 2 до 35 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке проведены в августе 2016 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся с 2017 г.

Флора **макроводорослей** лицензионного участка составляет девять видов (два бурых, семь красных). Водоросли обнаружены на глубинах 10–15 м. Для побережья характерны песчано-илистые грунты, на которых формируются сообщества красных водорослей. В пробах отмечены *Chaetopteris plumosa*, *Chorda filum*, *Savoiea arctica*, *Ptilota gunneri*, *Phycodryus rubens*, *Euthora cristata*, *Fimbriofolium dichotomum*, *Odonthalia dentata*, *Polysiphonia stricta*. Доминантом сообществ является *Ptilota gunneri* (до 65% по биомассе).

Фитопланктона найдено 48 видов, 30 из которых динофитовые. Наиболее часто (>80%) встречаются представители родов диатомовых *Chaetoceros*, *Nitzschia*, динофитовых *Amphidinium*, *Protoperdinium*, *Gymnodinium*, *Scrippsiella*, *Dinophysis*, криптофитовых *Plagioselmis*, *Leucocryptos* и зеленых *Pyramimonas*. В поверхностном слое общая численность 123–641 тыс. кл./л, в промежуточном слое 92–353 тыс. кл./л, в придонном слое 7–38 тыс. кл./л. Биомасса фитопланктона также снижалась от поверхностного слоя к придонному: в поверхностном слое 0,2–1,2 мг/л, в среднем слое 0,05–0,57 мг/л, в придонном слое 0,003–0,02 мг/л.

Зоопланктон представлен 35 видами. По численности доминировали *Oithona similis*, *Pseudocalanus minutus*, науплии Copepoda, *Microsetella norvegica* и *Limacina helicina*.

Бентос представлен 69 видами. Численность и биомасса на лицензионном участке снижались с севера на юг. В исследованной акватории располагались сообщества с доминированием двустворчатых моллюсков. Вблизи материка — сообщество двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* и асцидии *Pelonaia corrugata*, мористее — сообщество двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus* и *Ciliatocardium ciliatum*.

Ихтиофауна представлена 20 видами, чаще других попадались **навага** (*Eleginus navaga*, 9479 экз./км²), камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*, 1882 экз./км²) и пикша (*Melanogrammus aeglefinus*, 1729 экз./км²).

Орнитофауна в ходе ЭРХИ была представлена пятью видами, чаще других встречались **бургомистр** (*Larus hyperboreus*) и западно-сибирская чайка (*L. heuglini*), единично отмечена **морская чайка** (*L. marinus*), в ходе ПЭКиМ (июнь — август 2017 г.) наибольшая численность была отмечена для белолобого гуся (*Anser albifrons*), **белощекой казарки** (*Branta leucopsis*), синьги (*M. nigra*), **гаги обыкновенной** (*Somateria mollissima*), **гаги-гребенушки** (*S. spectabilis*), **моевки** (*Rissa tridactyla*), **глупыша** (*Fulmarus glacialis*) и **толстоклювой кайры** (*Uria lomvia*).

В списке **териофауны**, согласно фондовым данным, присутствуют косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), **белуха** (*Delphinapterus leucas*), **малый полосатик** (*Balaenoptera acutorostrata*), **атлантический подвид моржа** (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), **гренландский тюлень** (*Pagophilus groenlandicus*), **белый медведь** (*Ursus maritimus*). В ходе ЭРХИ 2016 г. на лицензионном участке млекопитающие встречены не были, в ходе ПЭКиМ в 2017 г. — обыкновенная морская свинья.

Лицензионный участок «Русский»

Лицензионный участок «Русский» расположен в юго-восточной части Баренцева моря — в Печорском море. Участок занимает площадь 2728,9 км². Расстояние до ближайшего побережья — о-ва Гуляевские Кошки — составляет 30 км, до о. Колгуев — 95 км. Глубины моря на участке варьируют от 30 до 60 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке проведены в августе 2016 г., наблюдения за морским млекопитающими и птицами также выполнялись при сопровождении геолого-геофизических работ в 2017 г.

Из **макрофитов** единично встречен экземпляр фукуса спирального (*Fucus spiralis*) массой 7,2 г.

На акватории лицензионного участка отмечено **фитопланктона** 67 видов, 42 из которых динофитовые. Наиболее встречаемые (>80%) представители родов диатомовых *Chaetoceros*, *Nitzschia*, динофитовых *Amphidinium*, *Protoperdinium*, *Gymnodinium*, *Scrippsiella*, *Dinophysis*, криптофитовых *Plagioselmis*, *Leucocryptos*, зеленых *Pyramimonas*. Численность в поверхностном слое варьировала в пределах 212–1238 тыс. кл./л, в промежуточном слое 98–574 тыс. кл./л, в придонном слое 9–82 тыс. кл./л. Биомасса фитопланктона также снижалась по вертикали: в поверхностном слое 0,25–1,19 мг/л, в среднем слое 0,12–0,97 мг/л, в придонном слое 0,003–0,09 мг/л.

В **зоопланктоне** отмечены 42 вида, по численности доминировали *Oithona similis*, *Pseudocalanus minutus*, науплии Copepoda, личинки Bivalvia, *Microsetella norvegica* и *Limacina helicina*. Численность варьировала в пределах 1,2–15,3 тыс. экз./м³, биомасса 8,8–151,3 мг/м³.

Бентос представлен 90 видами. На большей части акватории лицензионного участка

располагалось сообщество *Ciliatocardium ciliatum* + *Astarte borealis* + *Maldane sarsi* с биомассой от 191 до 597 г/м², на мелкозернистых песках отмечено сообщество *Astarte montagui* + *Balanus balanus* + *Serripes groenlandicus* с биомассой 10–55 г/м².

Ихтиофауна. На лицензионном участке обнаружено 19 видов рыб, чаще всего встречаются камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*, 1641 экз./км²), сельдь чешско-печорская (*Clupea pallasii suworowi*, 995 экз./км²), пикша (*Melanogrammus aeglefinus*, 872 экз./км²) и песчанка многопозвонковая (*Ammodytes marinus*, 543 экз./км²).

Орнитофауна. В летне-осенний период наиболее обычны морские колониальные виды птиц, включая глупышей (*Fulmarus glacialis*), разные виды чаек и чистиковых. В ходе ЭРХИ отмечены 7 видов; чаще встречаются бургомистр (*Larus hyperboreus*), глупыш (*Fulmarus glacialis*) и западно-сибирская чайка (*L. heuglini*), в ходе ПЭКиМ (июнь – август 2017 г.) наибольшая численность была отмечена для белолобого гуся (*Anser albifrons*), белощекой казарки (*Branta leucopsis*), синьги (*M. nigra*), гаги обыкновенной (*Somateria mollissima*), гаги-гребенушки (*S. spectabilis*), моевки (*Rissa tridactyla*), глупыша (*Fulmarus glacialis*) и толстоклювой кайры (*Uria lomvia*).

В списке териофауны, по фондовым данным, присутствуют косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), белуха (*Delphinapterus leucas*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), атлантический подвид моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), белый медведь (*Ursus maritimus*). Во время ЭРХИ 2016 г. встречен только малый полосатик, в ходе ПЭКиМ в 2017 г. – обыкновенная морская свинья.

Лицензионный участок «Северо-Поморский-1»

Лицензионный участок «Северо-Поморский-1» расположен в юго-восточной части Баренцева моря – в Печорском море. Расстояние до ближайшего побережья – о. Колгуев – составляет 52 км, до материка – 80 км. Участок занимает площадь 1355,1 км² и охватывает глубины от 30 до 60 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования лицензионного участка проведены в августе 2016 г., наблюдения за морским млекопитающими выполнялись при сопровождении геолого-геофизических работ в 2017 г.

Фитопланктона отмечено 57 видов. Наиболее представлены динофитовые (36 видов). Численность варьировала в пределах 0,5–4,9 млн кл./м³, общая биомасса – 113–201 мг/м³. Количественные характеристики снижались с глубиной: в поверхностном слое численность составляла 348–707 тыс. кл./л, в среднем слое 104–236 тыс. кл./л, в придонном слое 10–50 тыс. кл./л. Биомасса в поверхностном слое составляла 0,52–1,11 мг/л, в промежуточном слое 0,10–0,55 мг/л, в придонном слое 0,005–0,03 мг/л. Наибольший вклад в общую численность и биомассу летне-осеннего фитопланктона вносили представители диатомовых и динофитовых водорослей.

В зоопланктоне было отмечено 38 видов, широко представлены копеподы *Limnocalanus macrurus*, *Pseudocalanus* spp., *Acartia* spp., *Temora longicornis*. По численности доминировали *Oithona similis*, науплии Copepoda, *Microsetella norvegica*, личинки Bivalvia, *Litmacina helicina* и *Podon leuckartii*. Численность варьировала от 8 до 16 тыс. экз./м³, биомасса от 93 до 218 мг/м³.

В бентосе было отмечено 96 видов. Численность и биомасса снижались с севера на юг лицензионного участка. В исследуемой акватории располагаются сообщества с до-

минированием двустворчатых моллюсков. Вблизи материка располагалось сообщество двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* и асцидии *Pelonaia corrugata*, мористее – сообщество двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus*, *Astarte borealis* и *Ciliatocardium ciliatum* со средней биомассой 170–400 г/м². На каменисто-гравийном грунте располагалось сообщество баянусов с биомассой 150 г/м².

Ихтиофауна. В границах лицензионного участка отмечено 25 видов морских рыб и два вида проходных рыб. Наиболее часто встречались камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*, 5132 экз./км²), пикша (*Melanogrammus aeglefinus*, 2713 экз./км²), атлантическая треска (*Gadus morhua*, 1215 экз./км²).

Орнитофауна. В летне-осенний период наиболее обычны морские колониальные виды птиц, включающие глупышей (*Fulmarus glacialis*), разные виды чаек и чистиковых. По встречаемости в ходе ЭРХИ лидировали глупыш и моевка (*Rissa tridactyla*). В ходе ПЭКиМ (июнь – август 2017 г.) наибольшая численность была отмечена для белолобого гуся (*Anser albifrons*), белощекой казарки (*Branta leucopsis*), синьги (*M. nigra*), гаги обыкновенной (*Somateria mollissima*), гаги-гребенушки (*S. spectabilis*), моевки (*Rissa tridactyla*), глупыша (*Fulmarus glacialis*) и толстоклювой кайры (*Uria lomvia*).

В списке териофауны лицензионного участка, по фондовым данным, присутствуют косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), белуха (*Delphinapterus leucas*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), атлантический подвид моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), белый медведь (*Ursus maritimus*). В ходе ЭРХИ 2016 г. встреч с морскими млекопитающими зарегистрировано не было, в ходе ПЭКиМ в 2017 г. были встречены обыкновенная морская свинья и малый полосатик.

Лицензионный участок «Северо-Поморский-2»

Лицензионный участок «Северо-Поморский-2» расположен в юго-восточной части Баренцева моря — в Печорском море. Расстояние до ближайшего побережья составляет 30 км, до о. Колгуев — 60 км. Участок занимает площадь 2392,8 км² и охватывает глубины от 15 до 50 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования лицензионного участка выполнены в августе 2016 г., наблюдения за морским млекопитающими выполнялись при сопровождении геолого-геофизических работ Компании в 2017 г.

Макрофиты. В приловах на юго-западной части лицензионного участка отмечены фрагменты *Fucus vesiculosus*, *Ptilota gunneri*. У северо-западной границы лицензионного участка найдена *Chordaria flagelliformis*.

Фитопланктон представлен 68 видами, 40 относятся к динофитовым. Наибольшей встречаемостью (>80%) обладали виды родов *Chaetoceros*, *Nitzschia*, динофитовых *Amphidinium*, *Protoperdinium*, *Gymnodinium*, *Scrippsiella*, *Dinophysis*, криптофитовых *Plagioselmis*, *Leucocryptos*, зеленых *Pyramimonas*. Численность в поверхностном слое варьировала от 172 до 846 тыс. кл./л, в промежуточном слое 82–420 тыс. кл./л, в придонном слое 11–119 тыс. кл./л. Биомасса также снижалась от поверхностного слоя к придонному: в поверхностном слое 0,2–1,1 мг/л, в промежуточном слое 0,1–0,5 мг/л, в придонном слое 0,004–0,19 мг/л.

В зоопланктоне найдены 38 видов, широко представлены копеподы *Limnocalanus macrurus*, *Pseudocalanus* spp., *Acartia* spp., *Temora longicornis*. По численности доминировали *Oithona similis*, *Pseudocalanus minutus*, *Microsetella norvegica*, науплии Copepoda и Cirripedia, личинки Bivalvia. Численность менялась от 6,7 до 12,0 тыс. экз./м³, биомасса от 42 до 154 мг/м³.

Бентос представлен 105 видами. На акватории лицензионного участка располагалось сообщество с доминированием двустворчатых моллюсков. Вблизи материка расположено сообщество двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* и асцидии *Pelonaia corrugata*, мористее — сообщество двустворчатых моллюсков *Serripes groenlandicus* и *Ciliatocardium ciliatum* со средней биомассой более 170 г/м². На акватории лицензионного участка локализовано сообщество двустворчатых моллюсков *Astarte borealis*, обычное для северной части Печорского моря. Суммарная биомасса бентоса в этом сообществе достигает 409 г/м². На каменисто-гравийном грунте отмечено сообщество баяланусов *Balanus balanus*.

Ихтиофауна была представлена 22 видами рыб. Чаще всего встречались пикша (*Melanogrammus aeglefinus*, 4436 экз./км²), камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*, 3225 экз./км²), чёско-печорская сельдь (*Clupea pallasii suworowi*, 2555 экз./км²), ершоватка (*Limanda limanda*, 610 экз./км²).

Орнитофауна. В летне-осенний период наиболее обычные морские колониальные виды птиц, включающие глупышей (*Fulmarus glacialis*), разные виды чаек и чистиковых. Больше всего в ходе ЭРХИ в августе 2016 г. встречено бургомистров (*Larus hyperboreus*), западно-сибирских чаек (*L. heuglini*) и глупышей. В ходе ПЭКиМ (июнь — август 2017 г.) наибольшая численность была отмечена для белолобого гуся (*Anser albifrons*), белошекой казарки (*Branta leucopsis*), синьги (*M. nigra*), гаги обыкновенной (*Somateria mollissima*), гаги-гребенушки (*S. spectabilis*), моевки (*Rissa tridactyla*), глупыша (*Fulmarus glacialis*) и толстоклювой кайры (*Uria lomvia*).

В списке териофауны, по фондовым данным, присутствуют косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), белуха (*Delphinapterus leucas*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), атлантический

подвид моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), белый медведь (*Ursus maritimus*). В ходе ЭРХИ 2016 г. встречен только малый полосатик, в ходе ПЭКиМ в 2017 г. — обыкновенная морская свинья и малый полосатик.

Лицензионный участок «Южно-Приновоземельский»

Лицензионный участок «Южно-Приновоземельский» расположен в юго-восточной части континентального шельфа Баренцева моря — в Печорском море. Расстояние до ближайшего побережья — о. Вайгач — составляет 14 км, до о. Матвеев — 32 км, до арх. Новая Земля — 33 км. Участок занимает площадь 2291,8 км² и охватывает глубины от 30 до 90 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на акватории лицензионного участка проведены в октябре 2016 г., наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках геолого-геофизических работ Компании проводятся начиная с 2014 г.

В фитопланктоне отмечено 58 видов, 39 из которых динофитовые. Наиболее часто встречаются (>80%) представители родов диатомовых *Leptocylindrus*, *Nitzschia*, динофитовых *Amphidinium*, *Prorocentrum*, *Gymnodinium*, *Scrippsiella*, *Dinophysis*, криптофитовых *Plagioselmis*, *Leucocryptos*, гаптофитовых *Chrysochromulina*, зеленых *Pyramimonas*. Численность в поверхностном слое 88–505 тыс. кл./л, в промежуточном слое 44–194 тыс. кл./л, в придонном слое 8–43 тыс. кл./л. Биомасса также снижалась от поверхностного слоя к придонному: в поверхностном слое 0,18–0,65 мг/л, в промежуточном слое 0,10–0,54 мг/л, в придонном слое 0,01–0,09 мг/л.

В зоопланктоне 42 вида, широко представлены копеподы *Limnocalanus macrurus*, *Pseudo-*

calanus spp., *Acartia* spp., кладоцеры *Evadne nordmanni*. Численность варьировала от 4 до 26 тыс. экз./м³, биомасса от 43 до 139 мг/м³.

Бентос представлен 72 видами. На большей части акватории лицензионного участка располагалось сообщество двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* и асцидии *Pelonia corrugata*, с северо-востока лицензионного участка заходило сообщество *Serripes groenlandicus* и *Ciliatocardium ciliatum* со средней биомассой более 170 г/м².

Ихтиофауна. На лицензионном участке обнаружено 23 вида рыб, чаще всего встречались **навага** (*Eleginus navaga*, 15 032 экз./км²), камбала-ерш (*Hippoglossoides platessoides*, 4305 экз./км²), сельдь чёшско-печорская (*Clupea pallasii suworowi*, 2879 экз./км²), люмпенус миноговидный (*Lumpenus lampretæformis*, 2718 экз./км²). По численности преобладала песчанка многопозвонковая (*Ammodytes marinus*).

Орнитофауна, отмеченная в ходе ЭРХИ, насчитывала 10 видов птиц; чаще других отмечены глупыш (*Fulmarus glacialis*) и **моевка** (*Rissa tridactyla*). В летне-осенний период наиболее обычные морские колониальные виды птиц, включающие глупышей, разные виды чаек и чистиковых.

В списке **териофауны**, по фондовым данным, присутствуют косатка (*Orcinus orca*), беломордый дельфин (*Lagenorhynchus albirostris*), атлантический белобокий дельфин (*L. acutus*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), белуха (*Delphinapterus leucas*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), **атлантический подвид моржа** (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), **белый медведь** (*Ursus maritimus*). В ходе ЭРХИ 2016 г. встречены малый полосатик и белый медведь; во время ПЭКиМ при геолого-геофизических работах в 2014 г. встречены малый полосатик, беломордый и белобокий дельфины и морж.

Лицензионный участок «Южно-Русский»

Лицензионный участок «Южно-Русский» расположен в юго-восточной части Баренцева моря — на востоке Печорского моря. В юго-восточной части лицензионного участка граница проходит по береговой линии. Площадь лицензионного участка составляет 9722,9 км². Глубина моря варьирует в пределах 0–60 м, в среднем около 25 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования выполнены в августе 2012 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся также с 2012 г.

Флора **макроводорослей** лицензионного участка составляет девять видов (два бурых, семь красных). Ближе к берегу характерны песчано-илистые грунты на глубинах 10–15 м, на которых формируются сообщества красных водорослей. В пробах отмечены *Chaetopteris plumosa*, *Chorda filum*, *Savoiea arctica*, *Polysiphonia stricta*, *Ptilota gunneri*, *Phycodryis rubens*, *Euthora cristata*, *Fimbriolium dichotomum*, *Odonthalia dentata*. Доминирует в сообществе *P. gunneri* (до 65% по биомассе). Основные заросли багрянок приурочены к участкам с вкраплениями ракушечника [5].

В **фитопланктоне** найдены 87 видов (среди них 42 диновитовых, 38 диатомей). Чаще других встречаются динофитовая водоросль *Gymnodinium* sp., диатомея *Nitzschia longissima*, криптофитовая *Plagioselmis prolonga*. Обилие микроводорослей в приповерхностном, промежуточном и придонном горизонтах были сопоставимы.

Зоопланктон представлен 62 видами. Общая численность варьировала в пределах 1,6–52 тыс. экз./м³, биомасса 24–1724 мг/м³. В прибрежной и центральной частях лицензионного участка показатели наивысшие. По обилию доминировали *Pseudocalanus* spp., *Temora longicornis*, *Oithona similis*, по биомассе — *T. longicornis* и *Calanus finmarchicus*.

В составе **зообентоса** обнаружено 233 вида. На акватории лицензионного участка расположено сообщество *Serripes groenlandicus* + *Peloniaia corrugata*. Разнообразие выше в северной части лицензионного участка, где преобладают мягкие грунты. Средние значения численности и биомассы составляют 700–6100 экз./м² и 180–190 г/м².

Ихтиофауна. В траловых уловах обнаружено 17 видов рыб. По частоте встречаемости доминировали полярная камбала (*Liopsetta glacialis*), песчанка (*Ammodytes marinus*), ершоватка (*Limanda limanda*) и арктический шлемоносный бычок (*Gymnocanthus tricuspis*). Численность не превышала 250 экз./час траления, преобладала **навага** (*Eleginus navaga*). Биомасса не более 165 кг/час траления, преобладали пикша (*Melanogrammus aeglefinus*) и треска (*Gadus morhua*). Ихтиопланктон преимущественно представлен **сайкой** (*Boreogadus saida*) и навагой.

Орнитофауна. В ходе ЭРХИ в июле и октябре 2012 г. было отмечено 39 видов птиц. Наиболее часто встречались глупыш (*Fulmarus glacialis*), **моевка** (*Rissa tridactyla*), **тонкоклювая кайра** (*Uria aalge*). Общая численность менялась в пределах от 0–6 до 6–11 ос./100 км².

В списке **териофауны**, по фондовым данным, присутствуют беломордый дельфин (*Lagenorhynchus albirostris*), косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), **белуха** (*Delphinapterus leucas*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), **атлантический подвид моржа** (*Odobenus rosmarus rosmarus*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), **белый медведь** (*Ursus maritimus*). В ходе ЭРХИ в июле и октябре 2012 г. встречено восемь видов, чаще всего были встречены беломордые дельфины и малые полосатики. В ходе ПЭКиМ 2012–2016 гг. встречались белухи, моржи, гренландские тюлени, косатки, морские свиньи, беломордые дельфины, бутылконосы и лахтаки.

Моржи на побережье Печорского моря



Обыкновенные чистики на архипелаге Новая Земля. Карское море



Карское море

4.2.

Лицензионный участок «Восточно-Приноземельский-1»

Лицензионный участок «Восточно-Приноземельский-1» расположен в юго-западной части континентального шельфа Карского моря вблизи арх. Новая Земля (расстояние до ближайшего берега составляет 20 км). Участок занимает площадь 47 400 км² и охватывает глубины 36–411 м, в среднем около 200 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в августе 2012 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся также с 2012 г.

В **фитопланктоне** найдено 83 вида. В поверхностном горизонте в южной части лицензионного участка основу численности микроводорослей создают диатомеи (*Chaetoceros convolutus*, *Leptocylindrus minimus*), криптофитовые (*Plagioselmis prolonga*) и золотистые (*Dinobryon balticum*); биомасса сформирована динофитовыми (*Protoperdinium divergens*, *P. pellucidum*, *Phalacroma rotundatum*) и в меньшей степени диатомовыми. Севернее, на большей части лицензионного участка, около 90% численности вносил *D. balticum*. Численность фитопланктона в приповерхностном и промежуточном горизонте составляла 15 тыс. кл./л, в южной части — выше. В придонном слое обилие ниже: 1–3 тыс. кл./л. Биомасса в поверхностном слое составляла 30 мг/м³.

Зоопланктон разнообразен и был представлен 67 видами. Ведущая роль как по числу

видов, так и по плотности и биомассе принадлежала копеподам. Численность зоопланктона варьировала от 362 до 4715 экз./м³. Биомасса изменялась от 36 до 1180 мг/м³ (сырой вес), на большей части лицензионного участка не превышая 250 мг/м³. Количественные показатели зоопланктона снижались с юга на север. Основу биомассы составляют *Calanus spp.*, *Metridia longa* и *Parasagitta elegans*.

В составе **бентоса** обнаружено 238 видов. Суммарная численность варьировала от 110 до 620 экз./м²; биомасса на большей части лицензионного участка изменялась от <5 до 25 г/м² и лишь в его северо-западной части, наиболее приближенной к арх. Новая Земля, превышала 50 г/м². Преобладали иглокожие (>60% суммарной биомассы), чаще всего встречались офиуры *Ophiopleura borealis* и голотурии *Molpadia borealis* и *Elpidia glacialis*, 18% суммарной биомассы составляли десятиногие ракообразные, преимущественно креветки (*Pandalus borealis*, *Sclerocrangon ferox*, *Sabinea septemcarinata*, *Bythocaris spp.*, *Lebbeus polaris*, *Pasiphaea tarda* и др.).

Ихтиофауна представлена 21 видом. Плотность рыбы в среднем была 652 экз./км². Основу уловов составляли чернобрюхий липарис (*Liparis koefoedi*) и сайка (*Boreogadus saida*, 447 экз./км²). Также заметный вклад в уловы вносила мойва (*Mallotus villosus*). Биомасса не превышала 15,5 кг/час траления (18 кг/км²). В ихтиопланктоне чаще всего встречалась сайка (99% общей численности).

Встреченная **орнитофауна** была представлена 16 видами. Разнообразие морских птиц открытых акваторий варьировало от

одного до семи видов на 100 км². На лицензионном участке отмечены **бургомистр** (*Larus hyperboreus*), **моевка** (*Rissa tridactyla*), **толстоклювая кайра** (*Uria lomvia*), **чистик** (*Cephus grylle*) и **глупыш** (*Fulmarus glacialis*). По данным, полученным в ходе ЭРХИ 2012 г., а также геолого-геофизических работ, сопровождающихся ПЭКИМ, с 2014 г. на лицензионном участке зафиксированы глупыш, моевка и бургомистр как доминирующие виды, второстепенна по значимости толстоклювая кайра. Наиболее многочислен глупыш. Плотность варьировала от 0–6 до 37–42 ос./100 км².

Териофауна лицензионного участка, по данным результатов наблюдений в рамках ЭРХИ (2012) и ПЭКИМ (2012–2017), насчитывает 11 видов: беломордый дельфин (*Lagenorhynchus albirostris*), косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), **белуха** (*Delphinapterus leucas*), **гренландский кит** (*Balaena mysticetus*), **малый полосатик** (*Balaenoptera acutorostrata*), **морж** (*Odobenus rosmarus rosmarus* и *O. rosmarus laptevi*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), **гренландский тюлень** (*Pagophilus groenlandicus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), **белый медведь** (*Ursus maritimus*). Чаще других встречаются кольчатая нерпа (39%) и гренландский тюлень (19%).

Лицензионный участок «Восточно-Приноземельский-2»

Лицензионный участок «Восточно-Приноземельский-2» расположен в центральной части континентального шельфа Карского

моря. Расстояние до ближайшего берега о. Северный арх. Новая Земля составляет 27 км. Участок занимает площадь 39 504 км² и охватывает глубины 13–341 м, в среднем около 60 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке проведены в августе 2012 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся также с 2012 г.

Макрофиты. На илисто-песчаных и песчаных грунтах можно ожидать встречи немногочисленных багряных водорослей, но в траловых и дночерпательных пробах водоросли отсутствовали.

Фитопланктон представлен 78 видами, 39 из которых динофитовые, 31 диатомовые. Общая численность поверхностного и промежуточного слоя сопоставимы: 7,6 и 6,9 млн кл./м³ соответственно. В приповерхностном горизонте доминировали диатомовые родов *Chaetoceros*, *Leptocylindrus*, *Nitzschia*. В промежуточном слое преобладали золотистые водоросли. В придонном горизонте численность снижалась до 2,35 млн кл./м³.

В **зоопланктоне** отмечены 62 вида, среди них копеподы *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus acuspes* и *P. minutus*, *Microcalanus pygmaeus*, а также щетинкочелюстные *Parasagitta elegans*. Плотность распределялась мозаично и варьировала от 1544 до 15 802 экз./м³. Было характерно преобладание мелких копепод (*Oithona similis*, *Pseudocalanus spp.* и науплии), в связи с чем общая биомасса невысока: от 55 до 447 мг/м³. Максимальная численность, превышающая 10 тыс. экз./м³, наблюдалась на юго-западе района.

В **бентосе** зарегистрировано 277 видов. Численность варьировала от 150 до 1097 экз./м², биомасса менялась от 3 до 412 г/м². В более глубоководной северо-западной части лицен-

зионного участка преобладали иглокожие: офиуры *Ophiopleura borealis*, морские звезды *Ctenodiscus crispatus*, *Pontaster tenuispinus*; на самых глубоководных точках доминировали голотурии *Elpidia glacialis* и *Euryrgus scaber*. Существенную роль в биомассе играли многощетинковые черви *Maldane sarsi*. На более мелководной части доминировали *Serripes groenlandicus* и *Macoma calcarea*, а также массово *Astarte spp.*

Ихтиофауна включала 14 видов. Наибольшая частота встречаемости у сайки (*Bo-reogadus saida*), а также арктического шлемоносного бычка (*Gymnocanthus tricuspis*) и мойвы (*Mallotus villosus*). Суммарная численность составляла 450 экз./км², в том числе сайки — 172 экз./км². Биомасса не превышала 2,8 кг/час траления.

В **орнитофауне**, по данным наблюдений в ходе работ Компании, на лицензионном участке зарегистрированы бургомистр (*Larus hyperboreus*), моевка (*Rissa tridactyla*), толстоклювая кайра (*Uria lomvia*), чистик (*Cephus grylle*) и белая чайка (*Pagophila eburnea*). Чаще всего встречались средние поморники (*Stercorarius pomarinus*) и моевки (по 30% от общего числа встреч).

По фондовым данным, **териофауна** лицензионного участка насчитывает 11 видов: беломордый дельфин (*Lagenorhynchus albirostris*), косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), белуха (*Delphinapterus leucas*), **гренландский кит** (*Balaena mysticetus*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), **морж** (*Odobenus rosmarus rosmarus* и *O. rosmarus laptevi*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), **белый медведь** (*Ursus maritimus*). В ходе наблюдений в рамках работ Компании встречены 9 видов. Чаще всего встречались моржи (30% от общего числа встреч), тюлени и беломордые дельфины.

Лицензионный участок «Восточно-Приновоземельский-3»

Лицензионный участок «Восточно-Приновоземельский-3» расположен в южной части акватории Карского моря. Юго-восточная граница лицензионного участка проходит вдоль берега о. Белый. Участок занимает площадь 39 000 км² и охватывает глубины от 4 до 285 м, в среднем около 75 м.

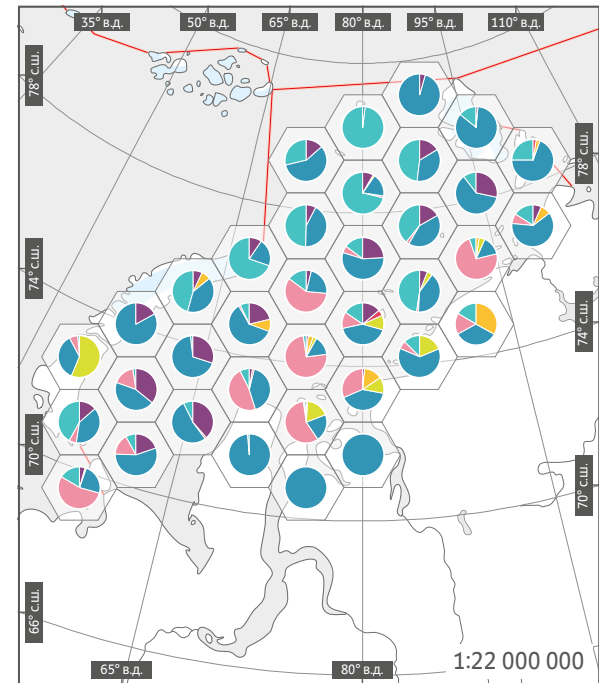
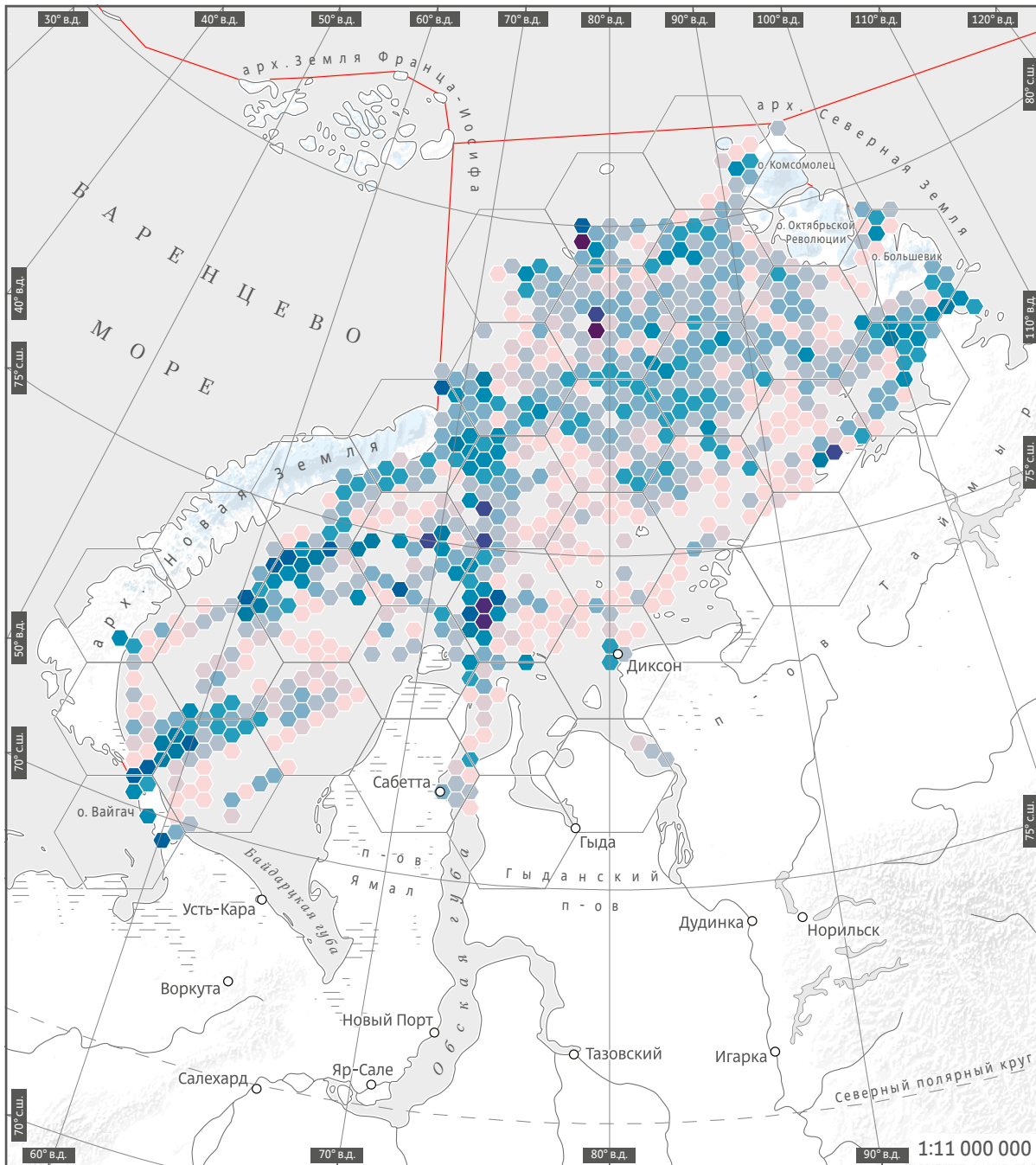
Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в сентябре 2012 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся с 2013 г.

В **фитопланктоне** найдены 82 вида, из них 45 динофитовые, 28 диатомовые. В поверхностном и промежуточном слоях преобладали золотистые водоросли *Dinobryon balticum*, в придонных слоях — динофитовые. Общая численность поверхностного и промежуточного слоя сопоставимы: 23 и 14 млн кл./м³, в придонном 1,19 млн кл./м³.

Зоопланктон беден (25 видов), в нем отмечены *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus spp.*, а также щетинкочелюстные *Parasagitta elegans*. Численность менялась от 430 до 15 800 экз./м³. Преобладали копеподы (*Oithona similis* и *Pseudocalanus spp.*). Максимальные плотности отмечались в мелководной части к северо-западу от п-ова Ямал. В этом районе превалировал комплекс мелких неритических видов — *Pseudocalanus spp.* (с преобладанием *P. minutus*), *Drepanopus bungei*, *Acartia spp.*

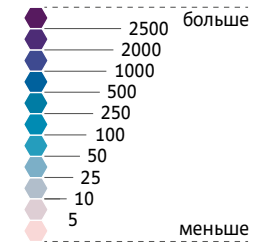
В **бентосе** отмечены 305 видов. Плотность варьировала от 197 до 31 210 экз./м². По численности преобладали ракообразные (76%). Биомасса составляла от 6 до 525 г/м², доминировали двустворчатые моллюски. В глубоководной западной части лицензионного участка преобладали иглокожие: офиуры *Ophiopleura borealis*, *Ophiocten sericeum*, го-

4.2. Карское море



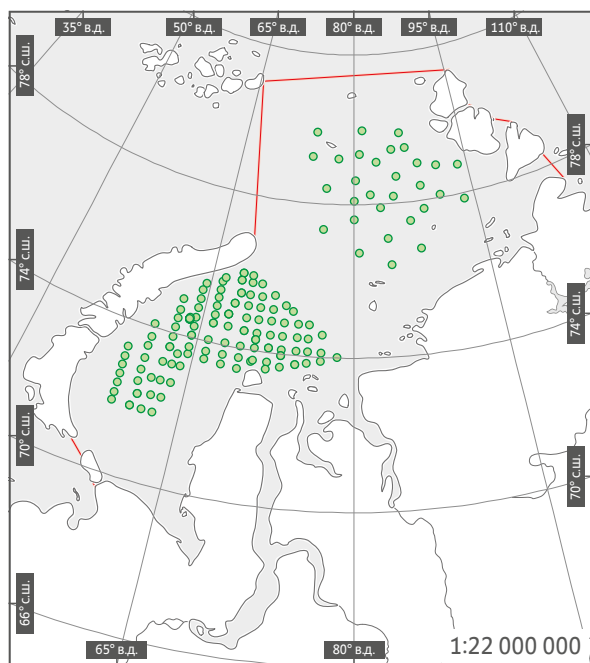
Относительная встречаемость и видовое обилие морских и околководных птиц Карского моря по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



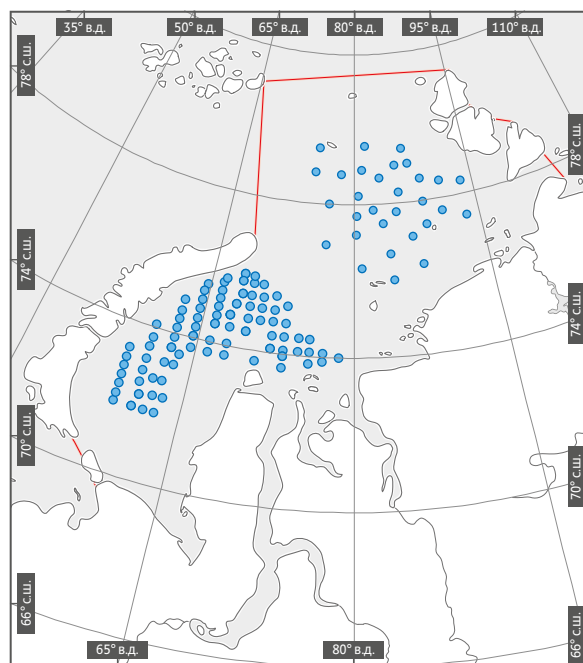
Структура систематических групп в ячейке





Станции проведения гидробиологических исследований

- станции отбора гидробиологических проб



- станции икhtiологических исследований

лотурии *Molpadia borealis* и морские лилии *Heliometra glacialis*. На наиболее мелководных станциях в восточной части лицензионного участка доминировали *Serripes groenlandicus* и *Portlandia arctica*. В промежуточной зоне располагалось сообщество двустворчатых моллюсков *Macoma calcarea* и *Astarte* spp.

Ихтиофауна представлена 17 видами. В ихтиопланктоне чаще всего встречалась сайка (*Boreogadus saida*, 99% общей численности). Численность донных рыб в среднем составляла 52,4 экз./час траления, плотность распределения 571 экз./км². Преобладала сайка (27,7 экз./час траления). Биомасса мойвы (*Mallotus villosus*) составляла 31%, не превышала 1,8 кг/час траления.

В **орнитофауне** в ходе исследований 20 видов на лицензионном участке отмече-

ны обыкновенная гага (*Somateria mollissima*), гага-гребенушка (*S. spectabilis*), бургомистр (*Larus hyperboreus*), моевка (*Rissa tridactyla*), толстоклювая кайра (*Uria lomvia*) и чистик (*Cerpphus grylle*), вероятны встречи белой чайки (*Pagophila eburnea*). Плотность птиц в сентябре 2012 г. в ходе ЭРХИ составила 6–11 ос./100 км². Наиболее часто встречаются морянки (*Clangula hyemalis*).

Териофауна лицензионного участка, по фоновым данным, насчитывает 11 видов: беломордый дельфин (*Lagenorhynchus albirostris*), косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), белуха (*Delphinapterus leucas*), гренландский кит (*Balaena mysticetus*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), морж (*Odobenus rosmarus rosmarus* и *O. rosmarus laptevi*), морской заяц (*Erignathus*

barbatus), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), белый медведь (*Ursus maritimus*). Чаще других в сентябре 2012 г. в ходе ЭРХИ встречались тюлени, в другие годы при ПЭЖИМ единично встречались малый полосатик, сейвал, обыкновенная морская свинья, кольчатая нерпа, серый тюлень и атлантический подвид моржа.

Лицензионный участок «Северо-Карский»

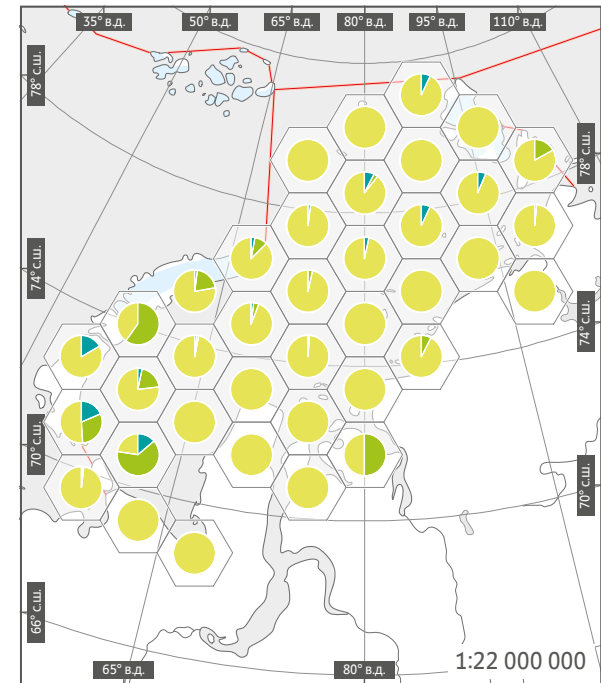
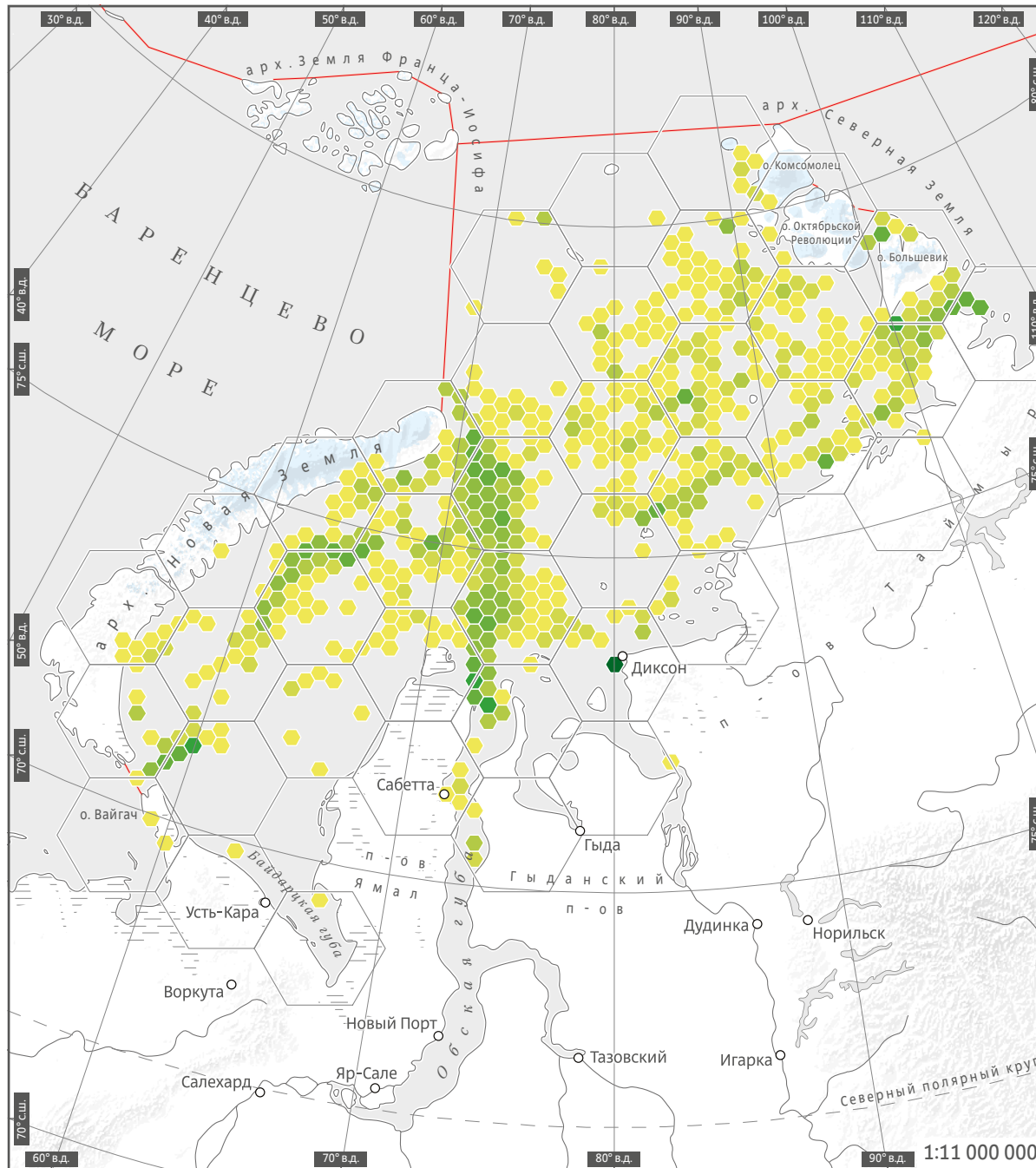
Лицензионный участок «Северо-Карский» расположен на континентальном шельфе северо-восточной границы Карского моря. С востока участок граничит с островами арх. Северная Земля, по южной границе находится п-ов Таймыр. Расстояние до ближайшего берега составляет 12 км. Участок включает о-ва Визе, Сергея Кирова, Известий ЦИК, Уединения, Воронина, Домашний. Площадь лицензионного участка 196 тыс. км², глубины моря в пределах участка варьируют от 0 до 545 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке проведены в сентябре–октябре 2016 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся с 2015 г.

В **фитопланктоне** преобладали динофлагелляты. Акватория лицензионного участка относится к высокоширотной Арктике. Вегетация начинается в апреле, при этом биомасса фитопланктона может достигать 218 мг/м³.

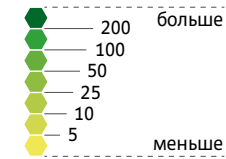
Зоопланктонные сообщества северной части Карского моря плохо исследованы из-за удаленности и сложных ледовых условий. Отмечены копеподы *Calanus glacialis* и *C. finmarchicus*, *Pseudocalanus* spp., *Metridia longa*, *Microcalanus pygmaeus*, а также щетинко-челюстные *Parasagitta elegans* и *Eukrohnia hamata*. Численность зоопланктона в конце лета в верхних слоях воды (0–25 м), по

4.2. Карское море

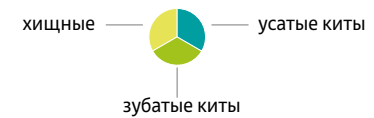


Относительная встречаемость и видовое обилие морских млекопитающих Карского моря по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



Структура систематических групп в ячейке



имеющимся фондовым данным, колеблется от 700 до 1600 экз./м³. По численности доминируют мелкие копеподы *Oithona similis* (до 45%), *Microcalanus pygmaeus* (до 11%), науплии копепод (до 8%) и *Metridia longa* (до 9%) [6]. Биомасса складывается за счет мезопланктона, в составе которого повсеместно выделяются *Calanus glacialis* (около 32% сухой массы зоопланктона) и *C. finmarchicus* (около 18%), а также *M. longa* (около 13%). Среди других групп наиболее обильны щетинкочелюстные *Eukrohnia hamata* (8,5%) и *P. elegans* (2,2%) и аппендикулярии *Oikopleura vanhoeffeni* (4,7%).

Бентос. На акватории лицензионного участка выделено высоко мозаичное сообщество с преобладанием двустворчатых моллюсков семейств *Nuculidae* и *Astartidae*. Общее число встреченных видов бесозвоночных достигало 226. К западу располагалось глубоководное сообщество *Ophiopleura borealis* + *Hormosira globulifera*. В пределах лицензионного участка находилось глубоководное сообщество грунтоедов: полихет и сипункулид рода *Golfingia*.

Ихтиофауна. На участке обитают преимущественно придонные виды рыб арктического комплекса (сем. Cottidae, Liparidae, Zoarcidae). По фондовым данным, по численности преобладают сайка (*Boreogadus saida*) и чернобрюхий липарис (*Liparis koefoedti*).

Орнитофауна в районе лицензионного участка, по фондовым данным, насчитывает около 30 видов, наиболее разнообразна она летом. Ее основу составляли моевка (*Rissa tridactyla*), глупыш (*Fulmarus glacialis*), толстоклювая кайра (*Uria lomvia*), средний (*Stercorarius pomarinus*) и короткохвостый (*S. parasiticus*) поморники. В ходе работ на акватории птиц встречено 15 видов. Отмечены бургомистр (*Larus hyperboreus*), моевка, белая чайка (*Pagophila eburnea*), толстоклювая кайра (*Uria lomvia*) и чистик (*Cerphus grylle*). В ходе ЭРХИ

2016 г. чаще всего встречалась моевка (51% от общего числа встреч). В ходе ПЭКИМ наиболее часто отмечали моевок, люриков и глупышей.

Териофауна лицензионного участка, по фондовым данным, насчитывает 12 видов: беломордый дельфин (*Lagenorhynchus albirostris*), косатка (*Orcinus orca*), морская свинья (*Phocoena phocoena*), белуха (*Delphinapterus leucas*), нарвал (*Monodon monoceros*), гренландский кит (*Balaena mysticetus*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), морж (*Odobenus rosmarus rosmarus* и *O. rosmarus laptevi*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), белый медведь (*Ursus maritimus*). В ходе полевых наблюдений при работах Компании чаще всего встречались гренландский тюлень (37% от общего числа встреч) и нерпа (14%).

Отбор проб фитопланктонных организмов. Карское море



Толстоклювые кайры в море Лаптевых



Море Лаптевых

Лицензионный участок «Анисинско-Новосибирский»

Лицензионный участок «Анисинско-Новосибирский» расположен в северо-восточной части континентального шельфа моря Лаптевых и северо-западной части Восточно-Сибирского моря. С юга находятся о-ва Анжу и Де-Лонга, арх. Новосибирские острова. Южная граница лицензионного участка примыкает к побережью островов. Площадь участка составляет 140 981,6 км². Глубина в пределах участка 20–2000 м.

Экологические исследования на лицензионном участке выполняются в составе геолого-геофизических работ Компании с 2014 г., эколого-рыбохозяйственные исследования проведены в августе—сентябре 2014 г.

Фитопланктон представлен 103 видами. Численность в поверхностном слое изменялась от 0,6 до 25,7 тыс. кл./л, биомасса — от 1 до 962 мг/м³. Максимальные значения численности и биомассы приурочены к северному участку акватории — к району свала глубин. Основной вклад в суммарную численность давали центрическая диатомовая *Chaetoceros decipiens* и золотистая водоросль *Dinobryon balticum*. По биомассе на большей же части акватории лицензионного участка доминировали динофлагелляты (*Protoperdinium* spp.). В слое скачка плотности обилие и биомасса сравнимы с поверхностным горизонтом: 0,1–51 тыс. кл./л и 0,4–444,8 мг/м³.

Зоопланктона найдено 38 видов. Суммарная численность менялась в широких пределах:

от 327 до 17 900 экз./м³. Биомасса также сильно варьировала: от 8,3 до 417,6 мг/м³. Лицензионный участок захватывает северо-восточный район моря Лаптевых и северо-западный район Восточно-Сибирского моря у арх. Новосибирские острова. Видовой состав зоопланктона складывается здесь под влиянием притока охлажденных атлантических вод, поступающих из Арктического бассейна с севера, и вод, распресненных речным стоком, поступающим из моря Лаптевых с юга [7].

Бентос представлен 400 видами. Основную биомассу на акватории лицензионного участка создают двустворчатые моллюски (31% суммарной биомассы) и иглокожие (30%). Большую часть лицензионного участка занимало сообщество с преобладанием офиур *Ophiopleura borealis* и *Ophiocten sericeum*. Пятнами в него встраивались сообщества двустворчатых моллюсков *Astarte* spp., *Portlandia arctica*, *Ennucula tenuis* и *Yoldia hyperborea*. Максимум видового разнообразия был характерен для центральной части лицензионного участка, численность здесь также высока (>1000 экз./м²). Максимальные значения численности отмечены в юго-восточной части лицензионного участка, относящейся уже к Восточно-Сибирскому морю. Наибольшие показатели биомассы были характерны для центральной и юго-восточной частей. Суммарная численность макрозообентоса на лицензионном участке менялась в широких пределах: от 85 до 2160 экз./м². Биомасса макрозообентоса также сильно варьировала: от 1,7 до 293,8 г/м².

4.3.

Ихтиофауна представлена 26 видами. Все рыбы встречены в донных уловах. Пелагическими тралениями поймана только молодь **сайки** (*Boreogadus saida*) в небольшом количестве. Частота встречаемости **сайки** в каждом улове составляла 100%, арктического шлемоносного бычка (*Gymnocanthus tricuspis*) 64%, чернобрюхого липариса (*Liparis koefoedi*) 59%, липариса Парра (*L. bathyarticus*) 53%. В среднем на станцию улов составил 147,4 экз./час траления; улов **сайки** в среднем — 110,5 экз./час траления (75% общего улова). В суммарном улове по биомассе доминировала **сайка**, составляющая 35,2%. Черный палтус (*Reinhardtius hippoglossoides*) — на втором месте (16,5%).

Орнитофауна. В ходе ЭРХИ на лицензионном участке встречены 14 видов; большинство особей — **моевки** (*Rissa tridactyla*, около 900 встреч). Вторым по численности видом оказалась **толстоклювая кайра** (*Uria lomvia*) — 214 особей, третьим средний поморник (*Stercorarius pomarinus*) — 93 особи. Также отмечены глупыш (*Fulmarus glacialis*), чернозобая гагара (*Gavia arctica*), **обыкновенная гага** (*Somateria mollissima*), **чистик** (*Cepphus grylle*).

Среди **морских млекопитающих**, по литературным данным, наиболее характерны **белуха** (*Delphinapterus leucas*) и **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*). На акватории лицензионного участка отмечены: белуха, нарвал (*Monodon monoceros*), **гренландский кит** (*Balaena mysticetus*), серый кит (*Eschrichtius robustus*), **морж** (*Odobenus rosmarus laptevi*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), **кольчатая нерпа**

(*Pusa hispida*), белый медведь (*Ursus maritimus*). В ходе ЭРХИ встречены кольчатые нерпы (1,21 ос./сут), моржи лаптевского подвида (0,11 ос./сут) и морские зайцы.

Лицензионный участок «Притаймырский»

Лицензионный участок «Притаймырский» расположен в северо-западной части континентального шельфа моря Лаптевых на расстоянии 20 км от берега. Площадь лицензионного участка составляет 20 619 км². Глубина в пределах участка 20–700 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в августе 2017 г., наблюдения за морскими млекопитающими и птицами также проводились при ПЭКиМ геолого-геофизических работ Компании в 2017 г.

Фитопланктон представлен 48 видами, в том числе 24 динофитовыми, 20 — диатомовыми. В поверхностном горизонте численность фитопланктона варьировала от 3 до 122 млн кл./м³, биомасса от 21 до 462 мг/м³, преобладали диатомовые. В слое скачка численность фитопланктона варьировала от 6 до 251 млн кл./м³, биомасса от 17 до 1657 мг/м³. Доминировали диатомовые водоросли или диатомовые совместно с динофитовыми *Proocentrum cordatum*. В придонном слое преобладали диатомовые.

В зоопланктоне найдены 39 видов. Численность зоопланктона варьировала от 114 до 2348 экз./м³, биомасса от 0,07 до 0,43 г/м³. Доминировали по численности копеподы *Oithona similis*, *Pseudocalanus acuspes* и *P. minutus*, *Microcalanus pygmaeus*. По биомассе преобладали гидроидные медузы *Aeginopsis laurentii* и *Euphysa flammea* (в сумме 29% общей биомассы), а также *Calanoida*: *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *P. acuspes* и *P. minutus* (в сумме 33%). С глубиной численность и биомасса сни-

жались. В зоопланктоне отмечены копеподы рода *Pseudocalanus*, *C. glacialis*, *M. pygmaeus*, *Triconia borealis* и представители солоноватоводной фауны копеподы *Drepanopus bungei*, *Acartia longiremis*.

Бентос представлен 260 видами. Биомасса варьировала от <50 до 200 г/м². Большую часть лицензионного участка занимала зона с минимальными значениями биомассы бентоса (<50 г/м²). Более высокие значения отмечались только в южной, наиболее мелководной части лицензионного участка. Большую часть лицензионного участка занимало сообщество офиур *Ophiocten sericeum* и полихет *Maldane sarsi*, характерное для песчанисто-глинистых грунтов нижнего (40–100 м) отдела шельфа моря Лаптевых. Эстуарно-арктические виды здесь практически полностью отсутствуют.

Ихтиофауна в уловах представлена 6 видами. В пелагических уловах большая часть пойманных рыб представлена сайкой (*Coreogadus saida*) — 66,7% от общего числа рыб. В донных тралениях доминирующим видом также является сайка (83,6%). Во время исследования на участке численность рыб в уловах колебалась от 3 экз./час траления до 45 экз./час траления, средняя численность рыб — 9,5 экз./час траления. Уловы рыб на участке не превышали 1,6 кг/час траления.

В орнитофауне отмечены 26 видов. В ходе ЭРХИ частота встреч составила 19–28 ос./сут. Чаще всего встречаются моевка (*Rissa tridactyla*), средний поморник (*Stercorarius pomarinus*), серебристая чайка (*Larus argentatus*), чистик (*Cerpphus grylle*), толстоклоновая кайра (*Uria lomvia*). Группа морских птиц составляла 35% от всех встреч; водоплавающие, гнездящиеся на материке, не обнаружены.

Териофауна. В период работ на лицензионном участке, включая исследования в рамках ЭРХИ 2017 г., встречены 8 видов млекопитающих, средняя частота встреч составила 0,57–0,97 ос./сут. Большая часть встреч при-

ходила на кольчатую нерпу (*Pusa hispida*), далее следуют морской заяц (*Erignathus barbatus*), гренландский тюлень (*Pagophilus groenlandicus*), затем лаптевский подвид моржа (*Odobenus rosmarus laptevi*). Плотность нерпы на лицензионном участке составляла 0,097 ос./км², морского зайца — 0,026 ос./км².

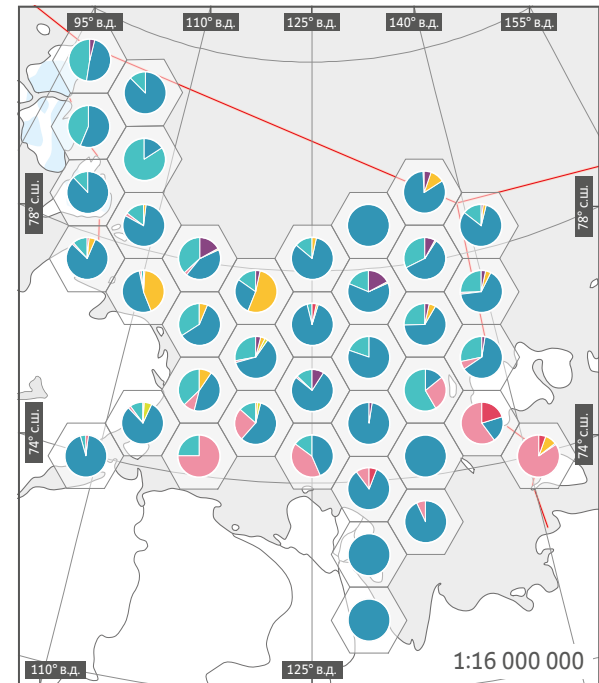
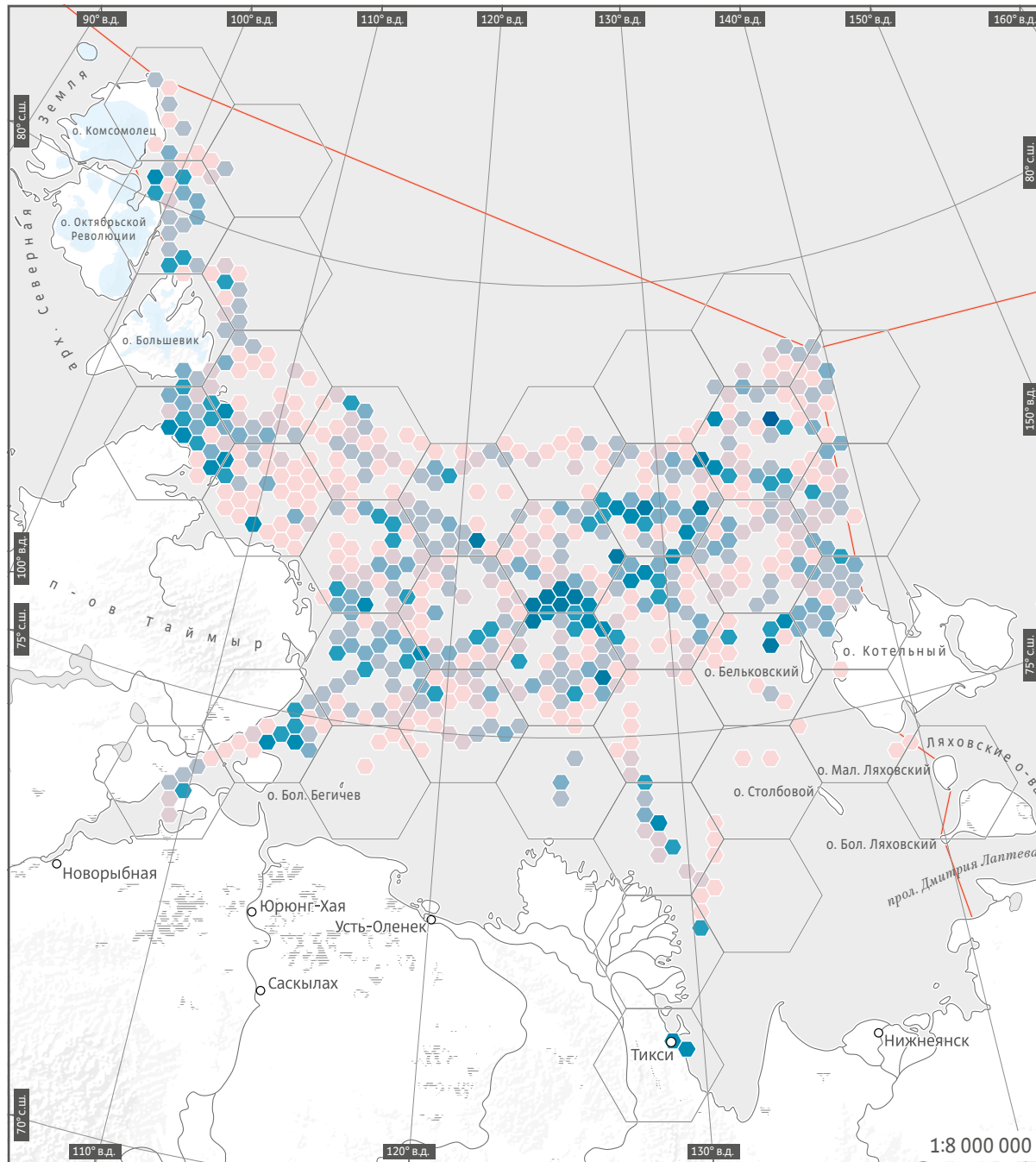
Лицензионный участок «Усть-Ленский»

Лицензионный участок «Усть-Ленский» расположен на континентальном шельфе в юго-западной части моря Лаптевых. В 40 км от южной границы лицензионного участка на материковом побережье расположена дельта р. Лены. Площадь участка составляет 46 851,3 км². Глубина в пределах лицензионного участка 15–90 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в сентябре–октябре 2014 г. Наблюдения за морскими птицами и морскими млекопитающими также проводятся с 2014 г.

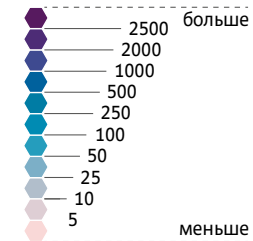
Фитопланктон представлен 76 видами. Численность в поверхностном слое изменялась от 0,6 до 25,7 тыс. кл./л, биомасса варьировала от 2 до 77 мг/м³. Максимальные значения численности отмечены в северной части акватории лицензионного участка, что скорее всего обусловлено разницей в сроках исследований. В северной части основной вклад в суммарную численность давали диатомовые водоросли и золотистая водоросль *Dinobryon balticum*. На остальных участках акватории численность не превышала 1 тыс. кл./л, пространственное распределение по акватории достаточно равномерное. Диатомовые, динофитовые и золотистые водоросли вносили примерно равные вклады в суммарную биомассу. В слое скачка плотности численность и биомасса варьировали в пределах 0,3–8,7 тыс. кл./л и 0,5–6 мг/м³. На большей части акватории основной вклад в биомассу давали динофлагелляты (*Protoberidinium* spp.).

4.3. Море Лаптевых



Относительная встречаемость и видовое обилие морских и околоводных птиц моря Лаптевых по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



Структура систематических групп в ячейке



В зоопланктоне 31 вид. Численность варьировала от <100 до 15 000 экз./м³ и более. Биомасса зоопланктона изменялась в пределах от 0,3 (в южной части лицензионного участка) до 1,1 г/м² (в северной, более глубоководной части). Лицензионный участок располагается в центральной части шельфовой зоны моря Лаптевых, где зоопланктонные сообщества в летний период состоят из солоноватоводных и широко эвригалинных морских форм с преобладанием первых. Летом здесь доминирует комплекс *Oithona similis* и солоноватоводных *Pseudocalanus minutus*, *Drepanopus bungei* и *Acartia longiremis*. Совокупная доля морских видов копепод составляет около 19%, солоноватоводных — 22%. В зоопланктоне отмечены копеподы *P. minutus*, *D. bungei* и *A. longiremis*, а также морские виды рода *Pseudocalanus*, *Calanus glacialis*, *Microcalanus pygmaeus* и *Triconia borealis*.

Бентос представлен 258 видами. Суммарная численность варьировала от 277 до 2367 экз./м². Биомасса менялась от 23 до 277 г/м². Южную часть лицензионного участка занимало сообщество двустворчатых моллюсков *Ennucula tenuis*. Этот биоценоз в основном располагался на глубинах 22–47 м на илистых грунтах. Численность здесь варьировала от 150 до 1000 экз./м², а биомасса — от 3 до 200 г/м². Здесь же в южной части лицензионного участка отмечено два небольших по площади биоценоза: с преобладанием двустворчатых моллюсков *Portlandia arctica* и с доминированием моллюсков *Astarte borealis*, *Macoma calcarea* и многощетинковых червей *Maldane sarsi*. Средняя плотность в этих биоценозах варьировала от 648 до 1804 экз./м², биомасса — от 34 до 140 г/м². Северная часть лицензионного участка с глубинами более 50 м занята биоценозом с доминированием офиур *Ophiocten sericeum*. Эстуарно-арктические виды здесь практически полностью отсутствуют, резко снижается плотность дву-

створчатых моллюсков, биомассы почти всех групп бентоса (за исключением иглокожих и гастропод) заметно снижаются.

Данные по составу **ихтиофауны** и ихтиопланктона на лицензионном участке крайне ограничены. По данным ихтиологической съемки 2015 г., наиболее обычный вид — сайка (*Boreogadus saida*), частота встречаемости в уловах донным тралом составляет 96%. Обычен также арктический шлемоносный бычок (*Gymnocanthus tricuspis*). Часто встречается остроносый триглопс (*Triglops pingelii*). Максимальный улов составил 1264 экз./час траления и состоял исключительно из сайки.

В **орнитофауне** по результатам ЭРХИ 2014 г. отмечены: обыкновенная гага (*Somateria mollissima*), гага-гребенушка (*S. spectabilis*), бургомистр (*Larus hyperboreus*), моевка (*Rissa tridactyla*), белая чайка (*Pagophila eburnea*), толстоклювая кайра (*Uria lomvia*), чистик (*Cerphus grylle*). Чаще всего встречаются два вида чаек: моевка и халей (*L. heuglini*), а также средний поморник (*Stercorarius pomarinus*).

В **териофауне** по результатам ЭРХИ отмечено 3 вида ластоногих: морской заяц (*Eriognathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*) и лаптевский подвид моржа (*Odobenus rosmarus laptevi*) и один вид китообразных — белуха (*Delphinapterus leucas*), а также белого медведя (*Ursus maritimus*).

Лицензионный участок «Усть-Оленекский»

Лицензионный участок «Усть-Оленекский» расположен в юго-западной части континентального шельфа моря Лаптевых. С южной и западной сторон находится п-ов Таймыр. С восточной стороны участок имеет смежную границу с лицензионным участком «Усть-Ленский», а с северо-западной стороны — с лицензионным участком «Притаймырский».

Расстояние до ближайшего берега около 20 км. Площадь участка составляет 64 103,7 км², глубина меняется в пределах 19–90 м.

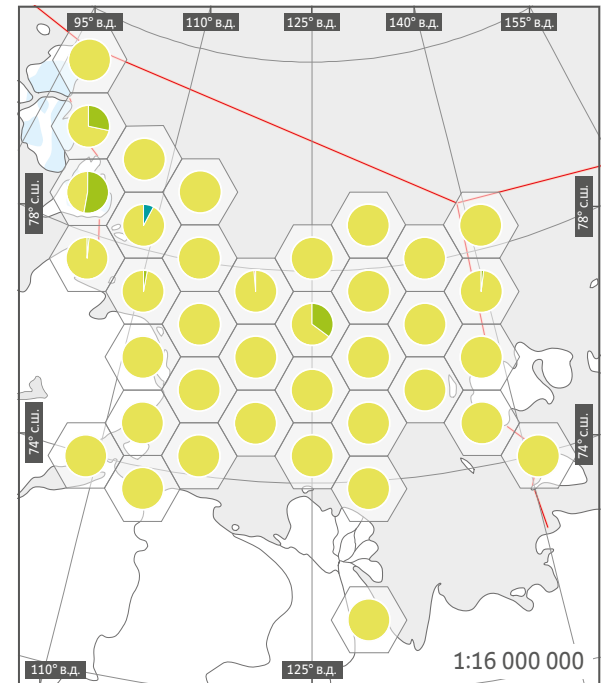
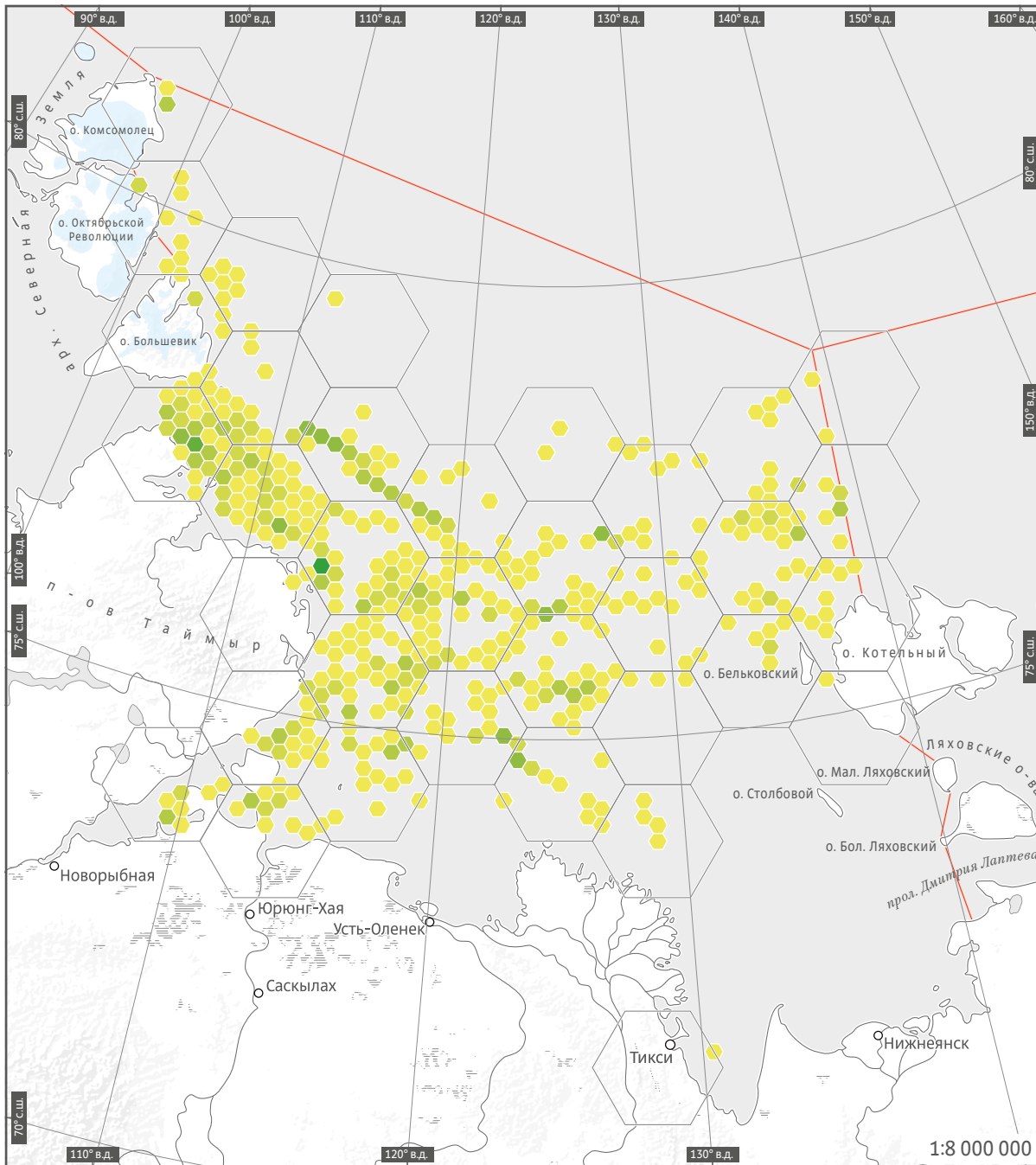
Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в сентябре–октябре 2014 г. Наблюдения за морскими птицами и морскими млекопитающими в рамках геолого-геофизических работ Компании проводятся с 2014 г.

Фитопланктон представлен 77 видами. Численность в поверхностном слое изменялась от 0,7 до 35,8 тыс. кл./л, биомасса варьировала от 0,9 до 76,3 мг/м³. Максимальные значения численности были приурочены к северному району акватории, где преобладал *Chaetoceros* spp., а также в юго-восточной части лицензионного участка. По биомассе преобладают крупные динофлагелляты *Prorocentrum* spp. В слое скачка плотности значения численности и биомассы варьируют в пределах 0,30–70 тыс. кл./л и 1,2–130 мг/м³. Пространственное распределение в слое скачка плотности сопоставимо с таковым в поверхностном слое.

В **зоопланктоне** 33 вида. Отмечены копеподы рода *Pseudocalanus*, *Calanus glacialis*, *Microcalanus pygmaeus*, *Triconia borealis* и представители солоноватоводной фауны *Drepanopus bungei*, *Acartia longiremis*. Суммарная численность менялась в сравнительно широких пределах: от 500 до 3526 экз./м³, биомасса варьировала в интервале от 8 до 201 мг/м³.

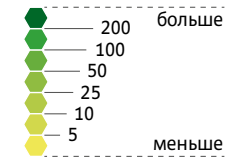
Бентос представлен 345 видами. Суммарная численность менялась от 177 до 11 957 экз./м². Биомасса варьировала от 5 до 356 г/м². Минимальные значения биомасс зарегистрированы на южной границе лицензионного участка. Здесь же, в юго-западной части лицензионного участка (северо-восточнее о. Большой Бегичев), отмечены максимальные для моря Лаптевых значения биомасс — более 250 г/м². Большую часть акватории занимало сообщество двустворчатых моллюсков *Astarte*

4.3. Море Лаптевых

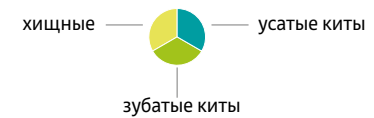


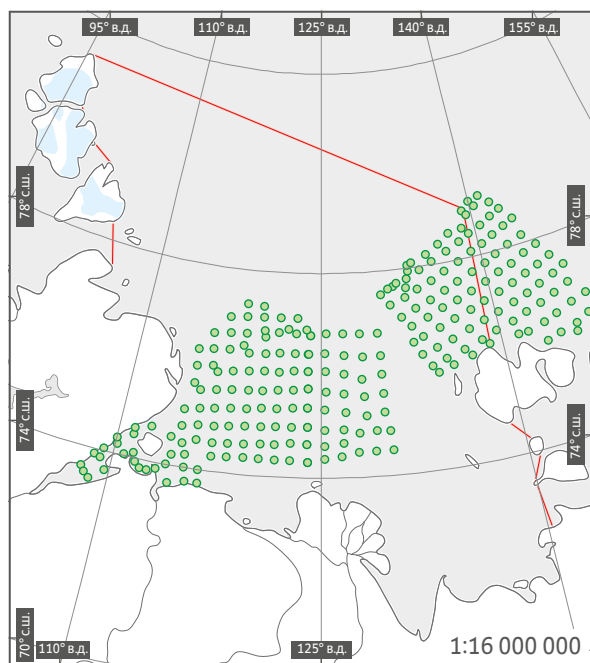
Относительная встречаемость и видовое обилие морских млекопитающих моря Лаптевых по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



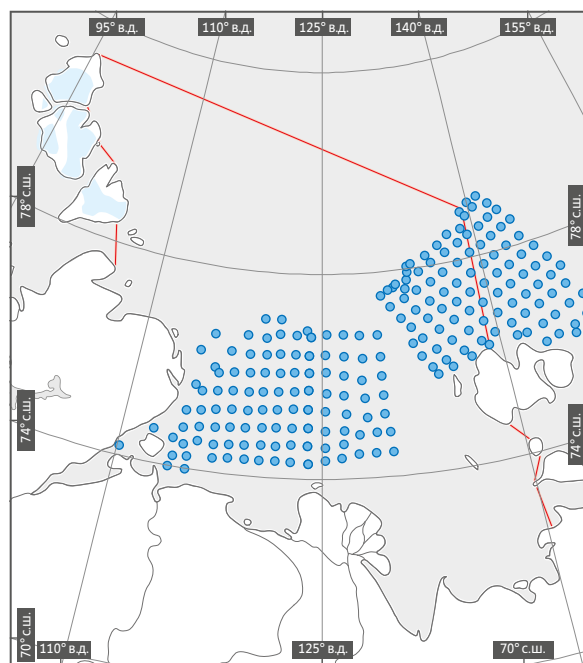
Структура систематических групп в ячейке





Станции проведения гидробиологических исследований

● станции отбора гидробиологических проб



● станции икhtiологических исследований

borealis, характерное для песчано-илистых грунтов центральных районов моря Лаптевых на глубинах 18–67 м. Средняя плотность поселения в сообществе варьировала от 700 до 2990 экз./м², средняя биомасса от 87 до 140 г/м². Наибольшую биомассу наряду с видом-доминантом создавали двустворчатые моллюски *A. montagu* и многощетинковые черви семейства Maldanidae.

Северная часть лицензионного участка с глубинами более 50 м была занята биоценозом с доминированием офиур *Ophiocten sericeum*. Эстуарно-арктические виды здесь практически полностью отсутствуют. В восточной части лицензионного участка мозаично расположены локальные биоценозы с доминированием голотурий *Ocnus glacialis*, двустворчатых моллюсков и многощетин-

ковых червей: *Ennucula tenuis* + *Yoldia hyperborea*, *Maldane sarsi* + *Nuculana pernula* + *Batharca glacialis*. В западной части также отмечен биоценоз с преобладанием двустворчатых моллюсков *N. pernula*.

Икhtiофауна представлена 17 видами. Из морских рыб на акватории преобладали сайка (*Boreogadus saida*), частота ее встречаемости в уловах донным тралом составляла 95%. Обычны также арктический шлемоносный бычок (*Gymnocanthus tricuspis*) и чернобрюхий липарис (*Liparis koefoedi*). Часто встречались липарис Парра (*L. bathyarcticus*) и остроносый триглопс (*Triglops pingelii*). В среднем на станцию улов составлял 158 экз./час траления; улов сайки — 125 экз./час траления.

По результатам наблюдений в рамках работ Компании в **орнитофауне** лицензионного

участка отмечены: обыкновенная гага (*Somateria mollissima*), гага-гребенушка (*S. spectabilis*), бургомистр (*Larus hyperboreus*), моевка (*Rissa tridactyla*), белая чайка (*Pagophila eburnea*), толстоклювая кайра (*Uria lomvia*), чистик (*Cerpphus grylle*). Чаше других встречаются моевка, средний поморник (*Stercorarius pomarinus*), толстоклювая кайра и чистик.

По результатам наблюдений в рамках работ Компании **териофауна** включала 3 вида ластоногих: морской заяц (*Erignathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*) и лаптевский подвид моржа (*Odobenus rosmarus laptevi*), и один вид китообразных — белуха (*Delphinapterus leucas*), также был отмечен белый медведь (*Ursus maritimus*). Общая плотность встреч морских млекопитающих на акватории составляла 0,019 ос./100 км².

Лицензионный участок «Хатангский»

Лицензионный участок «Хатангский» расположен в юго-западной части шельфа моря Лаптевых, включая акватории северной части Хатангского залива, зал. Анабарский и части континентального шельфа. Площадь составляет 17 217,5 км². Большая часть периметра лицензионного участка проходит по береговой линии. Глубина в пределах участка 0–32 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в сентябре 2016 г. Наблюдения за морскими птицами и морскими млекопитающими проводятся в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании с 2016 г.

Фитопланктон представлен 68 видами (включая 36 диатомовых, 31 динофитовых). На мелководных станциях в поверхностном слое численность менялась от 34 до 602 тыс. кл./л, в придонном слое — от 39 до 1364 тыс. кл./л. На глубоководных станциях численность в поверхностном слое состав-



Цветущая тундра на побережье моря Лаптевых. Республика Саха (Якутия)

ляла 48–943 тыс. кл./л, в промежуточном слое 31–242 тыс. кл./л, в придонном слое 29–265 тыс. кл./л. Биомасса также возрастала от поверхностного слоя к придонному: на мелководных станциях в поверхностном слое 0,04–2,44 мг/л, в придонном слое 0,11–4,51 мг/л. На глубоководных станциях биомасса варьировала в поверхностном слое от 0,05 до 0,73 мг/л, в промежуточном слое 0,01–

2,22 мг/л, в придонном слое 0,02–3,43 мг/л. Основной доминант по биомассе *Thalassiosira nordenskioeldii*.

В зоопланктоне найдено 46 видов. Численность менялась от 39 до 5825 экз./м³. Большой вклад вносили копеподы: неритическо-океанический вид *Oithona similis*, океанический *Microcalanus* sp. — солоноватоводный эндемик сибирских морей *Drepanopus bungei* и *Pseudo-*

calanus elongatus — массовый вид холодных поверхностных вод. Биомасса составляла 1–1402 мг/м³, в ее основе *Limnocalanus macrurus* (20,7%) и *Calanus finmarchicus* (18,6%). Отмечены копеподы *Pseudocalanus minutus*, *C. glacialis* и представители солоноватоводной арктической фауны *D. bungei*, *Acartia longiremis*, а также щетинкочелюстные *Parasagitta elegans*.

Бентос представлен 238 видами. Средняя численность составляла 7936 экз./м², в основе которой ракушковые раки (33%) и полихеты (32%); биомасса — 74 г/м², преобладали двустворчатые моллюски (65%). По всей акватории лицензионного участка распространены сообщества двустворчатых моллюсков: в прибрежье расположен типичный эстуарный комплекс с преобладанием *Portlandia aestivalis* и средней биомассой 46–90 г/м², дальше от берега — сообщество различных двустворчатых моллюсков, преимущественно Astartidae.

Ихтиофауна представлена 19 видами. Основу уловов мелководных сетей составили ряпушка (*Coregonus sardinella*), четырехрогий бычок и корюшка. В траловых уловах и по обилию, и по биомассе преобладала сайка (*Boreogadus saida*). Суммарная биомасса составила 0,32 т/км².

Орнитофауна по результатам исследований 2017 г. включает 27 видов. Средняя частота встречаемости по результатам наблюдений составила 48 ос./сут. Преобладали моевка (*Rissa tridactyla*), серебристая чайка (*Larus argentatus*), восточная клуша (*Larus heuglini*), люрик (*Alle alle*), гага-гребенушка (*Somateria spectabilis*).

В **териофауне** на лицензионном участке встречены пять видов, в том числе **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), **морж** (*Odobenus rosmarus laptevi*), морской заяц (*Erignathus barbatus*). Плотность низкая (0,93 ос./сут), выраженных скоплений не обнаружено.

Чистик *Serphus grylle* в зимнем оперении



Восточно-Сибирское море

4.4.

Лицензионный участок «Восточно-Сибирский-1»

Лицензионный участок «Восточно-Сибирский-1» расположен в западной части континентального шельфа Восточно-Сибирского моря. Участок занимает площадь 187 400 км². Глубина моря в пределах участка 7–60 м, преобладают глубины 40–60 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в сентябре 2017 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся с 2016 г.

Фитопланктон представлен 141 видом, 75% из них — диатомовые. Общая численность в поверхностном слое 0,4–142 млн кл./м³, в слое скачка 0,6–409 млн кл./м³ и 1–120 млн кл./м³ в придонном слое. Общая биомасса колебалась от 82 до 16 668 мг/м³. В поверхностном слое 9–9862 мг/м³, в слое скачка 5–10 808 мг/м³ и 11–2211 мг/м³ в придонном слое. Наибольшие показатели обилия и биомассы отмечались в северной и юго-восточной части лицензионного участка.

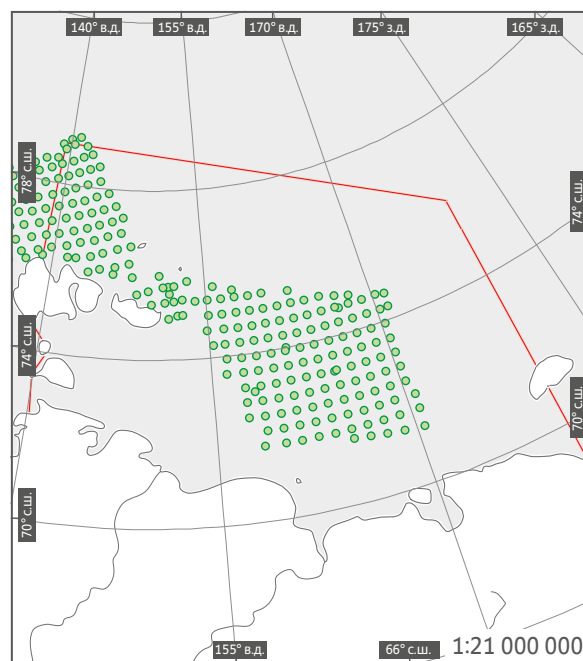
Зоопланктон насчитывает 42 вида. Численность варьировала от 19 до 1501 экз./м³, биомасса от 37 до 1551 мг/м³. Наиболее многочисленными видами — *Pseudocalanus spp.* и *Oithona similis*, причем в западной части лицензионного участка преобладают виды *Pseudocalanus*, в восточной возрастает роль *O. similis*. В зоопланктоне отмечены копеподы *P. minutus*, *Jaschnovia tolli*, *Drepanopus bungei*,

Limnocalanus macrurus, из морской фауны — копеподы *Calanus glacialis*, *Metridia longa* и щетинкочелюстные *Parasagitta elegans*.

Бентос представлен 220 видами. Средняя численность составила 1573 экз./м², варьируя в диапазоне 40–8347 экз./м². Самый массовый вид в донных сообществах — моллюск *Portlandia arctica* (843 экз./м²). Биомасса варьировала от 0,4 до 338 г/м². По биомассе также доминирует *P. arctica* (12 г/м², 23,5%). Почти вся акватория лицензионного участка,

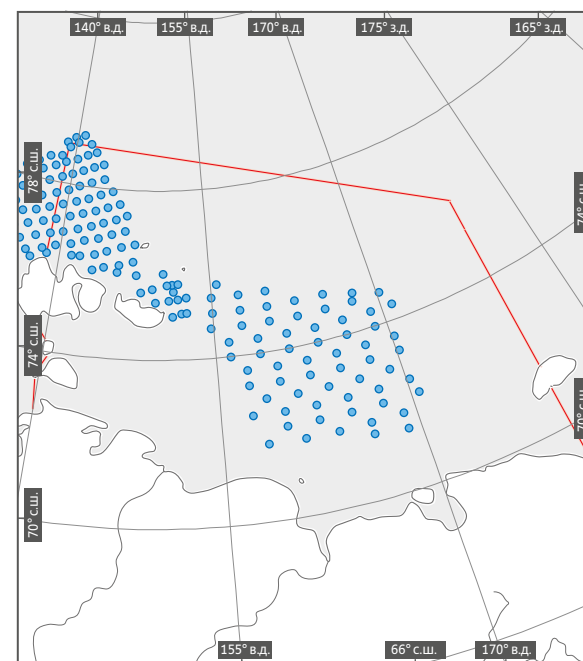
за исключением небольшой северо-восточной части, занята сообществом *P. arctica*, в юго-восточной части располагалось сообщество *Ennucula tenuis* с биомассой от 22 до 452 г/м² и численностью 300–370 экз./м². На отдельных станциях отмечены сообщества с доминированием *Astarte borealis*, *Ophiocten sericeum* и *Nephtys longosetosa*.

Ихтиофауна насчитывает 17 видов, 47% — арктические формы. Широко распространена сайка (*Boreogadus saida*), частота ее встре-



Станции проведения гидробиологических исследований

● станции отбора гидробиологических проб



● станции ихтиологических исследований



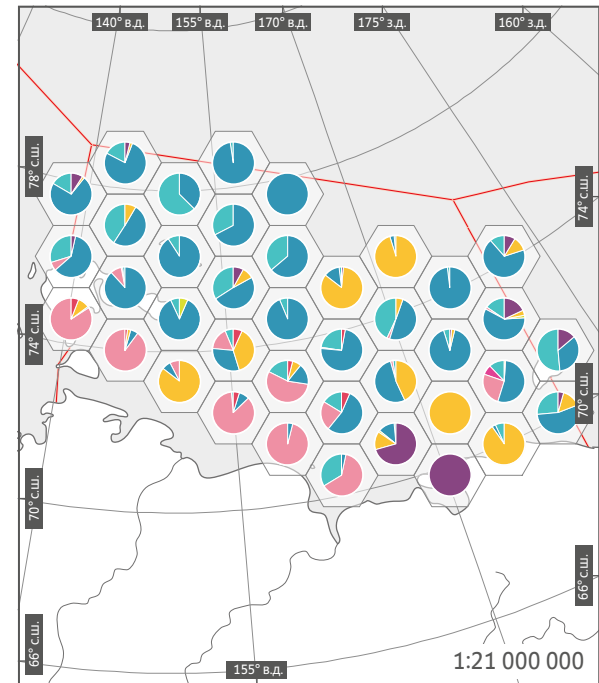
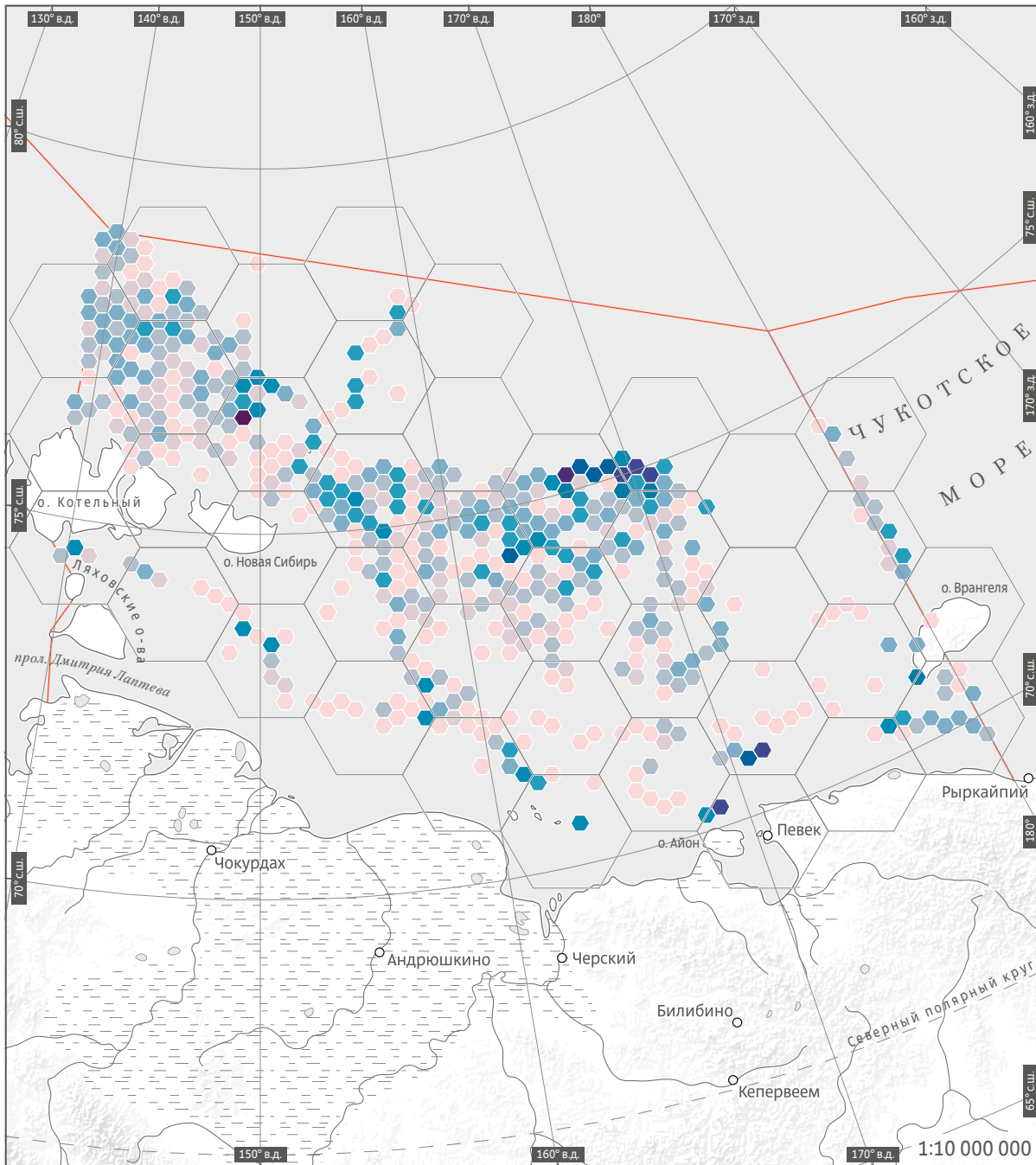
Медведица с медвежатами на острове Врангеля

чаемости в донных тралениях 94% и 25% в пелагических. Частота встречаемости других видов следующая: чернобрюхий липарис (*Liparis koefoedi*) — 35%, липарис Пар-

ра (*L. bathyartcticus*) и арктический липарис (*L. tunicatus*) — 20%, полярный ликод (*Lycodes polaris*) — 19%. Численность от четырех до 224 экз./час траления. Плотность в придонном

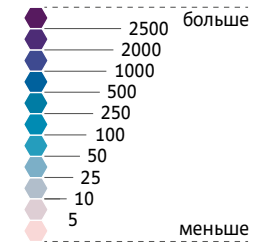
горизонте — 0–2060 экз./км², в пелагиали — 0–1160 экз./км². Биомасса 0–200 кг/км², основу которой составляла сайка (в придонном горизонте — 20 кг/км², в пелагиали — 0,03 кг/км²).

4.4. Восточно-Сибирское море



Относительная встречаемость и видовое обилие морских и околоводных птиц Восточно-Сибирского моря по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



Структура систематических групп в ячейке





Моевки на льду

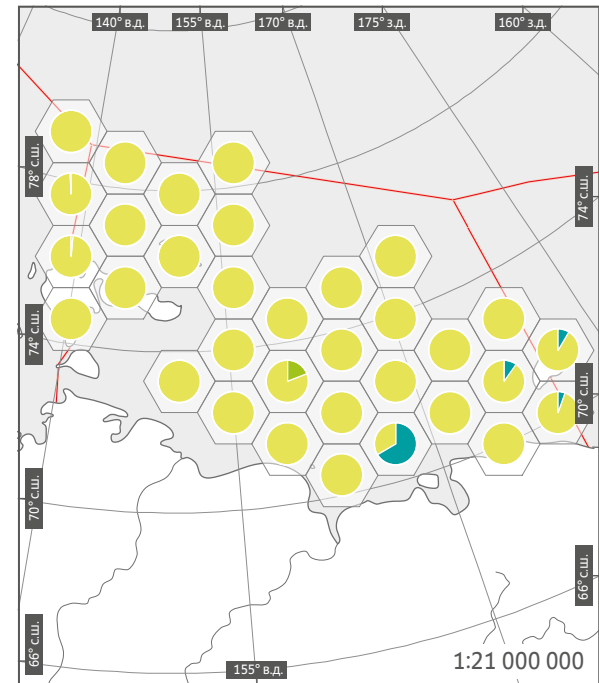
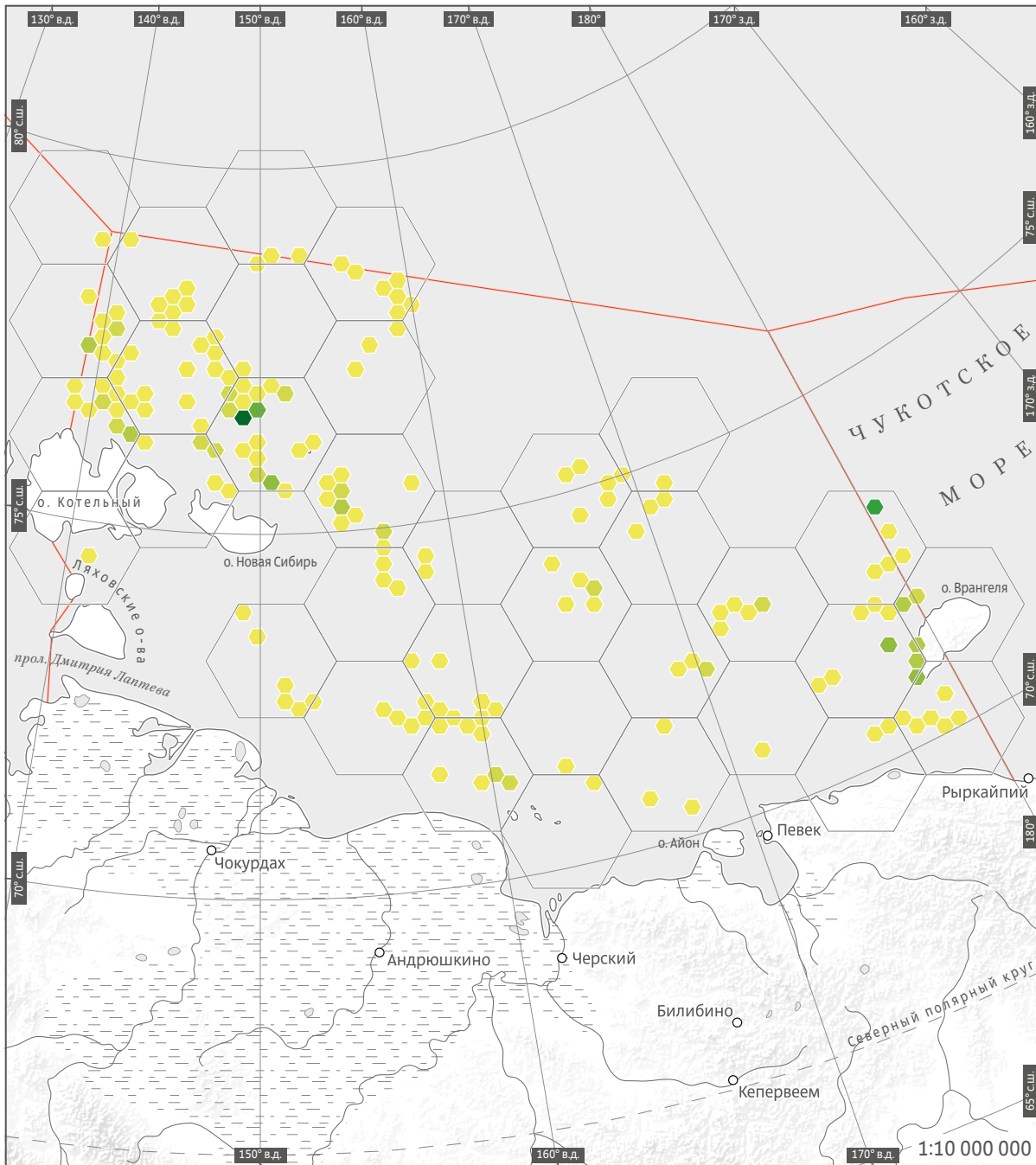
По результатам исследований 2017 г. **орнитофауна** была представлена 21 видом. Ближайшие колонии морских птиц расположены на арх. Новосибирские острова к западу от лицензионного участка. В этих колониях насчитывается от 400 тыс. пар **моевок** (*Rissa tridactyla*) и **толстоклювых кайр** (*Uria lomvia*), **бургомистров** (*Larus hyperboreus*) и **чистиков** (*Cerphus grylle*) с выраженным доминированием по численности моевок и толстоклювых

кайр [3, 8]. По данным наблюдений в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании, наиболее многочисленны на акватории лицензионного участка моевки (0,18 ос./км²) и плавунчики (круглоносый *Phalaropus lobatus* и плосконосый *Ph. fulicarius*, суммарно 0,2 ос./км²).

Териофауну акватории лицензионного участка составляют **белуха** (*Delphinapterus leucas*), **нарвал** (*Monodon monoceros*), **грн-**

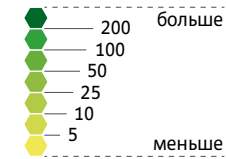
ландский кит (*Balaena mysticetus*), **горбач** (*Megaptera novaeangliae*), **финвал** (*Balaenoptera physalus*), **серый кит** (*Eschrichtius robustus*), **лаптевский подвид моржа** (*Odobenus rosmarus laptevi*), **морской заяц** (*Erignathus barbatus*), **кольчатая нерпа** (*Pusa hispida*), **ларга** (*Phoca largha*), **белый медведь** (*Ursus maritimus*). По данным наблюдений Компании, чаще всего встречалась кольчатая нерпа (0,036 ос./км²).

4.4. Восточно-Сибирское море

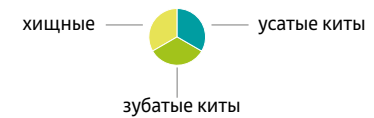


Относительная встречаемость и видовое обилие морских млекопитающих Восточно-Сибирского моря по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

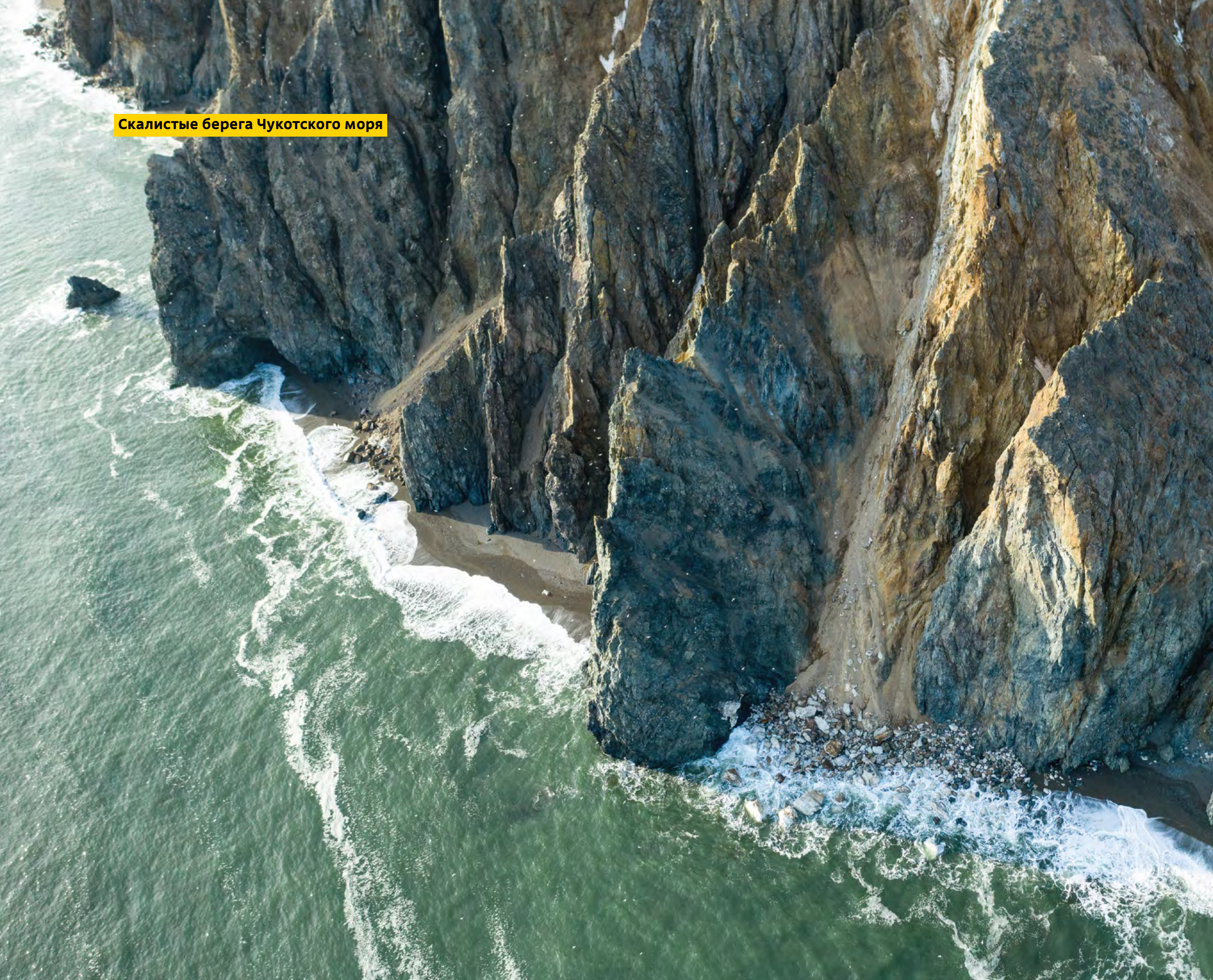
Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



Структура систематических групп в ячейке



Скалистые берега Чукотского моря



Чукотское море

Лицензионный участок «Северо-Врангелевский-1»

Лицензионный участок «Северо-Врангелевский-1» расположен в северной части континентального шельфа Чукотского моря в 270 км к северу от побережья Чукотского полуострова. Ближайшие берега к западу от лицензионного участка — о-ва Врангеля (около 70 км) и Геральд (около 70 км). Площадь участка составляет 45 916 км². Глубина варьирует в пределах 40–370 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в июле — сентябре 2014 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся также с 2014 г.

Фитопланктон насчитывает более 190 видов (108 динофитовых, 86 диатомовых). Численность в поверхностном слое варьировала в пределах 2–30 тыс. кл./л, биомасса — 7–53 мг/м³. С глубиной обилие возрастало: в слое скачка плотность составила 2,5–159 тыс. кл./л, биомасса — 8–162 мг/м³. В придонном слое численность изменялась от 2 до 217 тыс. кл./л, биомасса от 13 до 333 мг/м³. По численности преобладали *Plagioselmis prolonga*, *Fragilariopsis oceanica*, *Fragilaria* sp., *Gymnodinium galeatum*, *G. lantzschii*, *Leptocylindrus danicus*, *Cylindrotheca closterium*, *Navicula vanhoeffenii*, *Pauliella taeniata*, *Prorocentrum cordatum*, *Rhizosolenia setigera*, *Thalassiosira nordenskiöldii*. В поверхностном слое в северо-запад-

ной части акватории лицензионного участка доминировал *P. cordatum*, в центрально-восточной — *P. prolonga*.

Зоопланктон представлен 56 видами. По биомассе копеподы формируют около 70%, по численности — 62%. Среднее значение численности составляет 5050 экз./м³. Наиболее высокие концентрации зоопланктона отмечены в центральной части лицензионного участка (8300 экз./м³). Минимальные величины зарегистрированы в северо-восточной части лицензионного участка (2360 экз./м³). По численности в планктоне преобладали широко распространенные мелкие виды копепод *Pseudocalanus newmani* — 26%, *Oithona similis* — 18%, *P. acuspes* — 9%. Доминировал в сообществе *P. acuspes*. Среди других характерных видов можно отметить *Calanus glacialis* (8,3%), *Aglantha digitale* (8%), *P. newmani* (6,6%), *Ctenophora* (7,9%). В зоопланктоне представлены *P. acuspes* и *P. minutus*, *C. glacialis* и тихоокеанские виды копепод *P. newmani*, *Centropages abdominalis*, *Neocalanus* spp., *Eucalanus bungii*, а также щетинкочелюстные *Parasagitta elegans*.

В **бентосе** найдены 154 вида. По численности преобладают многощетинковые черви (45%) и двустворчатые моллюски (35%). По биомассе доминировали двустворчатые моллюски (51%). На илистых осадках глубин 48–62 м расположено сообщество морской звезды *Ctenodiscus crispatus*. Сообщество *Macoma calcarea* расположено на мягких илах глубин 49–74 м. На глубинах 56–109 м на мягких илах с примесью гальки располагалось переходное

сообщество. По биомассе в сообществе преобладали сипункулида *Golfingia margaritacea* (18,5%) и двустворчатые моллюски *Nuculana pernula* (14%) и *Yoldia hyperborea* (13%).

Ихтиофауна представлена 20 видами (17 в донных тралах и 11 в пелагических). В донных тралах была отмечена высокая встречаемость у двух видов: сайки (*Boreogadus saida*) и северной палтусовидной камбалы (*Hippoglossoides robustus*), в пелагических — у сайки и мойвы (*Mallotus villosus*). Плотность сайки достигала 909 кг/км², ее общий запас на лицензионном участке — 10,5 тыс. т, мойвы — 1300 т.

Орнитофауна насчитывает 18 видов. По результатам наблюдений в рамках работ Компании отмечены: бургомистр (*Larus hyperboreus*), моевка (*Rissa tridactyla*), тонкоклювая кайра (*Uria aalge*), толстоклювая кайра (*U. lomvia*), чистик (*Cephus grylle*). 30% встреч приходится на моевку, 20% — толстоклювую кайру, 18% — большую конюгу (*Aethia cristatella*), 17% — тонкоклювую буревестину (*Puffinus tenuirostris*). Максимальная плотность (16 ос./км²) приходится на центральную часть акватории.

В **териофауне** отмечены: косатка (*Orcinus orca*), белуха (*Delphinapterus leucas*), нарвал (*Monodon monoceros*), кашалот (*Physeter macrocephalus*), гренландский кит (*Balaena mysticetus*), горбач (*Megaptera novaeangliae*), финвал (*Balaenoptera physalus*), сейвал (*B. borealis*), малый полосатик (*B. acutorostrata*), серый кит (*Eschrichtius robustus*), тихоокеанский подвид моржа (*Odobenus rosmarus divergens*),

4.5.

морской заяц (*Erignathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), ларга (*Phoca largha*), белый медведь (*Ursus maritimus*). В полевой сезон 2014–2015 гг. встречи были редкими (7×10^{-5} ос./км²).

Лицензионный участок «Северо-Врангелевский-2»

Лицензионный участок «Северо-Врангелевский-2» расположен в северной части континентального шельфа Чукотского моря, в 350 км к северу от побережья Чукотского полуострова. Ближайшие берега к западу от лицензионного участка — о-ва Врангеля (около 120 км) и Геральд (около 150 км). Площадь участка составляет 69 260 км². Глубины в пределах 40–370 м.

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в августе — сентябре 2014 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводятся также с 2014 г.

Фитопланктон представлен 216 видами. Средние значения численности возрастали с глубиной: в поверхностном слое — 6,3 тыс. кл./л, в слое скачка плотности — 6,4 тыс. кл./л, в придонном слое — 10,7 тыс. кл./л. Биомасса в поверхностном слое 22,7 мг/м³, в слое скачка плотности 18,9 мг/м³, в придонном слое 21,1 мг/м³. В поверхностном слое наиболее часто доминировали *Chaetoceros decipiens* и *Plagioselmis prolonga*, в слое скачка плотности — *P. prolonga*, *Gymnodinium lantzschii* и *G. galeatum*, в придонном слое — *Navicula vanhoeffenii*, *Fragilariopsis oceanica*, *Pauliella taeniata* и *Fossula arctica*. Основной вклад в суммарную биомассу фитопланктона на большей части акватории давали *Gyrodinium spirale*, *Ch. decipiens* и *Triplos longipes*. В придонном слое в число доминантов входила также *Thalassiosira nordenskioeldii*.

В зоопланктоне обнаружены 68 видов. В сообществах доминировало пять видов копепод. Среди них выделяются арктическая копепода *Metridia longa* (почти 20% общей биомассы), *Calanus hyperboreus* (19%), *C. glacialis* (16%) и два вида рода *Pseudocalanus* (суммарно около 12%). Личиночный планктон малочислен, его доля в биомассе не превышала 4%, в меропланктоне преобладали моллюски и многощетинковые черви. В целом сообщество зоопланктона на лицензионном участке можно охарактеризовать как глубоководное с незначительными элементами шельфового. Пространственное распределение зоопланктона по акватории участка было неравномерно. Максимальные концентрации — 7105 экз./м³ — отмечены в районе континентального склона в южной и юго-восточной части лицензионного участка, минимальные (545 экз./м³) также в районе склона в центральной части лицензионного участка. Среднее значение численности составило 2800 экз./м³. Биомасса также варьировала в широких пределах, максимальная к северо-востоку от центра лицензионного участка достигала 2960 мг/м³ сырого веса. На большей части акватории лицензионного участка характерны низкие величины биомассы, ее минимальное значение — 39 мг/м³. В зоопланктоне представлены *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*, *Microcalanus pygmaeus*, *P. acuspis* и *P. minutus* и тихоокеанские виды копепод *Neocalanus* spp., *Eucalanus bungii*, *M. pacifica*, а также щетинкочелюстные *Parasagitta elegans* и *Eukrohnia hamata*.

Бентос представлен 141 видом. Наиболее высокая биомасса бентоса (≥ 600 г/м²) отмечена в северо-восточной и юго-западной перифериях исследуемого участка. Основу биомассы (48%) и численности (51%) сообщества формировали двустворчатые моллюски. На втором месте по вкладу в биомассу морские звезды (15%), затем следуют сипункулиды (12,4%).

На глубинах 119–219 м на илах располагалось сообщество *Ctenodiscus crispatus* + *Macoma calcaria*, на меньших глубинах (60–174 м) — сообщество *M. calcaria* + *C. crispatus*.

Ихтиофауна представлена 24 видами. В донных тралах высокая встречаемость у двух видов: сайка (*Boreogadus saida*) и северная палтусовидная камбала (*Hippoglossoides robustus*), в пелагических — только у сайки. Плотность сайки достигала 184 кг/км², ее общий запас на лицензионном участке — 9 тыс. т.

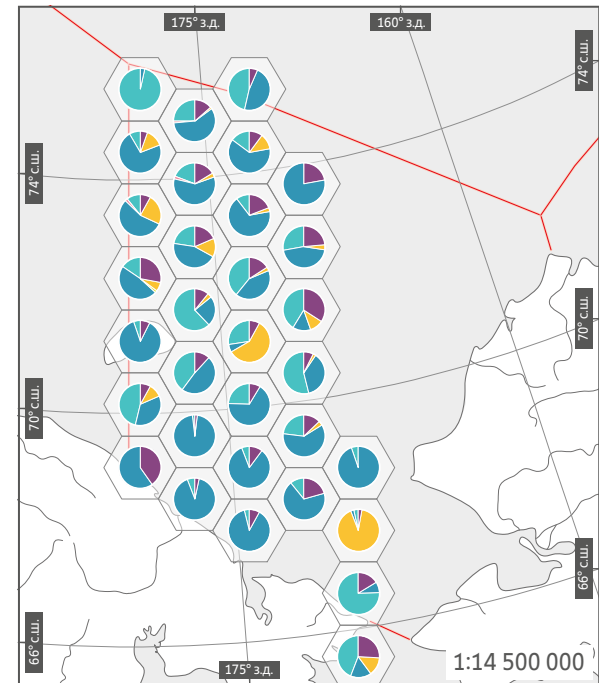
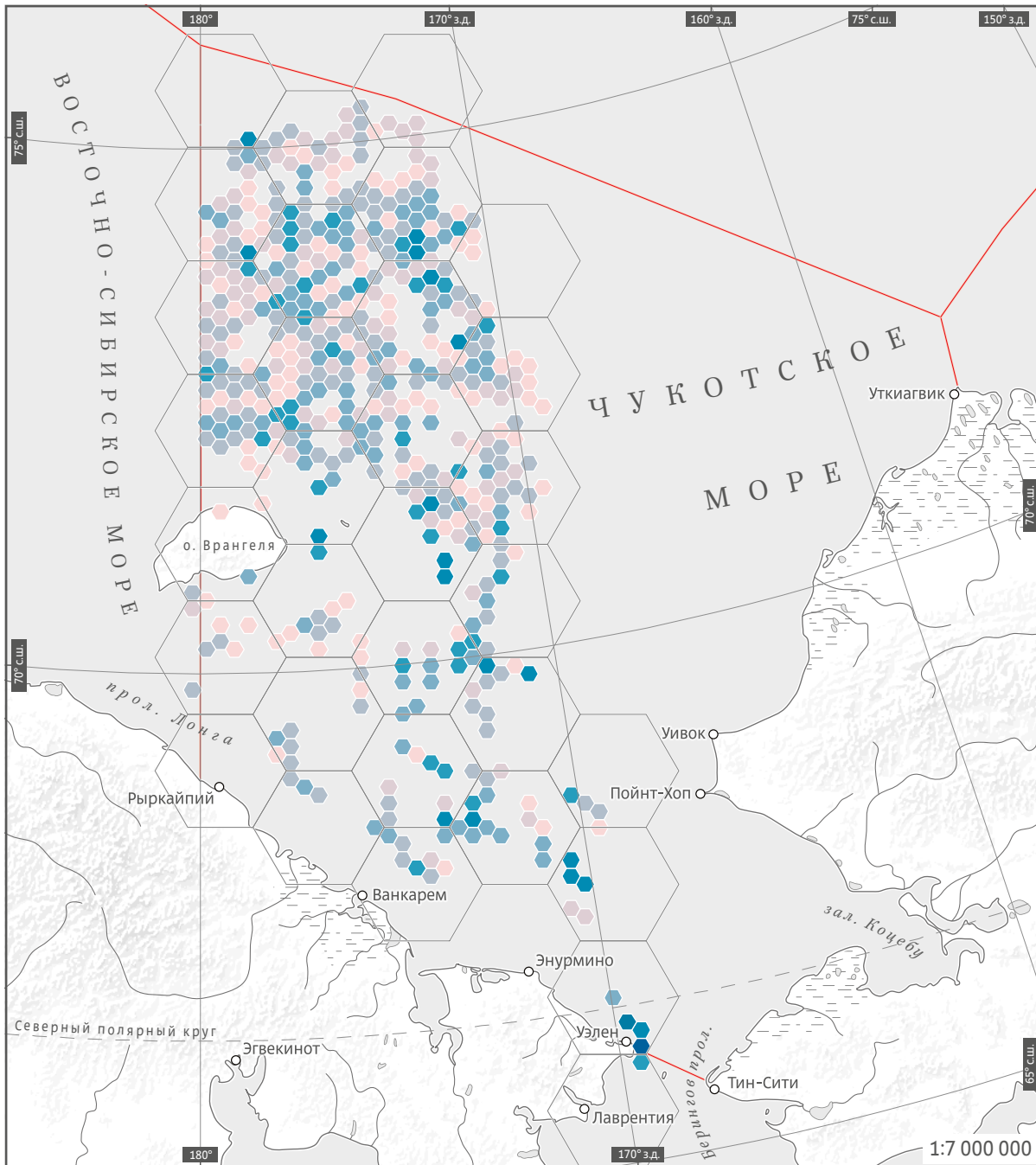
По результатам наблюдений в рамках работ Компании орнитофауна была представлена 16 видами, 36% встреч приходилось на моевку (*Rissa tridactyla*), 17% — на глупыша (*Fulmarus glacialis*), 12% — на плосконогого плавунчика (*Phalaropus fulicaria*), 11% — на чистика (*Cephus grylle*). Отмечены виды-биоиндикаторы: бургомистр (*Larus hyperboreus*), моевка, толстоклювая кайра (*Uria lomvia*), чистик. Наибольшие плотности (40–60 ос./км²) отмечены на юге лицензионного участка.

В териофауне, по данным наблюдений в рамках работ Компании, отмечены: серый кит (*Eschrichtius gibbosus*), горбатый кит (*Megaptera novaeangliae*), белуха (*Delphinapterus leucas*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*), сивуч (*Eumetopias jubatus*), морж (*Odobenus rosmarus divergens*), белый медведь (*Ursus maritimus*) с очень низкой частотой встречаемости, наибольшая у моржа — 0,004 ос./км².

Лицензионный участок «Южно-Чукотский»

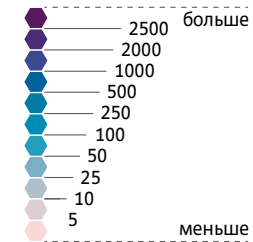
Лицензионный участок «Южно-Чукотский» расположен в южной части континентального шельфа Чукотского моря. Расстояние до ближайшего берега менее 60 км. Площадь участка составляет 73 197 км². Глубины в пределах 40–70 м.

4.5. Чукотское море



Относительная встречаемость и видовое обилие морских и околоводных птиц Чукотского моря по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



Структура систематических групп в ячейке





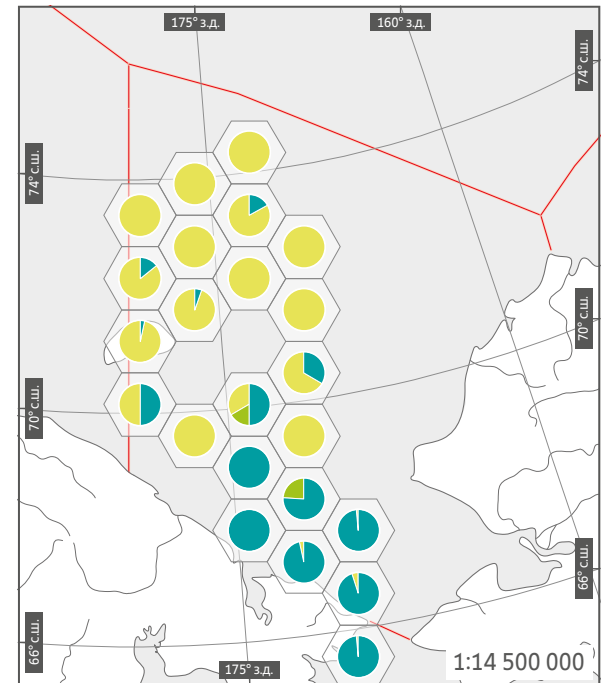
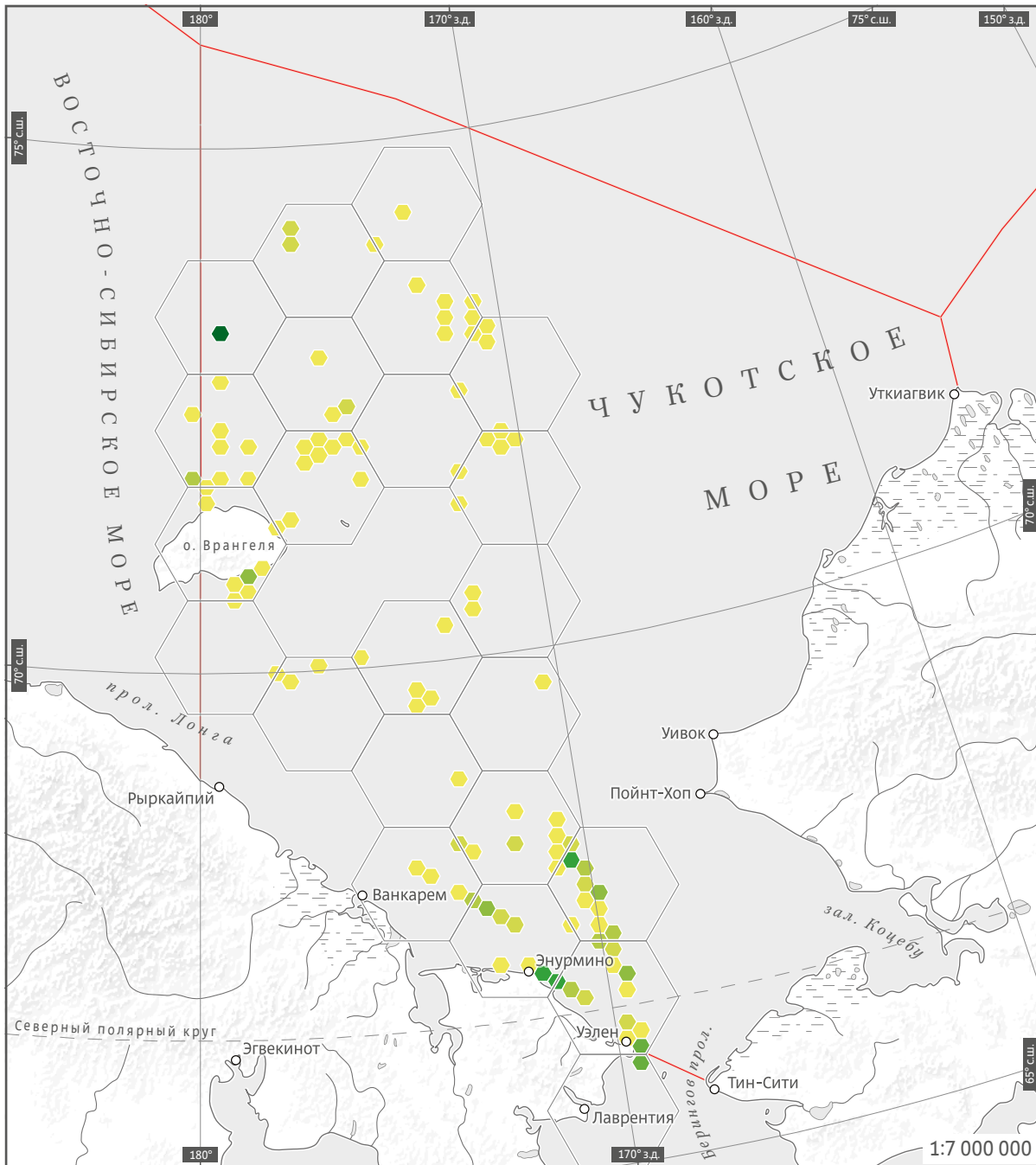
Восход над Чукотским морем

Эколого-рыбохозяйственные исследования на лицензионном участке выполнены в августе–сентябре 2014 г. Наблюдения за морскими млекопитающими и птицами в рамках выполнения геолого-геофизических работ Компании проводились в 2016–2017 гг.

Фитопланктон представлен 206 видами (из них 112 динофитовых, 79 диатомовых). Численность в поверхностном слое варьировала в пределах 7–2266 тыс. кл./л, биомасса — 34–5524 мг/м³. В слое скачка численность составила 8–2077 тыс. кл./л,

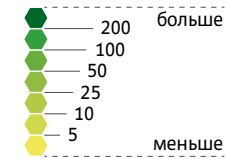
биомасса — 30–9399 мг/м³; в придонном слое 8–249 тыс. кл./л и 14–102 мг/м³. Средние в столбе воды значения численности 14–1082 тыс. кл./л, биомассы — 41–4271 мг/м³. По численности преобладали *Leptocylindrus danicus*, *Fragilariopsis oceanica*, *Navicula van-*

4.5. Чукотское море

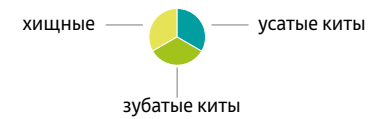


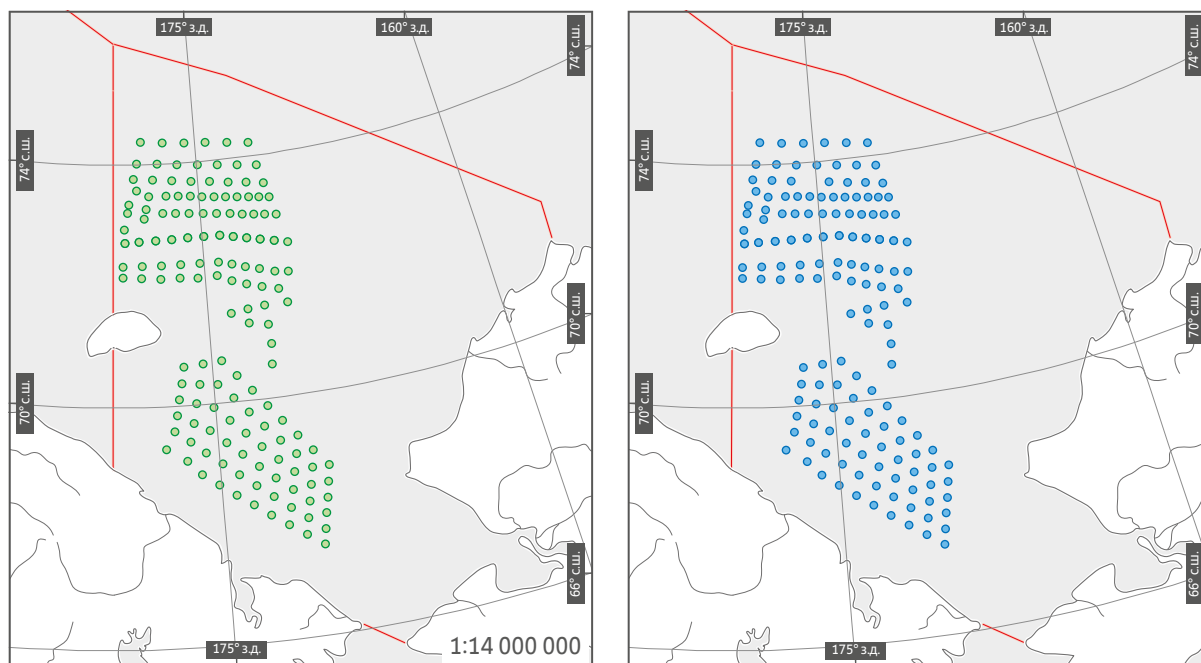
Относительная встречаемость и видовое обилие морских млекопитающих Чукотского моря по данным экспедиций ПАО «НК «Роснефть»

Число особей, встреченных на протяжении наблюдений в пределах одной ячейки



Структура систематических групп в ячейке





Станции проведения гидробиологических исследований

● станции отбора гидробиологических проб

● станции икhtiологических исследований

hoeffnii, *Prosoaulax lacustris*, *Thalassiosira nordenskiöldii*, *Cylindrotheca closterium*, *Bacterosira bathyomphala*, *Fossula arctica*, *Chaetoceros* sp. По биомассе чаще других доминировали центрические диатомеи *L. danicus*, *T. nordenskiöldii* и *Rhizosolenia setigera*.

Зоопланктон насчитывал 84 вида, 30 из которых — Copepoda, составлявших более 65% суммарной численности и 63% суммарной биомассы. Среди копепод доминировали холодноводные субарктические и высокобореальные неритические виды, а также виды открытых вод Тихого океана. Среди них выделялись *Calanus glacialis*, *Neocalanus* spp., *Eucalanus bungii* и *Metridia pacifica*. Значительна также доля неритических и поверхностных (эпипелагических и дальненеритических) морских видов, характерных для морских побережий дальне-

восточных морей, — *Pseudocalanus newmani*, *P. minutus*, *P. mimus*, *Acartia longiremis*, *Centropages abdominalis*. Основу биомассы копепод составляли *C. glacialis*, *E. bungii*, *Neocalanus plumchrus* и *N. cristatus*. В зоопланктоне отмечены *C. glacialis*, *P. acuspes* и *P. minutus* и тихоокеанские виды копепод *P. newmani* и *P. mimus*, *Neocalanus* spp., *E. bungii*, *M. pacifica*, а также щетинкочелюстные *Parasagitta elegans*.

В бентосе выявлены 160 видов. На илистых грунтах глубин 48–56 м располагалось сообщество *Macoma calcarea* + *Monoporeia affinis*. На большей части лицензионного участка расположено сообщество нукулид *Yoldia hyperborea*, *Nuculana pernula*, *Ennucula tenuis*. Третье сообщество *Maldane sarsi* с низкими показателями численности и биомассы занимало наибольшие глубины участка.

Икhtiофауна насчитывает 40 видов. В донных тралях высокая встречаемость у двух видов: сайки (*Boreogadus saida*) и северной палтусовидной камбалы (*Hippoglossoides robustus*). Плотность сайки достигала 650 кг/км², общий запас которой на лицензионном участке — 77 тыс. т.

По результатам полевых наблюдений Компании **орнитофауна** была представлена 26 видами, по численности преобладали тонкоклювый буревестник (*Puffinus tenuirostris*, 45%) и моевка (*Rissa tridactyla*, 22%). Наибольшая плотность (до 100 ос./км²) отмечена в северной части лицензионного участка. Отмечены обыкновенная гага (*Somateria mollissima*), гага-гребенушка (*S. spectabilis*), бургомистр (*Larus hyperboreus*), моевка (*Rissa tridactyla*), толстоклювая (*Uria lomvia*) и тонкоклювая кайры (*U. aalge*), чистик (*Cephus grylle*).

В **териофауне** отмечены: серый кит (*Eschrichtius gibbosus*), гренландский кит (*Balaena mysticetus*), малый полосатик (*Balaenoptera acutorostrata*), горбатый кит (*Megaptera novaeangliae*), косатка (*Orcinus orca*), белуха (*Delphinapterus leucas*), морской заяц (*Erignathus barbatus*), кольчатая нерпа (*Pusa hispida*). В ходе работ млекопитающие встречались редко (не более 0,00022 ос./км²), при этом чаще других попадались серые киты (89%).

Кольчатая нерпа









Заключение

Представленный вниманию читателей набор очерков охватывает лишь небольшую часть разнообразия арктической биоты. Так, по современным представлениям, фауна морских беспозвоночных Арктики включает более 5000 видов, региональные списки фауны морей включают до тысячи и более видов в каждом. Известное видовое богатство фаун арктических морей определяется как природными условиями, так и мерой их изученности. Интенсивные исследования последних лет существенно увеличили списки известных видов, например для моря Лаптевых. По мере накопления данных уточняются представления о распространении видов в арктических морях, граничных значениях факторов, а также о таксономическом положении отдельных видов и групп. Растущий массив информации о фауне, флоре и биологии видов требует периодической ревизии этих знаний. Такие ревизии осуществляются обычно двумя способами — монографическим описанием видов или таксономических групп или через составление баз данных по региональному или таксономическому признаку. В данном Атласе в основу был положен список, основанный на административном решении, что, однако, не исключает его содержательного анализа.

Интенсивные исследования биологии арктических морей последних десятилетий привели к уточнению и расширению наших знаний о распространении и биологии многих видов. Новые находки, показывающие изменение границ ареалов видов, ставят достаточно сложный вопрос о том, в какой степени измене-

ния региональных видовых списков и границ распространения видов объясняются лучшей изученностью, а в каком — трансформацией биоты под действием природных и антропогенных факторов. Решение этих вопросов представляет самостоятельную и достаточно сложную исследовательскую задачу в отношении каждого вида. В случае любых изменений следует сначала определить, не является ли наблюдаемое изменение следствием малой изученности вида в прошлом, и если нет, то в какой степени эти изменения определяются природными, а в какой — антропогенными факторами. Надежность решения этих задач зависит от полноты региональных списков видов с одной стороны, и от знаний биологии отдельных видов — с другой. Небольшой набор относительно хорошо изученных видов в каждой из таксономических или экологических групп может служить хорошей отправной точкой для дальнейших исследований.

Успех применения большинства методов биоиндикации напрямую зависит от количества видов, используемых для анализа. Чем больше число видов, для которых известны основные биологические характеристики: например, предпочитаемые для жизнедеятельности параметры окружающей среды, диапазоны устойчивости к различным воздействиям, будет вовлечено в анализ, тем точнее будет результат. Разработка методов биоиндикации для морских экосистем Арктики находится на самых начальных этапах.

Министерством природных ресурсов и экологии Российской Федерации был предло-

жен список видов-индикаторов для арктических морей, включающий 61 таксон. Несколько таксономических групп определены в нем неточно, приведено только родовое название, иногда даже устаревшее.

По своему географическому распространению включенные в список виды водорослей и беспозвоночных представлены неравномерно. Из числа точно обозначенных видов (без надвидовых групп) в Баренцевом море известно 30, в Карском — 25, в морях Лаптевых и Восточно-Сибирском представлено 19 и 15 видов соответственно из этого списка. Распределение позвоночных животных более равномерно.

Степень изученности этих групп очень различается: если биология птиц, млекопитающих и некоторых видов рыб изучена весьма подробно, то для многих беспозвоночных и водорослей известны лишь самые общие сведения о распространении, предпочтениях по температуре и солености воды, глубине обитания и типе субстрата. Лишь для немногих видов известны их реакции на загрязнение, эвтрофикацию и другие формы антропогенного воздействия.

Авторы считают целесообразным собрать под одной обложкой очерки биологии видов всех таксономических групп, предложенных к использованию Минприроды России для целей биологической индикации. Приведенную в Атласе информацию можно рассматривать как один из первых шагов к созданию базы данных по биологии видов арктической биоты, необходимой в том числе и для целей индикации антропогенного воздействия на природу региона.

Литература

Глава 1

1. Борисов В.М., Пономаренко В.П., Семенов В.Н. *Биоресурсы Баренцева моря и рыболовство во второй половине XX века. Экология промысловых видов рыб Баренцева моря*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2001, с. 139–195.
2. Добровольский А.Д., Залогин Б.С. *Моря СССР*. Москва, Изд-во МГУ, 1982, 192 с.
3. Зонн И.С., Костяной А.Г. *Баренцево море: Энциклопедия*. Матишов Г.Г., ред. Москва, Международные отношения, 2011, 272 с.
4. Зенкевич Л.А. *Моря СССР, их фауна и флора*. Москва, Учпедгиз, 1951, 366 с.
5. *Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР*. Т. 1. Баренцево море. Вып. 1. Терзиев Ф.С., ред. Ленинград, Гидрометеиздат, 1990, с. 198–204, 227–231.
6. Возжинская В.Б. *Донные макрофиты Белого моря*. Москва, Наука, 1986, 190 с.
7. Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики)*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2003, 308 с.
8. Зинова А.Д. Состав и фитогеографическое деление арктической водорослевой флоры. *Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана*. Голиков А.И., ред. Ленинград, Наука, 1974, с. 12–13.
9. Возжинская В.Б., Блинова Е.И. Морские макрофиты и растительные ресурсы океана. *Основы биологической продуктивности и ее использование*. Москва, Наука, 1971, с. 137–171.
10. Блинова Е.И. Распределение, запасы и годовая продукция доминирующих видов водорослей литорали Мурманского побережья Баренцева моря. *Растительные ресурсы*. 1969, т. 5 (2), с. 163–173.
11. Блинова Е.И. *Водоросли-макрофиты и травы морей Европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура)*. Москва, Изд-во ВНИРО, 2007, 114 с.
12. Кийко О.А., Погребов В.Б. Статистический анализ пространственно-временной структуры донного населения Баренцева моря и прилежащих акваторий. *Биология моря*. 1998, т. 24, № 1, с. 3–9.
13. Сапожников Ф.В. Диатомовые водоросли Западного побережья архипелага Новая Земля (Баренцево море). *Вопросы современной альгологии*. 2012, № 2 (2). URL: <http://algology.ru/123>
14. Sakshaug E., Johnsen G., Kristiansen S. Phytoplankton and primary production. *Ecosystem Barents Sea*. Trondheim, Tapir Academic Press, 2009, pp. 167–208.
15. Dalpadado P., Arrigo K.R., Hjøllø S.S., Rey F., Ingvaldsen R.B. Productivity in the Barents Sea. Response to Recent Climate Variability. *PLoS ONE*. 2014, vol. 9 (5), p. e95273.
16. Макаревич П.Р. Первичная продукция Баренцева моря. *Вестник МГТУ*. 2012, т. 15, № 4, с. 786–793.
17. Rat'kova T.N., Wassmann P. Sea ice algae in the White and Barents Seas: composition and origin. *Polar Res*. 2005, vol. 24, pp. 95–110.
18. Sakshaug E. Biomass and productivity distributions and their variability in the Barents Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 341–350.
19. Дегтерева А.А. Зависимость численности и биомассы планктона от температуры в юго-западной части Баренцева моря. *Труды ПИНРО*. 1973, вып. 33, с. 13–23.
20. Дегтерева А.А. Закономерности количественного развития зоопланктона в Баренцевом море. *Труды ПИНРО*. 1979, вып. 43, с. 22–53.
21. Hirche H.J., Kosobokova K., Gaye B., Ingo H., Meon B., Nöthig E.M. Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison: The pelagic system of the Kara Sea — Communities and components of carbon flow. *Progress In Oceanography*. 2006, vol. 71, pp. 288–313.
22. Тимофеев С.Ф. *Экология морского зоопланктона*. Мурманск, Изд-во МГПИ, 2000, 216 с.
23. Зенкевич Л.А. *Биология морей СССР*. Москва, Наука, 1963, 739 с.
24. *Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря*. Матишов Г.Г., ред. Апатиты, Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1985, 218 с.
25. Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. Распределение биомассы зоопланктона в Баренцевом море в 2007 г. *Известия ТИНРО*. 2010, т. 161, с. 162–171.
26. Дробышева С.С. *Эвфаузииды Баренцева моря и их роль в формировании промысловой биопродукции*. Мурманск, Изд-во ПИНРО, 1994, 139 с.
27. Berge J. Unexpected Levels of Biological Activity during the Polar Night Offer New Perspectives on a Warming Arctic. *Current Biology*. 2015. URL: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2015.08.024>

28. Фомин О.К. Зоопланктон: вертикальное распределение. *Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря*. Апатиты, Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1985, с. 144–149.
29. Дворецкий В.Г. Современные исследования зоопланктона в Баренцевом море. *Труды Кольского научного центра РАН*. 2013, т. 1 (14), с. 161–182.
30. Kulakov M.Y., Pogrebov V.B., Timofeyev S.F., Chernova N.V., Kiyko O.A. Ecosystem of the Barents and Kara seas, coastal segment. Robinson A.R., Brink K.H., eds. *The Sea*. 2006, vol. 14, pp. 1135–1172.
31. List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. Sirenko B.I., ed. *Explorations of the fauna of the seas*. vol. 51 (59), St. Petersburg, 2001, 132 p.
32. Bluhm B.A., Gebruk A.V., Gradinger R., Hopcroft R.R., Huettmann F., Kosobokova K.N., Sirenko B.I., Weslawski J.M. Arctic marine biodiversity: An update of species richness and examples of biodiversity change. *Oceanography*. 2011, vol. 24 (3), pp. 232–248.
33. Любин П.А. Сравнительный анализ селективности методов промывки количественных проб бентоса, применявшихся в исследованиях на разрезе «Кольский меридиан». *Труды Кольского научного центра РАН*. 2016, № 2–3 (36), с. 43–64.
34. Wassmann P., Reigstad M., Haug T., Rudels B., Carroll M.L., Gabrielsen G.W., Falk-Petersen S., Denisenko S.G., Arashkevich E., Slagstad D., Pavlova O. Food webs and carbon flux in the Barents Sea. *Progress in Oceanography*. 2006, vol. 71 (2–4), pp. 232–287.
35. Денисенко С.Г. Зообентос Баренцева моря в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия. *Динамика морских экосистем и условия формирования биологического потенциала морей*. Владивосток, Дальнаука, 2007, с. 418–511.
36. Robins C.R., Ray G.C. *A field guide to Atlantic coast fishes of North America*. Boston, Houghton Mifflin Company, 1986, 354 p.
37. Долгов А.В. Видовой состав ихтиофауны и структура ихтиоценов Баренцева моря. *Известия ТИНРО*, 2004, т. 137, с. 177–195.
38. Греков А.А. и др. Международный промысел и состояние запасов донных рыб Баренцева моря и сопредельных вод. *Труды ВНИРО*. Водные биологические ресурсы. 2018, т. 174, с. 39–47.
39. Борисов В.М., Древетняк К.В., Греков А.А., Русских А.А. Использование рыбопромысловых запасов Баренцева моря и сопредельных вод отечественным флотом в 2013 г. *Труды ВНИРО*. Водные биологические ресурсы. 2016, т. 160, с. 95–115.
40. Горяев Ю.И. Орнитофауна Баренцева моря в весенний период 2016 года. *Труды Кольского научного центра РАН*. 2017, № 2–4 (44), с. 95–101.
41. Огнетов Г.Н., Матишов Г.Г., Воронцов А.В. *Кольчатая нерпа арктических морей России: распределение и оценка запасов*. Мурманск, Изд-во ММБИ КНЦ РАН, 2003, 37 с.
42. *The Barents Sea. Ecosystem, resources, management*. Jakobsen T., Ozhigin V., eds. Trondheim, Norway, Tapir Academic Press, 2011, 825 p.
43. *Климат морей России и ключевых районов Мирового океана*. Электронный атлас Единой системы информации об обстановке в Мировом океане (ЕСИМО). Обнинск, ВНИИГМИ МЦД, 2007.
44. *Лоция Баренцева моря*. Ч. II: От реки Ворьема до пролива Карские Ворота и Западные берега островов Новая Земля. ГУНиО МО, Санкт-Петербург, 2006, 496 с.
45. Павлидис Ю.А., Никифоров С.Л., Огородов С.А., Тарасов Г.А. Печорское море: прошлое, настоящее, будущее. *Океанология*. 2007, т. 47, № 6, с. 927–939.
46. *Печорское море. Системные исследования (гидрофизика, гидрология, оптика, биология, химия, геология, экология, социоэкономические проблемы)*. Москва, Море, 2003, 502 с.
47. *Печорское море. Экологический атлас*. Санкт-Петербург, Галерея Печати, 2018, 143 с.
48. Юдахин Ф.Н., Губайдуллин М.Г., Коробов В.Б. *Экологические проблемы освоения нефтяных месторождений севера Тимано-Печорской провинции*. Екатеринбург, Изд-во УрО РАН, 2002, 315 с.
49. *Районы ограничения антропогенной деятельности: Печорское море. Нефтегазовый комплекс*. Мурманск, Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2014, 76 с.
50. Коренников С.П., Шошина Е.В. Состав и распределение водорослей в юго-восточной части Баренцева моря от мыса Микулкин до мыса Русский Заворот. *Ботанический журнал*. 1980, т. 65 (60), с. 855–859.
51. *Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря*. Матишов Г.Г., отв. ред. Апатиты, Изд-во Кольского НЦ РАН, 1996, 162 с.
52. Васютина Н.П. Фитопланктон юго-восточной части Баренцева моря в июле—августе 1977 г. *Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР*. Москва, Гидрометеоиздат, 1991, с. 127–134.
53. Макаревич П.Р. Весеннее состояние микрофитопланктонного сообщества юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей на акваториях, покрытых льдами. *Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути)*. Апатиты, КНЦ РАН, 1998, с. 138–149.
54. Ведерников В.И., Гагарин В.И., Буренков В.И. Особенности распределения первичной продукции и хлорофилла в Печорском море в августе—сентябре 1998 г. *Океанология*. 2001, т. 41, № 1, с. 69–79.

55. Паутова Л.А. *Фитопланктон Печорского моря. Печорское море. Системные исследования (гидрофизика, гидрология, оптика, биология, химия, геология, экология, социоэкономические проблемы)*. Москва, Море, 2003, с. 171–194.
56. Трошков В.А., Македонская И.Ю. Планктонные исследования в юго-восточной части Баренцева моря в 2001–2002 гг. *Материалы отчетной сессии Северного отделения ПИНРО по итогам Научно-исследовательских работ 2001–2002 гг.* Архангельск, 2003, с. 57–63.
57. Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G. Summer mesozooplankton structure in the Pechora Sea (south-eastern Barents Sea). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2009, vol. 84, pp. 11–20.
58. *Отчет по выполнению работ «Сбор и анализ фондовых данных для разработки программы мониторинга окружающей среды и состояния недр лицензионного участка «Западно-Матвеевский» в соответствии с нормативными требованиями»*. Москва, 2014.
59. Denisenko S.G., Denisenko N.V., Dahle S., Cochrane S.J. The zoobenthos of the Pechora Sea revisited: a comparative study. *Pechora Sea Environments: past, present and future. Ber. Polarforsch. Meeresforsch.* 2005, vol. 501, pp. 55–73.
60. Денисенко С.Г. *Макрозообентос Баренцева моря в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия. Дис. ... д-ра биол. наук.* Санкт-Петербург, 2008, 465 с.: ил.
61. Denisenko S.G., Denisenko N.V., Chaban E.M., Gagaev S.Yu., Petryashov V.V., Zhuravleva N.E., Sukhotin A.A. The current status of the macrozoobenthos around the Atlantic walrus haul-outs in the Pechora Sea (SE Barents Sea). *Polar Biology*. 2019.
62. Denisenko N.V., Denisenko S.G., Lehtonen K.K. Distribution of macrozoobenthos in an Arctic estuary (Pechora Bay, SE Barents Sea) during the spring flood period. *Polar Biology*. 2019.
63. Ануфриев В.В. Орнитофауна островов Печорского моря. *Arctic Environmental Research*. 2006, т. 1, с. 70–79.
64. Краснов Ю.В., Горяев Ю.И., Шавыкин А.А., Николаева Н.Г., Гаврило М.В., Черноок В.И. *Атлас птиц Печорского моря: распределение, численность, динамика, проблемы охраны*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2002, 164 с.
65. *Карское море. Экологический Атлас*. ООО «Арктический Научный Центр», Москва, 2016, 272 с. (Серия: «Атласы морей Российской Арктики»).
66. Зацепин А.Г., Завьялов П.О., Кременецкий В.В., Поярков С.Г., Соловьев Д.М. Поверхностный опресненный слой в Карском море. *Океанология*. 2010, т. 50, № 5, с. 698–708.
67. Иванов Р.В., Полубелов Д.А., Соболева А.А. Характеристика ледовых условий работы гидрографических судов в Карском море. *Вестник государственного университета морского и речного флота им. адмирала С.О. Макарова*. 2018, т. 10, № 6, с. 1211–1224.
68. Думанская И.О. Типовые ледовые условия на основных судоходных трассах морей европейской части России для зим различной суровости. *Труды гидрометеорологического научно-исследовательского центра Российской Федерации*. Москва, ФГБУ «Гидрометцентр России», 2013, № 350, с. 142–166.
69. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. 1999, т. 33, с. 14–24.
70. Зенкевич Л.А. *Избранные труды*. Москва, Наука, 1977, т. 1: Биология северных и южных морей СССР, 340 с.
71. Kulakov M.Y. Ecosystem of the Barents and Kara seas, coastal segment. *The Sea: ideas and observations on progress in the study of the seas*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2004, pp. 1135–1172.
72. Deubel H., Engel M., Fetzter I., Gagaev S., Hirche H.-J., Klages M., Larionov V., Lubin P., Lubina O., Nöthig E.-M., Okolodkov Y., Rachor E. The southern Kara Sea ecosystem: Phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off. *Proc. Mar. Sci.* 2003, vol. 6, pp. 237–265.
73. Демидов А.Б., Мошаров С.А., Маккаев П.Н. Роль абиотических и биотических факторов в формировании первичной продукции Карского моря в осенний период. *Океанология*. 2015, т. 55, № 4, с. 592–604.
74. Демидов А.Б., Шеберстов С.В., Гагарин В.И. Пространственная изменчивость первичной продукции и продукционное районирование Карского моря по данным сканера MODIS-Aqua. *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2018, т. 15, № 7, с. 153–162.
75. Мошаров С.А. Распределение первичной продукции и хлорофилла "а" в Карском море в сентябре 2007 г. *Океанология*. 2010, т. 50, № 6, с. 933–941.
76. Суханова И.Н., Флинт М.В., Георгиева Е.Ю., Ланге Е.К., Кравчишина М.Д., Демидов А.Б., Недоспасов А.А., Полухин А.А. Структура сообществ фитопланктона в восточной части моря Лаптевых. *Океанология*. 2017, т. 57, с. 86–102.
77. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. Структура зоопланктонных сообществ в области эстуарной фронтальной зоны реки Обь. *Океанология*. 2010, т. 50, № 5, с. 809–822.
78. Fetzter I., Hirche H.J., Kolosova E.G. The influence of freshwater discharge on the distribution of zooplankton in the southern Kara Sea. *Polar Biology*. 2002, vol. 25, pp. 404–415.
79. Арашкевич Е.Г. Роль зоопланктона в трансформации органического вещества в Обском эстуарии, шельфовых и глубоководных районах Карского моря. *Океанология*. 2010, т. 50, № 5, с. 823–836.

80. *Атлас биологического разнообразия морей и побережий российской Арктики*. Москва, WWF России, 2011, 64 с.
81. Udalov A.A., Vedenin A.A., Chava A.I. Benthic Fauna of Stepovoi Bay (Novaya Zemlya Archipelago, Kara Sea). *Океанология*. 2018, vol. 58, № 6, pp. 923–932.
82. Vedenin A.A., Galkin S.V., Kozlovskiy V.V. Macrobenthos of the Ob Bay and adjacent Kara Sea shelf. *Polar Biology*. 2015, vol. 38 (6), pp. 829–844.
83. Есипов В.К. *Рыбы Карского моря*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1952, 145 с.
84. Андрияшев А.П. *Рыбы северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1954, 566 с.
85. Решетников Ю.С. *Экология и систематика сиговых рыб*. Москва, Наука, 1980, 301 с.
86. Евсеева А.М., Ширяев Д.М. Орнитофауна острова Шокальского, Карское море. *Русский орнитологический журнал*. 2015, т. 24 (1226), с. 4490–4494.
87. *Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути)*. Апатиты, Изд-во КРЦ РАН, 1998, 467 с.
88. *Экологический Атлас. Море Лаптевых*. ООО «Арктический Научный Центр». Москва, 2017, 303 с.
89. Залогин Б.С., Косарев А.Н. *Моря*. Москва, Мысль, 1999, 400 с.
90. Krause-Jensen D., Marbà N., Olesen B., Sejr M.K., Christensen P.B., Rodrigues J. Seasonal sea ice cover as principal driver of spatial and temporal variation in depth extension and annual production of kelp in Greenland. *Glob. Change Biol.* 2012, vol. 18, pp. 2981–2994.
91. Widdowson T.B. A taxonomic revision of the genus *Alaria* Greville. *Syesis*. 1970, vol. 4, pp. 11–49.
92. Luning K. *Seaweeds. Their environment, biogeography, and ecology*. John Wiley & Sons, 1990.
93. Гуков А.Ю. *Экология донных биоценозов морей Лаптевых и Восточно-Сибирского: автореферат дис. ... д-ра биол. наук*. Якутск, 2013, 50 с.
94. Schmid V.K., Piepenburg D., Golikov A.A., Juterzenka von K., Petryashov V.V., Michael Spindler M. Trophic pathways and carbon flux patterns in the Laptev Sea. *Progress in Oceanography*. 2006, vol. 71, pp. 314–330.
95. Гуков А.Ю. *Экосистема Сибирской полярной льдины*. Москва, Научный Мир, 1999, 334 с.
96. Tuschling K. Phytoplankton ecology in the arctic Laptev Sea: A comparison of three seasons. *Report Polar Res.* 2000, vol. 347, pp. 1–144.
97. Shuxian Z., Jianfeng H., Guizhong W., Shaojing L. Abundance, biomass and composition of spring ice algal and phytoplankton communities of the Laptev Sea (Arctic). *Chinese J. Polar Science*. 2005, vol. 16, pp. 70–80.
98. Sorokin Y.I., Sorokin P.Y. Plankton and primary production in the Lena River estuary and in the south-eastern Laptev Sea. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 1996, vol. 43, pp. 399–418.
99. Кособокова К.Н. Стратегия размножения и плодовитость массовых видов копепод зоопланктона моря Лаптевых. *Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93*. Санкт-Петербург, Гидрометеиздат, 1994, с. 289–298.
100. Lischka S., Knickmeier K., Hagen W. Mesozooplankton assemblages in the shallow Arctic Laptev Sea in summer 1993 and autumn 1995. *Polar Biology*. 2001, vol. 24, pp. 186–199.
101. Сиренко Б.И. К изученности фауны моря Лаптевых и сопредельных акваторий. *Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. Исследование фауны морей*. Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 2004, вып. 54 (62), ч. I, с. 5–8.
102. Карамушко О.В. Разнообразие и структура ихтиофауны северных морей России. *Труды Кольского научного центра РАН*. 2013, т. 1 (14), с. 127–135.
103. Никифоров С.Л. *Рельеф шельфа морей Российской Арктики. Дис. ... д-ра геогр. наук*. Москва, 2006, 314 с.
104. Галкина В.Н., Рура А.Д., Гагаев С.Ю. Фитопланктон и его продукция в Чаунской губе Восточно-Сибирского моря. *Исследование фауны морей*. 1994, т. 47, с. 112–120.
105. Okolodkov Y.B. Vertical distribution of algae and nutrients in the first year ice from the East Siberian Sea in May 1987. *Ботанический журнал*. 1996, т. 87, с. 34–40.
106. Яшнов В.А. *Планктическая продуктивность северных морей СССР*. Москва, Изд. МОИП, 1940, 85 с.
107. Павштикс Е.А. Состав и количественное распределение зоопланктона в Восточно-Сибирском море. *Исследования фауны морей*. 1994, вып. 48 (56), с. 17–46.
108. Кособокова К.Н. *Зоопланктон Арктического бассейна. Структура сообществ, экология, закономерности распределения*. Москва, ГЕОС, 2012, 272 с.
109. Kosobokova K.N., Hirche H.-J. A seasonal comparison of zooplankton communities in the Kara Sea — with special emphasis on overwintering traits. *Estuar. Coas. Shelf Sci.* 2016, vol. 175, pp. 146–156.
110. Фауна Восточно-Сибирского моря, закономерности развития и количественного распределения донных сообществ. *Исследования фауны морей*. Санкт-Петербург, 2010, вып. 66 (74), 249 с.
111. Matishov G.G., Matishov D.G. Main problems of Arctic marine ecosystem studies. *Berichte zur Polar und Meeresforschung*. 2012, vol. 640, pp. 26–47.

112. Семин В.Л., Зимина О.Л. Предварительные данные о мегабентосе моря Лаптевых и западной части Восточно-Сибирского моря. *Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Арктическое морское природопользование в XXI веке — современный баланс научных традиций и инноваций (к 80-летию ММБИ КНЦ РАН)»*. Мурманск, 1–3 апреля 2015. Апатиты, КНЦ РАН, 2015, с. 218–220.
113. Дильман А.Б. *Биогеография морских звезд Северной Атлантики и Арктики. Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Москва, 2009, 24 с.
114. Глебов И.И., Надточий В.А., Савин А.Б., Слабинский А.М., Борилко О.Ю., Чульчечков Д.Н., Соколов А.С. Результаты комплексных исследований в Восточно-Сибирском море в августе 2015 г. *Известия ТИНРО*. 2016, т. 186, с. 81–92.
115. Голубев С.В., Суин М.В. Материалы по летней орнитофауне приморских ландшафтов Северной Чукотки. *ДВ Орн. журнал*, 2014, № 4, с. 20–41.
116. Матишов Г.Г., Мишин В.Л., Воронцов А.В. Результаты териологических наблюдений по трассе Севморпути в 1999 г. *Доклады Академии Наук*. 2000, т. 370, № 2, с. 277–280.
117. *Национальный Атлас России*. Т. 2. Природа. Экология. Мин. транспорта РФ. Федеральное агентство геодезии и картографии. Москва, 2007, 496 с.
118. Okolodkov Y.B. Cryopelagic flora of the Chukchi, East Siberian and Laptev Seas. *Proc. Nat. Inst. Polar Res. Symp. Polar Biol.* 1992, vol. 5, pp. 28–43.
119. Arrigo K.R., Perovich D.K., Pickart R.S., Brown Z.W., van Dijken G.L., Lowry K.E., Mills M.M., Palmer M.A., Balch W.M., Bahr F., Bates N.R., Benitez-Nelson C., Bowler B., Brownlee E., Ehn J.K., Frey K.E., Garley R., Laney S.R., Lubelczyk L., Mathis J., Matsuoka A., Mitchell B.G., Moore G.W.K., Ortega-Retuerta E., Pal S., Polashenski C.M., Reynolds R.A., Schieber B., Sosik H.M., Stephens M., Swift J. H. Massive phytoplankton blooms under Arctic sea ice. *Science*. 2012, vol. 336 (6087), p. 1408.
120. Гогорев Р.М., Околотков Ю.Б. Видовой состав планктонных и ледовых водорослей в Чукотском море и заливе Лаврентия Берингова моря в августе 1991 г. *Ботанический журнал*. 1996, т. 81, № 5, с. 35–42.
121. Coachman L., Shigaev V. Northern Bering- Chukchi Sea ecosystem: the physical basis. *Results of the third joint US-USSR Bering and Chukchi Seas expedition (BERPAC)*. Summer 1988. US Fish and Wildlife Service. Nagel P.A., ed. Washington, 1992, pp. 17–27.
122. Robie W.S., McRoy R., Springer A.M. Phytoplankton biomass distribution in the Northern Bering Sea and Southern Chukchi Seas basis. *Results of the third joint US-USSR Bering and Chukchi Seas expedition (BERPAC)*. Summer 1988. US Fish and Wildlife Service. Nagel P.A., ed. Washington, 1992, pp. 123–127.
123. Ershova E.A., Hopcroft R.R., Kosobokova K.N. Inter-annual variability of summer mesozooplankton communities of the western Chukchi Sea: 2004–2012. *Polar Biology*. 2015, vol. 9, pp. 1461–1481.
124. Denisenko N.V., Grebmeier J.M. Spatial patterns of bryozoan fauna biodiversity and issues of biogeographic regionalization of the Chukchi Sea. *Oceanography*. 2015, vol. 28, no. 3, pp. 134–145.
125. Grebmeier J., Bluhm B., Cooper L., Danielson S., Arrigo R.K., Blanchard A., Clarke J., Day H.R., Frey K., Gradinger R., Kedra M., Konar B., Kuletz K., Lee H.S., Lovvorn J., Norcross B., Okkonen R.S. Ecosystem Characteristics and Processes Facilitating Persistent Macro-benthic Biomass Hotspots and Associated Benthivory in the Pacific Arctic. *Progress in Oceanography*. 2015, vol. 136.
126. Denisenko S.G., Grebmeier J.M., Cooper L.W. Assessing bioresources and standing stock of zoobenthos (key species, high taxa, trophic groups) in the Chukchi Sea. *Oceanography*. 2015, vol. 28 (3), pp. 146–57.
127. Blanchard A.L. Benthic ecology of the northeastern Chukchi Sea. Part I. Environmental characteristics and macrofaunal community structure, 2008–2010. *Continental Shelf Research*. 2013, vol. 67, pp. 52–66.
128. Сиренко Б.И., Гагаев С.Ю. Необычное обилие макробентоса и тихоокеанские вселенцы в Чукотском море. *Биология моря*. 2007, т. 33, № 6, с. 399–407.
129. Датский А.В. Ихтиофауна Чукотского моря и перспективы ее промыслового использования. *Вопросы ихтиологии*. 2015, т. 55 (2), с. 165.
130. Удовик Д.А., Соловьев Б.А., Кузнецова Д.М., Шпак О.В., Платонов Н.Г., Глазов Д.М., Рожнов В.В. Наблюдения за морскими млекопитающими в морях Российской Арктики с борта научно-экспедиционного судна «Михаил Сомов» в 2010 и 2011 гг. *Сборник научных трудов по материалам XVIII Международной конференции «Морские млекопитающие Голарктики»*. Суздаль, 24–28 сентября 2012 г.

Глава 2

1. Ляшенко О.А. *Биоиндикация и биотестирование в охране окружающей среды*. Санкт-Петербург, Изд-во СПб ГТУРП, 2012, 67 с.
2. Криволицкий Д.А., Степанов А.М., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А. Экологическое нормирование на примере радиоактивного и химического загрязнения экосистем. *Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС*. Москва, Наука, 1988, с. 4–16.
3. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. *Количественная гидроэкология: методы системной идентификации*. Тольятти, ИЭВБ РАН, 2003, 463 с.
4. Манн Р.Е. Структура систем комплексного мониторинга в целях обеспечения заблаговременного обнаружения экологических изменений состояния окружающей среды. *Тр. 3-го Международ. симпоз. «Ком-*

- плексный глобальный мониторинг состояния биосферы». Ленинград, Гидрометеиздат, 1986, т. 1, с. 39–59.
5. Соколов В.Е., Шаланки Я., Криволицкий Д.А. Международная программа по биоиндикации антропогенного загрязнения природной среды. *Экология*. 1990, № 2, с. 30–34.
 6. Криволицкий Д.А., Шаланки Я., Гусев А.А. Международное сотрудничество в области биоиндикации антропогенных изменений среды. *Биоиндикация и биомониторинг*. Москва, Наука, 1991, с. 5–9.
 7. Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор). *Биология внутренних вод*. 2000, № 1, с. 68–82.
 8. Шуйский В.Ф., Максимова Т.В., Петров Д.С. Биоиндикация качества водной среды, состояния пресноводных экосистем и их антропогенных изменений. *Сб. научн. докл. VII Междунар. конф. «Экология и развитие Северо-Запада России»*. Санкт-Петербург, 2–7 августа 2002 г. Санкт-Петербург, Изд-во МАНЭБ, 2002, с. 1–22.
 9. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. *Комплексные критерии экологического состояния водных объектов: экспертный и статистический подход. Количественные методы экологии и гидробиологии*. Розенберг Г.С., отв. ред. Тольятти, СамНЦ РАН, 2005, с. 139–148.
 10. Olive J.H., Jackson J.L., Bass J. Benthic macroinvertebrates as index of water quality in the upper land Lynda, Savisky Timothy. *Ohio J. Sci.* 1988, vol. 88 (3), pp. 91–98.
 11. Chaphekar S.B. An overview on bio-indicators. *J. Environ. Biol.* 1991, vol. 12, pp. 163–168.
 12. Goodsell P.J., Underwood A.J., Chapman M.G. Evidence necessary for taxa to be reliable indicators of environmental conditions or impacts. *Marine Pollution Bulletin*. 2009, vol. 58, no 3, pp. 323–331.
 13. Ponti M., Vadrucchi M.R., Orfanidis S., Pinna M. Biotic indices for ecological status of transitional water ecosystems. *Transitional Waters Bulletin*. 2012, vol. 3 (3), pp. 32–90.
 14. Bakanov A. The use of macrozoobenthos for the detection and assessment of water pollution. *Symposium on monitoring of water pollution*. Borok, IBIW RAS, 1994, p. 6.
 15. Birk S., Bonne W., Borja A., Brucet S., Courrat A., Poikane S., Hering D. Three hundred ways to assess Europe's surface waters: an almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecological Indicators*. 2012, vol. 18, pp. 31–41.
 16. Goodnight C.J., Whitley L.S. Oligochaetes as indicator of pollution. *Proc. 15th Annual Industrial Waste Conf.* Pardue: Univ. Eng. Ext., Ser. 106, № 45. 1961, pp. 139–142.
 17. Bazzanti M., Seminara M., Tamorri C. Comunita macrobentonica profonda di un lago impereutrofo sottoposto a variazioni di livello (lago di Canterro, Italia centrale): applicazione comparata di alcuni indici di diagnosi biologica. *Acqua aria*. 1990, № 6, pp. 491–496.
 18. Хокс Х.А. Биологический контроль качества речной воды. *Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям*. Ленинград, Гидрометеиздат, 1977, с. 176–188.
 19. Washington H.G. Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Res.* 1984, vol. 18, no. 6, pp. 653–694.
 20. Брагинский Л.П. Некоторые принципы классификации пресноводных экосистем по уровням токсической загрязненности. *Гидробиологический журнал*. 1985, т. 21, № 6, с. 65–74.
 21. Dauvin J.C. Expertise in coastal zone environmental impact assessments. *Marine Pollution Bulletin*. 2005, vol. 50, pp. 107–110.
 22. Salas F., Marcos C., Neto J.M., Patrício J., Pérez-Ruzafa A., Marques J.C. User-friendly guide for using benthic ecological indicators in coastal and marine quality assessment. *Ocean & Coastal Management*. 2006, vol. 49, no. 5, pp. 308–331.
 23. Rapport D.J., Costanza R., McMichael A.J. Assessing ecosystem health. *Trends Ecol. Evol.* 1998, vol. 13, pp. 397–402.
 24. Paetzold A., Warren P.H., Maltby L.L. A framework for assessing ecological quality based on ecosystem services. *Ecological Complexity*. 2010, vol. 7 (3), pp. 273–281.
 25. Costanza R., Norton B., Haskell B. *Ecosystem health: new goals for environmental management*. Island Press, 1992.
 26. Palmer M.A., Febria C.M. The heartbeat of ecosystems. *Science*. 2012, vol. 336, pp. 1393–1394.
 27. O'Brien A., Townsend K., Hale R., Sharley D., Pettigrove V. How is ecosystem health defined and measured? A critical review of freshwater and estuarine studies. *Ecological Indicators*. 2016, 69, pp. 722–729.
 28. Gibson G.R., Bowman M.L., Gerritsen J., Snyder B.D. *Estuarine and coastal marine waters: bioassessment and biocriteria technical guidance*. EPA 822-B-00-024. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Water. Washington, DC, 2000.
 29. Nybø S., Certain G., Skarpaas O. The Norwegian Nature Index — state and trends of biodiversity in Norway. *Norsk Geografisk Tidsskrift [Norwegian Journal of Geography]*. 2012, vol. 66, pp. 241–249.
 30. Underwood A.J. Beyond BACI: experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural populations. *Marine and Freshwater Research*. 1991, vol. 42, no. 5, pp. 569–587.
 31. Underwood A.J. The mechanics of spatially replicated sampling programmes to detect environmental impacts in a variable world. *Australian Journal of Ecology*. 1993, vol. 18, no. 1, pp. 99–116.

32. Underwood A.J. On beyond BACI: sampling designs that might reliably detect environmental disturbances. *Ecological applications*. 1994, vol. 4, no. 1, pp. 3–15.
33. Schroeter S.C., Dixon J.D., Kastendiek J., Smith R.O., Bence J.R. Detecting the ecological effects of environmental impacts: a case study of kelp forest invertebrates. *Ecological Applications*. 1993, vol. 3, no. 2, pp. 331–350.
34. Smith E.P. BACI design. *Encyclopedia of environmetrics*. Wiley, NY.
35. Underwood A.J., Chapman M.G. 2003. Power, precaution, Type II error and sampling design in assessment of environmental impacts. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2002, vol. 296, no. 1, pp. 49–70.
36. Левич А.П., Булгаков Н.Г., Рисник Д.В., Милько Е.С. Экологический контроль окружающей среды по данным биологического и физико-химического мониторинга природных объектов. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2010, № 2, с. 199–207.
37. Левич А.П., Булгаков Н.Г., Максимов В.Н., Рисник Д.В. «In situ» – технология установления локальных экологических норм. *Вопросы экологического нормирования и разработка системы оценки состояния водоемов*. Павлов Д.С., Розенберг Г.С., Шатуновский М.И., ред. Москва, Т-во научных изданий КМК, 2011, с. 29–55.
38. Левич А.П., Булгаков Н.Г., Рисник Д.В., Максимов В.Н. Биоиндикация, экологическая диагностика и нормирование в методах мониторинга пресноводных экосистем. *Сб. мат. Междунар. конф. «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем»*. Санкт-Петербург, Любавич, 2011, с. 6–12.
39. Рисник Д.В., Беляев С.Д., Булгаков Н.Г., Левич А.П., Максимов В.Н., Мамихин С.В., Милько Е.С., Фурсова П.В., Ростовцева Е.Л. Подходы к нормированию качества окружающей среды. Законодательные и научные основы существующих систем экологического нормирования. *Успехи современной биологии*. 2012, т. 132, № 6, с. 531–550.
40. Salanki J. New avenues in the biological indication of environmental pollution. *Acta biol. hung.* 1989, vol. 40, no. 4, pp. 295–328.
41. Widdows J., Donkin P. Role of physiological energetics in ecotoxicology. *Compar. Biochem. & Physiol.* 1991, vol. 2, no. 1, pp. 69–75.
42. Hall T.M., Merlini L. Concentrations of Cr, Pb, Cu and Mn in some biotic and abiotic components of the benthic ecosystem of the Toce river and Isole Borromeo basin (Lake Maggiore, Italy). II. Oligochaetes and other invertebrates. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 1979, vol. 37, pp. 23–32.
43. Fowler S.W., Teyssié J.L. Assimilation and excretion of selected heavy metals and radionuclides ingested by seastars. *Radioprot. Colloq.* 1997, vol. 32, pp. 317–322.
44. Sugni M., Mozzi D., Barbaglio A., Bonasoro F., Carnevali M.D.C. Endocrine disrupting compounds and echinoderms: new ecotoxicological sentinels for the marine ecosystem. *Ecotoxicology*. 2007, vol. 16 (1), pp. 95–108.
45. Serfor-Armah Y., Nyarko B.J.B., Osae E.K., Carboo D., Anim-Sampong S., Seku F. Rhodophyta seaweed species as bioindicators for monitoring toxic element pollutants in the marine ecosystem of Ghana. *Water, air, and soil pollution*. 2001, vol. 127 (1–4), pp. 243–253.
46. Cairrão E., Pereira M.J., Pastorinho M.R., Morgado F., Soares A.M., Guilhermino L. *Fucus* spp. as a mercury contamination bioindicator in coastal areas (Northwestern Portugal). *Bulletin of environmental contamination and toxicology*. 2007, vol. 79 (4), pp. 388–395.
47. Żbikowski R., Szefer P., Latała A. Comparison of green algae *Cladophora* sp. and *Enteromorpha* sp. as potential biomonitors of chemical elements in the southern Baltic. *Science of the total environment*. 2007, vol. 387, no. 1, pp. 320–332.
48. Chakraborty S., Bhattacharya T., Singh G., Maity J.P. Benthic macroalgae as biological indicators of heavy metal pollution in the marine environments: A biomonitoring approach for pollution assessment. *Ecotoxicology and environmental safety*. 2014, vol. 100, pp. 61–68.
49. McGeer J.C., Brix K.V., Skeaff J.M., DeForest D.K., Brigham S.I., Adams W.J., Green A. Inverse relationship between bioconcentration factor and exposure concentration for metals: implications for hazard assessment of metals in the aquatic environment. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2003, vol. 22 (5), pp. 1017–1037.
50. Mountouris A., Voutsas E. A review of bioconcentration factor (BCF) and bioaccumulation factor (BAF) assessments for organic chemicals in aquatic organisms. *Environ. Rev.* 2006, vol. 14, no. 4, pp. 257–297.
51. Judd N., Tear L., Toll J. From sediment to tissue and tissue to sediment: an evaluation of statistical bioaccumulation models. *Integr. Environ. Assess. Manag.* 2014, vol. 10, no. 1, pp. 102–113.
52. Липеровская Е.С., Пчелкина Н.В. Изменения гидробиологических характеристик р. Москвы в нижнем течении в 1963–1969 гг. *Сб. раб. Процессы загрязнения и самоочищения реки Москвы*. Москва, Стройиздат, 1972, с. 120–130.
53. Warwick W.F. Morphological abnormalities in Chironomidae (Diptera) larvae as measures of toxic stress in freshwater ecosystems: indexing antennal deformities in *Chironomus Meigen*. *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1985, vol. 42, no. 12, pp. 1881–1914.
54. Sindermann C.J. Interactions of pollutants and disease in marine fish and shellfish. *Pathobiology of Marine and Estuarine Organisms*. 1993, pp. 451–482.
55. Vanurk G., Kerkum F.C.M. Misvormingen bij muggellarvon uit Nederlandse poortvlaktewateren. *Tijdschr. watervoorz. en afvalwaterbehandel.* 1986, vol. 19, no. 26, pp. 624–627.

56. Madden C.P., Sulter P.J., Nicholson B.S., Austin A.D. Deformites in chironomid larvae as indicators of pollution (pesticide) stress. 11th Int. Symp. Chironomidae, Amsterdam, 12–14 Aug., 1991. *Neth. J. Aquat. Ecol.* 1993, vol. 26, no. 2–4, pp. 551–557.
57. Aagaard A., Andersen B.B., Depledge M.H. Simultaneous monitoring of physiological and behavioural activity in marine organisms using non-invasive, computer-aided techniques. *Marine ecology progress series.* 1991, vol. 73, no. 2, pp. 277–282.
58. Kholodkevich S.V., Ivanov A.V., Kurakin A.S., Kornienko E.L., Fedotov V.P. Real time biomonitoring of surface water toxicity level at water supply stations. *Environmental Bioindicators.* 2008, vol. 3 (1), pp. 23–34.
59. Ипатов А.А., Бахмет И.Н., Екимов Д.А., Кулдин Н.А. Автоматическая система раннего оповещения об экологической опасности на водоемах и ее апробация. *Тр. Карельского научного центра РАН. Сер. Экспериментальная биология.* 2016, № 12, с. 80–86.
60. Piet G., Pranovi F. A review of the indicators for ecosystem structure and functioning. INDECO. *Development of Indicators of Environmental Performance of the Common Fisheries Policy.* 2005, vol. 74.
61. Khlebovich V.V. Selection and criteria for biological indicator species for Arctic monitoring. *Marine pollution bulletin.* 1997, vol. 35 (7–12), pp. 381–383.
62. Zettler M.L., Proffitt C.E., Darr A., Degraer S., Devriese L. On the myths of indicator species: issues and further consideration in the use of static concepts for ecological applications. *PLoS ONE.* 2013, vol. 8 (10).
63. Fleischer D., Zettler M.L. An adjustment of benthic ecological quality assessment to effects of salinity. *Marine Pollution Bulletin.* 2009, vol. 58 (3), pp. 351–357.
64. Simberloff D. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological conservation.* 1998, vol. 83 (3), pp. 247–257.
65. Carignan V., Villard M.A. Selecting indicator species to monitor ecological integrity. *Environmental monitoring and assessment.* 2002, vol. 78 (1), pp. 45–61.
66. Lindenmayer D.B., Manning A.D., Smith P.L., Possingham H.P., Fischer J., Oliver I., McCarthy M.A. The focal species approach and landscape restoration: a critique. *Conservation biology.* 2002, vol. 16 (2), pp. 338–45.
67. Attrill M.J., Depledge M.H. Community and population indicators of ecosystem health: targeting links between levels of biological organisation. *Aquat. Toxicol.* 1997, vol. 38, pp. 183–197.
68. Bergen M., Cadien D., Dalkey A., Montagne D.E., Smith R.W., Stull J.K., Velarde R.G., Weisberg S.B. Assessment of benthic infaunal condition on the mainland shelf of southern California. *Environmental Monitoring and Assessment.* 2000, vol. 64, pp. 421–434.
69. Smith R.W., Bergen M., Weisberg S.B., Cadien D., Dalkey A., Montagne D., Stull J.K., Velarde R.G. Benthic response index for assessing infaunal communities on the mainland shelf of southern California. *Ecological Applications.* 2001, vol. 11, pp. 1073–1087.
70. Сб. мат. Междунар. конф. «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем». Санкт-Петербург, Любавич, 2011, 264 с.
71. van Dolah R.F., Hyland J.L., Holland A.F., Rosen J.S., Snoots T.R. A benthic index of biological integrity for assessing habitat quality in estuaries of the southeastern USA. *Marine Environmental Research.* 1999, vol. 48, pp. 269–283.
72. Dauvin J.C., Ruellet T. Polychaete/amphipod ratio revisited. *Marine Pollution Bulletin.* 2007, vol. 55, pp. 215–224.
73. Dauvin J.-C., Ruellet T. The estuarine quality paradox: is it possible to define an ecological quality status for specific modified and naturally stressed estuarine ecosystems? *Marine Pollution Bulletin.* 2009, vol. 59, pp. 38–47.
74. Dauvin J.C., Andrade H., de-la-Ossa-Carretero J.A., Del-Pilar-Ruso Y., Riera R. Polychaete/amphipod ratios: An approach to validating simple benthic indicators. *Ecological Indicators.* 2016, vol. 63, pp. 89–99.
75. Somerfield P.J., Clarke K.R. Taxonomic levels, in marine community studies, revisited. *Marine Ecology Progress Series.* 1995, vol. 127, pp. 113–119.
76. Olsford F., Somerfield P.J., Carr M.R. Relationships between taxonomic resolution and data transformations in analyses of a macrobenthic community along an established pollution gradient. *Marine Ecology Progress Series.* 1997, vol. 149, pp. 173–181.
77. Olsford F., Somerfield P.J., Carr M.R. Relationships between taxonomic resolution, macrobenthic community patterns and disturbance. *Marine Ecology Progress Series.* 1998, vol. 172, pp. 25–36.
78. Mistri M., Rossi R. Levels of taxonomic resolution and choice of transformation sufficient to detect community gradients: An approach to hard-substrata benthic studies. *Italian Journal of Zoology.* 2000, vol. 67, no. 2, pp. 163–167.
79. Mistri M., Rossi R. Taxonomic sufficiency in lagoonal ecosystems. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 2001, vol. 81, pp. 339–340.
80. Sfriso A., La Rocca B., Godini E. Inventario di taxa macroalgali in tre aree della laguna di Venezia a differente livello di trofia. *Societa Veneziana Scienze Naturali.* 2002, vol. 27, pp. 85–99.
81. Santelices B., Bolton J.J., Meneses I. Marine algal communities. Witman J.D., Roy K., eds. *Marine macroecology.* University of Chicago Press, 2009, pp. 153–194.

82. Austen M.C., McEvoy A.J., Warwick R.M. The specificity of meiobenthic community responses to different pollutants: results from microcosm experiments. *Marine Pollution Bulletin*. 1994, 28, no. 9, pp. 557–563.
83. Austen M.C., McEvoy A.J. Experimental effects of tributyltin (TBT) contaminated sediment on a range of meiobenthic communities. *Environmental Pollution*. 1997, vol. 96, no. 3, pp. 435–444.
84. Ansari Z.A., Ingole B. Effect of an oil spill from MV Sea Transporter on intertidal meiofauna at Goa, India. *Marine Pollution Bulletin*. 2002, vol. 44, no. 5, pp. 396–402.
85. Гальцова В.В., Кулангиева Л.В., Погребов В.Б. Мейобентос из районов бывшего ядерного полигона и мест захоронения радиоактивных отходов вокруг архипелага Новая Земля (Баренцево и Карское моря). *Биология моря*. 2004, т. 30, № 4, с. 263–271.
86. Wormald A.P. Effects of a spill of marine diesel oil on the meiofauna of a sandy beach at Picnic Bay, Hong Kong. *Environmental Pollution*. 1976, vol. 11, pp. 117–130.
87. Boucher G. Impact of Amoco Cadiz oil spill on intertidal and sublittoral meiofauna. *Marine Pollution Bulletin*. 1980, vol. 11 (4), pp. 95–101.
88. Moore C.G., Bett B.J. The use of meiofauna in marine pollution impact assessment. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1989, vol. 96, no. 3, pp. 263–280.
89. Coull B.C., Hicks G.R.F., Wells J.B.J. Nematode/copepod ratios for monitoring pollution: a rebuttal. *Marine Pollution Bulletin*. 1981, vol. 12, no. 11, pp. 378–381.
90. Warwick R.M. The nematode/copepod ratio and its use in pollution ecology. *Marine Pollution Bulletin*. 1981, vol. 12, no. 10, pp. 329–333.
91. Gee J.M., Austen M.C., De Smet G., Ferraro T., McEvoy A., Moore S., Warwick R.M. Soft sediment meiofauna community responses to environmental pollution gradients in the German Bight and at a drilling site off the Dutch coast. *Marine Ecology Progress Series*. 1992, vol. 1–3, pp. 289–302.
92. Lee M.R., Correa J.A., Castilla J.C. An assessment of the potential use of the nematode to copepod ratio in the monitoring of metals pollution. The Chanaral case. *Marine Pollution Bulletin*. 2001, vol. 42 (8), pp. 696–701.
93. Semprucci F., Sbrocca C., Baldelli G., Tramontana M., Balsamo M. Is meiofauna a good bioindicator of artificial reef impact? *Marine Biodiversity*. 2017, vol. 47, pp. 511–520.
94. Semprucci F., Balsamo M., Sandulli R. Assessment of the ecological quality (EcoQ) of the Venice lagoon using the structure and biodiversity of the meiofaunal assemblages. *Ecological Indicators*. 2016, vol. 67, pp. 451–457.
95. Odum E.P. The strategy of ecosystem development. *Science*. 1969, vol. 164, pp. 262–270.
96. Алимов А.Ф. *Элементы теории функционирования водных экосистем*. Санкт-Петербург, Наука, 2000, 147 с.
97. Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. *Продукционная гидробиология*. Москва, Изд-во Наука, 2013, 344 с.
98. Pérez-España H., Arreguín-Sánchez F. A measure of ecosystem maturity. *Ecological modeling*. 1999, vol. 2, pp. 129–135.
99. Diaz S., Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*. 2001, vol. 16, pp. 646–655.
100. Pinto R., Patricio J., Baeta A., Fath B.D., Neto J.M., Marques J.C. Review and evaluation of estuarine biotic indices to assess benthic condition. *Ecological indicators*. 2009, vol. 9 (1), pp. 1–25.
101. Bremner J., Rogers S.I., Frid C.L.J. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. *Marine Ecology Progress Series*. 2003, vol. 254, pp. 11–25.
102. de Juan S., Hewitt J., Thrush S., Freeman D. Standardising the assessment of Functional Integrity in benthic ecosystems. *Journal of Sea Research*. 2015, vol. 98, pp. 33–41.
103. Hamilton A.L., Herrington H.B. Components of the bottom fauna of the St. Lawrence Great Lakes. *Great Lakes Publ.* Toronto, Univ. of Toronto, Great Lakes Inst., 1968, vol. 33, 1–49.
104. Gaston G.R., Nasci J.C. Trophic structure of macrobenthic communities in the Calcasieu Estuary, Louisiana. *Estuaries*. 1988, vol. 11, pp. 201–211.
105. Paiva P.C. Trophic structure of a shelf polychaete taxocenosis in southern Brazil. *Cahiers de Biologie Marine*. 1993, vol. 35, pp. 39–55.
106. Rizzo W.M., Dailey S.K., Lackey G.J., Christian R.R., Berry B.E., Wetzel R.L. A metabolism-based trophic state index for comparing the ecological values of shallow water sediment habitats. *Estuaries*. 1996, vol. 19, pp. 247–256.
107. Pinedo S., Sarda R., Martin D. Comparative study of the trophic structure of soft-bottom assemblages in the Bay of Blanes (western Mediterranean Sea). *Bulletin of Marine Science*. 1997, vol. 60, pp. 529–542.
108. Pavluk T., bij de Vaate A., Leslie H. Development of an Index of trophic completeness for benthic invertebrate communities. *Hydrobiologia*. 2000, vol. 427, pp. 135–141.
109. Mayer A.L., Thurston H.W., Pawlowski C.W. The multidisciplinary influence of common sustainability indices. *Frontiers in Ecology and Environment*. 2004, vol. 2 (8), pp. 419–426.
110. Jørgensen S.E., Xu F.L., Salas F., Marques J.C. Application of indicators for the assessment of ecosystem health. Jørgensen S.E., Costanza R., Xu F.L., eds. *Handbook of ecological indicators for assessment of ecosystem health*. CRC Press. Taylor & Francis Group, 2005, pp. 5–66.

111. Rhoads D.C., Germano J.D. Interpreting long-term changes in benthic community structure: a new protocol. *Hydrobiologia*. 1986, vol. 142, pp. 291–308.
112. Nilsson H., Rosenberg R. Benthic habitat quality assessment of an oxygen stressed fjord by surface and sediment profile images. *J. Mar. Syst.* 1997, vol. 11, pp. 249–264.
113. Solan M., Kennedy R. Observation and quantification of in situ animal-sediment relationships using time lapse sediment profile imagery (SPI). *Marine Ecology Progress Series*. 2002, vol. 228, pp. 179–191.
114. Solan M., Cardinale B.J., Downing A.L., Engelhardt K.A.M., Ruesink J.L., Srivastava D.S. Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*. 2004, vol. 306, pp. 1177–1180.
115. Birchenough S.N.R., Parker R.E., McManus E., Barry J. Combining bioturbation and redox metrics: potential tools for assessing seabed function. *Ecological Indicators*. 2012, vol. 12 (1), pp. 8–16.
116. Gray J.S., Wu R.S.S., Or Y.Y. Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine Ecology Progress Series*. 2002, vol. 238, pp. 249–279.
117. Песенко Ю.А. *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. Москва, Наука, 1982, 287 с.
118. Мэггаран Э. *Экологическое разнообразие и его измерение*. Москва, Мир, 1992, 184 с.
119. Magurran A.E. *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons, 2013, 264 p.
120. Ляшенко А.В., Протасов А.А. Применение индексов разнообразия макрозообентоса как показателя состояния водных экосистем. *Гидробиологический журнал*. 2003, т. 39, № 2, с. 17–27.
121. Hurlbert S.H. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*. 1971, vol. 52, no. 4, pp. 577–586.
122. Gotelli N.J., Colwell R.K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 2001, vol. 4, pp. 379–91.
123. Gotelli N.J., Colwell R.K. Estimating species richness. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. 2011, vol. 12, pp. 39–54.
124. Алимов А.Ф. Основные положения теории функционирования водных экосистем. *Гидробиологический журнал*. 1990, т. 26, № 6, с. 3–12.
125. Алимов А.Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем. *Журнал общей биологии*. 1994, т. 55, № 3, с. 285.
126. Marchant R., Mitchell P., Norris R. Distribution of benthic invertebrates along a disturbed section of the La Trobe River, Victoria: an analysis based on numerical classification. *Austral. J. Mar. and Freshwater Res.* 1984, vol. 35, no. 3, pp. 355–374.
127. Тесленко В.А. Определение состояния ритрона малых лососевых рек, подверженных антропогенному влиянию, на примере р. Рудная. Донные беспозвоночные рек Дал. Вост. и Вост. Сибири. *Вопросы продуктивности и биоиндикации загрязнений*. Владивосток, 1987, с. 15–18.
128. Шуйский В.Ф., Евдокимов И.И., Михнин А.Е., Белов М.М. *Сб. научн. тр. Количественная оценка многофакторного воздействия на сообщества макрозообентоса*. ГосНИОРХ, вып. 314, 1995, с. 87–100.
129. Wilkinson D.M. The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos*. 1999, vol. 84 (1), pp. 145–147.
130. Catford J.A., Daehler C.C., Murphy H.T., Sheppard A.W., Hardisty B.D., Westcott D.A., Rejmánek M., Bellingham P.J. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2012, vol. 14 (3), pp. 231–41.
131. Воробейчик Е.Л., Садыков, О.Ф., Фарафонов М.Г. *Экологическое нормирование техногенных загрязнений*. Екатеринбург, Наука, 2004, 180 с.
132. Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M., Gross K.L., Reynolds H.L., Waide R.B., Willig M.R., Dodson S.I., Gough L. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*. 2001, vol. 82, no. 9, pp. 2381–2396.
133. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. *Принцип оптимального разнообразия биосистем*. Москва, КМК. Т-во научных изданий, 2013, 522 с.
134. Mason W.T., Lewis P.A.J., Weber C.I. An evaluation of benthic macroinvertebrate biomass methodology. *Environ. Monit. and Assessment*. 1985, vol. 5, no. 4, pp. 399–422.
135. Norris R.H., Georges A. *Design and analysis for assessment of water quality*. Limnol. Austral – Dordrecht etc., 1986, pp. 555–572.
136. Hewitt G. River quality investigations. Part 1. Some diversity & biotic indices. *J. Biol. Educ.* 1991, vol. 25, no. 1, pp. 44–52.
137. Chapman M.G. Are there adequate data to assess how well theories of rarity apply to marine invertebrates? *Biodiversity & Conservation*. 1999, vol. 8 (10), pp. 1295–1318.
138. Chao A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*. 1987, vol. 43, pp. 783–791.
139. Chao A. Species richness estimation. *Encyclopedia Statist. Sciences*. N.Y., Wiley, 2005, pp. 909–916.
140. Colwell R.K., Coddington J.A. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B*. 1994, no. 345, pp. 101–118.
141. Mao C.X., Colwell R.K. Estimation of species richness: mixture models, the role of rare species, and inferential challenges. *Ecology*. 2005, vol. 86, no. 5, pp. 1143–1153.

142. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Крамаренко С.С., Якимов В.Н. *Современные подходы к статистическому анализу экспериментальных данных. Проблемы экологического эксперимента (планирование и анализ наблюдений)*. Тольятти, СамНЦ РАН, Кассандра, 2008, с. 212–250.
143. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Абросимова Э.В. Непараметрические методы сравнительной оценки видового разнообразия речных сообществ макрозообентоса. *Журнал общей биологии*. 2010, т. 71, № 3, с. 256–267.
144. Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J., Lin S.Y., Mao C.X., Chazdon R.L., Longino J.T. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*. 2012, vol. 5(1), pp. 3–21.
145. Peters R.H. *The ecological implications of body size*. Cambridge, UK, Cambridge Univ. Press., 1983, 329 p.
146. Andersen K.H., Berge T., Goncalves R.J., Hartvig M., Heuschele J., Hylander S., Jacobsen N.S., Lindemann C., Martens E.A., Neuheimer A.B., Olsson K., Palacz A., Prowe A.E.F., Sainmont J., Traving S.J., Visser A.W., Wadhwa N., Kjørboe T. Characteristic Sizes of Life in the Oceans, from Bacteria to Whales. *Annual Review of Marine Science*. 2016, vol. 8, pp. 217–242.
147. Basset A., Sangiorgio F., Pinna M. Monitoring with benthic macroinvertebrates: advantages and disadvantages of body size descriptors. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2004, vol. 14, pp. S43–S58.
148. Sabetta L., Fiocca A., Margheriti L., Vignes F., Basset A., Mangoni O., Carrada G.C., Ruggieri N., Ianni C. Body size-abundance distributions of nano- and micro-phytoplankton guilds in coastal marine ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2005, vol. 63, pp. 645–663.
149. MacArthur R.H., Wilson E.D. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, Princeton University Press, 1967, 203 p.
150. Pianka E. On r and K selection. *Amer. Natur.* 1970, vol. 104, pp. 592–597.
151. Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar. Biol.* 1986, vol. 92, no. 4, pp. 557–562.
152. Warwick R.M., Pearson T.H., Ruswahuuni. Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method. *Mar. Biol.* 1987, vol. 95, pp. 193–200.
153. Meire P.M., Dereu J. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities. *Journal of Applied Ecology*. 1990, vol. 27 (1), pp. 210–223.
154. Денисенко С. Г. Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу “разности выравненностей (D E)”. *Биология внутренних вод*. 2013, № 1, с. 46–46.
155. Warwick R.M., Clarke K.R. A comparison of some methods for analysing changes in benthic community structure. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*. 1991, vol. 71, pp. 225–244.
156. Beukema J. An evaluation of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Mar. Biol.* 1988, vol. 99, pp. 425–433.
157. Gray J.S., Aschan M., Carr M.R., Clarke K.R., Green R.H., Pearson T.H., Rosenberg R., Warwick R.M. Analysis of community attributes of the benthic macrofauna of Frierfjord/Langesundfjord and in a mesocosm experiment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1988, vol. 46, pp. 151–165.
158. Warwick R.M., Clarke K.R. Relearning the ABC: taxonomic changes and abundance/ biomass relationships in disturbed benthic communities. *Mar. Biol.* 1994, vol. 118, no. 4, pp. 739–744.
159. Аверинцев В.Г., Жуков Е.И. ABC-метод оценки функционального состояния донных биоценозов. *Теоретические подходы к изучению экосистем морей Арктики и Субарктики*. КолНЦ АН СССР, Апатиты, 1992, с. 84–90.
160. Кокарев В.Н., Козловский В.В., Азовский А.И. Современное состояние макрозообентоса Байдарацкой губы (Карское море). *Океанология*. 2015, т. 55, № 5, с. 801–807.
161. Азовский А.И. Применение ABC-метода (Abundance/Biomass Comparison) для оценки состояния биологических сообществ (обзор). *Тр. Междунар. научно-практической конференции «Влияние водных ресурсов на развитие экосистем»*. Караганда, 16 сентября 2015 г. Караганда, Изд-во КарГТУ, 2015, с. 6–16.
162. Шитиков В.К., Головатюк Л.В. ABC-метод и специфика доминирования видов в донных речных сообществах. *Поволжский экологический журнал*. 2013, № 1, с. 88–97.
163. Karr J.R. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries*. 1981, vol. 6, pp. 21–27.
164. Karr J.R., Fausch K.D., Angermeier P.L., Yant P.R., Schlosser I.J. Assessing biological integrity in running waters. A method and its rationale. *Illinois Natural History Survey Special Publication*. 1986, vol. 5, pp. 1–28.
165. Biological Habitat Quality Indicators for Essential Fish Habitat: Workshop Proceedings, 14–15 July, 1997, Charleston, SC. Hartwell S.I., ed. *NOAA Technical Memorandum NMFS-F/SPO- 32, NOAA/NMFS*. Silver Spring, Maryland, 1998, 125 p.
166. Thompson B., Lowe S. Assessment of macrobenthos response to sediment contamination in the San Francisco estuary, California, USA. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2004, vol. 23, pp. 2178–2187.
167. Llanós R.J., Scott L.C., Hyland J.L., Dauer D.M., Russel D.E., Kutz F.W. An estuarine benthic index of biological integrity for the mid-Atlantic

- region of the United States. II. Index development. *Estuaries*. 2002, vol. 25 (6), pp. 1231–1242.
168. Hartwell S.I., Hameedi M.J. Habitat conditions and correlations of sediment quality triad indicators in Delaware Bay. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2006, vol. 121 (1–3), pp. 181–212.
169. Borja A., Franco J., Pérez V. A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin*. 2000, vol. 40, pp. 1100–1114.
170. Majeed S.A. Organic matter and biotic indices on the beaches of North Brittany. *Marine Pollution Bulletin*. 1987, vol. 18 (9), pp. 490–495.
171. Muxika I., Borja A., Bonne W. The suitability of the marine biotic index (AMBI) to new impact sources along European coasts. *Ecological Indicators*. 2005, vol. 5, pp. 19–31.
172. Muxika I., Borja A., Bald J. Using historical data, expert judgement and multivariate analysis in assessing reference conditions and benthic ecological status, according to the European Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin*. 2007, vol. 55, pp. 16–29.
173. Borja A., Dauer D., Díaz R., Llansó R.J., Muxika I., Rodríguez J.G., Schaffner L. Assessing estuarine benthic quality conditions in Chesapeake Bay: a comparison of three indices. *Ecological Indicators*. 2008, vol. 8, pp. 395–403.
174. Borja A., Muxika I., Franco J. The application of a Marine Biotic Index to different impact sources affecting soft-bottom benthic communities along European coasts. *Marine Pollution Bulletin*. 2003, vol. 46, no. 7, pp. 835–845.
175. Borja A., Franco J., Muxika I. Classification tools for marine ecological quality assessment: the usefulness of macrobenthic communities in an area affected by a submarine outfall. *ICES CM 2003/Session J-02*. Tallinn (Estonia), 2003, pp. 1–10.
176. Muxika I., Borja A., Franco J. The use of a biotic index (AMBI) to identify spatial and temporal impact gradients on benthic communities in an estuarine area. *ICES CM 2003/Session J-01*. Tallinn (Estonia), 2003, pp. 1–9.
177. Ponti M., Casselli C., Abbiati M. Application of the Biotic Coefficient to the environmental quality assessment of the coastal lagoon Pialassa Baiona (Ravenna, Italy). *Proceed. Int. Conf. on Southern European Coastal Lagoons: The Influence of River Basin- Coastal Zone interactions, Castello Estense*. Ferrara, Italy, 10–12 November 2003, Joint Research Centre, European Commission, Ispra (VA) Italy, 2003, pp. 127.
178. Gorostiaga J.M., Borja A., Díez I., Francés G., Pagola-Cardé S., Sáiz Salinas J.I. Recovery of benthic communities, in polluted systems. Borja A., Collins M., eds. *Oceanography and marine environment of the Basque country*. Elsevier Oceanography Series, vol. 70, Elsevier, Amsterdam, 2004, pp. 549–578.
179. Ponti M., Abbiati M. Quality assessment of transitional waters using a benthic biotic index: the case study of the Pialassa Baiona (Northern Adriatic Sea). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2004, vol. 14, S31–S41.
180. Salas F., Neto J.M., Borja A., Marques J.C. Evaluation of the applicability of a marine biotic index to characterize the status of estuarine ecosystems: the case of Mondego estuary (Portugal). *Ecological Indicators*. 2004, vol. 4, pp. 215–225.
181. Muniz P., Venturini N., Pires-Vanin A.M.S., Tommasi L.R., Borja A. Testing the applicability of a Marine Biotic Index (AMBI) to assessing the ecological quality of soft-bottom benthic communities, in the South America Atlantic region. *Marine Pollution Bulletin*. 2005, vol. 50, pp. 624–637.
182. Borja A., Franco J., Muxika I. The biotic indices and the Water Framework Directive: the required consensus in the new benthic monitoring tools. *Marine Pollution Bulletin*. 2004, vol. 48, pp. 405–408.
183. Borja A., Valencia V., Franco J., Muxika I., Bald J., Belzunce M.J., Solaun O. The Water Framework Directive: water alone, or in association with sediment and biota, in determining quality standards? *Marine Pollution Bulletin*. 2004, vol. 49, pp. 8–11.
184. Borja A., Dauer D.M., Grémare A. The importance of setting targets and reference conditions in assessing marine ecosystem quality. *Ecological Indicators*. 2012, vol. 12 (1), pp. 1–7.
185. Borja A., Marín S.L., Muxika I., Pino L., Rodríguez J.G. Is there a possibility of ranking benthic quality assessment indices to select the most responsive to different human pressures? *Marine Pollution Bulletin*. 2015, vol. 97 (1), pp. 85–94.
186. Simboura N. Bentix Index vs. Biotic Index in monitoring: an answer to Borja et al. *Marine Pollution Bulletin*. 2004, vol. 48, pp. 403–404.
187. Simboura N., Parlayotidis P., Papathanassiou E. A synthesis of the biological quality elements for the implementation of the European Water Framework Directive in the Mediterranean ecoregion: The case of Saronikos Gulf. *Ecological Indicators*. 2005, vol. 5, pp. 253–266.
188. Muxika I., Somerfield P.J., Borja A., Warwick R.M. Assessing proposed modifications to the AZTI marine biotic index (AMBI), using biomass and production. *Ecological Indicators*. 2012, vol. 12 (1), pp. 96–104.
189. Tweedley J.R., Warwick R.M., Potter I.C. Can biotic indicators distinguish between natural and anthropogenic environmental stress in estuaries? *Journal of Sea Research*. 2015, vol. 102, pp. 10–21.
190. Tweedley J.R., Warwick R.M., Clarke K.R., Potter I.C. Family-level AMBI is valid for use in the north-eastern Atlantic but not for assessing the health of microtidal Australian estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2014, vol. 141, pp. 85–96.

191. Borja A., Muxika H. Guidelines for the use of AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) in the assessment of the benthic ecological quality. *Marine Pollution Bulletin*. 2005, vol. 50, pp. 787–789.
192. Borja A., Mader J., Muxika I. Instructions for the use of the AMBI index software (Version 5.0). *Revista de Investigación Marina, AZTI-Tecnalia*. 2012, vol. 19 (3), pp. 71–82.
193. Borja A. An approach to the intercalibration of benthic ecological status assessment in the North Atlantic ecoregion, according to the European Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin*. 2007, vol. 55, no. 1–6, pp. 42–52.
194. Sigovini M., Keppel E. Tagliapietra DM-AMBI revisited: looking inside a widely-used benthic index. *Hydrobiologia*. 2013, vol. 717, pp. 41–50.
195. Teixeira H., Neto J.M., Patricio J., Verissimo H., Pinto R., Salas F., Marques J.C. Quality assessment of benthic macroinvertebrates under the scope of WFD using BAT, the Benthic Assessment Tool. *Marine Pollution Bulletin*. 2009, vol. 58, pp. 1477–1486.
196. Simboura N., Zenetos A. Benthic indicators to use in Ecological quality classification of Mediterranean soft bottom marine ecosystems, including a new Biotic Index. *Mediterranean Marine Science*. 2002, vol. 3, pp. 77–111.
197. Marín-Guirao L., Cesar A., Marín A., Lloret J., Vita R. Establishing the ecological quality status of soft-bottom mining-impacted coastal water bodies in the scope of the Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin*. 2005, vol. 50 (4), pp. 374–387.
198. Rosenberg R., Blomqvist M., Nilsson H., Dimming A. Marine quality assessment by use of benthic species-abundance distributions: a proposed new protocol within the European Union Water Framework Directive. *Marine Pollution Bulletin*. 2004, vol. 49, pp. 728–739.
199. Leonardsson K., Blomqvist M., Rosenberg R. Theoretical and practical aspects on benthic quality assessment according to the EU-Water Framework Directive – Examples from Swedish waters. *Marine Pollution Bulletin*. 2009, vol. 58, pp. 1286–1296.
200. Dimitriou P.D., Apostolaki E.T., Papageorgiou N., Reizopoulou S., Simboura N., Arvanitidis C., Karakassis I. Meta-analysis of a large data set with Water Framework Directive indicators and calibration of a Benthic Quality Index at the family level. *Ecological Indicators*. 2012, vol. 20, pp. 101–107.
201. Rygg B., Norling K. Norwegian Sensitivity Index (NSI) for marine macroinvertebrates, and an update of Indicator Species Index (ISI). *Norwegian Institute for Water Research Report*. 2013, no. 6475, 46 p.
202. Diaz R.J., Solan M., Valente R.M. A review of approaches for classifying benthic habitats and evaluating habitat quality. *Journal of Environmental Management*. 2004, vol. 73 (3), pp. 165–181.
203. Азовский А.И. Анализ многолетних рядов биологических данных: методологические проблемы и возможные подходы. *Журнал общей биологии*. 2018, № 79 (5), с. 329–341.
204. Лисицын А.П. Маргинальный фильтр океанов. *Океанология*. 1994, т. 34, № 5, с. 735–747.
205. Rautio A. *Environmental health in the changing Arctic*. In *The New Arctic* Springer, Cham, 2015, pp. 259–268.
206. Chapman P.M., Riddle M.J. Toxic effects of contaminants in polar marine environments. *Environmental Science & Technology*. 2005, vol. 5, pp. 200A–206A.
207. Chapman P.M., McDonald B.G., Kickham P.E., McKinnon S. Global geographic differences in marine metals toxicity. *Marine Pollution Bulletin*. 2006, vol. 52 (9), pp. 1081–1084.
208. Josefson A.B., Hansen J.L., Asmund G., Johansen P. Threshold response of benthic macrofauna integrity to metal contamination in West Greenland. *Marine Pollution Bulletin*. 2008, vol. 56 (7), pp. 1265–1274.
209. Krumhansl K.A., Krkosek W.H., Greenwood M., Ragush C., Schmidt J., Grant J., Jamieson R.C. Assessment of Arctic community wastewater impacts on marine benthic invertebrates. *Environmental Science & Technology*. 2014, vol. 49 (2), pp. 760–766.
210. Кучерук Н.В., Мокиевский В.О., Денисов Н.Е. Макробентос прибрежных мелководий юго-западной части Карского моря. *Океанология*. 1998, т. 38, № 1, с. 92–101.
211. Погребов В.Б. Биологический мониторинг морских экосистем: корректность оценок и достоверность заключений. *Biodiversity and Environment of Far East Reserves*. 2015, № 4, с. 110–144.

Глава 3

3.1. Динофитовые водоросли

Alexandrium ostenfeldii

1. Balech E. The Genus *Alexandrium Halim (Dinoflagellata)*. Sherkin Island Marine Station. Ireland, 1995, 151 p.
2. Balech E., Tangen K. Morphology and taxonomy of toxic species in the tamarensis group (Dinophyceae): *Alexandrium excavatum* (Braarud) comb. nov. and *Alexandrium ostenfeldii* comb. nov. *Sarsia*. 1985, vol. 70, pp. 333–343.
3. Konovalova G.V. *Toxic and potentially toxic dinoflagellates from the far east coastal waters of Russia*. Smayda T.J., Shimizu Y., eds. Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, Elsevier, Amsterdam, 1993, pp. 275–279.
4. Larsen J., Moestrup O. *Guide to Toxic and Potentially Toxic Marine Algae*. The Fish Inspection Service, Ministry of Fisheries, Copenhagen, 1989, 61 p.

5. Taylor F.J.R., Fukuyo Y., Larsen J. Taxonomy of harmful dinoflagellates. Hallegraef G.M., Anderson D.M., Cembella A.D., eds. Manual on Harmful Marine Microalgae. *IOC Manuals and Guides*. no. 33. UNESCO, France, 1995, pp. 283–317.
6. Steidinger K.A., Tangen K. *Dinoflagellates*. Tomas C.R., ed. Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates, Academic Press, New York, 1996, pp. 387–598.
7. Moestrup O., Hansen P.J. On the occurrence of the potentially toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarense* (= *Gonyaulax excavata*) and *A. ostenfeldii* in Danish and Faroese waters. *Ophelia*. 1988, vol. 28, pp. 195–213.
8. Hansen P.J., Cembella A.D., Moestrup O. The marine dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii*: Paralytic shellfish toxin concentration, composition, and toxicity to a tintinnid ciliate. *J. Phycol.* 1992, vol. 28, pp. 597–603.
9. Jensen M., Moestrup O. Autecology of the toxic dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii*: life history and growth at different temperatures and salinities. *Eur. J. Phycol.* 1997, vol. 32, pp. 9–18.
10. Cembella A.D., Lewis N.I., Quilliam M.A. The marine dinoflagellate *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) as the causative organism of spirulide shellfish toxins. *Phycologia*. 2000, vol. 39, pp. 67–74.
11. Woloszynska J., Conrad W. *Pyrodinium phoneus* n. sp., agent de la toxicite des moules du canal maritime de Bruges a Zeebrugge. *Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.* 1939, vol. 15, pp. 1–5.
12. Mackenzie L., White D., Ohima Y., Kapa J. The resting cyst and toxicity of *Alexandrium ostenfeldii* (Dinophyceae) in New Zealand. *Phycologia*. 1996, 35, pp. 148–155.
13. Cembella A.D., Sullivan J.J., Boyer G.L., Taylor F.J.R., Andersen R.J. Variation in paralytic shellfish toxin composition within the *Protogonyaulax tamarensis*/catenella species complex; red tide dinoflagellates. *Biochem Syst Ecol.* 1987, vol. 15, pp. 171–186.
14. Cembella A.D., Therriault J.-C., Beland P. Toxicity of cultured isolates and natural populations of *Protogonyaulax tamarensis* from the St. Lawrence estuary. *J. Shellfish Res.* 1988, vol. 7, pp. 611–621.
15. Paulsen O. Plankton-investigations in the waters around Iceland in 1903. *Medd. Kommn. Havunders. Kcbenh.* Ser. Plankton. 1904, vol. 1, pp. 1–40.
16. Braarud T. *Morphological observations on marine dinoflagellate cultures (Porella perforata, Goniaulax tamarensis, Protoceratium reticulatum)*. Avh. Utgitt. Nor. Vidensk. Akad. Oslo Mat.-Naturvidensk. Kl. 11, 1945, pp. 1–18.
17. Fraga S., Sanchez F.J. *Toxic and potentially toxic dinoflagellates in Galician Rias (NW Spain)*. Anderson D., White A.W., Baden D.G., eds. Toxic Dinoflagellates, Elsevier, New York, 1985, pp. 51–55.
18. Levasseur M., Berard-Therriault L., Bonneau E., Roy S. *Distribution of the toxic dinoflagellate Alexandrium ostenfeldii in the Gulf of St. Lawrence, Canada*. Reguera B., Blanco J., Fernandez M.L., Wyatt T., eds. Harmful Algae, Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Spain, 1998, pp. 54–57.

Dinophysis norvegica

1. Dodge J.D. *Atlas of Dinoflagellates*. London, Farrand Press, 1985, 119 p.
2. Steidinger K.A., Tangen K. *Dinoflagellates*. Tomas C.R., ed., Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates, New York Academic Press, 1996, pp. 387–598.
3. Taylor F.J.R., Fukuyo Y., Larsen J. Taxonomy of harmful dinoflagellates. Hallegraef G.M., Anderson D.M., Cembella A.D., eds. Manual on Harmful Marine Microalgae. *IOC Manuals and Guides*. № 33. UNESCO, France, 1995, 283–317.
4. Larsen J., Moestrup O. 1992. Potentially toxic phytoplankton. 2. Genus *Dinophysis* (Dinophyceae). *ICES Identification leaflets for plankton. International Council for the exploration of the sea*. Copenhagen, pp. 1–12.
5. Balech E. Some Norwegian *Dinophysis* species (Dinoflagellata). *Sarsia*. 1976, vol. 61, pp. 75–94.
6. Dodge J.D. *Marine Dinoflagellates of the British Isles*. Her Majesty's Stationery Office, London, 1982, 303 p.
7. Киселев И.А. *Панцирные жгутиконоосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во Академии наук СССР, 1950, 280 с.
8. Balech E. Some Norwegian *Dinophysis* species (Dinoflagellata). *Sarsia*. 1976, vol. 61, pp. 75–94.
9. Schiller J. Dinoflagellatae (Peridineae). Kolkwitz R., ed. *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz*. 2nd ed. sect. III, pt. I. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1933, pp. 1–617.
10. Paulsen O. Observations on dinoflagellates. Kongelige danske Videnskabernes Selskab. *Biol. Skr.* 1949, vol. 6, pp. 1–67.
11. Hansen G. Dimorphic individuals of *Dinophysis acuta* and *D. norvegica* (Dinophyceae) from Danish waters. *Phycologia*. 1993, vol. 32, pp. 73–75.
12. Meyer B., Pollehne F. Alloxanthin in *Dinophysis norvegica* (Dinophysiales, Dinophyceae) from the Baltic Sea. *J. of Phycol.* 1998, vol. 34, pp. 498–454.
13. Dodge J.D. The early summer bloom of dinoflagellates in the North Sea with special reference to 1971. *Mar. Biol.* 1977, vol. 40, pp. 327–336.
14. Dahl E., Yndestad M. Diarrhetic shellfish poisoning (DSP) in Norway in the autumn 1984 related to the occurrence of *Dinophysis* spp. Anderson D.M., White A.W., Baden D.G., eds. *Toxic Dinoflagellates*. New York, Elsevier, 1985, pp. 495–500.

15. Krogh P., Edler L., Graneli E., Nyman U. Outbreak of diarrhetic shellfish poisoning on the west coast of Sweden. Anderson D.M., White A.W., Baden D.G., eds. *Toxic Dinoflagellates*. New York, Elsevier, 1985, pp. 501–503.
16. Freudenthal A.R., Jijina J. Shellfish poisoning episodes involving or coincidental with dinoflagellates. Anderson D.M., White A.W., Baden D.G., eds. *Toxic Dinoflagellates*. New York, Elsevier, 1985, pp. 461–466.
17. Jacobson D.M., Andersen R.A. The discovery of mixotrophy in photosynthetic species of *Dinophysis* (Dinophyceae): light and electron microscopical observations of food vacuoles in *Dinophysis acuminata*, *D. norvegica* and two heterotrophic dinophysoid dinoflagellates. *Phycologia*. 1994, vol. 33, pp. 97–110.
18. Schnepf E., Deichgraber G. 'Myzocytosis', a kind of endocytosis with implications to compartmentation in endosymbiosis. Observations in Paulsenella (Dinophyta). *Naturwiss.* 1983, vol. 71, pp. 218–219.
19. Cembella A.D. Occurrence of okadaic acid, a major diarrhetic shellfish toxin, in natural populations of *Dinophysis* spp. from the eastern coast of North America. *J. Appl. Phycol.* 1989, vol. 1, pp. 307–310.
20. Lee J.-S., Igarashi T., Fraga S., Dahl E., Hovgaard P., Yasumoto T. Determination of diarrhetic toxins in various dinoflagellate species. *J. Appl. Phycol.* 1989, vol. 1, pp. 147–152.
21. Yasumoto T. Marine microorganisms toxins — an overview. Graneli E., Sundstrom B., Edler L., Anderson D.M., eds. *Toxic Marine Phytoplankton*. New York, Elsevier, 1990, pp. 3–8.
- Scrippsiella trochoidea***
1. Attaran-Fariman G., Bolch C.J.S. Morphology and phylogeny of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) a potentially harmful bloom forming species isolated from the sediments of Iran's south coast. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*. 2012, vol. 11, pp. 252–270.
2. Kim Y.O., Han M.S. Seasonal relationships between cyst germination and vegetative population of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae). *Marine Ecology Progress Series* 204. 2000, pp. 111–118.
3. Sgroso S., Esposito F., Montresor M. Temperature and daylength regulate encystment in calcareous cyst-forming dinoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001, vol. 211, pp. 77–87.
4. Wang Z., Matsuoka K., Qi Y. Dinoflagellate cyst records in recent sediments from Daya Bay, South China Sea. *Phycol. Res.* 2004, vol. 52, pp. 396–407.
5. Крахмальний А.Ф. *Динофитовые водоросли Украины (иллюстрированный определитель)*. Царенко П.М., ред. Киев, Альтерпрес, 2011, 444 с.
6. Hallegraeff G.M. Harmful algal blooms in the Australian region. *Marine Pollution Bulletin*. 1992, vol. 25, pp. 186–190.
7. Bardouil M., Bohec M., Cormerais M., Bougrier S., Lassus P. Experimental study of the effects of a toxic microalgal diet on feeding of the oyster *Crassostrea gigas* Thunberg. *J. Shellfish Res.* 1993, vol. 12, pp. 417–422.
8. Qin X.M., Zou J.Z. Studies on the effects of N, P, Fe-EDTA, Mn on the growth of a red tide dinoflagellate *Scrippsiella trochoidea*. *Chin. Limnol. Oceanogr.* 1997, vol. 28, 594–598.
9. Lassus P., Bardouil M., Beliaeff B., Masselin P., Naviner M., Truquet P. Effect of a continuous supply of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* Halim on the feeding behavior of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg). *J. Shellfish Res.* 1999, vol. 18, pp. 211–216.
10. Hold G.L., Smith E.A., Rappe M.S., Maas E.W., Moore E.R.B., Stroepl C., Stephen J.R., Prosser J.I., Birkbeck T.H., Gallacher S. Characterization of bacterial communities associated with toxic and non-toxic dinoflagellates: *Alexandrium* spp. and *Scrippsiella trochoidea*. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2001, vol. 37 (2), pp. 161–173.
11. Jeong H.J., Yoon J.Y., Kim J.S., Yoo Y.D., Seong K.A. Growth and grazing rates of the prostomatid ciliate *Tiarina fusus* on red-tide and toxic algae. *Aquat. Microb. Ecol.* 2002, vol. 28, pp. 289–297.
12. Jeong H.J., Park K.H., Kim J.S., Kang H.J., Kim C.H., Choi H.J., Kim Y.S., Park J.Y., Park M.G. Reduction in the toxicity of the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* when fed on by the heterotrophic dinoflagellate *Polykrikos kofoidii*. *Aquat. Microb. Ecol.* 2003, vol. 31, pp. 307–312.
13. Jeong H.J., Song J.Y., Lee C.H., Kim S.T. Feeding by larvae of the mussel *Mytilus galloprovincialis* on red-tide dinoflagellates. *J. Shellfish Res.* 2004, vol. 23, pp. 185–195.
14. Fulco V.K. Harmful effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* on the tintinnids *Favella taraikaensis* and *Eutintinnus* sp. *J. Mar. Biol. Ass. UK.* 2007, vol. 87, pp. 1085–1088.
15. Gottschling M., Knop R., Plötner J., Kirsch M., Willems H., Keupp H. A molecular phylogeny of *Scrippsiella sensu lato* (Calciodinellaceae, Dinophyta) with interpretations on morphology and distribution. *European Journal of Phycology*. 2005, vol. 40, pp. 207–220.
16. Tang Y.Z., Gobler C.J. Lethal effects of Northwest Atlantic Ocean isolates of the dinoflagellate, *Scrippsiella trochoidea*, on Eastern oyster (*Crassostrea virginica*) and Northern quahog (*Mercenaria mercenaria*) larvae. *Mar. Biol.* 2012, vol. 159, pp. 199–210.

3.2. Диатомовые водоросли

Chaetoceros diadema

1. Sunesen I., Hernandez-Becerril D.U., Sar E.A. Marine diatoms from Buenos Aires coastal waters (Argentina). V. Species of the genus *Chaetoceros*. *Revista de Biología Marina Oceanografía*. 2008, vol. 43, no. 2, pp. 303–326.

2. Диатомовые водоросли России и сопредельных стран: ископаемые и современные. Т. II, вып. 4. Стрельникова Н.И., ред. Санкт-Петербург, Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2006, 180 с.

Melosira arctica

1. Kaczmarska I., Jahn R. Taxonomic appraisal of *Melosira arctica* Dickie and description of a new variety (Bacillariophyta). *Botanica Marina*. 2006, vol. 49, pp. 151–164.

2. Gran H.H. Diatomaceae from the ice-floes and plankton of the Arctic Ocean. Nansen F., ed. *The Norwegian North Polar Expedition, 1893–1896*. Sci. Res. 4. Longmans, Green & Co., London, New York, 1904, pp. 3–74.

3. Krembs C., Eicken H., Junge K., Deming J.W. High concentrations of exopolymeric substances in Arctic winter sea ice: implications for the polar ocean carbon cycle and cryoprotection of diatoms. *Deep Sea Research*. part I. Oceanographic Research Papers. 2002, vol. 49, iss. 12, pp. 2163–2181.

4. Krembs C. Неопубликованные данные.

5. Mel'nikov I.A., Bondarchuk L.L. Ecology of mass accumulations of colonial diatom algae under drifting Arctic ice. *Oceanology*. 1987, vol. 27, pp. 233–236.

6. Gradinger R. Life at the underside of Arctic sea-ice: biological interactions between the ice cover and the pelagic realm. *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*. 1998, vol. 74, pp. 53–60.

7. Aslam S.N., Cresswell-Maynard T., Thomas D.N., Underwood G.J.C. Production and characterization of the intra- and extracellular carbohydrates and polymeric substances (EPS) of three sea-ice diatom species, and evidence for a cryoprotective role for EPS. *J. of Phycol.* 2012, 48, pp. 1494–1509.

8. Syvertsen E.E. Ice algae in the Barents Sea: types of assemblages, origin, fate and role in the ice-edge phytoplankton bloom. *Polar Research*. 1991, vol. 10, pp. 277–287.

9. Boetius A., Albrecht S., Bakker K., Bienhold C., Felden J., Fernández-Méndez M., Hendricks S., Katlein C., Lalande C., Krumpfen T., Nicolaus M., Peeken I., Rabe B., Rogacheva A., Rybakova E., Somavilla R., Wenzhöfer F. Export of algal biomass from the melting Arctic sea ice. *Science*. 2013, vol. 22, no. 339 (6126), pp. 1430–2.

10. von Quillfeldt C.H., Hegseth E.N., Johnsen G., Sakshaug E., Syvertsen E.E. Ice algae. *Ecosystem Barents Sea*. Sakshaug E., Johnsen G., Kovacs K., eds. Tapir Academic Press, Trondheim, 2009, pp. 285–302.

11. Poulin M., Underwood G.J.C., Michel C. Sub-ice colonial *Melosira arctica* in Arctic first-year ice. *Diatom. Res.* 2014, vol. 29 (2), pp. 213–221.

Thalassiosira nordenskiöldii

1. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II, вып. 1. Глезер З.И., Макарова И.В., отв. ред., Ленинград, Наука, 1988, 115 с.

2. Hasle G.R. Some freshwater and brackish water species of the diatom genus *Thalassiosira* Cleve. *Phycologia*. 1978, vol. 17, no. 3, pp. 263–292.

3. Mills K.E., Kaczmarska I. *Autogamy in Thalassiosira nordenskiöldii and selected other members of this genus*. 44th Northeast Algal Society Meeting. Rockport, ME, April 15–17, 2005, 24 p.

Navicula spp.

1. Mizuno M. Sexual auxosporulation of the marine diatom *Navicula directa* var. *directa*. *Phycological Research*. 2000, vol. 48 (2), pp. 103–106.

2. Yasuhara-Bell J., Lu Y. Marine compounds and their antiviral activities. *Antivir. Res.* 2010, vol. 86, pp. 231–240.

3. Lee J.B., Hayashi K., Hirata M., Kuroda E., Suzuki E., Kubo Y., Hayashi T. Antiviral sulfated polysaccharide from *Navicula directa*, a diatom collected from deep-sea water in Toyama Bay. *Biol. Pharm. Bull.* 2006, vol. 29, pp. 2135–2139.

Nitzschia spp.

1. Grøntved J. Phytoplankton studies. I. *Nitzschia frigida* Grun., an Arctic-inner- Baltic diatom found in Danish waters. *K Dan Vidensk Selsk Medd.* 1950, vol. 18, pp. 1–19.

2. Medlin L.K., Hasle G.R. Some *Nitzschia* and related diatom species from fast ice samples in the Arctic and Antarctic. *Polar Biol.* 1989, vol. 10, pp. 451–479.

3. Aletsee L., Jahnke J. Growth and productivity of the psychrophilic marine diatoms *Thalassiosira Antarctica* Comber and *Nitzschia frigida* Grunow in batch cultures at temperatures below the freezing point of sea water. *Polar Biol.* 1992, vol. 11, pp. 643–647.

4. Juhl A.R., Krembs C. Effects of snow removal and algal photoacclimation on growth and export of ice algae. *Polar Biol.* 2010, vol. 33 (8), pp. 1057–1065.

5. Zhang Q., Gradinger R., Spindler M. Dark survival of marine microalgae in the high Arctic (Greenland Sea). *Polarforschung*. 1995, vol. 65, pp. 111–116.

6. Olsen L.M., Laney S.R., Duarte P., Kauko H.M., Fernández-Méndez M., Mundy C.J., Rösel A., Meyer A., Itkin P., Cohen L., Peeken I., Tatarek A., Rózańska M., Wiktor J., Taskjelle T., Pavlov A., Hudson S.R., Granskog M.A., Hop H., Assmy P. The seeding of ice-algal blooms in Arctic pack ice: the multiyear ice seed repository hypothesis. *J. Geophys. Res. Biogeosciences*. 2017, vol. 122, pp. 1529–1548.

7. Haecky P., Jonsson S., Andersson A. Influence of sea ice on the composition of the spring phytoplankton bloom in the northern Baltic Sea. *Polar Biol.* 1998, vol. 20, iss. 1, pp. 1–8.
8. Michel C., Legendre L., Therriault J.C., Demers S., Vandeveld T. Springtime coupling between ice algal and phytoplankton assemblages in southeastern Hudson Bay, Canadian Arctic. *Polar Biol.* 1993, vol. 13, pp. 441–449.
9. Stroeve J.C., Serreze M.C., Holland M.M., Kay J.E., Malanik J., Barrett A.P. The Arctic's rapidly shrinking sea ice cover: a research synthesis. *Clim. Change.* 2012, vol. 110, iss. 3–4, pp. 1005–1027.
10. Overland J.E., Wang M. When will the summer Arctic be nearly sea ice free? *Geophys. Res. Lett.* 2013, vol. 40, pp. 2097–2101.
11. Riaux-Gobin C., Poulin M., Dieckmann G., Labruno C., Vétion G. Spring phytoplankton onset after the ice break-up and sea-ice signature (Adelie Land, East Antarctica). *Polar Res.* 2011, vol. 30, p. 5910.
12. Søreide J.E., Leu E., Berge J., Graeve M., Falk-Petersen S. Timing of blooms, algal food quality and *Calanus glacialis* reproduction and growth in a changing Arctic. *Global Change Biol.* 2010, vol. 16, pp. 3154–3163.
13. Romagnoli T., Totti C., Accoroni S., De Stefano M., Pennesi C. SEM analysis of the epibenthic diatoms on Eudendrium racemosum (Hydrozoa) from the Mediterranean Sea. *Turkish Journal of Botany.* 2014, vol. 38, pp. 1–29.
14. Davidovich N.A. Sex inheritance in intracloonal reproduction of the obligate dioecious species *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (Bacillariophyta). *Algologiya.* 2005, vol. 15, no. 4, pp. 385–398.
15. Fernandes L.F., Hubbard K.A., Richlen M.L., Smith J., Bates S.S., Ehrman J., Leger C. Diversity and toxicity of the diatom *Pseudo-nitzschia Peragallo* in the Gulf of Maine, Northwestern Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.* 2014, Pt. II, vol. 103, pp. 139–62.
16. Hasle G.R., Syvertsen E.E. Marine diatoms. *Identifying Marine Phytoplankton.* Tomas C.R., eds. San Diego, Academic Press, 1996, pp. 5–385.
17. Bates S.S., Bird C.J., de Freitas A.S.W., Foxall R., Gilgan M., Hanic L.A., Johnson G.R., McCulloch A.W., Odense P., Pocklington R., Quilliam M.A., Sim P.G., Smith J.C., Subba Rao D.V., Todd E.C.D., Walter J.A., Wright J.L.C. Pennate diatom *Nitzschia pungens* as the primary source of domoic acid, a toxin in shellfish from eastern Prince Edward Island, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989, vol. 46, pp. 1203–1215.
18. Martin J.L., Haya K., Burrige L.W., Wildish D.J. *Nitzschia pseudodelicatissima* — a source of domoic acid in the Bay of Fundy, eastern Canada. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990, vol. 67, pp. 177–182.
19. Fritz L., Quilliam M.A., Wright J.L.C., Beale A.M., Work T.M. An outbreak of domoic acid poisoning attributed to the pennate diatom *Pseudonitzschia australis*. *J. Phycol.* 1992, vol. 28, pp. 439–442.
20. Garrison D.L., Conrad S.M., Eilers P.P., Waldron M. Confirmation of domoic acid production by *Pseudonitzschia australis* (Bacillariophyceae) cultures. *J. Phycol.* 1992, vol. 28, pp. 604–607.
21. Villac M.C., Roelke D.L., Chavez F.P., Cifuentes L.A., Fl'yxell G.A. *Pseudonitzschia australis* Frenguelt and related species from the west coast of the USA: occurrence and domoic acid production. *J. Shellfish Res.* 1993, vol. 12, pp. 457–465.
22. Smith J.C., Pauley K., Cormier P., Angus R., Odense P., O'Neil D., Quilliam M.A., Worms J. Population dynamics and toxicity of various species of *Dinophysis* and *Nitzschia* from the Southern Gulf of St. Lawrence. *Can. tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1991, 1799, 25.

***Pinnularia* spp.**

1. Tuschling K., Juterzenka K., Okolodkov Y.B., Anoshkin A. Composition and distribution of the pelagic and sympagic algal assemblages in the Laptev Sea during autumnal freeze-up. *Journal of Plankton Research.* 2000, vol. 22, iss. 5, pp. 843–864.
2. Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. *Diatom Flora of Marine Coasts.* Iconographia Diatomologica, Koeltz Sci. Königstein, 2000, 925 p.
3. Melnikov I.A. *The Arctic Sea ice ecosystem.* Amsterdam, Gordon and Branch Science Publisher, 1997, 221 p.
4. Mel'nikov I.A., Bondarchuk L.L. Ecology of mass accumulations of colonial diatom algae under drifting Arctic ice. *Oceanology.* 1987, vol. 27, no. 2, pp. 233–236.

3.3. Зеленые водоросли

Chaetomorpha melagonium

1. Зинова А.Д. *Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР.* Москва, Ленинград, Наука, 1967, 399 с.
2. Перестенко Л.П. *Водоросли залива Петра Великого.* Ленинград, Наука, 1980, 232 с.
3. Ключкова Н.Г. *Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования.* Владивосток, Дальнаука, 292 с.
4. Михайлова Т.А., Бубнова Е.Н. Отдел Chlorophyta (Зеленые водоросли). *Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас.* Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2010, с. 414–420.
- Михайлова Т.А., Максимова О.В., Бубнова Е.Н. Отдел Ochrophyta (Бурые водоросли) *Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас.* Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2010, с. 397–414.

5. Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики)*. Апатиты, КНЦ РАН, 2003, 308 с.

6. Виноградова К.Л. *Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли*. Ленинград, Наука, 1979, 147 с.

7. Novaczek I., Lubbers G.W., Breeman A.M. Thermal ecotypes of amph-Atlantic algae. I. Algae of Arctic to cold-temperate distribution (*Chaetomorpha melagonium*, *Devaleraea ramentacea* and *Phycodryis rubens*). *Helgoländer Meeresunters.* 1990, vol. 44, iss. 3–4, pp. 459–474.

8. Boedeker C., Leliaert F., Zuccarello G.C. Genetic diversity and biogeography in *Chaetomorpha melagonium* (Ulvoephyceae, Cladophorales) based on internal transcribed spacer (ITS rDNA) sequences. *Botanica Marina.* 2017, vol. 60, iss. 3, pp. 319–325.

9. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. 1999, Санкт-Петербург, т. 33, с. 14–24.

10. Штрик В.А., Возжинская В.Б., Вехов Н.В. Морские водоросли побережья Новой Земли и пролива Югорский Шар. *Сб. научных трудов «Морские гидробиологические исследования»*. Москва, ВНИРО, 2000, с. 88–98.

11. Михайлова Т.А., Наумов А.Д., Аристов Д.А. Состав и структура макрофитобентоса нижней части фотической зоны губы Колвица (Кандалакшский залив, Белое море). *Новости систематики низших растений*. 2017, т. 51, с. 145–156.

Cladophora rupestris

1. Виноградова К.Л. *Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли*. Ленинград, Наука, 1979, 147 с.

2. Михайлова Т.А., Бубнова Е.Н. Отдел Chlorophyta (Зеленые водоросли). *Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2010, с. 414–420.

3. Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики)*. Апатиты, КНЦ РАН, 2003, 308 с.

4. Возжинская В.Б. *Донные макрофиты Белого моря*. Москва, Наука, 1986, 192 с.

5. Stabili L., Acquaviva M.I., Biandolino F., Cavallo R.A., De Pascali S.A., Fanizzi F.P., Narracci M., Cecere E., Petrocelli A. Biotechnological potential of the seaweed *Cladophora rupestris* (Chlorophyta, Cladophorales) lipidic extract. *New Biotechnology*. 2014.

6. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. 1999, т. 33, с. 14–24.

7. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019. URL: <http://www.algaebase.org>

Acrosiphonia arcta

1. Виноградова К.Л. *Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли*. Ленинград, Наука, 1979, 147 с.

2. Kornmann P. Was ist *Acrosiphonia arcta*? *Helgoländer Meeresunters.* 1965, vol. 12, iss. 1–2, pp. 40–51.

3. Зинова А.Д. *Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. Москва, Ленинград, Наука, 1967, 399 с.

4. Перестенко Л.П. *Водоросли залива Петра Великого*. Ленинград, Наука, 1980, 232 с.

5. Sussmann A.V., Scrosati R.A. Morphological variation in *Acrosiphonia arcta* (Codiolales, Chlorophyta) from environmentally different habitats in Nova Scotia, Canada. *Rhodora*. 2011, vol. 113, no. 953, pp. 87–105.

6. O'Clair R., Lindstrom S. *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) Gain. Klinkenberg B., ed. *E-Flora BC: Electronic Atlas of the Plants of British Columbia*. Lab for Advanced Spatial Analysis, Department of Geography, University of British Columbia, Vancouver, 2019.

7. Oppen van M.J.H., Olsen J.L., Stam W.T., van den Hoek C., Wiencke C. Arctic-Antarctic disjunctions in the benthic seaweeds *Acrosiphonia arcta* (Chlorophyta) and *Desmarestia viridis/willii* (Phaeophyta) are of recent origin. *Marine Biology*. 1993, vol. 115, pp. 381–386.

8. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019.

9. Wynne M.J. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: fourth revision. *Nova Hedwigia Beihefte*. 2017, vol. 145, pp. 1–202.

10. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. 1999, т. 33, с. 14–24.

***Ulva intestinalis* (кишечница)**

1. Hayden H.S., Blomster J., Maggs C.A., Silva P.C., Stanhope M.J., Waaland J.R. Linnaeus was right all along: *Ulva* and *Enteromorpha* are not distinct genera. *European Journal of Phycology*. 2003, vol. 38, no. 3, pp. 277–294.

2. Виноградова К.Л. *Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР*. Ленинград, Наука, 1974, 166 с.

3. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. 1999, т. 33, с. 14–24.
4. Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сушкова Е.Г., Штайнхаген С. *Полевой определитель водорослей рода Ulva Черного, Азовского, Каспийского морей и Восточной Балтики*. Москва, Перо, 2016, 51 с.
5. Зинова А.Д. *Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР*. Москва, Ленинград, Наука, 1967, 399 с.
6. Калугина-Гутник А.А. *Фитобентос Черного моря*. Киев, Наукова думка, 1975, 247 с.
7. Björk M., Axelsson L., Beer S. Why is *Ulva intestinalis* the only macroalga inhabiting isolated rockpools along the Swedish Atlantic coast? *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 2004, vol. 284, pp. 109–116.
8. McAvoy K.M., Klug J.L. Positive and negative effects of riverine input on the estuarine green alga *Ulva intestinalis* (syn. *Enteromorpha intestinalis*) (Linnaeus). *Hydrobiologia*, 2005, vol. 545, pp. 1–9.
9. Messyasz B., Rybak A.S. The distribution of green algae species from the *Ulva* genera (syn. *Enteromorpha*, Chlorophyta) in Polish inland waters. *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2009, vol. 38, no. 1, pp. 1–18.
10. Paalme T., Kukk H. Comparison of net primary production rates of *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. and other dominating macroalgal species in Kõiguste Bay, northeastern Baltic Sea. *Proceedings of the Estonian Acad. Sci. Biology, Ecology*. 2003, vol. 52, no. 2. Special issue on Estonian coastal ecosystems: state, processes, and development, pp. 125–133.
11. Возжинская В.Б., Камнев А.Н. *Эколого-биологические основы культивирования и использование морских донных водорослей*. Москва, Наука, 1994, 202 с.
12. Евстигнеева И.К., Танковская И.Н. Размерно-массовые характеристики слоевища и ценопопуляций *Ulva intestinalis* L. (Chlorophyta) и их динамика в Черном море. *Вопросы современной альгологии*. 2017, № 2 (14).
13. Морозова-Водяницкая Н.В. Растительные ассоциации в Черном море. *Труды Севаст. Биол. Станции*. 1959, т. 11, с. 3–28.
14. Maximova O.V., Kucheruk N.V. Anthropogenic eutrophication of near-shore waters and macroalgal biodiversity in the Levantine Sea. *The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems. NATO Science Series. Environmental Security*. Dordrecht, Boston, London, Kluwer Academic Publishers, 1999, vol. 51, pp. 431–435.
15. Kostamo K., Blomster J., Korpelainen H., Kelly J. New Microsatellite Markers for *Ulva intestinalis* (Chlorophyta) and the Transferability of Markers Across Species of Ulvaceae. *Phycologia*. 2008, vol. 47, no. 6, pp. 580–587.
16. Виноградова К.Л. *Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли*. Ленинград, Наука, 1979, 147 с.
17. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019. URL: <http://www.algaebase.org>
18. Milchakova N. *Marine plants of the Black Sea. An Illustrated Field Guide*. Sevastopol, Digit Print, 2011, 144 p.
19. Ruangchuay R., Dahamat S., Chirapat A., Notoya M. Effects of culture conditions on the growth and reproduction of Gut Weed, *Ulva intestinalis* Linnaeus (Ulvales, Chlorophyta). *Songklanakarin J. Sci. Technol.* 2012, vol. 34, no. 5, pp. 501–507.

3.4. Бурые водоросли

Pylaiella littoralis

1. Зинова А.Д. *Определитель бурых водорослей северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1953, 225 с.
2. Russell G. A study in populations of *Pylaiella littoralis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1963, vol. 43, iss. 2, pp. 469–483.
3. Geoffroy A., Mauger S., De Jode A., Le Gall L., Destombe C. Molecular evidence for the existing of two sibling species in *Pylaiella littoralis* (Ectocarpales, Phaeophyceae) along the Brittany coast. *Journal of Phycology*, 2015, vol. 51, pp. 480–489.
4. Флёрв Б.К. Водоросли побережий Новой Земли. *Труды Гос. Океанографического Ин-та*. 1932, т. II, вып. I, с. 7–45.
5. Флёрв Б.К., Карсакова Н.В. Список водорослей Новой Земли. *Труды Гос. Океанографического Ин-та*. 1932, т. II, вып. I, с. 46–73.
6. Зинова А.Д. *Определитель зеленых, бурых и красных водорослей Южных морей СССР*. Москва, Ленинград, Наука, 1967, 400 с.
7. Калугина-Гутник А.А. *Фитобентос Черного моря*. Киев, Наукова думка, 1975, 247 с.
8. Перестенко Л.П. *Водоросли залива Петра Великого*. Ленинград, Наука, 1980, 232 с.
9. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019. URL: <http://www.algaebase.org>
10. Малавенда С.В., Малавенда С.С., Митяев В.М. Абразия и фитообрастание крупнообломочного материала на литорали Мурмана. *Вестник МГТУ*. 2017, т. 20, № 1/2, с. 261–271.
11. Возжинская В.Б. *Донные макрофиты Белого моря*. Москва, Наука, 1986, 192 с.
12. Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики)*. Апатиты, КНЦ РАН, 2003, 308 с.

13. Paalme T., Kukk H. Comparison of net primary production rates of *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. and other dominating macroalgal species in Kõiguste Bay, northeastern Baltic Sea. *Proceedings of the Estonian Acad. Sci. Biology. Ecology*. 2003, vol. 52, № 2. Special issue on Estonian coastal ecosystems: state, processes, and development, pp. 125–133.

14. Клочкова Н.Г. *Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования*. Владивосток, Дальнаука, 1986, 292 с.

15. Воскобойников Г.М., Пуговкин Д.В. О возможной роли *Fucus vesiculosus* в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения. *Вестник МГТУ*. 2012, т. 15, № 4, с. 716–721.

16. Cross W.E., Wilce R.T., Fabijan M.F. Effects of Experimental Releases of Oil and Dispersed Oil on Arctic Nearshore Macrobenthos. III. Macroalgae. *Arctic*. 1987, vol. 40, supp. 1, pp. 211–219.

17. Zettler M.L., Proffitt C.E., Darr A., Degraer S., Devriese L. On the Myths of Indicator Species: Issues and Further Consideration in the Use of Static Concepts for Ecological Applications. *PLoS ONE*. 2013. 8(10), p. e78219.

Saccharina latissima

1. Зинова А.Д. *Определитель бурых водорослей северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1953, 225 с.

2. Возжинская В.Б. *Донные макрофиты Белого моря*. Москва, Наука, 1986, 192 с.

3. Михайлова Т.А., Максимова О.В., Бубнова Е.Н. Отдел Ochrophyta (Бурые водоросли). *Флора и фауна Белого моря. Иллюстрированный атлас*. Товарищество научных изданий КМК. Москва, 2010, с. 397–414.

4. Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические структурные характеристики)*. Апатиты, КНЦ РАН, 2003, 308 с.

5. Голиков А.Н., Аверинцев В.Г. *Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земля Франца-Иосифа и некоторые закономерности их распределения. Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий. Исследования фауны морей*. Т. XIV (XXII). Ленинград, Наука, 1977, с. 5–54.

6. Аверинцев В.Г. Некоторые особенности распределения жизни на верхних участках шельфа Северной Земли. *Экология и биоресурсы Карского моря*. Апатиты, КНЦ АН СССР, ММБИ, 1989, с. 150–153.

7. Сорокин А.Л., Пельтихина Т.С. *Ламинариевые водоросли Баренцева моря*. Мурманск, ПИНРО, 1991, 188 с.

8. Михайлова Т.А. Структура и межгодовая динамика ламинариевых фитоценозов в Белом море. *Ботанический журнал*. 2000, т. 85, № 5, с. 78–88.

9. Михайлова Т.А. Формирование ламинариевых фитоценозов на внесенном каменистом субстрате в Белом море. *Ботанический журнал*. 2000, т. 85, № 9, с. 88–103.

10. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019. URL: <http://www.algaebase.org>

11. Lane P.J., Koka B.R., Pathak S. The reification of absorptive capacity: A critical review and rejuvenation of the construct. *Academy of Management Review*. 2006, vol. 31(4), pp. 833–863.

12. Selivanova O.N., Zhigadlova G.G., Hansen G.I. Revision of the Systematics of Algae in the Order Laminariales (Phaeophyta) from the Far-Eastern Seas of Russia on the Basis of Molecular-Phylogenetic Data. *Russian Journal of Marine Biology*. 2007, vol. 33, № 5, pp. 278–289.

13. Neiva J., Paulino C., Nielsen M., Krause-Jensen D., Saunders G.W., Assis J., Bárbara I., Tamigneaux É., Gouveia L., Aires T., Marbà N., Bruhn A., Pearson G.A., Serrão E.A. Glacial vicariance drives phylogeographic diversification in the amphi-boreal kelp *Saccharina latissima*. *Scientific Reports*. 2018, vol. 8, pp. 1112–1124.

14. Krause-Jensen D., Duarte C.M. Expansion of vegetated coastal ecosystems in the future Arctic. *Frontiers in Marine Science. Global Change and the Future Ocean*. 2014, vol. 1, article 77, pp. 1–10.

15. Возжинская В.Б., Камнев А.Н. *Эколого-биологические основы культивирования и использование морских водорослей*. Москва, Наука, 1994, 202 с.

Laminaria digitata

1. Зинова А.Д. *Определитель бурых водорослей северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1953, 225 с.

2. Кузнецов В.В. *Белое море и биологические особенности его флоры и фауны*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1960, 322 с.

3. Возжинская В.Б. *Донные макрофиты Белого моря*. Москва, Наука, 1986, 192 с.

4. Михайлова Т.А. *Laminaria hyperborea* (Laminariaceae) на Мурманском побережье Баренцева моря. *Ботанический журнал*. 2010, т. 95, № 3, с. 326–338.

5. Bartsch I., Wiencke C., Bischof K., Buchholz C.M., Buck B.H., Eggert A., Feuerpfeil P., Hanelt D., Jacobsen S., Karez R., Karsten U., Molis M., Roleda M.Y., Schubert H., Schumann R., Valentin K., Weinberger F., Wiese J. The genus *Laminaria* sensu lato: recent insights and developments. *European Journal of Phycology*. 2008, vol. 43, iss. 1, pp. 1–86.

6. Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики)*. Апатиты, КНЦ РАН, 2003, 308 с.

7. Виноградова К.Л. Аннотированный список видов морских водорослей Шпицбергена. *Ботанический журнал*. 1995, т. 80, № 6, с. 50–61.
8. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019. URL: <http://www.algaebase.org>
9. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. 1999, т. 33, с. 14–24.
10. Титлянов Э.А., Титлянова Т.В., Белоус О.С. *Полезные морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона*. Владивосток, Дальнаука, 2016, 348 с.
11. Михайлова Т.А., Максимова О.В., Бубнова Е.Н. Отдел Ochrophyta (Heterokontophyta), Класс Phaeophyceae (Бурые водоросли). *Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас*. Москва, Т-во научных изданий КМК, 2010, с. 397–413.

Laminaria hyperborea

1. Михайлова Т.А. *Laminaria hyperborea* (Laminariaceae) на Мурманском побережье Баренцева моря. *Ботанический журнал*. 2010, т. 95, № 3, с. 326–338.
2. Kain J.M. Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea*. *FAO Fisheries Synopsis*. 1971, vol. 87, 74 p.
3. Sjøtun K., Fredriksen S., Lein T.E., Rueness J., Sivertsen K. Population studies of *Laminaria hyperborea* from its northern range of distribution in Norway. *Hydrobiologia*. 1993, vol. 260/261, pp. 215–221.
4. Sjøtun K., Fredriksen S. Growth allocation in *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae) in relation to age and wave exposure. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1995, vol. 126, pp. 213–222.
5. Bartsch I., Wiencke C., Bischof K., Buchholz C.M., Buck B.H., Eggert A., Feuerpfeil P., Hanelt D., Jacobsen S., Karez R., Karsten U., Molis M., Roleda M.Y., Schubert H., Schumann R., Valentin K., Weinberger F., Wiese J. The genus *Laminaria* sensu lato: recent insights and developments. *European Journal of Phycology*. 2008, vol. 43, iss. 1, pp. 1–86.
6. Wiencke C., Clayton M.N., Gómez I., Iken K., Lüder U.H., Amsler C.D., Karsten U., Hanelt D., Bischof K., Dunton K. Life strategy, ecophysiology and ecology of seaweeds in polar waters. Review. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*. 2007, vol. 6, pp. 95–126.
7. Михайлова Т.А. Ассоциация *Laminaria hyperborea* на Мурманском побережье Баренцева моря. *Ботанический журнал*. 2012, т. 97, № 6, с. 712–729.
8. Михайлова Т.А., Штрик В.А. Макрофиты *Laminaria hyperborea* (Laminariaceae) Баренцева и Белого морей. *Ботанический журнал*. 2007, т. 92, № 12, с. 1818–1828.

9. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019. URL: <http://www.algaebase.org>
10. Schoschina E.V. On *Laminaria hyperborea* (Laminariales, Phaeophyceae) on the Murman coast of the Barents Sea. *Sarsia*. 1997, vol. 82, pp. 371–373.
11. Filbee-Dexter K., Wernberg T., Fredriksen S., Norderhaug K.M., Pedersen M.F. Arctic kelp forests: diversity, resilience and future. *Global and Planetary Change*. 2019, vol. 172, pp. 1–14.
12. DFO. Science Advice for Identifying Indicators for Monitoring Arctic Marine Biodiversity in Canada. *DFO Can. Sci. Advis. Sec. Sci. Advis. Rep.* 2012/053. 2012. URL: <http://www.dfo-mpo.gc.ca/csas-sccs/index-eng.htm>
13. Титлянов Э.А., Титлянова Т.В., Белоус О.С. *Полезные морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона*. Владивосток, Дальнаука, 2016, 348 с.

Laminaria solidungula

1. Зинова А.Д. *Определитель бурых водорослей северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1953, 225 с.
2. Bartsch I., Wiencke C., Bischof K., Buchholz C.M., Buck B.H., Eggert A., Feuerpfeil P., Hanelt D., Jacobsen S., Karez R., Karsten U., Molis M., Roleda M.Y., Schubert H., Schumann R., Valentin K., Weinberger F., Wiese J. The genus *Laminaria* sensu lato: recent insights and developments. *European Journal of Phycology*. 2008, vol. 43, iss. 1, pp. 1–86.
3. Dunton K.H., Schell D.M. Seasonal carbon budget and growth of *Laminaria solidungula* in the Alaskan High Arctic. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1986, vol. 31, pp. 57–66.
4. Korb R.E., Gerard V.A. Nitrogen assimilation characteristics of polar seaweeds from differing nutrient environments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2000, vol. 198, pp. 83–92.
5. Roleda M.Y. Stress physiology and reproductive phenology of Arctic endemic kelp *Laminaria solidungula* J. Agardh. *Polar Biology*. 2016, vol. 39, iss. 11, pp. 1967–1977.
6. Rana S., Valentin K., Bartsch I., Glöckner G. Loss of a chloroplast encoded function could influence species range in kelp. *Ecology and Evolution*. 2019, vol. 9, pp. 8759–8770.
7. Prentki R., Dunton K., Iken K., Schonberg S., Funk D.W. Long-Term Monitoring of the Kelp Community in the Stefansson Sound Boulder Patch: Detection of Change Related to Oil and Gas Development. *cANIMIDA Final Report: Summers 2004-2007, as part of US Department of Interior MMS Alaska Environmental Studies Program* (Contract № 04PC00031). 2009, 67 p.
8. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019. URL: <http://www.algaebase.org>

9. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. 1999, т. 33, с. 14–24.

10. Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики)*. Апатиты, КНЦ РАН, 2003, 308 с.

11. Виноградова К.Л., Штрик В.А. Дополнение к флоре водорослей северных морей России. *Ботанический журнал*. 2005, т. 90, № 10, с. 1593–1599.

12. Титлянов Э.А., Титлянова Т.В., Белоус О.С. *Полезные морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона*. Владивосток, Дальнаука, 2016, 348 с.

13. Михайлова Т.А. *Laminaria solidungula*. *Красная Книга Ненецкого автономного округа*. Нарьян-Мар, Администрация НАО, Ненецкий информационно-аналитический центр, 2006, с. 104.

Fucus vesiculosus

1. Максимова О.В. Некоторые сезонные особенности развития и определение возраста беломорских фукоидов. *Донная флора и продукция краевых морей СССР*. Москва, Наука, 1980, с. 73–78.

2. Возжинская В.Б. Беломорские фукоиды: распределение, биология, продукция. *Основы биологической продуктивности океана*. Москва, Наука, 1971, с. 172–182.

3. Возжинская В.Б. *Донные макрофиты Белого моря*. Москва, Наука, 1986, 192 с.

4. Зинова А.Д. *Определитель бурых водорослей северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1953, 225 с.

5. Кузнецов В.В. *Белое море и биологические особенности его флоры и фауны*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1960, 322 с.

6. Максимова О.В. Обзор исследований карликовых и бентоплейстонных фукусовых (Fucales, Phaeophyceae). *Ботанический журнал*. 2007, т. 92, № 6, с. 858–877.

7. Тиховская З.П. Циклы жизни *Fucus vesiculosus* на берегах Восточного Мурмана. *Труды Мурманской биологической станции*. 1955, т. 2, с. 93–107.

8. Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики)*. Апатиты, КНЦ РАН, 2003, 308 с.

9. Петров Ю.Е. Отдел Бурые водоросли. *Жизнь растений*. Т. 3. Водоросли. Лишайники. Москва, Просвещение, 1977, с. 143–192.

10. McLachlan J., Chen L.-M. Formation of adventive embryos from rhizoidal filaments in sporelings of four species of *Fucus* (Phaeophyceae). *Canadian Journ. of Botany*. 1972, vol. 50, no. 9, pp. 1841–1844.

11. Максимова О.В. Формирование ювенильных популяций *Fucus vesiculosus* в эстуарии и приэстуарном районе (Кандалакшский залив, Белое море). *Тезисы VIII региональной научно-практ. конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря»*. Архангельск, 2001, с. 94–96.

12. Рыжик И.В., Фисак Е.М. Годовая динамика содержания растворимых флоротаннинов в клетках *Fucus vesiculosus* L. и возможное их участие в процессах репарации тканей. *Вопросы современной альгологии*. 2018, № 1 (16), с. 4.

13. Tatarenkov A., Bergström L., Jönsson R.B., Serrão E.A., Kautsky L., Johannesson K. Intriguing asexual life in marginal populations of the brown seaweed *Fucus vesiculosus*. *Molecular Ecology*. 2005, vol. 14, pp. 647–651.

14. Канищева О.В., Шошина Е.В. Возрастная структура поселений *Fucus vesiculosus* на литорали Кольского залива. *Вестник Удмуртского ун-та: Биология. Науки о Земле*. 2015, т. 25, вып. 1, с. 40–47.

15. Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Рыжик И.В. Изменения в составе фотосинтетических пигментов и структуре клеток у бурых водорослей *Fucus vesiculosus* L. и *F. serratus* L. из Баренцева моря при длительном нахождении в темноте. *Биология моря*. 2006, т. 32, № 1, с. 26–33.

16. Кучерук Н.В., Котов А.В., Максимова О.В., Пронина О.А., Сапожников Ф.В., Малых Е.А. Бентос (Глава 8). *Печорское море. Системные исследования*. Москва, Изд-во «МОРЕ», 2003, с. 217–230.

17. Максимова О.В. Сообщества морских макрофитов. *Жизнь на дне*. Москва, Т-во научных изданий КМК, 2010, с. 116–170.

18. Максимова О.В. Соленость среды и морские макроводоросли: проявление эколого-морфологической пластичности in vitro и in situ. *Труды ЗИН РАН*. Приложение № 3. Пятьдесят лет концепции критической солёности. Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 2013, с. 168–174.

19. Максимова О.В. Макрофитобентос. *Экологический Атлас. Море Лаптевых*. ООО «Арктический Научный Центр». Москва, 2017, с. 108–117.

20. Максимова О.В., Мюге Н.С. Новые для Белого моря формы фукоидов (Fucales, Phaeophyceae): морфология, экология, происхождение. *Ботанический журнал*. 2007, т. 92, № 7, с. 965–986.

21. Михайлова Т.А., Максимова О.В., Бубнова Е.Н. Отдел Ochrophyta (Бурые водоросли). *Флора и фауна Белого моря*. Иллюстрированный атлас. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 2010, с. 397–414.

22. Максимова О.В. Макрофитобентос Карского моря. *Материалы научной конференции «Экосистема Карского моря новые данные экспедиционных исследований»*. Москва, РФФИ — ИОРАН, 2015, с. 162–166.

23. Максимова О.В., Симакова У.В., Неретина Т.В. Морфологическое разнообразие при генетическом единстве: *Fucus vesiculosus* и *Asco-*

- phyllum nodosum* (Белое море). *Материалы IV Всеросс. научной конф. с междунар. участием «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге»*. БИН им. В.Л. Комарова РАН Русское ботаническое общ-во. Санкт-Петербург, «Реноме», 2018, с. 287–291.
24. Толстикова Н.Е. Наблюдения за развитием *Fucus vesiculosus* L. и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis в течение года на литорали Восточного Мурмана. *Донная флора и продукция краевых морей СССР*. Москва, Наука, 1980, с. 81–84.
25. Блинова Е.И. *Водоросли-макрофиты и травы морей европейской части России (флора, распространение, биология, запасы, маркировка)*. Москва, ВНИРО, 2007, 114 с.
26. Коренников С.П. *Промысловые водоросли сублиторали Двинского, Онежского и Кандалакисского заливов Белого моря (вопросы биологии, распределения и запасы)*. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ленинград, БИН АН СССР, 1982, 24 с.
27. Макаров В.Н. Возрастная структура популяций. *Промысловые и перспективные для использования водоросли и беспозвоночные Баренцева и Белого морей*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 1998, с. 94–97.
28. Пронина О.А. Сырьевые ресурсы и промысел водорослей Белого моря. *Рыбное хозяйство*. 2002, № 4, с. 44–47.
29. Ólafsson E., Ingólfsson A., Steinarsdóttir M.B. Harpacticoid copepod communities of floating seaweed: controlling factors and implication of dispersal. *Hydrobiologia*. 2001, iss. 453/454, pp. 189–200.
30. Халаман В.В., Бергер В.Я. Плавающие водоросли и ассоциированная с ними фауна в Белом море. *Океанология*. 2006, т. 46, с. 689–895.
31. Максимова О.В., Сажин А.Ф. Роль половых продуктов макрофитов *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis и *Fucus vesiculosus* L. в летнем нанопланктоне прибрежных вод Белого моря. *Океанология*. 2010, т. 50, № 2, с. 218–229.
32. Бек Т.А. Трофическая структура прибрежного сообщества Белого моря. Биологические ресурсы Белого моря. *Труды ББС МГУ*. 1990, вып. 7, с. 55–70.
33. Maximova O.V. *Fucus vesiculosus*, *Rivularia atra* and *Littorina* spp.: Interactions at White Sea intertidal. *Abstracts of EURECO-99*. session 3/4. Greece, Halikidiki, 1999, p. 92.
34. Khailov K.M., Burlakova Z.P. Release of Dissolved Organic Matter by Marine Seaweeds and Distribution of their Total Organic Production to Inshore Communities. *Limnology and Oceanography*. 1969, vol. 14, № 4, pp. 521–527.
35. Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. *Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей*. Киев, Наукова думка, 1992, 280 с.
36. Камнев А.Н. *Структура и функции бурых водорослей*. Москва, МГУ, 1989, 200 с.
37. Zettler M.L., Proffitt C.E., Darr A., Degraer S., Devriese L. On the Myths of Indicator Species: Issues and Further Consideration in the Use of Static Concepts for Ecological Applications. *PLoS ONE*. 2013. 8(10), p. e78219.
38. Клиндух М.П., Облучинская Е.Д. Сравнительное исследование химического состава бурых водорослей *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*. *Вестник МГТУ*. 2013, т. 16, № 3, с. 466–471.
39. Воскобойников Г.М., Пуговкин Д.В. О возможной роли *Fucus vesiculosus* в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения. *Вестник МГТУ*. 2012, т. 15, № 4, с. 716–721.
40. Пуговкин Д.В., Воскобойников Г.М. Эпифитные бактерии бурых водорослей *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Баренцево море). *Морской биол. журн.* 2018, т. 3, № 4, с. 76–83.
41. Воскобойников Г.М., Матишов Г.Г., Быков О.Д., Маслова Т.Г., Шерстнева О.А., Усов А.И. Об устойчивости морских макрофитов к нефтяному загрязнению. *Доклады АН. Общая биология*. 2004, т. 397, № 6, с. 842–844.
42. Степаньян О.В. Хроническое загрязнение повышает устойчивость бурой водоросли *Fucus vesiculosus* (L.) к действию углеводов нефти. *Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе*. 2015, № 2, с. 22–25.
43. Степаньян О.В., Матишов Г.Г., Кулыгин В.В. Устойчивость макроводорослей Баренцева моря к нефтяному загрязнению. *Наука юга России*. 2017, т. 13, № 3, с. 103–108
44. Cross W.E., Wilce R.T., Fabijan M.F. Effects of Experimental Releases of Oil and Dispersed Oil on Arctic Nearshore Macrobenthos. III. Macroalgae. *Arctic*, 1987. 1977, vol. 40, supp. 1, pp. 211–219.
45. Johnston C.S. The sub-lethal effects of water-soluble extracts of crude oil on the fertilization and development of *Fucus serratus* L. (serrated wrack). *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. 1977, vol. 171, pp. 184–185.
46. Kautsky N., Kautsky H., Kautsky U., Waern M. Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1986, vol. 28, pp. 1–8.
47. Ruuskanen A., Bäck S., Reitalu T. A comparison of two cartographic exposure methods using *Fucus vesiculosus* as indicator. *Marine Biology*. 1999, vol. 134, pp. 139–145.
48. Rohde S., Hiebenthal C., Wahl M., Karez R., Bischof K. Decreased depth distribution of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Western Baltic: effects of light deficiency and epibionts on growth and photosynthesis. *European Journal of Phycology*. 2008, vol. 43, no. 2, pp. 143–150.

49. Jonsson P.R., Kotta J., Andersson H.C., Herkül K., Virtanen E., Nystrom Sandman A., Johannesson K. High climate velocity and population fragmentation may constrain climate-driven range shift of the key habitat former *Fucus vesiculosus*. *Diversity and Distribution*. 2018, vol. 24, pp. 892–905.

50. Kotta J., Vanhatalo J., Jänes H., Orav-Kotta H. Integrating experimental and distribution data to predict future species patterns. *Scientific Reports*. 2019, vol. 9, p. 1821.

51. HELCOM Red List Macrophyte Expert Group. 2013. *Fucus vesiculosus*. URL: <https://helcom.fi/baltic-sea-trends/biodiversity/red-list-of-baltic-species/>

52. Ковальчук Н.А. *Fucus vesiculosus*. Красная Книга природы Ленинградской области. т. 2. Растения и грибы. Санкт-Петербург, АНО НПО «Мир и семья», 2000, с. 432–433.

53. Мохова О.Н. Сравнительный анализ промысловых характеристик беломорских фукоидов в эксплуатируемых зарослях. *Материалы XI Всеросс. конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря»*. 2010, с. 118–119.

54. Виноградова К.Л. Аннотированный список видов морских водорослей Шпицбергена. *Ботанический журнал*. 1995, т. 80, № 6, с. 50–61.

55. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. т. 33. Санкт-Петербург, 1999, с. 14–24.

56. Возжинская В.Б., Белькович В.М., Виноградов Г.М., Горелова Т.А., Кузин В.С., Кучерук Н.В., Мокиевский В.О. Гидробиологические и экологические исследования в Арктике. Морская биота юго-западных побережий Карского моря (Байдарацкая губа). *Известия РАН. Серия Биологическая*. 1997, № 6, с. 705–716.

57. Петров Ю.Е. *Fucus distichus* L. emend Powell и *F. evanescens* C. Ag. *Новости систематики низших растений*. 1965, т. 3, с. 64–70.

58. Ширшов П.П. Очерк распределения водорослей в Крестовой губе на Новой Земле. *Избранные труды. Планктон арктических вод*. Москва, Наука, 1982, с. 49–73.

59. Шошина Е.В., Анисимова Н.А. Макроводоросли из района бухты Ледяная Гавань (Новая Земля, о. Северный, Карское море). *Вестник МГТУ*. 2013, т. 16, № 3, с. 530–535.

60. Штрик В.А., Возжинская В.Б., Вехов Н.В. Морские водоросли побережья Новой Земли и пролива Югорский Шар. *Морские гидробиологические исследования (сборник научных трудов)*. Москва, ВНИРО, 2000, с. 88–98.

61. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019. URL: <http://www.algaebase.org>

3.5. Красные водоросли

Porphyra spp.

1. Sutherland J.E., Lindstrom S.C., Nelson W.A., Brodie J., Lynch M.D., Hwang M.S., Choi H.-G., Miyata M., Kikuchi N., Oliveira M.C., Farr T., Neefus C., Mols-Mortensen A., Milstein D., Müller K.M. A new look at an ancient order: generic revision of the Bangiales (Rhodophyta). *Journal of Phycology*. 2011, vol. 47, no. 5, pp. 1131–1151.

2. Mols-Mortensen A., Neefus C.D., Nielsen R., Gunnarsson K., Egilsdottir S., Pedersen P.M., Brodie J. New insights into the biodiversity and generic relationships of foliose Bangiales (Rhodophyta) in Iceland and the Faroe Islands. *European Journal of Phycology*. 2012, vol. 47, no. 2, pp. 146–159.

3. Mols-Mortensen A., Neefus C.D., Pedersen P.M., Brodie J. Diversity and distribution of foliose Bangiales (Rhodophyta) in West Greenland: a link between the North Atlantic and North Pacific. *European Journal of Phycology*. 2014, vol. 49, no. 1, pp. 1–10.

4. Симакова У.В., Неретина Т.В. Предварительные результаты ревизии пластинчатых представителей пор. Bangiales морей Европейской части России. Неопубликованные данные.

5. Зинова А.Д. *Определитель красных водорослей северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1955, 220 с.

6. Перестенко Л.П. *Красные водоросли дальневосточных морей России*. Санкт-Петербург, «Ольга», 1994, 331 с.

7. Виноградова К.Л. Род *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) в северных морях России. *Ботанический журнал*. 2007, т. 92, № 4, с. 532–543.

8. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2020. URL: <http://www.algaebase.org>

9. Mikhaylova T.A. Vegetation of the red algal belt of the White Sea (European Arctic, Russia). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 2019, vol. 53, no. 1, pp. 39–65.

10. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. Т. 33. 1999, с. 14–24.

11. Титлянов Э.А., Титлянова Т.В., Белоус О.С. *Полезные морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона*. Владивосток, Дальнаука, 2016, 348 с.

12. Pereira R., Yarish C. The Role of *Porphyra* in Sustainable Culture Systems: Physiology and Applications. *Seaweeds and Their Role in Globally Changing Environments*. 2010, pp. 339–354.

13. Stepaniyan O.V. Effects of crude oil on major functional characteristics of macroalgae of the Barents Sea. *Russian Journal of Marine Biology*. 2008, vol. 34, no. 2, pp. 131–134.

Lithothamnion spp.

1. Виноградова К.Л. Таксономический обзор порядка Corallinales (Rhodophyta) в северных морях России. *Ботанический журнал*. 2010, т. 95, № 5, с. 667–681.

2. Зинова А.Д. *Определитель красных водорослей северных морей СССР*. Москва, Ленинград, 1955, 220 с.

3. Перестенко Л.П. *Красные водоросли дальневосточных морей России*. Санкт-Петербург, «Ольга», 1994, 331 с.

4. Wilson S. Environmental tolerances of free-living coralline algae (maerl): implications for European marine conservation. *Biological Conservation*. 2004, vol. 120, no. 2, pp. 279–289.

5. Виноградова К.Л. Распространение водорослей-макрофитов в арктических морях России. *Новости систематики низших растений*. т. 33. 1999, с. 14–24.

6. Birkett D.A., Maggs C.A., Dring M.J. *Maerl* (volume V). An overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Scottish Association for Marine Science. (UK Marine SACs Project). 1998, 116 p.

7. Riosmena-Rodríguez R., Nelson W., Aguirre J., eds. *Rhodolith/maerl beds: a global perspective*. Switzerland, Springer International Publishing, 2017, 368 p.

3.6. Высшие растения

Взморник морской (*Zostera marina*)

1. Вехов В.Н. *Зостера морская (Zostera marina L.) Белого моря*. Москва, Изд-во МГУ, 1992, 144 с.

2. Цвелев Н.Н. *Семейство Взморниковые (Zosteraceae)*. Жизнь растений. Т. 6. Цветковые растения. Москва, Просвещение, 1982, с. 39–40.

3. Суховеева М.В., Подкорытова А.В. *Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки*. Владивосток, ТИНРО-центр, 2006, 243 с.

4. Максимович Н.В., Иванов М.В., Букина М.В. Современное состояние и перспективы промысла морской травы *Zostera marina* L. в прибрежных акваториях карельского берега Белого моря. *Мат. IX Междунар. конф. «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря»*. 2005, с. 208–210.

5. Коробков А.В. Современное состояние *Zostera marina* L. в вершине Кандалакшского залива Белого моря. *Тез. докл. XIII научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина»*. 2012, с. 80–90.

6. Марковская Е.Ф., Шкляревич Г.А., Сергиенко Л.А., Стародубцева А.А. К вопросу о морфологической изменчивости *Zostera marina* L. на побережьях Белого моря. *Мат. Международной конференции «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды»*. Петрозаводск, КарНЦ РАН, 2011, с. 179–183.

7. Simakova U.V. Current status and long-term changes of *Zostera marina* L. in case of the Babie More bay (White Sea). *Abstracts volume from 49th European Marine Biology Symposium*. St. Petersburg. 2014, pp. 56–57.

8. Гемп К.П. Сырьевые запасы морских водорослей и трав и перспективы дальнейшего развития их промысла в Белом море. *Тр. Всесоюз. совещ. работников водорослевой промышленности СССР*. Т. 1. Архангельск, 1962, с. 15–31.

9. Phillips R.C. Seagrasses and the Coastal Marine Environment. *Oceanus*. 1978, vol. 21, no. 3, pp. 30–40.

10. Наумов А.Д. Многолетние исследования литорального бентоса Белого моря в губе Чупа (Кандалакшский залив): сезонная и многолетняя динамика взморника *Zostera marina*. *Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей северо-европейского бассейна*. Вып. 2. Апатиты, КНЦ РАН, 2007, с. 493–502.

11. Бергер В.Я. О продукции зостеры *Zostera marina* L. в Белом море. *Биология моря*. 2011, т. 37, № 5, с. 362–366.

12. Hartog den C. *The Sea-grasses of the World*. Amsterdam, L.: North-Holland Publishing Coy, 1970, 275 p.

13. Шкляревич Г.А. Восстановление зарослей *Zostera marina* L. в Кандалакшском заливе Белого моря. *Ученые записки Петрозаводского гос. университета*. 2014, № 4, с. 13–18.

14. Коренников С.П. Распределение и запасы промысловой сублиторальной растительности в заливах бассейна Белого моря (результаты 1967–1971 гг.). *Тез. докл. Всесоюз. Совещ. по «Морской альгологии — макрофитобентосу»*. Москва, 1974, с. 73–74.

15. Коренников С.П. *Промысловые водоросли сублиторали Двинского, Онежского и Кандалакшского заливов Белого моря (вопросы биологии, распределения и запасы)*. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ленинград, БИН АН СССР, 1982, 24 с.

16. Шкляревич Г.А. *Экология сообществ макробентоса Белого моря*. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2002, 54 с.

17. Максимова О.В. Макрофитобентос Белого моря. *Система Белого моря*. Т. IV. Процессы осадкообразования, геология, история. Москва, Научный мир, 2017, с. 386–430.

18. Phillips R.C., Menez E.G. Seagrasses. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences, № 34*. Washington, D.C., Smithsonian Institution Press, 1988, 104 p.

19. Симакова У.В., Неретина Т.В., Колючкина Г.А., Спиридонов В.А., Локтионов Е.Ю. Распространение и генетическое разнообразие взморника *Zostera marina* L. в северных морях России. *Мат. V Междунар. науч.-практич. конф. «Морские исследования и образование»*. Москва, МГУ, 2016, с. 419–422.
20. Вехов В.Н. Современное состояние zostеры в Белом море. *Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования*. Ч. 1. Санкт-Петербург, 1995, 250 с.
21. Волков А.Е., Волкова Е.В., Головин П.В., Колесниченко А.И., Коротков В.Н., Пушкина Н.С. *Отчет о научно-исследовательской работе по договору б/н от 12.05.2014 г. с Санкт-Петербургской общественной организацией "Экология и бизнес" в рамках проекта ГЭФ/ПРООН "Укрепление морских и прибрежных ООПТ России" по теме "Организация системы экологического мониторинга прибрежных экосистем национального парка "Онежское Поморье"*. Летняя Золотица, 2014, 45 с.
22. Мискевич И.В. Проведены исследования Сухого моря в Двинском заливе Белого моря. *Новости Архангельского регионального отделения Русского Географ. Общ-ва*. 2013. URL: <http://arkhangelsk.rgo.ru/2013/08/28/provedeny-issledovaniya-suxogo-morya-v-dvinsk-om-zalive-belogo-morya/>
23. *Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР*. Вып. 1. Семейства Polypodiaceae Вутомасеae. Москва, Ленинград, 1960, 102 с.
24. Zenkevitch L.A. *Biology of the Seas of the USSR*. New York, Interscience, 1963, 995 p.
25. Блинова Е.И. Эколого-флористический очерк губы Ивановки – реликтового водоема Баренцева моря. *Запасы морских растений и их использование*. Москва, Наука, 1964, с. 58–70.
26. Мокиевский В.О. *Неопубликованные данные*, 2004.
27. Стрелков И.И. *Неопубликованные данные*, 2008.
28. Возжинская В.Б., Белькович В.М., Виноградов Г.М., Горелова Т.А., Кузин В.С., Кучерук Н.В., Мокиевский В.О. Гидробиологические и экологические исследования в Арктике: Морская биота юго-западных побережий Карского моря (Байдарацкая губа). *Известия РАН. Сер. Биол.* 1997, № 6, с. 705–716.
29. *Образец MW0020797 из коллекции «Гербарий МГУ»*. Серегин А.П., ред. *Депозитарий живых систем "Ноев Ковчег" (направление "Растения")*. Москва, МГУ, 2019. URL: <https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d=P&openparams=%5Bopen-id%3D1637346%5D> Лицензия CC-BY 4.0
30. Ehlers A., Worm B., Reusch T.B.H. Importance of genetic diversity in eelgrass *Zostera marina* for its resilience to global warming. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2008, vol. 355, pp. 1–7.
31. van Katwijk M.M., Bos A.R., Kennis P., de Vries R. Vulnerability to eutrophication of a semi-annual life history: A lesson learnt from an extinct eelgrass (*Zostera marina*) population. *Biological Conservation*. 2010, vol. 143, no. 1, pp. 248–254.
32. Valdemarsen T., Canal-Verges P., Kristensen E., Holmer M., Kristensen M.D., Flindt M.R. Vulnerability of *Zostera marina* seedlings to physical stress. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2010, vol. 418, pp. 119–130.
33. Зенкина В.Г., Павлова А.В. *Zostera marina* – информативный показатель экологического состояния морских вод. *Международный журнал экспериментального образования*. 2016, № 10–12, с. 190–192.
34. Шишлова М.А. *Зостера морская (Zostera marina L.) как индикатор загрязнения среды тяжелыми металлами*. Автореф. дис... биол. наук. Владивосток, 2002, 28 с.
35. Гуляева Е.Н. Структурно-функциональные особенности листьев галофитов Белого моря в условиях техногенной нагрузки. *Проблемы современной науки и образования*. 2017, № 33 (115), с. 11–16.

3.7. Многощетинковые черви

Nephtys paradoxa

1. Ушаков П.В. *Многощетинковые черви дальневосточных морей СССР*. Москва, Изд-во Академии наук СССР, 1955, 445 с.
2. Жирков И.А. *Полихеты Северного Ледовитого океана*. Москва, Янус-К, 2001, 632 с.
3. Днестровская Н.Ю. *Nephtyidae (Polychaeta) Северного Ледовитого океана: видовой состав, распространение и экология*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2007, 24 с.
4. Днестровская Н.Ю. Полихеты семейства Nephtyidae (Annelida: Polychaeta) в Северном Ледовитом океане. *Мат. XXIX Междунар. науч.-практич. конф. «Современные проблемы гуманитарных и естественных наук»*. 29–30 июня 2016 г. Москва, Научно-информационный издательский центр «Институт Стратегических Исследований», Издательство «Перо», 2016, с. 22–25.
5. Днестровская Н.Ю. Полихеты семейства Nephtyidae как объект для экологов. *Мат. XXX Междунар. науч.-практич. конф. «Современные проблемы гуманитарных и естественных наук»*. 5–6 октября 2016 г. Москва, Научно-информационный издательский центр «Институт Стратегических Исследований», Издательство «Перо», 2016, с. 15–18.
6. Самохина Л.А. *Воздействие нефтяных углеводородов и бенз(а)пирена на количественные характеристики макрозообентоса Белого и юго-восточной части Баренцева морей*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2010, 27 с.

7. Матишов Г.Г., Макаревич П.Р., Ильин Г.В. Структура и современное функционирование Баренцево-мурской экосистемы. *Комплексные исследования больших морских экосистем России*. Апатиты, Изд-во Кольского научного центра РАН, 2011, с. 91–116.

Maldane sarsi

1. Жирков И.А. *Полихеты Северного Ледовитого океана*. Москва, Янус-К, 2001, 632 с.

2. Shcherbakova T.D., Tzetlin A.B., Mardashova M.V., Sokolova O.S. Fine structure of the tubes of Maldanidae (Annelida). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 2017, vol. 97 (5), pp. 1177–1187.

3. Цетлин А.Б., Маркелова Н.П. Бесполое размножение *Maldane sarsi* (Polychaeta, Maldanidae) в Белом море. *Доклады Академии наук СССР*. 1986, т. 288, с. 763.

4. Цетлин А.Б., Маркелова Н.П. Бесполое размножение у мальданиды *Maldane sarsi* (Annelida, Polychaeta). *Доклады Академии наук СССР*. 1986, т. 288, № 3, с. 763–765.

5. Curtis M.A. Life cycles and population dynamics of marine benthic polychaetes from the Disko Bay area of West Greenland. *Ophelia*. 1977, vol. 16 (1), pp. 9–58.

6. Пущина О.И. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период. *Известия ТИНРО*. 2005, т. 142, с. 246–269.

7. Пущина О.И. Питание и пищевые отношения камбал зал. Петра Великого (Японское море) в летний период. *Известия ТИНРО*. 2012, т. 171, с. 240–266.

8. Зацепин В.И. Класс Polychaeta — Многощетинковые черви. *Определитель фауны и флоры Северных морей СССР*. Гаевская Н.С., ред. Москва, «Советская наука», 1948, 738 с.

9. Karle I.M., Agrenius S., Molander S., Magnusson K., Blanck H., Dahl B., Dahllöf I. Verification of a benthic boxcosm system with potential for extrapolating experimental results to the field. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2007, vol. 353 (2), pp. 265–278.

10. Гальшева Ю.А. Сообщества макробентоса сублиторали залива Восток Японского моря в условиях антропогенного воздействия. *Биология моря*. 2004, т. 30, № 6, с. 423–431.

11. Kongsrud J.A., Rapp H.T. *Nicomache (Loxochona) lokii* sp. nov. (Annelida: Polychaeta: Maldanidae) from the Loki's Castle vent field: an important structure builder in an Arctic vent system. *Polar Biol*. 2012, vol. 35 (2), pp. 161–170.

12. Денисенко С.Г. Многолетние изменения донной фауны Баренцева моря и гидрологические флуктуации вдоль разреза «Кольский меридиан». *100 лет океанографических наблюдений на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море*. Мурманск, ПИНРО, 2005, с. 65–74.

3.8. Моллюски

Littorina littorea

1. Филатова З.А., Зацепин В.И. *Определитель фауны и флоры северных морей СССР*. Гаевская Н.С., ред. Москва, Советская Наука, 1948, с. 352–401.

2. Голиков А.Н. *Класс Gastropoda. Моллюски Белого моря*. Старобогатов Я.И., Наумов А.Д., ред. Ленинград, Наука, 1987, с. 41–149.

3. Oliver A.P.Y. *Shells of the world*. Barcelona, 1983, 320 p.

4. Golikov A.N., Sirenko B.I., Chaban E.M. Subclass Pectinobranchia. Sirenko B.I., ed. Exploration of fauna of the seas 51 (59). *List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters*. St.-Petersburg, Zoological Institute Publisher, 2001, pp. 104–108.

5. Федяков В.В. *Закономерности распределения моллюсков Белого моря*. Ленинград, 1986, 127 с.

6. Наумов А.Д., Оленев А.В. *Зоологические экскурсии на Белом море*. Ленинград, Изд. ЛГУ, 1981, 176 с.

7. Наумов А.Д., Савченко О.Н., Аристов Д.А., Биягов К.Л. Десятилетие наблюдений над литоральным бентосом на акватории морского специализированного порта Витино (северная часть Кандалакшского залива, Белое море): методологические подходы. *Зоологический журнал*. 2017, т. 96, № 12, с. 1464–1481.

Macoma calcareea

1. Наумов А.Д. *Двустворчатые моллюски Белого моря*. Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 2006, 367 с.

2. Кауфман З.С. *Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфозкологические и эволюционные аспекты проблемы*. Ленинград, Наука, 1977, 265 с.

3. Федяков В.В. *Закономерности распределения моллюсков Белого моря*. Ленинград, 1986, 127 с.

4. Нинбург Е.А. К экологии гидроидных полипов *Monobrachium parasitum* Mereschkowsky и *Perigonimus yoldiae-arcticae* Birula Кандалакшского залива. *Тр. Кандалаки. гос. заповедн.* Вып. 9. Мурманск, 1975, с. 228–234.

5. Наумов А.Д., Савченко О.Н., Аристов Д.А., Биягов К.Л. Десятилетие наблюдений над литоральным бентосом на акватории морского специализированного порта Витино (северная часть Кандалакшского залива, Белое море): методологические подходы. *Зоологический журнал*. 2017, т. 96, № 12, с. 1464–1481.

Yoldia hyperborea

1. Наумов А.Д. *Двустворчатые моллюски Белого моря*. Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 2006, 367 с.

2. Кауфман З.С. *Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфоэкологические и эволюционные аспекты проблемы.* Ленинград, Наука, 1977, 265 с.
3. Drew G.A. Some observations on the habits, anatomy and embryology of members of the Protobranchia. *Anat. Anz.* 1899, vol. 15, no. 24, pp. 493–519.
4. Голиков А.Н., Скарлато О.А. Состав, распределение и экология брюхоногих и двустворчатых моллюсков у архипелага Земля Франца-Иосифа. Голиков А.Н., ред. *Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий.* Ленинград, Наука, с. 313–417.
5. Наумов А.Д., Старобогатов Я.И., Скарлато О.А. Класс Bivalvia. Старобогатов Я.И., Наумов А.Д., ред. *Моллюски Белого моря.* Ленинград, Наука, 1987, с. 205–257.
6. Наумов А.Д., Федяков В.В. Двустворчатые моллюски района Новосибирских островов. Голиков А.Н., ред. *Экосистемы Ново-Сибирского мелководья. Исследования фауны морей 37(45).* Ленинград, Наука, 1990, с. 388–410.
7. Наумов А.Д., Федяков В.В. Двустворчатые моллюски Восточно-Сибирского моря. Голиков А.Н., ред. *Фауна Восточно-Сибирского моря.* Ч. 3. Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 1994, с. 44–66.
8. Galkin Yu.I., Voronkov A.Yu. Class Bivalvia. Sirenko V.I., ed. Exploration of fauna of the seas 51 (59). *List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters.* St.-Petersburg: Zoological Institute Publisher, 2001, pp. 111–114.
9. Федяков В.В. *Закономерности распределения моллюсков Белого моря.* Ленинград, 1986, 127 с.
10. Наумов А.Д., Савченко О.Н., Аристов Д.А., Биягов К.Л. Десятилетие наблюдений над литоральным бентосом на акватории морского специализированного порта Витино (северная часть Кандалакшского залива, Белое море): методологические подходы. *Зоологический журнал.* 2017, т. 96, № 12, с. 1464–1481.
- Serripes groenlandicus**
1. Наумов А.Д. *Двустворчатые моллюски Белого моря.* Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 2006, 367 с.
2. Thorson G. The larval development, growth and metabolism of Arctic marine bottom invertebrates compared with those of other seas. *Medd. Grønland.* Bd 100. 1936, № 6, København, 155 p.
3. Кауфман З.С. *Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфоэкологические и эволюционные аспекты проблемы.* Ленинград, Наука, 1977, 265 с.
4. Günther C.-P., Fedyakov V.V. Seasonal changes in the bivalve larval plankton of the White Sea. *Senckenbergiana maritima.* 2000, vol. 30, № 3/6, pp. 141–151.
5. Федяков В.В. *Закономерности распределения моллюсков Белого моря.* Ленинград, 127 с.
6. Голиков А.Н., Скарлато О.А. Состав, распределение и экология брюхоногих и двустворчатых моллюсков у архипелага Земля Франца-Иосифа. Голиков А.Н., ред. *Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий.* Ленинград, Наука, 1986, с. 313–390.
7. Наумов А.Д., Старобогатов Я.И., Скарлато О.А. Класс Bivalvia. Старобогатов Я.И., Наумов А.Д., ред. *Моллюски Белого моря.* Ленинград, Наука, 1987, с. 205–257.
8. Наумов А.Д., Федяков В.В. Двустворчатые моллюски района Новосибирских островов. Голиков А.Н., ред. *Экосистемы Новосибирского мелководья. Исследования фауны морей 37(45).* Ленинград, Наука, 1990, с. 388–410.
9. Наумов А.Д., Савченко О.Н., Аристов Д.А., Биягов К. Л. Десятилетие наблюдений над литоральным бентосом на акватории морского специализированного порта Витино (северная часть Кандалакшского залива, Белое море): методологические подходы. *Зоологический журнал.* 2017, т. 96, № 12, с. 1464–1481.
- Nuculana pernula**
1. Филатова З.А. *Определитель фауны и флоры северных морей СССР.* Гаевская Н.С., ред. Москва, Советская Наука, 1948, с. 405–446.
2. Наумов А.Д. *Двустворчатые моллюски Белого моря.* Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 2006, 367 с.
3. Кауфман З.С. *Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных как адаптация к существованию в условиях высоких широт. Морфоэкологические и эволюционные аспекты проблемы.* Ленинград, Наука, 1977, 265 с.
4. Наумов А.Д., Старобогатов Я.И., Скарлато О.А. Класс Bivalvia. Старобогатов Я.И., Наумов А.Д., ред. *Моллюски Белого моря.* Ленинград, Наука, 1987, с. 205–257.
5. Голиков А.Н., Скарлато О.А. Состав, распределение и экология брюхоногих и двустворчатых моллюсков у архипелага Земля Франца-Иосифа. Голиков А.Н., ред. *Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий.* Ленинград, Наука, с. 313–390.
6. Наумов А.Д., Федяков В.В. Двустворчатые моллюски района Новосибирских островов. Голиков А.Н., ред. *Экосистемы Ново-Сибирского мелководья. Исследования фауны морей 37(45).* Ленинград, Наука, 1990, с. 388–410.

7. Наумов А.Д., Федяков В.В. Двустворчатые моллюски Восточно-Сибирского моря. Голиков А.Н., ред. *Фауна Восточно-Сибирского моря*. Ч. 3. Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 1994, с. 44–66.

8. Федяков В.В. *Закономерности распределения моллюсков Белого моря*. Ленинград, 1986, 127 с.

9. Наумов А.Д., Савченко О.Н., Аристов Д.А., Биягов К.Л. Десятилетие наблюдений над литоральным бентосом на акватории морского специализированного порта Витино (северная часть Кандалакшского залива, Белое море): методологические подходы. *Зоологический журнал*. 2017, т. 96, № 12, с. 1464–1481.

3.9. Ракообразные

Calanus spp.

1. Кособокова К.Н. *Зоопланктон Арктического бассейна. Структура сообществ, экология, закономерности распределения*. Москва, ГЕОС, 2012, 272 с.

2. Choquet M., Kosobokova K., Kwasniewski S., Hatlebakk M., Dhanasiri A.K.S., Melle W., Daase M., Svendsen C., Søreide J.E., Hoarau G. Can morphology reliably distinguish between the copepods *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis*, or is DNA the only way? *Limnology and Oceanography: Methods*. 2018, vol. 16 (4), pp. 237–252.

3. Яшнов В.А. Морфология, распространение и систематика *Calanus finmarchicus* s.l. *Зоологический журнал*. 1955, т. 34, с. 1210–1223.

4. Carstensen J., Olszewska A., Kwasniewski S. Summer Mesozooplankton Biomass Distribution in the West Spitsbergen Current (2001–2014). *Frontiers in Marine Science*. 2019, vol. 6, p. 202.

5. Conover R.J. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. *Hydrobiology*. 1988, vol. 167/168, pp. 127–142.

6. Hirche H.-J. Distribution of dominant calanoid copepod species in the Greenland Sea during late fall. *Polar Biol*. 1991, vol. 11, pp. 351–362.

7. Kosobokova K.N., Hirche H.-J. Biomass of zooplankton in the eastern Arctic Ocean — A baseline study. *Prog. Oceanogr.* 2009, vol. 82, pp. 265–280.

8. Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика, экология. *Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера*. Лисицын А.П., ред. Т. II. Москва, Научный мир, 2012, с. 640–674.

9. Jaschnov W.A. Distribution of *Calanus* species in the seas of the Northern Hemisphere. *Internationale Revue derr Gesamten Hydrobiologie*. 1970, vol. 55, pp. 197–212.

10. Thibault D., Head E.J.H., Wheeler P.A. Mesozooplankton in the Arctic Ocean in summer. *Deep-Sea Res. I*. 1999, vol. 46, pp. 1391–1415.

11. Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Биология арктической копеподы *Calanus glacialis* в Белом море. *Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря*. Москва, ИО АН СССР, 1990, с. 57–71.

12. Conover R.J., Siferd T.D. Dark-season survival strategies of coastal zone zooplankton in the Canadian Arctic. *Arctic*. 1993, vol. 46, pp. 303–311.

13. Hirche H.J. *Diapause in the marine copepod, Calanus finmarchicus — A review*. *Ophelia* 44, 1996, pp. 129–143.

14. Hirche H.-J. Life cycle of the copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea. *Mar. Biol.* 1997, vol. 128, pp. 607–618.

15. Hirche H.-J. Dormancy in three *Calanus* species (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus*) from the North Atlantic. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues*. 1998, vol. 53, pp. 359–369.

16. Hirche H.-J., Niehoff B. Reproduction of the Arctic copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea — field and laboratory observations. *Polar Biol*. 1996, vol. 16, pp. 209–219.

17. Kosobokova K.N., Hirche H.-J. Reproduction of *Calanus glacialis* in the Laptev Sea, Arctic Ocean. *Polar Biol*. 2001, vol. 24, pp. 33–43.

18. Hirche H.-J., Kosobokova K.N. Distribution of *Calanus finmarchicus* in the northern North Atlantic and Arctic Ocean — expatriation and potential colonization. *Deep-Sea Res. II*. 2007, vol. 54, pp. 2729–2747.

19. Madsen S.D., Nielsen T.G., Hansen B.W. Annual population development and production by *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* in Disco Bay, western Greenland. *Mar. Biol*. 2001, vol. 139, pp. 75–93.

20. Ashjian C.J., Campbell R.G., Welch H.E., Butler M., Van Keuren D. Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean. *Deep-Sea Res. I*. 2003, vol. 50, pp. 1235–1261.

21. Darnis G., Fortier L. Temperature, food and the seasonal vertical migration of key arctic copepods in the thermally stratified Amundsen Gulf (Beaufort Sea, Arctic Ocean). *J. Plankt. Res.* 2014, vol. 36, pp. 1092–1108.

22. Кособокова К.Н. Новые данные о жизненном цикле *Calanus glacialis* в Белом море (на основе сезонных наблюдений за развитием генеративной системы). *Океанология*. 1998, т. 38, № 3, с. 387–396.

Pseudocalanus spp.

1. Frost B.W. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. *Can. J. Zool.* 1989, vol. 67, pp. 525–551.

2. Перцова Н.М. Количество генераций и их продолжительность у *Pseudocalanus elongatus* Boeck (Copepoda Calanoidea) в Белом море. *Зоологический журнал*. 1981, т. 60, № 5, с. 673–684.

3. Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика, экология. *Система Белого моря. Водная толща и взаи-*

модействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. Лисицын А.П., ред. Т. II. Москва, Научный мир, 2012, с. 640–674.

4. Ершова Е.А., Кособокова К.Н., Воробьева О.В. Изменение интенсивности размножения двух видов копепод рода *Pseudocalanus* в Белом море в зависимости от температуры. *Океанология*. 2016, т. 56, № 4, с. 592–598.

5. Kosobokova K., Hanssen H., Hirche H.-J., Knickmeier K. Composition and distribution of zooplankton in the Laptev Sea and adjacent Nansen Basin during summer, 1993. *Polar Biol.* 1998, vol. 19, pp. 63–76.

6. Lischka S., Knickmeier K., Hagen W. Mesozooplankton assemblages in the shallow Arctic Laptev Sea in summer 1993 and autumn 1995. *Polar Biol.* 2001, vol. 24, pp. 186–199.

7. Deubel H., Engel M., Fetzner I., Gagaev S., Hirche H.-J., Klages M., Larionov V., Lubin P., Lubina O., Nöthig E.-M., Okolodkov Y., Rachor E. The southern Kara Sea ecosystem: Phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off. *Siberian river run-off in the Kara Sea*. Stein R., Fahl K., Fütterer D.K., Galimov E.M., Stepanets O.V., eds. Elsevier Science B, 2003, pp. 237–266.

8. Hirche H.-J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake B., Harms I., Meon B., Nöthig E.-M. Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: a panarctic comparison. The pelagic system of the Kara Sea — communities and components of carbon flow. *Progress in Oceanography*. 2006, vol. 71 (2–4), pp. 288–313.

9. Darnis G., Fortier L. Zooplankton respiration and the export of carbon at depth in the Amundsen Gulf (Arctic Ocean). *J. Geophys. Res.* 2012, vol. 117, p. C04013.

10. Ershova E.A., Questel J.M., Kosobokova K., Hopcroft R.R. Population structure and production of four sibling species of *Pseudocalanus* spp. in the Chukchi Sea. *Journal of Plankton Research*. 2017, vol. 39 (1), pp. 48–64.

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

12. Corkett C.J., McLaren I.A. The biology of *Pseudocalanus*. *Advances in Marine Biology*. 1978, vol. 15, p. 231.

13. Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон глубоководной части Белого моря в конце гидрологической зимы. *Океанология*. 2005, т. 45, № 5, с. 1–13.

14. Прыгункова Р.В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря. *Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей*. Исслед. Фауны морей. Т. 13 (21). Ленинград, Наука, 1974, с. 4–53.

15. Перцова Н.М., Кособокова К.Н. Соотношение полов, размножение и плодовитость *Pseudocalanus minutus* (Krøyer) в Белом море. *Океанология*. 1996, т. 36, № 5, с. 747–755.

16. Hopcroft R., Kosobokova K.N. Distribution and egg production of *Pseudocalanus* species in the Chukchi Sea. *Deep-Sea Res. II*. 2010, vol. 57, pp. 49–56.

Microcalanus pygmaeus

1. Norrbin F. *Overwintering strategies of small copepods in high latitude marine environments*. Sweden, Univ. Gothenburg, 1992.

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

3. Кособокова К.Н. Сезонные изменения вертикального распределения и возрастного состава популяций *Microcalanus pygmaeus*, *Oithona similis*, *Oncaea borealis* и *O. notopus* в Центральном Арктическом бассейне. *Биология Центрального Арктического бассейна*. Москва, Наука, 1980, с. 167–182.

Limnocalanus macrurus

1. Бродский К.А. Веслоногие рачки Calanoida дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна. *Определители по фауне СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1950, 442 с.

2. Balcer M.D., Korda N.L., Dodson S.I. *Zooplankton of the Great Lakes*. Madison, University of Wisconsin Press, 1984.

3. Vanderploeg H.A., Cavaletto J.F., Liebig J.R., Gardner W.S. *Limnocalanus macrurus* (Copepoda: Calanoida) retains a marine arctic lipid and life cycle strategy in Lake Michigan. *Journal of Plankton Research*. 1998, vol. 20, pp. 1581–1597.

4. Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика, экология. Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. Лисицын А.П., ред. т. II. Москва, Научный мир, 2012, с. 640–674.

5. Kosobokova K., Hanssen H., Hirche H.-J., Knickmeier K. Composition and distribution of zooplankton in the Laptev Sea and adjacent Nansen basin during summer. *Polar Biol.* 1993, vol. 19, pp. 63–76.

6. Абрамова Е.Н., Соколова В.А. О находках и жизненном цикле *Limnocalanus johanseni* (Copepoda, Calanoida) в дельте реки Лены. *Зоологический журнал*. 1999, т. 78, № 11, с. 1360–1363.

7. Lischka S., Knickmeier K., Hagen W. Mesozooplankton assemblages in the shallow Arctic Laptev Sea in summer 1993 and autumn 1995. *Polar Biol.* 2001, vol. 24, pp. 186–199.

8. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Лебедева Л.П. Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея. *Океанология*. 1994, т. 34, №5, с. 716–723.
9. Fetzer I., Hirche H.-J., Kolosova E.G. The influence of freshwater discharge on the distribution of zooplankton in the southern Kara Sea. *Polar Biol.* 2002, vol. 25, pp. 404–415.
10. Deubel H., Engel M., Fetzer I., Gagaev S., Hirche H.-J., Klage M., Larionov V., Lubin P., Lubina O., Nöthig E.-M., Okolodkov Y., Rachor E. The southern Kara Sea ecosystem: Phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off. *Siberian river run-off in the Kara Sea*. Stein R., Fahl K., Fütterer D.K., Galimov E.M., Stepanets O.V., eds. Elsevier Science B, 2003, pp. 237–266.
11. Hirche H.-J., Fetzer I., Graeve M., Kattner G. *Limnocalanus macrurus* in the Kara Sea (Arctic Ocean): an opportunistic copepod as evident from distribution and lipid patterns. *Polar Biol.* 2003, vol. 26, pp. 720–726.
12. Hirche H.-J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake B., Harms I., Meon B., Nöthig E.-M. Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: a panarctic comparison. The pelagic system of the Kara Sea — communities and components of carbon flow. *Progress in Oceanography*. 2006, vol. 71 (2–4), pp. 288–313.
13. Ershova E.A., Kosobokova K.N. Cross-shelf structure and distribution of mesozooplankton communities in the East-Siberian Sea. *Polar Biol.* 2019, vol. 42, pp. 1353–1367.
14. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г., Суханова И.Н., Гагарин В.И., Кременецкий В.В., Пивоваров М.А., Соловьев К.А. Структура зоопланктонных сообществ в области эстуарной фронтальной зоны реки Обь. *Океанология*. 2010, т. 50, № 6, с. 809–822.
15. Kosobokova K.N., Hopcroft R.R., Hirche H.-J. Patterns of zooplankton diversity through the depths of the Arctic's central basins. *Marine Biodiversity*. 2011, vol. 41, pp. 29–50.
16. Holmquist C. The genus *Limnocalanus* (Crustacea, Copepoda). *Zool Syst Evolutionsforsch.* 1970, vol. 8, pp. 273–296.
17. Roff J.C., Carter J.C.H. Life cycle and seasonal abundance of the copepod *Limnocalanus macrurus* Sars in a high arctic lake. *Limnol Oceanogr.* 1972, vol. 17, pp. 363–370.
18. Sars G.O. *An account of the Crustacea of Norway*. 4. Copepoda Calanoida. Universitetsforlaget, Bergen, 1903, pp. 29–48.
19. Warren G.J. Predaceous feeding habits of *Limnocalanus macrurus*. *J. Plankton Res.* 1985, vol. 7, pp. 537–552.
20. Van Hove P., Swadling K.M., Gibson J.A.E., Belzile C., Vincent W.F. Farthest north lake and fjord populations of calanoid copepods *Limnocalanus macrurus* and *Drepanopus bungei* in the Canadian high Arctic. *Polar Biol.* 2001, vol. 24, pp. 303–307.
21. Cavaletto J.F., Vanderploeg H.A., Gardner W.S. Wax esters in two species of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 1989, vol. 34, pp. 785–789.

Metridia longa

1. Бродский К.А. Веслоногие рачки Calanoida дальневосточных морей СССР и Полярного бассейна. *Определители по фауне СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1950, 442 с.
2. Кособокова К.Н. *Зоопланктон Арктического бассейна. Структура сообществ, экология, закономерности распределения*. Москва, ГЕОС, 2012, 272 с.
3. Перцова Н.М. Распределение и жизненный цикл *Metridia longa* Lubbock в Белом море. *Тр. Беломорской биол. ст. МГУ*. Москва, Изд. МГУ, 1974, с. 14–31.
4. Kosobokova K., Hanssen H., Hirche H.-J., Knickmeier K. Composition and distribution of zooplankton in the Laptev Sea and adjacent Nansen basin during summer, 1993. *Polar Biol.* 1998, vol. 19, pp. 63–76.
5. Hirche H.-J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake B., Harms I., Meon B., Nöthig E.-M. Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: a panarctic comparison. The pelagic system of the Kara Sea — communities and components of carbon flow. *Progress in Oceanography*. 2006, vol. 71 (2–4), pp. 288–313.
6. Ershova E.A., Hopcroft R.R., Kosobokova K.N. Inter-annual variability of summer mesozooplankton communities of the western Chukchi Sea: 2004–2012. *Polar Biol.* 2015, vol. 38, pp. 1461–1481.
7. Ershova E.A., Kosobokova K.N. Cross-shelf structure and distribution of mesozooplankton communities in the East-Siberian Sea. *Polar Biol.* 2019.
8. Grøenvik S., Hopkins C.C.E. Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, Northern Norway: generation cycle, seasonal vertical distribution, and seasonal variations in body weight and carbon and nitrogen content of the copepod *Metridia longa* (Lubbock). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1984, vol. 80, pp. 93–107.
9. Hirche H.-J., Kosobokova K.N. Winter studies on zooplankton in Arctic seas: the Storfjord (Svalbard) and adjacent ice-covered Barents Sea. *Mar. Biol.* 2011, vol. 158, pp. 2359–2376.
10. Digby P.S.B. The biology of the marine planktonic copepods of Scoresby Sound, East Greenland. *J. Animal Ecology*. 1954, vol. 23 (2), pp. 298–338.
11. Ussing H.H. The biology of some important animals in the fiords of East Greenland. *Medd. om Gronland*. 1938, vol. 100, no. 7, 108 p.
12. Orlova E.L., Dalpadado P., Knutsen T., Nesterova V.N., Prokopchuk I.P. *Zooplankton*. Chapter 3.2. The Barents Sea. Ecosystem, Resources, Management. *Half a century of Russian – Norwegian cooperation*. Jakobsen T., Ozhigin V.K., eds. Tapir Academic Press, 2011, pp. 91–120.

13. Перцова Н.М., Кособокова К.Н. Межгодовые изменения биомассы и распределения зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря. *Океанология*. 2002, т. 42, № 2, с. 240–248.
14. Darnis G., Fortier L. Temperature, food and the seasonal vertical migration of key arctic copepods in the thermally stratified Amundsen Gulf (Beaufort Sea, Arctic Ocean). *Journal of Plankton Research*. 2014, vol. 36, pp. 1092–1108.
15. Кособокова К.Н. Зоопланктон Центрального Арктического бассейна. Дис... канд.биол. наук. Москва, ИО АН СССР, 1981, 150 с.
16. Ashjian C.J., Campbell R.G., Welch H.E., Butler M., van Keuren D. Annual cycle in abundance, distribution, and size in relation to hydrography of important copepod species in the western Arctic Ocean. *Deep-Sea Res. I*. 2003, vol. 50, pp. 1235–1261.
17. Haq S.M. Nutritional physiology of *Metridia lucens* and *M. longa* from the Gulf of Maine. *Limnol. Oceanogr.* 1967, vol. 12, no. 1, pp. 40–51.
18. Прыгункова Р.В. Некоторые особенности сезонного развития зоопланктона губы Чупа Белого моря. *Исследование фауны морей*. Т. XIII (XXI). Ленинград, Наука, 1974, с. 4–52.

Hyas araneus

1. Moyle J., Smaldon G. Crustacea III: Malacostraca Eucarida. *The Marine Fauna of the British Isles and North-West Europe*. Hayward, Ryland, eds. Clarendon Press, Oxford, 1990, pp. 510–552.
2. Griffiths H.J., Whittle R.J., Roberts S.J., Belchier M., Linse K. Ant-arctic crabs, invasion or endurance? *Plos ONE* 8(7). 2013, pp. 1–17.
3. Залота А.К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (*Crustacea Decapoda*) в морях России и сопредельных водах. Дис... канд. биол. наук. Москва, 2017. 234 с.
4. Renaud P.E., Tessmann M., Evenset A., Christensen G.N. Benthic food-web structure of an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *Marine Biology Research*. 2010, vol. 7, pp. 13–26.
5. Arsenault D.J., Himmelman J.H. Size-related changes in vulnerability to predators and spatial refuge use by juvenile Iceland scallops *Chlamys islandica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996, vol. 140, pp. 115–122.
6. Guijarro Garcia E., Ragnarsson S.A., Steingrímsson S.A., Nørvestad D., Haraldsson H., Fosså J.H., Tendal O.S., Eiríksson H. *Bottom trawling and dredging in the Arctic. Impacts of fishing on target and non-target species, vulnerable habitats and cultural heritage*. TemaNord 529, 2006, 375 p.
7. Fish J., Fish S. *A student's Guide to the Seashore*. Cambridge University Press, Cambridge. 2011, 527 p.
8. Dolgov A.V., Drevtynyak K.V. Some peculiarities of feeding and feeding interactions of deepwater redfish *Sebastes mentella* in the Barents and Norwegian Seas. *ICES CM*. 1993, G:60, 14 p.

9. Pinnegar J.K. *DAPSTOM – An Integrated Database & Portal for Fish Stomach Records*. Version 4.7. Centre for Environment, Fisheries & Aquaculture Science, Lowestoft, UK. February 2014, 39 p.

10. Dahl T.M., Lydersen C., Kovacs K.M., Falk-Petersen S., Sargent J., Gjertz I., Gulliksen B. Fatty acid composition of the blubber in white whales (*Delphinapterus leucas*). *Polar Biol.* 2000, vol. 23, pp. 401–409.

11. Skoglund E.G., Lydersen C., Grahl-Nielsen O., Haug T., Kovacs K.M. Fatty acid composition of the blubber and dermis of adult male Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in Svalbard, and their potential prey. *Marine Biology Research*. 2010, vol. 6, pp. 239–250.

12. Agnalt A-L., Pavlov V., Jrstad K.E., Farestveit E., Sundet J. *The Snow Crab, Chionoecetes opilio (Decapoda, Majoidea, Oregoniidae) in the Barents Sea*. In the Wrong Place-Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts. Springer, 2011, pp. 283–200.

13. Falk-Petersen J., Renaud P., Anisimova N. Establishment and ecosystem effects of the alien invasive red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea a review. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*. 2011, vol. 68, pp. 479–488.

14. Zalota A.K., Spiridonov V.A., Vedenin A.A. Development of snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Decapoda: Oregonidae) invasion in the Kara Sea. *Polar Biol.* 2018, vol. 41 (10), pp.1983–1994, doi: 10.1007/s00300-018-2337-y

3.10. Иголкожие

Ophiura sarsii

1. Mortensen T. *Handbook of the Echinoderms of the British Isles*. Oxford, 1927, 461 p.

2. Дьяконов А.М. Офиуры (змеехвостки) морей СССР. *Определители по фауне СССР, издаваемые зоологическим институтом Академии наук СССР*. Вып. 55. Москва, Изд-во Академии наук СССР, 1954, 136 с.

3. Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. *Большой практикум по зоологии беспозвоночных*. Ч. 3 (типы: Сипункулиды, Щупальцевые, Моллюски, Иголкожие). Москва, «Высшая школа», 1985, 390 с.

4. Шорыгин А.А. Иголкожие Баренцева моря. *Труды Морского научного института*. 1928, т. 3 (4), с. 5–107.

5. Anisimova N.A. *Distributional patterns of echinoderms in the Eurasian sector of the Arctic Ocean*. In *The Arctic Seas*. Boston, Springer, 1989, pp. 281–301.

6. Piepenburg D. Arctic brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 2003, vol. 38, p. 189.

7. Schoener A. Atlantic ophiuroids: some post-larval forms. *In Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*. 1969, vol. 16, no. 2, pp. 127–140.
8. Falk-Petersen I.-B. Breeding season and egg morphology of echinoderms in Balsfjorden, northern Norway. *Sarsia*. 1982, vol. 67 (4), pp. 215–221.
9. Sumida P.Y., Tyler P.A., Gage J.D., Nørrevang A. Postlarval development in shallow and deep-sea ophiuroids (Echinodermata: Ophiuroidea) of the NE Atlantic Ocean. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1998, vol. 124 (3), pp. 267–300.
10. Arshavskii Y., Kashin S.M., Litvinova N.M., Orlovskii G.N., Feldman A.G. Types of locomotion in Ophiuroidea. *Neirofiziologiya = Neurophysiology*. 1976, vol. 8 (5), pp. 521–528.
11. Mooi R., Telford M. *Proceedings of the ninth international echinoderm conference*. San Francisco. 5–9 August 1996. Rotterdam, Price, 1998, 923 p.
12. Stancyk S.E., Feller R.J., Dobson W.E., Aronson R.B., McKenzie J.D. *Predation and regeneration of Ophiura sarsi on the US continental slope: use of a manned submersible to perform in situ experiments*. Echinoderms through time. AA Balkema, Rotterdam, 1994, 490 p.
13. McIntyre A.D., Eleftheriou A. *Methods for the study of marine benthos*. Blackwell Science, 2005.

Strongylocentrotus pallidus

1. Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. *Большой практикум по зоологии беспозвоночных*. Ч. 3 (типы: Сипункулиды, Щупальцевые, Моллюски, Иглокожие). Москва, «Высшая школа», 1985, 390 с.
2. Бажин А.Г., Степанов В.Г. *Морские ежи семейства Strongylocentrotidae морей России*. Петропавловск-Камчатский, КамчатНИРО, 2012, 196 с.
3. Anisimova N.A. *Distributional patterns of echinoderms in the Eurasian sector of the Arctic Ocean*. In: *The Arctic Seas*. Boston Springer, 1989, pp. 281–301.
4. Gagnon J.-M., Gilkinson K.D. Discrimination and distribution of the sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis* (O.F. Müller) and *S. pallidus* (G.O. Sars) in the north-west Atlantic. *Sarsia*. 1994, vol. 79, pp. 1–11.
5. Falk-Petersen I.-B. Breeding season and egg morphology of echinoderms in Balsfjorden, northern Norway. *Sarsia*. 1982, vol. 67 (4), pp. 215–221.
6. Bluhm B.A., Piepenburg D., von Juterzenka K. Distribution, standing stock, growth, mortality and production of *Strongylocentrotus pallidus* (Echinodermata: Echinoidea) in the northern Barents Sea. *Polar Biol*. 1998, vol. 20 (5), pp. 325–334.
7. Wheatley K., Brown R.G., Scheiblin R.E. *Coelomocyte oxidative activity of the green sea urchin (Strongylocentrotus droebachiensis) following*

challenge by bacterial and amoebic pathogens. Mooi R., Telford M., eds. Echinoderms. San Francisco Rotterdam, Balkema, 1998, pp. 881–886.

8. Tajima K., Lawrence J.M. *Disease in edible sea urchins. Edible sea urchins: biology and ecology*. Amsterdam, Elsevier Science, 2001, pp. 139–148.
9. Haug T., Kjuul A.K., Styrvold O.B., Sandsdalen E., Olsen Ø.M., Stensvåg K. Antibacterial activity in *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinoidea), *Cucumaria frondosa* (Holothuroidea), and *Asterias rubens* (Asteroidea). *Journal of Invertebrate Pathology*. 2002, vol. 81 (2), pp. 94–102.

Cucumaria frondosa

1. Шорыгин А.А. Иглокожие Баренцова моря. *Труды Морского научного института*. 1928, т. 3 (4), с. 5–107.
2. Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. *Большой практикум по зоологии беспозвоночных*. Ч. 3 (типы: Сипункулиды, Щупальцевые, Моллюски, Иглокожие). Москва, «Высшая школа», 1985, 390 с.
3. Madsen F.J., Hansen B. *Echinodermata Holothuroidea. Marine invertebrates of Scandinavia*. No. 9. Scandinavian University Press, Engers Boktrykkeri A/S, Otta, Norway, 1994, 143 p.
4. Гудимова Е.Н. Распространение *Cucumaria frondosa* (Holothuroidea) в Баренцевом море. *Современный бентос Баренцева и Карского морей*. Матишов Г.Г., ред. Апатиты, Изд-во Кольского научного центра РАН, 2000, с. 347–360.
5. Hamel J.F., Mercier A. Early development, settlement, growth, and spatial distribution of the sea cucumber *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1996, vol. 53 (2), pp. 253–271.
6. Nelson E.J., MacDonald B.A., Robinson S.M. A review of the Northern sea cucumber *Cucumaria frondosa* (Gunnerus, 1767) as a potential aquaculture species. *Reviews in Fisheries Science*. 2012, vol. 20 (4), pp. 212–219.
7. Francour P. Predation on holothurians: a literature review. *Invertebrate Biology*. 1997, vol. 116 (1), pp. 52–60.
8. So J.J., Hamel J.F., Mercier A. Habitat utilisation, growth and predation of *Cucumaria frondosa*: implications for an emerging sea cucumber fishery. *Fisheries Management and Ecology*. 2010, vol. 17 (6), pp. 473–484.
9. Haug T., Kjuul A.K., Styrvold O.B., Sandsdalen E., Olsen Ø.M., Stensvåg K. Antibacterial activity in *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinoidea), *Cucumaria frondosa* (Holothuroidea), and *Asterias rubens* (Asteroidea). *Journal of Invertebrate Pathology*. 2002, vol. 81 (2), pp. 94–102.
10. Barrett L., Way E., Winger P.D. Newfoundland sea cucumber drag reference manual. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2007, no. 2736, pp. 1–22.

3.11. Щетинкочелюстные

Parasagitta elegans

1. Øresland V. Temporal size and maturity-stage distribution of *Sagitta elegans* and occurrence of other chaetognath species in Gullimarsfjorden, Sweden. *Sarsia*. 1985, vol. 70, pp. 95–101.

2. Тимофеев С.Ф. *Parasagitta elegans* Verrill (Chaetognatha) в водах архипелага Шпицберген. *Океанология*. 1994, т. 34, № 6, с. 863–866.

3. Перцова Н.М. Динамика численности и биомассы *Sagitta elegans* (Chaetognatha) в Кандалакшском заливе Белого моря. *Материалы юбилейной научной конференции, посвященной 60-летию Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ имени М.В. Ломоносова*. Москва, МГУ, 1998, с. 76–78.

4. Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика, экология. *Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера*. Лисицын А.П., ред. Т. II. Москва, Научный мир, 2012, с. 640–674.

5. Кособокова К.Н. *Зоопланктон Арктического бассейна. Структура сообществ, экология, закономерности распределения*. Москва, ГЕОС, 2012, 272 с.

6. Jakobsen T. On the biology of *Sagitta elegans* Verrill and *Sagitta setosa* J. Muller in inner Oslofjord. *Norw. J. Zool.* 1971, vol. 19, pp. 201–225.

7. Sameoto D.D. Annual life cycle and production of the chaetognath *Sagitta elegans* in Bedford Basin, Nova Scotia. *J. Fish. Res. Board Can.* 1973, vol. 30, pp. 333–344.

8. Sameoto D.D. Vertical distribution and ecological significance of chaetognaths in the arctic environment of Baffin bay. *Polar Biol.* 1987, vol. 7, pp. 317–328.

9. Welch H.E., Siferd T.D., Bruecker P. Population densities, growth, and respiration of the chaetognath *Parasagitta elegans* in the Canadian high Arctic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996, vol. 53, pp. 520–527.

10. Brodeur R.D., Terazaki M. Springtime abundance of chaetognaths in the shelf region of the northern Gulf of Alaska, with observations on the vertical distribution and feeding of *Sagitta elegans*. *Fish. Oceanogr.* 1999, vol. 8, pp. 93–103.

11. Kosobokova K., Hanssen H., Hirche H.-J., Knickmeier K. Composition and distribution of zooplankton in the Laptev Sea and adjacent Nansen basin during summer. *Polar Biol.* 1993, vol. 19, pp. 63–76.

12. Hirche H.-J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake B., Harms I., Meon B., Nöthig E.-M. Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: a panarctic comparison. The pelagic system of the Kara Sea – communities and components of carbon flow. *Progress in Oceanography*. 2006, vol. 71 (2–4), pp. 288–313.

13. Ershova E.A., Hopcroft R.R., Kosobokova K.N. Inter-annual variability of summer mesozooplankton communities of the western Chukchi Sea: 2004–2012. *Polar Biol.* 2015, vol. 38, pp. 1461–1481.

14. Hirche H.-J., Kosobokova K.N. Winter studies on zooplankton in Arctic seas: the Storfjord (Svalbard) and adjacent ice-covered Barents Sea. *Mar. Biol.* 2011, vol. 158, pp. 2359–2376.

15. Pearre S. Feeding by Chaetognatha: Aspects of Inter- and Intra-specific Predation. *J. Mar. Biol.* 1982, vol. 7, no. 1, pp. 33–45.

3.12. Асцидии

Halocynthia pyriformis

1. Van Name W.G. New North and South American ascidians. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1931, vol. 61, pp. 207–225.

2. Редикорцев В.В. Оболочники (Tunicata). *Фауна России и сопредельных стран, преимущественно по коллекциям Зоологического музея Императорской Академии Наук*. Вып. 1. Петроград, 1916, 346 с.

3. Дерюгин К.М. *Баренцево море по Кольскому меридиану (33 градуса 30' в. д.)*. Москва, Ленинград, 1924, 105 с.

4. Голиков А.Н., Аверинцев В. Г. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земли Франца-Иосифа и некоторые закономерности их распределения. *Исследования фауны морей*. 1977, т. XIV (XXII), с. 5–54.

5. Berrill N.J. *Studies in tunicate development*. Part I. General physiology development of simple Ascidians. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character, 1930, 218 (450–461), pp. 37–78.

6. Becerro M.A., Turon X. Reproductive cycles of the ascidians *Microcosmus sabatieri* and *Halocynthia papillosa* in the Northwestern Mediterranean. *Marine Ecology*. 1992, vol. 13 (4), pp. 363–373.

7. Millar R. The development and early stages of the ascidian *Pyura squamulosa* (Alder). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1951, vol. 30 (1), pp. 27–31.

8. Armsworthy S.L., MacDonald B.A., Ward J.E. Feeding activity, absorption efficiency and suspension feeding processes in the ascidian, *Halocynthia pyriformis* (Stolidobranchia: Ascidiacea): responses to variations in diet quantity and quality. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2001, vol. 260 (1), pp. 41–69.

9. Barr L., Barr N. *Under Alaskan seas*. Alaska Northwest Publishing Company, Anchorage, 1983, 208 p.

10. Ivanov B.G. An interesting mode of feeding of snow crabs, *Chionoecetes* spp. (Crustacea, Decapoda, Majidae), on the ascidian *Halocynthia aurantium*. *Zoological Journal*. 1993, vol. 72, pp. 27–33.

11. Keats D.W., Steele D.H., South G.R. Atlantic wolffish (*Anarhichas lupus* L.; Pisces: Anarhichidae) predation on green sea urchins (*Strongy-*

locentrotus droebachiensis (O.F. Mull.); Echinodermata: Echinoidea) in eastern Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology*. 1986, vol. 64 (9), pp. 1920–1925.

12. Lambert G., Karney R.C., Rhee W.Y., Carman M.R. Wild and cultured edible tunicates: a review. *Management of Biological Invasions*. 2016, vol. 7 (1), pp. 59–66.

13. Beciri D. *Marine animal tunicate can be used both as biofuel and fish food*. 2013. URL: <http://www.robaid.com/bionics/marine-animal-tunicate-can-be-used-both-as-biofuel-and-fish-food.htm> (accessed 6 December 2015).

3.13. Рыбы

Северный скат (*Amblyraja hyperborea*)

1. Sulak K.J., MacWhirter P.D., Luke K.E. Identification guide to skates (family Rajidae) of the Canadian Atlantic and adjacent regions. *Can Tech Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2009, vol. 2850, viii, pp. 1–46.

2. Coulson M.W., Denti D., Guelpen L.N. DNA barcoding of Canada's skates. *Molecular Ecology Resources*. 2011, vol. 11 (6), doi: 10.1111/j.1755-0998.2011.03034.x

3. Dolgov A.V. Feeding and Food Consumption by the Barents Sea Skates. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 2005, vol. 35, pp. 495–503.

4. Peklova I., Hussey N.E., Hedges K.J. Movement, depth and temperature preferences of an important bycatch species, Arctic skate *Amblyraja hyperborea*, in Cumberland Sound, Canadian Arctic. *Endangered species research. Endang Species Res.* 2014, vol. 23, pp. 229–240.

5. Андрияшев А.П. *Рыбы Северных морей*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1954, 354 с.

6. Stehmann M., Bürkel D.L. Rajidae. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Vol. 1. Whitehead P.J.P., Bauchot M.-L., Hureau J.-C., Ielsen J., Tortonese E., eds. UNESCO, Richard Clay Ltd. (The Chaucer Press), Bungay, 1984, pp. 163–196.

7. Dolgov A.V., Grekov A.A., Shestopal I.P., Sokolov K.M. By-catch of skates in trawl and long-line fisheries in the Barents Sea. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 2005, vol. 37, pp. 357–366.

8. Dolgov A.V., Drevetnyak K.V., Gusev E.V. The status of skate stocks in the Barents Sea. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.* 2005, vol. 35, pp. 249–260.

9. Bigelow H.B., Schroeder W.C. *Fishes of the western North Atlantic*. Part 2. Sawfishes, guitarfishes, skates and rays; Chimaeroids. Yale University, New Haven, CT Bjelland, 1953, pp. 1–514.

10. Kulka D.W., Barker A.S., Pasolini P., Orlov A. *IUCN Red List of Threatened Species*. 2007. URL: <http://iucnredlist.org>

11. Last P.R., White W.T., de Carvalho M.R., Séret B., Stehmann M.F.W., Naylor G.J.P. *Rays of the world*. CSIRO Publishing, Comstock Publishing Associates. 2016, i-ix + 1-790.

12. Last P.R., Stevens J.D. *Sharks and Rays of Australia*. CSIRO, Hobart, Tasmania, Australia, 1994, 790 p.

13. Bjelland O., Bergstad O.A., Skjæraasen J.E., Meland K. Trophic ecology of deep-water fishes associated with the continental slope of the eastern Norwegian Sea. *Sarsia*. 2000, vol. 85, pp. 101–117.

14. Byrkjedal I., Christiansen J.S., Karamushko O.V. Arctic skate *Amblyraja hyperborea* preys on remarkably large glacial eelpouts *Lycodes frigidus*. *Journal of Fish Biology*. 2014, doi:10.1111/jfb.12554

15. Christiansen J.S., Mecklenburg C.W., Karamushko O.V. Arctic fishes and their fisheries in light of global change. *Global Change Biology*. 2014, vol. 20, pp. 352–359.

16. Ebert D.A., Bizzarro J.J. Standardized diet compositions and trophic levels of skates (Chondrichthyes: Rajiformes: Rajoidei). *Environmental Biology of Fishes*. 2007, vol. 80, pp. 221–237.

17. Schaefer J.T., Summers A.P. Batoid wing skeletal structure: novel morphologies, mechanical implications, and phylogenetic patterns. *J. Morphol.* 2005, vol. 264, pp. 298–313.

18. Lynghammar A., Christiansen J.S., Mecklenburg C.W., Karamushko O.V., Møller P.R., Gallucci V. Species richness and distribution of chondrichthyan fishes in the Arctic Ocean and adjacent seas. *Biodiversity*. 2013, vol. 14, pp. 57–66.

19. Hunter E., Buckley A.A., Stewart C., Metcalfe J.D. Repeated seasonal migration by a thornback ray in the southern North Sea. *J Mar. Biol Assoc. UK*. 2005, vol. 85, pp. 1199–1200.

20. Wearmouth V.J., Sims D.W. Movement and behavior patterns of the critically endangered common skate *Dipturus batis* revealed by electronic tagging. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2009, vol. 380, pp. 77–87.

21. Frisk M.G. Life history strategies of batoids. Carrier J.C., Mucisk J.A., Heithaus M.R., eds. *Sharks and their relatives. II. Biodiversity, adaptive physiology and conservation*. CRC Press, Boca Raton, FL, 2010, pp. 283–316.

22. Link J.S., Sosebee K. Estimates and implications of skate consumption in the northeast U.S. continental shelf ecosystem. *N. Am. J. Fish. Manag.* 2008, vol. 28, pp. 649–662. URL: <http://dx.doi.org/10.1577/M07-100.1>

23. Young A. *Development of the Cumberland Sound inshore summer fishery 2009*. Government of Nunavut Department of Environment Fisheries and Sealing Division, Iqaluit, 2010, pp. 1–102.

24. Dolgov A.V., Sokolov K.M., Shestopal I.V., Grekov A.A. By-catch of skates in trawl and long-line fisheries in the Barents Sea. Symposium on Elasmobranch: Managing for Sustainable Use and Biodiversity Conservation, 11–13 September 2002. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 2004, vol. 35, pp. 357–366.

25. Stevenson G.E., Lewis K.A. Observer-reported skate bycatch in the commercial groundfish fisheries of Alaska. *Fish. Sci.* 2008, vol. 108, pp. 208–217.

26. Ormseth O., Matta B., Hoff J. Bering Sea and Aleutian Islands skates. *Stock assessment and fishery evaluation report for the groundfish resources of the Bering Sea/Aleutian Islands region*. NMFS Alaska Fisheries Science Center, Seattle, 2009.

27. Stevens J.D., Bonfil R., Dulvy N.K., Walker P.A. The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (Chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* 2000, vol. 57, pp. 476–494.

Азиатская (зубастая) корюшка (*Osmerus mordax*)

1. Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. *Лососевидные рыбы Северо-Востока России*. Владивосток, Дальнаука, 2002. 493 с.

2. Kovpak N.E., Skurikhina L.A., Kukhlevsky A.D. Genetic Divergence and Relationships among Smelts of the Genus *Osmerus* from the Russian Waters. *Russian Journal of Genetics*. 2011, vol. 47, no. 8, pp. 958–972.

3. Bernatchez L., Martin S. Mitochondrial DNA diversity in anadromous rainbow smelt, *Osmerus mordax* Mitchell: a genetic assessment of the member-vagrant hypothesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996, vol. 53, pp. 424–433.

4. Bernatchez L. Mitochondrial DNA analysis confirms the existence of two glacial races of rainbow smelt *Osmerus mordax* and their reproductive isolation in the St. Lawrence river estuary. *Mol. Ecol.* 1997, vol. 6, pp. 73–83.

5. *Атлас пресноводных рыб России*. Т. 1. Решетников Ю.С., ред. Москва, Наука, 2002, 380 с.

6. Bradbury I.R., Coulson M.W., Campana S.E., Bentzen P. Morphological and genetic differentiation in anadromous smelt *Osmerus mordax* (Mitchill): disentangling the effects of geography and morphology on gene flow. *Journal of Fish Biology*. 2006, vol. 69 (Supplement C), pp. 95–114.

7. Frechet A., Dodson J.J., Powels H. Use of Variation in Biological Characters for the Classification of Anadromous Rainbow Smelt (*Osmerus mordax*) Groups. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1983, vol. 40, pp. 718–727.

8. Василец П.М. *Корюшка прибрежных вод Камчатки*. Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток, ДВГУ, 2000, 24 с.

9. Василец П.М., Винников А.В., Науменко Н.И. О диспропорциях в уровне промыслового использования морской и прибрежной группировок тихоокеанской корюшки *Osmerus mordax dentex*. *Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки*. Петропавловск-Камчатский, 2000, с. 122–125.

10. Макоедов А.Н., Куманцов М.И., Коротаев Ю.А., Коротаева О.Б. *Промысловые рыбы внутренних водоемов Чукотки*. Москва, УМК «Психология», 2000, 208 с.

11. Берг Л.С. *Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР. Т. 1, 1948, 466 с.

12. Андрияшев А.П. *Рыбы северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1954, 354 с.

13. Есипов В.К. *Рыбы Карского моря*. Ленинград, Изд-во АН СССР, 1952, 147 с.

14. Матковский А.К., Степанов С.И. Ихтиофауна, миграции и особенности сезонного распределения рыб в Обской губе. *Мат. к симпозиуму «Биологические ресурсы побережья Российской Арктики»*. Москва, Изд-во ВНИРО, 2000, с. 74–86.

15. Матковский А.К., Кочетков П.А., Степанова В.Б., Степанов С.И., Абдуллина Г.Х. Исключительная роль Обь-Тазовской устьевой области в формировании запасов сиговых рыб и необходимость создания рыбохозяйственной заповедной зоны. *Мат. восьмого научно-производственного совещания «Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых видов рыб» (25–29 ноября, г. Тюмень)*. Тюмень, 2013, с. 147–152.

16. Ульченко В.А., Матковский А.К., Степанов С.И., Кочетков П.А., Янкова Н.В., Гадинов А.Н. Рыбные ресурсы и их использование в эстуариях морей Карское и Лаптевых. *Труды ВНИРО*. 2016, т. 160, с. 116–132.

17. Кириллов Ф.Н. *Рыбы Якутии*. Москва, Наука, 1972, 360 с.

18. Новиков А.С. *Рыбы реки Колымы*. М., Наука, 1966, 134 с.

19. Haldorson L., Craig P. Life History and Ecology of a Pacific-Arctic Population of Rainbow Smelt in Coastal Waters of the Beaufort Sea. *Transaction of the American Fisheries Society*. 1984, vol. 13, pp. 33–38.

20. Долгов А.В. *Состав, формирование и трофическая структура ихтиоцены Баренцева моря*. Автореф. дис... д-ра. биол. наук. Москва, Изд-во ВНИРО, 2012, 48 с.

21. Карамушко О.В. Разнообразие и структура ихтиофауны северных морей России. *Труды Кольского науч. центра РАН. Океанология*. 2013, вып. 1, с. 127–135.

Сайка (*Boreogadus saida*)

1. Есипов В.К. *Рыбы Карского моря*. Ленинград, Изд-во АН СССР, 1952, 147 с.

2. Андрияшев А.П. *Рыбы северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1954, 354 с.

3. Craig P.C., Griffiths W.B., Haldorson L., McElderry H. Ecological studies of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in Beaufort Sea coastal water. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982, vol. 39, pp. 395–406.

4. Bouchard C., Thorrold S.R., Fortier L. Spatial segregation, dispersion and migration in early stages of polar cod *Boreogadus saida* revealed by otolith chemistry. *Mar. Biol.* 2015, vol. 162, pp. 855–868.

5. Fevolden S.E., Christiansen J.S. Allozymic and scnDNA homogeneity in Polar cod (*Boreogadus saida*) (Gadiformes: Gadidae). *Cybium*. 1997, vol. 21, pp. 411–414.
6. Fevolden S.E., Martinez I., Christiansen J.S. RAPD and scnDNA analyses of polar cod, *Boreogadus saida* (Pisces, Gadidae), in the North Atlantic. *Sarsia*. 1999, vol. 84, pp. 99–103.
7. Берг Л.С. *Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, т. 3, 1949, 349 с.
8. Antonov N.P., Kuznetsov V.V., Kuznetsova E.N. Ecology of Arctic Cod *Boreogadus saida* (Gadiformes, Gadidae) and Its Fishery Potential in Kara Sea. *Journal of Ichthyology*. 2017, vol. 57, no. 5, pp. 721–729.
9. Боркин И.В. *Размножение и ранний онтогенез сайки Boreogadus saida Баренцева моря. Автореф. дис... канд. биол. наук*. Москва, ВНИРО, 1990, 16 с.
10. Graham M., Hop H. Aspects of Reproduction and Larval Biology of Arctic Cod (*Boreogadus saida*). *Arctic*. 1995, vol. 48, no. 2, pp. 130–135.
11. Lonne O.J., Gulliksen B. Size, Age and Diet of Polar Cod, *Boreogadus saida* (Lepetchin 1773), in Ice Covered Waters. *Polar Biol.* 1989, vol. 9, pp. 187–191.
12. Пономаренко В.П. Характеристика питания сайки *Boreogadus saida* в Баренцевом море. *Вопросы рыболовства*. 2008, т. 9, № 2 (34), с. 330–343.
13. Melnikova I.A., Chernova N.V. Characteristics of UnderIce Swarming of Polar Cod *Boreogadus saida* (Gadidae) in the Central Arctic Ocean. *Journal of Ichthyology*. 2013, vol. 53, no. 1, pp. 7–15.
14. Benoit D., Simard Y., Fortier L. Pre-winter distribution and habitat characteristics of polar cod (*Boreogadus saida*) in southeastern Beaufort Sea. *Polar Biol.* 2014, vol. 37, pp. 149–163.
15. Benoit D., Simard Y., Fortier L. Hydroacoustic detection of large winter aggregations of Arctic cod (*Boreogadus saida*) at depth in ice-covered Franklin Bay (Beaufort Sea). *J. of Geophysical Research*. 2008, vol. 113, C06S90, pp. 1–9.
16. Benoit D., Simard Y., Gagne J., Geoffroy M., Fortier L. From polar night to midnight sun: photoperiod, seal predation, and the diel vertical migrations of polar cod (*Boreogadus saida*) under landfast ice in the Arctic Ocean. *Polar Biol.* 2010, vol. 33, pp. 1505–1520.
17. Gradinger R.R., Bluhm B.A. In-situ observations on the distribution and behavior of amphipods and Arctic cod (*Boreogadus saida*) under the sea ice of the High Arctic Canada Basin. *Polar Biol.* 2004, vol. 27, pp. 595–603.
18. Løgerwell E., Busby M., Carothers C. Fish communities across a spectrum of habitats in the western Beaufort Sea and Chukchi Sea. *Progr. Oceanogr.* 2015, vol. 136, pp. 115–132.
19. David C., Lange B., Krumpfen T. Under-ice distribution of polar cod *Boreogadus saida* in the central Arctic Ocean and their association with sea-ice habitat properties. *Polar Biol.* 2016, vol. 39, iss. 6, pp. 981–994.
20. Kessel S.T., Hussey N.E., Crawford R.E. Distinct patterns of Arctic cod (*Boreogadus saida*) presence and absence in a shallow high Arctic embayment, revealed across open-water and ice-covered periods through acoustic telemetry. *Polar Biol.* 2016, vol. 39, pp. 1057–1068.
21. Franz J., Mueter F.J., Nahrgang J., Nelson R.J., Berge J. The ecology of gadid fishes in the circumpolar Arctic with a special emphasis on the polar cod (*Boreogadus saida*). *Polar Biol.* 2016, vol. 39 (6), pp. 961–967.
22. Jonsson H., Rolf C., Sundt R.C., Aas E., Sanni S. The Arctic is no longer put on ice: Evaluation of Polar cod (*Boreogadus saida*) as a monitoring species of oil pollution in cold waters. *Marine Pollution Bulletin*. 2010, vol. 60, pp. 390–395.

Колюшка девятиглая (*Pungitius pungitius*)

1. Зюганов В.В. *Фауна СССР*. Т. 5, вып. 1. Рыбы. Семейство Колюшковые (Gasterosteidae) мировой фауны. Ленинград, Наука, 1991, 261 с.
2. *Атлас пресноводных рыб России*. Т. 1. Решетников Ю.С., ред. Москва, Наука, 2002, 380 с.
3. Берг Л.С. *Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран*. Т. 1. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1949, 349 с.
4. Андрияшев А.П. *Рыбы северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1954, 354 с.
5. Scott W.B., Crossman E.J. Freshwater fishes of Canada. Ottawa. *Fish Res. Bd. Can. Bull.* 1973, vol. 184, 966 p.
6. Черешнев И.А. *Круглоротые и рыбы*. Раздел 1. Позвоночные животные Северо-Востока России. Владивосток, Дальнаука, 1996, с. 21–61.
7. Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. *Состояние и мониторинг биоразнообразия рыб, рыбообразных и среды их обитания в бассейне реки Утхолок*. Москва, КМК, 2016, 196 с.

Колюшка трехглая (*Gasterosteus aculeatus*)

1. Scott W.B., Crossman E.J. Freshwater fishes of Canada. Ottawa. *Fish Res. Bd. Can. Bull.* 1973, vol. 184, 966 p.
2. Зюганов В.В. *Фауна СССР*. Т. 5, вып. 1. Рыбы. Семейство Колюшковые (Gasterosteidae) мировой фауны. Ленинград, Наука, 1991, 261 с.
3. Берг Л.С. *Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран*. Т. 3. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1949, 349 с.
4. Андрияшев А.П. *Рыбы северных морей СССР*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1954, 354 с.
5. Гомелюк В.К. *Репродуктивное поведение колюшковых (популяционный аспект)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1978, 24 с.

6. Неелов А.В. *Природа Ленинградской области: Рыбы*. Ленинград, Лениздат, 1987, 157 с.
7. Черешнев И.А. *Круглоротые и рыбы*. Раздел 1. Позвоночные животные Северо-Востока России. Владивосток, Дальнаука, 1996, с. 21–61.
8. *Атлас пресноводных рыб России*. Т. 1. Решетников Ю.С., ред. Москва. Наука, 2002, 380 с.

Европейская навага (*Eleginus navaga*)

1. Стасенков В.А. *Биология и промысел наваги Белого моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Москва, ВНИРО, 1991, 24 с.
2. Андрияшев А.П. *Рыбы Северных морей*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1954, 354 с.
3. Берг Л.С. *Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран*. Т. 3. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1949, 349 с.
4. Шадрин А.М., Семенова А.В., Махотин В.В. *Учебное пособие по беломорской практике*. Москва, МГУ, 2015, 221 с.
5. Есипов В.К. *Рыбы Карского моря*. Ленинград, Изд-во АН СССР, 1952, 147 с.
6. Гаврилов А.Л., Госькова О.А. К биологии наваги западного Ямала. *Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа*. 2010, № 1 (64), с. 65–68.
7. Чернова Н.В. Рыбы Печорского моря и возможное воздействие на них последствий нефтепромысла. *Биологические ресурсы Российской Арктики*. Москва, ВНИРО, 2010, с. 179–191.
8. Семушин А.В., Шерстков В.С., Рухлова В.А. Видовой состав рыб траловых уловов в юго-восточной части Баренцева моря в 1980–2008 годах. *Вопросы ихтиологии*. 2011, т. 51, № 6, с. 749–769.
9. Бергер В.Я., Сухотин А.А. Биологические ресурсы белого моря, их продукционный потенциал и рациональное использование. *Вестник Российской академии наук*. 2010, т. 80, № 11, с. 968–975.

Тихоокеанская навага (*Eleginus gracilis*)

1. Новикова О.В. Промысел, распределение и некоторые особенности биологии наваги *Eleginus gracilis*. *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2002, вып. 6, с. 120–130.
2. Wolotira R.J. Saffron Cod (*Eleginus gracilis*) in Western Alaska: the Resource and Its Potential. *NOAA Technical Memorandum NMFS F/NWC-79*. 1985, 119 p.
3. Johnson J.D. Description and Comparison of Two Populations of Saffron Cod (*Eleginus gracilis*) from Western Canadian Arctic Coastal Waters. *A thesis presented to the University of Manitoba*, M.S. Winnipeg, Manitoba, 1995, 133 p.

4. Берг Л.С. *Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран*. Т. 3. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1949, 349 с.
5. Андрияшев А.П. *Рыбы Северных морей*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1954, 354 с.
6. Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В. *Прибрежные рыбы северной части Охотского моря*. Владивосток, Дальнаука, 2001, 197 с.
7. Покровская Т.Н. Географическая изменчивость биологии наваги (род *Eleginus*). *Тр. ИО АН СССР*. 1960, т. 31, с. 19–110.
8. Богаевский В.Т. О нересте дальневосточной наваги. *Известия ТИНРО*. 1951, т. 34, с. 250–261.
9. Мухачёва В.А. Материалы по развитию дальневосточной наваги (*Eleginus gracilis*). *Тр. ИО АН СССР*. 1957, т. 20, с. 356–370.
10. Семененко Л.И. *Биологическая характеристика нерестовых популяций тихоокеанской наваги. Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Владивосток, ТИНРО, 1970, 28 с.
11. Борец Л.А. *Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение*. Владивосток, ТИНРО-центр, 1997, 217 с.
12. Johnson S.W., Thedinga J.F., Neff A.D. Invasion by saffron cod *Eleginus gracilis* into nearshore habitats of Prince William Sound, Alaska, USA. *Marine Ecology Progress Series*. 2009, vol. 389, pp. 203–212.

3.14. Птицы

Белошекая казарка (*Branta leucopsis*)

1. Carboneras C., Kirwan G.M. *Barnacle Goose (Branta leucopsis)*. del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A., de Juana E., eds. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona, 2019.
2. Мелюм Ф., Покровская И.В. Белошекая казарка *Branta leucopsis*. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. *Отчет НИИ № 113Б*. Тромсе, НПИ, 2003, с. 40–42.
3. Мельников М.С. Белошекая казарка *Branta leucopsis*. *Красная книга Мурманской области*. Кемерово, Азия-принт, 2014, с. 523–524.
4. Шутова Е.В., Кожин М.Н. Белошекая казарка в Кандалакшском заливе Белого моря. *Казарка*. 2018, т. 20, с. 127–129.
5. *Атлас гнездящихся птиц Европейской России* (в подготовке к печати).
6. Головнюк В.В., Поповкина А.Б., Соловьев М.Ю. Первый случай гнездования белошекой казарки на Таймыре. *Казарка*. 2015, т. 18, с. 25–29.

7. Leito A. *Strategy and tactics of migration of the Barents Sea population of the Barnacle Goose*. *Baltic Birds-5*. Riga, 1990, 5 (1): 249–253.
8. Зимин В.Б., Конттиокорпи Я., Носков Г.А., Андреев В.А., Рымкевич Т.А., Антипин М.А., Рычкова А.Л. *Белошекая казарка *Branta leucopsis**. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., ред. *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные*. Санкт-Петербург, 2016, с. 76–82.
9. Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тертицкий Г.М. *Птицы Соловецких островов и Онежского залива (1983–2013 гг.)*. Архангельск, 2014, 384 с.
10. Морозов В.В., Сыроечковский-мл. Е.Е. Материалы к познанию орнитофауны острова Колгуева. *Орнитология*. 2004, вып. 31. Москва, Изд-во МГУ, с. 9–50.
11. Кондратьев А.В., Зайнагутдинова Э.М., Крукенберг Х. Современный статус и биология гусей на о-ве Колгуеве. *Казарка*. 2012, № 15 (2), с. 31–71.
12. Покровская О.Б., Глазов П.М., Дорофеев Д.С., Кондратьев А.В., Зайнагутдинова Э.М., Литвин К.Е., Лощагина Ю.А., Анисимов Ю.А., Карагичева Ю.В., Крукенберг Х. Белошекая казарка в России: история успеха популяции и современные тенденции. *Тез. докл. Первого Всероссийского орнитологического конгресса*. Тверь, 2018, с. 262–263.
13. *Wetlands International*. Waterbird Population Estimates. 2015. URL: wpe.wetlands.org
14. *CSR7 Report on the Conservation Status of Migratory Waterbirds in the Agreement Area*. 7th ed. URL: https://www.unep-aewa.org/sites/default/files/document/aewa_mop7_14_CSR7_with_annexes_en_corr1_0.pdf
15. Анисимов Ю.А., Литвин К.Е., Петровнин С.В. Структура и плотность колоний белошекой казарки (*Branta leucopsis*) на о. Колгуев [Ненецкий автономный округ]. *Мат. II Междунар. науч.-практ. конф. «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России»*. Москва, 2007, с. 337–338.
16. Дорофеев Д.С., Глазов П.М., Литвин К.Е. Современное состояние белошекой казарки на о. Вайгач. *Казарка*. 2018, № 2, с. 13–27.
17. Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю. Современное состояние малоземельной популяции белошекой казарки *Branta leucopsis*. *Русский орнитологический журнал*. 2004, т. 13, Экспресс-выпуск 267, с. 655–661.
18. Калякин В.Н. Новые данные по фауне птиц Новой Земли и Земли Франца-Иосифа. *Орнитология*. 2001, вып. 29, с. 8–28.
19. Пономарева Т.С. Гнездование белошекой казарки в районе острова Колгуев. *Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы*. Отд. биологии. 1992, т. 97, вып. 2, с. 39–44.
20. Литвин К.Е., Гуртовая Е.Н. Типы колоний белошекой казарки (*Branta leucopsis*) и их структура. *Тез. докл. 3-го Международ. симп. «Гусеобразные птицы Северной Евразии»*. Санкт-Петербург, 2005, с. 187–189.
21. Розенфельд С.Б., Иванов М.Н., Плец М.Ю., Нечаев М.Г. Экологические особенности питания белошекой казарки и трофические связи гусеобразных на лайдовых приморских лугах полуострова Канин. *Казарка*. 2011, № 14, с. 138–169.
22. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Питание и трофические связи белошекой казарки (*Branta leucopsis*): характер использования тундровых и приморских местообитаний острова Колгуев. *Зоологический журнал*. 2013, т. 92, № 12, с. 1450–1462.
23. *EURING*. URL: <https://euring.org/data-and-codes/longevity-list>
24. Калякин В.Н. О распространении и экологии белошекой казарки на о-ве Вайгач и Югорском полуострове. *Актуальные проблемы орнитологии*. Москва, Наука, 1986, с. 93–104.
25. Сыроечковский Е.В., Литвин К.Е., Калякин В.Н., Морозов В.В. Исследование экологии гусей и лебедей Новой Земли и острова Вайгач. *Бюлл. Рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии*. 1995, т. 1, с. 157–163.
26. Минеев Ю.Н. *Водоплавающие птицы Югорского полуострова*. Сыктывкар, 1994, 103 с.
27. Гуртовая Е.Н. Условия гнездования белошеких казарок на острове Вайгач в 1996 году. *Казарка*. 1997, № 3, с. 109–110.
28. Filchagov A.V., Leonovich V.V. Breeding range expansion of Barnacle and Brent Geese in the Russian European North. *Polar Research*. 1992, vol. 11, no. 2, pp. 41–46.
29. Фильчагов А.В. Массовое повторное гнездование белошеких казарок *Branta leucopsis* на полуострове Канин, Россия. *Казарка*. 1997, т. 3, с. 101–197.
30. Prop J., Aars J., Bårdsen B.-J., Hanssen S.A., Bech C., Bourgeon S., de Fouw J., Gabrielsen G.W., Lang J., Noreen E., Oudman Th., Sittler B., Stempniewicz L., Tombre I., Wolters E., Moe B. Climate change and the increasing impact of polar bears on bird populations. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2015, vol. 3, Article 33, pp. 1–12.
31. Stempniewicz L. Polar Bear Predatory Behaviour toward Molting Barnacle Geese and Nesting Glaucous Gulls on Spitsbergen. *Arctic*. 2006, vol. 59, no. 3, pp. 247–251.
32. Розенфельд С.Б., Карагичева Ю.В. Особенности питания самок белошекой казарки (*Branta leucopsis*) на лайдовых приморских лугах Европейского Севера. *Мат. конф. молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ им. А.Н. Северцова «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых»*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2010, с. 270–277.
33. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов. *Журнал общей биологии*. 2016, т. 77, № 1, с. 16–37.

34. Spitsyn V.M., Rozenfeld S.B., Bolotov N.I. Annotated list of bird species of the Malye Karmakuly Polar Station, Yuzhny Island of Novaya Zemlya. *Biharean Biologist*. 2018, vol. 12 (1), pp. 21–26.

35. Gavrilov M., Bakken V., Firsova L. Oil vulnerability assessment for marine birds occurring along the Northern Sea Route area. *INSROP Working Paper No 97–1998*, II-4-2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 50 p.

36. Угрозы морским птицам, гнездящимся в регионе Баренцева моря. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. *Отчет НПИ № 113Б*. Тромсе, НПИ, 2003, с. 145–157.

Обыкновенная гага (*Somateria mollissima*)

1. Goudie R.I., Robertson G.J., Reed A. Common Eider (*Somateria mollissima*), version 2.0. *The Birds of North America*. Poole A.F., Gill F.B., eds. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, 2000. URL: <https://doi.org/10.2173/bna.546>

2. Waltho C., Coulson J. *The Common Eider*. London, T. & A. D. Poyser, 2015, 352 p.

3. Бустнес Я-У., Тертицкий Г.М. Обыкновенная гага *Somateria mollissima*. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. *Отчет НПИ № 113Б*. Тромсе, НПИ, 2003, с. 46–50.

4. Рогчева Э.В., Сыроечковский-мл. Е.Е. Гаги Таймыра часть II. Обыкновенная гага. Сибирская гага. *Казарка*. 2015, вып. 20, с. 57–87.

5. Кречмар А.В., Кондратьев А.В. *Пластинчатоклювые птицы Северо-Востока Азии*. Магадан, СВНЦ ДВО РАН, 2006, 458 с.

6. Palmer R.S. *Handbook of North American birds*. Vol. 2. Waterfowl. Part 1. Yale University Press, New Haven, 1976.

7. *Wetlands International*. Waterbird Population Estimates. 2015. URL: wpe.wetlands.org.

8. Sangster G., Collinson J.M., Crochet P.-A., Kirwan G.M., Knox A.G., Parkin D.T., Votier S.C. Taxonomic recommendations for Western Palearctic birds: 11th report. *Ibis*. 2016, vol. 158, pp. 202–212.

9. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. *Список птиц Российской Федерации*. Москва, КМК, 288 с.

10. Калякин В.Н. Новые данные по фауне птиц Новой Земли и Земли Франца-Иосифа. *Орнитология*. 2001, т. 29, с. 8–28.

11. Johnston P.J.V., Syroechkovskiy E., Crockford N., Lanctot R.B., Millington S., Clay R., Donaldson G., Ekker M., Gilchrist G., Black A., Crawford R., Price C., Barry T. Arctic Migratory Birds Initiative (AMBI): Revised Workplan 2015–2019. *CAFF Strategies Series*. 2018, no. 6. Conservation of Arctic Flora and Fauna, Akureyri, Iceland.

12. Бианки В.В. *Птицы Белого моря (Современное состояние, сезонное размещение и биология)*. Дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург, Зоол. Ин-т РАН, 1993, 49 с.

13. Краснов Ю.В. Об исследовании популяций обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*) в Белом море. *Экология морских птиц Белого моря*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2012, с. 31–44.

14. Корякин А.С., Носков Г.А., Антипин М.А., Контиокорпи Я. Гага *Somateria mollissima*. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., ред. *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные*. Санкт-Петербург, 2016, с. 76–82.

15. Краснов Ю.В., Гаврило М.В., Шавыкин А.А. Состояние, численность и контроль популяций обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*) в Баренцевом и Белом морях. *Зоологический журнал*. 2015, т. 94, № 1, с. 62–67.

16. Бианки В.В. Миграции обыкновенных гаг Баренцева моря. *Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Пластинчатоклювые*. Москва, Наука, 1989, с. 205–208.

17. Успенский С.М. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач. *Экология позвоночных животных Крайнего Севера*. Свердловск, 1965, с. 65–72.

18. Минеев Ю.Н. *Водоплавающие птицы Югорского полуострова*. Сыктывкар, Изд-во Коми НЦ РАН, 1994, 103 с.

19. Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тертицкий Г.М. *Птицы Соловецких островов и Онежского залива (1983–2013 гг.)*. Архангельск, 2014, 384 с.

20. Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. *Птицы острова Врангеля*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 1991, 253 с.

21. Портенко Л.А. *Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля*. Ленинград, Наука, Ленинград. отделен. Ч. II, 1973, 324 с.

22. Колюхов Н.Б. Водоплавающие побережья Восточной Чукотки. *Казарка*. 1998, т. 4, с. 319–330.

23. Рутилевский Г.Л. Гаги Новосибирский островов. *Тр. Арктич. Ин-та*. 1957, т. 205, с. 33–62.

24. Краснов Ю.В., Гаврило М.В., Шавыкин А.А., Ващенко П.С. Половозрастная структура эндемичной беломорской популяции обыкновенной гаги *Somateria mollissima*. *ДАН*. 2010, т. 435, вып. 4, с. 568–570.

25. Корякин А.С. Мониторинг морских птиц в Кандалакшском заливе Белого моря (1967–2010 гг.). *Зоологический журнал*. 2012, т. 91, № 7, с. 800–808.

26. Краснов Ю.В., Гаврило М.В., Аарвак Т. Зимовки морских уток в Белом море и на Мурмане: характер размещения и адекватные методы учета. *Тез. докл. Междунар. конф. по гусеобразным Северной Евразии «Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями»*. Элиста, 2011, с. 46.

27. Strøm H., Krasnov J.V., Descamps S., Gavriilo M.V., Fauchald P., Systad G.H., Tertitski G. 4.3.8 Seabirds. McBride M.M., Hansen J.R., Korneev O., Titov O., eds. Stiansen J.E., Tchernova J., Filin A., Ovsyannikov A., Co-eds. Joint Norwegian – Russian environmental status 2013. Report on the Barents Sea Ecosystem. Part II – Complete report. *IMR/PINRO Joint Report Series*. 2016, vol. 1, 416 p.
28. Поярко́в Н.Д., Ходжес Дж., Эддридж В. *Атлас распределения птиц в приморских тундрах северо-востока Азии (по материалам авиаучетов 1993–1995 гг.)*. Москва, Изд. Центра охраны дикой природы, 2000, 88 с.
29. Кищинский А.А. Численность водоплавающих птиц на Чукотском полуострове. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1976. вып. 81, т. 6, с. 40–50.
30. Goudie R.I., Brault S., Conant B., Kondratyev A.V., Petersen M.R. *The status of sea ducks in the north Pacific rim: toward their conservation and management*. Delta, BC: Can. Wildl. Serv., Pacific and Yukon region. 1994.
31. Uspenski S.M. *Die Eiderenten*. Die Neue Brehm-Bucherei, 1972, 104 p.
32. *EURING*. URL: <http://euring.org/data-and-codes/longevity-list>
33. Корякин А.С. Ледовитость моря и динамика численности гнездящихся обыкновенных гаг в Кандалакшском заливе. *XII Прибалтийская орнитологическая конференция*. Вильнюс, 15–18 ноября 1988. Вильнюс, Институт зоологии и паразитологии АН Литовской ССР, 1988, с. 99–101.
34. Coulson J.C. The population dynamics of the Eider Duck *Somateria mollissima* and evidence of extensive non-breeding by adult ducks. *Ibis*. 1984, vol. 126, pp. 525–543.
35. Карпович В.Н., Коханов В.Д. Учет численности охотничье-промысловых птиц на о. Вайгач. *Организация и методы учета птиц и вредных грызунов*. Москва, Изд-во АН СССР, 1963, с. 91–99.
36. Корякин А.С. О комплексных выводах у обыкновенной гаги. *Тез. докл. III Всес. совещ. по гаге*. Таллинн, 1983, с. 105–111.
37. Smith P.A., Elliott K.H., Gaston A.J., Gilchrist H.G. Has early ice-clearance increased predation on breeding birds by polar bears? *Polar Biol.* 2010, vol. 33, pp. 1149–1153.
38. Iverson S.A., Gilchrist H.G., Smith P.A., Gaston A.J., Forbes M.R. Longer ice-free seasons increase the risk of nest depredation by polar bears for colonial breeding birds in the Canadian Arctic. *Proc. R. Soc.* 2014, vol. B281, iss. 1779. URL: <http://doi:10.1098/rspb.2013.3128>
39. Prop J., Aars J., Bårdsen B.-J., Hanssen S.A., Bech C., Bourgeon S., de Fouw J., Gabrielsen G.W., Lang J., Noreen E., Oudman Th., Sittler B., Stempniewicz L., Tombre I., Wolters E., Moe B. Climate change and the increasing impact of polar bears on bird populations. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2015, vol. 3, Article 33, doi: 10.3389/fevo.2015.00033
40. Сыроечковский Е.Е., Лаппо Е.Г., Гаврило М.В., Розенфельд С.Б., Расс Р. Хищничество белого медведя — новый фактор, снижающий успех размножения птиц в высокоширотной Российской Арктике. *Тез. докл. Первого Всероссийского орнитологического конгресса*. Тверь, 2018, с. 322–323.
41. Корякин А.С., Бойко Н.С. Орлан-белохвост и обыкновенная гага в Кандалакшском заливе, Белое море. *Мат. XI Всерос. конф. с международным участием «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря»*. 9–11 ноября 2010 г. Санкт-Петербург, ЗИН РАН, 2010, с. 87–88.
42. Карпович В.Н. Изменения численности обыкновенной гаги в Кандалакшском заповеднике и их возможная связь с общей динамикой гагачьих популяций на севере и северо-западе Европы. *Экология и морфология гаг в СССР*. Кищинский А.А., ред. Москва, Наука, 1979, с. 46–60.
43. Мокиевский В.О., Поповкина А.Б., Поярко́в Н.Д. Питание обыкновенной гаги (*Somateria mollissima*), зимующей в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив Белого моря). *Зоологический журнал*. 2012, т. 91, № 7, с. 887–896.
44. Шкляревич Ф.Н. Зимовки обыкновенной гаги на Белом море. *Экология и морфология гаг в СССР*. Кищинский А.А., ред. Москва, Наука, 1979, 61–67.
45. Шкляревич Ф.Н., Шкляревич Г.А. О весеннем питании обыкновенной гаги на Семи островах (Восточный Мурман). *Экология и морфология птиц на Крайнем Северо-Западе СССР*. Москва, Изд-во ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1982, с. 56–65.
46. Татаринкова И.П., Горлач М.В., Письменная Т.И. О весеннем питании гаги на Айновых островах. *Экология и морфология гаг в СССР*. Кищинский А.А., ред. Москва, Наука, 1979, 171–178.
47. Бианки В.В., Бойко Н.С., Нинбург Е.А., Шкляревич Ф.Н. Питание обыкновенной гаги Белого моря. *Экология и морфология гаг в СССР*. Кищинский А.А., ред. Москва, Наука, 1979, с. 126–70.
48. Карпович В.Н., Кищинский А.А. Библиография работ по гагам СССР. *Экология и морфология гаг в СССР*. Кищинский А.А., ред. Москва, Наука, 1979, с. 217–255.
49. Корякин А.С., Соловьева Д.В. Гаги СССР и России: библиографический указатель по гагам (1977–2000). *Тр. Кандалакшского заповедника*. Вып. 10. *Тр. Усть-Ленского заповедника*. Вып. 1. Санкт-Петербург, 2002, 149 с.
50. Seabird harvest in the Arctic. Merkel F., Barry T., eds. CAFF International Secretariat, Circumpolar Seabird Group (CBird). *CAFF Technical Report*. 2008, no. 14, 72 p.

51. BirdLife International 2018. *Somateria mollissima*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2018*. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22680405A132525971.en>.
52. Корякин А.С. Антропогенный фактор беспокойства и выживаемость кладок у обыкновенной гаги *Somateria mollissima* (L.). *Журнал общей биологии*. 1987, т. 48 (5), с. 706–716.
53. Корякин А.С. Антропогенное беспокойство и гнездовые поселения морских птиц в Кандалакшском заливе. *Антропогенные воздействия на природу заповедников*. Нухимовская Ю.Д., Бибикина Л.А., ред. Москва, ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1990, с. 26–38.
54. Gavrilov M., Bakken V., Firsova L. Oil vulnerability assessment for marine birds occurring along the Northern Sea Route area. *INSROP Working Paper No 97–1998*. II-4-2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 50 p.
55. Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 726–737.
56. Petersen A., Irons D., Anker-Nilssen T., Artukhin Yu., Barrett R., Boertmann D., Egevang C., Gavrilov M.V., Gilchrist G., Hario M., Mallory M., Mosbech A., Olsen B., Osterblom H., Robertson G., Strom H. CAFF's Circumpolar Biodiversity Monitoring Program: Framework for a Circumpolar Arctic Seabird Monitoring Network. *CAFF CBMP Report*. 2008, vol. 15, 84 p.
57. Kuletz K., Mallory M., Gilchrist G., Robertson G., Merkel F., Olsen B., Hansen E., Rönkä M., Anker-Nilssen T., Strøm H., Descamps S., Gavrilov M., Kaler R., Irons D. Chapter 3.5: Seabirds. *State of the Arctic Marine Biodiversity Report*. Akureyri, Iceland, CAFF, 2017, pp. 128–147.
58. Korneev O., Titov O., van der Meeren G., Arneberg P., Tchernova J., Jørgensen N.M. Final report 2012–2015 Joint Russian-Norwegian Monitoring Project — Ocean 3. *Brief Report Series/Kortrapport no. 30*. Saint-Petersburg — Murmansk — Tromsø, 2015, 408 p.
- Гага-гребнушка (*Somateria spectabilis*)**
- Powell A.N., Suydam R.S. King Eider (*Somateria spectabilis*), version 2.0. *The Birds of North America*. Poole A.F., ed. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, 2012. 1
 - Соловьева Д.В. Некоторые экстерьерные и морфофункциональные характеристики сибирской гаги и гаги-гребнушки из дельты р. Лены, северная Якутия. Казарка. *Бюлл. Рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии*. 1998, вып. 4, с. 281–289.
 - Carboneras C., Kirwan G.M. King Eider (*Somateria spectabilis*). del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A., de Juana E., eds. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona, 2019.
 - Бустнес Я.-У., Бианки В.В. Гага-гребнушка. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. *Отчет НПИ; № 113Б*. Тромсе, НПИ, 2003. с. 51–53.
 - Рогачева Э.В., Сыроечковский-мл Е.Е.. Гаги Таймыра. Ч. II. Обыкновенная гага. Сибирская гага. *Казарка*. 2015, вып. 20, с. 57–87.
 - Кречмар А.В., Кондратьев А.В. *Пластинчатоклювые птицы Северо-Востока Азии*. Магадан, СВНЦ ДВО РАН, 2006, 458 с.
 - Литвинов Ю.Н., Чупин И.И. *Фауно-экологические исследования на Таймыре: Млекопитающие и птицы*. Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2018, 389 с.
 - Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. *Птицы острова Врангеля*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 1991, 253 с.
 - Рутилевский Г.Л. Гаги Новосибирский островов. *Тр. Арктич. Ин-та*. 1957, т. 205, с. 33–62.
 - Wetlands International*. Waterbird Population Estimates. 2015. URL: wpe.wetlands.org
 - Provencher J.V.J., Syroechkovskiy E., Crockford N., Lanctot R.B., Millington S., Clay R., Donaldson G., Ekker M., Gilchrist G., Black A., Crawford R., Price C., Barry T. Arctic Migratory Birds Initiative (AMBI): Revised Workplan 2015–2019. *CAFF Strategies Series No. 6*. Conservation of Arctic Flora and Fauna, Akureyri, Iceland, 2018.
 - Краснов Ю.В., Стрем Х., Гаврило М.В., Шавыкин А.А. Зимовка морских птиц в полыньях у Терского берега Белого моря и на Восточном Мурмане. *Орнитология*. 2004, вып. 31, с. 51–57.
 - Краснов Ю.В. Гага-гребнушка *Somateria spectabilis*. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., ред. *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные*. Санкт-Петербург, 2016, с. 214–217.
 - Bustnes J.-O., Mosbech A., Sonne C., Systad G. Migration patterns, breeding and moulting locations of king eiders wintering in north-eastern Norway. *Polar Biol.* 2010, vol. 33, pp. 1379–1385.
 - Solovyeva D.V. Spring stopover of birds on the Laptev Sea polynya. Kassens, ed. *Land-Ocean System in the Siberian Arctic. Dynamics and history*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1999, pp. 189–195.
 - Sukhotin A., Krasnov Yu., Galaktionov K. Subtidal populations of the blue mussel *Mytilus edulis* as key determinants of waterfowl flocks in the southeastern Barents Sea. *Polar Biol.* 2008, vol. 31, pp. 1357–1363.
 - Гаврило М.В., Попов А.В. Ледовые биотопы и биологическое разнообразие Восточно-Сибирского моря и Причукотских вод Чукотского и Берингова морей Лаптевых. *Атлас биологического разнообразия морей и побережий Российской Арктики*. Москва, WWF России, 2011, с. 38–39.

18. *Труднодоступная Арктика*. Матишов Г.Г., Моисеев Д.В., ред. Мурманск, Изд-во ММБИ, 2005, 148 с.
19. Конохов Н.Б. Водоплавающие побережья Восточной Чукотки. *Казарка*. 1998, т. 4, с. 319–330.
20. Краснов Ю.В., Горяев Ю., Николаева Н., Шавыкин А., Гаврило М.В., Черноок В.И. *Атлас морских птиц Печорского моря*. Апатиты, Изд-во КФ РАН, 2002, 150 с.
21. Краснов Ю.В., Гаврило М.В., Черноок В.И. Распределение птиц на акватории Печорского моря по данным авианаблюдений. *Зоологический журнал*. 2004, т. 83, № 4, с. 449–458.
22. Краснов Ю.В., Гаврило М.В., Стрем Х., Шавыкин А.А. О позднелетнем распределении птиц на острове Колгуев и в его прибрежных акваториях. *Орнитология*. 2008, вып. 35, с. 83–96.
23. Рутилевский Г.Л. Птицы острова Столбовой. *Тр. ААНИИ*. 1963, т. 224, с. 93–117.
24. Минеев Ю.Н. *Гусеобразные птицы восточноевропейских тундр*. Екатеринбург, КрО РАН, 2003, 225 с.
25. The distribution, Population Status and Ecology of Marine Birds selected as Valued Ecosystem Components in the Northern Sea Route Area. Gavrilo M., Bakken V., Isaksen K., eds. *INSROP Working Paper. no. 123*, II.4.2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 136 p.
26. Кривенко В.Г. *Водоплавающие птицы и их охрана*. Москва, Агропромиздат, 1991, 271 с.
27. BirdLife International 2018. *Somateria spectabilis*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2018*. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22680409A132526730.en>
28. Портенко Л.А. *Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля*. Ч. II. Ленинград, Наука, Ленинград, отделен., 1973, 324 с.
29. Якушин Г.Д. Гнездование птиц на островах в устье Бикады. *Научно-технический бюллетень СО ВАСХНИЛ*. Вып. 7. Птицы Таймыра. Новосибирск, 1983, с. 42–45.
30. Гаврило М.В., Стрем Х. Рацион гаг-гребенушек (*Somateria spectabilis*), линяющих в Печорском море. *Тез. докл. Третьего международ. симп. «Гусеобразные птицы Северной Евразии»*. 6–10 октября 2005 г., Санкт-Петербург, Россия. Санкт-Петербург, Картфабрика ВСЕГЕИ, 2005, с. 72–73.
31. Карпович В.Н., Кищинский А.А. Библиография работ по гагам СССР. *Экология и морфология гаг в СССР*. Кищинский А.А., ред. Москва, Наука, 1979, с. 217–255.
32. Корякин А.С., Соловьева Д.В. Гаги СССР и России: библиографический указатель по гагам (1977–2000 г.). *Тр. Кандалакшского заповедника*. вып. 10. *Тр. Усть-Ленского заповедника*. Вып. 1. Санкт-Петербург, 2002, 149 с.
33. Seabird harvest in the Arctic. Merkel F., Barry T., eds. CAFF International Secretariat, Circumpolar Seabird Group (CBird). *CAFF Technical Report*. 2008, no. 14, 72 p.
34. Gavrilo M., Bakken V., Firsova L. Oil vulnerability assessment for marine birds occurring along the Northern Sea Route area. *INSROP Working Paper no 97–1998*. II.4.2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 50 p.
35. Stout J.H., Trust K.A., Cochrane J.F., Suydam R.S., Quakenbush L. Environmental contaminants in four eider species from Alaska and arctic Russia. *Environmental Pollution*. 2002, vol. 119, pp. 215–226.
36. Wayland M., Gilchrist H.G., Dickson D.L., Bollinger T., James C., Carreno R.A., Keating J. Trace Elements in King Eiders and Common Eiders in the Canadian Arctic. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2001, vol. 41, pp. 491–500.
37. Merkel F. Gillnet bycatch of seabirds in Southwest Greenland, 2003–2008. *Technical Report no. 85*. Pinngortitaleriffik, Greenland Institute of Natural Resources, 2011, 25 p.
38. Merkel F. Impact of Hunting and Gillnet Fishery on Wintering Eiders in Nuuk, Southwest Greenland. *Waterbirds*. 2004, vol. 27 (4), pp. 469–479.
39. Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 726–737.
40. Petersen A., Irons D., Anker-Nilssen T., Artukhin Yu., Barrett R., Boertmann D., Egevang C., Gavrilo M.V., Gilchrist G., Hario M., Mallory M., Mosbech A., Olsen B., Osterblom H., Robertson G., Strom H. CAFF's Circumpolar Biodiversity Monitoring Program: Framework for a Circumpolar Arctic Seabird Monitoring Network. *CAFF CBMP Report*. 2008, vol. 15, 84 p.
41. Kuletz K., Mallory M., Gilchrist G., Robertson G., Merkel F., Olsen B., Hansen E., Rönkä M., Anker-Nilssen T., Strøm H., Descamps S., Gavrilo M., Kaler R., Irons D. Chapter 3.5: Seabirds. *State of the Arctic Marine Biodiversity Report*. Akureyri, Iceland, CAFF, 2017, pp. 128–147.
42. Korneev O., Titov O., van der Meeren G., Arneberg P., Tchernova J., Jørgensen N.M. Final report 2012–2015 Joint Russian-Norwegian Monitoring Project. Ocean 3. *Brief Report Series/Kortrapport*. Saint-Petersburg, Murmansk, Tromsø, 2015, no. 30, 408 p.
43. Краснов Ю.В., Гаврило М.В., Аарвак Т. Зимовки морских уток в Белом море и на Мурмане: характер размещения и адекватные методы учета. *Тез докл. Международн. конф. по гусеобразным Северной Евразии «Гусеобразные Северной Евразии: география, динамика и управление популяциями»*. Элиста, 2011, с. 46.
44. Краснов Ю.В., Черноок В.И., Гаврило М.В., Шавыкин А.А., Терещенко В.А. Использование самолетов-лабораторий для наблюдений морских птиц и млекопитающих на акваториях арктических морей. *Зоологический журнал*. 2004, т. 83, № 3, с. 330–341.

Тонкоклювая кайра (*Uria aalge*)

1. Головкин А.Н. Тонкоклювая кайра. Чистиковые. *Птицы СССР*. Москва, Наука, 1990, с. 25–43.
2. Ainley D.G., Nettleship D.N., Carter H.R., Storey A.E. Common Murre (*Uria aalge*), version 2.0. *The Birds of North America*. Poole A.F., Gill F.B., eds. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, 2002.
3. Баккен В., Головкин А.Н. Тонкоклювая кайра *Uria aalge*. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. *Отчет НИИ № 113Б*. Тромсе, НИИ, 2003, с. 90–93.
4. Kondratyev A.Y., Litvinenko N.M., Shibaev Y.V., Vyatkin P.S., Kondratyeva L.F. The breeding seabirds of the Russian Far East. Kondratyev A.Y., Litvinenko N.M., Kaiser G.W., eds. *Seabirds of the Russian Far East*. Ottawa, Ontario, Canadian Wildlife Service, 2000, pp. 37–78.
5. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. *Список птиц Российской Федерации*. Москва, КМК, 288 с.
6. Nettleship D.N., Kirwan G.M., Christie D.A., Boesman P., Garcia E.F.J. Common Murre (*Uria aalge*). del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A., de Juana E., eds. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona, 2019.
7. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. Тонкоклювая кайра *Uria aalge*. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., ред. *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные*. Санкт-Петербург, 2016, с. 510–512.
8. Nikolaeva N.G., Krasnov Y.V., Barrett R. *Movements of common Uria aalge and Brunnich's guillemots U. lomvia breeding in the southern Barents Sea*. 1996, vol. 19, pp. 9–20.
9. Steen H. Erlend Lorentzen and Hallvard Strøm Winter distribution of guillemots (*Uria* spp.) in the Barents Sea. *Norsk Polarinstitut Report series*. 2008, no. 141, 38 p.
10. Hatch S.A., Meyers P.M., Mulcahy D.M., Douglas D.C. Seasonal movements and pelagic habitat use of murre and puffins determined by satellite telemetry. *The Condor*. 2000, vol. 102, pp. 145–154.
11. Успенский С.М. *Птичьи базары Новой Земли*. 1956, 178 с.
12. Белопольский Л.О. *Экология морских колониальных птиц Баренцева моря*. Москва, Ленинград, АН СССР, 1957, с. 460.
13. Портенко Л.А. *Птицы Чукотского п-ова и острова Врангеля*. Ч. 2. Ленинград, Наука, 1973, 423 с.
14. Strøm H., Krasnov J.V., Descamps S., Gavrilov M.V., Fauchald P., Systad G.H., Tertitski G. 4.3.8 Seabirds. McBride M.M., Hansen J.R., Korneev O., Titov O., eds. Stiansen J.E., Tchernova J., Filin A., Ovsyannikov A., co-eds. Joint Norwegian - Russian environmental status 2013. Report on the Barents Sea Ecosystem. Part II. Complete report. *IMR/PINRO Joint Report Series*. 2016, vol. 1, 416 p.
15. Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. *Птицы острова Врангеля*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 1991, 253 с.
16. Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савнинова Т.Н. *Морские колониальные птицы Мурмана*. Санкт-Петербург, Наука, 1995, 224 с.
17. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г., Горяев Ю.И., Ежов А.В. Современное состояние колоний и тенденции изменения численности моевок и кайр на Кольском полуострове. *Орнитология*. 2007, вып. 34, № 1, с. 65–75.
18. Краснов Ю.В., Ежов А.В. Птицы Баренцева моря. Современное состояние популяций моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) на Мурмане. *Птицы северных и южных морей России: фауна, экология*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2013, с. 102–117.
19. Ежов А.В. Реакция моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) в колониях Мурмана на многолетнюю нестабильность кормовой базы в Баренцевом море. *Вестник Тверского государственного университета*. Сер. Биология и экология. 2019, № 1 (53), с. 72–82.
20. Harris M.P., Halley D.J., Swann R.L. Age at first breeding in Common Murres. *The Auk*. 1997, vol. 111, no. 1, pp. 207–209.
21. Fransson T., Jansson L., Kolehmainen T., Kroon C., Wenninger T. *EURING list of longevity records for European birds*. 2017. URL: https://euring.org/files/documents/EURING_longevity_list_20170405.pdf
22. Успенский С.М. Морские колониально гнездящиеся птицы северных и дальневосточных морей СССР, их размещение, численность и роль как потребителей планктона и бентоса. *Бюллетень МОИП*. Отд. Биологии. 1959, т. 64, вып. 2, с. 39–52.
23. Кафтамовский Ю.М. Опыт сравнительной характеристики биологии размножения некоторых чистиковых. *Тр. Государственного заповедника «Семь островов»*. Москва, 1941, с. 53–72.
24. Кафтамовский Ю.М. *Чистиковые птицы Восточной Атлантики*. Москва, Изд-во Московского общества испытателей природы, 1951, 171 с.
25. Карпович В.Н., Пилипас Н.И., Шкляревич Ф.Н. К экологии гнездового периода тонкоклювой кайры. *Сб. научных трудов Экология птиц морских побережий*. Москва, 1980, с. 5–16.
26. Hedd A., Regular P.M., Montevecchi W.A., Buren A.D., Burke C.M., Fifield D.A. Going deep: Common murre dive into frigid water for aggregated, persistent and slow-moving capelin. *Mar. Biol.* 2009, vol. 156, pp. 741–751.
27. Seabird harvest in the Arctic. Merkel F., Barry T., eds. CAFF International Secretariat, Circumpolar Seabird Group (CBird). *CAFF Technical Report*. 2008, no. 14, 72 p.

28. BirdLife International 2018. *Uria aalge*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2018*. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22694841A132577296.en>
29. *International Murre Conservation Strategy and Action Plan (March 1996)*. Iceland, CAFF, 1996, 16 p.
30. Краснов Ю.В. *Морские птицы (ретроспективный анализ развития популяций). Среда обитания и экосистемы Новой Земли. Архипелаг и шельф*. Апатиты, 1995, с. 138–147.
31. Gavriilo M., Bakken V., Firsova L. Oil vulnerability assessment for marine birds occurring along the Northern Sea Route area. *INSROP Working Paper no. 97–1998*. II.4.2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 50 p.
32. Irons D.B., Anker-Nilssen T., Gaston A.J., Byrd G.V., Falk K., Gilchrist G., Hario M., Hjernquist M., Krasnov Y.V., Mosbech A., Olsen B., Petersen A., Reid J.B., Robertson G.J., Strøm H., Wohl K.D. Fluctuations in circumpolar seabird populations linked to climate oscillations. *Global Change Biology*. 2008, vol. 14, pp. 1455–1463.
33. Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 726–737.
34. Краснов Ю.В., Барретт Р. Мониторинг морских птиц в Баренцевом море. Программное предложение. *Русский орнитологический журнал*. 2000, Экспресс-выпуск 113, с. 3–22.
35. Petersen A., Irons D., Anker-Nilssen T., Artukhin Yu., Barrett R., Boertmann D., Egevang C., Gavriilo M.V., Gilchrist G., Hario M., Mallory M., Mosbech A., Olsen B., Osterblom H., Robertson G., Strom H. CAFFs Circumpolar Biodiversity Monitoring Program: Framework for a Circumpolar Arctic Seabird Monitoring Network. *CAFF CBMP Report*. 2008, vol. 15, 84 p.
36. Kuletz K., Mallory M., Gilchrist G., Robertson G., Merkel F., Olsen B., Hansen E., Rönkä M., Anker-Nilssen T., Strøm H., Descamps S., Gavriilo M., Kaler R., Irons D. Chapter 3.5: Seabirds. *State of the Arctic Marine Biodiversity Report*. Akureyri, Iceland, CAFF, 2017, pp. 128–147.
37. Korneev O., Titov O., van der Meeren G., Arneberg P., Tchernova J., Jørgensen N.M. Final report 2012–2015 Joint Russian-Norwegian Monitoring Project. Ocean 3. *Brief Report Series/Kortrapport no. 30*. Saint-Petersburg, Murmansk, Tromso, 2015, 408 p.
2. Gaston A.J., Hipfner J.M. Thick-billed Murre (*Uria lomvia*), version 2.0. *The Birds of North America*. Poole A.F., Gill F.B., eds. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, 2000. 7
3. Баккен В., Покровская И.В. Толстоклювая кайра *Uria lomvia*. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. *Отчет НПИ № 113Б*. Тромсе, НПИ, 2003, с. 94–96.
4. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. *Список птиц Российской Федерации*. Москва, КМК, 288 с.
5. Nettleship D.N., Christie D.A., Boesman P., Garcia E.F.J. Thick-billed Murre (*Uria lomvia*). del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A., de Juana E., eds. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona, 2019.
6. Cramp S. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 4. Terns to Woodpeckers. New York, Oxford Univ. Press, 1985.
7. Seabird colony databases of the Barents Sea region and the Kara Sea. Bakken V., ed. *Norsk Polarinstitut Rapportserie*. 2000, vol. 115, pp. 1–78.
8. Гаврило М.В., Тертицкий Г.М., Покровская И.В., Головкин А.Н. Орнитофауна архипелага. *Окружающая среда и экосистемы Земли Франца-Иосифа (архипелаг и шельф)*. Апатиты, 1993, с. 81–93.
9. de Korte J., Volkov A.E., Gavriilo M.V. Bird observations in Severnaya Zemlya, Siberia. *Arctic*. 1995, vol. 48, no. 3, pp. 222–234.
10. Гаврило М.В., Волков А.Е. Современное состояние популяций и динамика населения птиц района архипелага Седова, Северная Земля. *Мат. Междунар. научн. конф. «Природа шельфа и архипелагов Европейской Арктики»*. Мурманск, 9–11 ноября 2008 г. Вып. 8. Москва, ГЕОС, 2008, с. 67–74.
11. Parmelee D.F., Parmelee J.M. Bird sightings from a nuclear-powered ice breaker from across the Arctic Ocean to the geographic North Pole 90°N. *Wilson Bull.* 1994, vol. 106 (2), pp. 391–392.
12. Портенко Л.А. Птицы высоких широт Северного Ледовитого океана. *Тр. Дрейфующей экспедиции Главсевморпути на ледокольном пароходе "Г.Седов" 1937–1940*. Т. 3. Москва, Ленинград, Главсевморпуть, 1946, с. 19–29.
13. Юдин К.А. К авифауне центральной части Арктического бассейна. *Тр. Арктического и антарктического института*. Ленинград, Главсевморпути, 1964. Т. 259. С. 400–403.
14. Vuilleumier F. Birds observed in the Arctic Ocean to the North Pole. *Arctic and Alpine Research*. 1996, vol. 28, no. 1, pp. 118–122.
15. *SEATRACK data portal*. URL: <http://www.seapop.no/en/seatrack>
16. Антипин В.М. Фауна позвоночных северо-востока Новой Земли. *Пробл. Арктики*. Ленинград, Главсевморпути, 1938, № 2, с. 153–171.

Толстоклювая кайра (*Uria lomvia*)

1. Головкин А.Н. Толстоклювая кайра. *Птицы СССР. Чистиковые*. Москва, Наука, 1990, с. 43–55.

17. Бутьев В.Т. Зимовка птиц на севере Новой Земли. *Орнитология*. 1959, т. 2, с. 99–101.
18. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. Толстоклювая кайра *Uria lomvia*. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., ред. *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные*. Санкт-Петербург, 2016, с. 513–515.
19. Nikolaeva N.G., Krasnov Y.V., Barrett R. *Movements of common Uria aalge and Brunnich's guillemots U. lomvia breeding in the southern Barents Sea*. 1996, vol. 19, pp. 9–20.
20. Gavrilo M., Bakken V., Isaksen K., eds. The distribution, Population Status and Ecology of Marine Birds selected as Valued Ecosystem Components in the Northern Sea Route Area. *INSROP Working Paper*. no. 123, Pt.4.2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 136 p.
21. Горбунов Г.П. Птицы Земли Франца-Иосифа. *Тр. Всесоюзного Арктического института*. 1932, т. 4, 244 с.
22. Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. *Птицы острова Врангеля*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 1991, 253 с.
23. Успенский С.М. *Жизнь в высоких широтах*. Москва, Мысль, 1969, 463 с.
24. Gaston A.J. Migration of juvenile Thick-billed Murres through Hudson Strait in 1980. *Can. Field-Nat.* 1982, vol. 96, pp. 30–34.
25. Горбунов Г.П. Материалы по фауне млекопитающих и птиц Новой Земли. *Тр. Ин-та по изучению Севера*. Вып. 40. Москва, 1929, с. 169–240.
26. Демме Н.П. Птичий базар на скале Рубини (остров Гукера, Земля Франца-Иосифа). *Тр. АНИИ*. 1934, т. 11, с. 55–86.
27. Краснов Ю.В., Гаврило М.В., Черноок В.И. Распределение птиц на акватории Печорского моря по данным авианаблюдений. *Зоологический журнал*. 2004, т. 83, № 4, с. 449–458.
28. Strøm H., Krasnov J.V., Descamps S., Gavrilo M.V., Fauchald P., Systad G.H., Tertitski G. 4.3.8 Seabirds. McBride M.M., Hansen J.R., Korneev O., Titov O., eds. Stiansen J.E., Tchernova J., Filin A., Ovsyannikov A., co-eds. Joint Norwegian – Russian environmental status 2013. Report on the Barents Sea Ecosystem. Part II. Complete report. *IMR/PINRO Joint Report Series*. 2016, vol. 1, 416 p.
29. Успенский С.М. Морские колониальные птицы островов Анжу. *Тр. Арктич. Ин-та*. 1957, т. 205, с. 97–108.
30. Успенский С.М. Птицы и млекопитающие острова Беннетта. *Тр. АНИИ*. 1963, т. 224, с. 180–206.
31. Рутилевский Г.Л. Птицы о. Столбового. *Тр. АНИИ*. 1963, т. 224, с. 93–117.
32. Kondratyev A.Y., Litvinenko N.M., Shibaev Y.V., Vyatkin P.S., Kondratyeva L.F. The breeding seabirds of the Russian Far East. Kondratyev A.Y., Litvinenko N.M., Kaiser G.W., eds. *Seabirds of the Russian Far East*. Ottawa, Ontario, Canadian Wildlife Service, 2000, pp. 37–78.
33. Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савнинова Т.Н. *Морские колониальные птицы Мурмана*. Санкт-Петербург, Наука, 1995, 224 с.
34. Краснов Ю.В., Ежов А.В. Птицы Баренцева моря. Современное состояние популяций моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) на Мурмане. *Птицы северных и южных морей России: фауна, экология*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2013, с. 102–117.
35. Краснов Ю.В. *Морские птицы (ретроспективный анализ развития популяций)*. Среда обитания и экосистемы Новой Земли. Архипелаг и шельф. Апатиты, 1995, с. 138–147.
36. Краснов Ю.В., Гаврило М.В. Современное состояние популяции толстоклювых кайр (*Uria lomvia*) на Земле Франца-Иосифа. *Мат. Междунар. научн. конф. «Биологические проблемы Севера», посвященной памяти В.Л. Контримавичуса*. Магадан, 18–22 сентября 2018 г. Хаменкова Е.В., отв. ред. Магадан, 2018, с. 332.
37. Придатко В. *Морские колониальные птицы островов Врангеля и Геральда (экология, охрана)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, ИЗ АН УССР, 1986, 24 с.
38. Болопольский Л.О. *Экология морских колониальных птиц Баренцева моря*. Москва, Ленинград, АН СССР, 1957, 460 с.
39. Головкин А.Н., Широколов В.Н., Гаркавая Г.Н. Особенности распределения биогенных элементов в районе птичьих базаров севера Новой Земли. *Особенности биологической продуктивности вод близ птичьих базаров севера Новой Земли*. Ленинград, 1972, с. 46–62.
40. Karnovsky N., Gavrilo M. A Feathered Perspective: The Influence of Sea Ice on Arctic Marine Birds. *Sea Ice*. 3rd ed. Thomas D.N., ed. John Wiley & Sons, Ltd., 2017, pp. 556–569.
41. Купецкий В.Н. Стационарные полыньи в замерзающих морях. *Вестн. ЛГУ*. 1958, № 12, с. 25–33.
42. Brown R.G.B., Nettleship D.N. The biological significance of polynyas to Arctic colonial seabirds. Polynyas in the Canadian Arctic. Stirling I., Clearor H., eds. *Canadian Wildlife Service Occasional Paper*. 1981, no. 45, pp. 59–65.
43. *Атлас биологического разнообразия морей и побережий Российской Арктики*. Спиридонов В.А., Гаврило М.В., Краснова Е.В., Николаева Н.Г., ред. Москва, WWF России, 2011, 64 с.
44. Кафтамовский Ю.М. *Чистиковые птицы Восточной Атлантики*. Москва, Изд-во Московского общества испытателей природы, 1951, 171 с.
45. Красовский С.К. Биологические основы промыслового использования птичьих базаров. Этюды по биологии толстоклювой кайры. *Тр. Арктич. Института*. 1937, т. 77, с. 33–92.
46. Успенский С.М. Морские колониально гнездящиеся птицы северных и дальневосточных морей СССР, их размещение, численность

и роль как потребителей планктона и бентоса. *Бюллетень МОИП*. Отд. Биологии. 1959, т. 64, вып. 2, с. 39–52.

47. Fransson T., Jansson L., Kolehmainen T., Kroon C., Wenninger T. *EURING list of longevity records for European birds*. 2017. URL: https://euring.org/files/documents/EURING_longevity_list_20170405.pdf

48. Успенский С.М. *Птичьи базары Новой Земли*. 1956, 178 с.

49. Gaston A.J., Nettleship D.N. The thick-billedmurre of Prince Leopold Island. *Canadian Wildlife Service Monograph*. 1981, no. 6.

50. Кондратьев А.Я., Коровин М.М., Бодяк Н.Д. Численность и структура колоний морских птиц на острове Колючин (Чукотское море). *Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока*. Владивосток, 1987, с. 22–36.

51. Гаврило М.В. Птенцы толстоклювой кайры покидают гнездовые колонии Ингеборгфьеллетт (Западный Шпицберген). *Изучение морских колониальных птиц в СССР*. Информационные материалы. Магадан, ИБПС, 1991.

52. Smith P.A., Elliott K.H., Gaston A.J., Gilchrist H.G. Has early ice-clearance increased predation on breeding birds by polar bears? *Polar Biol*. 2010, vol. 33, pp. 1149–1153.

53. Iverson S.A., Gilchrist H.G., Smith P.A., Gaston A.J., Forbes M.R. Longer ice-free seasons increase the risk of nest depredation by polar bears for colonial breeding birds in the Canadian Arctic. *Proc. R. Soc.* 2014, vol. 281, iss. 1779, p. 20133128.

54. Сыроечковский Е.Е., Лапко Е.Г., Гаврило М.В., Розенфельд С.Б., Расс Р. Хищничество белого медведя — новый фактор, снижающий успех размножения птиц в высокоширотной Российской Арктике. *Тез. докл. Первого Всероссийского орнитологического конгресса*. Тверь, 201, с. 322–323.

55. Seabird harvest in the Arctic. CAFF International Secretariat, Circumpolar Seabird Group (CBird). Merkel F., Barry T., eds. *CAFF Technical Report*. 2008, no. 14, 72 p.

56. BirdLife International Species factsheet: *Uria lomvia*. 2019. Recommended citation for factsheets for more than one species: BirdLife International. *IUCN Red List for birds*. 2019. URL: <http://www.birdlife.org> on 21/04/2019

57. *International Murre Conservation Strategy and Action Plan*. March 1996. Iceland, CAFF, 1996, 16 p.

58. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г., Горяев Ю.И., Ежов А.В. Современное состояние колоний и тенденции изменения численности моевок и кайр на Кольском полуострове. *Орнитология*. 2007, вып. 34, № 1, с. 65–75.

59. Ежов А.В. Реакция моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) в колониях Мурмана на многолетнюю нестабильность

кормовой базы в Баренцевом море. *Вестник Тверского государственного университета*. Сер. Биология и экология. 2019, № 1 (53), с. 72–82.

60. Gavrilov M., Bakken V., Firsova L. Oil vulnerability assessment for marine birds occurring along the Northern Sea Route area. *INSROP Working Paper no. 97–1998*. II.4.2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 50 p.

61. Irons D.B., Anker-Nilssen T., Gaston A.J., Byrd G.V., Falk K., Gilchrist G., Hario M., Hjernquist M., Krasnov Y.V., Mosbech A., Olsen B., Petersen A., Reid J.B., Robertson G.J., Strøm H., Wohl K.D. Fluctuations in circumpolar seabird populations linked to climate oscillations. *Global Change Biology*. 2008, vol. 14, pp. 1455–1463.

62. Краснов Ю.В., Барретт Р. Мониторинг морских птиц в Баренцевом море. Проектное предложение. *Русский орнитологический журнал*. 2000, Экспресс-выпуск 113, с. 3–22.

63. Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 726–737.

64. Petersen A., Irons D., Anker-Nilssen T., Artukhin Yu., Barrett R., Boertmann D., Egevang C., Gavrilov M.V., Gilchrist G., Hario M., Mallory M., Mosbech A., Olsen B., Osterblom H., Robertson G., Strom H. CAFF's Circumpolar Biodiversity Monitoring Program: Framework for a Circumpolar Arctic Seabird Monitoring Network. *CAFF CBMP Report*. 2008, vol. 15, 84 p.

65. Kuletz K., Mallory M., Gilchrist G., Robertson G., Merkel F., Olsen B., Hansen E., Rönkä M., Anker-Nilssen T., Strøm H., Descamps S., Gavrilov M., Kaler R., Irons D. Chapter 3.5: Seabirds. *State of the Arctic Marine Biodiversity Report*. Akureyri, Iceland, CAFF, 2017, pp. 128–147.

66. Korneev O., Titov O., van der Meeren G., Arneberg P., Tchernova J., Jørgensen N.M. Final report 2012–2015 Joint Russian-Norwegian Monitoring Project — Ocean 3. *Brief Report Series/Kortrapport no. 30*. Saint-Petersburg, Murmansk, Tromsø, 2015, 408 p.

67. Краснов Ю.В., Черноок В.И., Гаврило М.В., Шавыкин А.А., Терещенко В.А. Использование самолетов-лабораторий для наблюдений морских птиц и млекопитающих на акваториях арктических морей. *Зоологический журнал*. 2004, т. 83, № 3, с. 330–341.

Чистик (*Cephus grylle*)

1. Butler R.G., Buckley D.E. Black Guillemot (*Cephus grylle*). *The Birds of North America Online*. Poole A., ed. Ithaca, Cornell Lab of Ornithology, 2002. URL: <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species/675>

2. Татаринкова И.П., Головкин А.Н. Чистик. *Птицы СССР. Чистиковые*. Москва, Наука, с. 56–65.

3. Лоренцен С.-Х., Покровская И.В. Чистик. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. *Отчет НИИ № 113Б*. Тромсø, НИИ, 2003, с. 129–131.

4. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. Cramp S., ed. The Birds of the Western Palearctic. *Terns to Woodpeckers*. vol. 4. Oxford University Press, Oxford, 1985.
5. Nettleship D.N., Boesman P., Garcia E.F.J. Black Guillemot (*Cepphus grylle*). del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A., de Juana E., eds. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona, 2019. URL: <https://www.hbw.com/node/54063>
6. AERC TAC Checklist of bird taxa occurring in Western Palearctic region. 15th Draft, 2003. URL: http://www.aerc.eu/DOCS/Bird_taxa_of_the_WP15.xls
7. Портенко Л.А. Новые формы птиц с острова Врангеля. Докл. АН СССР. Новая серия. 1944, т. 43, № 5, с. 237–240.
8. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. Москва, КМК, 288 с.
9. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). Москва, ИКЦ «Академкнига», 2003, 808 с.
10. Портенко Л.А. Птицы высоких широт Северного Ледовитого океана. Тр. Дрейфующей экспедиции Главсевморпути на ледокольном пароходе «Г.Седов» 1937–1940. т. 3. Москва, Ленинград, Главсевморпуть, 1946, с. 19–29.
11. Юдин К.А. К авифауне центральной части Арктического бассейна. Тр. Арктического и антарктического института. Т. 259. Ленинград, Главсевморпути, 1964, с. 400–403.
12. Parmelee D.F., Parmelee J.M. Bird sightings from a nuclear-powered ice breaker from across the Arctic Ocean to the geographic North Pole 90°N. *Wilson Bull.* 1994, vol. 106 (2), pp. 391–392.
13. Vuilleumier F. Birds observed in the Arctic Ocean to the North Pole. *Arctic and Alpine Research*. 1996, vol. 28, no. 1, pp. 118–122.
14. Гагинская А.Р. Чистик. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., ред. Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. Санкт-Петербург, 2016, с. 516–518.
15. Бианки В.В. Кулики, чайки, чистиковые Кандалакшского залива. Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 6. Мурманск, 1967, 365 с.
16. Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тertiцкий Г.М. Птицы Соловецких островов и Онежского залива (1983–2013 гг.). Архангельск, 2014, 384 с.
17. Антипин В.М. Фауна позвоночных северо-востока Новой Земли. Пробл. Арктики. 1938, № 2, с. 153–171.
18. Бутьев В.Т. Зимовка птиц на севере Новой Земли. Орнитология. 1959, т. 2, с. 99–101.
19. Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Ч. II. Ленинград, Наука, Ленинград, отделен., 1973, 324 с.
20. Divoky G.J., Douglas D.C., Stenhouse I.J. Arctic Sea Ice a Major Determinant in Mandt's Black Guillemot Movement and Distribution During Non-breeding Season. *Biol. Lett.* 2016, vol. 12.
21. Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. Птицы острова Врангеля. Новосибирск, Наука. Сибирское отделение, 1991, 253 с.
22. Демме Н.П. Птичий базар на скале Рубини (остров Гукера, Земля Франца-Иосифа). Тр. АНИИ. 1934, т. 11, с. 55–86.
23. BirdLife International 2018. *Cepphus grylle*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22694861A132577878.en>
24. Strøm H., Krasnov J.V., Descamps S., Gavrilov M.V., Fauchald P., Systad G.H., Tertitski G. 4.3.8 Seabirds. McBride M.M., Hansen J.R., Korneev O., Titov O., eds. Stiansen J.E., Tchernova J., Filin A., Ovsyannikov A., co-eds. Joint Norwegian – Russian environmental status 2013. Report on the Barents Sea Ecosystem. Part II – Complete report. *IMR/PINRO Joint Report Series*. 2016, vol. 1, 416 p.
25. de Korte J., Volkov A.E., Gavrilov M.V. Bird observations in Severnaya Zemlya, Siberia. *Arctic*. 1995, vol. 48, no. 3, pp. 222–234.
26. Kondratyev A.Y., Litvinenko N.M., Shibaev Y.V., Vyatkin P.S., Kondratyeva L.F. The Breeding Seabirds of the Russian Far East. Kondratyev A.Y., Litvinenko N.M., Kaiser G.W., eds. Seabirds of the Russian Far East. Ottawa, Ontario, Canadian Wildlife Service, 2000, pp. 37–78.
27. Придатко В. Морские колониальные птицы островов Врангеля и Геральда (экология, охрана). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, ИЗ АН УССР, 1986, 24 с.
28. Seabird colony databases of the Barents Sea region and the Kara Sea. Bakken V., ed. *Norsk Polarinstitut Rapportserie*. 2000, vol. 115, pp. 1–78.
29. Успенский С.М. Птицы и млекопитающие острова Беннетта. Тр. АНИИ. 1963, т. 224, с. 180–206.
30. Lehtikoinen A., Kondratyev A., Asanti T., Gustafsson E., Lamminsalu O., Lapshin N., Pessa J., Rusanen P. Survey of arctic bird migration and staging areas at the White Sea, in the autumns of 1999 and 2004. *The Finnish Environment 25/2006*. Helsinki, 2006, 107 p.
31. Karnovsky N., Gavrilov M.A. Feathered Perspective: The Influence of Sea Ice on Arctic Marine Birds. *Sea Ice*. 3rd ed. David N.T., ed. John Wiley & Sons, Ltd., 2017, pp. 556–569.
32. Fransson T., Jansson L., Kolehmainen T., Kroon C., Wenninger T. EURING list of longevity records for European birds. 2017. URL: https://euring.org/files/documents/EURING_longevity_list_20170405.pdf
33. Белопольский Л.О. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. Москва, Ленинград, АН СССР, 1957, с. 460.
34. Divoky G. Black Guillemots in a melting Arctic: Responding to shifts in prey, competitors, and predators. Transcription, pp. 125–130. Watson

- R.T., Cade T.J., Fuller M., Hunt G., Potapov E., eds. *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*. vol. I. The Peregrine Fund. Boise, Idaho, 2011. URL: <http://dx.doi.org/10.4080/gpcw.2011.0112>
35. Успенский С.М. *Птичьи базары Новой Земли*, 1956, 178 с.
36. Кафтамовский Ю.М. *Чистиковые птицы Восточной Атлантики*. Москва, Изд-во Московского общества испытателей природы, 1951, 171 с.
37. Merkel F., Barry T., eds. Seabird harvest in the Arctic. CAFF International Secretariat, Circumpolar Seabird Group (CBird). *CAFF Technical Report*. 2008, no. 14, 72 p.
38. Gavrilov M., Bakken V., Firsova L. Oil vulnerability assessment for marine birds occurring along the Northern Sea Route area. *INSROP Working Paper no. 97–1998*. II.4.2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 50 p.
39. Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 726–737.
40. Ólafsdóttir K., Petersen A., Magnúsdóttir E.V., Björnsson T., Jóhannesson T. Temporal trends of organochlorine contamination in Black Guillemots in Iceland from 1976 to 1996. *Environmental Pollution*. 2005, vol. 133 (3), pp. 509–515, doi: 10.1016/j.envpol.2004.06.016
41. Petersen A., Irons D., Anker-Nilssen T., Artukhin Yu., Barrett R., Boertmann D., Egevang C., Gavrilov M.V., Gilchrist G., Hario M., Mallory M., Mosbech A., Olsen B., Osterblom H., Robertson G., Strom H. CAFF's Circumpolar Biodiversity Monitoring Program: Framework for a Circumpolar Arctic Seabird Monitoring Network. *CAFF CBMP Report*. 2008, vol. 15, 84 p.
42. Kuzyk Z.Z.A., Burgess N.M., Stow J.P., Fox G.A. *Ecotoxicology*. 2003, vol. 12 (1/4), pp. 183–197.
- Белая чайка (*Pagophila eburnea*)**
1. Yannic G., Broquet T., Strøm H., Aebischer A., Dufresnes C., Gavrilov M.V., Mallory M.L., Morrison R.I.G., Sabard B., Sermier R., Gilg O. Genetic and morphological sex identification methods reveal a male-biased sex-ratio in the ivory gull *Pagophila eburnea*. *J. of Ornithology*. 2016, vol. 157, pp. 861–873.
2. Yannic G., Yearsley J.M., Sermier R., Dufresnes C., Gilg O., Aebischer A., Gavrilov M.V., Strøm H., Mallory M.L., Morrison R.I.G., Gilchrist G., Broquet T. High connectivity in a long-lived High-Arctic seabird, the ivory gull *Pagophila eburnea*. *Polar Biol.* 2016, vol. 39, pp. 221–236.
3. Gilchrist G., Strom H., Gavrilov M., Mosbech A. International Ivory Gull conservation strategy and action plan. CAFF's Circumpolar Seabird Group. *CAFF Technical report*. 2008, no. 18, 20 p.
4. *Фауна России и сопредельных стран*. Нов. Сер. № 146. Птицы. Т. II, вып. 2. Юдин К.А., Фирсова Л.В. Белая чайка. Паевский В.А., отв. ред. *Ржанкообразные Charadriiformes. Ч. I. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae*. Санкт-Петербург, Наука, 2002, с. 31–141.
5. Blomqvist S., Elander M. Sabine's Gull (*Xema sabini*), Ross' Gull (*Rhodostethia rosea*), and Ivory Gull (*Pagophila eburnea*) in the Arctica review. *Arctic*. 1981, vol. 34, pp. 122–132.
6. Joiris C.R., Boos K., D'Hert D., Nachtsheim D.A. Low Density of Top Predators (Seabirds and Marine Mammals). *High Arctic Pack Ice Hindawi Publishing Corporation Scientifica*. 2016, Article ID 1982534, 14 p.
7. Mallory M.L., Stenhouse I.J., Gilchrist G., Robertson G., Haney J.C., Macdonald S.D. Ivory Gull (*Pagophila eburnea*). *The Birds of North America, Online*. Poole A., ed. Ithaca, Cornell Lab of Ornithology, 2008.
8. Гаврило М.В. Гнездовое распространение белой чайки в России: проблема изучения ареала редкого, спорадически гнездящегося высокоарктического вида. *Проблемы Арктики и Антарктики*. 2009, вып. 3 (82), с. 127–151.
9. Егоров А. Особенности сезонных и межгодовых изменений состояния ледяного покрова Карского моря. *Ледяные образования морей Западной Арктики*. Санкт-Петербург, ААНИИ, 2006, с. 26–45.
10. Миронов Е.У. *Ледовые условия в Гренландском и Баренцевом морях и их долгосрочный прогноз*. Санкт-Петербург, ААНИИ, 1972, 348 с.
11. Гаврило М.В. *Белая чайка Pagophila eburnea (Phipps, 1774) в Российской Арктике: особенности гнездования вида в современном оптимальном ареале. Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Санкт-Петербург, СПбГУ, 2011, 20 с.
12. Портенко Л.А. Птицы высоких широт Северного Ледовитого океана. *Тр. Дрейфующей экспедиции Главсевморпути на ледокольном пароходе «Г. Седов» 1937–1940*. Т. 3. Москва, Ленинград, Главсевморпуть, 1946, с. 19–29.
13. Юдин К.А. К авифауне центральной части Арктического бассейна. *Тр. Арктического и антарктического института*. 1964, т. 259, с. 400–403.
14. Vuilleumier F. Birds observed in the Arctic Ocean to the North Pole. *Arctic and Alpine Research*. 1996, vol. 28, no. 1, pp. 118–122.
15. Gilg O., Strøm H., Aebischer A., Gavrilov M.V., Volkov A.E., Miljeteig C., Sabard B. Postbreeding movements of northeast Atlantic ivory gull *Pagophila eburnea* populations. *Journal of Avian Biolog.* 2010, vol. 41, pp. 532–542.
16. Стишов М.С. Осенние миграции розовых и белых чаек у южного побережья острова Врангеля в 1986–1991 годах. *Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы*. Отд. биологии. 1995, т. 100, вып. 1, с. 42–48.

17. Бутъев В.Г. Зимовка птиц на севере Новой Земли. *Орнитология*. 1959, вып. 2, с. 99–101.
18. Bakken V., Tertitski G. *The Ivory gull. The status of marine birds breeding in the Barents Sea region*. Tromso, Norsk Polarinstitut, 2000, pp. 104–107.
19. Гаврило М.В. Белая чайка *Pagophila eburnea*. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., ред. *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные*. Санкт-Петербург, 2016, с. 487–489.
20. Howell S.N.G. Molt of the Ivory Gull — Waterbirds. *The International Journal of Waterbird Biology*. 2001, vol. 24, no. 3, pp. 438–442.
21. Howell S.N.G., Corben C., Pyle P., Rogers D.I. The first basic problem: A review of molt and plumage homologies. *Condor*. 2003, vol. 105 (4), pp. 635–653.
22. BirdLife International. 2016. *Pagophila eburnea*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22694473A90111998.en>
23. Артюхин Ю.Б. Зимнее население морских птиц открытых вод Охотского моря. *Биология моря*. 2019, т. 45, № 1.
24. Артюхин Ю.Б. Околосудовые скопления морских птиц на зимнем траловом промысле минтая в Охотском море. *Изв. ТИНРО*. 2018, т. 193, с. 50–56.
25. Gilg O., Istomina L., Heygster G., Strøm H., Gavriilo M.V., Mallory M.L., Gilchrist G., Aebischer A., Sabard B., Huntemann M., Mosbech A., Yannic G. Living on the edge of a shrinking habitat: the ivory gull, *Pagophila eburnea*, an endangered sea-ice specialist. *Biol. Lett.* 2016, vol. 12, p. 20160277.
26. Karnovsky N., Gavriilo M. A Feathered Perspective: The Influence of Sea Ice on Arctic Marine Birds. *Sea Ice*. 3rd ed. David N.T., ed. John Wiley & Sons, Ltd., 2016, pp. 556–569.
27. Lydersen C. The importance of tidewater glaciers for marine mammals and seabirds in Svalbard, Norway. *J. Mar. Sys.* 2014, vol. 129, 452–471.
28. Гаврило М.В. Гнездовые местообитания белой чайки *Pagophila eburnea* в Российской Арктике. *Тр. Мензбирова орнитологического общества*. Т. I. Мат. XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Махачкала, АЛЕФ (ИП Овчинников), 2011, с. 273–287.
29. Гаврило М.В. Особенности гнездования белой чайки в зависимости от условий среды: проблемы оценки численности и ее изменений. *Мат. III совещания «Теоретические аспекты колониальности у птиц»*. Ростов-на-Дону, Изд-во ЮНЦ РАН, 2012, с. 139–149.
30. Томкович П.С. Материалы по биологии белой чайки на острове Грэм-Белл (Земля Франца-Иосифа). *Актуальные проблемы орнитологии*. Москва, Наука, 1986, с. 34–49.
31. Volkov A.E., de Korte J. Breeding ecology of the Ivory Gull (*Pagophila eburnea*) in Sedov Archipelago, Severnaya Zemlya. Ebbinge B.S., Mazourov Yu.L., Tomkovich P.S., eds. *Heritage of the Russian Arctic. Research, conservation and international cooperation*. Moscow, Ecopros Publishers, 2000, pp. 483–500.
32. Mallory M.L., Allard K.A., Braune B.M., Gilchrist H.G., Thomas V.G. New longevity record for Ivory Gulls (*Pagophila eburnea*) and evidence of natal philopatry. *Arctic*. 2012, vol. 65, pp. 98–101.
33. Волков А.Е., Придатко В.И. *Материалы по биологии белой чайки (Pagophila eburnea) на архипелаге Северная Земля — Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря*. Москва, ЭПЭЭ РАН, 1994, т. 1, с. 207–222.
34. Vuilleumier F. A large colony of Ivory Gull *Pagophila eburnea* on Victoria Island, Russia. *Alauda*. 1995, vol. 63, no. 2, pp. 135–148.
35. Булавинцев В.И. Птицы острова Большевик, архипелаг Северная Земля. *Орнитология*. 1984, вып. 19, с. 175–176.
36. Dalgety C.T. The ivory gull Spitsbergen. *British Birds*. 1932, vol. XXVI, no. 1, pp. 2–7.
37. Yannic G., Aebischer A., Gilg O., Sabard B. Complete breeding failures in ivory gull following unusual rainy storms in North Greenland. *Polar Research*. 2014, vol. 33.
38. Волков А.Е. Белая чайка. *Красная Книга РФ*. Москва, 2001, 862 с.
39. Divoky G.J. The pelagic feeding habits of Ivory and Ross' gulls. *Condor*. 1976, vol. 78, pp. 85–90.
40. Orr C.D., Parsons J.L. Ivory Gulls *Pagophila eburnea*, and ice edges in David Strait and the Labrador Sea. *Canad. Field-Natur.* 1982, vol. 96, no. 3, pp. 323–328.
41. Buckman A.H., Norstrom R.J., Hobson K.A., Karnovsky N.J., Duffe J., Fisk A.T. Organochlorine contaminants in seven species of Arctic seabirds from northern Baffin Bay. *Environmental Pollution*. 2004, vol. 128 (3), pp. 327–338.
42. Campbell L.M., Norstrom R.J., Hobson K.A., Muir D.C.G., Backus S., Fisk A.T. Mercury and other trace elements in a pelagic Arctic marine food web (Northwater Polynya, Baffin Bay). *Science of the Total Environment*. 2005, vol. 351, pp. 247–263.
43. Braune B.M., Mallory M.L., Gilchrist H.G. Elevated mercury levels in a declining population of Ivory Gulls in the Canadian Arctic. *Marine Pollution Bulletin*. 2006, vol. 52 (8), pp. 978–982.
44. Loeng H. *ACIA 2007*. Chapter 9. Marine systems. Arctic Climate Impact Assessment. Cambridge, Cambridge University Press, pp. 453–538.
45. Gilchrist H.G., Mallory M.L. Declines in abundance and distribution of the Ivory Gull (*Pagophila eburnea*) in Arctic Canada. *Biological Conservation*. 2005, vol. 121 (2), pp. 303–309.

46. Mallory M.L., Gilchrist H.G., Fontaine A.J., Akearok J.A. Local ecological knowledge of Ivory Gull declines in Arctic Canada. *Arctic*. 2003, vol. 56 (3), pp. 293–298.
47. Chardine J.W., Fontaine A.J., Blokpoel H., Mallory M., Hofmann T. At-sea observations of ivory gulls (*Pagophila eburnea*) in the eastern Canadian high Arctic in 199 and 2002 indicate a population decline. *Polar Record*. 2004, vol. 40 (215), pp. 355–359.
48. Joiris C. Drastic decrease in high Arctic gulls — ivory *Pagophila eburnea* and Ross's *Rhodostethia rosea* — density in the northern Greenland Sea and Fram Strait between 1988 and 2014. *Polar Biol*. 2016, doi 10.1007/s00300-016-2027-6
49. Ryan P., Robertson M.J., Sutton J.T., Robertson G.J. *Local ecological knowledge of Ivory Gulls in Newfoundland and Labrador*. Canadian Wildlife Service, 2006.
50. Гаврило М.В. Смена гнездового размещения белой чайки в России как каскадный эффект климатических изменений в Арктике. *Тез. докл. Первого Всероссийского орнитологического конгресса*. Поповкина А.Б., Харитонов С.П., ред. Тверь, 2018, с. 66–67.
51. Сыроечковский Е.Е., Лаппо Е.Г., Гаврило М.В., Розенфельд С.Б., Расс Р. Хищничество белого медведя — новый фактор, снижающий успех размножения птиц в высокоширотной Российской Арктике. *Тез. докл. Первого Всероссийского орнитологического конгресса*. Поповкина А.Б., Харитонов С.П., ред. Тверь, 2018, с. 322–323.
52. Braune V.M., Mallory M.L., Gilchrist H.G., Letcher R.J., Drouillard K.G. Levels and trends of organochlorines and brominated flame retardants in ivory gull eggs from the Canadian Arctic, 1976 to 2004. *Science of the Total Environment*. 2007, vol. 378, pp. 403–417.
53. Miljeteig C., Gabrielsen G.W., Strom H., Gavrilov M., Lie E., Jenssen B.M., Eggshell thinning and decreased concentrations of vitamin E are associated with contaminants in eggs of ivory gulls. *Science of the Total Environment*. 2012.
54. Miljeteig C., Strøm H., Gavrilov M., Volkov A., Jenssen B.M., Gabrielsen G.W. High levels of contaminants in ivory gull *Pagophila eburnea* eggs from the Russian and Norwegian Arctic. *Environ. Sci. Technol*. 2009, vol. 43, iss. 14, pp. 5521–5528.
55. Lucia M., Verboven N., Strøm H., Miljeteig C., Gavrilov M.V., Braune V.M., Boertmann D., Gabrielsen G.W. Circumpolar contamination in eggs of the high-Arctic ivory gull *Pagophila eburnea*. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2015.
56. Gavrilov M., Bakken V., Firsova L. Oil vulnerability assessment for marine birds occurring along the Northern Sea Route area. *INSROP Working Paper no. 97–1998*. II.4.2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 50 p.
57. Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 726–737.
58. Petersen A., Irons D., Anker-Nilssen T., Artukhin Yu., Barrett R., Boertmann D., Egevang C., Gavrilov M.V., Gilchrist G., Hario M., Mallory M., Mosbech A., Olsen B., Osterblom H., Robertson G., Strom H. CAFF's Circumpolar Biodiversity Monitoring Program: Framework for a Circumpolar Arctic Seabird Monitoring Network. *CAFF CBMP Report*. 2008, vol. 15, 84 p.
59. Гаврило М.В. Особенности гнездового размещения белой чайки в Российской Арктике и возможности организации мониторинга ее популяций. *Научные труды ФГБУ «Объединенная дирекция заповедников Таймыра»*. Т. 1. Колпащиков Л.А., Романов А.А., отв. ред. Норильск, АПЕКС, 2015, с. 232–241.

Морская чайка (*Larus marinus*)

1. Фауна России и сопредельных стран. Нов. Сер. № 146. Птицы. Т. II, вып. 2. Юдин К.А., Фирсова Л.В. Морская чайка. Паевский В.А., отв. ред. Ржанкообразные Charadriiformes. Ч. I. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae. Санкт-Петербург, Наука, 2002, с. 299–313.
2. Good T.P. Great Black-backed Gull (*Larus marinus*), version 2.0. *The Birds of North America*. Poole A.F., Gill F.B., eds. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, 1998.
3. Лоренцен С.-Х., Татаринкова И.П. Морская чайка *Larus marinus*. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. *Отчет НПИ № 113Б*. Tromsø, НПИ, 2003, с. 97–99.
4. Spitsyn V.M., Rozenfeld S.B., Bolotov N.I. Annotated list of bird species of the Malye Karmakuly Polar Station, Yuzhny Island of Novaya Zemlya. *Biharean Biologist*. 2018, vol. 12 (1), pp. 21–26.
5. Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тertiцкий Г.М. *Птицы Соловецких островов и Онежского залива (1983–2013 гг.)*. Архангельск, 2014, 384 с.
6. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г., Носков Г.А. Морская чайка *Larus marinus*. Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р., ред. *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные*. Санкт-Петербург, 2016, с. 470–473.
7. Панева Т.Д. Негнездовые скопления чаек в окрестностях Мурманска. *Экология птиц морских островов и побережий Кольского Севера*. Мурманск, Мурманское кн. изд-во, 1989, с. 63–71.
8. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. Экология и морфология морских и серебристых чаек Баренцева моря. *Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути)*. Апатиты, 1998, с. 260–325.
9. Strøm H., Krasnov J.V., Descamps S., Gavrilov M.V., Fauchald P., Systad G.H., Tertitski G. 4.3.8 Seabirds. McBride M.M., Hansen J.R., Korneev O., Titov O., eds. Stiansen J.E., Tchernova J., Filin A., Ovsyannikov A., co-eds. Joint Norwegian-Russian environmental status 2013. Report on the Barents Sea Ecosystem. Part II. Complete report. *IMR/PINRO Joint Report Series*. 2016, vol. 1, 416 p.

10. Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савинова Т.Н. *Морские колониальные птицы Мурмана*. Санкт-Петербург, Наука, 1995, 224 с.
11. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. Современное распределение морских колониальных птиц на акватории Баренцева моря. *Экосистема пелагиали морей западной Арктики*. Апатиты, 1996, с. 101–113.
12. Гаврило М.В., Кондратьев А.В. *Отчет по результатам наблюдений морских птиц в августе — октябре 2009 г. в рейсах НИС «Академик Мстислав Келдыш»*. Санкт-Петербург, 2009 (неопубл. отчет).
13. Мизин И.А. Образование гнездовой пары бургомистром *Larus hyperboreus* и морской чайкой *L. marinus* на севере Новой Земли. *Русский орнитологический журнал*. 2015, т. 24, Экспресс-выпуск 1101, с. 352–356.
14. Helberg M., Bustnes I.O., Erikstad K.E., Kristiansen K.O., Skaare J.U. Relationships between reproductive performance and organochlorine contaminants in great lack-backed gulls (*Larus marinus*). *Environmental Pollution*. vol. 134, no. 200, pp. 475–483.
15. Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 726–737.
16. BirdLife International. Species factsheet: *Larus marinus*. 2019. URL: <http://www.birdlife.org> on 05/03/2019
- Бургомистр (*Larus hyperboreus*)**
1. *Фауна России и сопредельных стран*. Нов. Сер. № 146. Птицы. Т. II, вып. 2. Юдин К.А., Фирсова Л.В. Бургомистр. Паевский В.А., отв. ред. Ржанкообразные Charadriiformes. Ч. I. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae. Санкт-Петербург, Наука, 2002, с. 299–313.
2. Petersen A., Irons D.B., Gilchrist H.G., Robertson G.J., Voertmann D., Strøm H., Gavrilo M., Artukhin Yu., Clausen D.S., Kuletz K.J., Mallory M.L. The status of glaucous gulls *Larus hyperboreus* in the circumpolar Arctic. *Arctic*. 2015, vol. 68, no. 1, pp. 107–120.
3. Литвинов Ю.Н., Чупин И.И. *Фауно-экологические исследования на Таймыре: млекопитающие и птицы*. Новосибирск, СО РАН, Издательство СО РАН, 2018, 389 с.
4. Степанян Л.С. *Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий*. Москва, ИКЦ «Академкнига», 2003, 808 с.
5. Портенко Л.А. Птицы высоких широт Северного Ледовитого океана. *Тр. Дрейфующей экспедиции Главсевморпути на ледокольном пароходе «Г.Седов» 1937–1940*. Т. 3. Москва, Ленинград, Главсевморпуть, 1946, с. 19–29.
6. Юдин К.А. К авифауне центральной части Арктического бассейна. *Тр. Арктического и антарктического института*. 1964, т. 259, с. 400–403.
7. Joiris C.R., Boos K., D'Hert D., Nachtsheim D.A. Low Density of Top Predators (Seabirds and Marine Mammals) in the High Arctic Pack Ice. *Hindawi Publishing Corporation Scientifica*. 2016, 14 p.
8. Vuilleumier F. Birds observed in the Arctic Ocean to the North Pole. *Arctic and Alpine Research*. 1996, vol. 28, no. 1, pp. 118–122.
9. Weiser E., Gilchrist H.G. Glaucous Gull (*Larus hyperboreus*), version 2.0. *The Birds of North America* Poole A.F., ed. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, 2012.
10. Баккен В., Тертицкий Г.М. Бургомистр. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. *Отчет НПИ № 113Б*. Тромсе, НПИ, 2003, с. 94–96.
11. *Seatrack data portal*. URL: <http://www.searop.no/en/seatrack>
12. Черенков А.Е., Семашко В.Ю., Тертицкий Г.М. *Птицы Соловецких островов и Онежского залива (1983–2013 гг.)*. Архангельск, 2014, 384 с.
13. Портенко Л.А. *Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля*. Ч. II. Ленинград, Наука, Ленинград. отделен., 1973, 324 с.
14. Антипин В.М. Фауна позвоночных северо-востока Новой Земли. *Пробл. Арктики*. 1938, № 2, с. 153–171.
15. de Korte J., Volkov A.E., Gavrilo M.V. Bird observations in Severnaya Zemlya, Siberia. *Arctic*. 1995, vol. 48, no. 3, pp. 222–234.
16. Успенский С.М. *Жизнь в высоких широтах*. Москва, Мысль, 1969, 463 с.
17. Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. *Птицы острова Врангеля*. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 1991, 253 с.
18. Bakken V., Gavrilo M. Registration of seabirds in the Laptev, Kara and Barents Seas. Gronland E., Melander O., eds. *Swedish-Russian Tundra Ecology — Expedition — 94. A Cruise Report*. 1995, pp. 264–270.
19. Горбунов Г.П. Птицы Земли Франца-Иосифа. *Тр. Всесоюзного Арктического института*. 1932, т. 4, 244 с.
20. Демме Н.П. Птичий базар на скале Рубини (остров Гукера, Земля Франца-Иосифа). *Тр. АНИИ*. 1934, т. 11, с. 55–86.
21. Естафьев А.А., Минеев Ю.Н., Кочанов С.К., Ануфриев В.М., Диметриадис К.К., Нейфельд Н.Д. *Фауна Европейского Северо-Востока России. Птицы*. Т. I, ч. 2. Птицы. Неворобьиные. Санкт-Петербург, Наука, 1999, 280 с.
22. Краснов Ю.В., Горяев Ю., Николаева Н., Шавыкин А., Гаврило М.В., Черноок В.И. *Атлас морских птиц Печорского моря*. Апатиты, Изд-во КФ РАН, 2002, 150 с.
23. Strøm H., Krasnov J.V., Descamps S., Gavrilo M.V., Fauchald P., Systad G.H., Tertitski G. 4.3.8 Seabirds. McBride M.M., Hansen J.R., Korneev O., Titov O., eds. Stiansen J.E., Tchernova J., Filin A., Ovsyannikov A., co-eds. Joint Norwegian — Russian environmental status 2013. Report on the Barents Sea Ecosystem. Part II. Complete report. *IMR/PINRO Joint Report Series*. 2016, vol. 1, 416 p.
24. Гаврило М.В., Волков А.Е. Современное состояние популяций и динамика населения птиц района архипелага Седова, Северная Земля.

Мат. Междунар. научн. конф. «Природа шельфа и архипелагов Европейской Арктики». Мурманск, 9–11 ноября 2008 г. Вып. 8. Москва, ГЕОС, 2008, с. 67–74.

25. Zokler Ch., Krukenberg H., Gavrilov M., Kondratyev A., Buzun V. Status und Ökologie der Eismöwe *Larus hyperboreus* auf der russischen Insel Kolguyew in der Barentssee. *Limicola*. 2009, no. 1, pp. 58–78.

26. Соловьева Д.В., Зеленская Л.А. Изменения состава и численности чаек в тундровых колониях на Западной Чукотке за последние 40 лет. *Зоологический журнал*. 2015, т. 94, № 1, с. 67–75.

27. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. Современное распределение морских колониальных птиц на акватории Баренцева моря. *Экосистема пелагиали морей западной Арктики*. Апатиты, 1996, с. 101–113.

28. Краснов Ю.В., Стрём Х., Гаврило М.В., Шавыкин А.А. Зимовка морских птиц в полыньях у Терского берега Белого моря и на Восточном Мурмане. *Орнитология*. 2004, вып. 31, с. 51–57.

29. Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю. Орнитофауна Колоколковой губы (Малоземельская тундра). *Русский орнитологический журнал*. 2009, т. 18, Экспресс-выпуск 540, с. 2367–2381.

30. Успенский С.М. Морские колониально гнездящиеся птицы северных и дальневосточных морей СССР, их размещение, численность и роль как потребителей планктона и бентоса. *Бюллетень МОИП*. Отд. Биологии. 1959, т. 64, вып. 2, с. 39–52.

31. Мизин И.А. Образование гнездовой пары бургомистром *Larus hyperboreus* и морской чайкой *L. marginus* на севере Новой Земли. *Русский орнитологический журнал*. 2015, т. 24, Экспресс-выпуск 1101, с. 352–356

32. Сыроечковский Е.Е., Лаппо Е.Г., Гаврило М.В., Розенфельд С.Б., Расс Р. Хищничество белого медведя — новый фактор, снижающий успех размножения птиц в высокоширотной Российской Арктике. *Тез. докл. Первого Всероссийского орнитологического конгресса*. Тверь, 2018, с. 322–323.

33. Merkel F., Barry T., eds. Seabird harvest in the Arctic. CAFF International Secretariat, Circumpolar Seabird Group (CBird). *CAFF Technical Report*. 2008, no. 14, 72 p.

34. Gabrielsen G.W., Skaare J.U., Polder A., Bakken V. Chlorinated hydrocarbons in glaucous gulls (*Larus hyperboreus*) in the southern part of Svalbard. *Science of the Total Environment*. 1995, vol. 160/161, pp. 337–346.

35. Bustnes J.O., Erikstad K.E., Bakken V., Mehlum F., Skaare J.U. Feeding ecology and the concentration of organochlorines (OCs) in glaucous gulls. *Ecotoxicology*. 2000, vol. 9, pp. 179–186.

36. Bustnes J.O., Hanssen S.A., Folstad I., Erikstad K.E., Hasselquist D., Skaare J.U. Immune Function and Organochlorine Pollutants in Arctic Breeding Glaucous Gulls. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 2004, vol. 47, pp. 530–541.

37. Bustnes J.O., Erikstad K.E., Skaare J.U., Bakken V., Mehlum F. Ecological effects of organochlorine pollutants in the Arctic: A study of the Glaucous Gull. *Ecological Applications*. 2003, vol. 13 (2), pp. 504–515.

38. Gavrilov M., Bakken V., Firsova L. Oil vulnerability assessment for marine birds occurring along the Northern Sea Route area. *INSROP Working Paper no. 97–1998*. II.4.2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 50 p.

39. Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 726–737.

40. Petersen A., Irons D., Anker-Nilssen T., Artukhin Yu., Barrett R., Boertmann D., Egevang C., Gavrilov M.V., Gilchrist G., Hario M., Mallory M., Mosbech A., Olsen B., Osterblom H., Robertson G., Strom H. CAFF's Circumpolar Biodiversity Monitoring Program: Framework for a Circumpolar Arctic Seabird Monitoring Network. *CAFF CBMP Report*. 2008, vol. 15, 84 p.

41. Korneev O., Titov O., van der Meeren G., Arneberg P., Tchernova J., Jørgensen N.M. Final report 2012–2015 Joint Russian-Norwegian Monitoring Project — Ocean 3. *Brief Report Series/Kortrapport no. 30*. Saint-Petersburg, Murmansk, Tromsø, 2015, 408 p.

42. Verreault J.G.W., Gabrielsen J.O., Bustnes D.M. The Svalbard Glaucous Gull as Bioindicator Species in the European Arctic: Insight from 35 Years of Contaminants Research Whitacre. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*. 2010, vol. 205, pp. 77–116.

Моевка (*Rissa tridactyla*)

1. Фауна России и сопредельных стран. Нов. Сер. № 146. Птицы. Т. II, вып. 2. Юдин К.А., Фирсова Л.В. Моевка. Паевский В.А., отв. ред. Ржанкообразные Charadriiformes. Ч. I. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae. Санкт-Петербург, Наука, 2002, с. 299–313.

2. Burger J., Gochfeld M., Kirwan G.M., Christie D.A., Garcia E.F.J., Sharpe C.J. Black-legged Kittiwake (*Rissa tridactyla*). del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A., de Juana E., eds. *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona, 2019.

3. Hatch S.A., Robertson G.J., Baird P.H. Black-legged Kittiwake (*Rissa tridactyla*), version 2.0. In The Birds of North America. Poole A.F., ed. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, 2009.

4. Барретт Р., Тертицкий Г.М. Моевка. Анкер-Нильсен Т., Баккен В., Бианки В.В., ред. Состояние популяций морских птиц, гнездящихся в регионе Баренцева моря. *Отчет НИИ № 113Б*. Тромсø, НИИ, 2003, с. 100–103.

5. Gavrilov M., Bakken V. The Kara Sea. Bakken V., ed. Seabird colony databases of the Barents Sea region and the Kara Sea. *Norsk Polarinstitutt Rapportserie*. 2000, vol. 115, pp. 53–78.

6. Kondratyev A.Y., Litvinenko N.M., Shibaev Y.V., Vyatkin P.S., Kondratyeva L.F. The breeding seabirds of the Russian Far East. Kondratyev A.Y., Litvinenko N.M., Kaiser G.W., eds. *Seabirds of the Russian Far East*. Ottawa, Ontario, Canadian Wildlife Service, 2000, pp. 37–78.
7. Портенко Л.А. Птицы высоких широт Северного Ледовитого океана. *Тр. Дрейфующей экспедиции Главсевморпути на ледокольном пароходе «Г. Седов» 1937–1940*. Т. 3. Москва, Ленинград, Главсевморпуть, 1946, с. 19–29.
8. Юдин К.А. К авифауне центральной части Арктического бассейна. *Тр. Арктического и антарктического института*. 1964, т. 259, с. 400–403.
9. Успенский С.М. *Жизнь в высоких широтах*. Москва. Мысль, 1969, 463 с.
10. Vuilleumier F. Birds observed in the Arctic Ocean to the North Pole. *Arctic and Alpine Research*. 1996, vol. 28, no. 1, pp. 118–122.
11. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. Моевка *Rissa tridactyla*. *Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные*. Носкова Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинской А.Р., ред. Санкт-Петербург, Профессионал, 2016, с. 483–486.
12. *Searop*. URL: <http://www.searop.no/en/seatrack>
13. Краснов Ю.В., Ежов А.В. О существовании континентальных пролетных путей у моевок *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758) из мурманской популяции (Кольский полуостров, Баренцево море). *Наука юга России*. 2017, т. 13, № 2, с. 66–70.
14. Nikolaeva N.G., Krasnov Y.V., Barrett R.T. Post- and prebreeding movements of Kittiwakes (*Rissa tridactyla*) ringed at southern Barents Sea colonies. *Fauna norv. Ser. C*. 1997, vol. 20, pp. 9–16.
15. Горбунов Г.П. Материалы по фауне млекопитающих и птиц Новой Земли. *Тр. НИИ по изучению Севера*. 1929, вып. 40, с. 169–239.
16. Антипин В.М. Фауна позвоночных северо-востока Новой Земли. *Пробл. Арктики*. 1938, № 2, с. 153–171.
17. Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. *Птицы острова Врангеля*. Новосибирск, Наука. Сибирское отделение, 1991, 253 с.
18. Cramp S. *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. vol. 3. New York, Oxford Univ. Press, 1994, 488 p.
19. Демме Н.П. Птичий базар на скале Рубины (остров Гукера, Земля Франца-Иосифа). *Тр. АНИИ*. 1934, т. 11, с. 55–86.
20. Ушаков Г.А. *По нехоженной земле*. Москва, Ленинград, Изд-во Главсевморпути, 1951, 393 с.
21. Портенко Л.А. *Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля*. Ч. II. Ленинград, Наука, Ленинград. отделен., 1973.
22. Придатко В. *Морские колониальные птицы островов Врангеля и Геральда (экология, охрана)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, ИЗ АН УССР, 1986, 24 с.
23. *Wetlands International*. Waterbird Population Estimates. 2015. URL: wpe.wetlands.org.
24. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г., Горяев Ю.И., Ежов А.В. Современное состояние колоний и тенденции изменения численности моевок и кайр на Кольском полуострове. *Орнитология*. 2007, вып. 34, № 1. с. 65–75.
25. Strøm H., Krasnov J.V., Descamps S., Gavrilo M.V., Fauchald P., Systad G.H., Tertitski G. 4.3.8 Seabirds. McBride M.M., Hansen J.R., Korneev O., Titov O., eds. Stiansen J.E., Tchernova J., Filin A., Ovsyannikov A., co-eds. Joint Norwegian – Russian environmental status 2013. Report on the Barents Sea Ecosystem. Part II. Complete report. *IMR/PINRO Joint Report Series*. 2016, vol. 1, 416 p.
26. de Korte J., Volkov A.E., Gavrilo M.V. Bird observations in Severnaya Zemlya, Siberia. *Arctic*. 1995, vol. 48, no. 3, pp. 222–234.
27. Гаврило М.В., Волков А.Е. Современное состояние популяций и динамика населения птиц района архипелага Седова, Северная Земля. *Мат. Междунар. научн. конф. «Природа шельфа и архипелагов Европейской Арктики»*. Мурманск, 9–11 ноября 2008 г. Вып. 8. Москва, ГЕОС, 2008, с. 67–74.
28. Кондратьев А.Я. Колонии морских птиц на арктическом побережье крайнего Северо-Востока СССР. *Морские птицы Дальнего Востока*. Владивосток, ДВО АН СССР, 1986, с. 37–47.
29. Успенский С.М. Морские колониальные птицы островов Анжу. *Тр. Арктич. ин-та*. 1957, т. 205, с. 97–108.
30. Успенский С.М. Птицы и млекопитающие острова Беннетта. *Тр. ААНИИ*. 1963, т. 224, с. 180–206.
31. BirdLife International 2018. *Rissa tridactyla*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2018*. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T22694497A132556442.en>
32. Ежов А.В. Трофические условия и их влияние на состояние колоний моевок и кайр в южной части Баренцева моря. *Сб. мат. Междунар. науч.-практ. конф. «Север в XXI веке: среда обитания, общество, освоение»*. Мурманск, 2014, с. 144–150.
33. Леонов Л.И. Орнитофауна острова Генриетты. *Проблемы Арктики*. 1945, вып. 5–6, с. 79–88.
34. Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савнинова Т.Н. *Морские колониальные птицы Мурмана*. Санкт-Петербург, Наука, 1995, 224 с.
35. Краснов Ю.В. Морские птицы (ретроспективный анализ развития популяций). *Среда обитания и экосистемы Новой Земли. Архипелаг и шельф*. Апатиты, 1995, с. 138–147.
36. Краснов Ю.В., Ежов А.В. Птицы Баренцева моря. Современное состояние популяций моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) на Мурмане. *Птицы северных и южных морей России: фауна, экология*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2013, с. 102–117.
37. Беликов С.Е., Рандла Т.Э. Фауна птиц и млекопитающих Северной Земли. *Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири*. Москва, Наука, 1987, с. 18–28.

38. Боркин И.В., Пономарев Я.И., Богомолов В.Ю., Гаврило М.В. Авиасъемка птиц Баренцева моря. *Сб. докл. 5-го советско-норвежск. симп. «Исследования взаимоотношений популяций рыб в Баренцевом море»*. Мурманск, ПИПРО, 1992, с. 301–317.
39. Белопольский Л.О. К вопросу количественного распределения *Filmarus glacialis* и *Rissa tridactyla* в Баренцевом море. *Тр. Всес. Аркт. ин-та*. 1933, т. 8, с. 101–104.
40. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. Современное распределение морских колониальных птиц на акватории Баренцева моря. *Экосистема пелагиали морей западной Арктики*. Апатиты, 1996, с. 101–113.
41. Белопольский Л.О. *Экология морских колониальных птиц Баренцева моря*. Москва, Ленинград, Изд-во АН СССР, 1957, 460 с.
42. Mehlum F., Gjertz I. Feeding ecology of seabirds in the Svalbard area a preliminary report. *Nor. Polarinst. Rapportserie 16*. Oslo, NP, 1984, pp. 1–41.
43. Lydersen C., Assmy P., Falk-Petersen S., Kohler J., Kovacs K.M., Reigstad M., Harald S., Strøm H., Sundfjord A., Varpe Ø., Waldek W., Weslawski J.M., Zajaczkowski M. The importance of tidewater glaciers for marine mammals and seabirds in Svalbard, Norway. *Journal of Marine Systems*. 2014, vol. 129, pp. 452–471.
44. Fransson T., Jansson L., Kolehmainen T., Kroon C., Wenninger T. *EURING list of longevity records for European birds*. 2017. URL: https://euring.org/files/documents/EURING_longevity_list_20170405.pdf
45. Успенский С.М. Морские колониально гнездящиеся птицы северных и дальневосточных морей СССР, их размещение, численность и роль как потребителей планктона и бентоса. *Бюллетень МОИП*. Отд. Биологии. 1959, т. 64, вып. 2, с. 39–52.
46. Ежов А.В. Реакция моевок (*Rissa tridactyla*) и кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*) в колониях Мурмана на многолетнюю нестабильность кормовой базы в Баренцевом море. *Вестник Тверского государственного университета*. Серия: биология и экология. 2019, № 1 (53), с. 72–82.
47. Модестов В.М. Экология колониально гнездящихся птиц (по наблюдениям на восточном берегу Мурмана и в дельте Волги). *Тр. Канда-лакшского гос. Заповедника*. 1967, вып. 5, с. 49–154.
48. Лактионов А.Ф. *Северная Земля*. Москва, Ленинград, Изд-во Главсевморпути, 1946, 150 с.
49. Голубова Е.Ю. Численность популяции, фенология и продуктивность моевки (*Rissa tridactyla*, Charadriiformes, Laridae) в Тайской губе Охотского моря. *Зоологический журнал*. 2018, т. 97, № 1, с. 32–55.
50. Рутилевский Г.Л. Птицы о. Столбового. *Тр. ААНИИ*. 1963, т. 224, с. 93–117.
51. Weslawski J.M., Stempniewicz L., Galaktionov K. Summer diet of seabirds from the Frans Josef Land archipelago, Russian Arctic. *Polar Research*. 1994, vol. 13 (2), pp. 173–181.
52. Краснов Ю.В., Николаева Н.Г. Итоги комплексного изучения биологии моевки в Баренцевом море. *Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути)*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 1998, с. 180–260.
53. Merkel F., Barry T., eds. Seabird harvest in the Arctic. CAFF International Secretariat, Circumpolar Seabird Group (CBird). *CAFF Technical Report*. 2008, no. 14, 72 p.
54. Савинова Т.Н. *Химическое загрязнение северных морей*. АН СССР Кольский НИЦ, 1990, 146 с.
55. Savinova T.N., Polder A., Gabrielsen G.W., Skaare J.U. Chlorinated hydrocarbons in seabirds of the Barents Sea area. *Sci. Tot. Environm.* 1995, vol. 160/161, pp. 497–504.
56. Gavrilov M., Bakken V., Firsova L. Oil vulnerability assessment for marine birds occurring along the Northern Sea Route area. *INSROP Working Paper no. 97–1998*. II.4.2. Oslo, The Fridtjof Nansen Institute, 1998, 50 p.
57. Furness R.W., Camphuysen C.J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* 1997, vol. 54, pp. 726–737.
58. Краснов Ю.В., Барретт Р. Мониторинг морских птиц в Баренцевом море. Проектное предложение. *Русский орнитологический журнал*. 2000, Экспресс-выпуск 113, с. 3–22.
59. Petersen A., Irons D., Anker-Nilssen T., Artukhin Yu., Barrett R., Boertmann D., Egevang C., Gavrilov M.V., Gilchrist G., Hario M., Mallory M., Mosbech A., Olsen B., Osterblom H., Robertson G., Strom H. CAFF's Circumpolar Biodiversity Monitoring Program: Framework for a Circumpolar Arctic Seabird Monitoring Network. *CAFF CBMP Report 2008*, vol. 15, 84 p.
60. Kuletz K., Mallory M., Gilchrist G., Robertson G., Merkel F., Olsen B., Hansen E., Rönkä M., Anker-Nilssen T., Strøm H., Descamps S. Gavrilov M., Kaler R., Irons D. Chapter 3.5: Seabirds. *State of the Arctic Marine Biodiversity Report*. Akureyri, Iceland, CAFF, 2017, pp. 128–147.
61. Korneev O., Titov O., van der Meeren G., Arneberg P., Tchernova J., Jørgensen N.M. Final report 2012–2015 Joint Russian-Norwegian Monitoring Project – Ocean 3. *Brief Report Series/Kortrapport no. 30*. Saint-Petersburg, Murmansk, Tromsø, 2015, 408 p.
62. Краснов Ю.В., Черноок В.И., Гаврило М.В., Шавыкин А.А., Терещенко В.А. Использование самолетов-лабораторий для наблюдений морских птиц и млекопитающих на акваториях арктических морей. *Зоологический журнал*. 2004, т. 83, № 3, с. 330–341.

3.15. Млекопитающие

Медведь (*Ursus maritimus*)

1. Obbard M.E., Thiemann G.W., Peacock E., DeBruyn T.D. Polar bears. *Proceedings of the 15th working meeting of the IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group*. 29 June – 3 July 2009, Copenhagen, Denmark, Occasional Paper

- of the IUCN Species Survival Commission. no. 43. International Union for Conservation of Nature, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 2010, 235 p.
2. Stirling I. *Polar bears: the Natural History of a Threatened Species*. Fitzhentry and Whiteside, 2011, 352 p.
 3. Успенский С.М. *Белый медведь*. Москва, ВШ Агропромиздат, 1989, 189 с.
 4. Беликов С.Е. Белый медведь Российской Арктики. *Наземные и морские экосистемы*. Москва, Санкт-Петербург, ООО «Паулсен», 2011, с. 263–291.
 5. Belikov S.E., Garner G.W., Wiig O., Boltunov A.N., Gorbunov Yu.A. Polar bears of the Severnaya Zemlya archipelago of the Russian Arctic. *Ursus*. 1998, vol. 10, pp. 33–40.
 6. Belikov S., Boltunov A., Belikova T., Belevich T., Gorbunov Yu. The Distribution of Marine Mammals in the Northern Sea Route Area. *INSROP Working Paper No. 118–1998*. II.4.3. The International Northern Sea Route Programme, 1998, 49 p.
 7. Матишов Г.Г., Ерохина И.А., Воронцов А.В., Горяев Ю.И., Ежов А.В. Белый медведь (*Ursus maritimus*). *Результаты наблюдений 1997–2005 гг. Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря*. Москва, Наука, 2007, с. 130–160.
 8. Горбунов Ю.А., Беликов С.Е. Наблюдения за морскими млекопитающими и белым медведем в Арктическом бассейне. *Сб. науч. тр. по мат. V Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Одесса, Украина, 14–18 октября. Одесса, 2008, с. 220–222.
 9. Garner G.W., Belikov S.E., Stishov M.S., Barnes V.G., Arthur S.A. Dispersal patterns of maternal polar bears from the denning concentrations on Wrangel Island. *Int. Conf. Bear Res. and Manage.* 1994, no. 9 (1), pp. 401–410.
 10. Mauritzen M., Belikov S.E., Boltunov A.N., Derocher A.E., Hansen A.E., Ims R.A., Wiig O., Yoccoz N. *Functional responses in polar bear habitat selection*. 2003, pp. 112–124.
 11. Беликов С.Е., Горбунов Ю.А., Шильников В.И. Распространение и миграции некоторых ластоногих, китообразных и белого медведя в морях восточного района Арктики. *Морские млекопитающие*. Москва, Наука, 1984, с. 233–252.
 12. Горбунов Ю.А., Беликов С.Е., Шильников В.И. Влияние ледовых условий на распределение и численность белого медведя в морях Советской Арктики. *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1987, т. 87, вып. 5, с. 19–28.
 13. Garner G.W., Knick S.T., Douglas D.C. Seasonal movements of adult female bears in the Bering and Chukchi seas. *Int. Conf. Bear. Res. and Manage.* 1990, vol. 8, pp. 219–226.
 14. Garner G.W., Amstrup S.C., Stirling I., Belikov S.E. Habitat Considerations for Polar Bears in the North Pacific Rim. *Transections of the Fifty-ninth North American Wildlife and Natural Resources Conference*. 1994, pp. 111–120.
 15. Овсянников Н.Г. *Поведенческие механизмы внутривидовых процессов хищных млекопитающих Арктики. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук*. Москва, 2012, 48 с.
 16. Wiig O., Amstrup S., Atwood T., Laidre K., Lunn N., Obbard M., Regehr E. & Thiemann G. *Ursus maritimus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2015*. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T22823A14871490.en>
 17. Овсянников Н.Г., Кочнев А.А. Наблюдения за береговыми лежбищами моржей и связанными с ними явлениями на острове Врангеля в 1990 г. (предварительное сообщение). *Популяции и сообщества животных острова Врангеля*. Москва, 1991, с. 74–91.
 18. Lowry L.F., Burns J.J., Nelson R.R. Polar bear, *Ursus maritimus*, predation on belugas, *Delphinapterus leucas*, in the Bering and Chukchi seas. *Can. Field Nat.* 1987, vol. 101, pp. 141–146.
 19. Smith T.G., Sjøre V. Predation of belugas and narwhals by polar bears in nearshore areas of the Canadian High Arctic. *Arctic*. 1990, vol. 43, pp. 99–102.
 20. Клейнберг С.Е., Яблоков А.В., Белькович В.М., Тарасевич М.Н. *Белуха: опыт монографического исследования вида*. Клейнберг С.Е., ред. Москва, Наука, 1964, 454 с.
 21. Stempniewicz L. Polar bear behavior toward molting barnacle geese and nesting glaucous gulls on Spitsbergen. *Arctic*. 2006, vol. 59, no. 3, pp. 247–251.
 22. Derocher A.E., Wiig O., Bangjord G. Predation of Svalbard reindeer by polar bears. *Polar Biol.* 2000, vol. 23, pp. 675–678.
 23. Беликов С.Е., Богданова Н.Е., Вехов В.Н. Состав растительных кормов лактирующих самок белого медведя на о. Врангеля. *Сб. науч. тр. Белый медведь и его охрана в Советской Арктике*. Москва, Центральная лаборатория охраны природы МСХ СССР, 1977, с. 55–65.
 24. Larsen T. *Population biology of the bear (Ursus maritimus) in the Svalbard area*. Oslo, Norsk Polarinst, 1986, 55 p.
 25. Беликов С.Е. Численность, распределение и миграции белого медведя в Советской Арктике. Крупные хищники. *Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР*. Москва, 1992, с. 74–84.
 26. Беликов С.Е. Белый медведь. *Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь*. Москва, Наука, 1993, с. 420–478.
 27. Aars J., Marques T.A., Buckland S.T., Andersen M., Belikov S., Boltunov A., Wiig O. Estimating the Barents Sea polar bear subpopulation size. *Marine Mammal Science*. 2009, vol. 25 (1), pp. 35–52.
 28. Derocher A.E., Lunn N.J., Stirling I. Polar bears in a warming climate. *Integrative and Comparative Biology*. 2004, vol. 44, pp. 163–176.
 29. Stirling I., Parkinson C.L. Possible effect of climate warming on selected populations of polar bears (*Ursus maritimus*) in the Canadian Arctic. *Arctic*. 2006, vol. 59, № 3, pp. 261–275.

30. Беликов С.Е. Текущее и прогнозируемое состояние субпопуляций белого медведя, населяющих российскую Арктику и сопредельные районы. *Сб. тр. ВНИИ Экология*. Москва, 2016, с. 59–72.

Морж (*Odobenus rosmarus*)

1. Гептнер В.Г., Чапский К.К., Арсеньев В.А., Соколов В.Е. *Млекопитающие Советского Союза*. Т. 2, ч. 3. Ластоногие и зубатые киты. Москва, Высшая школа, 1976, 718 с.

2. Соколов В.Е., Кондаков А.А., Зырянов С.В., Воронцов А.В., Хахин Г.В. Экология атлантического моржа. Морж (Образ вида). *Виды фауны России и сопредельных стран*. Москва, Наука, 2001, с. 74–91.

3. Lindqvist C., Bachmann L., Andersen L.W., Born E.W., Arnason U., Kovacs K.M., Lydersen C., Abramov A.V., Wiig O. The Laptev Sea walrus *Odobenus rosmarus laptevi*: an enigma revisited. *Zoologica Scripta*. 2008, 15 p.

4. *Атлас морских млекопитающих СССР*. Земской В.А., ред. Москва, Пищевая промышленность, 1980, 183 с.

5. Беликов С.Е., Бурканов В.Н., Варецов М.И., Варенцова Н.А., Владимиров В.А., Глазов Д.М., Данилов М.Б., Евдокимов А.А., Загреддинова Д.Р., Илюшин Д.Г., Исаченко А.И., Корнев С.И., Кочи К.В., Кузнецова Д.М., Логецкая М.С., Светочев В.И., Соловьева М.А., Трухин А.М., Удовик Д.А., Филатова О.А., Шпак О.В., Шулежко Т.С. *Морские млекопитающие Российской Арктики и Дальнего Востока*. ООО «Арктический научный центр». Москва, 2017, с. 311.

6. Лукин Л.Р. О сроках и районах ценки атлантического моржа. *Экология*. 1978, № 5, с. 100–101.

7. Gjertz I., Hansson R., Wiig Ø. The historical distribution and catch of walrus in Franz Josef Land. Environmental studies from Franz Josef Land, with emphasis on Tikhaia Bay, Hooker Island. *Meddelelse*. 1992, vol. 120, pp. 67–81.

8. Born E.W., Gjertz I., Reeves R.R. Population Assessment of Atlantic Walrus. *Meddelelser*. 1995, № 138, 100 p.

9. Тимошенко Ю.К. Наблюдения за распределением морских млекопитающих в водах архипелага Земля Франца-Иосифа и Баренцевом море в августе 2001 г. *Тез. докл. II Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Байкал. 10–15 сентября 2002 г. Москва, 2002, с. 254–255.

10. Удовик Д.А., Соловьев Б.А., Кузнецова Д.М., Шпак О.В., Глазов Д.М., Рожнов В.В. Наблюдения за морскими млекопитающими в морях Российской Арктики с борта научно-исследовательского судна «Михаил Сомов» в 2010 и 2011 гг. *Сб. науч. труд. по мат. VII Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Суздаль, 24–28 сентября, 2012 г. Москва, 2012, с. 306–311.

11. Семенова В.С., Болтунов А.Н., Никифоров В.В., Светочев В.Н. Исследования атлантического моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus*) в юго-восточной части Баренцева моря в 2011–2012 гг. *Сб. науч. труд. по*

мат. VII Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики». Т. 2. Суздаль, 24–28 сентября 2012 г. Москва, 2012, с. 228–234.

12. Гаврило М.В. О современном распределении атлантического моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus*) на севере Карско-Баренцевоморского региона. *Сб. науч. труд. по мат. VI Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Калининград 11–15 октября 2010 г. Калининград, 2010, с. 125–129.

13. Лукин Н.Н., Зырянов С.В., Терещенко В.А., Егоров С.А. Распределение морских млекопитающих на акватории Белого моря в весенний период (по данным авиасъемки ПИПРО 2004 и 2005 гг.). *Сб. науч. тр. по мат. IV Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Санкт-Петербург, 10–14 сентября 2006 г. Санкт-Петербург, 2006, с. 330–333.

14. Светочев В.Н., Светочева О.Н. Распределение атлантического моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus* L.) в Белом, Баренцевом и Карском морях в 2004–2007 гг. Морские млекопитающие Голарктики. *Сб. науч. труд. по мат. V Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Одесса, Украина, 14–18 октября. Одесса, 2008, с. 543–545.

15. Семенова В.С., Болтунов А.Н., Никифоров В.В., Бабушкин М.В., Светочев В.Н. Результаты спутникового мечения атлантических моржей (*Odobenus rosmarus rosmarus*) в юго-восточной части Баренцева моря в 2012–2014 гг. *Сб. науч. труд. по мат. VIII Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Санкт-Петербург, 22–27 сентября 2014 г. Т. 2. Москва, 2014, с. 168–174.

16. *Экологический атлас Печорского моря*, Санкт-Петербург «Газпром нефть». 2018, 143 с.

17. Беликов С.Е., Горбунов Ю.А., Шильников В.И. Распространение ластоногих и китообразных в морях Советской Арктики и в Беринговом море зимой. *Биология моря*. 1989, № 4, с. 33–41.

18. Беликов С.Е. Морские млекопитающие Российской Арктики: изменения численности и среды обитания под воздействием антропогенных и природных факторов. *Наземные и морские экосистемы*. Москва, Санкт-Петербург, ООО «Паулсен», 2011, с. 211–256.

19. Горбунов Ю.А., Беликов С.Е. Результаты многолетних наблюдений за лаптевским подвидом моржа. *Тез. докл. X Всес. совещ. по изучению, охране и рациональному использованию морских млекопитающих «Морские млекопитающие»*. Светлогорск, Калининградской области, 2–3 октября 1990 г. Москва, 1990, с. 79–80.

20. Горбунов Ю.А., Беликов С.Е. Наблюдения за морскими млекопитающими и белым медведем в Арктическом бассейне. *Сб. науч. тр. по мат. V Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Одесса, Украина, 14–18 октября. Одесса, 2008, с. 220–222.

21. Федосеев Г.А. Материалы по аэровизуальному наблюдению за распределением и численностью ледовых форм тюленей, моржа и миграциям китов во льдах Берингова моря весной 1979 г. *НИР по морским*

млекопитающим северной части Тихого океана в 1978/1979 гг. Москва, ВНИРО, 1979, с.17–24.

22. Braham H.W., Burns J.J., Fedoseev G.A., Krogman B.D. Habitat partitioning by ice-associated pinnipeds: distribution and density of seals and walruses in the Bering sea, April 1976. *Soviet-American Cooperative Research on Marine Mammals*. 1984, vol. 1, pp. 25–47.

23. Беликов С.Е., Горбунов Ю.А., Шильников В.И. Распространение и миграции некоторых ластоногих, китообразных и белого медведя в морях восточного района Арктики. *Морские млекопитающие*. Москва, Наука, 1984, с. 233–252.

24. Федосеев Г.А. Динамика ареала и экологическая дифференциация популяции тихоокеанского моржа. *Экология*. 1982, № 1, с.45–51.

25. Федосеев Г.А. Современное состояние популяции моржей (*Odobenus rosmarus*) в восточной Арктике и в Беринговом море. *Морские млекопитающие Дальнего Востока*. Владивосток, ТИНРО, 1984, с. 73–85.

26. Кочнев А.А. Половозрастная структура группировок тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) на береговых лежбищах и ее влияние на результаты аэрофотосъемки. *Сб. научных трудов «Морские млекопитающие Голарктики»*. Москва, 2004, с. 280–284.

27. Кочнев А.А. Лежбище моржей (*Odobenus rosmarus divergens*) на мысе Сердце-Камень, Чукотское море. *Сб. науч. труд. по мат. VI Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Калининград 11–15 октября 2010 г. Калининград, 2010, с. 281–285.

28. Чапский К.К. *Морские звери Советской Арктики*. Москва, Ленинград, Изд-во Главсевморпути, 1941, 188 с.

29. Шерешевский Е.И. Морж (*Odobenus rosmarus* L.), его распределение и миграции в море Лаптевых. *Миграции животных*. Вып. 2. Москва, АН СССР, 1960, с. 27–37.

30. Born E.W., Acquarone M., Knutsen I.Ø., Toudal I. Homing behavior in an Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*). *Aquatic Mammals*. 2005, vol. 31, pp. 23–33.

31. Крюкова Н.В. *Современное состояние группировок тихоокеанского моржа (Odobenus rosmarus divergens) на береговых лежбищах Чукотского полуострова. Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Москва, 2015, 24 с.

32. Lydersen C., Aars J., Kovacs K.M. Estimating the number of walruses in Svalbard based on aerial surveys and behavioral data from satellite telemetry. *Arctic*. 2008, vol. 61, no. 2, pp. 119–128.

33. Belikov S., Boltunov A., Belikova T., Belevich T., Gorbunov Y. The Distribution of Marine Mammals in the Northern Sea Route Area. *Insrop Working Paper*. 1998, vol. 118, II.4.3, 49 p.

34. Болтнев А.И., Жариков К.А. Хозяйственное использование ластоногих в России на современном этапе. *Сб. научн. тр. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Москва, 2012, с. 101–104.

Кольчатая нерпа (*Pusa hispida*)

1. Lowry L. *Pusa hispida*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*. URL: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41672A45231341.en>

2. Павлинов И.Я., Филатова О.А. Отряд Cetacea. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Павлинов И.Я., Лисовский А.А., ред. *Сб. тр. Зоол. музея МГУ*. 2012, т. 52. Москва, Т-во научн. изданий КМК, с. 390–428.

3. *Атлас морских млекопитающих СССР*. Земской В.А., ред. Москва, Пищевая промышленность, 1980, 183 с.

4. Беликов С.Е., Бурканов В.Н., Варецов М.И., Варенцова Н.А., Владимиров В.А., Глазов Д.М., Данилов М.Б., Евдокимов А.А., Загретдинова Д.Р., Илюшин Д.Г., Исаченко А.И., Корнев С.И., Кочи К.В., Кузнецова Д.М., Логецкая М.С., Светочев В.И., Соловьева М.А., Трухин А.М., Удовик Д.А., Филатова О.А., Шпак О.В., Шулежко Т.С. *Морские млекопитающие Российской Арктики и Дальнего Востока*. ООО «Арктический научный центр». Москва, 2017, с. 311.

5. Горбунов Ю.А., Беликов С.Е. Наблюдения за морскими млекопитающими и белым медведем в Арктическом бассейне. *Сб. науч. тр. по мат. V Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Одесса, Украина, 14–18 октября. Одесса, 2008, с. 220–222.

6. Огнетов Г.Н., Матишов Г.Г., Воронцов А.В. *Кольчатая нерпа Арктических морей России: распределение и оценка запасов*. Мурманск, ООО «МИП-999», 2003, 38 с.

7. Kovacs K.M., Lydersen C. *Svalbards fugler og pattedyr*. Polarhåndbok nr.13 Tromsø, Norsk Polarinstitut & Polarmiljøseneteret, 2006, 203 p.

8. Чапский К.К. *Морские звери советской Арктики*. Ленинград, Москва, Главсевморпуть, 1941, 188 с.

9. Светочева О.Н. *Характеристика питания кольчатой нерпы (Pusa hispida) в Белом море. Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Петрозаводск, 2005, 20 с.

10. Светочев В.Н., Светочева О.Н. Питание и пищевые отношения настоящих тюленей в Белом море. *Вестник Кольского научного центра РАН*. 2015, № 3 (22), с. 93–102.

11. Полежаев Н.М., Потелов В.А., Петров А.Н., Пыстин А.Н., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Тюрнин Б.Н. Фауна европейского Северо-Востока России. *Млекопитающие*. Т. 2, ч. 2. Санкт-Петербург, 1998, 285 с.

12. Светочева О.Н. Питание нерпы (*Pusa hispida*) в Белом море с июня по ноябрь и пищевые взаимоотношения с другими настоящими тюленями. *Материалы рыбохозяйственных исследований водоемов европейского Севера*. 2002, с. 405–428.

13. Savinov V., Savinova T., Muir D.C.G., Svetochev V., Svetocheva O., Belikov S., Boltunov A., Alekseeva L., Reiersen L.-O. Persistent organic pollutants

in Ringed Seals from the Russian Arctic. *The Science of the Total Environment*. 2011, vol. 409, no. 14, pp. 2734–2745.

14. Светочева О.Н., Светочев В.Н. *Нерпа Белого моря: численность, распределение, питание*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2010, 241 с.

Белуха (*Delphinapterus leucas*)

1. Клейненберг С.Е., Яблоков А.В., Белькович В.М., Тарасевич М.Н. *Белуха: опыт монографического описания вида*. Москва, Ленинград, Наука, 1964, 455 с.

2. Glazov D.M., Chernook V.I., Zharikov K.A., Nazarenko E.A., Mukhametov L.M., Boltunov A.N. White whales (*Delphinapterus leucas*) areal survey in July, 2005–2007 in the White Sea, distribution and abundance. *Materials of 5th International Conference Marine Mammals of the Holarctic 2010*. Odessa, Ukraine, October, 14–18, 2008. Moscow, 2008, pp. 194–198.

3. International Whaling Commission. Report of the Sub-Committee on Small Cetaceans. *Journal of Cetacean Research and Management*. 2000, no. 2, pp. 235–264.

4. Белькович В.М. Биология белухи (*Delphinapterus leucas*) Белого моря. Новейшие исследования. *Сб. научн. трудов по мат. IV Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Санкт-Петербург, Россия, 10–14 сентября. 2006, с. 580–583.

5. Кузнецова Д.М., Глазов Д.М., Шпак О.В., Рожнов В.В. Зимнее распределение и перемещения белух (*Delphinapterus leucas*) в Белом море по данным спутникового мечения. *Зоологический журнал*. 2016, т. 9, № 1, с. 104–107.

6. Беликов С.Е., Бурканов В.Н., Варецов М.И., Варенцова Н.А., Владимиров В.А., Глазов Д.М., Данилов М.Б., Евдокимов А.А., Загреддинова Д.Р., Илюшин Д.Г., Исаченко А.И., Корнев С.И., Кочи К.В., Кузнецова Д.М., Логецкая М.С., Светочев В.И., Соловьева М.А., Трухин А.М., Удовик Д.А., Филатова О.А., Шпак О.В., Шулежко Т.С. *Морские млекопитающие Российской Арктики и Дальнего Востока*. ООО «Арктический научный центр» Москва, 2017, с. 311.

7. *Новая Земля*. Боярский П.В., ред. Москва, Издательство «Европейские издания — Paulsen», 2009, 410 с.

8. O'Corry-Crowe G.M., Perrin W.F., Wursig B., Thewissen. J.G.M. Beluga Whale — *Delphinapterus leucas*. *Encyclopedia of marine mammals*. San Diego, Academic Press, 2002, pp. 94–99.

9. Reeves R.R., Ewins P.J., Agbayani S., Heide-Jørgensen M.P., Kovacs K. M., Lydersen C., Syudam R., Elliott W., Polet G., van Dijk Y., Blijleven R. Distribution of endemic cetaceans in relation to hydrocarbon development and commercial shipping in a warming Arctic. *Marine Policy*. 2014, vol. 44, pp. 375–389.

10. Матишов Г.Г., Огнетов Г.И. *Белуха Delphinapterus leucas арктических морей России: биология, экология, охрана и использование ресурсов*. Апатиты, Изд-во КИЦ РАН, 2006, 295 с.

11. Boltunov A.N., Belikov S.E. Belugas (*Delphinapterus leucas*) of the Barents, Kara and Laptev seas. *NAMMCO Scientific Publications*. 2002, vol. 4, pp. 149–168.

12. Citta J.J., Lowry L.F., O'Corry-Crowe G.M., Marcoux M.A., Suydam R.S., Quakenbush L.T., Hobbs R.C., Litovka D.I., Frost K.J., Ray T.G., Orr J.R., Inker B.T., Derman H.A., Druckenmiller M.L. Satellite telemetry reveals population specific winter ranges of beluga whales in the Bering Sea. *Marine Mammal Science*. 2017, vol. 33 (1), pp. 236–250.

13. Соловьев Б.А., Загребин И.А., Глазов Д.М., Литовка Д.И., Косяк А.В. Результаты береговых наблюдений белухи *Delphinapterus leucas* в водах Чукотки. *Изв. ТИНРО*. 2013, т. 174, с. 149–157.

14. Мещерский И.Г., Шпак О.В., Литовка Д.И., Глазов Д.М., Борисова Е.А., Рожнов В.В. Генетический анализ белухи (*Delphinapterus leucas: Cetacea, Monodontidae*) из летних скоплений на Дальнем Востоке России. *Биология моря*. 2013, т. 39, № 2, с. 125–135.

15. Шпак О.В., Глазов Д.М. Устойчивое использование белухи (*Delphinapterus leucas*) в северо-охотоморской и западно-камчатской рыбопромысловых подзонах. *Рыбное хозяйство*. 2013, т. 6, с. 54–61.

16. O'Corry-Crowe G., Lydersen C., Heide-Jørgensen M.P., Hansen L., Mukhametov L.M., Dove O., Kovacs K.M. Population genetic structure and evolutionary history of North Atlantic beluga whales (*Delphinapterus leucas*) from West Greenland, Svalbard and the White Sea. *Polar Biol*. 2010, vol. 33, no. 9, pp. 1179–1194.

17. Aubin D.J.St., Smith T.G., Geraci J.R. Seasonal epidermal molt in beluga whales, *Delphinapterus leucas*. *Canadian Journal of Zoology*. 1990, vol. 68, no. 2, pp. 359–367.

18. Андрианов В.В., Лебедев А.А., Неверова Н.В., Лукин Л.Р., Воробьева Т.Я., Собко Е.И., Кобелев Е.А., Лисицына Т.Ю., Самохина Л.А., Климов С.И. Долговременные последствия аварийного разлива нефтепродуктов в южной части Онежского залива Белого моря. *Биология моря*. 2016, т. 42, № 3, с. 169–178.

19. Богословская Л.С., Крупник И.И. Аборигенный промысел белухи на Дальнем Востоке. *Мат. Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Архангельск, 21–23 сентября, 2000. Москва, 2000, с. 34–40.

20. Блохин С.А. Результаты рейса НПС «Тунгус» по учету китообразных в прибрежных водах дальневосточных морей в июне — октябре 1986 г. *НИР по морским млекопитающим северной части Тихого океана 1986–1987 гг.* Москва, ВНИРО, 1988, с. 24–37.

21. Melnikov V.V., Litovka D.I., Zagrebina I.A., Zelensky M.A., Ainana L.I. Shore-based counts of bowhead whales along the Chukotka Peninsula at May and June 1999–2001. *Arctic*. 2004, vol. 57, no. 3, pp. 290–299.

Гренландский кит (*Balaena mysticetus*)

1. Alter S.E., Rosenbaum H.C., Postma L.D., Whitridge P., Gaines C., Weber D., Egan M.G., Lindsay M., Amato G., Dueck L., Brownell R.L., Heide-Jørgensen Jr., M.-P., Laidre K.L., Caccone G., Hancock B.L. Gene flow on ice: the role of sea ice and whaling in shaping Holarctic genetic diversity and population differentiation in bowhead whales (*Balaena mysticetus*). *Ecology and Evolution*. 2012, vol. 2 (11), pp. 2895–2911.
2. Rugh D.J., Shelden K.E.W., William F. P., Wursig B., Thewissen J.G.M. Bowhead Whale. *The Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, 2002, pp. 129–131.
3. Беликов С.Е., Бурканов В.Н., Варецов М.И., Варенцова Н.А., Владимиров В.А., Глазов Д.М., Данилов М.Б., Евдокимов А.А., Загретдинова Д.Р., Илюшин Д.Г., Исаченко А.И., Корнев С.И., Кочи К.В., Кузнецова Д.М., Логецкая М.С., Светочев В.И., Соловьева М.А., Трухин А.М., Удовик Д.А., Филатова О.А., Шпак О.В., Шулежко Т.С. *Морские млекопитающие Российской Арктики и Дальнего Востока*. ООО «Арктический научный центр». Москва, 2017, с. 311.
4. George J.C., Bada J., Zeh J., Scott L., Brown S.E., O'hara T., Suydam R. Age and growth estimates of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) via aspartic acid racemization. *Canadian Journal of Zoology*, 1999, vol. 77, pp. 571–580.
5. Беликов С.Е. Гренландский кит: надежды на восстановление вида. *Природа*. 1985. № 11, с. 116–117.
6. Rice D.W. *Marine mammals of the world: systematics and distribution*. Society for Marine Mammalogy, 1998, 231 p.
7. Boertmann D.A., Kyhn L.A., Witting L., Heide-Jørgensen M.P. Hidden getaway for bowhead whales in the Greenland Sea. *Polar Biol*. 2015, vol. 38 (8), pp. 1315–1319.
8. Wiig O., Bachmann L., Janik V.M., Kovacs K.M. Spitsbergen bowhead whales revisited. *Marine Mammal Science*. 2007, vol. 23, no. 3, pp. 688–693.
9. Vacquié-Garcia, J., Lydersen C., Marques T.A., Aars J., Ahonen H., Skern-Mauritzen M., Øien N., Kovacs K.M. Late summer distribution and abundance of ice-associated whales in the Norwegian High Arctic. *Endangered Species Research*. 2017, vol. 32, pp. 59–70.
10. Gavrilov M.V. Status of the bowhead whale *Balaena mysticetus* in the waters of Franz Josef Land Archipelago. *Paper SC/66a/BRG20 presented to the IWC Scientific Committee meeting*, 19 May – 3 June 2015, San Diego, CA, 11 p.
11. Чаадаева Е.В., Старков А.И., Бордуков К.Ю., Данилов М.Б. Встречи гренландских китов (*Balaena mysticetus*) в Карском море. *Сб. тез. IX Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Астрахань, 31 октября – 5 ноября 2016 г. Москва, РОО «Совет по морским млекопитающим», 2016, с. 100–101.
12. Петров С.А., Исаченко А.И., Глебова М.А., Федотов С.А., Пономарцев Н.В., Семенов А.Г., Кучин С.О., Шишман С.М., Павлов В.А. Результаты попутных судовых учётов морских млекопитающих четырех экспедиций в Арктике в 2014–2015 годах. *Сб. тез. IX Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Астрахань, 31 октября – 5 ноября 2016 г. Москва, РОО «Совет по морским млекопитающим», 2016, с. 71–72.
13. Stafford K.M., Moore S.E., Berchok C.L., Wiig Ø., Lydersen C., Hansen E., Kalmbach D., Kovacs K.M. Spitsbergen's endangered bowhead whales sing through the polar night. *Endangered Species Research*. 2012, vol. 18, pp. 95–103.
14. Lydersen C., Freitas C., Wiig Ø., Bachmann L., Heide-Jørgensen M.P., Swift R., Kovacs K. Lost highway not forgotten: satellite tracking of a Bowhead Whale (*Balaena mysticetus*) from the critically endangered Spitsbergen Stock. *Arctic*. 2012, vol. 65 (1), pp. 76–86.
15. Quakenbush L.T., Small R.J., Citta J.J. *Satellite tracking of bowhead whales: movements and analysis from 2006 to 2012*. U.S. Dept. of the Interior, Bureau of Ocean Energy Management, Alaska Outer Continental Shelf Region, Anchorage, OCS Study BOEM 2013-01110, 2013, 56 p.
16. Богословская Л.С. Киты Чукотки. Пособие для морских охотников. Земский В.А., ред. Москва, Институт Наследия, 2003, 324 с.
17. Мельников В.В. *Китообразные (Cetacea) тихоокеанского сектора Арктики: история промысла, современное распределение, миграции, численность*. Владивосток, Дальнаука, 2014, 396 с.
18. Гаврило М.В., Третьяков В.Ю. Наблюдения полярных китов (*Balaena mysticetus*) в Восточно-Сибирском море в сезон 2007 г. с аномально низкой ледовитостью. *Сб. научн. трудов по мат. V Междунар. конф. «Морские млекопитающие Голарктики»*. Одесса, Украина, 14–18 октября 2008 г. Москва, КМК, 2008, с. 191–193.
19. Citta J.J., Quakenbush L.T., Okkonen S.R., Druckenmiller M.L., Maslowski W., Clement-Kinney J., George J.C., Brower H., Small R.J., Ashjian C.J., Harwood L.A., Heide-Jørgensen M.P. Ecological characteristics of core-use areas used by Bering–Chukchi–Beaufort (BCB) bowhead whales, 2006–2012. *Progress in Oceanography*. 2014, vol. 136, pp. 201–222.
20. Томилин А.Г. Китообразные. *Звери СССР и прилежащих стран*. Гептнер В.Г., ред. Москва, Изд-во АН СССР, 1957, 756 с.
21. Дорошенко Н.В. Полярные киты Охотского моря. *Известия ТИНРО*. 1996, № 121, с. 14–25.
22. Lowry L.F. Foods and Feeding Ecology. The Bowhead Whale. Burns J.J., Montague J.J., Cowles C.J., eds. *Special Publication No. 2 of the Soc. For Mar. Mamm.* Allen Press, Inc., Lawrence, pp. 201–238.
23. Thewissen J.G.M., George J., Rosa C., Kishida T.M. Olfaction and brain size in the bowhead whale (*Balaena mysticetus*). *Marine Mammal Science*. 2011, vol. 27 (2), pp. 282–294.

24. Drake S.E., Crish S.D., George J.C., Stimmelmayer R., Thewissen J.C. Sensory Hairs in the Bowhead Whale, *Balaena mysticetus* (Cetacea, Mammalia). *Anatomica Record (Hoboken)*. 2015, vol. 298, no. 7, pp. 1327–1335.
25. Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н. *Морские птицы и млекопитающие Дальнего Востока*. Москва, АСТ, 1999, 224 с.
26. Бурдин А.М., Филатова О.А., Хойт Э. *Морские млекопитающие России (справочник-определитель)*. Киров, 2009, 210 с.

Глава 4

1. Краснов Ю.В., Горяев Ю.И., Ежов А.В. Орнитологические исследования: ключевые районы и места концентрации морских птиц на акваториях Баренцева и Карского морей (по трассе Севморпути). *Биология и океанография Северного морского пути: Баренцево и Карское моря*. Москва, Наука, 2007, с. 124–129.
2. Краснов Ю.В. Характеристика орнитофауны и исследование ее роли в экосистеме Баренцева моря на современном этапе. *Комплексные исследования больших морских экосистем России*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2011, с. 258–277.
3. *Атлас биологического разнообразия морей и побережий Российской Арктики*. Москва, WWF России, 2011, 64 с.
4. Краснов Ю.В., Горяев Ю.И., Шавыкин А.А., Николаева Н.Г., Гаврило М.В., Черноок В.И. *Атлас птиц Печорского моря: распределение, численность, динамика, проблемы охраны*. Апатиты, Изд-во КНЦ РАН, 2002, 164 с.
5. Метельский А.А. К флоре макроводорослей Печорского моря. *Вестн. ЮНЦ*. 2014, т. 10, № 1, с. 50–54.
6. Hirche H.J., Kosobokova K., Gaye B., Ingo H., Meon B., Nöthig E.-M. Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison: The pelagic system of the Kara Sea — Communities and components of carbon flow. *Progress In Oceanography*. 2006, vol. 71, pp. 288–313.
7. Павштикс Е.А. Состав и количественное распределение зоопланктона в Восточно-Сибирском море. *Исслед. фауны морей*. 1994, вып. 48 (56), с. 17–46.
8. Gavrilov M.V. Brünnich's Guillemot. *Northern Sea Route. Dynamic Environmental Atlas*. Norsk Polarinstittutt, 1998, p. 29.

Таксономическое положение видов в издании приводится по:

1. Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org>

2. *WoRMS Editorial Board* (2020). World Register of Marine Species. URL: <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. doi: 10.14284/170.
3. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. *Список птиц Российской Федерации*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2006, 256 с.
4. Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. *Рыбы морей России: аннотированный каталог*. Москва, Товарищество научных изданий КМК, 2014, 733 с.

Источники картографических данных

Глава 3

Карты составлены по материалам публикаций, приведенных в соответствующих разделах литературы.

Глава 4

Карты составлены на основе материалов полевых наблюдений в ходе экспедиций ПАО «НК «Роснефть» в 2011–2018 гг.

Категории охранного статуса Красного списка МСОП

Обозначение категории охрannого статуса	Охранный статус
EX	Исчезнувшие
EW	Исчезнувшие в дикой природе
CR	Находящиеся на грани полного исчезновения
EN	Исчезающие
VU	Уязвимые
NT	Находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому
LC	Вызывающие наименьшие опасения
DD	Недостаток данных
NE	Неоцененные

В подготовке издания принимали участие

Научный редактор издания: В.О. Мокиевский, д.б.н.

Составление и научное рецензирование: В.О. Мокиевский, д.б.н.,

А.И. Исаченко, к.б.н., Е.А. Смирнова

Консультанты и рецензенты: П.Ю. Дгебуадзе, к.б.н., М.Б. Данилов,

Т.В. Котова, к.г.н.

Руководство проектом: З.Р. Мадумарова, к.х.н., Д.Г. Илюшин, к.б.н.,

В.О. Мокиевский, д.б.н., Д.Р. Загретдинова.

Редактор: К.А. Осипова

Технические редакторы: Е.Д. Нефедова, Е.О. Егорова, Е.В. Николаева

Корректоры: С.А. Виноградова, М.А. Василевская

Верстка: Э.Ш. Мурадова

Предисловие: В.О. Мокиевский, д.б.н.

Программа сохранения биологического разнообразия морских экосистем на лицензионных участках ПАО «НК «Роснефть» в Арктической зоне Российской Федерации: А.И. Исаченко, к.б.н., Р.Е. Лазарева

Глава 1. Краткая характеристика морей Российской Арктики:

М.В. Мардашова, Д.Р. Загретдинова, А.С. Валиева

Глава 2. Методы биологической индикации:

А.И. Азовский, д.б.н.

Фотографии: ООО «ЦМИ МГУ» (с. 40, 41, 42, 47, 48, 59, 60, 63)

Глава 3. Характеристика видов-биоиндикаторов:

3.1. Динофитовые водоросли (=динофлагелляты; =перидиниевые)

(*Alexandrium ostenfeldii*, *Dinophysis norvegica*, *Scrippsiella trochoidea*):

Ф.В. Сапожников, к.б.н., О.Ю. Калинина

3.2. Диатомовые водоросли (*Chaetoceros diadema*, *Melosira arctica*,

Thalassiosira nordenskioeldii, *Navicula* spp., *Nitzschia* spp., *Pinnularia* spp.):

Ф.В. Сапожников, к.б.н., О.Ю. Калинина

3.3. Зеленые водоросли (*Chaetomorpha melagonium*, *Cladophora rupestris*,

Acrosiphonia arctica, *Ulva intestinalis*(кишечница):

О.В. Максимова

3.4. Бурые водоросли (*Pyraliella littoralis*, *Saccharina latissima*, *Laminaria*

digitata, *Laminaria hyperborea*, *Laminaria solidungula*, *Fucus vesiculosus*):

О.В. Максимова

3.5. Красные водоросли (*Porphyra* spp., *Lithothamnion* spp.):

У.В. Симакова, к.б.н., О.В. Максимова

3.6. Взморник морской (*Zostera marina*): У.В. Симакова, к.б.н., О.В. Максимова

3.7. Многощетинковые черви (полихеты) (*Nephtys paradoxa*, *Maldane sarsi*):

А.Б. Цетлин, д.б.н.

3.8. Моллюски (*Littorina littorea*, *Macoma calcarea*, *Yoldia hyperborea*, *Serripes groenlandicus*, *Nuculana pernula*): А.Д. Наумов, д.б.н.

3.9. Ракообразные (*Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp., *Microcalanus pygmaeus*, *Limnocalanus macrurus*, *Metridia longa*): К.Н. Кособокова, д.б.н.,

(*Hyas araneus*): А.К. Залота, к.б.н.

3.10. Излокожие (*Ophiura sarsii*, *Strongylocentrotus pallidus*,

Cicutaria frondosa): А.А. Веденин, к.б.н.

3.11. Щетинкочелюстные (*Parasagitta* sp.): К.Н. Кособокова, к.б.н.

3.12. Асцидии (*Halocynthia pyriformis*): А.А. Веденин, к.б.н.

3.13. Рыбы (Северный скат, Азиатская зубастая корюшка, Сайка, Колюшка девятиглая, Колюшка трехглая, Европейская навага, Тихоокеанская навага): К.В. Кузищин, д.б.н.

3.14. Птицы (Белошекая казарка, Обыкновенная гага, Гага-гребенушка, Тонкокловая кайра, Толстокловая кайра, Чистик, Белая чайка, Морская чайка, Бургомистр, Моевка): М.В. Гаврило, к.б.н.

3.15. Млекопитающие (Белый медведь, Морж, Кольчатая нерпа, Белуха, Гренландский кит): Д.М. Глазов, Д.А. Удовик

Картография: М.И. Семенова, Т.М. Гизатулин, Р.В. Гончаров, к.г.н.,

П.Г. Михайлюкова, к.г.н., Ю.В. Ермилова

Фотографии: S. Hällfors (с. 72), Н. Inoue (с. 73 (левая фотография)),

В. Karlson (с. 73 (правая фотография)), Н. Mossfeldt (с. 76), М. Kuylenstierna

(с. 79 и 85), М. Franze (с. 82), Ф. Сапожников, О. Калинина (с. 87, 88, 91, 93, 97),

М. Poulin (с. 90), А. Некрасов/фотобанк Лори (с. 116), Н. Кучерук (с. 122),

В. Спиридонов (с. 127), Н. Hillewaert (с. 132), С. Горин (с. 135, 141, 143),

А. Семенов (с. 137), Ю. Деарт (с. 139), А. Гебрук (с. 145), К. Bartz (с. 147),

Р. Norcroft (с. 148, 149, 151, 153, 157, 169), А. Веденин (с. 164), Т. Антохина

(с. 167, 171), А. Семёнов (с. 175), J. Lyons (с. 179), Н. Сафронов (с. 194),

А. Ежов (с. 199, 211, 242), М. Иванов (с. 204), В. Мельник (с. 205, 206, 229),

М. Гаврило (с. 235, 244, 248), Н. Мартынович (с. 239), К. Kovacs/Norwegian

Polar Institute (с. 267)

Глава 4. Оценка биологического разнообразия на лицензионных участках «ПАО «НК «Роснефть»: М.В. Мардашова, Н.В. Шабалин, Д.А. Удовик, Р.Е. Лазарева

Картография: М.А. Глебова, Р.В. Гончаров, к.г.н., М.И. Семенова

Художественные иллюстрации: М.В. Владимирова (студия Fox&Owl)

Фотографии: ООО «ЦМИ МГУ» (с. 280, 287, 288, 295, 296, 304, 306, 314)

Фотокоррекция: А.А. Вайнштейн

Заключение: В.О. Мокиевский, д.б.н.

Картография:

Научный консультант: Т.В. Котова, к.г.н.

Подготовка карт в издание: М.И. Семенова, М.А. Глебова, Р.В. Гончаров, к.г.н.,

П.Г. Михайлюкова, к.г.н., Т.М. Гизатулин, Ю.В. Ермилова

Разработка типовой топографической основы: ООО «ЦМИ МГУ».

Научное издание

Виды — биологические индикаторы состояния морских арктических экосистем

В.О. Мокиевский, А.Б. Цетлин, А.И. Азовский, А.Д. Наумов, К.Н. Кособокова, К.В. Кузищин, Ф.В. Сапожников,
А.А. Веденин, М.В. Гаврило, А.И. Исаченко, Д.Г. Илюшин, У.В. Симакова, А.К. Залота, Н.В. Шабалин,
О.В. Максимова, Д.М. Глазов, М.В. Мардашова, О.Ю. Калинина, А.С. Валиева, Д.Р. Загретдинова,
Р.Е. Лазарева, Д.А. Удовик

В оформлении использованы шрифты студии Артемия Лебедева

Подписано в печать 20.11.2020. Формат 297×240
Усл. печ. л. 58. Тираж 700 экз.

ПАО «НК «Роснефть», ООО «Арктический Научный Центр», Фонд «НИР»

Отпечатано в Типографии «УП ПРИНТ»
129626, г. Москва, 3-я Мытищинская ул., 16