

УДК 574.587:594 (262.5)

СОСТАВ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА МАКРОЗООБЕНТОСА ЛОКАЛЬНОГО БИОТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА *CHAMELEA GALLINA* (ЗАПАДНЫЙ КРЫМ, ЧЕРНОЕ МОРЕ)

Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Лисицкая Е. В.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского, Севастополь, nrevkov@yandex.ru

В период с апреля 2010 г. по октябрь 2013 г. выполнены исследования таксономического состава и сезонных изменений макрозообентоса в биотопе песка у западных берегов Крыма. Зарегистрировано 86 видов макрозообентоса. Ядро сформированного биоценотического комплекса *Chamelea gallina* представляют семь видов, имеющих 100 % встречаемость. Влияние фактора сезонности на количественные показатели макрозообентоса не выявлено. Сопоставление полученных результатов с материалами прошлых лет указывает на квазистабильность развития макрозообентоса песчаной сублиторали западного Крыма после кризиса 1990-х гг.

Ключевые слова: макрозообентос, сезонная динамика, *Chamelea gallina*, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

Часто, в рамках мониторинговых исследований бентоса, приходится выполнять сопоставление данных, собранных разными авторами и в разное время. При этом отличия в полученных результатах обычно объясняются межгодовой изменчивостью, а различия в рамках года – сезонной составляющей развития донной фауны. Однако подобные однозначные заключения могут быть справедливы только в том случае, когда исключено (или учтено) влияние иных, иногда более сильных факторов, определяющих развитие бентоса. Многофакторность пространства, в котором находятся объекты исследования, определяет необходимость использования специальных подходов при сборе материала, или специального аппарата анализа, позволяющих корректно оценивать необходимую временную составляющую в показателях развития бентоса.

Важным фактором в подобных исследованиях является пространственная изменчивость бентоса. Ее известным примером в Черном море является вертикальная зональность развития донной фауны. От нижней границы обитаемого шельфа (для макрозообентоса это глубины 120–140 м) к верхним горизонтам сублиторали – происходит существенное увеличение разнообразия биотопических условий и соответствующее этим условиям изменение состава и количественного развития бентоса. Даже в пределах одного биотопа при переходе от центральной зоны – к его граничным участкам состав и количественное развитие донной фауны существенно изменяется. В мониторинговых исследованиях сезонного, межгодового или многолетнего аспектов развития бентоса, тем более на относительно мелководных участках акваторий с большой вариабельностью условий обитания, важным оказывается разграничение собственно временного тренда исследуемого параметра и его пространственной изменчивости. Одним из вариантов такого разграничения на методическом уровне является сбор материала с высокой координатной привязкой к определенному участку акватории, расположенному в пределах относительно однородного биотопа.

Основной целью настоящей работы было определение таксономического состава и сезонной изменчивости макрозообентоса в мелководном биотопе рыхлых грунтов у западного берега Крыма с использованием соответствующих методических подходов при сборе, статистической обработке и анализе материала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При изучении состава и временной динамики донного сообщества песчаной сублиторали у западных берегов Крыма был выполнен регулярный отбор проб дночерпателем Петерсена ($S=0,04 \text{ м}^2$) с мотобота «Вяземский» в точке с координатами $E 33,53135^\circ$, $N 44,6634^\circ$ и глубиной 11 м (район п. Учкучевка, западный Крым). В различные сезоны года с апреля 2010 г. по октябрь

2013 г. выполнено 17 бентосных съемок (каждая съемка представлена 6 дночерпательными пробами). В дальнейшем, при анализе материала мы будем оперировать понятием полигон, понимая под ним не просто привязку данных к отдельной точке пространства (станции), но и собственно временной аспект исследований. Промывка проб выполнена через сито с ячейей фильтрации 0,5 мм. В мерном цилиндре определялся объем поднятого дночерпателями грунта ($V_{пр}$). Кроме этого, в анализе учитывались такие факторы как год взятия пробы (Year), календарный (Cs; выполнена соответствующая оцифровка сезонов: 1–4) и биологический (Bs; биологическая зима – $T > 13^{\circ}\text{C}$, биологическое лето – $T < 13^{\circ}\text{C}$; оцифрованы соответственно как 1 и 2) сезоны, температура придонного горизонта воды (T) и последовательность временного ряда взятия проб (So; последовательные значения в порядке отбора проб: от 1 до 17).

Выполнено таксономическое определение до вида основных групп бентоса: Polychaeta, Arthropoda, Mollusca, Cnidaria и Bryozoa; представители Oligochaeta, Nemertea, Echinodermata и Rotifera до вида не идентифицированы. В анализе использованы биотические матрицы численности, сырой биомассы и индекса функционального обилия (ИФО) таксонов на дночерпательной площади $0,04\text{ м}^2$. Сырую массу двустворчатых моллюсков определяли после удаления мантийной жидкости.

Оценка степени однородности фаунистического состава станций (программа Cluster, пакет PRIMER) и определение основных комплексобразующих видов макрозообентоса (Simpser, пакет PRIMER) выполнены на лог-трансформированной матрице данных ИФО таксонов с встречаемостью более 20 %. В качестве меры сходства станций использован коэффициент сходства Брея-Куртиса. Прогностическая оценка накопленного числа видов на полигоне (статистика «Chao 2») выполнена в программе PRIMER.

Определение комбинации переменных в наибольшей степени влияющих на количественное развитие зообентоса выполнено с использованием рангового коэффициента корреляции Спирмана (ρ_w) (BIOINV, пакет PRIMER) [1]. Анализ выполнен по схеме [2] с использованием матрицы биотических данных (средних параметров численности и биомассы), трансформированных в степени 0,25 и матрицы трансформированных и нормализованных независимых переменных ($V_{пр}$, Year, Cs, Bs, T, So). Матрица биотических данных представлена как на уровне крупных таксонов (тип, класс), так и видовом уровне наиболее значимых для полигона форм бентоса.

Различие средних значений численности и биомассы макрозообентоса также оценивали на лог-трансформированных матрицах данных (ANOVA, пакет STATISTICA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономическое разнообразие. Донная макрофауна полигона на всем промежутке исследования представлена единым и стабильным во времени биоценотическим комплексом. На это указывает высокий общий уровень коэффициента фаунистического сходства станций, превышающий 60 % (рис. 1).

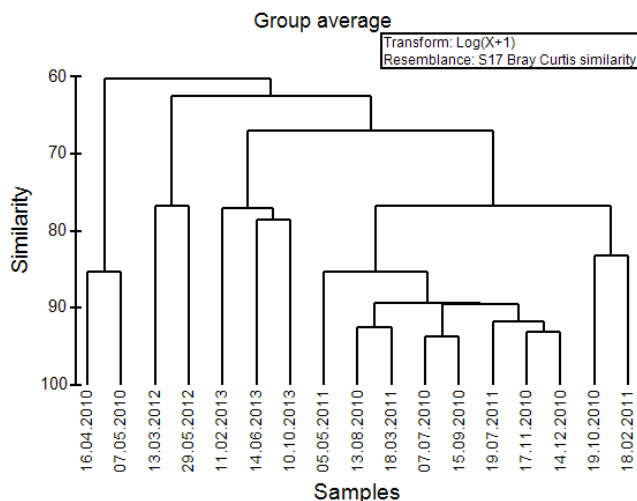


Рис. 1. Иерархическая дендрограмма станций всего временного ряда наблюдений

За весь период наблюдения в пробах отмечено 86 видов донной макрофауны: Annelida – 24, Arthropoda – 20, Mollusca (Bivalvia) – 14, Mollusca (Gastropoda) – 17, Varia – 11 видов. Последняя группа включает Cnidaria – 4, Bryozoa – 3, Phoronida – 1 вид и представителей Nemertea, Echinodermata и Porifera, которые до вида не идентифицированы. Прогностическая оценка накопленного числа видов указывает на теоретическую возможность обнаружения на полигоне до 141 вида макрозообентоса. Однако следует понимать, что указанная цифра может быть достигнута за счет случайных для рассматриваемого биотопа форм бентоса. Уже на стадии фактического обнаружения 86 видов 41 % из них встречены в одном из 17 случаев временного ряда наблюдений (табл. 1). Эти виды могут быть отнесены к категории относительно редких, или не типичных для рассматриваемого биотопа. Особо отметим обнаружение на полигоне гастропод *Philina* sp. и *O. erjavesciana*, являющихся особо редкими видами моллюсков в фауне Черного моря.

Таблица 1

Таксономический состав макрофауны полигона, ее численность (N, экз./м²), биомасса (B, г/м²) и встречаемость (p, %)

Таксон	N (Mean±SE)	B (Mean±SE)	p
1	2	3	4
PORIFERA			
Porifera g. sp.	0,7±0,5	0,004±0,003	12
CNIDARIA			
<i>Hydractinia cornea</i> (M. Sars, 1846)	98±54	0,002±0,001	24
Actinaria (<i>Sagartia elegans</i> ?)	1,2±0,7	0,017±0,011	18
<i>Aglaophenia pluma</i> (Linnaeus, 1758)	0,2±0,2	0,0005±0,0005	6
<i>Eudendrium ramosum</i> (?) (Linnaeus, 1758)	0,5±0,5	0,002±0,002	6
ANNELIDA			
Oligochaeta g. sp.	3±1	0,001±0,0004	41
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	0,2±0,2	0,0004±0,0004	6
<i>Aricidea claudiae</i> Laubier, 1967	4±2	0,002±0,001	35
<i>Cirriphorus harpogoneus</i>	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	0,5±0,3	0,0003±0,0002	12
<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845	1,0±0,8	0,0005±0,0003	12
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	1,0±0,8	0,001±0,0008	12
<i>Glycera alba</i> (Müller, 1776)	2±1	0,046±0,024	47
<i>Harmothoe</i> sp.	0,2±0,2	0,0002±0,0002	6
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6
<i>Janua pagenstecheri</i> (de Quatrefages, 1865)	1±1	0,0004±0,0004	6
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1869)	0,2±0,2	0,001±0,001	6
<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)	0,2±0,2	0,0005±0,0005	6
<i>Magelona rosea</i> Moore, 1907	15±6	0,011±0,005	77
<i>Micronephthys stammeri</i> (Augener, 1932)	83±22	0,019±0,003	100
<i>Maldanidae</i> gen.sp.	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6
<i>Nephtys cirrosa</i> (Ehlers, 1868)	57±12	0,109±0,024	100
<i>Orbiniidae</i> gen. sp.	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)	2,0±1,7	0,227±0,226	12
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	0,5±0,3	0,0005±0,0003	12
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843	1,0±0,5	0,0008±0,0004	24
<i>Pileolaria militaris</i> Claparède, 1870	0,2±0,2	0,0001±0,0001	6
<i>Spionidae</i> g.sp.	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6
<i>Spio filicornis</i> (Müller, 1776)	0,7±0,5	0,002±0,002	12
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	0,5±0,5	0,001±0,001	6
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)	0,2±0,2	0,0001±0,0001	6

1	2	3	4
NEMERTEA			
Nemertea g. sp.	7±2	0,010±0,004	65
ARTHROPODA			
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	2±1	0,010±0,005	35
<i>Ampelisca sevastopoliensis</i> Grintsov, 2010	0,5±0,5	0,001±0,001	6
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	33±9	1,484±0,543	94
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	0,2±0,2	0,00002±0,00002	6
<i>Atylus guttatus</i> (Costa, 1851)	0,2±0,2	0,0001±0,0001	6
<i>Atylus massiliensis</i> Bellan-Santini, 1975	0,7±0,5	0,0004±0,0003	12
<i>Bathyporeia gulliamsoniana</i> (Bate, 1857)	4±2	0,002±0,001	41
<i>Cumella limicola</i> Sars, 1879	5±5	0,001±0,001	6
<i>Cumella pygmaea</i> G.O. Sars, 1865	20±6	0,004±0,001	77
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6
<i>Diogenes pugilator</i> Roux, 1829	24±5	0,517±0,137	94
<i>Iphinoe elisae</i> Băcescu, 1950	0,2±0,2	0,002±0,002	6
<i>Liocarcinus vernalis</i> (Risso, 1816)	0,2±0,2	0,044±0,044	6
<i>Megaluropus agilis</i> Hoeck, 1889	6±3	0,001±0,001	29
<i>Monocorophium ascherusicum</i> (Costa, 1851)	0,7±0,4	0,001±0,0006	18
<i>Nannastacus euxinicus</i> Băcescu, 1951	0,2±0,2	0,00002±0,00002	6
<i>Paramysis</i> sp.	0,5±0,3	0,0002±0,0001	12
<i>Perioculodes longimanus</i> (Bate & Westwood, 1868)	9±4	0,008±0,006	41
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	0,5±0,5	0,0002±0,0002	6
<i>Upogebia pusilla</i> (Petagna, 1792)	0,2±0,2	0,00002±0,00002	6
MOLLUSCA (Bivalvia)			
<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	1±0,7	0,002±0,001	12
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	15±4	12,381±6,579	77
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	894±85	351,336±37,438	100
<i>Donax semistriatus</i> Poli, 1795	4±3	0,536±0,310	29
<i>Gibbomodiola adriatica</i> (Lamarck, 1819)	0,7±0,7	0,0003±0,0003	6
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	75±9	1,200±0,291	100
<i>Lentidium mediterraneum</i> (Costa, 1829)	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6
<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	910±181	2,380±0,524	100
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	10±6	0,008±0,005	29
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	8±2	0,097±0,051	77
<i>Papillicardium papillosum</i> (Poli, 1791)	0,5±0,3	0,0009±0,0007	12
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	22±8	1,988±0,726	82
<i>Spisula subtruncata</i> (Costa, 1778)	81±38	17,880±12,498	88
<i>Tellina fabula</i> (Gmelin, 1791)	127±55	1,087±0,466	100
MOLLUSCA (Gastropoda)			
<i>Bela nebula</i> (Montagu, 1803)	3,0±0,7	0,022±0,007	59
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa, 1778)	7±2	0,014±0,004	59
<i>Chrysallida terebellum</i> (Philippi, 1844)	1,5±0,9	0,001±0,0004	18
<i>Chrysallida interstincta</i> Adams J. 1797	4,8±1,5	0,003±0,001	47
<i>Cyclope neritea</i> (Linnaeus, 1758)	9±2	1,483±0,333	88
<i>Cylichnina umbilicata</i> (Montagu, 1803)	10±2	0,009±0,003	82
<i>Ebala pointeli</i> (de Folin, 1868)	1,7±0,8	0,001±0,0005	29
<i>Hydrobia</i> sp. (?= <i>Ecrobia ventrosa</i> (Montagu, 1803))	63±14	0,080±0,017	100
<i>Pusillina inconspicua</i> (Alder, 1844)	1,0±0,4	0,003±0,002	24
<i>Nassarius reticulatus</i> (Linnaeus, 1758)	4±1	2,971±0,803	53
<i>Odostomia eulimoides</i> Hanley, 1844	11±3	0,008±0,002	65
<i>Odostomia erjaveciana</i> Brusina, 1869	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6
<i>Philina</i> sp.	0,3±0,3	0,0003±0,0003	6
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	1,0±0,4	8,298±6,270	24

Окончание таблицы 1

1	2	3	4
<i>Retusa robagliana</i> (P. Fischer, 1869)	1,7±1,7	0,001±0,001	6
<i>Rissoa membranacea</i> (Adams J., 1800)	0,2±0,2	0,001±0,001	6
<i>Rissoa parva</i> (Da Costa, 1778)	1,2±0,8	0,003±0,002	18
<i>Rissoa</i> sp. (juv.)	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6
BRYOZOA			
<i>Cryptosula pallasiana</i> (Moll, 1803)	0,8±0,4	0,008±0,004	24
<i>Schizomavella auriculata</i> (Hassall, 1842)	0,2±0,2	0,0002±0,0002	6
<i>Schizomavella linearis</i> (Hassall, 1841)	0,1±0,1	0,0004±0,0004	6
PHORONIDA			
<i>Phoronis</i> sp.	5±2	0,004±0,002	41
ECHINODERMATA			
Holothuroidea	0,2±0,2	0,0004±0,0004	6
CHORDATA (Ascidacea)			
<i>Eugyra adriatica</i> Drasche, 1884	0,2±0,2	0,0003±0,0003	6

Семь видов, имеющих 100 % встречаемость, формируют ядро донного биоценотического комплекса полигона. Это двустворчатые моллюски *Ch. gallina* (хамелея), *L. divaricata* (люцинелла), *G. minima*, *T. fabula*, гастропода *Hydrobia* sp. и два вида полихет *N. cirrosa*, *M. stammeri* (табл. 1). Абсолютным лидером (= руководящей формой донного комплекса) среди них является *Ch. gallina* (относительный вклад в среднее внутрикомплексное сходство 81,6 %); на втором и третьем месте *L. divaricata* и *G. minima* (соответственно 7,0 и 2,4 %).

Общее количество обнаруженных на полигоне видов превосходит аналогичные данные, приводимые для верхней краевой зоны биоценоза хамелеи у берегов Крыма периода 1960–1970-х гг. (глубина ~7 м, 66 видов, [3]). Различия в основном касаются представленности в биоценозе хамелеи немассовых форм бентоса. Виды же, имевшие ранее встречаемость более 50 %, не утратили своих позиций и в современных сборах. Кроме хамелеи это двустворчатые моллюски *L. divaricata*, *S. subtruncata* и рак-отшельник *D. pugilator*.

Количественное развитие. В среднем около 81 % от общей численности бентоса составляют двустворчатые моллюски (из них хамелея – 34 %); Gastropoda, Annelida, Arthropoda и Varia соответственно имеют 5, 6, 4 и 5 %. По биомассе абсолютными лидерами также являются двустворчатые моллюски – около 96 % (из них хамелея – 90 %). Gastropoda, Annelida, Arthropoda и Varia имеют соответственно 4, 0,1, 0,5 и 0,01 %.

Разброс средних за весь период наблюдения по численности макрозообентоса составлял 1158–4950 экз./м², по биомассе – 78,7–638,1 г/м². Однако, следует обратить внимание на то, что на протяжении длительных периодов донная макрофауна имеет некоторые константные (отсутствие различия соответствующих средних) уровни количественного развития (рис. 2). По численности этот ряд включает наблюдения с июля 2010 по июль 2011 гг. (F=1,094; p=0,384), по биомассе – с апреля 2010 г по июль 2011 г (F=1,188; p=0,315). Соответствующие этим рядам средние составляют 2282±118 (Mean±Std.Err) экз./м² и 478,6±20,5 г/м².

Полигон расположен у верхней краевой зоны биоценоза хамелеи в Черном море, для которой характерны более низкие уровни развития бентоса в сравнении с его основной зоной (глубина 25 м). Например, для периода 1960–1970-х гг. эти различия по биомассе составляли в среднем 2,5 раза (соответственно 270 и 110 г/м² [3]). Данные, полученные для относительно константных (см. выше) рядов, превышают аналогичные средние, приводимые для всего диапазона глубин биоценоза хамелеи (7–30 м) у берегов Крыма периода 1960–1970-х гг. (1670 экз./м² и 226,5 г/м² [3]) и фактически совпадают с таковыми для периода 1980–2004 гг. (2547 экз./м² и 494,9 г/м² [4]).

Максимумы численности бентоса отмечены в начальный (07.05.2010 г., 182,2 экз./0,04 м²) и финальный (2013 г., 153–198 экз./0,04 м²) периоды наблюдений (рис. 2 А). Кроме хамелеи (65 экз.), в формирование первого пика плотности основной вклад внесли двустворчатые моллюски *T. fabula* (37 экз./0,04 м²) *L. divaricata* (22) и *S. subtruncata* (17) (рис. 3). Наиболее высокие значения численности бентоса в 2013 г обусловлены массовым развитием *L. divaricata* (61–124 экз./0,04 м²), превысившим таковые хамелеи в 2–5 раз.

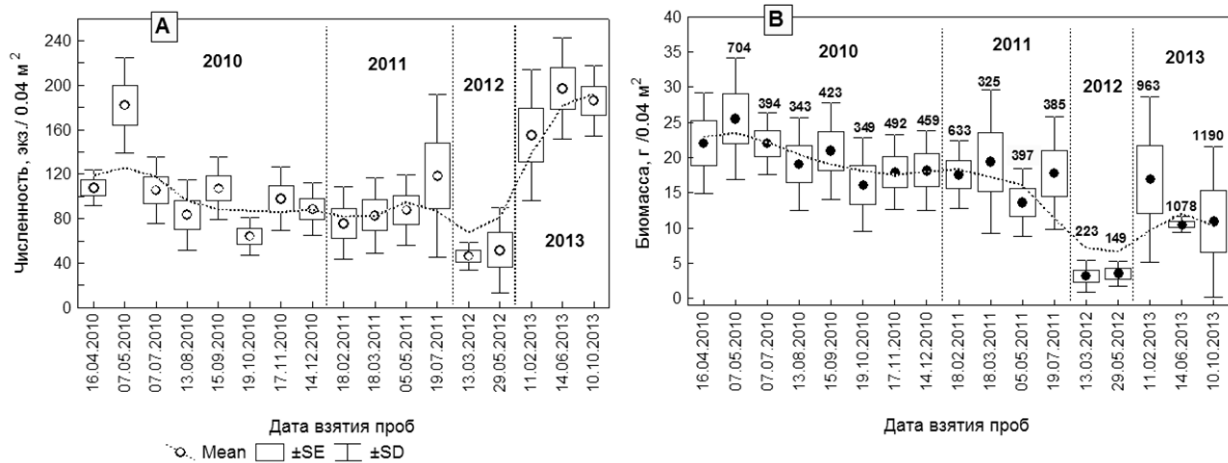


Рис. 2. Динамика численности (А) и биомассы (В) макрозообентоса. При каждом значении биомассы даны средние объемы (см³) дночерпательных проб

Общий диапазон варьирования средней биомассы *Ch. gallina*, выступающей в качестве руководящего вида одноименного биоценотического комплекса, составляет 50,1–541,2 г/м², в среднем – 351,3±37,4 г/м², что в 2,5 раз превосходит известные аналогичные данные для берегов Крыма периода 1960–1970 гг. (138 г/м² [3]) и полностью соответствует таковым 1980–2004 гг. (375,1 г/м² [4]).

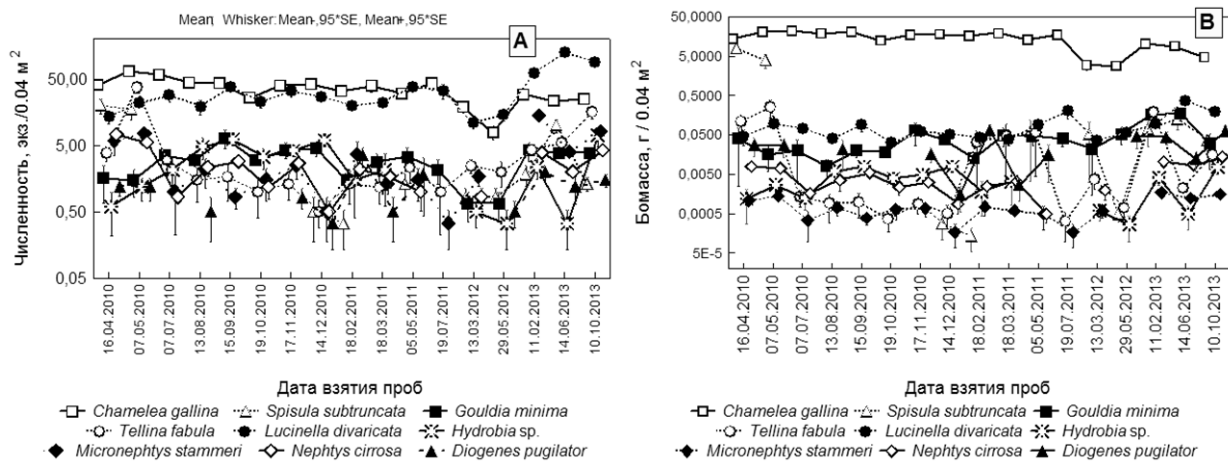


Рис. 3. Динамика численности (А) и биомассы (В) основных видов макрозообентоса

Практически на всем временном ряду отмечается «согласованное» численное лидерство двух моллюсков – *Ch. gallina* и *L. divaricata* (рис. 3 А). Их средняя доля в общей численности макрозообентоса имеет сходные интервалы варьирования (соответственно 12–55 и 12–66 %), однако разнонаправленные тенденции изменения: снижения (в случае с *Ch. gallina*) и возрастания (*L. divaricata*) численной доли моллюсков. После марта 2012 г. наблюдается резкое снижение доли руководящего вида комплекса – хамелеи и выход на первые позиции люциnellы, выступавшей до этого в роли субдоминанта. Отмеченное в феврале 2011 г. снижение доли люциnellы в общей биомассе бентоса, нарушившее отмеченный баланс представленности видов, было вызвано попаданием в дночерпательную пробу крупного моллюска *R. venosa*.

Средняя доля *Ch. gallina* в общей биомассе бентоса составляет 61–99, *L. divaricata* – 0,2–3,5 % (рис. 4 В). На финальном отрезке наблюдений, как и в случае с численностью, отмечается возрастание весовой доли люциnellы и снижение хамелеи.

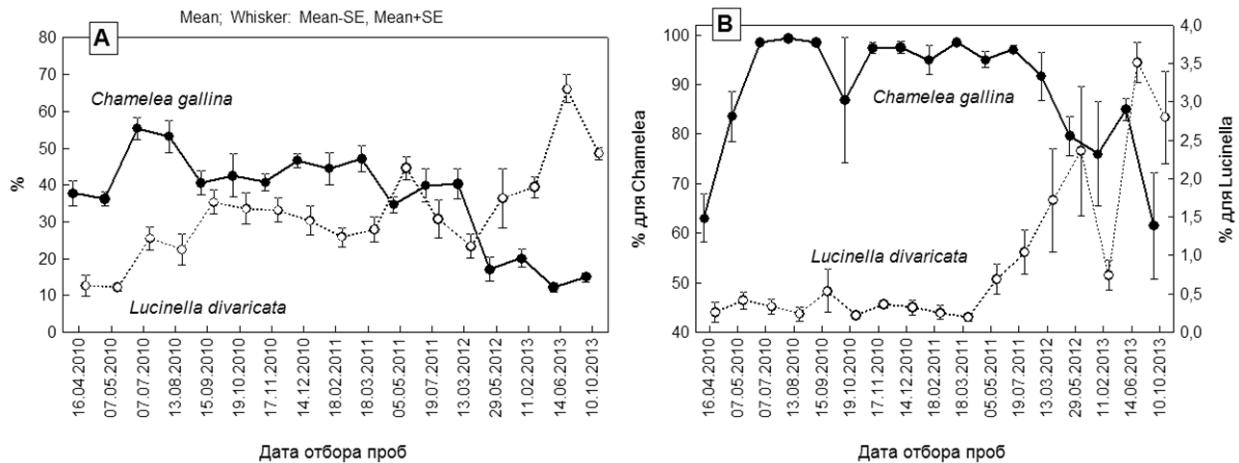


Рис. 4. Представленность (в %) *Chamelea gallina* и *Lucinella divaricata* в общей численности (А) и биомассе (В) макрозообентоса

В общей биомассе макрозообентоса, кроме имеющей абсолютное лидерство *Ch. gallina*, следует обратить внимание на другую двусторку – *S. subtruncata*. После двух месяцев наблюдений (апрель – май 2010 г.), в течение которых данный вид выступал в качестве субдоминанта в комплексе хамелеи, поселение *S. subtruncata* на полигоне фактически перестало регистрироваться, или было представлено недавно осевшей молодью.

Сопоставление современных данных по полигону с имеющимися (для сходных глубин) материалами по западному Крыму прошлых лет показало наличие в целом квазистабильности развития макрозообентоса песчаной сублиторали данного региона в 2000–2010-е гг. после кризиса 1990-х на уровне, близком началу 1970-х гг. (рис. 5). Отмеченные многолетние изменения связаны с известной реакцией количественного развития бентоса, и в первую очередь его руководящей формы – *Ch. gallina*, в ответ на органическое обогащение прибрежных акваторий, пик которого приходится на 1990-е гг. [4–6].

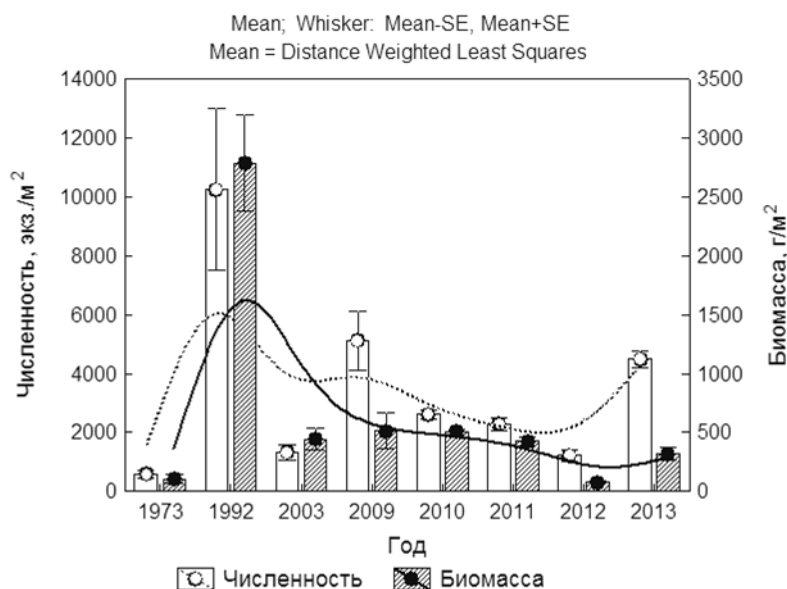


Рис. 5. Многолетняя динамика численности и биомассы макрозообентоса в районе п. Учкеевка. При построении графика использованы первичные материалы предыдущих лет из базы данных отдела Экологии бентоса ИнБЮМ

Размерная структура поселений двустворчатых моллюсков. Динамика количественного развития бентоса определяется балансом пополнения молодью поселений составляющих его видов и их элиминацией. В периоды массового размножения отдельных видов следует ожидать резкое увеличение численности их поселений и бентоса в целом. Элиминация отдельных форм бентоса может существенно снижать общие показатели биомассы: чем более крупный организм подвергается элиминации, тем более существенными оказываются потери в весовом выражении. Смертность молоди донных организмов на ранних этапах развития, в силу ее малого индивидуального веса, в меньшей степени определяет динамику параметра общей биомассы поселения данного вида и бентоса в целом. Чем более рассинхронизированы у разных видов процессы размножения и элиминации, тем более сглаженной может оказываться кривая общей динамики численности или биомассы бентоса. Это, в определенном смысле, аксиомы в вопросе динамики количественного развития бентоса. Для раскрытия составляющих данного процесса важно знание циклов размножения и, соответственно этому, временной динамики размерно-возрастной структуры поселений отдельных, и в первую очередь наиболее массовых видов. Таковыми на полигоне являются: по биомассе – *Ch. gallina*, по численности – *Ch. gallina* и *L. divaricata*.

Размерная структура поселения хамелеи имеет бимодальный характер, не зависящий от сезона исследований (рис. 6 А). Первый пик численности приходится на молодью длиной до 2 мм, второй – 12–14 мм. Существование подобной внутригодовой стабильности в размерной структуре поселений моллюсков более характерно для видов, обитающих в относительно константных условиях среды, когда размножение и пополнение популяции молодью происходит круглый год. Примером такого рода является размерно-возрастная структура поселений другой двустворки – *Modiolula phaseolina*, основная зона обитания которой в Черном море располагается на глубинах более 40–50 м [7].

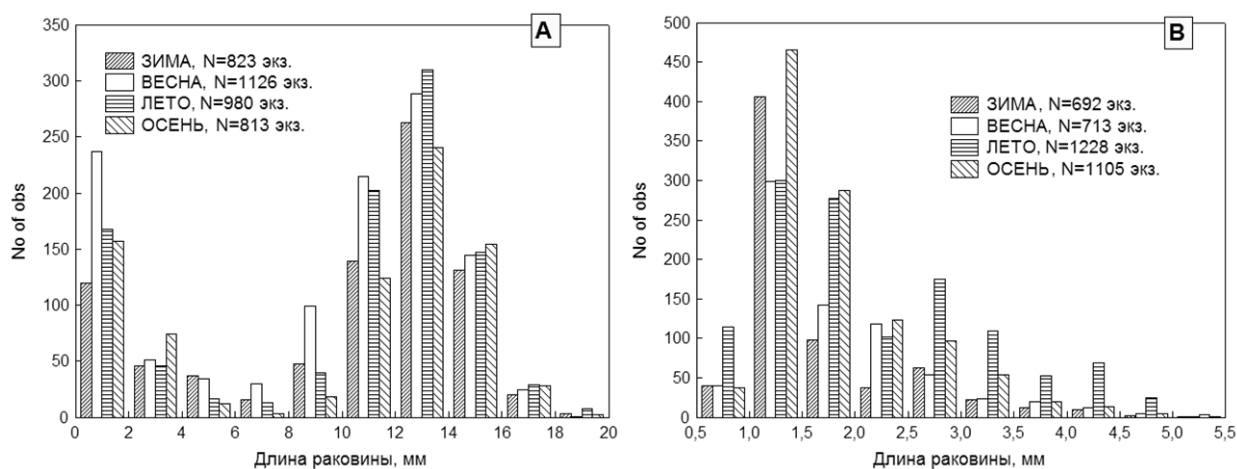


Рис. 6. Размерная структура поселения *Chamelea gallina* (А) и *Lucinella divaricata* (В) в биотопе песка района пос. Учкуевка

В отличие от *M. phaseolina* размножение (созревание гонад) *Ch. gallina* в Черном море у берегов Крыма происходит в теплое время года (июль – сентябрь), и совпадает с началом прогрева водных масс до 14–15 [8] – 20–21°C [9]. Различия в годовом термическом режиме в разных районах побережья может приводить к появлению более раннего весеннего пика нереста [8]. Пребывание личинок *Ch. gallina* в планктоне регистрируется до декабря [10] – декабря–февраля [11]. Таким образом, несмотря на относительную теплолюбивость данного вида моллюсков, за счет вероятностного весеннего периода размножения и пролонгации пребывания личинок в планктоне в холодное время года можно говорить о достаточно растянутом периоде возможного пополнения популяции молодью. Кроме этого, в Черном море для относительно теплолюбивых форм бентоса известен эффект ложного пополнения популяции: молодью, не растущая зимой и возобновляющая рост во время весеннего повышения температуры, была названа «резервной»

[12]. Ее присутствие в поселениях моллюсков в зимний и ранневесенний период обусловлены эффектом замедления роста, а не нового оседания.

Обратимся далее к гистограммам, приводимым [9] при анализе размерно-возрастной структуры поселения хамелеи у берегов Севастополя. На фоне движения пика плотности моллюсков «младшего» возрастного класса в течение года в поселении постоянно присутствует молодь размером до 2 мм: ~10 % – зимой, 8–34 % – весной, 2–17 % – летом и 2–36 % – осенью. Здесь также не наблюдается строгой привязки пика плотности недавно осевшей молодежи к определенному сезону года. Кроме этого, можно заметить наличие стабильного во времени пика плотности «старшего» возрастного класса моллюсков. Его модальное значение остается фиксированным в области 18–20 мм весной, летом и осенью.

Вышесказанное позволяет говорить о не случайности результатов, полученных нами в отношении *Ch. gallina*. По-видимому, структура в виде двух основных пиков плотности в размерно-частотном распределении моллюсков – является типичной и характерной для развитых поселений *Ch. gallina*.

Доля моллюсков размером более 6 мм (второй пик плотности), по биомассе составляющая 99,3–99,7 % (от общей биомассы данного вида), даже при наличии значительных флуктуаций первого (младшего) размерно-частотного пика является определяющей в формировании весовой представленности данного вида в общей биомассе бентоса, и в конечном счете определяет динамику последней.

Анализ временной динамики размерной структуры поселения *L. divaricata* осложнен отсутствием данных по размножению этого вида в Черном море. Здесь мы не находим исключительных периодов «пополнения» поселений люцинеллы молодеью; пик плотности моллюсков размером 1–1,5 мм присутствует во все сезоны года (рис. 6 В). Во все сезоны года присутствует и молодь размером до 1 мм. Однако, ее большее количество в летний период позволяет сделать предположение о наличии именно летнего максимума размножения. Пик плотности моллюсков длиной 1–1,5 мм является абсолютным, и только летом и зимой отмечается менее выраженный пик в размерном диапазоне 2,5–3 мм.

При наличии столь стабильной во времени размерной структуры поселений двух базовых видов моллюсков, определяющих основные показатели количественного развития макрозообентоса, становятся понятными основные причины сглаженности и относительной стабильности рассмотренного ранее (см. рис. 2 А, В) временного ряда численности и биомассы.

Многомерный анализ. Динамика численности и биомассы отдельных крупных таксонов макрозообентоса (*Bivalvia*, *Gastropoda*, *Arthropoda*, *Annelida* и *Varia*) и макрозообентоса в целом на всем интервале наблюдений в большой степени зависит от объема дочерпательных проб (по численности) и комбинации анализируемых переменных (по биомассе) (табл. 2). Ранговая корреляция между анализируемыми таксонами и сезоном (как календарным, так и биологическим) во всех случаях не превышает 0,17.

Таблица 2

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмана (ρ_w) и переменные, с которыми наиболее тесно коррелируют временные ряды таксонов в ранге типов и классов

Таксон	На основе численности		На основе биомассы	
	ρ_w	Переменные	ρ_w	Переменные
Annelida	0,634 (<0,1)	Vпр	0,445 (<0,17)	Cs+Year+Vпр+Bs
Bivalvia	0,687 (<0,05)	Vпр	0,590 (<0,07)	So+Vпр
Gastropoda	0,083	Cs+Vпр	0,302 (<0,1)	So+Vпр
Arthropoda	0,068	Vпр	0,057	Cs
Varia	0,389 (<0,09)	So+Year	0,168	So
Макрозообентос как целое	0,691 (<0,05)	Vпр	0,566 (<0,08)	So+Vпр

Примечание к таблице. В скобках указаны абсолютные значения ранговых корреляций с таксонами переменных Bs и Cs.

Анализ зависимости семи наиболее значимых видов макрозообентоса (имеющих 100 % встречаемость) от комплекса исследуемых переменных дал в целом сходные результаты (табл. 3). Динамика их суммарной численности и биомассы является определяющей в общей динамике бентоса, что проявилось в их сходной статистической зависимости от $V_{пр}$ (по численности) и комбинации переменных $So+V_{пр}$ (по биомассе). Во всех случаях наиболее высоких значений ранговых корреляций среди переменных фигурирует $V_{пр}$: или отдельно (для *M. stammeri*), или в комбинации с So и $Year$. Ранговая корреляция численного или весового развития рассматриваемых видовых таксонов с календарным или биологическим сезоном года не превышает 0,25.

Таблица 3

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмана (ρ_w) и переменные, с которыми наиболее тесно коррелируют временные ряды семи наиболее значимых видов

Таксон	На основе численности		На основе биомассы	
	ρ_w	Переменные	ρ_w	Переменные
<i>Chamelea gallina</i>	0,487 (<0,07)	$So+V_{пр}$	0,601 (<0,08)	$So+ Year+V_{пр}$
<i>Gouldia minima</i>	0,277 (<0,19)	$V_{пр}$	0,298 (<0,07)	$So+ Year+V_{пр}$
<i>Tellina fabula</i>	0,416 (<0,08)	$Cs+So+ Year+V_{пр}$	0,310 (<0,25)	$V_{пр}+Bs+T$
<i>Lucinella divaricata</i>	0,728 (<0,07)	$Year+V_{пр}$	0,314 (<0,19)	$Year+V_{пр}+ T$
<i>Hydrobia sp.</i>	0,208 (<0,21)	$Cs+So$	0,151	Cs
<i>Micronephytys stammeri</i>	0,556 (<0,1)	$V_{пр}$	0,464 (<0,1)	$V_{пр}$
<i>Nephtys cirrosa</i>	0,193 (<0,07)	$V_{пр}$	0,349 (<0,07)	$So+V_{пр}$
Суммарно по 7 видам	0,714 (<0,08)	$V_{пр}$	0,593 (<0,09)	$So+V_{пр}$

Примечание к таблице. См. табл. 2.

Экологические индексы. Диапазон варьирования средних значений индекса Шеннона весьма широк: по численности от 1,8 до 2,9 (рис. 7 А), при среднем значении 2,3 бит/экз., по биомассе – от 0,1 до 1,3 (рис. 7 В), при среднем 0,5 бит/г. Относительно низкие значения индекса разнообразия черноморского бентоса, рассчитанного по биомассе, – явление обычное и связано с монодоминантностью, или, по терминологии А. А. Шорыгина [13], с островерхостью черноморских биоценозов. Наиболее сильно эта островерхость на полигоне выражена с июля 2010 г по март 2012 г, когда доля руководящего вида биоценоза – *Ch. gallina* в общей биомассе зообентоса достигала 87–99 % (см. рис. 4 В).

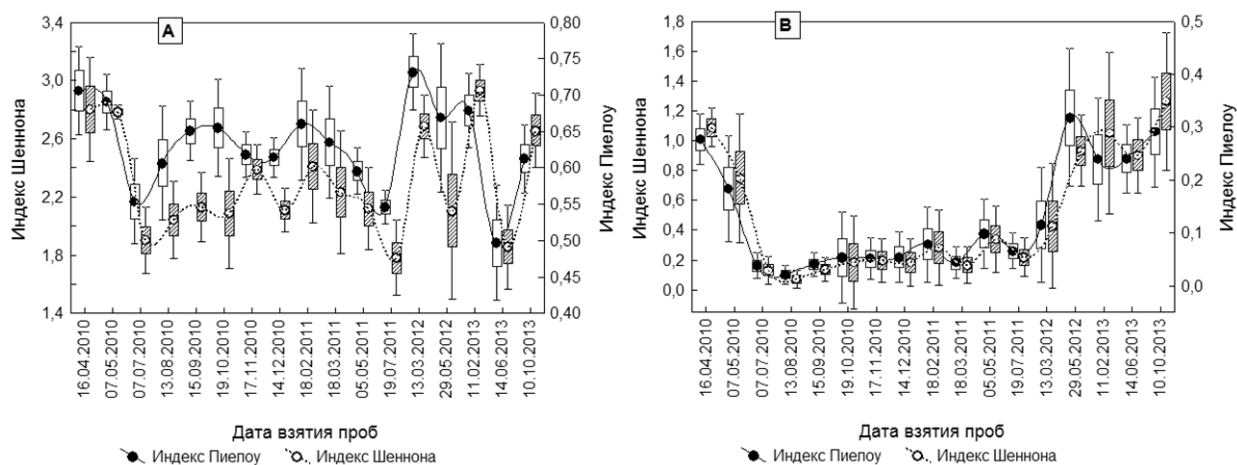


Рис. 7. Динамика индексов Шеннона и Пиеλου по численности (А) и биомассе (В) макрозообентоса

Среди переменных, оказывающих наибольшее влияние на индексы видового разнообразия (Шеннона) и выравненности (Пиелу), а также на количество регистрируемых в пробах видов сезонность отсутствует (табл. 4). Наиболее выраженной статистической зависимостью оказалась между экологическими индексами, рассчитанными на основе биомассы видов и комбинацией переменных So+Year. Последнее хорошо иллюстрируется на графике (см. рис. 7 В), указывающем на наличие последовательных, в том числе межгодовых, изменений разнообразия бентоса. При этом мы обращаем внимание на квазифлуктуацию значений индекса разнообразия между двумя относительно константными уровнями. С июля 2010 г по март 2012 г ($F=1,407$, $p=0,202$) среднее значение индекса Шеннона находилось на уровне 0,2 бит/г., в апреле – мае 2010 и мае 2012 – октябре 2013 – на более высоком уровне константности ($F=1,307$, $p=0,288$), в среднем 1,0 бит/г.

Таблица 4

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмана (ρ_w) и переменные, с которыми наиболее тесно коррелируют экологические индексы

Индекс	На основе численности		На основе биомассы	
	ρ_w	Переменные	ρ_w	Переменные
Шеннона	0,310 (<0,1)	Year+Vпр+T	0,598 (<0,17)	So+Year
Пиелу	0,166 (<0,05)	So+Vпр+T	0,586 (<0,07)	So+Year
Число видов	0,472 (<0,02)	Vпр		

Примечание к таблице. См. табл. 2.

Фактор объема дночерпательных проб. Наш выбор включения в многомерный анализ объема дночерпательных проб в качестве одной из переменных, влияющих на регистрируемые показатели развития бентоса, не случаен. При отборе проб в биотопе песка дночерпателями типа «Океан» или «Петерсена» объем приносимого материала, в силу относительно высокой плотности грунта, бывает различным. Часто это различие трудно оценить на глаз, и оно просто не учитывается, иногда – делаются пометки, что дночерпательная проба не полная и может быть использована с определенными поправками на репрезентативность.

В задачу данной работы не входило детальное описание влияния фактора объема дночерпательных проб на полученные результаты. Здесь, с некоторыми комментариями, мы только акцентируем внимание на необходимости учета данного фактора в прибрежных гидробиологических исследованиях.

Существенное влияние фактора объема проб на полученные результаты в нашем исследовании проявилось как в чистом виде, так и в комбинации с другими переменными. Наиболее сильное чистое влияние объема проб отмечено в отношении параметра численность (для макрозообентоса в целом, крупных таксонов – Annelida и Bivalvia, суммарно и отдельно для некоторых из группы наиболее значимых видов) и количества обнаруженных в пробах видов макрозообентоса (см. табл. 2–4). Для биомассы (макрозообентос в целом, Bivalvia, суммарно для группы из семи наиболее значимых видов) отмечен высокий уровень связи с комбинацией двух переменных: объема дночерпательных проб и последовательного временного ряда данных (см. табл. 2, 3). В связи с отмеченной зависимостью полученных результатов от переменной объема дночерпательных проб становится понятной причина относительно низких значений биомассы и численности зообентоса (недоучет зообентоса) в съемках 2012 г. (см. рис. 2). Именно в этот период объем дночерпательных проб был минимальным (менее 250 см³).

ВЫВОДЫ

1. В течение всего цикла наблюдений (с апреля 2010 г. по июль 2013 г.) на полигоне зарегистрировано 86 видов макрозообентоса. Средняя доля руководящего вида сформированного здесь биотического комплекса *Ch. gallina* в общей биомассе бентоса в среднем колеблется в пределах 61–99 %. Ядро комплекса представлено семью видами, имеющими 100 % встречаемость. Кроме *Ch. gallina* это двустворчатые моллюски *L. divaricata*, *G. minima*, *T. fabula*, гастропода *Hydrobia* sp. и два вида полихет *N. cirrosa*, *M. stammeri*.

2. В ходе выполненного исследования влияние фактора сезонности на численность, биомассу, а также индексы видового разнообразия Шеннона, выровненности Пиелу и количество регистрируемых видов макрозообентоса в биотопе песка у западных берегов Крыма – не выявлено. Во всех случаях коэффициенты ранговой корреляции Спирмана между указанными параметрами развития макрозообентоса и сезоном исследования не превышают 0,25.

3. Полученные результаты позволяют говорить о необходимости учета фактора объема дночерпательных проб как одного из ключевых в репрезентативной оценке количественного развития бентоса.

4. Сопоставление современных данных по полигону с имеющимися (для сходных глубин) материалами по западному Крыму прошлых лет показало наличие в целом квазистабильности развития макрозообентоса песчаной сублиторали данного региона в 2000–2010-е гг. после кризиса 1990-х – на уровне близком началу 1970-х гг.

Благодарности. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта PERSEUS EC Project No. 287600.

Список литературы

1. Clarke K. R. PRIMER v5: User Manual / K. R. Clarke, R. M. Gorley – Tutorial. Primer–E: Plymouth, 2001. – 92 p.
2. Field J. G. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns / J. G. Field, K. R. Clarke, R. M. Warwick // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1982. – 8. – P. 37–52.
3. Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря / М. И. Киселева – Киев: Наук. думка, 1981. – 165 с.
4. Ревков Н. К. Количественное развитие макрозообентоса и его многолетняя динамика / Н. К. Ревков // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 144–152.
5. Ревков Н. К. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Черное море) / Н. К. Ревков // Карадаг – 2009: Сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины: [Ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 251–261.
6. Ревков Н. К. К вопросу о реакции Черноморского макрозообентоса на эвтрофирование / Н. К. Ревков, Н. А. Валовая, Е. А. Колесникова, Т. В. Николаенко, В. К. Шаляпин // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. – Севастополь, 1999. – С. 199–212.
7. Ревков Н. К. Рост, размножение и структура популяций *Mytilaster lineatus* и *Modiolus phaseolinus* в Черном море: автореферат дисс. на соискание научн. степени канд. биол. наук / Н. К. Ревков; Ин-т биологии южных морей. – Севастополь, 1989. – 25 с.
8. Петров А. Н. Исследование экологии моллюсков с применением некоторых индексов (на примере черноморских двустворок): автореферат дисс. на соискание научн. степени канд. биол. наук / А. Н. Петров; Ин-т биологии южных морей. – Севастополь, 1990. – 24 с.
9. Чухчин В. Д. Биология размножения *Venus gallina* L. (Lamellibranchia) в Черном море / В. Д. Чухчин // Бентос. – Киев: Наук. думка, 1965. – С. 15–23.
10. Казанкова И. И. Сезонная динамика личинок двустворок и их вертикальное распределение в прибрежном планктоне внешнего рейда Севастопольской бухты (Черное море) / И. И. Казанкова // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 59–63.
11. Виноградова З. А. Материалы по биологии моллюсков Черного моря / З. А. Виноградова // Тр. Карадагской биол. станции. – 1950. – 9. – С. 100–159.
12. Киселева М. И. Особенности размерного состава популяций двустворчатых моллюсков, обитающих в разных биотопах / М. И. Киселева // Гидробиол. журн. – 1978. – Т. 14, №1. – С. 54–58.
13. Шорыгин А. А. О биоценозах / А. А. Шорыгин // Бюлл. МОИП. Отдел. биол. – 1955. – Т. 60, вып. 6. – С. 87–98.

Ревков М. К., Тимофеев В. А., Лисицкая О. В. Склад і сезонна динаміка макрозообентосу локального біотичного комплексу *Chamelea gallina* (західний Крим, Чорне море) // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2014. Вип. 11. С. 247–259.

В період з квітня 2010 р. по жовтень 2013 р. виконано дослідження таксономічного складу і сезонних змін макрозообентосу в біотопі піску біля західних берегів Криму. Зареєстровано 86 видів, ядро сформованого біоценотичного комплексу *Chamelea gallina* представляють 7 видів, що зустрічаються у 100 %. Впливу фактору сезонності на кількісні показники макрозообентосу не виявлено. Порівняння отриманих результатів з матеріалами минулих років вказує на квазистабілізацію розвитку макрозообентосу піщаної субліторалі західного Криму після кризи 1990-х рр.

Ключові слова: макрозообентос, сезонна динаміка, *Chamelea gallina*, Чорне море.

Revkov N. K., Timofeev V. A., Lisitskaya E. V. Composition and seasonal dynamics of macrozoobenthos in local biotic complex *Chamelea gallina* (western Crimea, Black Sea) // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2014. Iss. 11. P. 247–259.

The studies of taxonomic composition and seasonal changes of macrozoobenthos community inhabiting biotope of sand along the western coast of Crimea for the period April 2010 – October 2013 had been fulfilled. 86 macrozoobenthos species was registered. The core of biocenotic complex *Chamelea gallina* is formed by 7 species with 100 % occurrence. The influence of seasonality factor for quantitative indicators of macrozoobenthos was not found. Comparison of the results obtained with the materials of previous years indicates quasistabilization sandy sublittoral macrozoobenthos development of western Crimea after the crisis of the 1990's.

Key words: macrozoobenthos, seasonal dynamics, *Chamelea gallina*, the Black sea.

Поступила в редакцию 20.04.2014 г.