

Макрозообентос

7.1. Донные сообщества

7.1.1. 1970—1983 гг.

К началу 1970-х годов прогрессирующее изъятие и загрязнение речного стока, развитие судоходства, расширение сети морских портов и другие виды антропогенного вмешательства в экосистему СЗЧМ привели к уменьшению видового богатства, изменению роли некоторых массовых видов, появлению и натурализации новых видов в донной фауне региона. В результате этого в 1970—1980-х годах стали возникать новые биоценозы на месте процветавших здесь прежде, но деградировавших бентосных сообществ.

Наиболее глубокие нарушения в экосистеме СЗЧМ вызвало антропогенное эвтрофирование и его последствия — придонная гипоксия и заморы бентоса. В районах развития этих явлений наблюдались изменения качественного состава бентоса, резкие колебания численности и биомассы руководящих видов основных донных биоценозов, приводящие к сукцессии (обратимой или необратимой) — изменению структуры биоценоза вплоть до замены доминирующего вида.

В основу настоящего обзора положены результаты обработки проб бентоса, собранных в районах между речий и заливах СЗЧМ в 1974-1978, 1981-1983 и 1985 гг. на 220 станциях с использованием литературных данных (Замбриборщ и др., 1973; Повчун, 1983, 1987а, б; Золотарев, Повчун, 1986; Золотарев, 1987).

В монографии «Биология северо-западной части Черного моря» (1967) для СЗЧМ указано свыше 300 таксонов беспозвоночных макрозообентоса. За вычетом видов тех групп, которые мы не определяли до вида (губки, гидроиды, турбеллярии, немертины, олигохеты, мшанки, кумовые, амфиподы), остается 180 видов.

В 1970-х годах в СЗЧМ мы обнаружили ПО таксонов макрозообентоса, в том числе 1 вид кишечнорастных, 46 — полихет, 1 — щупальцевых (форонид), 14 — ракообразных, 42 — моллюсков, 1 — иглокожих, 3 — обо-

лочников. В 1981 — 1983 и 1985 гг. в этой части моря найдены всего 63 вида: кишечнополостных — 1, полихет — 28, форонид — 1, ракообразных — 9, моллюсков — 22, иглокожих — 1, оболочников — 1.

Помимо уменьшения количества видов в конце 1970 — начале 1980-х годов наблюдались изменения в распределении основных массовых групп (полихет, моллюсков).

В 1980-х годах по сравнению с 1953—1960 гг. в районах междуречий СЗЧМ количество видов полихет сократилось с 29 до 17. Исчезли или стали очень редкими относительно стенобионтные виды полихет — *Phyllodoce tuberculata*, *Platynereis dumerilii*, *Terebellides stroemi*, *Pomatoceros triqueter*, *Spirorbis pusilla*, сократился ареал *Melinna palmata*. В то же время с середины 1970-х годов наблюдалось расширение ареалов эврибионтных видов *Neanthes succinea*, *Harmothoe imbricata* и нового вселенца *Polydora limicola*.

Количество видов моллюсков в зонах влияния Дуная и Днепра уменьшилось по сравнению с 1950-ми годами вдвое. На Одесской банке их численность в 1970-х годах сократилась незначительно, а в 1980-х — почти в 3 раза. Очень редко стали встречаться *Calyptrea chinensis*, *Acanthocardia paucicostata*, *Abra nitida*, зато значительно увеличился ареал *Mya arenaria*.

Свидетельством эвтрофикации вод СЗЧМ в 1970—1980-х годах явилось массовое развитие в бентосе приустьевых, прибрежных районов и лиманов мелких детритоядных организмов — полихет (*Spio filicornis*, *Prionospio cirrifera*, *P. limicola*, *Heteromastus fdiformis*, *Capitella capitata*) и олигохет. Из них виды *P. limicola*, *H. fdiformis* и *C. capitata* относятся к «прогрессивным по отношению к загрязнению» (Досовская, 2002). В приустьевых районах максимальная численность собирающих детрит полихет (Spionidae) составила 2100 экз. м⁻², заглатывающих грунт полихет (Capitellidae) — 600, олигохет — 300 экз. м⁻². В лиманах количество собирающих детрит полихет было значительно выше (в Малом Аджалькском в среднем 3020 экз. м⁻²).

В период с 1970 по 1985 г. в районах междуречий СЗЧМ, Тендровском, Ягорлыцком и Каркинитском заливах были зарегистрированы и описаны 9 основных донных биоценозов, приведенных ниже.

Биоценоз *Lentidium mediterraneum* в 1970—1972 гг. занимал узкую прибрежную песчаную полосу от Днепровско-Бугского лимана до Жебрианской бухты (Замбриборщ и др., 1973). Следует отметить, что в 1970—1980-х годах эту зону мы не исследовали, так как отбор проб осуществлялся лишь на глубине более 6,5 м.

В биоценозе зарегистрировано 19 видов. Основными (характерными) видами биоценоза (встречаемость 50—100 %) были: *L. mediterraneum*, *Chamelea gallina*, *Cerastoderma lamarcki*, *Tritia reticulata*, *Diogenes pugilator*, *Balanus improvisus*, *Crangon crangon*, *Gammarus subtypicus*. Средняя биомасса зообентоса (105 г·м⁻²) соответствовала среднему уровню 1954—1960 гг. (116 г·м⁻²), но средняя и максимальная численность в 1970-х годах (1100 и 15 200 экз. м⁻²) были ниже, чем в прежние годы (5450 и 130—150 тыс. экз. м⁻²). Данные о биомассе и численности в биоценозе корбуломии (лентидиума) в 1950-х годах взяты из работы В.П. Закутского и К.А. Виноградова (1967).

Биоценоз *Mya arenaria*. Появление нового биоценоза обусловлено вселением моллюска *M. arenaria* в СЗЧМ и его успешной акклиматизацией в



прибрежных и приустьевых районах, а также лиманах. Впервые биоценоз описал Ф.С. Замбриборщ и соавт. (1973). Согласно этому описанию, в 1970—1972 гг. он уже занимал обширные участки в районе от Днепровско-Бугского лимана до Жебриянской бухты на илисто-песчаных и песчаном грунтах на глубине 3—16 м. В дальнейшем биоценоз регистрировался в 1970-х годах на тех же участках на глубине 6—20 м (Лосовская, 1987), а в 1980-х годах — и на Одесской банке, у северной оконечности о-ва Тендровская Коса и в подводном желобе между Одесской банкой и берегом на илистых, илисто-песчаных грунтах и заиленном ракушечнике, на такой же глубине (Лосовская, Рытикова, 1987; Воробьева, Синегуб, 1990).

Средняя численность организмов макрозообентоса в биоценозе мии на протяжении 15 лет увеличилась (772 экз.м⁻² в 1970—1972 гг., 1220 — в 1977-1978 гг., 1938 - в 1983 г., 1343 экз.м⁻² - в 1985 г.). Средняя биомасса выражалась цифрами одного порядка (149—299 г.м⁻²), некоторое ее снижение наблюдалось лишь в 1982—1983 гг. после ряда «заморных» лет. Количество таксонов в биоценозе мии менялось незначительно от 24 до 31, лишь в 1983 г. в нем было отмечено только 17 видов (Замбриборщ и др., 1973; Лосовская, 1987; Лосовская, Рытикова, 1987; Воробьева, Синегуб, 1990).

Табл. II.7.1 отражает постепенное изменение качественного состава характерных видов биоценоза мии за 15 лет. Появление в нем мидии можно объяснить тем, что в 1982—1983 гг. биоценоз развивался на Одесской банке, на месте существовавшего там в конце 1970-х годов биоценоза мидии, о чем будет сказано ниже. В 1985 г. кроме мии и мидии в составе характерных форм отмечены только оппортунистические виды полихет *N. succinea* и *P. limicola*.

Биоценоз *Chamelea gallina* был обнаружен в 1977—1978 гг. лишь на двух участках: на Одесской банке и в восточной части Каркинитского залива (глубина 7—10 м, грунт песчано-ракушечный). В биоценозе отмечено 48 таксонов, среди которых (кроме *Ch. gallina*) выявлено 6 основных форм: *S. filicornis*, *P. limicola*, *Capitomastus minimus*, *M. galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus*, *L. mediterraneum*. Средняя численность зообентоса в этом сообществе составила 1636 экз.м⁻², средняя биомасса — 302,1 г.м⁻² (Лосовская, 1987).

ТАБЛИЦА II.7.1. Характерные формы биоценоза мии в 1970—1985 гг.

Вид	Период			
	1970—1972	1975—1978	1982—1983	1985
<i>Mya arenaria</i>	+	+	+	+
<i>Cerastoderma lamarcki</i>	+	-	-	-
<i>Balanus improvisus</i>	+	-	-	-
<i>Tritia reticulata</i>	+	-	-	-
<i>Lentidium mediterraneum</i>	+	-	-	-
<i>Harmothoe imbricata</i>	+	+	+	-
<i>Neanthes succinea</i>	-	+	+	+
<i>Heteromastus filiformis</i>	-	+	-	-
<i>Melinna palmate</i>	-	+	-	-
<i>Polydora limicola</i>	-	-	+	+
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	-	-	+	+

Биоценоз *Mytilus galloprovincialis* в период исследований претерпевал большие количественные и структурные изменения, связанные в основном с регулярно повторявшимися (начиная с 1973 г.) заморами донной фауны. Впервые регрессивную сукцессию биоценоза мидии в условиях замора (резкие колебания количественных показателей, упрощение структуры и даже замену руководящего вида) мы наблюдали в августе—сентябре 1974 г. в районе Дунай-Днестровского междуречья и мелководья южнее о-ва Тендровская Коса (Досовская, 1977). В результате замора сократилось количество видов биоценоза, на порядок величин уменьшилась численность организмов, на 2 порядка — их биомасса, в том числе резко снизились численность и биомасса руководящего вида. На одном участке (мелководье южнее о-ва Тендровская Коса) сообщество мидии временно сменилось сообществом *T. reticulata*, на двух других (район Дунай-Днестровского междуречья) — сообществом *M. arenaria*.

С прекращением придонной аноксии и гипоксии начался процесс восстановления биоценоза мидии — прогрессивная сукцессия: увеличилось количество видов, численность и биомасса бентоса. Особенно быстро возросла численность за счет мелких полихет-оппортунистов и молоди мидии. В июне 1975 г. этот биоценоз занял свое прежнее положение в районе Дунай-Днестровского междуречья, однако в августе—сентябре здесь снова наступил замор донной фауны. Подобная обратимая сукцессия является причиной неоднородной структуры, неравномерного количественного развития биоценоза, разной степени доминирования в нем руководящего вида на разных участках и в разные годы.

В начале 1980-х годов наблюдались сукцессионные изменения донного сообщества и на Одесской банке (Лосовская и др., 1990). В 1977—1978 гг. здесь был зарегистрирован типичный биоценоз мидии, который характеризовался высокими средними количественными показателями мидии (2400 экз. м⁻², 2500 гм⁻²) и всего бентоса (3600 экз.м⁻², 2600 гм⁻²), значительным количеством видов (40) и высокой степенью доминирования лидирующего вида (78—98 % общей биомассы бентоса).

В 1983 г., после ряда заморных лет, средняя численность и средняя биомасса мидий на Одесской банке уменьшились соответственно на 2 и 3 порядка. Общая численность организмов бентоса снизилась на порядок, биомасса — на 2 порядка, количество видов сократилось до 14. Изменился и состав характерных форм сообщества: из него выпали моллюски-фильтраторы, полихеты эпифауны, характерный вид биоценоза мидии *P. cirrifera* сменился оппортунистическим *P. limicola*. Руководящим видом в этом районе стала *M. arenaria*.

В 1985 г., после предшествовавшего маловодного года с благоприятным кислородным режимом в придонном слое воды, средняя численность мидий на Одесской банке возросла на порядок, а их биомасса — на 2 порядка. Мидия доминировала на 7 из 12 станций (69—99 % общей биомассы бентоса). Видовой состав донной фауны оказался вдвое богаче, чем в 1983 г., возросла средняя численность организмов бентоса, на порядок — их биомасса. Структура сообщества восстановилась не полностью, в частности состав его характерных форм значительно отличался от такового

конца 1970-х годов. Характерным видом биоценоза мидии стала *M. arenaria*, которая доминировала на 4 станциях.

Замор донной фауны наблюдался и в западной части Каркинитского залива осенью 1978 г. В районе поднятия Шмидта изучали восстановление мидийной банки после замора (Повчун, 1983, 1987а, б). В результате замора численность мидии уменьшилась на порядок, биомасса — на 2 порядка, однако доминирование этого вида сохранилось. Восстановление сообщества длилось 2 года: возрастали общее число видов и их количественные показатели. Через 2 года сообщество мидии достигло состояния равновесия: было зарегистрировано наибольшее количество таксонов, характерными оставались одни и те же виды, развивались и стенобионтные виды (в частности, губки). В 1982 г. зафиксировано новое нарушение сообщества.

Несмотря на негативные последствия заморозов, биоценоз мидии в 1970—1980-х годах занимал значительные площади в Днепровско-Днестровском и Дунай-Днестровском междуречьях (на глубине 9—35 м), в районе Днепровско-Каркинитского мелководья, а также в западной части Каркинитского залива и у Тарханкутского п-ова (на глубине 28—35 м).

В условиях эвтрофирования СЗЧМ показатели развития организмов бентоса в биоценозе мидии не только не уменьшились, но даже увеличились: средняя плотность в начале 1970-х годов составляла 1030 экз. м⁻², средняя биомасса — 337 гм⁻². В 1975—1978 гг. эти показатели на илах составляли 1220 и 253, на ракушечнике — 1510 экз. м⁻² и 627 г м⁻² соответственно.

В 1980-х годах они были значительно выше: 2190 экз. м⁻² и 945 гм⁻² — в 1983 г., 2700 экз. м⁻² и 1319 гм⁻² — в 1985 г.

В районах междуречий количество видов в биоценозе мидии также увеличилось (35 — в 1970-1972 гг., 45 — в 1982-1983 гг., 50 — в 1985 г.). В 1977—1978 гг. на всей акватории СЗЧМ, включая заливы, были зарегистрированы 68 таксонов (Замбриборщ и др., 1973; Досовская, 1987; Досовская, Рытикова, 1987; Воробьева, Синегуб, 1990).

Состав характерных видов биоценоза значительно изменился: из списка выпали моллюск-фильтратор *C. lamarecki* и тесно связанная в своем местобитании с раковинами моллюсков полихета *Ph. tuberculata*, зато появились оппортунистические виды полихет — *N. succinea* и *P. limicola*. В 1985 г. только эти виды и *M. arenaria* составили ядро биоценоза мидии. Те же виды были основными в биоценозе *M. arenaria*, только мия и мидия как бы поменялись местами (табл. И.7.1, II.7.2). Несмотря на совершенно одинаковый качественный состав характерных форм в биоценозах мии и мидии в 1985 г., коэффициент общности видов между этими сообществами составил всего 30,8, т. е. они были достаточно обособлены.

Сукцессию биоценоза мидии в условиях эвтрофирования СЗЧМ можно, по-видимому, рассматривать как пример саморегуляции сообщества при изменениях окружающей среды.

Биоценоз *Melinna palmata*. В 1970-х годах, как и в 1954—1960 гг., мелинновый ил занимал центральную часть Дунай-Днестровского междуречья и подводный желоб между Одесской банкой и берегом, подходя почти вплотную к Днепровско-Бугскому лиману. Для данного биоценоза были наиболее характерны глубина 15—28 м и неплотные илистые грунты.

ТАБЛИЦА II.7.2. Характерные формы биоценоза мидии в 1970—1985 гг.

Вид	Период			
	1970—1972	1975—1978	1982—1983	1985
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	+	+	+	+
<i>Cerastoderma lamarcki</i>	+	—	—	—
<i>Harmothoe imbricata</i>	+	+	+	—
<i>Harmothoe reticulata</i>	—	+	+	—
<i>Phyllodoce tuberculata</i>	+	—	—	—
<i>Neanthes succinea</i>	—	+	+	+
<i>Prionospio cirrifera</i>	+	+	+	—
<i>Polydora limicola</i>	—	—	+	+
<i>Mya arenaria</i>	—	—	—	+

В 1975—1978 гг. биоценоз мелинны в районе Дунай-Днестровского междуречья состоял из 26 таксонов беспозвоночных, среди которых чаще всего встречались полихеты из рода *Nephtys*, мидия и мия. Средняя численность организмов бентоса составляла 2608 экз. м⁻², средняя биомасса — 162 гм⁻² (Досовская, 1987).

В 1978 и 1981 гг. это сообщество было обнаружено и в восточной части Каркинитского залива на совершенно несвойственном для мелинны биотопе — илесто-ракушечном грунте с филофорой и глубине всего 6—9 м. Причиной этого явления можно, по-видимому, считать эвтрофирование прибрежной части залива под влиянием сточных вод, сбрасываемых с рисовых чеков (Досовская, 1987), вследствие того, что *M. palmata* — собиратель детрита.

В 1982—1983 гг. биоценоз мелинны не выявлен севернее разреза м. Большой Фонтан — о-в Тендровская Коса, и только южнее в центральной и восточной частях региона сохранился участок мелинного ила. На ряде станций, где прежде доминировала *M. palmata*, попадались лишь фрагменты ее трубок; на трех из них не было ни одного живого представителя макрозообентоса, на одной выявлены только полихеты — *N. succinea*, *N. hombergii* и *H. filiformis*. Некоторые участки дна уже были заселены сообществами мии, мидии и нерейса. Численность мелинны на сохранившемся участке ила колебалась от 60 до 470 экз. м⁻², биомасса — от 4 до 10 гм⁻² (Досовская, Рытикова, 1987). В то же время в придунайском районе моря на 2 станциях был отмечен типичный биоценоз мелинны, где ее численность составляла 5850 и 10 830 экз. м⁻², а биомасса — 408 и 972 г- м⁻² (Досовская, Рытикова, 1987). В 1985 г. в районах междуречий СЗЧМ биоценоз мелинны отсутствовал.

Массовую гибель *M. palmata*, деградацию и исчезновение одноименного биоценоза в районе Дунай-Днестровского междуречья довольно трудно объяснить заморами, так как взрослые особи этого вида достаточно устойчивы к неблагоприятному газовому режиму (Досовская, 1962; Драголи, 1963). Остается лишь предположить, что в периоды длительной гипоксии погибает молодь мелинны, развивающаяся в толще ила. Из-за отсутствия у *M. palmata* планктонной личинки ее биоценоз не может восстанавливаться,

подобно биоценозу мидии, вследствие оседания личинок, приносимых из других районов моря.

Биоценоз *Neanthes succinea*. Это новое для СЗЧМ сообщество, которое прежде отмечалось только в опресненных лиманах (Марковский, 1954). В море данный биоценоз образовался, вероятно, вследствие деградации и гибели на отдельных участках сообществ мидии и мелинны. Оппортунистический вид *N. succinea*, в высшей степени эврибионтный, имеющий планктонную личинку и обладающий высоким репродуктивным потенциалом, быстро заполняет экологические ниши, которые освобождаются в результате полной или частичной гибели бентоса. Массовому развитию эстуарного вида *N. succinea* и появлению биоценоза нерейса в СЗЧМ способствовали как интенсификация заморозов донной фауны, так и распроснение акватории междуречий в многоводные годы.

В 1982—1983 гг. биоценоз *N. succinea* располагался в Приднепровско-Бугском районе на трех отдельных участках, в Дунай-Днестровском междуречье — на прибрежном участке южнее устья Днестровского лимана и в придунайском районе. В этом биоценозе было зарегистрировано 19 видов, из них 4 характерных — *N. succinea*, *M. arenaria*, *H. imbricata* и *P. limicola*. Биомасса бентоса очень низкая (1,9—13,8 г·м⁻²), так как все виды моллюсков представлены исключительно молодью. Средняя численность составляла 1453 экз. м⁻². В придунайском районе был обнаружен субценоз *N. succinea* + *H. arenaria* с достаточно большой биомассой (206 г·м⁻²), в основном за счет биомассы мидии (Досовская, Рытикова, 1987).

В 1985 г. биоценоз *N. succinea* выделили только в Приднепровско-Бугском районе: на северо-западе Одесской банки (на песчаном ракушечнике), в центральной части (на черных илах и заиленном ракушечнике) и возле устья Березанского лимана (на иле с фрагментами трубок мелинны) (Воробьева, Синегуб, 1990; наши данные). Средняя численность зообентоса в биоценозе составила 3081 экз.·м⁻², средняя биомасса — 40,6 г·м⁻² (Воробьева, Синегуб, 1990). Характерными видами биоценоза кроме нерейса оказались *M. arenaria*, *S. filicomis* и *H. filiformis*.

П.Н. Золотарев (1987) указывает, что биоценоз *N. succinea* регулярно отмечается с 1980 г. как в районе Дунай-Днестровского междуречья, так и на Одесской банке. Однако, изучая динамику этого сообщества, он пришел к выводу, что биоценоз нерейса в СЗЧМ является временным, и его появление связано с возникновением регулярно повторяющихся заморозов. В таком случае развитие биоценоза *N. succinea* может служить индикатором ухудшения условий среды в той или иной акватории (Досовская, 2002).

Биоценоз *Mytilaster lineatus* был обнаружен в 1977—1978 гг. в Тендровском и Ягорлыцком заливах и в восточной, мелководной части Каркинитского залива. В биоценозе отмечено 43 таксона, характерными формами оказались *M. lineatus*, *Harmothoe reticulata*, *M. palmata* и *Polititapes aurea*. Средняя численность организмов бентоса составила 1202 экз. м⁻², биомасса — 136,2 г м⁻² (Досовская, 1987). В 1983 г. сообщество *M. lineatus* обнаружено всего на одной станции в западной части Тендровского залива, но здесь биомасса мидий была выше, чем биомасса митилястера (Досовская, Рытикова, 1987).

Биоценоз *Abra nitida*. В 1980—1981 гг. это сообщество находилось в северо-западной части Каркинитского залива, на подводной илистой равнине севернее района поднятия Шмидта (глубина 27—34 м, глинистые илы) (Золотарев, Повчун, 1986). Л.В. Арнольди (1949) в 1930-х годах выделял зону «синдесмиевого ила» в центральной части залива. В сообществе абры отмечено 23 вида. Средняя численность бентоса составила 520 экз. м⁻², средняя биомасса — 54,2 г м⁻². В число характерных форм кроме абры вошли *N. hombergii*, *Pectinaria koreni*, *M. palmata*, *Phoronis psammophila*, *Parvicardium exiguum*, *Abra renieri*, *Eugyra adriatica* (Повчун, 1986).

В период исследований район развития сообщества *A. nitida* частично совпадал с биоценозом мидии, который описал Л.В. Арнольди (1949). Замена сообщества сестонофагов (мидии) на сообщество детритофагов (абры) в северо-западной части Каркинитского залива может свидетельствовать об изменении режима в этой части водоема в сторону эвтрофикации (Золотарев, Повчун, 1986).

Биоценоз *Nephtys hombergii*, В 1981 — 1982 гг. сообщество нефтиса занимало большую территорию илистой равнины в центральной части Каркинитского залива на глубине 25—32 м, а также понижения дна вокруг мидийных банок на глубине 35—38 м. В биоценозе обнаружен 21 вид, средняя численность макробентоса — 70 экз. м⁻², средняя биомасса — 10,4 г м⁻². Доля руководящего вида составила 23 % общей биомассы бентоса, характерными в сообществе оказались всего 2 вида — *N. hombergii* и *A. nitida* (Золотарев, Повчун, 1986; Повчун, 1986).

В 1930-х годах на месте сообщества нефтиса находилось сообщество *A. nitida* (Арнольди, 1949). П.Н. Золотарев и А.С. Повчун (1986) полагают, что появление биоценоза нефтиса, в котором руководящим является один из наиболее устойчивых к загрязнению видов — *N. hombergii*, указывает на эвтрофикацию и загрязнение центральной части Каркинитского залива. Это сообщество можно, по-видимому, рассматривать как индикаторное (Досовская, 2002),

Итак, в период активизации хозяйственной деятельности человека (1970—1985) были выявлены основные тенденции изменений структуры и количественных характеристик бентосных сообществ северо-западного шельфа:

1. Развитие новых биоценозов. Причиной появления биоценоза *M. agenaria* в СЗЧМ явилась интенсификация морского судоходства, а дальнейшего его процветания и распространения — антропогенное эвтрофирование морской среды, особенно в приустьевых акваториях. Эвтрофирование, массовые заморы и заиление грунтов, также имеющие антропогенное происхождение, послужили причинами развития индикаторных сообществ *N. succinea* (в районах междуречий) и *N. hombergii* (в Каркинитском заливе).

2. Увеличение численности организмов вследствие массового развития в условиях эвтрофикации мелких форм (полихет, олигохет), а также за счет молодежи моллюсков в периоды восстановления донной фауны после заморы. В биоценозах *Ch. gallina* и *M. galloprovincialis* средняя численность бентоса повысилась, по сравнению с 1954—1960 гг. (Досовская, 1987), и продолжала возрастать в период исследований (в биоценозах мидии и мии).

3. Изменение состава характерных форм (самой устойчивой части сообщества) основных биоценозов (мидии, мии) в сторону уменьшения и замены их оппортунистическими видами — *N. succinea*, *P. limicola* и *M. ageneria*, из которых два последних являются недавними вселенцами в Черном море.

7.1.2. 1984—2002 гг.

Сводный список макрозообентоса СЗЧМ за всю историю исследования насчитывает 419 таксонов, в том числе червей — 146, ракообразных — 111, моллюсков — 84, прочих — 78.

Первый список донной макрофауны этого региона был опубликован в 1967 г. и включал (по современной синонимии) 326 таксонов: червей — 102, ракообразных — 83, моллюсков — 72, прочих — 69 (Виноградов и др., 1967). Согласно современной точке зрения, состав, количественные показатели макрозообентоса и их распределение на акватории СЗЧМ до начала 1970-х годов характеризовались как стабильные (Закутский, Виноградов, 1967), так как сезонные флуктуации численности и биомассы в тот период имели сравнительно небольшую амплитуду.

В 2896 пробах, которые мы собрали в СЗЧМ на протяжении 1973—2003 гг. в морских и береговых экспедициях, зарегистрировано 304 таксона макробентоса (червей — 98, ракообразных — 102, моллюсков — 68, прочих — 36) (табл. II.7.3). Наибольшего развития достигали эвригалинные, эвритермные, эвриоксибионтные и эвритопные виды.

Характер донной фауны СЗЧМ морской. Основная часть макрофауны имеет средиземноморско-атлантическое происхождение (Мордухай-Болтовской, 1972). Фауна пресноводного и понто-каспийского реликтового комплексов представлена значительно меньшим количеством видов и встречается исключительно в приустьевых участках рек и лиманах. По мере продвижения от вершин лиманов к морю видовое разнообразие и количественное развитие представителей этих комплексов снижаются, а численность видов средиземноморско-атлантического происхождения, наоборот, увеличивается. Единственным представителем понто-каспийского комплекса, широко распространенным в настоящее время на песчаной сублиторали (0—1 м) опресненных районов СЗЧМ, является бокоплав *Pontogammarus maoticus*.

В последние 30 лет не проводились специальные исследования таких сложных в систематическом отношении групп, как губки, кишечнополостные, немертины и турбеллярии, поэтому общее количество их представителей в 1973—2003 гг. (21 таксон) было намного ниже, чем до 1967 г. (81 таксон).

Распределение качественного состава бентоса по районам СЗЧМ неравномерно и в значительной мере отражает степень их изученности. Так, на 2061 станциях, расположенных в Приднепровско-Бугском районе, зарегистрированы 209 таксонов, в Дунай-Днестровском междуречье (674 станции) — 161, в Каркинитском заливе (115 станций) — 166, в Центральном районе (46 станций) — 107.

ТАБЛИЦА II.7.3. Количество таксонов макрозообентоса СЗЧМ

Систематическая группа	СЗЧМ			Район СЗЧМ (1973—2003)			
	До 1967 г.	1973—2003 гг.	За весь период	ПДБР	ДДМ	Каркинитский залив	Центральный
Porifera	20	6	20	6	2	1	2
Coelenterata	27	9	29	4	5	4	3
Hydrozoa	24	5	25	2	3	1	1
Scyphozoa	—	1	1	—	—	1	—
Anthozoa	3	3	3	2	2	2	2
Turbellaria	23	1	23	1	1	1	1
Nemertini	11	3	11	2	2	3	2
Polychaeta	63	66	82	47	39	50	33
Oligochaeta	4	28	29	2	1	1	1
Sipunculida	1	—	1	—	—	—	—
Phoronidea	1	1	1	1	1	1	1
Bryozoa	9	6	10	6	2	1	2
Crustacea	83	102	111	81	64	52	28
Cirripedia	3	3	3	3	1	1	1
Decapoda	18	18	19	15	12	12	1
Mysidacea	8	8	9	8	5	4	3
Cumacea	9	10	11	7	7	5	2
Anisopoda	2	3	3	3	2	2	1
Isopoda	11	17	18	8	12	7	2
Amphipoda	32	43	48	37	25	21	18
Pantopoda	2	1	2	—	1	1	1
Mollusca	72	68	84	50	36	43	26
Loricata	1	1	1	1	1	1	—
Gastropoda	34	34	43	27	13	14	10
Bivalvia	37	33	40	22	22	28	16
Echinodermata	2	3	4	1	2	3	2
Chordata	8	6	8	4	3	5	5
Tunicata	7	6	7	4	3	5	5
Acrania	1	—	1	—	—	—	—
Insecta, личинки	—	4	4	4	2	—	—
Всего	326	304	419	209	161	166	107

Примечание. Здесь и в табл. II.7.7: ПДБР — Приднепровско-Бугский район, ДДМ — Дунай-Днепровское междуречье.

Донные отложения на большей части СЗЧМ представлены преимущественно песчано-ракушечными грунтами с разной степенью заиления и илами. Основу численности макрозообентоса в прибрежной зоне составляют ракообразные, полихеты и двустворчатые моллюски, основу биомассы — моллюски, ракообразные и полихеты. С увеличением глубины показатели ракообразных резко снижаются. На глубине более 10 м на илистых грунтах, как правило, доминируют полихеты, на песчано-ракушечных — двустворчатые моллюски.

В СЗЧМ есть отдельные участки, донная фауна которых выделяется богатым качественным составом и относительно высокими количественными показателями. Это Ягорлыцкий залив (Приднепровско-Бугский ра-



йон), прибрежная зона о-ва Змеиный (Дунай-Днестровское междуречье) (Синегуб, 2001), Малое филлофорное поле (восточная часть Каркинитского залива) (табл. II.7.4). Они характеризуются относительно стабильными показателями гидрологического и гидрохимического режимов, более высокой, по сравнению с другими участками, соленостью воды, разнообразием биотопов, массовым развитием макрофитов.

Основными формами антропогенного воздействия, вызвавшими наиболее заметные фаунистические и биоценотические изменения макрозообентоса СЗЧМ, являются антропогенное эвтрофирование, техногенное преобразование экосистем — рефулирование песка, проведение дноуглубительных работ, дампинг грунта, берегоукрепительное строительство в прибрежной зоне, сброс хозяйственно-бытовых и пресных вод, а также применение донных тралов для добычи рыбы, случайная интродукция видов и др.

Наиболее масштабными, как по охваченной акватории, так и по степени воздействия на макрозообентос и его сообщества, оказались последствия эвтрофирования — заморы, вызванные гипоксией придонного слоя воды. Они характерны для многих окраинных морей, но наиболее выражены во внутренних морях (Черном, Азовском, Балтийском), принимающих значительный эвтрофированный поверхностный сток. Коренная перестройка экосистемы СЗЧМ стала развиваться в начале 1970-х годов. Первый замор на акватории Дунай-Днестровского междуречья был зарегистрирован в сентябре 1973 г. (Сальский, 1977), во время которого на площади более 3500 км² погибло около 500 000 т донных животных (Зайцев, 1998).

Схема развития заморов по Ю.П. Зайцеву (Зайцев, 1989) выглядит следующим образом. Избыточное поступление с эвтрофированным речным стоком органических и биогенных веществ в морскую среду влечет за собой вспышку численности фитопланктона и увеличение масштабов «цветения» воды, что, в свою очередь, приводит к возрастанию численности и биомассы ряда фито- и детритоядных животных зоопланктона. В процессе отмирания организмы фито- и зоопланктона оседают на дно, образуя рыхлый слой толщиной до нескольких сантиметров. При замедленном вертикальном перемешивании водных масс в придонном слое создается дефицит кислорода (гипоксия), что вызывает массовую гибель донных и придонных животных — замор. Как правило, заморы бентоса начинались в июле—ав-

ТАБЛИЦА II.7.4. Характеристика макрозообентоса некоторых участков СЗЧМ

Район	Период	Количество станций	Глубина, м	Количество таксонов	Средняя	
					численность, экз. · м ⁻²	биомасса, г · м ⁻²
Ягорлыцкий залив	1988	36	0—6	96	4083	383,6
Прибрежная зона	1997—1999	38	0—5	46	35 072	11 421,6
о-ва Змеиный	1984—1992	21	10—20	81	4995	4637,0
Малое филлофорное поле	2000	15	5—11	75	1886	230,0

густе в мелководных (10—15 м), наиболее эвтрофированных приустьевых районах, смещаясь к сентябрю—октябрю на глубину 25—30 (40) м, и прекращались с наступлением осенней изотермии, при усилении ветрового и турбулентного перемешивания воды.

В начальной стадии замора происходило обеднение качественного состава бентоса в результате гибели ракообразных и других подвижных видов эпифауны. Часть короткоциклических видов полихет могла развиваться в прежнем режиме и даже давать вспышки численности. В Дунай-Днестровском междуречье, где заморы носили более регулярный и продолжительный характер, чем в Приднепровско-Бугском районе, ракообразные встречаются преимущественно либо на глубине менее 10 м, либо на границе Филлофорного поля Зернова, т. е. за пределами зоны гипоксии.

При продолжительном заморе погибала часть полихет и двустворчатых моллюсков, что приводило к снижению количественных показателей бентоса. Наиболее устойчивыми к гипоксии в условиях СЗЧМ оказались полихеты родов *Neanthes*, *Nephtys*, *Polydora*, *Heteromastus*, *Melinna*, моллюски *Nassarius*, *Mya*, актиния *Actinothoe*. Значительной устойчивостью к дефициту кислорода, благодаря герметически закрывающимся створкам и наличию в тканях гемоглобина, обладает моллюск-аутоакклиматизант *Anadara inaequalis*.

Зоны гипоксии в отдельные годы сохранялись от 1 до 3—4 мес, охватывая до 66 % площади СЗЧМ (Зайцев и др., 1985). В зависимости от длительности и интенсивности заморозов ежегодная смертность макрозообентоса составляла 30—90 %. Общие потери донных животных на протяжении 1973—1990 г. достигли 60 млн т (Зайцев, 1992).

Наиболее значительный урон заморы нанесли популяции мидии, запасы которой в 1960-е годы в СЗЧМ оценивались более чем в 9 млн т (Петров, Повчун, 1985). В период заморозов наибольшая смертность (70—100 %) характерна для самых крупных, плодовых мидий. Сравнительно высокая смертность (50—80 %) наблюдалась также среди молодежи. Минимальная смертность при гипоксии, длящейся свыше 2 недель, отмечена среди моллюсков длиной 20—30 мм (Shurova, 2000). В результате этого в зонах замора резко возросла доля мелкоразмерных мидий, что негативно сказалось на их репродуктивной способности. К концу 1980-х годов величина возможного промыслового изъятия мидий снизилась с 1,0 до 0,1 млн т (Черноусов и др., 1987), и ранее традиционные районы лова (Каркинитский залив, Одесская и Днестровская банки) потеряли свое значение.

В периоды массовых заморозов пораженная зона бентали в значительной степени лишается макрофауны, хотя и не бывает полностью безжизненной. Колонизация морского дна после замора происходит как вследствие размножения уцелевших видов, так и вследствие оседания пелагических личинок донных животных, приносимых течением из других районов моря; в первую очередь восстанавливаются короткоциклические виды. При этом увеличение численности организмов макрозообентоса значительно опережает наращивание их биомассы, так как на начальной стадии восстановления донных сообществ в них преобладают молодые и мелкие особи. При ежегодных заморах исходные сообщества не успевают восстановиться, и

бентос постоянно находится в нестационарном состоянии. Для восстановления пострадавших биоценозов после однократного замора необходимо как минимум 1,5–2 года (Повчун, 1983, 1984). При многократно повторяющейся затяжной гипоксии этот процесс может затянуться на более длительный период.

Значительные изменения произошли в перераспределении плотности и биомассы донной макрофауны. Если в начале 1960-х годов средняя биомасса бентоса Дунай-Днестровского междуречья была высокой ($630,0 \text{ гм}^{-2}$), в 2 раза превышая таковую Приднепровско-Бугского района ($335,0 \text{ гм}^{-2}$) (Никитин, 1961; Закутский, 1962), то в результате заморозов произошло общее снижение биомассы, а ее максимальные показатели переместились в Приднепровско-Бугский район. Так, в 1970–1975 гг. средняя биомасса в первом регионе составляла $107,0 \text{ гм}^{-2}$, в 1983–1984 гг. — около $2,0 \text{ гм}^{-2}$, тогда как во втором — соответственно $224,0$ и $143,0 \text{ гм}^{-2}$ (Гарба и др., 1987). Основной причиной столь резкого изменения средней биомассы явилось то, что мидия, преобладавшая в Дунай-Днестровском междуречье в 1970–1975 гг., в 1980-е годы уступила свое место полихетам — нереису, полидоре и другим, а в Приднепровско-Бугском районе сохранила доминантную роль.

Снижение прозрачности воды, вызванное массовым развитием фитопланктона вследствие эвтрофирования, и вторичное заиление в результате донного траления (Зайцев и др., 1992) стали основными причинами деградации Филлофорного поля Зернова, вследствие чего запасы филлофоры снизились с $5,0$ – $6,0$ до $0,2$ – $0,3$ млн т (Рубинштейн, 1987). В 1984–2003 гг. биомасса филлофоры, которую мы выявили на 25 станциях в этом районе на глубине 18 – 49 м, варьировала от $2,2$ до $405,4 \text{ гм}^{-2}$ (в одном случае превышала 1000 гм^{-2}). В 1954–2003 гг. на Филлофорном поле Зернова встречены представители 114 таксонов макрозообентоса (червей — 32, ракообразных — 28, моллюсков — 30, прочих — 24) (Виноградов, Закутский, 1967; наши данные). В 1954–1960 и 1984–2003 гг. в этом районе зарегистрировано почти одинаковое количество таксонов — 71 (Виноградов, Закутский, 1967) и 79 (табл. II.7.5), однако коэффициент общности видов (по Жаккару—Алехину) составил 31,6.

Средние численность и биомасса макрозообентоса на Филлофорном поле Зернова в 1984–2003 гг. были выше, чем 1954–1960 гг., в 4,4 и 1,4 раза соответственно. Изменение количественных показателей бентоса произошло главным образом за счет мидии, средняя численность которой выросла с 138 (Виноградов, Закутский, 1967) до 1138 экз.м^{-2} , биомасса — с $409,0$ до $591,3 \text{ гм}^{-2}$. Увеличение численности мидии значительно превысило рост ее биомассы, так как пополнение популяции происходило за счет мелкоразмерных моллюсков.

Аналогом Филлофорного поля Зернова является Малое филлофорное поле, расположенное на мелководье восточной части Каркинитского залива. В 2000 г. на глубине 5 – 11 м биомасса филлофоры варьировала от $24,0$ до $3500,0 \text{ гм}^{-2}$, составив в среднем $644,6 \text{ гм}^{-2}$ (Bushuev et al., 2000). Качественный состав и количественные показатели макрозообентоса Филлофорно-

го поля Зернова (1984—2003) и Малого филлофорного поля имеют много общего в соотношении показателей систематических групп (табл. 11.7.6), а основные отличия обусловлены приблизным положением последнего.

Большой ущерб биоте СЗЧМ нанес донный траловый промысел шпрота, в результате которого произошло заиление огромных (3300 км²) площадей песчаных и ракушечных грунтов Каркинитского залива. Если в 1960-х годах средняя биомасса бентоса составляла 600 г·м⁻², превышая на отдельных участках 3000 г·м⁻², то в 1980-х годах количество видов на заиленных участках сократилось на 71 %, средняя плотность — на 60, средняя биомасса — на 95 % (Зайцев и др., 1992).

По сравнению с масштабами и последствиями воздействия на биоту бентали донного тралового промысла влияние других видов техногенного прессинга (рефулирование песка, дноуглубительные работы, дампинг грунта) носит сравнительно локальный характер. Промышленная добыча песка сопровождалась не только изъятием крупных форм бентоса, но и изменением рельефа дна и его вторичным заилением, что в конечном итоге привело к снижению видового разнообразия фауны и ее показателей. Автохтонные псаммофильные сообщества заместились педофильными, значительные площади морского дна утратили значение как места нереста и нагула многих видов рыб, а также резко снизили свою функцию природного биофильтра (Рубинштейн, 1987).

ТАБЛИЦА 11.7.5. Характеристика макрозообентоса Филлофорного поля Зернова в 1954—1960 (Виноградов, Закутский, 1967) и 1984—2003 гг.

Систематическая группа	1954—1960			1984—2003		
	Количество таксонов	Средняя		Количество таксонов	Средняя	
		численность, экз. · м ⁻²	биомасса, г · м ⁻²		численность, экз. · м ⁻²	биомасса, г · м ⁻²
Vermes	14	171	1,96	25	561	3,71
Crustacea	18	64	5,18	21	160	0,99
Mollusca	22	204	440,56	21	1304	611,66
Ascidacea	3	8	9,29	3	16	15,56
Varia	14	16	1,26	9	19	0,76
Всего	71	463	458,25	79	2060	632,68

ТАБЛИЦА 11.7.6. Характеристика макрозообентоса Малого филлофорного поля (восточная часть Каркинитского залива) в 2000 г.

Систематическая группа	Количество таксонов	Численность		Биомасса	
		экз. · м ⁻²	%	г · м ⁻²	%
Vermes	23	686	36,4	5,74	2,5
Crustacea	21	273	14,5	3,17	1,4
Mollusca	24	875	46,4	206,76	89,9
Ascidacea	4	27	1,4	6,81	3,0
Varia	3	25	1,3	7,50	3,2
Всего	75	1886	100	229,98	100

При дноуглубительных работах в портах и прокладке к ним каналов разрушаются донные сообщества не только в местах производимых работ, но и на смежных участках вследствие заиления их сбрасываемым грунтом. Влияние дампинга прослеживается в радиусе 0,3—0,7 км от центра свалки (Замбриборщ и др., 1982) и зависит главным образом от местных течений. Одним из наиболее негативных последствий дампинга является дополнительное обогащение морской среды биогенными веществами, содержащимися в сбрасываемом грунте. В зависимости от объема сброса количество таксонов в местах дампинга сокращается в 2—5 раз, плотность и биомасса — в 2—12 раз и выше (Мокеева, 1987). Для восстановления донных сообществ необходимо более 5 лет (Мокеева, Межов, 1983).

Значительные изменения произошли и в прибрежной зоне Одесского залива, где, начиная с 1959 г., проводилось крупномасштабное берегоукрепительное строительство. В настоящее время общая протяженность подводных бетонных сооружений на глубине до 3—4 м составляет около 18 км. Берегозащитные сооружения выполнили свою задачу — приостановили оползни и абразивные процессы, однако нарушили природные условия узкой прибрежной зоны. Траверсы и волноломы изменили систему прибрежных морских течений и привели к созданию полузамкнутых акваторий с ограниченным водообменом там, где раньше регулярно происходила смена водных масс. В зоне реконструкции берега произошло качественное обеднение фауны, снижение ее численности в 1,5, биомассы — в 3,5 раза (Каминская и др., 1977).

Со временем на гидротехнических сооружениях сформировался мощный пояс обрастания. В его составе отмечено 38 таксонов макрозообентоса, средняя численность которых составила 78 300 экз. м⁻², средняя биомасса — 15 130,8 г·м⁻² (Воробьева, Синегуб, 2000). Среди систематических групп по численности (70,1 %) преобладали ракообразные, по биомассе (96,3 %) — моллюски. На долю мидии — доминирующего вида биоценоза обрастания — приходилось 25,5 и 94,6 % соответственно. Санитарные функции в прибрежной зоне выполняют представители многих групп, прежде всего активные фильтраторы (мидия, митилястер, баянус) и другие животные, количественные показатели которых в биоценозе обрастания на 1—2 порядка выше, чем на рыхлых грунтах.

Установлено, что популяция мидии с 1 м² обрастания гидротехнических сооружений способна за 18 ч (в течение суток) профильтровать 170,2 т воды, что в пересчете на количество мидий в полузамкнутой акватории составляет 296,5 тыс. т воды в сутки (Воробьева, Синегуб, 2000). Биоценоз обрастания является мощным поставщиком ларватоно и оказывает существенное влияние не только на структуру зоопланктона Одесского залива, но и акваторий, расположенных далеко за его пределами, что особенно актуально в связи с регулярными заморами донной фауны. Максимальное количество пелагических личинок донных беспозвоночных обеспечивается за счет мидии, митилястера и баянуса. Только мидия с 1 м² биоценоза обрастания за год выметывает в среднем 20 630 млн яиц (Киселева, 1979), что в 137 раз выше показателей для рыхлых грунтов СЗЧМ.

Многолетние исследования в зоне реконструкции одесского побережья выявили необходимость поиска более позитивных в экологическом отношении материалов и морских конструкций. В 1980-х годах с учетом рекомендаций ОФ ИнБЮМ были сооружены искусственные рифы двух типов, которые предназначались для защиты берегов от разрушения морем и одновременно в условиях песчаных и илесто-песчаных мелководий способствовали увеличению биологического разнообразия и количественных характеристик гидробионтов (Алексеев и др., 1987; Каминская и др., 1987). Через 4 года после строительства рифа приурезового типа количество таксонов макрозообентоса увеличилось с 7 до 39, средняя численность — с 4800 до 34 100 экз.-м², средняя биомасса — с 8,2 до 4589,5 г-м⁻²; для рифа-волнолома — с 360 до 45 400 экз.-м² и с 4,1 до 8632,1 г-м⁻². Численность литофильных рыб благодаря наличию в рифах внутренних ходов и полосей, используемых как убежища и места для кладки икры, выросла на 1—2 порядка. В условиях Одесского залива оптимальные глубины для размещения рифов находятся в пределах изобаты 2—10 м. Лучшим материалом для их строительства в биологическом отношении оказались ракушечник и бетон.

Как следствие интенсивного развития судоходства, в акваторию Черного моря с балластными водами и в обрастаниях корабельных корпусов постоянно проникают аутоакклиматизанты, причем наиболее интенсивное выявление их началось с 1960-х годов. Случайная интродукция новых для фауны Черного моря видов, большинство из которых относится к дальне-морским иммигрантам, является существенной формой воздействия на экосистему бентали СЗЧМ; некоторые из них — *Polydora limicola*, *Mya arenaria*, *Anadara inaequalis* — в настоящее время стали массовыми видами северо-западного шельфа.

Таковы, в общих чертах, последствия воздействия основных факторов на донную биоту СЗЧМ. С одной стороны, они угнетают большую часть аборигенных видов и сообществ, которые не смогли приспособиться к условиям изменившейся среды, с другой — способствуют массовому развитию немногочисленных видов — оппортунистов *N. succinea*, *H. filiformis*, аутоакклиматизантов *P. limicola* и *M. arenaria*.

В этой связи наглядным примером отрицательного воздействия ряда природных (раковинная болезнь) и антропогенных (заиление вследствие рефулирования песка и дампинга, сброс загрязненных пресных вод) факторов на отдельно взятый вид может служить устрица (*Ostrea edulis*), запасы которой в 1962 г. в Ягорлыцком заливе составили 6 млн, в Каркинитском заливе — 47 млн особей (Иванов, 1962). В 1987 г. единичные живые моллюски зафиксированы только в южной части Каркинитского залива (Губанов, 1991).

В то же время двустворчатый моллюск-акклиматизант *M. arenaria*, впервые обнаруженный в Черном море у берегов Одессы в 1966 г. (Бешевли, Колягин, 1967), в условиях нарушенной экосистемы СЗЧМ и деградации части автохтонных донных сообществ не только значительно расширил свой ареал, став одним из наиболее массовых видов опресненных районов моря, но и сформировал обширный одноименный биоценоз.



ТАБЛИЦА II.7.7. Характеристика донных

Доминирующий вид	Период	Количество станций	Глубина, м
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	1984—2003	526	4—45
<i>Mya arenaria</i>	1984—1999	244	6—29
<i>Neanthes succinea</i>	1984—2003	132	7—29
<i>Heteromastus filiformis</i>	1988—2000	57	7—25
<i>Pontogammarus maeoticus</i>	1992—2001	39	0—1
<i>Cerastoderma glaucum</i>	1988—2000	31	1—23
<i>Mytilaster lineatus</i>	1988—2000	28	1—11
<i>Melinna palmata</i> — <i>Nephtys hombergii</i>	1990	25	25—35
<i>Paphia aurea</i>	1990	18	20—31
<i>Nephtys hombergii</i>	1984—1990	16	2—35
<i>Orchestia cavimana</i>	1992—1994	12	0
<i>Lentidium mediterraneum</i>	1983—1993	11	1—6
<i>Chamelea gallina</i>	1985—2000	10	6—26
<i>Modiolula phaseolina</i>	1985—1986	6	49—54
<i>Melinna palmata</i>	1994—1999	5	15—19
<i>Anadara inaequalis</i>	1992—2003	5	6—11
<i>Irus irus</i>	1988	3	2—4
<i>Balanus improvisus</i>	1983	3	1—2
<i>Donacilla cornea</i>	1992	2	0—0,5

Примечание. СЗЧМ — все районы, ПДБР (Я) — Ягорлыцкий залив, ПДБР (Т) — Тендровский залив.

В 1983—2003 гг. на акватории СЗЧМ мы выделили 19 типов донных биоценозов (табл. II.7.7), большая часть которых автохтонные. Биоценозы *M. arenaria*, *A. inaequalis* сформированы видами-акклиматизантами, биоценозы *N. succinea*, *H. filiformis* образовались в результате заморозов и являются временными.

ТАБЛИЦА II.7.8. Характеристика макрозообентоса биоценоза *Mytilus galloprovincialis* в 1984—2003 гг.

Район	Период	Количество станций	Глубина, м	Количество таксонов	Средняя		Биомасса доминирующего вида, %
					численность, экз. · м ⁻²	биомасса, г · м ⁻²	
Приднепровско-Бугский	1984—1999	258	4—25	99	3825	2267,4	95,5
Дунай-Днестровское междуречье	1984—2003	172	6—33	115	1904	778,3	96,3
Каркинитский залив	1985—1993	39	7—34	122	1934	943,0	89,4
Центральный	1985—2003	57	21—45	99	1548	462,2	93,0
Всего	1984—2003	526	4—45	163	2810	1486,7	95,3

биоценозов СЗЧМ в 1983—2003 гг.

Количество таксонов	Средняя		Удельная биомасса доминирующего вида, %	Район
	численность, экз. · м ⁻²	биомасса, г · м ⁻²		
163	2810	1486,7	95,3	СЗЧМ
87	1630	217,1	82,1	ПДБР, ДДМ
46	1124	24,2	52,9	ПДБР, ДДМ
25	352	2,8	65,7	ПДБР, ДДМ
9	8231	66,8	99,7	ПДБР, ДДМ
80	2025	86,7	60,4	ПДБР
99	3774	415,1	42,0	ПДБР, Каркинитский залив
10	114	2,7	85,2	Центральный
29	210	41,2	49,3	Каркинитский залив
31	220	5,7	20,3	ПДБР, ДДМ, Каркинитский залив
4	2108	12,3	95,9	ПДБР
30	9035	78,0	63,9	ПДБР, ДДМ
65	1203	532,3	72,5	Каркинитский залив
30	762	93,0	59,2	Центральный
15	974	48,5	73,0	ПДБР
8	2533	198,6	87,4	ДДМ
49	6567	1168,0	44,5	ПДБР (Я)
24	6251	213,7	73,6	ПДБР
7	17 800	88,6	80,7	ПДБР (Т)

Биоценоз *Mytilus galloprovincialis* занимает обширную территорию во всех районах СЗЧМ. В нем зарегистрировано 163 таксона, средняя биомасса составила 1486,7 гм⁻², в том числе мидии — 1416,8 гм⁻². Наиболее высокие средние численность (3825 экз. м⁻²) и биомасса (2267,4 гм⁻²) отмечены в Приднепровско-Бугском районе (табл. 11.7.8). Следует особо отметить, что значительная часть станций в этом районе и Дунай-Днестровском междуречье, на которых выделен биоценоз мидии, расположена на глубине 4—10 м, т. е. вне зоны заморозов. В этом диапазоне глубин на отдельных станциях в Приднепровско-Бугском районе численность бентоса превышала 10 тыс. экз. м⁻², а биомасса — 10 кгм⁻². Наиболее низкие средние показатели бентоса (1548 экз. м⁻² и 462,2 гм⁻²) в биоценозе отмечены в Центральном районе, где максимальная длина мидии не превышала 40 мм.

Биоценоз *Mya arenaria* преобладает в прибрежных зонах Приднепровско-Бугского района и Дунай-Днестровского междуречья. В первом регионе, где заморы носили менее интенсивный характер, средняя биомасса бентоса была в 2 раза выше, чем во втором (табл. 11.7.9).

Анализ состояния донной макрофауны СЗЧМ после 1967 г. показал, что в результате регулярных заморозов летом и осенью и других причин в опресненных районах (Приднепровско-Бугский район, Дунай-Днестровское междуречье) прослеживается тенденция к снижению видового разнообразия бентоса и его количественных характеристик. Восстановление бентоса в межзаморный период не всегда приближает количественные показате-



ТАБЛИЦА II.7.9. Характеристика макрозообентоса биоценоза *Mya arenaria* в 1984—1999 гг.

Район	Период	Количество станций	Глубина, м	Количество таксонов	Средняя		Биомасса доминирующего вида, %
					численность, экз. · м ⁻²	биомасса, г · м ⁻²	
Приднепровско-Бугский Дунай-Днестровское междуречье Всего	1984—1999	167	8—25	76	1665	259,2	82,5
	1984—1998	77	6—29	53	1555	126,0	80,3
	1984—1999	244	6—29	87	1630	217,1	82,1

тели фауны к ранее зарегистрированным величинам. Произошло упрощение трофической структуры бентоса: резко уменьшились показатели плотоядных и растительных форм. В настоящее время в опресненных районах СЗЧМ, наиболее пострадавших от заморозов, по численности доминируют детритофаги, по биомассе — сестонофаги. Под влиянием заморозов деградировала часть автохтонных биоценозов, и на их месте сформировались новые, ранее этой части моря не свойственные.

Таким образом, в результате антропогенного эвтрофирования и ряда других факторов макрозообентос СЗЧМ в последние десятилетия претерпел глубокие изменения, затронувшие видовой состав, численность, биомассу, запасы, характер распределения отдельных видов и их сообществ, которые свидетельствуют о напряженной экологической обстановке в этой части моря.

1.1. Олигохеты

В Черном море олигохеты обитают как в грунте (макро- и мейобентосные формы), так и в толще водных масс (плавающие формы, в основном представители подсемейства *Naidinae* Ehrenberg, 1828). Много олигохет встречается и в литоральной зоне, особенно на выбросах водорослей, здесь обычно обитают энхитреиды (представители родов *Enchytraeus*, *Marionina*), образующие многотысячные скопления. Несколько глубже уреза, под камнями или между корней растений, в закрытых от волнения участках моря, а также в морских лиманах изредка встречаются самые крупные из черноморских видов — малощетинковые черви *Criodrilus lacuum*.

Фауна олигохет Черного моря большей частью состоит из представителей семейства *Tubificidae*. Это семейство в настоящее время насчитывает свыше 600 видов червей, населяющих моря и солоноватоводные бассейны Мирового океана. Изучение фауны олигохет различных морей и океанов продолжается и в настоящее время, поэтому все еще появляются описания новых видов. Широко представлено морскими видами и семейство *Enchytraeidae*. Однако это, как правило, более мелкие черви, изучение которых в Черном море еще практически не начиналось.

На северо-западном шельфе олигохеты встречаются довольно часто, распространяясь от уреза воды до глубины 200 м. Во время гидробиологических работ многие исследователи обнаруживали их именно здесь. Однако фауна малошетинок червей этого региона, также как и всего Черного моря, изучалась лишь эпизодически (Шурова, 2003). Значительная трудность установления таксономической принадлежности олигохет не позволяла гидробиологам определять вид, род или даже семейство червей. Поэтому, как правило, при упоминании малошетинок червей Черного моря большинство ученых ограничивались указанием лишь класса Oligochaeta. С одной стороны, это было вызвано технической сложностью идентификации олигохет, требующей приготовления серий гистологических срезов или уникальных препаратов микроскопических органов червей, с другой — отсутствием специальной литературы: современных определителей, сводок по морфологии и таксономии морских олигохет.

Вышедшая в 1967 г. под редакцией К.А. Виноградова монография отражала степень изученности биоты СЗЧМ на тот период. Фауна олигохет этого региона была исследована крайне слабо и представлена только 4 видами. Несколько позже (1970-е годы), благодаря работам Н.П. Финогеновой (Финогенова, 1968, 1972а, б) и чешского ученого С. Грабье (Hrabe, 1964, 1967, 1971, 1973), фауна малошетинок червей Черного моря уже насчитывала свыше 40 видов, из которых более 20 указывались как морские.

Мы провели анализ имеющихся работ по видовому составу фауны олигохет северо-западного шельфа и уточнили современные названия родов и видов малошетинок червей на основе принятой в настоящее время и генетически подтвержденной таксономии (Costello et al., 2001). Оказалось, что фауна этого региона насчитывает 29 видов морских малошетинок червей (Прил. I). Однако следует отметить, что серьезно судить о современной фауне олигохет Черного моря и тем более о произошедших изменениях пока не представляется возможным, поскольку фауна этих червей не исследовалась на протяжении свыше 20 лет (1980—1990-е годы), и только в последнее время начато ее изучение.

Наиболее представительны по видовому разнообразию (5 видов), а также широко распространены в СЗЧМ тубифициды рода *Tubificoides*. При чем один из видов — *Tubificoides benedii* (cTUdekem, 1855) — является непреднамеренным вселенцем, проникшим в данный регион из Атлантики в начале XIX в. Этот червь быстро освоил прибрежную зону моря и причерноморские лиманы. В настоящее время он широко распространен на мелководье (до 25 м), обитает как в грунте, так и в обрастаниях мидий. Во многих участках СЗЧМ и сообщающихся с морем лиманах численность этого вида достигает 700 экз. м⁻², а биомасса — 0,5 г м⁻². К широко распространенным, массовым олигохетам в современных условиях северо-западного шельфа следует отнести виды *T. swirenkowi* (Jaroshencko, 1948) и *T. euxinicus* (Hrabe, 1966). Так, бентосная съемка в сентябре 2003 г. показала, что в придунайском районе моря на глубине 35—40 м их численность может превышать 6000 экз. м⁻², а биомасса — достигать 1—2 г м⁻².

Известна высокая устойчивость многих видов олигохет к неблагоприятным условиям среды: дефициту кислорода, эвтрофированию, заилению,

химическому и бактериальному загрязнению и т. д. Это свойство способствует широкому распространению олигохет в пределах черноморского шельфа и позволяет им выживать даже в таких стрессовых ситуациях, когда другие гидробионты погибают. Высокая выживаемость малошетинковых червей поддерживается и присущей им автотомией и инцистированием. В условиях продолжающегося гиперэвтрофирования и бактериального загрязнения прибрежной зоны северо-западного шельфа Черного моря следует ожидать изменения фауны малошетинковых червей, появления новых, более устойчивых к данным условиям среды видов олигохет.

7.3. Рост и продукция моллюсков

Исследования зообентоса СЗЧМ, которые проводились в 1950-х — первой половине 1960-х годов, были преимущественно направлены на определение видового состава и выявление закономерностей распространения донных биоценозов (Биология..., 1967). Количественные характеристики отдельных видов гидробионтов ограничивались сведениями об их численности и биомассе в различных районах.

В последующие годы исследования экосистемы региона на биоценотическом уровне были продолжены, и одновременно началось более детальное изучение популяций массовых видов зообентоса, главным образом двусторчатых моллюсков. Успешному проведению исследований способствовало развитие специфических методов выявления и анализа различных характеристик структуры их популяций, в частности разработка теоретических основ и методов склерохронологии — нового направления в исследовании закономерностей формирования и изменчивости слоев роста твердых скелетных частей животных (Золотарев, 1989). Выделение годовых слоев роста в раковинах ряда моллюсков Черного моря по периодическим изменениям скульптуры, структуры и окраски карбоната кальция створок позволило определять индивидуальный возраст моллюсков. Эти данные затем использовали для выявления и анализа их размерно-возрастной структуры, характеристик роста, смертности, продолжительности жизни и продукционных свойств, а также для оценки возрастных аспектов различных биологических процессов. На основе методов склерохронологии наиболее изучена пространственная и временная изменчивость популяционной структуры мидии *Mytilus galloprovincialis*.

7.3.1. *Mytilus galloprovincialis*

Черноморские *M. galloprovincialis* входят в группу морфологически и генетически близких видов мидий рода *Mytilus* — *M. edulis*, *M. galloprovincialis* и *M. trossulus*, которые широко распространены в прибрежных водах Мирового океана. У тихоокеанских берегов Северной Америки *M. galloprovincialis* образует смешанные популяции и гибридные формы с *M. trossulus*, а в Бискайском заливе и прибрежных водах Англии — с *M. edulis* (McDonald et al., 1991; Hilbish et al., 2002). Все эти виды и их гибриды достаточно надежно идентифицируются генетико-биохимическими методами (McDo-

nald et al., 1991; Hilbish et al., 2000, 2002). На мидиях из Черного моря подобные генетические исследования не проводились, к *M. galloprovincialis* этих моллюсков относят лишь по конхиологическим признакам (Скарлато, Старобогатов, 1974).

Наиболее эффективная оценка морфологических различий между *M. edulis*, *M. galloprovincialis* и *M. trossulus* основана на многомерном анализе с измерениями 18 характеристик каждой особи (MacDonald et al., 1991). Применение модифицированной схемы такого анализа к мидиям из обрастающих гидротехнических сооружений Одесского порта показало, что основная часть этих моллюсков имеет такие же морфологические особенности, как и типичные *M. galloprovincialis*, а некоторые мидии — как *M. trossulus* и *M. edulis* Северного полушария. Количество моллюсков, которые по морфологии раковины классифицируются как *M. trossulus*, возрастает от 3 % общей численности мидий на глубине 0–3 м до 10,5 % на глубине 7 м, как *M. edulis* — соответственно от 3 до 34 %. Аналогично с увеличением глубины обитания возрастает частота появления аллозимных аллелей, характерных для *M. edulis*, в гибридных популяциях *M. edulis* и *M. galloprovincialis* из различных районов Атлантики (Gardner, Skibinski, 1988; Gilg, Hilbish, 2000).

Присутствие среди мидий Одесского порта особей, которые относятся к морфологическим типам, свойственным *M. edulis* и *M. trossulus*, показывает возможность появления здесь смешанных популяций нативного *M. galloprovincialis* и других интродуцированных видов рода *Mytilus*, а также их гибридных форм. Часть последних морфологически может быть близка *M. trossulus* или *M. edulis*, поэтому при дискриминантном анализе такие формы классифицируются как соответствующие виды. Более точные определения таксономической структуры черноморских мидий возможны в дальнейшем с помощью специальных генетико-биохимических методов. Выявленный ранее у *M. galloprovincialis* полиморфизм отдельных биохимико-генетических маркеров (Логвиненко и др., 1986; Жуковская и др., 1987; Дехта, 1987) рассматривается только как проявление внутривидовой генетической изменчивости.

Генетическая структура. Исследования генетической структуры мидий Черного моря до сих пор немногочисленны и основаны на анализе биохимического полиморфизма, главным образом миогенов (Логвиненко и др., 1986), неспецифических эстераз (Est) и лейцинаминопептидазы (Lap) (Дехта, 1987; Жуковская и др., 1987; Жуковская, Кодолова, 1997, 2002; Кодолова и др., 1999), фермента 6-PGD (Усе, 1986). Даже при таком ограниченном количестве биохимических маркеров было показано высокое генетическое разнообразие мидий с различиями в системах наследования полиморфных локусов (трехаллельная для Lap, четырехаллельная для Est) и частоте появления аллелей исследованных локусов у моллюсков разных районов и возрастных групп. Распределение генотипов теоретически обычно соответствует закону Харди—Вайнберга, но практически во всех рассмотренных районах отмечен в различной мере выраженный дефицит гетерозигот, обычный для популяций морских моллюсков. Выборки мидий из скальных и иловых биотопов не имеют достоверных генетических различий (Кодолова и др., 1999). Масштабы выявленной региональной генетической диф-

ференциации недостаточны для обоснованного выделения внутривидовых генетических групп. Разная частота появления аллелей рассматривается лишь как свойство локальных панмиктических субпопуляций, относящихся к единой популяции черноморских мидий (Жуковская и др., 1987; Кодолава и др., 1999).

Основная часть генетико-биохимических исследований мидий была проведена на моллюсках из прибрежных вод Крыма и Кавказа. Генетический полиморфизм мидий СЗЧМ изучался преимущественно на основе анализа фенотипической структуры их популяций.

Фенотипическая структура. Для мидий Черного моря характерна высокая изменчивость окраски створок раковины — от желто-коричневой до темно-фиолетовой. Выводы о ее наследственной природе при выделении черно-фиолетовых, темно- и светло-коричневых форм основываются на совпадении фактических и теоретических частот встречаемости фенотипов (Иванов и др., 1989), при изучении лишь коричневого и синего цвета створок — на гибридологическом анализе (Столбова и др., 1996). Однако при исследованиях мидий СЗЧМ была принята иная система фенотипов, выделенных по окраске наружного призматического слоя раковины: F_a — наружный слой светло-коричневый, F_b — наружный слой сине-фиолетовый, F_c — чередование радиальных фиолетовых и светло-коричневых участков (Шурова, Золотарев, 1984). Первые две группы мидий рассматриваются как гомозиготы, последняя — как гетерозиготы. При таком подходе установленные соотношения фенотипов близки ожидаемым в соответствии с уравнением Харди—Вайнберга лишь для популяций района Крыма. В СЗЧМ, с более опресненными водами и более резкими сезонными колебаниями их солености, частоты гетерозигот F_c обычно занижены по сравнению с теоретическими.

Соотношение фенотипов мидий проявляет значительную возрастную изменчивость. Так, в начале 1980-х годов в районе с. Санжийка на глубине 5—10 м частота фенотипа F_a у сеголеток из разных биотопов составляла 0,36—0,49, а у трехлетних моллюсков — 0,27—0,28. Встречаемость мидий фенотипа F_b возрастала с 0,29—0,30 до 0,41—0,61.

Еще более высокая пространственная изменчивость частот фенотипов. В СЗЧМ она составляет 0,25—0,69 для F_a , 0—0,67 - для F_b , 0,03—0,40 - для F_c . Частота встречаемости F_a имеет прямую зависимость от глубины обитания ($r = 0,80$, $P = 0,99$), а F_b - обратную ($r = -0,89$, $P = 0,99$) (Шурова, 2001). Корреляция частоты этих фенотипов с соленостью вод более слабая — соответственно 0,46 и -0,60. Встречаемость мидий, относимых к F_c , практически не связана с глубиной обитания, но проявляет зависимость от солености вод ($r = -0,51$, $P = 0,95$).

Исходя из такой гетерогенности распределения мидий с разными вариантами окраски наружного слоя раковины, можно полагать, что пространственные изменения встречаемости различных фенотипов имеют физиологическую основу, детальное выяснение которой еще только предстоит. Анализ выживаемости клеток эпителия жабр мидий в водах различной солености показал (Шурова, Золотарев, 1990), что моллюски фенотипа F_a являются наиболее эвригалинными. Их жаберные клетки имеют высокий

уровень выживания в водах соленостью от 4 до 32 ‰. Наименее адаптированы к опреснению клетки жабр у особей фенотипов F_h и F_c . Последние отличаются также минимальной жизнестойкостью в соленых водах (24—32 ‰). В экспериментах с учетом доли фильтрующих мидий в водах различной солености, выполненных на целых организмах, выявлена несколько иная зависимость: при низкой солености (менее 8 ‰) наибольшую активность проявляли особи фенотипа F_h (Shugova, 1989). При увеличении солености среды с 12,5 до 15,0 ‰ было выявлено, хотя и на основании ограниченных данных, уменьшение дефицита гетерозигот (Шурова, 2001).

Половая структура. Половая зрелость мидий в СЗЧМ, как и в других районах Черного моря, обычно наступает при длине 20—25 мм. В природных поселениях мидии достигают этого размера за 1 год и более, тогда как моллюски, растущие на коллекторах, — за 5—6 мес (Кудинский, Шурова, 1990). У мидий из Одесского залива нормально сформированные гонады с готовыми к вымету половыми продуктами были отмечены в возрасте всего 120 сут (Кудинский, Иванов, 1982). Предельный возраст полового размножения мидий не установлен.

Соотношение самцов и самок в поселениях мидий СЗЧМ в целом близко к гонохории — 1:1 (Кудинский и др., 1985; Кудинский, Шурова, 1990). Гермафродитизм здесь редок, тогда как у мидий Керченского пролива он составляет 1,4 % (Монин, Золотницкий, 1986), а в прибрежных водах Крыма достигает 2 % (Иванов и др., 1989). Отклонения от равного соотношения полов выявляются лишь при более детальном анализе отдельных частей поселений, например внутренних и внешних слоев обрастаний, различных горизонтов или возрастных групп. Увеличение доли самок происходит в условиях, менее благоприятных для роста мидий, и обычно сопровождается возрастанием количества ювенильных особей, уменьшением средних размеров половозрелых моллюсков. В частности, самки преобладают во внутренних частях обрастаний коллекторов, где темпы роста моллюсков более низкие (Кудинский, Шурова, 1990).

Для мидий Черного моря характерно одновременное присутствие в поселениях особей с различным состоянием зрелости половых желез. Для оценки синхронности полового цикла моллюсков был предложен специальный индекс (Кудинский, Холодковская, 1997; Kholodkovskaya, Kudinsky, 1998). В Одесском заливе одновременно встречаются особи, находящиеся на шести (самцы) или семи (самки) стадиях зрелости половых желез, тогда как у мидий из прибрежных районов Крыма одновременно выявляется не более трех таких стадий. Средние значения индекса синхронности полового цикла для моллюсков этих двух регионов различаются с высоким уровнем значимости ($P > 0,999$). Основной причиной десинхронизации развития половых клеток у мидий СЗЧМ является более выраженное загрязнение вод данного района по сравнению с прибрежными водами Крыма (Kholodkovskaya, Kudinsky, 1998). Значительные изменения индекса синхронности были выявлены также в связи с уменьшением солености морских вод (в среднем на 2,5 ‰) при сбросе дренажных стоков в прибрежные бассейны берегоукрепительных сооружений Одесского залива (Холодковская, Кудинский, 1999).

Плодовитость. Экспериментальную оценку плодовитости мидий из поселений СЗЧМ проводили методом температурной стимуляции на особях, собранных в Одесском заливе ранней весной 1998 г. (Шурова, Золотарев, 2002). Зависимость количества выметанных яиц (P_0) от длины раковины мидий (L) определяется уравнением $\ln P_0 = 5,118 \ln L - 5,74$ ($r = 0,67$), а от массы моллюска (W) — выражением $\ln P_0 = 1,583 \ln W + 10,405$ ($r = 0,623$). По выявленному уровню плодовитости мидии Одесского залива наиболее близки моллюскам этого вида из прибрежных вод Южного Крыма (Пиркова, 1986), отличаясь от мидий Керченского пролива более низкой плодовитостью (Монин, Золотницкий, 1986).

Многофакторный дисперсионный анализ выявил значимые различия плодовитости мидий, зависящие от характера развития наружного призматического слоя раковины в районе лигамента. Моллюски, у которых призматический слой прилегает к задней части лигамента, имеют более высокую среднюю плодовитость (1,3 млн яиц), чем остальные изученные особи, для которых характерен выход призматического слоя под заднюю часть лигамента (0,8 млн яиц). Почти все мидии, которые не были учтены при статистической обработке результатов эксперимента ввиду аномально низких значений плодовитости, относились также к последнему фенотипу, появление которого рассматривается как возможный результат гибридизации нативных *M. galloprovincialis* с представителями более северного вида *M. trossulus* (Золотарев, Шурова, 1997). Полученные данные показали, что генетические различия могут быть одной из причин установленной ранее (Кудинский, Холодковская, 1997; Kholodkovskaya, Kudinsky, 1998) значительной асинхронности созревания половых продуктов, характерной для поселений мидий в СЗЧМ.

Выявленные зависимости плодовитости *M. galloprovincialis* от их размеров дали возможность оценить изменения коэффициента воспроизводства (т. е. количество яиц, выметанное одной самкой в течение жизненного цикла), который был рассчитан за 10-летний период (1984—1993) для поселений мидий северо-западного шельфа Черного моря в целом. Максимальные значения коэффициента ($8,6 \cdot 10^6$) отмечались в 1984—1985 гг. В последующие годы он уменьшился более чем в 9 раз, что обусловлено расширением площади заморов донной фауны в этом регионе от 5—10 в 1984—1985 гг. до 40—50 тыс. км² в 1990—1993 гг. (Шурова, Золотарев, 2002). Причиной снижения интенсивности воспроизводства мидий является как уменьшение их общей численности и площади поселений при длительной гипоксии придонных вод, так и постоянное омоложение популяции моллюска в этих условиях.

Возрастная структура — важнейший показатель состояния популяций мидий, отражающий степень пополнения поселений молодеью, их смертность и продолжительность жизни в данных экологических условиях. Наиболее детальные исследования структуры этого вида, основанные на определении индивидуального возраста по слоям роста раковин (Шурова, Золотарев, 1988), были проведены в 1984—1993 гг.

Соотношения относительной численности возрастных классов, средней для СЗЧМ в целом (рис. II.7.1), показывают, что возрастная структура по-

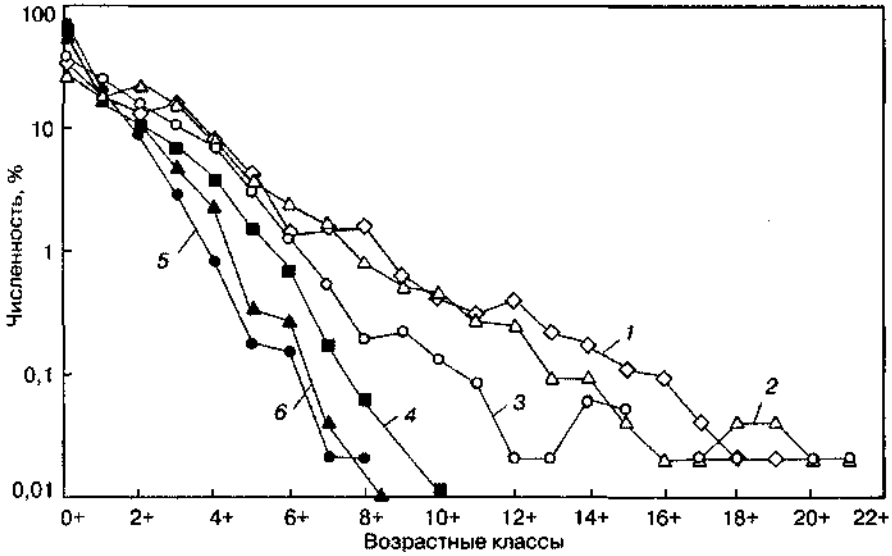


Рис. И.7.1. Возрастная структура популяции мидий в 1984—1993 гг.:
1 — 1984; 2 — 1985; 3 — 1989; 4 — 1990; 5 — 1992; 6 — 1993

пуляции мидий этого региона в разные годы была близка к стационарной, для которой характерно постепенное уменьшение количества моллюсков по мере увеличения их возраста. Однако в отдельных поселениях при недостаточном пополнении молодью она в той или иной мере отличалась от стационарной — преобладающими становились одно- или двухлетки, могло появляться бимодальное распределение численности возрастных классов.

Высокое разнообразие условий среды на северо-западном шельфе стало предпосылкой существенной пространственной неоднородности возрастной структуры моллюсков, особенно значительной в 1980-х годах. Так, в 1989 г. продолжительность жизни мидий варьировала от 3 до 28 лет, в высокой степени коррелируя со среднегодовой соленостью вод ($r = -0,97$). Коэффициент смертности также был весьма изменчив — от 0,065 до 1,26 с наиболее высокими значениями для мидий, обитающих в солоноватых водах. Для глубоководных поселений, удаленных от устьев рек, в то время было характерно большое количество возрастных групп (20—26), коэффициент смертности не превышал 0,43, продолжительность жизни достигала 28 лет. Такие же особенности возрастной структуры зафиксированы для поселений мидий на шельфе Кавказа и в Керченском проливе. В прибрежных опресненных районах СЗЧМ и в центральной части региона мидии ввиду меньшей выживаемости имели упрощенную структуру — не более 9 возрастных классов. Коэффициент смертности был более высоким — от 0,64 до 1,26. Средний возраст моллюсков не превышал 2,6 лет (Шурова, 1989).

В начале 1990-х годов в связи с продолжением антропогенных нагрузок на экосистему региона и расширением зоны заморозов донных гидробионтов



РИС. II.7.2. Возрастная структура поселения мидий в районе Филло форного поля Зернова на глубине 26–28 м в 1984–2003 гг.: 1- 1984; 2- 1989; 3- 1992; 4-2003

произошла значительная перестройка возрастной структуры мидий. В глубоководных поселениях резко уменьшилось количество возрастных классов (до 11 в 1991 г. и до 8 в 1992–1993 гг.) с потерей старших возрастных групп, в результате чего они стали почти неотличимы от приустьевых. Средняя доля сеголеток в популяции мидий ^{СЗЧМ} В 1990–1991 гг. возросла до 37 %, а в последующие годы — почти до 70 %, тогда как в 1980-х годах она составляла лишь 37 %. Количество мидий старше 5 лет в 1980-х годах достигало 10 % общей численности популяции, а в 1990-х их стало менее 0,6 %.

Коэффициент смертности возрос с 0,45 до 1,12, а средний возраст моллюсков уменьшился соответственно с 2,3 лет до 0,9 года (Шурова, Стадниченко, 2002).

Аналогичные изменения возрастной структуры поселений мидий проявляются и в отдельных районах СЗЧМ. Так, в 1984 г. в районе Филлофорного поля Зернова максимальный возраст мидий на глубине 26–28 м достигал 8 лет при среднем возрасте 2,4 года и коэффициенте смертности 0,42. В 1989 г. на этой же станции данные показатели составили 5 лет, 1,85 и 0,55 года соответственно. В 1992 г. максимальный возраст мидий составил всего 3 года (рис. II.7.2), средний возраст моллюсков — 0,6 года, коэффициент смертности стал значительно выше — 2,72. Однако в 2003 г. последний уменьшился до 1,46, а средний возраст моллюсков несколько увеличился (0,8 года), что может свидетельствовать о некотором улучшении состояния поселений мидий в этом регионе. Подобное улучшение отмечается (по результатам исследований 2003 г.) также в районе устья Днестра в поселениях на глубине 15 м.

В 1980–1990-х годах омоложение поселений моллюска наблюдалось в СЗЧМ практически повсеместно, хотя основные причины данного процесса в различных районах были разными. В прибрежных районах этому прежде всего способствовали периодические заморы донной фауны, в Каркинитском заливе — многолетний промысел мидий, разрушение донных зооценозов и заиление субстратов при широкомасштабном лове шпрота (Шурова, 2003).

Таким образом, эвтрофирование северо-западного шельфа Черного моря, которое продлилось до 1990-х годов, негативно повлияло на состояние популяции мидий этого региона. Увеличение смертности моллюсков привело к коренной перестройке возрастной структуры их поселений, сопровождаемой снижением среднего возраста и сокращением продолжительности жизни. Упрощенность возрастной структуры популяций мидий СЗЧМ сохраняется и в настоящее время (Shurova, Stadnichenko, 2003).

Рост. Закономерности роста мидий из донных поселений в СЗЧМ изучались на основе определения индивидуального возраста моллюсков по сезонным слоям раковин (Шурова, Золотарев, 1988) с последующим анализом их размерно-возрастных соотношений. Наиболее детально эти исследования были проведены по сборам мидий в 1982—1985 гг.: индивидуальный возраст определили более чем у 4000 особей с 25 станций в заливах и открытых водах региона (Шурова и др., 1991).

В большинстве районов возрастные изменения размеров мидий описывались уравнением роста Берталанфи: $L_t = L_w \{1 - e^{-k \cdot (t - t_0)}\}$, где L_t — длина моллюсков в возрасте t ; L_w — предельная длина; k — показатель возрастного замедления скорости роста моллюсков; t_0 — возраст, при котором $L_t = 0$. В отдельных поселениях с упрощенной возрастной структурой проявлялась линейная зависимость длины раковины от возраста. Однако в пределах одного района моллюски, рост которых описан уравнениями разных типов, имели почти одинаковую среднюю скорость роста, достигая длины 40 мм практически одновременно.

Разнообразие условий среды в СЗЧМ обуславливает высокую изменчивость характеристик роста: коэффициент k для моллюсков разных районов варьирует от 0,173 до 0,578, предельная длина L_w — от 44,5 до 92,7 мм (Шурова и др., 1991). По соотношениям коэффициентов уравнения роста, которые определяются зависимостью k от L_w и показателем Φ' ($\Phi' = \log_{10} c + 2 \log_{10} L_m$ (Pauly, Munro, 1984)), рассмотренные поселения мидий делятся на две группы. Наиболее многочисленны обитатели открытых районов моря (18 станций), для которых $1_{\text{на}} = 103,2 - 133,1$: ($\rho = -0,90$, $\Phi' = 3,04 \pm 0,037$). Коэффициент k максимален у мидий придунайского района — о-в Змеиный, Шаганская банка. Наиболее значимой оказалась его зависимость от среднегодовой температуры придонных вод T : $k = 0,77 - 0,045 T$ ($\rho = 0,64$). Самые высокие значения L_m , превышающие 65 мм, характерны для моллюсков северной части региона: прибрежных вод района сел Григорьевка и Санжийка, Одесского залива, Днестровской банки. Этот коэффициент также зависит от среднегодовой температуры придонных вод: $L_m = 6,11 T - 0,664$ ($\rho = 0,59$).

Другую группу мидий (4 станции) с несколько иными соотношениями L_w и k составляют обитатели Тендровского и Джарылгачского заливов, прибрежной части района с. Межводное. Соотношение коэффициентов уравнения роста для них описывается выражением $L_m = 109,2 - 76,8k$ ($\rho = -0,93$, $\Phi' = 3,36 \pm 0,211$). Для этих особей при равных значениях k характерны более высокие предельные размеры и темпы роста, чем для моллюсков открытых вод. В результате мидии из Джарылгачского залива достигали длины 40 мм менее чем за 2 года, тогда как в других районах для этого требовалось более 3 лет (Шурова и др., 1991).

Анализ кривых весового роста, полученных с учетом различных характеристик массы мидий (общей, раковины, мягких тканей), показал, что для моллюсков глубоководных районов значения предельной массы W_m в уравнениях роста для раковины в 1,2—2,3 раза выше, чем для сырых тка-



РИС. II.7.3. Кривые роста мидий в Одесском заливе на глубине 2 м в 1985—2001 гг.: 1 — 1985 г., 2 — 1993 г., 3 — 2001 г.

свидетельствует о приближении кривой их роста к прямолинейной форме; скорость роста моллюсков, судя по уменьшению времени достижения длины 40 мм, в целом увеличились.

Повышенные темпы роста мидий сохраняются и в последнее десятилетие. Так, у мидий Одесского залива на глубине 2 м во всех возрастных группах в 1993 и 2001 гг. средняя длина раковины была выше, чем в 1985 г. Длины 40 мм моллюски достигали в 1985 г. за 3,9, а в 2001 г. — всего за 2 года (рис. II.7.3). Рост мидий на глубине 8 м, собранных в 1985 г., описывался уравнением Берталанфи, тогда как в 2001 г. зависимость между возрастом мидий и их длиной стала прямолинейной, а время достижения длины 40 мм сократилось с 4 до 1,9 лет.

Аналогичное увеличение темпов роста за последние 10—15 лет отмечено также у мидий из менее эвтрофированных районов северо-западного шельфа. Так, в прибрежных водах о-ва Змеиный на глубине 14 м длины 40 мм моллюски достигали за 3,6 года в 1985 г. и за 1,9 года в 2001 г. (табл. II.7.10).

ТАБЛИЦА II.7.10. Характеристики скорости роста мидий СЗЧМ в разные периоды исследований

Район	Глубина, м	Коэффициент k уравнения роста Берталанфи		Время достижения мидиями длины 40 мм, год	
		1982—1985	1989—1990	1982—1985	1989—1990
Одесский залив	7	0,212	0,07	3,4	3,5
Одесская банка	9	—	0,158	3,2	2,5
с. Григорьевка	6	0,225	0,162	3,0	3,0
Тендровский	12	0,173	0,056	2,9	3,5
	13	—	0,199	3,3	4,5
	22	—	0,167	3,8	4,0
	23	0,198	0,298	3,0	4,0
Филлофорное поле Зернова	24	0,389	0,101	3,0	4,0
	27	0,315	0,456	4,6	3,5
	28	0,440	0,253	5,1	3,5
о-в Змеиный	18	0,426	0,057	5,2	3,5
Шаганская банка	10	0,467	0,239	3,8	3,0
пгт Черноморское	28	0,305	0,299	3,6	3,5
с. Межводное	17	0,278	0,218	3,0	3,0

ней. Для мидий из мелководных заливов (Ягорлыцкого и Джарылгачского) этот показатель значительно выше — в 2,8—3 раза (Варигин, 2003).

Эвтрофирование СЗЧМ вызвало изменения характеристик роста моллюсков многих поселений. В большинстве случаев, за исключением Тендровского района, коэффициент k уравнения роста мидий

в 1989—1990 гг. стал меньше, чем в 1982—1985 гг. (табл. II.7.10), что

люски достигали в 1989 г. за 4, а в 2002 г. — уже за 3 года (рис. П.7.4). Следует отметить, что на протяжении последних 5–6 лет в зонах влияния речного стока, где выявлены повышенные темпы роста мидий, отмечается снижение концентрации аммонийного азота, нитратов, фосфатов в 1,5–3 раза. Однако в прибрежной зоне СЗЧМ все еще сохраняется высокий уровень эвтрофирования вод, в частности вследствие поступлений биогенных веществ из донных отложений во время гипоксии (Гаркавая, Богатова, 2001).

Скорость роста животных является важнейшим интегральным показателем степени благоприятности факторов среды для данного вида в конкретном биотопе, поэтому коэффициенты k и L_m уравнения роста Берта-ланфи для мидий, собранных в 1985 г., использовались для соответствующего районирования СЗЧМ. На основе теории множеств (Андреев, 1987) были определены меры сходства характеристик роста моллюсков, собранных в разных районах, и по этим показателям выявлены три области, в пределах которых мидии имеют близкие особенности роста:

- о-в Змеиный — Центральный район,
- Днестровская и Шаганская банки — Одесский залив — Тендровский район,
- Филлофорное поле Зернова — с. Межводное — пгт Черноморское (Варигин, 2002).

Эти области в значительной мере совпадают с секторами (Центральный, Западный и Каркинитский), выделенными в результате эколого-географического районирования северо-западного шельфа. Последнее проводилось с учетом анализа пространственной изменчивости большого комплекса показателей основных биотических и абиотических факторов среды и биопродукционных характеристик наиболее массовых обитателей этих районов (Зайцев, 1992). Такое значительное соответствие результатов районирования, проведенного разными методами, показывает перспективность использования характеристик роста мидий в системах экологического мониторинга Черного моря.

Продуктивность. Наиболее детальные оценки продуктивности мидий донных поселений в СЗЧМ (32 станции на глубине от 5,5 до 35 м) были по-

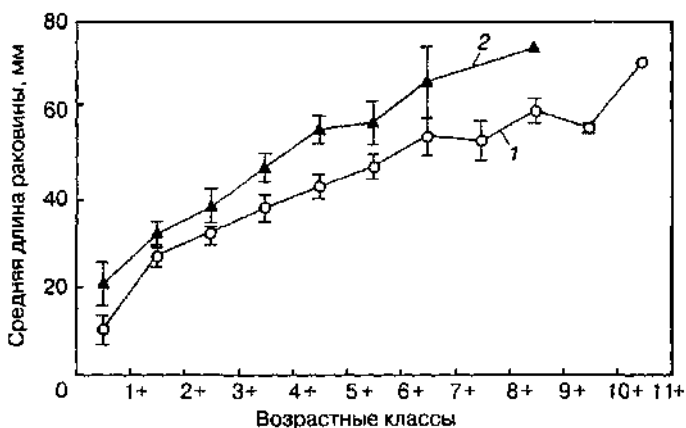


РИС. П.7.4. Кривые роста мидий в районе о-ва Змеиный на глубине 14 м в 1989 (7) и 2002 (2) гг.

лучены методом одноразовых выборок с определением индивидуального возраста моллюсков по сборам 1993 г. (Шурова, Стадниченко, 2001). Для каждого поселения мидий зафиксированы 4 показателя годовой продукции — общая масса моллюсков (P), масса их створок (P_v), сухих (P_d) и обеззоленных тканей (P_{AFDM}).

Выявленные продукционные характеристики мидий изменяются в широком диапазоне. Так, общая продукция мидий в различных районах северо-западного шельфа варьирует от 72,8 до 4873 $\text{гм}^{-2}\text{-год}^{-1}$ (в среднем 1120 $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}\text{ год}^{-1}$), продукция, рассчитанная по массе сухих тканей, — от 2,6 до 227, по сухому обеззоленному веществу — от 2,26 до 198 $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}\text{-год}^{-1}$. Наивысшие ее значения характерны, как правило, для поселений мидий с высокой долей молодых особей (Одесский залив, Шаганская банка, район устья Дуная). Продукция раковинного вещества мидий в различных районах Черного моря меняется от 35 до 2250 $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}\text{год}^{-1}$ (Stadnichenko, Shurova, 2000), при этом доля массы створок составляет от 33 до 95 % общей биомассы мидий.

Основной вклад в годовую продукцию поселений мидий вносят годовики и двухлетки (в среднем 50 и 67 % соответственно), реже — трех- и четырехлетки (в среднем 42 и 25 %). Средняя длина моллюсков наиболее продуктивных возрастных классов составляет 20–40 мм, поэтому данную размерную группу можно назвать продукционным ядром популяции в СЗЧМ (Стадниченко, 2003).

Суточная удельная продукция на различных станциях изменяется от 0,0013 до 0,0084, в среднем составляя 0,0033, что значительно выше, чем считалось ранее для мидий (Заика, 1983). Годовой λ -коэффициент для мидий различных районов СЗЧМ варьирует от 0,44 (Каркинитский залив, с. Межводное) до 5,93 (Центральный район). Высокие его значения характерны, как правило, для поселений, где средний возраст моллюсков не превышает 1 года. Удельная продукция часто меньше P/λ -коэффициента, и максимальное ее значение (3,06) также приходится на Центральный район (Филлофорное поле Зернова), где из-за низкой выживаемости мидий (коэффициент смертности достигает 4,75) в результате регулярных замороз донной фауны средний возраст мидий минимален — всего 0,52 года. Выявлена положительная корреляция λ/μ -коэффициента с коэффициентом смертности ($r = 0,98$, $p < 0,001$), отрицательная — со средней массой одной особи ($r = -0,93$, $p < 0,001$), средним возрастом ($r = -0,86$, $p < 0,001$) и биомассой мидий ($r = -0,58$, $p < 0,001$).

Дисперсионный анализ выявил высокую значимость межрайонной изменчивости P/λ -коэффициента ($F = 6,49$, $P = 0,002$). В Центральном районе СЗЧМ его значения в 3–4 раза выше, чем в остальных — Днепроовско-Бугском, Днестровско-Дунайском и Каркинитском. Этот район характеризуется также наиболее высоким коэффициентом смертности (2,35–4,75), минимальным средним возрастом (0,5 года) и наименьшей средней массой мидий (0,06–0,08 г). Сравнительный анализ изменений λ/μ^2 -коэффициента мидий отдельных районов СЗЧМ за 1984–1993 гг. показал существенное его увеличение:

Район	1984 г.	1993 г.
Днестровская банка	0,89	1,44
Тендровский	0,64	0,82
Каркинитский	0,32	0,44

Повышение \wedge -коэффициента, а также возрастание в этих же районах смертности мидий за 10 лет почти в 2 раза свидетельствуют об увеличении скорости оборота органического вещества на северо-западном шельфе Черного моря (Шурова, Стадниченко, 2001).

Установленные значения продукции мидий из разных районов были использованы в обосновании уравнений множественной регрессии, которые определяют зависимость различных видов годовой продукции этого моллюска (P , P_s , P_d , P_{AFDM} г-м⁻²год⁻¹) от биомассы его поселений (B) и средней массы одной особи (W) с высоким коэффициентом детерминации R^2 (Stadnichenko, Shurova, 2000):

$$\begin{aligned} \ln P &= 1,004 \ln B - 0,484 \ln W & (R^2 = 0,968); \\ \ln P_s &= 0,977 \ln B - 0,660 \ln W & (R^2 = 0,952); \\ \ln P_d &= 1,008 \ln B - 0,688 \ln W - 2,897 & (R^2 = 0,924); \\ \ln P_{AFDM} &= 1,008 \ln B - 0,688 \ln W - 3,04 & (R^2 = 0,923). \end{aligned}$$

Полученные уравнения могут быть использованы для прогнозирования годовой продукции мидий по стандартным гидробиологическим показателям (биомасса и плотность поселений). При этом вычисленные значения могут рассматриваться как фоновые для региона при сравнительном анализе изменений продукционных процессов в современных экологических условиях (Шурова, Стадниченко, 2001а).

7.3.2. *Mytilaster Hneatus*

Двустворчатый моллюск *Mytilaster Hneatus* широко распространен во многих районах Черного моря. Сведения о размерной структуре популяций, размножении и росте этого моллюска ранее были получены преимущественно при изучении обитателей прибрежных вод Крыма (Заика и др., 1990). Продукционные свойства вида из вод СЗЧМ исследовали по пробам, собранным в 2001 г. с обрастаний гидротехнических сооружений Одесского порта на различных горизонтах от уреза воды до глубины 7 м — всего 31 проба с 11 станций (Стадниченко, 2003а). Основной задачей этих исследований было изучение локальной изменчивости продукционных характеристик вида.

Возрастная структура. Возрастные группы моллюсков выделяли по соотношениям частот встречаемости их размерных классов, а также на основе определений индивидуального возраста по слоям роста, выявляемым во внутреннем перламутровом слое раковин. Максимальный возраст моллюсков в большинстве проб оказался равным 5 годам, лишь в двух пробах были обнаружены шестилетние особи. Район Одесского порта в целом характеризуется максимальным количеством двухлеток (37,3 %) *M. Hneatus* с постепенным уменьшением численности последующих возрастных классов (рис. ПЛ.7.5), что свидетельствует о состоянии возрастной структуры как близком к стационарному. Установленная численность годовиков, очевидно, является заниженной ввиду технических погрешностей при сборе и учете самых мелких особей.

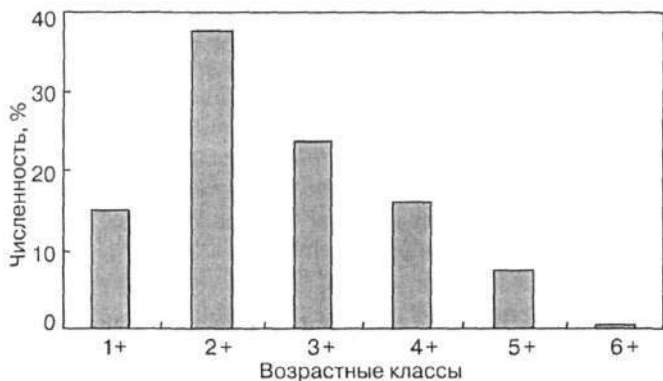


РИС. II.7.5. Возрастная структура поселения двустворчатого моллюска *M. lineatus* в обрастающих гидротехнических сооружениях Одесского порта в 2001 г.

Рост. Кривые роста *M. lineatus* на различных станциях оказались близкими, поэтому уравнение роста Бергаланфи было рассчитано по средним размерам одновозрастных особей (от 1 до 5 лет) для моллюсков всей акватории порта:

$$\hat{L} = 33,2(1 - e^{-0,149t}),$$

где L — высота раковины моллюсков (мм) в возрасте t (годы).

Продуктивность. Годовая продукция *M. lineatus*, рассчитанная на основе одноразовых выборок по общей массе моллюсков, варьирует для отдельных станций от 174 до 1840 г·м⁻²·год⁻¹ с относительной ошибкой 14,1 — 23 %. Средние значения общей годовой продукции для моллюсков из поселений на различных горизонтах уменьшаются с 969 г·м⁻²·год⁻¹ у поверхности воды до 572 г·м⁻²·год⁻¹ на глубине 7 м с относительной ошибкой 10 и 8 % соответственно. Корреляционный анализ четырех величин (P , B , W и H) показал, что общая годовая продукция *M. lineatus* (P) имеет наиболее высокую корреляцию ($r^* = 0,93$) с биомассой его поселений (B). Корреляция со средней массой одной особи (W) и глубиной обитания моллюска (H) выражена слабо (0,25 и -0,32 соответственно). Пространственная изменчивость других продукционных показателей (P_s , P_w , P_d , P_{AFDW}) характеризуется высокой синхронностью с вариациями среднегодовой продукции, рассчитанной по общей массе моллюсков.

Основную часть общей продукции *M. lineatus* из обрастающих Одесского порта составляет прирост биогенного карбоната кальция раковины. Максимальная его доля, достигающая 72 % общей годовой продукции, характерна для поселения на глубине 7 м. Для моллюсков, обитающих на глубине 3 м, эта доля снижается до 55, а возле уреза воды — до 52 %.

Годовой $P/5$ -коэффициент для моллюсков с разных глубин варьирует от 0,62 до 0,94, удельная продукция — от 0,61 до 1, но во многих случаях она меньше P/B -коэффициента. Суточная удельная продукция (0,0017—0,0027) значительно ниже ранее рассчитанной для этого же моллюска из Азовского моря (Заика, 1983).

Из частных коэффициентов корреляции \hat{L}/\hat{L} -коэффициента и удельной продукции с B , W , t_m , Z и H значимыми оказались показатели связи анализируемых продукционных характеристик лишь со средним возрастом t_m (-0,71 и -0,67) и коэффициентом смертности Z (0,74 и 0,59).

Зависимость общей продукции *M. lineatus* от биомассы его поселений ($Я$, $г\cdot м^{-2}$) и средней массы одной особи (W , $г\cdot м^{-2}$) выражается уравнением множественной регрессии с высоким коэффициентом детерминации ($R^2 = 0,934$):

$$P = 99,09 + 0,761 B - 418,1 W.$$

Полученное уравнение использовали для оценки продукции *M. lineatus* согласно имеющимся данным о численности и биомассе этого вида в обрастающих гидротехнических сооружениях Одесского залива в 1998 г., а также согласно литературным сведениям о данных характеристиках из двух портовых акваторий Крымского побережья Черного моря в 1981 г. Определенные таким образом значения годовой продукции не выходят за пределы изменчивости таковой, рассчитанной по одноразовым выборкам этого же моллюска из обрастаний Одесского порта (Стадниченко, 2003а). Однако диапазон колебаний R^2 -коэффициента более широкий — от 0,5 до 1,5, тогда как для *M. lineatus* Одесского порта он варьирует от 0,62 до 0,94 при среднем значении 0,77. Для моллюсков из акваторий портов Крымского побережья среднее значение $P/Я$ -коэффициента равно 0,66.

Уравнения множественной регрессии, определяющие соотношения других показателей годовой продукции *M. lineatus* (P_s , P_w , P_d , P_{AFDM} , $г\cdot м^{-2}\cdot год^{-1}$) с биомассой их поселений и средней массой одного моллюска, имеют следующий вид:

$$P_w = -13,89 + 0,375 B - 192,21 W \quad (R^2 = 0,936);$$

$$P_d = 1,41 + 0,07 B - 54,42 W \quad (R^2 = 0,796);$$

$$P_s = 106,93 + 0,38 B + 170,28 W \quad (R^2 = 0,808);$$

$$P_{AFDM} = 4,47 + 0,06 B - 63,29 W \quad (R^2 = 0,752);$$

$$P_{AFDM} = -18,62 + 0,84 B_{AFDM} + 677,45 W_{AFDM} \quad (R^2 = 0,751).$$

Эти уравнения также могут быть использованы для прогнозирования и оценки продукции по стандартным гидробиологическим данным.

7.3.3. *Chamelea gallina*

Двустворчатый моллюск *Chamelea gallina* широко распространен во многих прибрежных районах Черного и Средиземного морей, является объектом промысла в водах Турции, Италии, Испании, Португалии. Однако сведения о росте этого моллюска немногочисленны (Ramon, Richardson, 1992; Мазлумян, Валовая, 1994; Deval, Oray, 1998; Boltacheva, Mazlumyan, 2002; Gasparet al., 2004).

Возрастная структура. Для отдельных поселений черноморских *Ch. gallina* возрастная структура была определена на основе оценки возраста моллюсков по кольцам роста на внешней поверхности створок и слоям роста, выявляемым на радиальных срезах раковин. Из соотношений численности возрастных классов видно (табл. II.7.11), что преобладающими в поселениях были 3- и 4-летние моллюски при малом количестве молодых особей. Это свидетельствует о значительном отклонении возрастной структуры поселений от стационарного состояния. Основной причиной таких изменений численности разновозрастных особей, очевидно, являются зна-

ТАБЛИЦА II.7.11. Возрастная структура поселений *Chamelea gallina* в отдельных районах Черного моря

Район	Глубина, м	Год	Доля численности возрастных классов					
			1+	2+	3+	4+	5+	6+
Джарылгачский залив	5,5	1981	—	—	—	0,45	0,42	0,13
	7,0	1981	—	0,03	0,12	0,45	0,35	0,05
Одесская банка	8,0	1990	—	0,04	0,17	0,70	0,07	0,02
Шельф Кавказа	18,0	1991	—	0,04	0,30	0,63	0,02	0,01

чительные межгодовые колебания пополнения поселений молодью, хотя отмечаемый недостаток молодых моллюсков может быть частично артефактом, связанным с техническими погрешностями сбора и учета численности мелких особей.

Продуктивность. Продукционные свойства поселений *Ch. gallina* в СЗЧМ, как и в ряде районов на шельфе Кавказа, оценивали с помощью одноразовых проб, собранных в 1990—1992 гг. Индивидуальный возраст моллюсков определяли по наружным кольцам и слоям роста раковин, выявляемым на их радиальных срезах (Стадниченко, Золотарев, 2001). По каждой пробе моллюска были установлены 5 показателей годовой продукции — на основе общей массы моллюска (P), массы его створок (P_s), сырых (P_w), сухих (P_d) и обеззоленных тканей (P_{AFDM}), рассчитаны удельная продукция и P/B -коэффициент.

Годовая продукция *Ch. gallina* в различных районах Черного моря варьирует в широком диапазоне, достигая для общей массы $1830 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ в поселениях на шельфе Кавказа. Относительная ошибка рассчитанных значений продукции 11,1—22,4 %. Основную часть общей продукции моллюска составляет прирост биогенного карбоната кальция раковины. У моллюсков большинства районов доля этой части продукции весьма стабильна — от 57 до 63 % годового увеличения их общей массы.

Годовая продукция сухого обеззоленного вещества (P_{AFDM}) у *Ch. gallina* варьирует от 0,23 до $3,86 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. При этом в СЗЧМ доля данного вида продукции относительно общей годовой продукции (1,56—1,77 %) в целом ниже, чем у обитателей большинства районов шельфа Кавказа (1,70—2,27 %). Значения P/L -коэффициента для моллюсков различных районов варьируют от 0,37 (Одесская банка) до 0,86 (Каркинитский залив). Удельная продукция во всех случаях, за исключением одной станции, меньше P/B -коэффициента.

Зависимость P/Y -коэффициента от средней массы *Ch. gallina* определяется уравнением регрессии ($r = -0,758$; $p < 0,001$)

$$\ln (P/B) = -0,833 - 0,402 \ln W,$$

где W — энергетический эквивалент средней массы моллюска, кДж. Угловой коэффициент этой регрессии выше, чем в аналогичном уравнении для беспозвоночных Мирового океана (Brey, Clarke, 1993). При этом P/B -коэффициент у черноморских *Ch. gallina* в целом ниже среднего уровня тако-

вого, установленного для других морских беспозвоночных Мирового океана с равным энергетическим эквивалентом (Стадниченко, Золотарев, 2001).

Уравнения множественной регрессии, определяющие соотношения различных показателей годовой продукции *Ch. gallina* (P , P_p , P_w , P_d , P_{AFDM} , $\text{гм}^{\text{м}^2} \times \text{год}^{-1}$) с биомассой их поселений (B , гм^{-2}) и средней массой одной особи (W , г), имеют следующий вид:

$$\begin{aligned} \ln P &= 0,979 \ln B - 0,437 \ln W - 0,343 & (R^2 = 0,987); \\ \ln P_p &= 0,978 \ln B - 0,285 \ln W - 2,406 & (R^2 = 0,988); \\ \ln P_d &= 0,965 \ln B - 0,522 \ln W - 4,1 & (R^2 = 0,972); \\ \ln P_w &= 0,968 \ln B - 0,369 \ln W - 0,782 & (R^2 = 0,983); \\ \ln P_{AFDM} &= 0,987 \ln B - 0,459 \ln W - 4,334 & (R^2 = 0,978); \\ \ln P_{AFDM}^{**} &= 0,989 \ln B_{AFDM} - 0,407 \ln W_{AFDM} - 2,032 & (R^2 = 0,987). \end{aligned}$$

Всем этим уравнениям свойственен коэффициент детерминации R^2 , более высокий, чем для аналогичной регрессии ($R^2 = 0,869$), установленной для моллюсков Мирового океана (Greig, 1990). Значения продукции, рассчитанные по приведенным выше соотношениям, близки соответствующим продукционным характеристикам, выявленным прямыми методами. В частности, среднее отклонение значений годовой продукции биогенного карбоната кальция (PX вычисленной по уравнению множественной регрессии, от значений, установленных по однократным выборкам, составляет 14 %. Для соматической продукции (P_{AFDM}) этот показатель равен 16 %.

7.3.4. *Ostrea edulis*

Устрица *Ostrea edulis* до 1970-х годов была широко распространена во многих прибрежных районах Черного моря на глубине до 65 м. Негативные изменения экосистемы Черного моря, заиление грунтов, периодические заморы донной фауны, вспышка раковинной болезни, вызванной низшим грибом *Ostracoblabe implexa*, привели к резкому сокращению ее ареала и численности (Кракатица, 1979; Губанов, 1988, 1991), в связи с чем этот вид был занесен в Красную книгу Украины (Холодковская, 1994) и Красную книгу Черного моря (Black Sea..., 1999).

Рост. Сведения о темпах роста и смертности устриц получены при их выращивании в экспериментальных садках в Ягорлыцком, Тендровском и Джарылгачском заливах в 1964—1970 гг. (Кракатица, 1976), когда деградация естественных поселений, связанная с резким уменьшением пополнения молодью, уже стала очевидной. Уравнения роста Бергаланфи, рассчитанные для устриц заливов СЗЧМ по средним данным для этого периода, имеют следующий вид:

$$\begin{aligned} H_t &= 96,1(1 - e^{-0,319t}), \\ W_t &= 87,5(1 - e^{-0,372t})^3, \end{aligned}$$

где H_t — высота раковины, мм; t — возраст, годы; W_t — масса особи, г (Кракатица, 1976).

Продуктивность. Хотя в настоящее время роль устрицы *O. edulis* в прибрежных экосистемах СЗЧМ значительно уменьшилась, оценка ее продукционных свойств на краю ареала представляет значительный интерес для



изучения адаптационных возможностей вида, а также в анализе перспектив ее использования в морской аквакультуре. В связи с этим экспериментальные данные о росте и смертности устриц (Кракатица, 1976) были использованы для расчетов их продукционных характеристик (Стадниченко, 2002).

Годовая продукция одной особи *O. edulis*, согласно результатам выращивания моллюсков в садках, варьирует от 6,2 до 15,7 г-год⁻¹. Наиболее высокие значения отмечены у особей с начальной высотой раковины 35—45 мм, что соответствует минимальным размерам устриц, у которых были обнаружены личинки в мантийной полости (Кракатица, 1979).

Зависимость удельной продукции устриц (C) от их общей массы в начале (W_1) и конце (W_2) выращивания описывается уравнениями регрессии

$$\ln C = 0,830 - 0,509 \ln W_1 \quad (R^2 = 0,890);$$

$$\ln C = 3,516 - 1,186 \ln W_2 \quad (R^2 = 0,922),$$

а при выражении массы тела моллюсков ее энергетическим эквивалентом ($W_{1_{\text{ЭКВ}}}$ и $W_{2_{\text{ЭКВ}}}$) — следующими уравнениями:

$$\ln P/\bar{B} = 0,364 - 0,511 \ln W_{1_{\text{ЭКВ}}} \quad (R^2 = 0,897);$$

$$\ln P/\bar{B} = 2,227 - 1,066 \ln W_{2_{\text{ЭКВ}}} \quad (R^2 = 0,815).$$

Угловой коэффициент в последних двух уравнениях выше, чем в аналогичном уравнении для беспозвоночных бентоса Мирового океана (Bray, Clarke, 1993). При этом P/B -коэффициенты черноморской устрицы превышают средний уровень этого показателя, установленного для других морских беспозвоночных Мирового океана с равным энергетическим эквивалентом. Более высокие продукционные свойства устриц Черного моря могут быть частично связаны с тем, что изученные моллюски выращивались в садках, т. е. в условиях, в некоторой мере отличающихся от естественных. Тем не менее полученные уравнения регрессии можно использовать для оценки продукции моллюска согласно стандартным гидробиологическим данным о его биомассе и численности.

Из приведенного обзора следует, что у ряда морских двустворчатых моллюсков, которые создают массовые поселения в различных биотопах черноморского шельфа, выявление сезонных и годовых приростов их раковин и анализ изменчивости в различных условиях среды можно использовать в системах постоянного экологического мониторинга. Наиболее изученным в этом отношении видом является мидия *M. galloprovincialis*, в связи с чем было предложено использовать анализ изменчивости ее популяционных характеристик для выявления биологических эффектов изменений условий среды (Zolotarev, Shurova, 1998). Применение этого подхода в последнем (осень 2003 г.) мониторинге на шельфе Украины, Румынии и Болгарии позволило не только оценить современное состояние поселений черноморской мидии, но и выявить взаимосвязь популяционных показателей с факторами среды и их изменчивостью. Особая ценность подобных исследований на популяционном уровне заключается в том, что они позволяют выявлять изменения в структуре и функционировании вида на ранних этапах негативного воздействия условий среды.