

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587:594(262.5)

ТЕНДЕНЦИЯ ВОЗРАСТАНИЯ ВИДОВОГО БОГАТСТВА
МАКРОЗООБЕНТОСА В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ (ЧЕРНОЕ МОРЕ)

© 2023 г. Н. Н. Шаловенков*

Центр экологических исследований, Севастополь, Россия

*e-mail: shaloven@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.03.2020 г.

После доработки 04.12.2021 г.

Принята к публикации 13.06.2022 г.

Снижение числа видов и исчезновение некоторых сообществ зообентоса в Севастопольской бухте было зарегистрировано еще в 20–30-е годы и сохранялось вплоть до 60–90-х годов прошлого века. В этот период исследователи регулярно отмечали только пять видов макрозообентоса в донных сообществах. С начала XXI в. наблюдается частичное восстановление видового состава, повышение плотности и биомассы донных животных в Севастопольской бухте, по сравнению с предыдущими десятилетиями. Видовой состав макрозообентоса за эти годы пополнился новыми 39 видами, которых раньше здесь не находили. Наибольшее количество новых видов отмечено для моллюсков, полихет и ракообразных. Эти изменения затронули даже те участки бухты, где раньше донные животные отсутствовали в зообентосных пробах или были отмечены в очень малых количествах — условно “мертвая зона”. Возрастание видового состава и количественное обилие макрозообентоса совпадает с изменениями экологической обстановки в бухте: расширение площади морского дна с положительными значениями окислительно-восстановительного потенциала (Eh) поверхностного слоя донных осадков и снижение уровня продукции фитопланктона в летний период. Эти экологические изменения происходили на фоне возрастания среднемесячной температуры воды в бухте в летний период. Тенденции возрастания числа видов, плотности и биомассы зообентоса за последнее десятилетие исследователи регистрируют также на черноморском шельфе у побережья Румынии и Болгарии.

Ключевые слова: зообентос, видовой состав, биомасса, численность, среда обитания, климатические изменения, Севастопольская бухта, Черное море

DOI: 10.31857/S032096522303021X, **EDN:** PORCTU

ВВЕДЕНИЕ

В начале XX в. исследователи описывали пять сообществ зообентоса на рыхлых грунтах в Севастопольской бухте (Зернов, 1913). Скопления устриц на ракушечнике и мидий на илах имели высокие величины плотности и биомассы. Прибрежные устричные скопления были вытянуты вдоль берегов в виде прерывистых полос. Значительную часть площади дна бухты (>70%) занимали “мидиевый и меллиновый илы” (Зернов, 1913).

Тенденция снижения числа видов зообентоса в Севастопольской бухте зарегистрирована еще в 20–30-е годы и сохранялась вплоть до 60–90-х годов прошлого века (Миловидова, Кирюхина, 1985). В этот период только несколько видов макрозообентоса (моллюски *Tritia reticulata* (L., 1758), *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778), *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789) и полихеты *Nephtys hombergii* (Savigny in Lamarck, 1818), *Alitta succinea* (Leuckart, 1847)) регулярно отмечали в донных со-

обществах бухты (Миловидова, Кирюхина, 1985; Миловидова, Алемов, 1992; Shalovenkov, 1998).

С начала XXI в. наблюдается частичное восстановление видового состава, повышение плотности и биомассы донных животных в Севастопольской бухте по сравнению с предыдущими десятилетиями (Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005). По результатам многомерного статистического анализа видовой состав зообентоса, зарегистрированный в 2002 г., уже имел больше сходства с первоначальным набором видов 1913 г., чем состав видов донных животных 60–90-х годов прошлого столетия (Shalovenkov, 2005). Эти положительные тенденции отмечены, прежде всего, на входе в бухту и у ее основания, т.е. на границах экосистемы (Shalovenkov, 2005). В то же время центральная часть Севастопольской бухты и ее внутренняя бухта Южная оставались условно “мертвой зоной”. Здесь макрозообентос отсутствовал или был зарегистрирован в очень малых количествах, а донный грунт имел наибольший

Таблица 1. Численность (N) и биомасса (B) макрозообентоса на исследованных участках Севастопольской и Южной бухт

Участки исследования	N , экз./м ²	B , г/м ²
Центральная часть Севастопольской бухты	0–385	0–1410.49
	90 ± 36	131.62 ± 116.38
Вход в Южную бухту	15–1300	0.57–421.03
	387 ± 135	41.35 ± 34.59
Южная бухта	40–2650	0.23–48.08
	978 ± 279	24.12 ± 4.61

Примечание. Над чертой – диапазон изменчивости показателя, под чертой – среднее значение и его ошибка.

уровень загрязнения в течение нескольких десятилетий (Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005; Алемов и др., 2007). Следует отметить, что область “мертвой зоны” характеризуется пространственной неоднородностью содержания поллютантов в донных осадках. Так, в центральной части Севастопольской бухты отмечен меньший уровень накопления нефтепродуктов и тяжелых металлов в донном грунте по сравнению с бухтой Южная (Миловидова, Кирюхина, 1985; Овсяный и др., 2001; Миронов и др., 2003).

Цель работы – оценить видовой состав и количественное развитие макрозообентоса на сильно загрязненных участках, дать анализ межгодовых изменений видового состава макрозообентоса в Севастопольской бухте.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Макрозообентос исследовали на трех полигонах: один – в центральной части Севастопольской бухты в 2007 г. и два – в бухте Южная в 2011 г. и 2012 г. (рис. 1). Вначале проводили съемку макрозообентоса (2007 г.) на участке бухты с меньшим уровнем накопления поллютантов в донных осадках: медь – 4.39 мг/кг, цинк – 0.79 мг/кг, нефтяные углеводороды – 664 мг/г, $C_{орг}$ – 3.95% (Миловидова, Кирюхина, 1985; Овсяный и др., 2001; Миронов и др., 2003; Алемов и др., 2007). Заключительную съемку (2012 г.) проводили в Южной бухте на участке с наибольшим уровнем накопления поллютантов: медь – 11.19 мг/кг, цинк – 3.22 мг/кг, нефтяные углеводороды – 1290 мг/г, $C_{орг}$ – 5.44% (Миловидова, Кирюхина, 1985; Овсяный и др., 2001; Миронов и др., 2003; Алемов и др., 2007). На каждом исследованном участке было по 12 бентосных станций на глубинах от одного до 15 м. Координаты станций определяли по GPS-навигатору. На каждой станции отбирали по три пробы донного грунта с помощью ручного водолазного дночерпателя, площадь облова 0.1 м². Для промывки собранных проб использовали сито с диаметром

ячей 1 мм. После промывки грунт и донные организмы фиксировали 75%-ным этиловым спиртом. Обработку и разбор макрозообентосных проб проводили по стандартной методике (Володкевич, 1980). Для расчета биомассы определяли влажную массу животных. Для идентификации бентосных организмов использовали работы (Определитель..., 1968; Чухчин, 1984; Киселева, 2004). Видовые названия уточняли по Word Register of Marine Species: <http://www.marinespecies.org/>. Всего собрано и обработано 108 проб макрозообентоса. Рассчитаны средние значения и ошибка средней численности и биомассы макрозообентоса для отдельных видов и суммарно для исследованных полигонов. Критерий t -Стьюдента использовали для оценки статистической достоверности различий средних значений численности и биомассы между исследованными полигонами. Встречаемость вида определяли как долю станций (%), на которых он был зарегистрирован, от всех станций полигона.

Видовое богатство на каждой станции оценивали по количеству видов донных животных в трех пробах. Карты распределения видового богатства на полигонах и окислительно-восстановительного потенциала (Eh) донного грунта в Севастопольской бухте построены в программе Golden Software Surfer v. 9 на основе интерполяции Кригинга (Kriging). Данные по окислительно-восстановительному потенциалу (Eh) донных осадков взяты из опубликованных результатов многолетних наблюдений (Миловидова, Кирюхина, 1985; Миронов и др., 2003).

Анализ межгодовых изменений видового состава макрозообентоса Севастопольской бухты проведен с помощью метода главных компонент (PCA, STATISTICA v. 6). В расчетах использованы данные присутствие/отсутствие видов в Севастопольской бухте в период исследований. Собственные значения матрицы корреляций между видами использованы для определения достоверности на уровне 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В некогда “мертвой зоне” бухт Севастопольская и Южная выявлено увеличение биомассы, численности и числа видов макрозообентоса (табл. 1, рис. 2). Видовое богатство на исследованных участках характеризовалось пространственной неоднородностью (рис. 2). Наибольшее число видов отмечено в прибрежной полосе на небольших глубинах ≤ 10 м.

В центральной части Севастопольской бухты уже сформировалось сообщество мидии *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819). Этот исследованный участок морского дна характеризовался более высокими величинами биомассы макрозо-

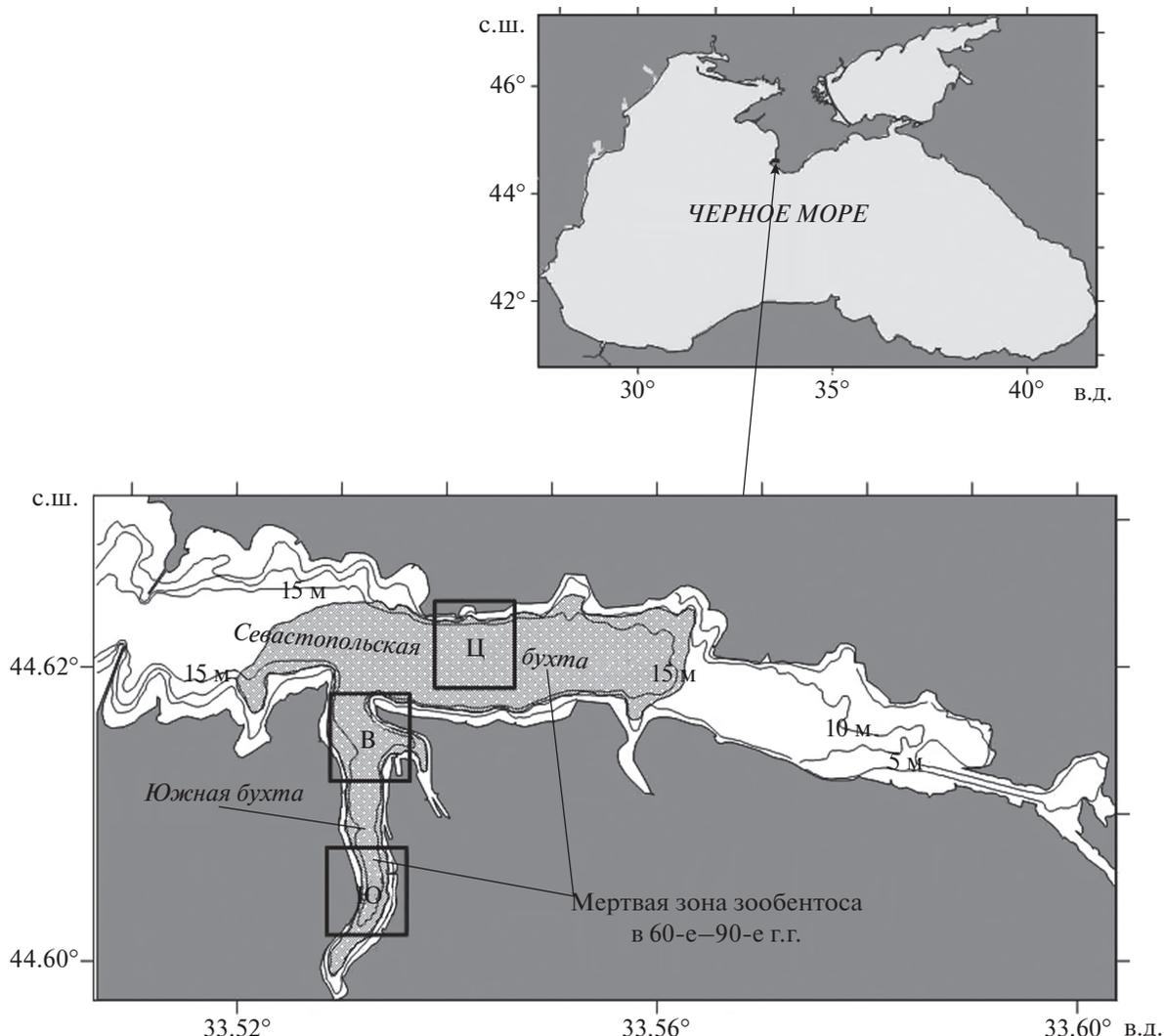


Рис. 1. Район и участки исследования в бухтах Севастопольская и Южная. Здесь и на рис. 2: Ц – центральный участок бух. Севастопольская (2007 г.), В – вход в бух. Южная (2011 г.), Ю – бух. Южная (2012 г.).

обентоса по сравнению с исследованными полигонами в Южной бухте (табл. 1). Однако средние значения биомассы на трех исследованных полигонах не имели статистически достоверных различий ($t_c < 1.994$). В то же время, численность донных животных в бухте Южная была почти на порядок выше таковой в бухте Севастопольская и имела статистически достоверные различия для средних значений ($t_c = 2.13-3.16 > 1.994$) (табл. 1). Макрозообентос здесь представляли преимущественно гидробионты, возраст которых не превышал 1.5–2 года. Если в бух. Южная зообентос отмечали на всей площади исследованных полигонов, то на полигоне в бухте Севастопольская донные животные еще отсутствовали на небольшом участке морского дна на глубине 13 м (рис. 2).

В центральной части Севастопольской бухты зарегистрировано 17 видов донных животных

(табл. 2). Доминирующий (90% суммарной биомассы макрозообентоса) вид *Mytilus galloprovincialis* имел низкий уровень встречаемости из-за неравномерного расселения на исследованном участке. Высокая встречаемость отмечена только у моллюска *Abra nitida milachewichi*, рака-отшельника *Diogenes pugilator* и полихеты *Perinereis cultrifera*, которые вместе с мидией составляли основу локального бентосного сообщества на этом участке бухты.

Массовые виды зообентоса, характерные для центральной части бух. Севастопольская, также зарегистрированы и в бухте Южная. Здесь видовой состав донных животных был богаче и большее число видов имело высокие показатели встречаемости. Это моллюски *Tritia reticulata*, *Mytilaster lineatus* и *Parvicardium exiguum*; ракообразные *Amphibalanus improvisus*, *Echinogammarus olivii* и *Microdeutopus*

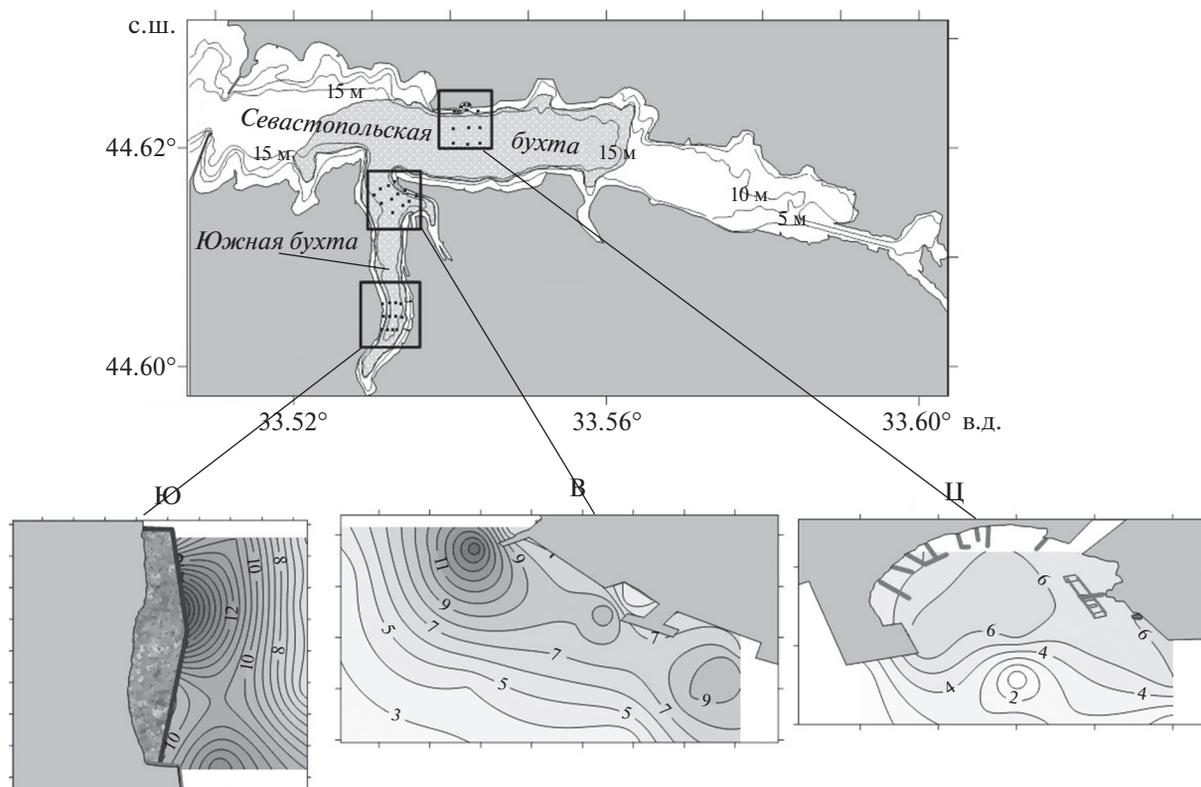


Рис. 2. Схема станций (отмечены точками) и пространственное распределение числа видов (изолинии) макрозообентоса на исследованных участках.

gryllotalpa и полихета *Capitella capitata*. Встречаемость во внутренней Южной бухте остальных видов бентоса не превышала 20%. На двух исследованных полигонах в бухте Южная зарегистрировано 65 видов макрозообентоса (табл. 2).

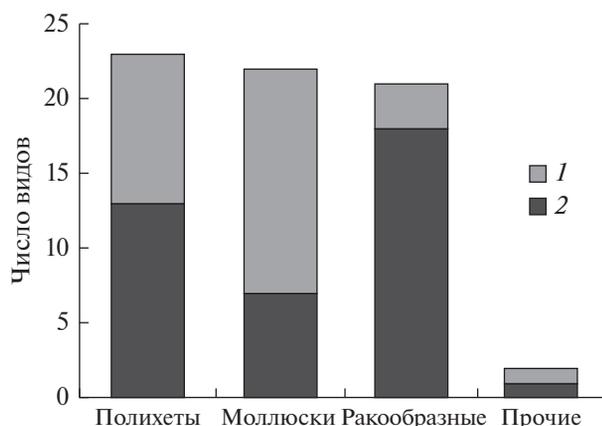


Рис. 3. Число видов, зарегистрированных ранее (1) и впервые (2) для района Севастопольской бухты, основных таксономических групп макрозообентоса на исследованных участках бухт Севастопольская и Южная.

Моллюск *Tritia neritea* и полихета *Perinereis cultrifera* впервые были найдены в Севастопольской бухте. В дополнение к этим двум видам 37 новых видов макрозообентоса были обнаружены в Южной бухте (табл. 2). Таким образом, видовой состав макрозообентоса района Севастопольской бухты пополнился 39 новыми видами. Наибольшее число видов, ранее не зарегистрированных в районе, было у моллюсков, полихет и ракообразных (рис. 3).

Полученные результаты изменений видовой состава зообентоса за последние годы были сопоставлены с результатами исследований в Севастопольской бухте за столетний период (Зернов, 1913; Миловидова, 1975; Миловидова, Кирюхина, 1985; Миловидова, Алемов, 1992; Алемов, Петров, 1993; Shalovenkov, 1998, 2005; Шаловенков, 2003). Многомерный статистический анализ методом главных компонент показал, что в первых двух компонентах сосредоточена вся основная информация (56%) межгодовых изменений видовой состава макрозообентоса в Севастопольской бухте. В эти две переменные включены 24 вида, исходя из оценки их корреляции с главными компонентами (табл. 3). Первая компонента (PC1) коррелирует с группой бентосных видов, которые исчезли или оставались в бухте в течение всего XX в. Вторая компонента (PC2) коррелирует с видами,

Таблица 2. Видовой состав и показатели количественного обилия (средние значения и ошибка средней) макрозообентоса на исследованных участках в бухтах Севастопольская и Южная

Вид	бух. Севастопольская, участок "Ц" 2007 г.			Вход в бух. Южная, участок "В", 2011 г.			бух. Южная, участок "Ю" 2012 г.		
	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>F</i>
Polychaeta									
** <i>Phyllodoce mucosa</i> (Örsted, 1843)	—	—	—	0.001 ± 0.001	2 ± 2	8	—	—	—
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	—	—	—	—	—	—	0.002 ± 0.002	1 ± 1	8
** <i>Mystra picta</i> (Quatrefages, 1866)	0.004 ± 0.004	*	8	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8	—	—	—
** <i>Harmothoe imbricata</i> (L., 1767)	—	—	—	0.001 ± 0.001	*	8	—	—	—
** <i>H. reticulata</i> (Claparède, 1870)	—	—	—	—	—	—	0.009 ± 0.007	2 ± 1	23
** <i>Polynoe scolopendrina</i> (Savigny, 1822)	—	—	—	—	—	—	0.034 ± 0.026	4 ± 3	15
** <i>Pholoe inornata</i> (Johnston, 1839)	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8	0.001 ± 0.001	*	8
<i>Glycera tridactyla</i> (Schmarda, 1861)	—	—	—	0.010 ± 0.008	1 ± 1	17	—	—	—
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	0.006 ± 0.004	1 ± 1	17	0.006 ± 0.005	2 ± 1	25	0.010 ± 0.007	2 ± 2	15
<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)	—	—	—	—	—	—	0.0001 ± 0.0001	1 ± 1	8
** <i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	0.032 ± 0.025	3 ± 1	42	0.174 ± 0.094	6 ± 2	50	0.003 ± 0.002	2 ± 1	23
** <i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)	—	—	—	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8
<i>Nephtys hombergii</i> (Savigny in Lamarck, 1818)	—	—	—	0.074 ± 0.050	1 ± 1	17	—	—	—
** <i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje, 1828)	—	—	—	0.006 ± 0.006	2 ± 2	8	—	—	—
<i>Lysidice ninetta</i> (Lamarck, 1818)	—	—	—	0.021 ± 0.021	1 ± 1	8	—	—	—
** <i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	—	—	—	0.007 ± 0.006	4 ± 3	17	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8
** <i>Malacoceros tetracerus</i> (Schmarda, 1861)	—	—	—	0.004 ± 0.002	2 ± 1	25	—	—	—
<i>Prionospio cirrifera</i> (Wirén, 1883)	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8	0.002 ± 0.002	1 ± 1	8
** <i>Caulleriella bioculata</i> (Keferstein, 1862)	—	—	—	0.003 ± 0.003	*	8	—	—	—
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	—	—	—	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	0.001 ± 0.001	*	8	0.002 ± 0.001	6 ± 4	33	0.019 ± 0.009	25 ± 9	69
<i>Lagis koreni</i> (Malmgren, 1866)	—	—	—	—	—	—	0.020 ± 0.020	1 ± 1	8
** <i>Spirobranchus triqueter</i> (L., 1758)	—	—	—	—	—	—	0.001 ± 0.001	*	8

Таблица 2. Продолжение

Вид	бух. Севастопольская, участок "Ц" 2007 г.			Вход в бух. Южная, участок "В", 2011 г.			бух. Южная, участок "Ю" 2012 г.		
	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>F</i>
Crustacea									
<i>Amphibalanus impro-visus</i> (Darwin, 1854)	0.504 ± 0.310	25 ± 19	25	2.048 ± 0.861	289 ± 119	67	4.813 ± 1.799	703 ± 238	92
** <i>Nototropis guttatus</i> (Costa, 1853)	—	—	—	—	—	—	0.001 ± 0.001	*	8
** <i>Gammarus insensibilis</i> (Stock, 1966)	—	—	—	0.021 ± 0.008	3 ± 1	42	—	—	—
** <i>Echinogammarus olivii</i> (Milne-Edwards, 1830)	—	—	—	—	—	—	0.031 ± 0.010	10 ± 2	77
** <i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	—	—	—	0.002 ± 0.001	2 ± 1	25	—	—	—
** <i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	—	—	—	—	—	—	0.003 ± 0.002	2 ± 1	23
** <i>Microdeutopus gryllotalpa</i> (Costa, 1853)	—	—	—	—	—	—	0.003 ± 0.002	3 ± 2	31
** <i>M. versiculatus</i> (Bate, 1856)	—	—	—	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8
** <i>Chelicorophium nobile</i> (G.O. Sars, 1895)	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8	—	—	—
** <i>Iphinoe maotica</i> (Sowinsky, 1893)	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8	—	—	—
** <i>I. tenella</i> (Sars, 1878)	—	—	—	—	—	—	0.001 ± 0.001	2 ± 1	15
** <i>Limnoria tuberculata</i> (Sowinsky, 1884)	—	—	—	—	—	—	0.001 ± 0.001	*	8
** <i>Lekanesphaera hookeri</i> (Leach, 1814)	—	—	—	0.008 ± 0.008	*	8	—	—	—
** <i>Heterotanais oerstedii</i> (Kroyer, 1842)	—	—	—	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8
** <i>Hippolyte leptocerus</i> (Heller, 1863)	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8	0.002 ± 0.002	*	8
** <i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1813)	0.009 ± 0.009	*	8	—	—	—	—	—	—
** <i>Pestarella candida</i> (Olivi, 1792)	0.642 ± 0.642	*	8	0.002 ± 0.002	*	8	—	—	—
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	0.300 ± 0.153	8 ± 4	42	0.478 ± 0.210	15 ± 6	58	0.370 ± 0.205	1 ± 1	15
** <i>Pisidia longimana</i> (Risso, 1816)	—	—	—	0.108 ± 0.108	2 ± 2	8	—	—	—
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)	4.809 ± 3.252	1 ± 1	17	—	—	—	—	—	—
Gastropoda									
** <i>Tricolia pullus</i> (L., 1758)	—	—	—	—	—	—	0.009 ± 0.006	1 ± 1	15
** <i>Gibbula albida</i> (Gmelin, 1791)	—	—	—	—	—	—	0.034 ± 0.034	*	8
<i>G. divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	—	—	—	0.590 ± 0.460	3 ± 2	17	—	—	—
<i>Rissoa membranacea</i> (J. Adams, 1800)	—	—	—	0.005 ± 0.005	1 ± 1	8	—	—	—
<i>R. splendida</i> (Eichwald, 1830)	—	—	—	—	—	—	0.004 ± 0.004	*	8

Таблица 2. Окончание

Вид	бух. Севастопольская, участок "Ц" 2007 г.			Вход в бух. Южная, участок "В", 2011 г.			бух. Южная, участок "Ю" 2012 г.		
	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>F</i>
<i>Calyptrea chinensis</i> (L., 1758)	—	—	—	0.130 ± 0.120	4 ± 4	17	—	—	—
<i>Tritia reticulata</i> (L., 1758)	5.701 ± 2.224	7 ± 2	75	3.215 ± 1.517	5 ± 2	33	8.601 ± 2.428	14 ± 4	77
** <i>T. neritea</i> (L., 1758)	0.241 ± 0.177	2 ± 2	17	0.062 ± 0.062	1 ± 1	8	0.063 ± 0.047	1 ± 1	15
** <i>T. pellucida</i> (Risso, 1826)	—	—	—	0.034 ± 0.034	1 ± 1	8	—	—	—
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	2.007 ± 2.007	1 ± 1	8	33.333 ± 33.333	2 ± 2	8	—	—	—
Bivalvia									
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	0.223 ± 0.204	5 ± 3	33	0.749 ± 0.467	22 ± 10	50	5.698 ± 2.108	98 ± 40	77
<i>Mytilus galloprovincialis</i> (Lamarck, 1819)	116.316 ± 114.178	27 ± 26	17	0.005 ± 0.005	*	8	0.563 ± 0.520	9 ± 4	46
<i>Lucinella divaricata</i> (L., 1758)	—	—	—	—	—	—	0.006 ± 0.006	1 ± 1	8
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguère, 1789)	0.342 ± 0.225	3 ± 2	33	—	—	—	1.488 ± 1.434	1 ± 1	15
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	—	—	—	0.150 ± 0.130	1 ± 1	17	0.271 ± 0.201	3 ± 1	39
** <i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	—	—	—	0.010 ± 0.007	2 ± 1	17	0.012 ± 0.012	1 ± 1	8
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	—	—	—	0.069 ± 0.067	1 ± 1	17	—	—	—
** <i>Irus irus</i> (L., 1758)	—	—	—	—	—	—	0.004 ± 0.004	*	8
<i>Chamelea gallina</i> (L., 1758)	0.001 ± 0.001	*	8	0.010 ± 0.010	*	8	—	—	—
** <i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	—	—	—	—	—	—	0.001 ± 0.001	1 ± 1	8
<i>Abra nitida milachewichi</i> (Nevejskaja, 1963)	0.488 ± 0.216	5 ± 2	42	0.007 ± 0.004	2 ± 1	33	0.011 ± 0.010	2 ± 2	15
<i>A. segmentum</i> (Récluz, 1843)	—	—	—	—	—	—	0.169 ± 0.125	2 ± 2	15
Echinodermata									
** <i>Stereoderma kirchsbergii</i> (Heller, 1868)	—	—	—	—	—	—	0.004 ± 0.003	2 ± 1	15
Insecta									
<i>Thalassomyia frauenfeldi</i> (Schiner, 1856)	—	—	—	0.001 ± 0.001	*	8	—	—	—

Примечание. *B* — биомасса, г/м²; *N* — численность, экз./м²; *F* — встречаемость, %; "—" — отсутствие вида.

* — один экз. на 3 м².

** — виды, зарегистрированные впервые в районе исследований.

которые вновь отмечены в бухте после многолетнего отсутствия или же впервые зарегистрированы здесь.

Результаты многомерного статистического анализа представлены в виде "фазовой траектории" межгодовых изменений видового состава макрозообентоса на факторном плане главных компонент (рис. 4). На основании выполненных

расчетов можно выделить три периода в межгодовых изменениях видового состава зообентоса Севастопольской бухты за прошедшие сто лет. Первый период (начало XX в.) характеризуется богатым видовым составом донных животных, второй (1929–1990) — выживанием устойчивых к антропогенным нагрузкам отдельных видов и третий (1990–по настоящее время) — заселением ранее

Таблица 3. Статистический анализ корреляции видов макрозообентоса с главными компонентами (метод главных компонент)

Вид	PC1	PC2
Polychaeta		
<i>Genetyllis tuberculata</i>	-0.804	0.326
<i>Glycera tridactyla</i>	-0.750	0.074
<i>Alitta succinea</i>	0.031	0.818
<i>Nephtys hombergii</i>	0.440	-0.363
<i>Lysidice ninetta</i>	-0.750	0.074
<i>Capitella capitata</i>	-0.443	0.500
<i>Sabellaria taurica</i>	-0.951	-0.276
<i>Lagis koreni</i>	-0.804	0.326
<i>Melinna palmata</i>	-0.565	-0.264
Crustacea		
<i>Diogenes pugilator</i>	-0.594	0.625
<i>Liocarcinus navigator</i>	-0.951	-0.276
<i>Echinogammarus olivii</i>	-0.141	0.718
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i>	-0.141	0.718
Gastropoda		
<i>Lepidochitona caprearum</i>	-0.951	-0.276
<i>Rissoa splendida</i>	-0.728	0.514
<i>Cerithium vulgatum</i>	-0.667	-0.380
Bivalvia		
<i>Ostrea edulis</i>	-0.951	-0.276
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	-0.525	0.686
<i>Flexopecten glaber ponticus</i>	-0.951	-0.276
<i>Polititapes aureus</i>	-0.951	-0.276
<i>Abra segmentum</i>	-0.501	0.329
<i>A. nitida milachewichi</i>	0.094	0.411
Ascidacea		
<i>Molgula euprocta</i>	-0.951	-0.276
<i>Botryllus schlosseri</i>	-0.951	-0.276
<i>Ascidella aspersa</i>	-0.565	-0.264

Примечание. Жирным шрифтом обозначены виды макрозообентоса, имеющие высокие значения корреляции с первой (PC1) и второй (PC2) компонентами видового состава.

“исчезнувших” и новых видов зообентоса. Следует отметить, что “траектория” на факторном плане изменений видового состава зообентоса в третий период проходит вдоль второй компоненты (PC2), которая коррелирует ($R = 0.790$, $p < 0.05$) с температурными изменениями в летние месяцы за эти годы (рис. 4). Траектория изменений не замкнута и направлена почти вдоль оси второй компоненты, указывая на действие других факторов с конца XX в.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Увеличение численности, биомассы и числа видов донных животных свидетельствует о восстановительных тенденциях, которые охватили даже сильно загрязненные участки бух. Севастопольская и бух. Южная. Высокое видовое богатство макрозообентоса необычно для донных сообществ в этих частях исследованных бухт, поскольку макрозообентос почти отсутствовал здесь в период высокого уровня эвтрофирования и нефтяного загрязнения в 80-е годы (Миловидова, Кирюхина, 1985).

Восстановительные тенденции для макрозообентоса Севастопольской бухты отмечали уже в конце 90-х годов, они сохраняются и в XXI в. (Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005; Алемов, 2021). Как следует из полученных результатов, позитивные изменения затронули теперь и Южную бухту. Так, только 9 видов макрозообентоса зарегистрировано в бухте в 2000 г., в 2006 г. – 19 видов (Алемов и др., 2007), сейчас – 65. В 2006 г. максимальная биомасса зообентоса здесь достигала 278.5 г/м², плотность была ≤1000 экз./м² (Алемов и др., 2007). В 2011–2012 гг. максимальная биомасса зообентоса уже была >400 г/м², плотность – 2600 экз./м² на мелководных участках (≤10 м) этой бухты. Средняя плотность макрозообентоса в последние годы выросла в 1.5 раза по сравнению с 2006 г. При этом, средние значения биомассы в 2006 и в 2011–2012 гг. не имели больших различий – ~40 г/м².

Несмотря на восстановительную динамику в некогда “мертвой зоне”, биомасса и плотность макрозообентоса все еще остаются более низкими по сравнению с благополучными участками Севастопольской бухты. Например, эти показатели для донных животных на входе и у основания Севастопольской бухты были в 2–3 раза выше по сравнению с участками в центральной части и в Южной бухте (Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005). Встречаемость массовых видов на исследованных трех полигонах варьировала от 25 до 42% и значительно уступала их встречаемости на участках с меньшей антропогенной нагрузкой (на входе и у основания Севастопольской бухты). Современное состояние видового богатства, биомассы и плотности зообентоса указывает на происходящие изменения в экосистеме всей Севастопольской бухты, включая и внутренние бухты.

Тенденции улучшения состояния зообентоса не были связаны со снижением уровня загрязнений, поскольку содержание нефтепродуктов в донных осадках здесь явно не уменьшилось за последние 5–10 лет (Алемов и др., 2007; Wilson et al., 2008). Однако, стоит обратить внимание на некоторые экологические изменения, происходящие в Севастопольской бухте за последние 10–15 лет. Так, в 80-е годы, уровень окислительно-восстановительного потенциала (Eh) донных осадков

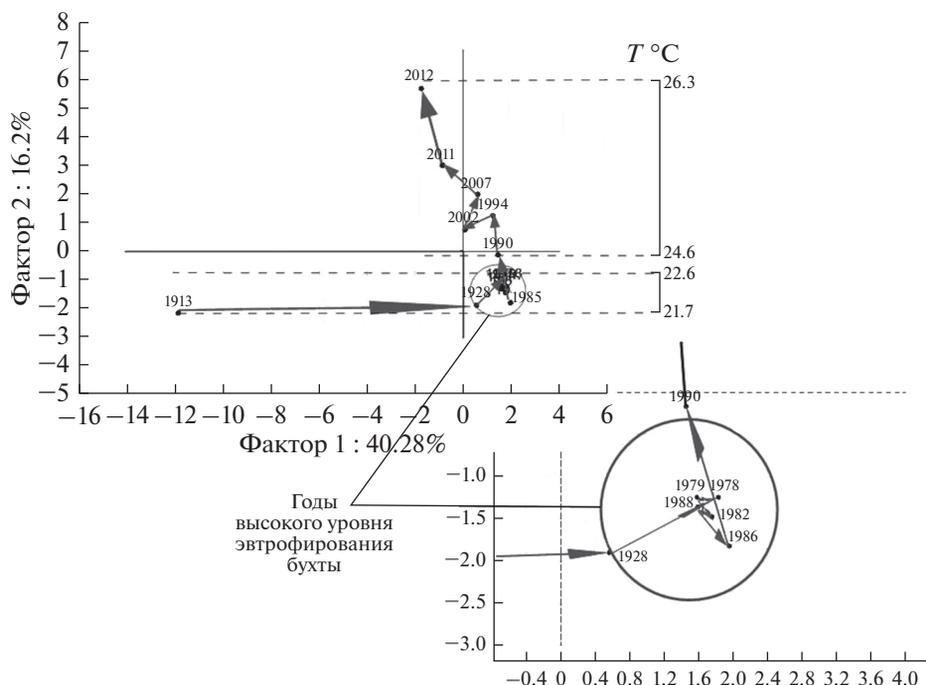


Рис. 4. “Фазовая траектория” в факторной плоскости изменчивости видового состава макрозообентоса в Севастопольской бухте в течение 100 лет. $T^{\circ}\text{C}$ — среднемесячная температура воды в поверхностном слое воды в августе. По: (Зернов, 1913; Миловидова, 1975; Миловидова, Кирюхина, 1985; Миловидова, Алемов, 1992; Shalovenkov, 1998; Шаловенков, 2003; Shalovenkov, 2005) и материалы настоящего исследования.

варьировал от -340 до -190 мВ и даже не достигал положительных значений. В 2000 г. значения этого показателя значительно возросли и варьировали уже в пределах от -189 до $+31$ мВ. Сопоставление карт пространственного распределения уровня редокс-потенциала в донных осадках за 1985 и 2000 гг. демонстрирует значительные изменения окислительно-восстановительных условий в бухте в конце двадцатого века (рис. 5). Возрастание Eh наблюдается в донных отложениях по всей акватории, в том числе и в некогда “мертвой зоне”, где сейчас зарегистрировано увеличение биомассы, численности и видового богатства макрозообентоса. Значения редокс-потенциала коррелируют с уровнем накопления $S_{\text{орг}}$ в поверхностном слое донных осадков Севастопольской бухты (Osadchaya et al., 2003). Поступление и накопление органических веществ на дне бухты происходит за счет разных источников, один из которых — отмирающие клетки фитопланктона.

Следует отметить, что в последние годы наблюдается значительное снижение уровня первичной продукции фитопланктона в летние месяцы. Так, если в 80-е годы биомасса летнего фитопланктона могла достигать 26000 мг/м^3 (Сеничева, 1980), то в последние десятилетия биомасса в летний сезон не превышала $2000\text{--}4000 \text{ мг/м}^3$ (Стельмах и др., 2001; Берсенева, Геворгиз, 2003; Лопухина, Манжос, 2005; Стельмах и др., 2009; Stel-

makh et al., 2010). Возможно, понижение уровня первичной продукции в летний сезон — одна из причин изменений окислительно-восстановительных условий донных осадков за счет уменьшения седиментационного потока отмирающего фитопланктона, что оказывает влияние на содержание кислорода в придонных слоях. Если в 70–90-х годах степень насыщения кислородом в придонном слое воды “мертвой зоны” могла снижаться почти до 20% в летний период, то в последние 10–15 лет этот показатель не опускается ниже уровня 70% (Долотов и др., 2005; Иванов и др., 2006).

Эти экологические изменения, охватывающие всю акваторию бухты, наблюдаются при ежегодном увеличении летней температуры воды. Только за последние 20–25 лет среднемесячная температура воды в Севастопольской бухте для августа поднялась на 3.9°C (Белокопытов, 2014). В прилегающих к Севастопольской бухте открытых акваториях также зарегистрированы изменения видового состава, плотности и биомассы донных животных в бентосных сообществах (Киселева, 1988; Wilson et al., 2008). Кроме того, возрастание числа видов, биомассы и численности зообентоса отмечают в последние годы у побережья Румынии и Болгарии (Prodanov et al., 2001; Osadchaya et al., 2003; Dumitrache, Abaza, 2004; Dumitrache, 2013). Изменения показателей количественного обилия макрозообентоса охватывают и другие районы

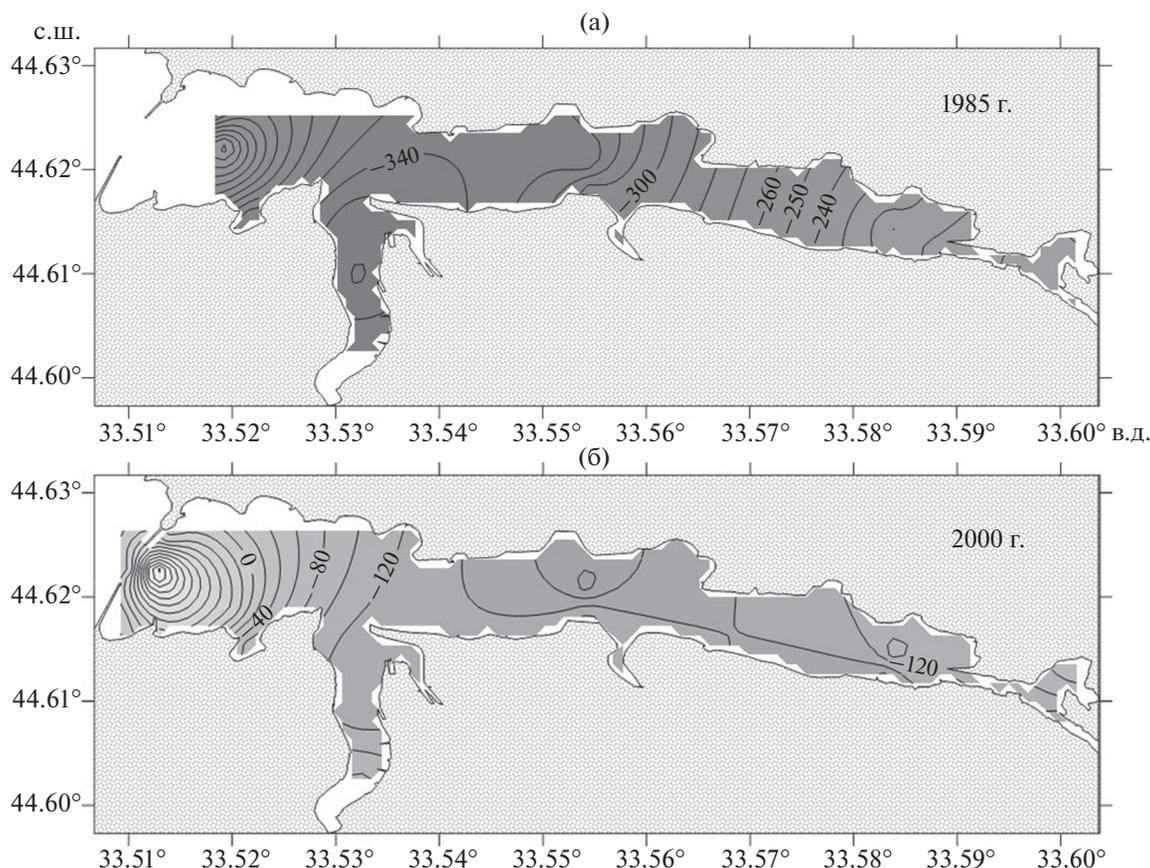


Рис. 5. Пространственное распределение окислительно-восстановительного потенциала (Eh) донных осадков в акватории бух. Севастопольская и ее внутренних бухт в 1985 (а) и 2000 (б) гг. Карты построены по данным работ (Миловидова, Кирюхина, 1985; Миронов и др., 2003).

Черного моря. Вероятно, их рост вызван масштабными изменениями в экологических процессах, связанных с изменениями температуры воды (как климатического фактора) по всей акватории Черного моря, начиная с конца 90-х годов (Ильин, 2012; Белокопытов, 2013).

Выводы. На участках некогда “мертвой зоны” Севастопольской бухты идут процессы сукцессии и частичного восстановления зообентосных сообществ, которые были разрушены еще в начале XX в. Заселение ранее исчезнувших и новых для бухты видов зообентоса происходит в период очевидных экологических изменений, охватывающих всю акваторию бухты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алемов С.В. 2021. Межгодовая и сезонная динамика сообществ макрозообентоса Севастопольской бухты (Черное море) в начале XXI века на участках с различным уровнем загрязнения. Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. №: 1 (17). С. 3. <https://doi.org/10.21072/ecco.2021.17.01>

Алемов С.В., Бурдиян Н.В., Гусева Е.В. и др. 2007. Санитарно-экологические исследования акватории Севастополя (Черное море) // Экология моря. Вып. 73. С. 5.

Алемов С.В., Петров А.Н. 1993. Распределение, количественные характеристики и показатели состояния зообентоса в бухтах, различающихся по степени загрязнения // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. Киев: Наукова думка. С. 25.

Белокопытов В.Н. 2013. О климатической изменчивости термохалинной структуры Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 27. С. 226. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/56943>

Белокопытов В.Н. 2014. Климатическая изменчивость плотностной структуры Черного моря // Украинский гидрометеоролог. журн. № 14. С. 227.

Берсенева Г.П., Геворгиз Н.С. 2003. Изменчивость концентрации хлорофилла и феофитина в фитопланктоне Севастопольской бухты за период 2000–2001 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов

- шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 8. С. 90.
- Володкович Ю.Л. 1980. Методы изучения морского бентоса // Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. Ленинград: Гидрометеиздат. С. 150.
- Долотов В.В., Кондратьев С.И., Ляшенко С.В. 2005. Внутригодовые (сезонные) изменения общего содержания биогенных элементов и кислорода в различных районах Севастопольской бухты // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 12. С. 167.
- Зернов С.А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Императорской Академии Наук. Серия 8. Т. 32. № 1.
- Иванов В.А., Овсяный Е.И., Репетин Н. и др. 2006. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Ильин Ю.П. 2012. Вклад региональных и глобальных факторов в межгодовую изменчивость гидрометеорологических условий прибрежной зоны Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 26. Т. 1. С. 117. <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/56808>
- Киселева М.И. 1988. Характеристика многолетних изменений бентоса в прибрежной зоне района Севастополя // Экология моря. Т. 28. С. 26.
- Киселева М.И. 2004. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей. Апатиты: Кольский науч. центр РАН.
- Лопухина О.А., Манжос Л.А. 2005. Фитопланктон Севастопольской бухты (Черное море) в теплый и холодный периоды 2001–2002 гг. // Экология моря. Вып. 69. С. 25.
- Миловидова Н.Ю. 1975. Изменения донных биоценозов Севастопольских бухт за период с 1913 по 1973 гг. // Биология моря. Вып. 36. С. 117.
- Миловидова Н.Ю., Алемов С.В. 1992. Зообентос мягких грунтов Севастопольской бухты и прилегающих районов // Молисмология Черного моря. Киев: Наукова думка. С. 263.
- Миловидова Н.Ю., Кирюхина Л.Н. 1985. Черноморский макрозообентос в санитарно-биологическом аспекте. Киев: Наукова думка.
- Мионов О.Г., Кирюхина Л.Н., Алемов С.В. 2003. Санитарно-биологические аспекты экологии Севастопольских бухт в XX веке. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Овсяный Е.И., Романов А.С., Миньковская Р.Я. и др. 2001. Основные источники загрязнения морской среды Севастопольского региона // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Сборник научных трудов МГИ НАН Украины. Севастополь. Вып. 2. С. 138.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 1. 1968. Киев: Наукова думка.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2. 1969. Киев: Наукова думка.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3. 1972. Киев: Наукова думка.
- Сеничева М.И. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты // Экология моря. 1980. Вып. 1. С. 3.
- Стельмах Л.В., Бабич И.И., Ляшенко С.В. 2002. Сезонные изменения концентрации хлорофилла “а” и отношения органический углерод/хлорофилл “а” в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя по результатам исследований в 2000–2001 гг. // Экология моря. Вып. 61. С. 64.
- Стельмах Л.В., Сеничева М.И., Бабич И.И. 2009. Эколого-физиологические основы “цветения” воды, вызываемого *Emiliania huxleyi* в Севастопольской бухте // Экология моря. Вып. 77. С. 28.
- Чухчин В.Д. 1984. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наукова думка.
- Шаловенков Н.Н. 2003. Изменение видовой структуры бентосных сообществ рыхлых грунтов в Севастопольской бухте в течение века // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. Вып. 9. С. 262.
- Dumitrache C. 2013. Zoobenthos // Report on the state of the Black Sea marine and coastal environment in 2012. Cercetări Marine – Recherches Marines. Constanța. V. 43. P. 86.
- Dumitrache C., Abaza V. 2004. The present state of benthic communities in the Romanian coastal waters // Cercetări Marine. INCDM. V. 35. P. 61.
- Osadchaya T.S., Ovsyaniy E.I., Kemp R. et al. 2003. Organic carbon and oil hydrocarbons in bottom sediments of the Sevastopol Bay (The Black Sea) // Морской экол. журн. Т. 2. № 2. С. 94.
- Prodanov K., Moncheva S., Konsulov A. et al. 2001. Recent ecosystem trends along the Bulgarian Black Sea coast // Proceeding of the Institute of Oceanology. Varna: Bulgarian Academy of Sciences. V. 3. P. 110.
- Shalovenkov N.N. 1998. Changing of the Benthic Communities in the Sevastopol Bay Estuary During the Last Eighty Years // NATO TU-Black Sea Project ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. Netherlands: Kluwer Acad. Publ. V. 1. P. 301.
- Shalovenkov N.N. 2005. Restoration of some biological parts after reduction of anthropogenous loading in ecosystem of the Sevastopol Bay (the Black Sea) // Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. V. 10. P. 105.
- Stelmakh L.V., Senecheva M.I., Kuftarkova E.A. 2010. Long-term variability of the structural and functional characteristics of phytoplankton in the Sevastopol Bay // J. Environ. Protect. Ecol. V. 11. Iss. 1. P. 182.
- Wilson J.G., Osadchaya T.S., Alyomov S.V. 2008. Long-term changes in the status of Sevastopol Bay and the Crimean coast: Anthropogenic and climatic influences // Hydrobiologia. V. 606. Issue. 1. P. 153.

Tendency of an Increase in the Abundance of Macrozoobenthos Species in the Sevastopol Bay (Black Sea)

N. N. Shalovenkov*

The Centre for Ecological Studies, Sevastopol, Russia

**e-mail: shaloven@rambler.ru*

In the Sevastopol Bay, degradation of species composition and communities of the zoobenthos began to be shown in the 20's–30's years and has reached maximum demonstration in the 60s–90s years of the last century. Only five species of macrozoobenthos were the most resistant at high anthropogenous loadings and eutrophication in those years. The relative recovery of the species composition and the improvement of benthic biological parameters are observed in the bay since the beginning of the 21st century. The zoobenthos was replenished by 39 new species which here were not marked earlier. Mollusca, Crustacea and Polychaete, among taxonomic groups of zoobenthos, had the greatest quantity of new species. Registration of the zoobenthic animals even in areas, which were earlier as “dead zone”, indicates an improvement of habitat in the Bay. The reduction of the eutrophic level, the oxygen regime improvement and the area expansion with oxidizing conditions in bottom sediment were the major factors in improving benthic habitats in the Sevastopol Bay. These ecological changes coincided with increase of water temperature in the summer period. The positive tendencies for a zoobenthos are typical for the Romania, Bulgarian coasts in the last decade.

Keywords: zoobenthos, species composition, biomass, abundance, habitat, climate change, Sevastopol Bay, Black Sea