

Г.В.Лосовская

Одесский филиал Института биологии южных морей НАН Украины, г.Одесса

**ИЗМЕНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ  
ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ БИОЦЕНОЗА *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS*  
(ДОМИНИРОВАНИЯ И РАЗНООБРАЗИЯ) В УСЛОВИЯХ ГИПОКСИИ  
И ЗАМОРОВ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ**

Рассмотрены изменения индексов доминирования и видового разнообразия на разных этапах сукцессии биоценоза *Mytilus galloprovincialis* в районах развития заморов. Показано, что эти индексы зависят от относительного обилия руководящего вида сообщества. Величины показателя доминирования оказались самыми низкими, а показателя разнообразия – самыми высокими в период замора и деградации сообщества. Наименьшее видовое разнообразие и наиболее значительная степень доминирования отмечались на этапах восстановления биоценоза.

Северо-западная часть Черного моря (СЗЧМ) является наиболее эвтрофированной его зоной. Пик эвтрофирования вод СЗЧМ наблюдался в 70 – 80-е гг. XX в. В этот период отмечалось резкое увеличение количества фитопланктона. В условиях плотностной и температурной стратификации водных масс разложение отмершего фитопланктона приводит к развитию дефицита кислорода в придонном слое (гипоксии и аноксии) и, как следствие, к массовым заморам бентоса.

На северо-западном шельфе Черного моря области дна, охваченные гипоксией, в 1973 – 1990 гг. занимали участки от 3,5 до 40 тыс. км<sup>2</sup> при общей площади 64 тыс. км<sup>2</sup> [1].

В период 1990 – 2000 гг., при некотором уменьшении содержания биогенных веществ, отмечалось увеличение концентрации органических веществ в водах СЗЧМ, и явления гипоксии в придонном слое сохранялись в масштабах 70 – 80-х гг. Летом 1999 и 2000 гг. гипоксией было охвачено до 40 % всей площади дна [2]. Таким образом, проблема гипоксии и заморов для СЗЧМ все еще остается актуальной.

Сукцессионные изменения биоценоза *Mytilus galloprovincialis* в условиях гипоксии и заморов описаны в ряде статей [3 – 6]. В этих работах показано, что развитие гипоксии и аноксии в СЗЧМ приводит к обратимой сукцессии биоценоза мидии, в процессе которой происходит его деградация после замора (вплоть до замены доминанта), а затем восстановление в условиях благоприятного кислородного режима.

Изменение количественных показателей и структуры биоценоза мидии было предложено использовать для оценки качества среды в шельфовой зоне Черного моря [7].

Антропогенное воздействие на водоемы приводит, как правило, к снижению видового разнообразия вследствие элиминации видов, чувствительных к загрязнению, и увеличения численности толерантных видов. Поэтому индекс видового разнообразия часто используется для характеристики со-

стояния водной среды. Однако, в бентосе Черного моря низкие показатели разнообразия характерны не только для загрязненных районов, но и для биоценозов открытого побережья, в которых резко преобладает один вид [8]. Так, в биоценозе *Chamelea gallina* индекс видового разнообразия составил в среднем 1,71; в биоценозе мидии 1,42; в биоценозе фазеолины 1,29 бита·г<sup>-1</sup> [9]. Если при нарушении условий среды доля руководящего вида снижается (как в биоценозе мидии), то величина индекса видового разнообразия может не только не уменьшаться, но даже увеличиться (показатель разнообразия меняется обратно пропорционально показателю доминирования).

Цель настоящего исследования – показать изменение индексов доминирования и видового разнообразия на разных этапах сукцессии биоценоза *M. galloprovincialis* в районах развития заморов (на начальной стадии замора, в период замора и деградации сообщества, в процессе восстановления и после восстановления биоценоза).

Были использованы протоколы обработки проб бентоса, собранных в районе Днестровско-Дунайского междуречья и на участке юго-западнее Тендровской косы в 1974 – 1975 гг., на Одесской банке в 1978, 1983 и 1985 гг. В качестве показателя доминирования применяли индекс Берджер-Паркер [10, 11], показатель видового разнообразия вычисляли по Симпсону [12]. Эти индексы рассчитаны только по численности. Выравненность определяли прямым способом, предложенным А.А.Протасовым [13]: отношение среднего обилия на один вид к максимальному значению обилия доминирующего вида (коэффициент  $K_B$ ).

**Результаты и обсуждение.** В середине августа 1974 г. в районе Днестровско-Дунайского междуречья (ДДМ) и мелководья южнее Тендровской косы в придонном слое воды были отмечены явления гипоксии и аноксии (содержание кислорода 0 – 0,26 мл/л), а на глубоководном (32 м) участке юго-западнее Тендры концентрация кислорода у дна составляла 1,9 мл/л. В то же время на некоторых участках междуречья содержание кислорода в придонном слое было довольно высоким (4,4 – 5,2 мл/л).

В конце сентября, при повторном отборе проб по выполненной в августе сетке станций, концентрация кислорода у дна была удовлетворительной (3,7 – 4,4 мл/л), лишь на глубоководной станции отмечалась аноксия [3]. В этих условиях происходили резкие колебания численности и биомассы, изменения числа видов, показателей доминирования и разнообразия в биоценозе мидии (табл. 1).

В августе на глубоководном участке, при низкой концентрации кислорода у дна, был зарегистрирован биоценоз мидии с характерным для него богатым видовым составом, очень высокой численностью и биомассой, причем доля руководящего вида составляло 96 % общей биомассы, 58 % общей численности организмов бентоса. Показатель видового разнообразия оказался невысоким. В это же время в Придунайском районе на одной станции наблюдали начало замора бентоса. Число видов в биоценозе сократилось, численность и биомасса уменьшились, доля доминирующего вида – мидии – все еще оставалась высокой (92 % общей биомассы, 54 % общей численности), однако, наряду с живыми, встречались и мертвые организмы. Индекс видового разнообразия несколько увеличился.

Т а б л и ц а 1. Показатели количественного развития и видовой структуры биоценоза мидии *Mytilus galloprovincialis* в районах заморных явлений (Днестровско-Дунайское междуречье и участок юго-западнее Тендровской косы) в 1974 – 1975 гг.

состояние донной фауны	число станций	число видов	средняя численность, экз.·м <sup>-2</sup>	средняя биомасса, г·м <sup>-2</sup>	индекс доминирования Бергер-Паркер	индекс разнообразия Симпсона
перед замором (август 1974 г.)	1	22	1720	2166,4	0,587	0,651
начало замора (август 1974 г.)	1	13	1300	114,3	0,542	0,684
замор и деградация сообщества (август – сентябрь 1974 г.)	5	16	298	32,0	0,332	0,832
восстановление (сентябрь 1974 г.)	3	32	2802	205,7	0,724	0,474
после восстановления (июнь 1975 г.)	10	29	799	189,6	0,483	0,740

В тот же период в районе ДДМ и на мелководье южнее Тендры был зарегистрирован настоящий замор. В пробах присутствовали только три вида моллюсков – *M. galloprovincialis*, *Mya arenaria*, *Tritia reticulata*, причем некоторые мидии и мии уже погибли (их раковины были раскрыты). Особенно много погибших особей встречались в уловах драги.

На некоторых участках ДДМ, несмотря на уже восстановившийся кислородный режим в придонном слое, наблюдалась явная деградация биоценоза – замещение руководящей формы *M. galloprovincialis* моллюсками *T. reticulata* и *M. arenaria*.

Число видов в заморный и послезаморный периоды уменьшилось и составило от 6 до 10 на одной станции, биомасса бентоса была очень низкой (от 6,4 до 51,0 г·м<sup>-2</sup>; средняя 32,0 г·м<sup>-2</sup>). Дефицит или полное отсутствие кислорода у дна вызвали острый стресс, результатом которого явилась гибель большей части особей доминирующего вида – мидии (до 96 % моллюсков), что привело к более равномерному распределению по численности выживших видов. Выравненность поэтому оказалась почти вдвое больше по сравнению с участком, где еще не начался замор ( $K_B = 0,184$  и  $0,094$  соответственно). Показатель доминирования значительно уменьшился, а показатель разнообразия увеличился (несмотря на сокращение количества видов).

В конце сентября 1974 г. на всех участках дна, кроме глубоководного (где был в разгаре замор), происходило восстановление донной фауны. Значительно увеличилось число видов (до 15 – 20 на одной станции). Численность организмов бентоса возрастала намного быстрее, чем биомасса, так как на этой стадии сукцессии преобладали молодые и мелкие формы (молодь мидии, полихеты). Благодаря очень большому количеству осевшей

молоди *M. galloprovincialis*, составившей 72 % суммарной средней численности всех видов, в сообществе, по сравнению с послезаморным периодом, значительно увеличился индекс доминирования и уменьшился индекс разнообразия. Этап восстановления биоценоза мидии характеризовался наибольшим количеством видов, самой большой средней численностью, очень низкой выравненностью ( $K_B = 0,015$ ), самым высоким показателем доминирования и самым низким показателем разнообразия за весь период исследований в 1974 – 1975 гг.

В июне 1975 г. биоценоз мидии занял всю площадь дна ДДМ, за исключением самых прибрежных и приустьевых участков. Однако средние величины численности и биомассы в восстановленном сообществе мидии были на порядок меньше, чем до замора. Показатель доминирования оказался ниже, показатель разнообразия выше по сравнению с дозаморным периодом.

На Одесской банке в мае 1978 г. был отмечен типичный биоценоз мидии, который характеризовался очень большим (для СЗЧМ) количеством видов, высокими средними величинами численности и биомассы бентоса, значительной степенью доминирования лидирующего вида (78 – 98 % общей биомассы, 68 % средней численности всех видов). Отмечалась сравнительно большая численность и некоторых других двустворчатых моллюсков: *Mytilaster lineatus*, *Chamelea gallina*, *Mysella bidentata*. Более половины качественного состава биоценоза представляли, однако, редкие виды, доля которых в общей средней численности всех видов была практически неощутимой. Высокой «концентрацией доминирования», малой выравненностью ( $K_B = 0,036$ ) и объясняется низкое видовое разнообразие сообщества мидии в этот период (табл.2).

Летне-осенний замор 1978 г. охватил и Приднепровский район, причинив значительный ущерб донной фауне. В октябре этого года биомасса бентоса на Одесской банке снизилась на два порядка.

В 1983 г., после ряда заморных лет (1979 – 1982 гг.), на Одесской банке произошла деградация донной фауны. Средняя численность организмов бентоса снизилась на порядок, биомасса – на два порядка. Число видов сократилось в три раза. По биомассе на двух станциях лидировала *M. arenaria* (24 и 56 % общей биомассы), а на одной – *Ch. gallina* (64 % биомассы).

Т а б л и ц а 2. Показатели количественного развития и видовой структуры биоценоза мидии *Mytilus galloprovincialis* на Одесской банке в 1978 – 1985 гг.

год	число станций	число видов	средняя численность, экз.·м <sup>-2</sup>	средняя биомасса, г·м <sup>-2</sup>	индекс доминирования Бергер-Паркер	индекс разнообразия Симпсона
1978 г. (стационарное сообщество)	3	40	3578	2633,2	0,688	0,521
1983 г. (нарушенное сообщество)	3	14	916	24,3	0,341	0,824
1985 г. (восстановленное сообщество)	7	22	1532	869,5	0,527	0,705

По численности доминировала полихета *Neanthes succinea* (34 % суммарной средней численности всех видов), однако на одной из станций численность мелких детритоядных полихет (*Prionospio cirrifera* и показателя загрязнения *Capitella capitata*) превысила численность нереиса. Преобладание численности полихет свидетельствовало о том, что в 1983 г. на банке уже начался процесс восстановления донной фауны. Значительно снизился индекс доминирования, увеличилась выравненность ( $K_B = 0,203$ ) и повысился индекс разнообразия (табл.2).

В 1985 г., после маловодного года с благоприятным кислородным режимом в придонном слое воды, на Одесской банке отмечалось восстановление фауны бентоса. По сравнению с 1983 г. увеличилось количество видов, средняя численность организмов возросла почти в два раза, тогда как средняя биомасса – в 35 раз. Мидия доминировала на 7 станциях, где доля ее биомассы составляла 66 – 99 %. Значительную роль на банке играла и мия, которая лидировала на 4-х станциях. В биоценозе мидии величины средней численности и биомассы не достигли дозаморного уровня (биомасса была меньше на порядок), индекс доминирования оказался ниже, индекс разнообразия выше, чем в 1978 г. (табл.2).

Таким образом, как в районе ДДМ, так на Одесской банке величины индексов видового разнообразия оказались самыми высокими в период замора и деградации сообщества, при резком снижении индексов доминирования и увеличении выравненности. В биоценозе мидии руководящий вид является не только формальным доминантом, а играет эдифицирующую роль. Так, изменение биомассы мидии на 2 – 3 порядка приводит к преобразованию состава характерных форм – наиболее устойчивой части сообщества [5, 6]. При биомассе мидии, превышающей  $2,0 \text{ кг}\cdot\text{м}^{-2}$ , в биоценозе мидии происходит уменьшение доли численности редких видов [14]. Как указывает А.А.Протасов [13], внешними воздействиями затрагиваются в первую очередь эдифицирующие виды, жизнедеятельность которых во многом определяет состав, соотношение обилия остальных видов и разнообразие сообщества.

**Выводы.** Видовое разнообразие биоценоза мидии *Mytilus galloprovincialis* в нестабильных условиях северо-западной части Черного моря зависит от относительного обилия руководящего вида – эдификатора (а не от числа видов). Величины индекса видового разнообразия Симпсона оказались самыми высокими (0,82 – 0,83) в периоды замора и деградации сообщества; самый низкий индекс разнообразия (0,47) зарегистрирован в период его восстановления. Значительное снижение индекса доминирования Берджер-Паркер (до 0,34 – 0,33) отмечено только в нарушенных замором сообществах.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Зайцев Ю.П. Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины (обзор) // Гидробиол. журн.– 1992.– 28, №4.– С.3-18.
2. Берлинский Н.А., Богатова Ю.И., Гаркавая Г.П. О развитии гипоксии в северо-западной части Черного моря в современный период // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. Біологія. Спец. вип. Гідроекологія.– 2001.– №4(15).– С.114-116.
3. Лосовская Г.В. Некоторые особенности современного состояния зообентоса северо-западной части Черного моря // Биология моря.– 1977.– вып.43.– С.25-33.

4. Лосовская Г.В. Донные биоценозы северо-западной части Черного моря в условиях антропогенного воздействия // Гидробиол. журн.– 1987.– 23, №1.– С.21-26.
5. Лосовская Г.В. Сукцессионные изменения биоценоза мидии в северо-западной части Черного моря как отражение флюктуаций численности и биомассы руководящего вида под влиянием заморозов // Экология моря.– 1988.– вып.28.– С.33-35.
6. Лосовская Г.В., Гаркавая Г.П., Сальский В.А. Изменение донных сообществ и флюктуации численности доминирующих видов в условиях эвтрофирования северо-западной части Черного моря // Экология моря.– 1990.– вып.35.– С.22-28.
7. Лосовская Г.В. Мониторинг качества среды Черного моря по макрозообентосу (обзор) // Гидробиол. журн.– 2002.– 38, № 1.– С.50-61.
8. Миловидова Н.Ю., Кирюхина Л.Н. Черноморский макрозообентос в санитарно-биологическом аспекте.– Киев: Наукова думка, 1985.– 102 с.
9. Киселева М.И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря.– Киев: Наукова думка, 1981.– 165 с.
10. Мазлумян С.А., Болтачева Н.А., Колесникова Е.А. Изменение разнообразия зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-восточного Крыма (на примере бухты Лисья) // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор).– Севастополь, 2003.– С.229-238.
11. Gray J.S. The measurement of marine species diversity with an application to the benthic fauna of the norwegian continental shelf // J. of Experim. Marine Biology and Ecology.– 2000.– 250.– P. 23-49.
12. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология.– М.: Изд-во Московского ун-та, 1980.– 464 с.
13. Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология.– Киев, 2002.– 106 с.
14. Мазлумян С.А. Анализ особенностей структуры сообщества черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. в стационарном и нарушенном замором местообитаниях // Экология моря.– 2002.– вып.62.– С.56-60.

Материал поступил в редакцию 28.02.2005 г.