

Член-корреспондент НАН Украины **А. Б. Полонский, В. А. Гринцов**
Влияние шторма на структуру зооценоза, видовой состав и численность беспозвоночных у юго-западного побережья Крыма

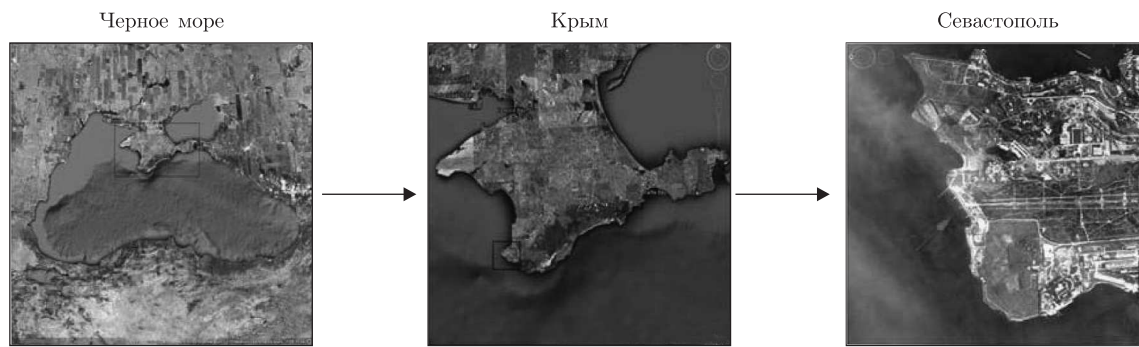
На основании анализа экспериментальных данных, собранных на волнорезе у юго-западного побережья Крыма, оценено влияние шторма на структуру зооценоза, видовой состав и численность беспозвоночных. Показано, что структура зооценоза и видовой состав беспозвоночных устойчивы к штормовому воздействию. Основным следствием интенсивного шторма является снижение численности организмов и увеличение однородности комплексов беспозвоночных.

Влияние штормов на структуру сообщества в прибрежной зоне недостаточно изучено. Это объясняется сложностью выделения влияния именно данного фактора на структуру сообщества. Вместе с тем проблема достаточно актуальна. Она интересна не только с чисто биологической точки зрения. Выделение наиболее устойчивых к штормовым воздействиям видов важно и для формирования оптимальной стратегии берегозащитных мероприятий в условиях меняющегося климата. Об этом свидетельствует рост количества международных проектов, посвященных данной тематике [1].

Наиболее полные работы, опубликованные по проблеме влияния штормов на биоразнообразие обрастания волнорезов и искусственных рифов, касаются изменения процесса сукцессии в водорослевом сообществе [2, 3] и разнообразия оброста мидий у побережья Калифорнии при воздействии штормов [4]. Исследователям удалось выявить зависимость разнообразия сообщества от частоты штормов. Для Черного моря такие исследования практически не проводились. В настоящей работе оценено влияние шторма на структуру зооценоза, видовой состав и численность беспозвоночных у юго-западного побережья Крыма. Ранее изучалось влияние региональных особенностей окружающей среды на видовой состав и показатели обилия беспозвоночных сообщества обрастания [5, 6], однако полученные результаты не давали ответа на вопрос, как влияет шторм на структуру черноморского сообщества обрастания и, в частности, зоокомпоненту. Оценка этого влияния потребовала специальной постановки задачи и применения другой методики исследования.

Метод исследования и анализ полученного экспериментального материала. Основная идея эксперимента заключалась в следующем. В береговой зоне выбирался субстрат, существующий на протяжении длительного времени и биоценоз которого может рассматриваться в качестве типичного для анализируемого региона. С этого субстрата отбирались две группы проб: первая — после достаточно длительного периода с устойчивыми гидрометеорологическими условиями (без резких усилений ветра), вторая — сразу после прохождения интенсивного шторма. Сравнение количественных характеристик, полученных на основании анализа этих проб, дает возможность оценить влияние шторма на структуру черноморского сообщества обрастания.

Характеристика субстрата. Субстрат — бетонный волнорез, расположенный перпендикулярно береговой линии в районе парка Победы г. Севастополь, на открытом участке побережья. Волнорез представляет собой прямоугольную сплошную призму из бетона. Стен-



а

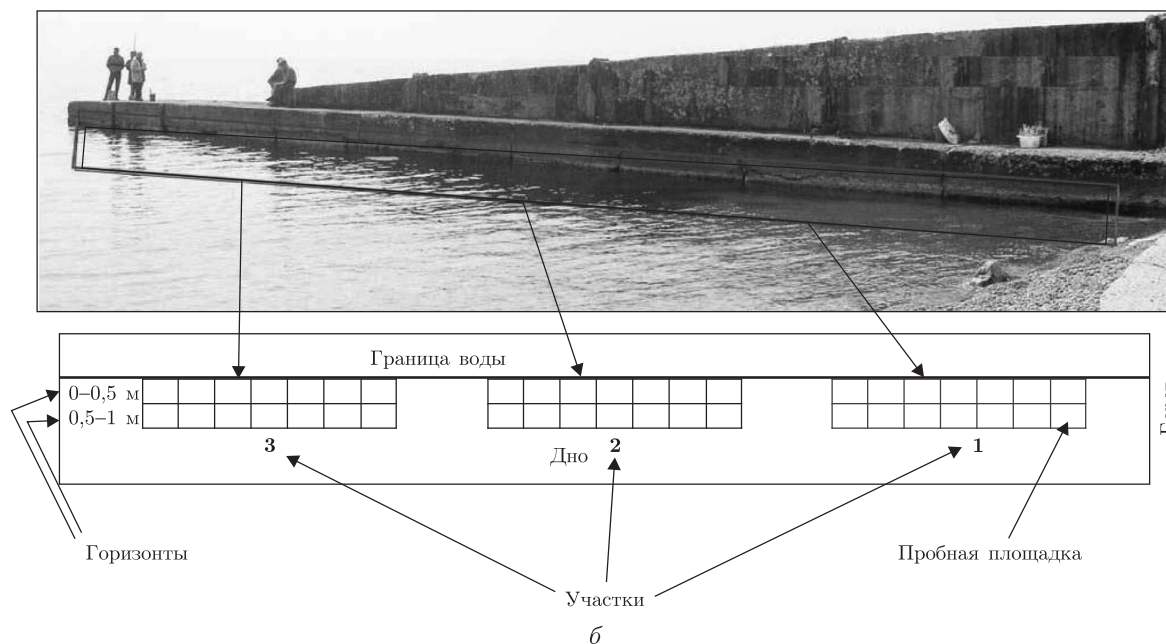


Рис. 1. Район исследования — парк Победы, Севастополь (а); общий вид волнореза и схема отбора пробных площадок (б)

ки волнореза вертикально ориентированы и имеют шероховатую плоскую поверхность без крупных трещин. Максимальная глубина моря у волнореза в районе исследований достигает 2,5 м (рис. 1). Поскольку интенсивность ветро-волнового воздействия на разные участки волнореза не одинакова, пробы отбирались отдельно с нескольких участков субстрата.

Методика отбора проб и их анализа. Пробы отбирали 1 и 18 апреля 2011 г. по единой методике. Для исследования выбрали три участка боковой поверхности волнореза, находящиеся на разной удаленности от берега (см. рис. 1). На каждом участке пробы отбирали на двух горизонтах — от 0 до 0,5 м и от 0,5 до 1 м. Каждый горизонт делили на семь площадок, расположенных друг за другом, так что общее количество площадок в каждом случае достигало 42. С каждой площадки площадью $25 \times 50 \text{ см}^2$ весь оброст соскребали и собирали в пакет. В лаборатории оброст помещали в пресную воду для отбора беспозвоночных. Водоросли встряхивали в воде, а беспозвоночных собирали на мелком сите — мельничном газе с ячейей 0,5 мм. Собранных животных фиксировали 75% алкоголем для дальнейшей таксономической идентификации.

Результаты заносили в цифровом виде в первичную базу данных, которую подвергли нескольким видам обработки с помощью стандартных статистических методов с применением пакета программ [7]. Использовали метод главных компонент, кластерный анализ, рассчитывали индексы Жаккара, дисперсии, а также коэффициент сходства. Для анализа методом главных компонент и кластерного анализа использовали матрицу численности видов в полученных пробах. При выборе кластеров использовали индекс сходства Брая–Куртиса. Распределение группировок видов в кластерах получали в результате поэтапной процедуры, которая сводилась к следующему.

1-й этап. Получение дендрограммы распределения проб. Выполняли по стандартной методике [7]. Кластеры выделяли на уровне 35% сходства Брая–Куртиса.

2-й этап. Расчет средней численности особей для каждого кластера по массиву отобранных проб и ранжирование видов от большей численности к меньшей.

3-й этап. Сравнение на уровне каждого вида, начиная с наиболее обильного.

В промежутке между отбором проб (с 9 по 15 апреля 2011 г.) над северо-западной частью Черного моря и полуостровом Крым проходил обширный циклон, сопровождавшийся штормовыми условиями. 10 апреля наблюдалось усиление ветра до 25–30 м/с. В этот день было объявлено штормовое предупреждение. В последующие четыре дня скорость ветра снизилась, но оставалась штормовой (до 20 м/с). Высота ветровых волн в Севастополе 15 апреля достигала 2,5 м. Использованная методика позволила сравнить результаты до и после шторма и оценить влияние шторма на структуру зооценоза, видовой состав и численность беспозвоночных.

Результаты исследования. *Соотношение таксонов.* В результате идентификации определены до вида следующие группы беспозвоночных: Polychaeta, Cirripedia, Decapoda, Isopoda, Tanaidacea, Amphipoda, Loricata, Bivalvia, Gastropoda. Соотношение таксонов беспозвоночных до и после шторма было стабильным и практически не изменилось после воздействия шторма (рис. 2). В целом оно было типичным для беспозвоночных сообщества обрастания в исследуемом регионе [5, 6]. До шторма преобладающими таксонами были ракообразные (преимущественно Amphipoda — 37% от всех видов беспозвоночных) и черви (преимущественно Polychaeta — 26%). После шторма доля Amphipoda составила 38%, а Polychaeta — 24%. Доля других таксонов (за исключением двух наиболее представительных) составила до и после шторма соответственно 37 и 38%. Стабильность данного параметра подтверждает и индекс видового сходства Жаккара, рассчитанный для девяти выделенных таксонов. Он колеблется от 80 до 100%. В целом для всех беспозвоночных значение индекса составляет 95%.

Причина такой стабильности соотношения таксонов, вероятно, заключается в том, что сообщество обрастания является не просто набором видов, но надвидовой системой, которую составляют виды, приспособленные к данной среде обитания в процессе эволюции при воздействии на открытые участки побережья регулярных штормов. По данным многолетних гидрометеорологических наблюдений, количество штормов в регионе изменялось от 8–20 случаев за холодное полугодие в 1955–1980 гг. до 2–7 случаев — после 1980 г. [8]. Поэтому эти виды занимают свои стабильные ниши, а в сообществе сохраняется потенциал восстановления его таксономической структуры после воздействия такого неблагоприятного фактора, как интенсивный шторм.

Распределение численности беспозвоночных. Распределение численности беспозвоночных до и после воздействия шторма приведено в табл. 1. После воздействия шторма численность беспозвоночных в целом снизилась приблизительно на 40%. Для верхнего горизонта

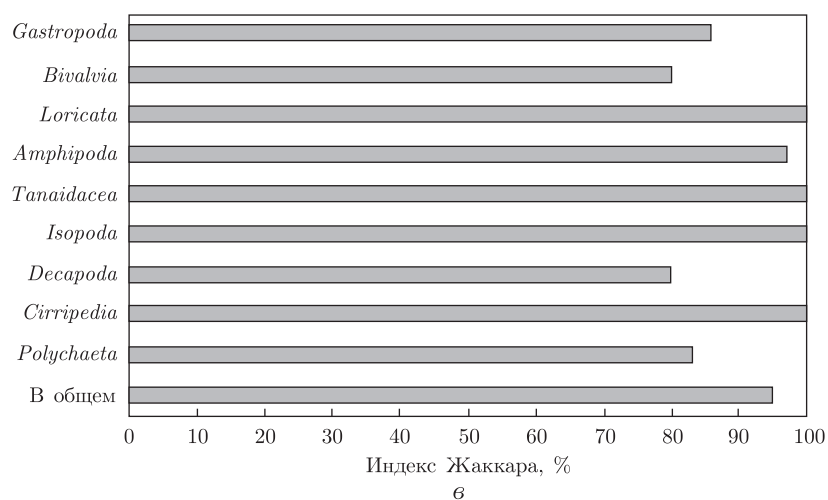
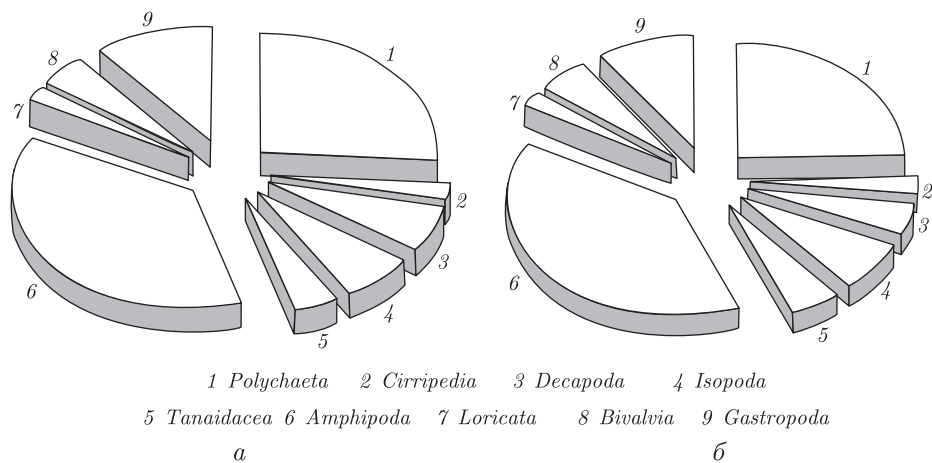


Рис. 2. Соотношение таксонов беспозвоночных до (а) и после шторма (б); индекс сходства Жаккара (в)

Таблица 1. Распределение численности беспозвоночных (экз/м²) до и после шторма (среднее ± ± доверительный интервал)

Горизонт, м	Ближний к берегу участок	Середина волнореза	Удаленный от берега участок
До шторма			
0–0,5	1604 ± 306	2016 ± 277	4135 ± 868
0,5–1	510 ± 166	1214 ± 514	1447 ± 968
В целом для участков	1057 ± 341	1615 ± 355	2688 ± 986
В целом для волнореза	Верхний горизонт: 2396 ± 544 Нижний горизонт: 1057 ± 392		
После шторма			
0–0,5	956 ± 115	716 ± 213	2540 ± 716
0,5–1	466 ± 222	388 ± 291	1188 ± 317
В целом для участков	711 ± 180	565 ± 192	1864 ± 526
В целом для волнореза	Верхний горизонт: 1404 ± 428 Нижний горизонт: 655 ± 219		

зафиксировано снижение с 2396 ± 544 до 1404 ± 428 экз/м², для нижнего — с 1057 ± 392 до 655 ± 219 экз/м². Эта тенденция сохраняется на всех участках волнореза. Однако участки различаются по величине снижения численности беспозвоночных в зависимости от их удаленности от берега и силы штормового воздействия. Наибольшее снижение (почти в 3 раза) отмечено в средней части волнореза (с 1615 ± 355 до 565 ± 192 экз/м²). На других участках снижение численности беспозвоночных примерно одинаково и значительно меньше, чем в середине волнореза (с 1057 ± 341 экз/м² до 711 ± 180 экз/м² на ближнем к берегу участке и с 2688 ± 986 до 1864 ± 526 экз/м² на дальнем).

Отметим, что при всей разбросанности конкретных значений доверительный интервал везде составляет примерно одну треть от среднего значения. Это также отражает стабильность надвидовой системы, каковой является сообщество обрастания.

Группировка видов в комплексы. По данным кластерного анализа проб, собранных до шторма, было выделено шесть кластеров, из которых наиболее представительны два: первый кластер состоит из 15 проб, второй — из 13 (напомним, что всего проанализировано 42 пробы). Таким образом, на два кластера пришлось больше половины всех проб, что указывает на явное доминирование двух группировок видов. Три наиболее массовыми видами в каждой из этих группировок являются один отряд ракообразных (амфиподы пяти видов) и один вид двустворчатых моллюсков (*Mytilaster lineatus*). То, что подвижные формы (амфиподы) доминируют по численности в двух наиболее представительных группировках указывает на их высокую адаптированность к данной среде обитания. В оставшихся четырех кластерах амфиподы тоже наиболее представлены. Двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus* является одним из наиболее массовых видов на твердых грунтах в прибрежной части Крыма [5, 6]. Поэтому неудивительно, что среди других таксонов он тоже отмечен. Кроме этого, в них входят креветка *Hyppolyte longirostris* и многощетинковый червь *Nereis zonata*. Следует подчеркнуть, что наибольшую биомассу обрастания составляли макроводоросли. Поэтому доминирующие по численности беспозвоночные являются наиболее характерными для водорослевого обрастания.

После шторма количество выделенных кластеров изменилось незначительно. Всего выделено семь кластеров. Наиболее крупный кластер включает 17 проб. Он явно доминирует, поскольку остальные кластеры включают от одной до семи проб. Во всех кластерах наиболее массовыми являются ракообразные (амфиподы четырех видов). Из других таксонов отмечен двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus* и многощетинковый червь *Nereis zonata*. При сравнении этих результатов с данными кластерного анализа до шторма явно прослеживается стабильность зоокомпоненты обрастания. Наиболее массовые виды практически одни и те же, количество кластеров меняется незначительно. Единственным отличием является некоторая перестройка числа проб в наиболее массовых кластерах. После шторма более резко выделился один кластер, тогда как до шторма их было два. Причина подобной перестройки заключается, скорее всего, в частичной элиминации штормом одного из основных видов макрофитов, что привело к перестройке анализируемых видов и возникновению резко выделяющегося кластера.

Соотношение групп видов с разным доминированием. До шторма на верхнем горизонте (0–0,5 м) было отмечено сходство в распределении групп видов разного доминирования в ближней и дальней частях волнореза. Наибольшая доля приходилась на субдоминанты. Малозначимые виды были представлены небольшой долей. В средней части волнореза абсолютные доминанты отсутствовали, а наибольшая доля приходилась на вторичные виды. После шторма соотношение видов с разным доминированием на средней и ближней частях

волнореза осталось практически неизменным. В дальней его части доминанты проявились более явно, и на них пришлась наибольшая доля видов. При анализе соотношения числа видов прослеживается стабильность их распределения на всех участках, или (другими словами) устойчивость по отношению к штормовому воздействию.

В нижнем слое (0,5–1 м) до шторма прослеживалась общая тенденция для дальнего и среднего участков — преобладание доминант. В ближнем участке отмечалось преобладание субдоминант. После шторма наиболее стабильное соотношение наблюдалось на дальнем участке. На среднем и ближнем участках соотношение доминант и субдоминант несколько изменилось. Вместе с тем соотношение числа видов на нижнем и верхнем слоях было близким между собой, как до шторма, так и после него.

Таким образом, несмотря на некоторые различия между участками, соотношение групп видов с разным доминированием достаточно стабильно. Стабильность, прежде всего, проявляется в соотношении числа видов каждой категории. На всех участках как до шторма, так и после него число доминирующих видов минимально. В общем, такое распределение характерно для бентосных сообществ. Отсутствие существенной перестройки доминирующих видов в группах после прохождения шторма подтверждает тот факт, что сообщество обрастания волнореза есть устойчивая надвидовая система со сложившейся иерархией.

Результаты анализа комплексов видов методом главных компонент. До шторма комплексы видов беспозвоночных в пробах распределились в две группы по обоим горизонтам. Это, по-видимому, обусловлено распределением макрофитов, поскольку большая часть видов беспозвоночных являются типичными обитателями водорослевых сообществ. После шторма отмечено сближение двух групп комплексов (рис. 3). Вероятнее всего, элиминация макрофитов в результате шторма привела к выравниванию условий обитания беспозвоночных, что отразилось на характере распределения комплексов видов. По распределению проб на разных участках волнореза, собранных до шторма, не наблюдалось четкого разделения комплексов видов по расстоянию от берега. Однако после шторма ситуация несколько изменилась. Для ближнего и среднего участка волнореза комплексы видов смешались, что указывает на выравнивание условий обитания под действием шторма. Дальний участок, наоборот, явно отделился от другого массива проб. В последнем случае, вероятно, произошла избирательная элиминация части видов макрофитов, которая привела к перестройке комплекса беспозвоночных в отдельный массив.

Подводя итоги проведенного исследования, приходим к таким выводам. Комплексный анализ структуры зооценоза и видового состава беспозвоночных в прибрежной части рассматриваемого региона выявил их устойчивость к штормовому воздействию. Соотношение таксонов беспозвоночных практически не изменилось после шторма. Это указывает на то, что совокупность беспозвоночных волнореза является надвидовой системой, имеющей внутренние механизмы сохранения постоянства соотношения таксонов в условиях регулярного воздействия штормов.

Главные последствия интенсивного шторма для регионального зооценоза заключаются в следующем:

- существенном (до 3 раз) снижении численности организмов;
- группировке видов в комплексы после шторма на уровне, более низком (по биомассе), чем до шторма;
- смешении комплексов видов после шторма между двумя горизонтами (0–0,5 м и 0,5–1 м).

Таким образом, с биологической точки зрения после шторма комплексы беспозвоночных стали более однородные, чем до него. Вероятнее всего, этот результат является следствием

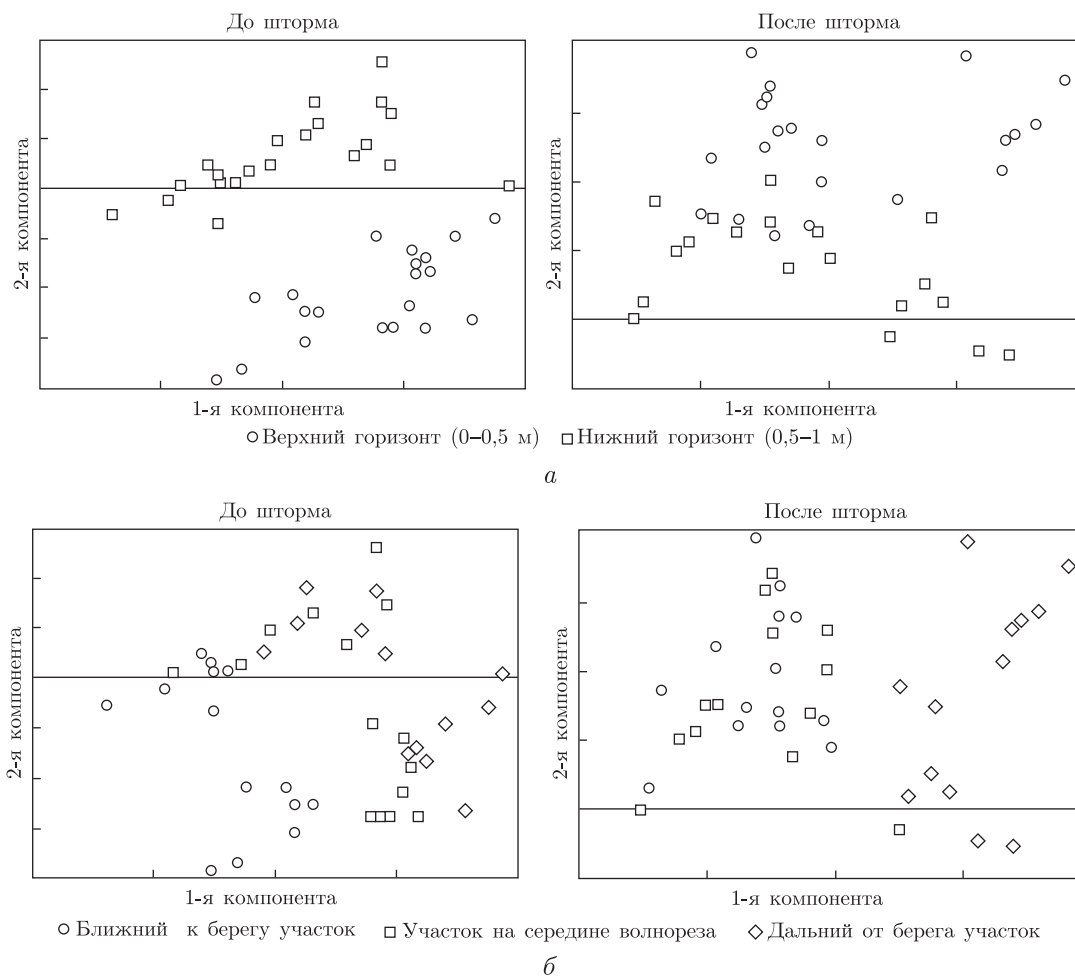


Рис. 3. Распределение проб беспозвоночных в поле компонент до и после шторма по горизонтам (а) и участкам (б)

того обстоятельства, что под влиянием шторма элиминируются наиболее массовые виды макрофитов и комплексы беспозвоночных становятся более однородными (т. е. снижается мозаичность среды обитания).

Работа выполнена в рамках проекта FP7 "THESEUS".

1. FP7 ENV2009-1. Large Integrated project THESEUS // www.theseusproject.eu.
2. Sousa W. P. Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community // Ecol. Monogr. – 1979. – **49**. – P. 227–254.
3. Sousa W. P. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity // Ecology. – 1979. – **60**. – P. 1225–1239.
4. Paine R. T., Levin S. A. Intertidal landscapes: Disturbance and the dynamics of pattern // Ecol. Monogr. – 1981. – **51**. – P. 145–178.
5. Гринцов В. А., Мурина В. В., Евстигнеева И. К. Биоразнообразие и структура сообщества обрастания скал Маяк и Золотые Ворота в акватории Карадагского природного заповедника // Летопись природы 2004 г. – Симферополь, 2006. – Т. 21, гл. 3. – С. 51–64.
6. Гринцов В. А., Евстигнеева И. К., Танковская И. К. Структура и динамика перифитона искусственного рифа (Карадаг) // Карадаг-2009. – Сб. науч. тр., посвящ. 95-летию Карадаг. науч. станции и 30-летию Карадаг. природ. заповедника НАН Украины. – Севастополь, 2009. – С. 351–360.

7. McAleese N. BioDiversity Pro. – 1997. – <http://www.nrmc.demon.co.ukibdpro/>.
8. Полонский А. Б., Бардин М. Ю., Воскресенская Е. Н. Статистические характеристики циклонов и антициклонов над Черным морем во второй половине XX века // Мор. гидрофиз. журн. – 2007. – № 6. – С. 47–58.

Морской гидрофизический институт
НАН Украины, Севастополь
Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского НАН Украины, Севастополь

Поступило в редакцию 20.02.2013

Член-корреспондент НАН України О. Б. Полонський, В. О. Грінцов

Вплив шторму на структуру зооценозу, видовий склад та чисельність безхребетних на південно-західному узбережжі Криму

На підставі аналізу експериментальних даних, зібраних на хвилерізі на південно-західному узбережжі Криму, оцінено вплив шторму на структуру зооценозу, видовий склад та чисельність безхребетних. Показано, що структура зооценозу та видовий склад безхребетних стійкі щодо штормової дії. Основним наслідком інтенсивного шторму є зниження чисельності організмів та збільшення однорідності комплексів безхребетних.

Corresponding Member of the NAS of Ukraine **A. B. Polonsky, V. A. Grintsov**

Effect of a storm on the zoocenosis structure, species, and the number of invertebrates near the south-western coast of the Crimea

Using the experimental data obtained at a breakwater near the south-western Crimea, the stormy impact on the zoocenosis structure, species, and number of invertebrates is assessed. It is shown that the zoocenosis structure and species of invertebrates are stable against a storm. Decreasing the number of invertebrates and increasing the homogeneity of invertebrates complexes are the main consequences of an intense storm.