

С. А. МАЗЛУМЯН

АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА
ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.
В СТАЦИОНАРНОМ И НАРУШЕННОМ ЗАМОРОМ МЕСТООБИТАНИЯХ

Проанализированы различия в структуре сообществ черноморской мидии *Mytilis galloprovincialis* Lam. (Mollusca: Bivalvia) из различных мест обитания: стационарного и восстанавливавшегося после замора. По логнормальным моделям определено, что сообщество достигает состояния равновесия за два года, не достигая, однако, дозаморного уровня. Изучено влияние доминанта на группы сопутствующих видов: в сообществах стационарного района подавление численности редких видов сообщества происходит при биомассе мидии, превышающей $2 \text{ кг}/\text{м}^2$.

Процессы, в ходе которых происходят изменения в структуре сообществ, протекают в так называемой «области нормального функционирования» [4]. К ним мы относим такие изменения структуры, например сезонные и многолетние изменения структуры, которые можно назвать естественными флюктуациями. За пределами «области нормального функционирования» трансформации структуры сообщества вызваны негативными причинами, такими как заиление, дампинг, заморы и т.п.

В 1978 г. в западной части Каркинитского залива произошел замор донной фауны, в результате которого погибла мидийная банка в районе поднятия Шмидта. Уже в 1979 г. в этом районе обнаруживается сообщество *M. galloprovincialis*. Можно предположить, что за период времени, прошедший после замора, создаются условия для постепенного восстановления сообщества. Действительно, в течение всего периода наблюдения в этом районе в 1978 - 1982 гг. увеличивается численность большинства видов сообщества.

Предметом сравнительного анализа явилась структура сообщества мидии, у п-ва Тарханкут, где условия обитания можно считать стабильными, и сообщества мидии в западной части Каркинитского залива, где в 1978 г. произошел замор донной фауны. В задачи исследования входила количественная оценка различий в структуре сообществ мидии из различных мест обитания: стационарного (п-ов Тарханкут) и нарушенного замором (поднятия Шмидта). Необходимо было установить, более точный период времени, за который происходит восстановления структуры сообщества мидии, чем это позволяет сделать фаунистический анализ. Кроме того, определить точные величины биомассы, характеризующие влияние доминанта *Mytilus galloprovincialis* Lam. (Mollusca: Bivalvia) на группы сопутствующих видов.

Материал и методы. Материалом для анализа послужили сборы макробентоса А. С. Повчуна в 1979 - 1982 гг. в районе поднятия Шмидта (западная часть Каркинитского залива) - ежегодно делались 22 станции (44 пробы) на глубине 30 - 35 м, и выполненные в 1980, 1981 и 1985 гг. южнее у п-ова Тарханкут на глубине 30 - 32 м - 41 станция (82 пробы). Макробентос отбирали дночертательем «Океан» ($0,25 \text{ м}^2$).

Изучение изменений структуры сообщества мидии проводилось методом логит-анализа [11]. Это обусловлено тем, что в состоянии экологического равновесия распределение численности организмов по видам в сообществе бентоса удовлетворяет логнормальной модели [12, 13]. Процессы, в ходе которых происходит восстановление структуры, хорошо описываются изменением параметров логнормальной модели. В данном случае влияние замора на структуру сообщества можно сравнить с нарушающим воздействием, интенсивность которого уменьшается во времени, при этом параметры модели должны постепенно изменяться, становясь сходными с параметрами модели в состоянии экологического равновесия [4]. В качестве эталонного сообщества выбрано сообщество из стационарного района у п-ова Тарханкут. Были построены логнормальные модели

сообществ мидии из стационарного местообитания (п-ова Тарханкут) и местообитания, нарушенного замором (поднятие Шмидта). Проведен сравнительный анализ параметров этих моделей.

Существенным фактором, определяющим структуру сообщества, является обилие доминирующего вида [1, 3]. В стационарном районе мидия распределена мозаично, её биомасса в пределах биотопа изменяется от $120 \text{ г}/\text{м}^2$ до $3788 \text{ г}/\text{м}^2$. В восстанавливавшемся районе наблюдается аналогичная картина, но максимальная биомасса мидии ниже – $600 \text{ г}/\text{м}^2$. Эти данные были использованы для исследования влияния доминанта *M. galloprovincialis* на структуру сообщества. Для выявления тенденции изменения структурных составляющих сообщества, под которыми подразумевали редкие, характерные и доминантные виды, был применен метод сглаживания с помощью асимметричного фильтра [9].

Результаты и обсуждение. По результатам построенных логнормальных моделей полигон в районе п-ова Тарханкут можно охарактеризовать как стационарный, о чем свидетельствует и видовой состав сообщества [8]. В районе поднятия Шмидта наблюдается несколько иная картина: структура сообщества мидии с 1979 по 1982 гг. постоянно меняется [6, 7]. На логнормальных моделях этот процесс выражается в изменении количества геометрических классов численности видов и увеличении угла наклона логнормальной прямой. Это означает [4], что сообщества мидии в процессе восстановления проходят ряд состояний, каждое из которых более устойчиво, чем предыдущее, так как видовая структура изменяется в сторону увеличения разнообразия и становится сравнимой со структурой сообщества в стационарном местообитании (табл. 1).

Таблица 1. Параметры логнормальных моделей сообществ *Mytilus galloprovincialis* Lam. в состоянии экологического равновесия (п-ов Тарханкут) и восстанавливавшихся после замора (поднятие Шмидта)

Table 1. Parameters of *Mytilus galloprovincialis* Lam. community log-normal models in a state of ecological equilibrium (Tarchancut peninsula) and recovered after destruction by anoxia (Shmidt's Rise)

Сообщества <i>M. galloprovincialis</i>	Год	Месяц	Угол наклона / геометрический класс численности
Район п-ова Тарханкут	1980	август	55° / 8
	1980	октябрь	60° / 8
	1981	июнь	55° / 8
	1985	июнь	55° / 8
Район поднятия Шмидта	1979	октябрь	45° / 9
	1980	май	45° / 9
	1980	сентябрь	50° / 8
	1982	август	53° / 8

Определение времени, необходимого для восстановления сообщества после замора, аналогично исследованию изменения его состояния под воздействием затухающей интенсивности [4]. Сравнивая параметры логнормальных моделей в послезаморный период, с параметрами моделей стационарного сообщества можно видеть, что структура сообщества оказывается наиболее близкой к состоянию экологического равновесия лишь к сентябрю 1980 г. Сезонные и межгодовые колебания численности не оказывают существенного влияния на вид логнормального графика, в состоянии экологического равновесия – это прямая [12, 13]. Характеристика процентного состава численности стационарного сообщества отличается от структуры восстанавливавшегося сообщества. Это выражается в том, что количество видов во всех классах численности, определенных логнормальной моделью, выше для сообщества, структура которого определена как экологически равновесная: для редких видов – в 3 раза, для характерных – в 2 раза, для мас совых – в 2 - 7 раз (табл. 2).

логически равновесная: для редких видов – в 3 раза, для характерных – в 2 раза, для массовых – в 2 - 7 раз (табл. 2).

Таблица 2. Структура сообщества *Mytilus galloprovincialis* Lam. в состоянии экологического равновесия (п-ов Тарханкут) и восстанавливающихся после замора (поднятие Шмидта)
Table 2. Structure of *Mystiques galloprovincialis* Lam. community in a state of ecological equilibrium (Tarchancut peninsula) and recovered after destruction by anoxia (Shmidt's Rise)

Виды	Геометрические классы численности видов		Количество видов (%) в геометрических классах распределения численности	
	№	экз\м ²	стационарное	восстанавливающееся
Редкие	1	1	17 - 27	5 - 9
	2	2 - 3	18 - 25	5 - 19
	3	4 - 7	6 - 75	3 - 19
	4	8 - 15	5 - 61	9 - 15
Характерные	5	16 - 31	5 - 50	2 - 8
	6	32 - 63	5 - 23	3 - 5
	7	64 - 127	5 - 22	2
Доминантные	8	128 - 255	4 - 16	2
	9	256 - 511	7 - 14	2
	10	512 - 1024	6 - 9	-

Согласно модели, разработанной для гетерогенного сообщества [14], сумма обилий в нем распределена логнормально. Редкие виды составляют 65 % от общего числа видов, характерные – 25 %, доминантные – 10 %. Это справедливо и для сообщества мидии, имеющего в изучаемом районе мозаичную структуру, при этом распределение численности видов в разных пробах, собранных как в мидийном пятне, так и вне его, логнормально. В моделируемом стабильном сообществе соотношения между тремя структурными группами (редких, характерных, доминантных) видов несколько смещены (табл. 2). Однако, это естественно, поскольку эмпирической численности всегда свойственны колебания, обусловленные рядом факторов среды обитания [12, 13]. Сложность анализа структуры восстанавливающегося после замора сообщества состояла в том, что доля обилия различных групп видов в этом сообществе распределена менее выражено, чем в экологически стабильном сообществе. Это можно объяснить флуктуациями численности отдельных видов в процессе восстановления сообщества.

Для выявления тенденции изменения структуры сообщества мидии, в зависимости от биомассы вида доминанта, были построены графики для экологически стабильного и восстанавливающегося сообществ. По оси абсцисс отложена биомасса мидии, ранжированная по возрастанию, по оси ординат – накопленный процент видов. К полученным кривым применен метод сглаживания с помощью ассиметричного фильтра [9]. Это позволило выявить существующие тенденции изменения видового обилия в зависимости от биомассы доминанта *M. galloprovincialis*.

Редкие виды являются наиболее уязвимыми. Их доля в равновесном сообществе уменьшилась при биомассе мидии, превышающей 2 кг/м². Возможно, такой уровень биомассы мидии является пороговой величиной, при которой проявляется её эдификаторная роль на рыхлых грунтах Чёрного моря.

В восстанавливающемся сообществе доля редких видов возрастила, но так как биомасса мидии за весь период наблюдений не превысила 0,6 кг/м², можно предположить, что ситуация развивалась бы здесь, как и в стационарном районе.

Доля характерных видов имела постоянный уровень в экологически равновесном сообществе, а в восстанавливающемся после замора сообществе увеличивалась скачкообразно до уровня биомассы мидии, равной 0,4 кг/м². Доля доминантных видов

имела постоянный уровень как в экологически равновесном, так и в восстанавливавшемся сообществах.

Сообщества мидии удобны для моделирования, поскольку состоят, в основном, из неподвижных и малоподвижных жизненных форм, что обуславливает постоянство их количественных характеристик в интервале наблюдения. Так как видовой состав сообщества *M. galloprovincialis* не отличается от типичного для Черного моря, то сложно определить, находятся ли переменные, характеризующие сообщество, в «области нормального функционирования», или за ее пределами. Если предположить, что сообщество *M. galloprovincialis* восстановилось, то необходимо выяснить, достигло ли оно дозаморского состояния. Структурные сдвиги удалось обнаружить при сравнении переменных изучаемого сообщества (видовой состав, численность, биомассу) с переменными сообщества *M. galloprovincialis*, о которых известно, что они находятся в пределах «области нормального функционирования». Последнее предполагало использование количественных методов анализа изменений структуры сообществ. Методы, имеющиеся в арсенале аналитика, должны быть адекватны поставленным задачам. В нашем случае, если мы используем методы анализа фаунистической структуры бентосного сообщества, мы должны быть уверены, что структура такого сообщества в состоянии экологического равновесия описывается логнормальной моделью, что было показано Престоном [12, 13] и позже использовано Греем [11]. При этом изменения структуры, вызванные различными причинами, всегда дают ту или иную степень отклонения от логнормальной модели, что и представилось возможным проверить в ходе анализа процесса восстановления структуры сообщества мидии.

Анализ количественных данных, свидетельствующих о эдификаторной роли мидии в сообществе, имеет свою историю. В сообществе *M. galloprovincialis*, обитающем на глубине 60 м, где биомасса мидии не превысила 1 кг/м², выявить эдификаторную роль мидии не удалось [5]. На основании экспериментальных данных о потреблении кислорода мидиями и динамики экскреции РОВ *M. galloprovincialis* было показано [1], что в результате жизнедеятельности мидии возникают условия, неблагоприятные для оседания и дальнейшего существования сопутствующей фауны, изменение биомассы мидии как доминирующего вида биоценоза на два-три порядка могут вызвать коренное преобразование биоценоза [3]. Эти процессы свидетельствуют об эдификаторной роли мидии в сообществе. Существуют данные о процессе колонизации искусственного субстрата, в результате которого на второй фазе процесса колонизации (в период времени между 6-м месяцем и 3-м годом), когда в фаунистическом составе [10] преобладают моллюски, эдификатором сообщества становится *M. galloprovincialis*.

Заключение. Сравнение структуры сообщества *Mytilus galloprovincialis* Lam. в стационарном и нарушенном замором районах показало, что сообщество мидии восстанавливаясь, достигает состояния равновесия за два года, не достигая, однако, уровня, характерного для сообщества мидии, выбранного в качестве эталонного. Доля редких видов возрастает в процессе восстановления сообщества. Доля видов, составляющих ядро сообщества, находится на постоянном уровне как в восстанавливавшемся, так и в экологически равновесном сообществах. В сообществе *M. galloprovincialis* из стационарного района уменьшение доли численности редких видов происходит при биомассе мидии, превышающей 2 кг/м².

1. Брайко В. Д. Метаболиты мидий и их роль в модификации микроусловий ценоза обрастаний // Биология моря. – 1979. – Вып. 48. – С. 9 – 15.
2. Золотарёв П. Н., Повчун А. С. Макрообентос глубоководной зоны Каркинитского залива Чёрного моря // Экология моря – 1986. – Вып. 22. – С. 48 – 58.
3. Лосовская Г. В. Сукцессионные изменения биоценоза мидии в северо-западной части Черного моря как отражение флуктуации численности и биомассы руководящего вида под влиянием заморов // Экология моря – 1988. – Вып. 28. – С. 33 – 35.

4. Мазлумян С. А. Анализ изменений структуры сообществ бентоса: автореф. дисс. ...канд. биол. наук. – Севастополь., 1989. – 24 с.
5. Михайлова Т. В., Повчун А. С. Особенности сообществ в переходной зоне между поселениями мидии и фазеолины в Чёрном море // Экология моря – 1991. – Вып. 42. – С. 35 – 39.
6. Повчун А. С. Развитие структуры сообщества мидии в послезаморный период в Каркинитском заливе Чёрного моря // Экология моря – 1983. – Вып. 12. – С. 41 – 45.
7. Повчун А. С. Формирование сообщества черноморской мидии // Экология моря – 1987. – Вып. 27. – С. 34 – 44.
8. Повчун А. С. Изменение донных сообществ мидии Каркинитского залива за 50 лет // Гидробиол. журн. – 1990. – 26, № 5. – С. 20 – 27.
9. Четыркин Е. М., Калихман И. Л. Вероятность и статистика. – М.: Финансы и статистика, 1982. – 319 с.
10. Ardizzone G. D., Belluscio A., Gravin M. F., Somaschini A. Mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) population dynamic in relation to adaphic changes // 29th European Marine Biology Symposium, Vienna, 1994: Abstr. - Vienna, 1994. – P. 54.
11. Gray J. S., Mirza F. B. A possible method for detection of pollution induced disturbance on marine benthic communities // Mar. Pollut. Bull. 1979. - 10, № 4. – P. 142 – 146.
12. Preston F. W. The commonness and rarity of species // Ecology. – 1948. – 29 – P. 254 – 283.
13. Preston F. W. The canonical distribution of commonness and rarity // Ecology. – 1962. – 43, № 2. – P. 185 – 216.
14. Ugland K. J., Gray J. S. Lognormal distribution and concept of community equilibrium // Oikos. – 1982. – 32, № 2. – P. 171 – 178.

Институт биологии южных морей НАН Украины,
г. Севастополь

Получено 03.06.2002
После доработки 20.11.2002

S. A. MAZLUMYAN

THE BLACK SEA MUSSEL *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM. COMMUNITY STRUCTURE IN STABLE AND DESTRUCTED BY ANOXIA HABITATS

Summary

The differences in community's structure of mussel *Mytilus galloprovincialis* Lam. (Mollusca: Bivalvia) was analysed in various habitats: stable and after destruction by anoxia. Analysis of parameters of log-normal model permitted to make the conclusion that community reached the climax stage after two years. The quantitative development of some species do not reached pre-anoxia level. The influence of dominant *Mytilus galloprovincialis* on common and rare species was investigated. In assemblages of stationary habitat the depressing of abundance of rare species revealed at a biomass of the *M. galloprovincialis* exceeding 2 kg /m².