

А. С. ПОВЧУН

ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВА ЧЕРНОМОРСКОЙ МИДИИ. СООБЩЕНИЕ II

Осенью 1978 г. в западной части Каркинитского залива Черного моря в результате дефицита кислорода произошел замор донной фауны. При этом погибла мидийная банка в районе поднятия Шмидта. Сложившуюся ситуацию мы использовали для изучения закономерностей восстановления сообщества мидии. В первом сообщении [11] мы коснулись этапов развития сообщества до достижения им состояния равновесия. В предлагаемой работе продолжен анализ развития сообщества, а также рассмотрена роль характерных видов и динамика групп бентоса, объединенных по трофическим признакам.

Материал и методика изложены в упомянутой выше работе.

Результаты и обсуждения. Напомним, что в развитии изучаемого сообщества прослеживаются следующие периоды: 1) дозаморный; 2) замор; 3) послезаморный; 4) восстановление; 5) равновесие; 6) деградация. Первые четыре периода были описаны в сообщении I. В настоящей статье рассмотрены периоды равновесия и деградации сообщества.

5. Период равновесия сообщества. По данным июньской съемки 1981 г. количество видов, их численность и биомасса остались на уровне осенней съемки 1980 г. Поэтому можно говорить о том, что сообщество достигло состояния равновесия к осени 1980 г., т. е. спустя два года после замора.

Средняя биомасса мидии в период равновесия не достигла дозаморного уровня (табл. 1), что указывает на ухудшение состояния среды в Каркинитском заливе. Крупные моллюски в сборах отсутствовали (рисунки).

Таблица 1. Динамика численности и биомассы мидии

Показатель	Август 1978 г.	Март 1979 г.	Октябрь 1979 г.	Май 1980 г.
a экз./м ²	682,6±225,0	14,2±6,5	144,9±39,8	301,3±55,7
b , г/м ²	1119,0±114,6	42,7±21,0	138,2±39,8	404,0±77,8
Показатель	Сентябрь 1980 г.	Июнь 1981 г.	Август 1981 г.	Август 1982 г.
a экз./м ²	291,5±56,6	466,8±95,3	371,4±129,6	135,7±40,9
b , г/м ²	320,1±65,2	534,5±65,2	675,9±200,8	419,3±113,9

В состоянии равновесия в сообществе было зарегистрировано 57 видов (табл. 2, 3). Число видов губок, кишечнополостных и ракообразных не изменилось. Лишь среди последних заменились случайные формы. Иными словами, фауна этих групп наиболее разнообразна в равновесном, сформированном сообществе.

В период равновесия основные виды полихет остались те же, изменения касались лишь случайных форм (табл. 2). Интересно, что перестала быть характерной *Narchothoe reticulata*, а в число таковых вошел другой вид этого рода — *N. imbricata*. Практически на том же уровне остались количественные показатели у *Nephtys hombergii*. Среди полихет-собираателей — количественные показатели у *Melinna palmata* и *Amphitritides gracilis* остались на прежнем уровне, у *Pectinaria koreni* уменьшилась численность, а биомасса

сса не изменилась и лишь у *Terebellides stroemi* количественные показатели незначительно возросли.

Изменения в фауне моллюсков были крайне незначительны и касались лишь случайных форм (табл. 2, 3). Количественные показатели у подавляющего большинства моллюсков остались на прежнем уровне, они незначительно снизились лишь у *Parvicardium exiguum* и *Gouldia minima*. Характерными среди моллюсков остались прежние формы и встречаемость у большинства из них не изменилась (табл. 2).

Среди асцидий уменьшились количественные показатели и встречаемость у *Ascidiella aspersa* и *Ciopa intestinalis*; у *Stenicella appendiculata* они остались на прежнем уровне.

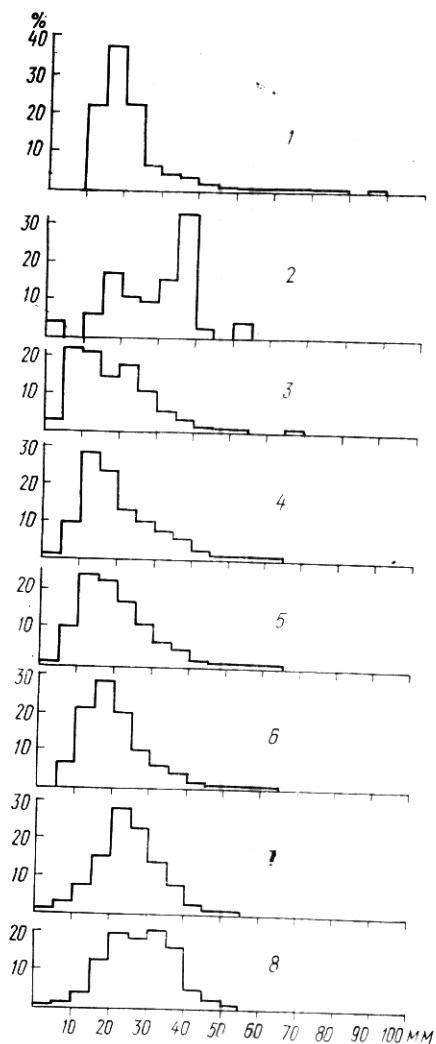
6. Период деградации сообщества. В августе 1982 г. нами было зарегистрировано новое нарушение сообщества, которое выразилось в уменьшении общего количества видов, числа характерных форм, численности и биомассы многих групп бентоса (табл. 2, 3). Вероятно, причиной нарушения сообщества был ряд факторов: формирование «пятна» загрязненных вод в западной части Каркинитского залива (В. Я. Жмурко, уст. сообщ.), заиливание субстрата в западной части залива (лич. сообщ. П. Н. Золотарева и В. В. Федорова).

Средняя численность мидии сократилась, но средняя биомасса осталась на том же уровне (табл. 1), что объясняется уменьшением доли молоди мидии (рисунок).

Количество видов при нарушении условий заметно сократилось (табл. 3). Хотя число видов губок не изменилось, их количественные показатели снизились, а *Suberites carnosus* перестала быть характерной. Не отмечена в сборах актиния *Edwardsia clapedii*, а *Actinothoe clavata* перестала быть характерной (табл. 2).

Количество видов полихет осталось на прежнем уровне, но число характерных форм сократилось, а одна из них — *P. koreni* вообще не отмечена в сборах. Характерными остались лишь *Phyllodoce tuberculata*, *N. hombergii* и *T. stroemi*. На фоне уменьшения количественных показателей многих видов полихет возросла встречаемость *Capitellidae*, что указывает, по данным Г. В. Лосовской [6], на «ухудшение» экологической обстановки. Встречаемость *N. hombergii* осталась на прежнем уровне, что подтверждает эврибионтность этого вида.

Наиболее резко снижение числа видов произошло среди ракообразных, в частности амфипод (табл. 2, 3). Уже было показано [12], что видовое разнообразие этой группы снижается при нарушении условий.



Размерный состав мидии в районе поднятия Шмидта (западная часть Каркинитского залива) в разные годы:

1 — VIII 1978 г., $n=3409$; 2 — III 1979 г., $n=68$; 3 — X 1979 г., $n=1577$; 4 — V 1980 г., $n=1904$; 5 — IX 1980 г., $n=1600$; 6 — VI 1981 г., $n=2554$; 7 — VIII 1981 г., $n=650$; 8 — VIII 1982 г., $n=840$

Таблица 2. Динамика численности (экз/м², над чертой), биомассы (г/м², под чертой) и встречаемости (% , значение справа) видов в сообществе мидии

Вид	IX 1980 г.	VI 1981 г.	VIII 1982 г.
<i>Porifera</i>			
<i>Suberites carnosus</i> (Jonston)	$\frac{6,2+2,1}{0,2+1,1}$ 59	$\frac{4,4+1,1}{0,3+0,1}$ 55	$\frac{0,4+0,3}{0,01+0,01}$ 14
<i>S. prototipus</i> (Swartschewsky)	$\frac{1,1+0,5}{0,04+0,02}$ 18	$\frac{1,6+0,8}{0,09+0,04}$ 23	$\frac{0,2+0,2}{<0,01}$ 5
<i>Haliclona</i> sp.	$\frac{0,4+0,4}{0,2+0,2}$ 5	$\frac{1,5+1,0}{1,2+1,1}$ 14	$\frac{0,6+0,5}{0,5+0,4}$ 9
<i>Coelenterata</i>			
<i>Actinothoe clavata</i> (Ilmoni)	$\frac{2,0\pm 0,4}{0,6\pm 0,3}$ 50	$\frac{3,1\pm 0,8}{0,3\pm 0,1}$ 50	$\frac{1,4\pm 0,6}{0,3\pm 0,2}$ 27
<i>Edwardsia claparedi</i> Panc.	$\frac{0,2\pm 0,2}{0,01\pm 0,01}$ 5	$\frac{0,4\pm 0,3}{0,02\pm 0,02}$ 9	—
Nemertini g. spp.	$\frac{6,4\pm 2,3}{0,13\pm 0,04}$ 50	$\frac{4,7\pm 1,0}{0,2\pm 0,1}$ 64	$\frac{2,8\pm 0,7}{0,39\pm 0,32}$ 55
<i>Polychaeta</i>			
<i>Phyllodoce tuberculata</i> Bobretzky	$\frac{5,8\pm 1,4}{0,20\pm 0,04}$ 68	$\frac{10,2\pm 2,9}{0,3\pm 0,1}$ 77	$\frac{3,5\pm 1,0}{0,07\pm 0,02}$ 50
<i>P. lineata</i> (Clap.)	$\frac{2,0\pm 0,6}{0,10\pm 0,02}$ 41	$\frac{1,1\pm 0,4}{0,3\pm 0,01}$ 27	$\frac{1,2\pm 0,5}{0,01\pm 0,01}$ 27
<i>Harmothoe reticulata</i> Clap.	$\frac{10,4\pm 1,9}{0,20\pm 0,03}$ 86	$\frac{2,4\pm 0,8}{0,03\pm 0,01}$ 36	$\frac{1,6\pm 0,7}{<0,01}$ 33
<i>H. imbricata</i> (L.)	$\frac{3,3\pm 1,0}{0,05\pm 0,02}$ 41	$\frac{3,3\pm 1,0}{0,09\pm 0,02}$ 55	$\frac{0,9\pm 0,6}{<0,01}$ 18
<i>Pholoe synophthalmica</i> Clap.	—	$\frac{0,2\pm 0,2}{<0,01}$ 5	$\frac{0,2\pm 0,2}{<0,01}$ 5
<i>Nereis succinea</i> Leuckart	$\frac{1,1\pm 0,8}{0,3\pm 0,2}$ 9	$\frac{0,2\pm 0,2}{0,02\pm 0,02}$ 5	—
<i>N. diversicolor</i> Müller	$\frac{1,6\pm 0,9}{0,5\pm 0,4}$ 23	$\frac{2,0\pm 1,2}{0,3\pm 0,2}$ 18	$\frac{1,2\pm 0,5}{0,39\pm 0,22}$ 18
<i>Platynereis dumerilii</i> (Aud. et M. Edw)	$\frac{0,2\pm 0,2}{0,01\pm 0,01}$ 5	—	—
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny	$\frac{44,7\pm 5,5}{3,8\pm 0,5}$ 96	$\frac{32,7\pm 5,0}{3,1\pm 0,4}$ 100	$\frac{24,3\pm 3,2}{2,30\pm 0,44}$ 100
<i>Splo filicornis</i> (Müller)	—	—	$\frac{0,5\pm 0,4}{<0,01}$ 9
<i>Prionospio cirrifera</i> Wiren	$\frac{0,2\pm 0,2}{<0,01}$ 5	—	—
<i>P. sp.</i>	—	$\frac{0,2\pm 0,2}{<0,01}$ 5	$\frac{0,4\pm 0,4}{<0,01}$ 5
<i>Heteromastus filiformis</i> (Clap.)	$\frac{0,7\pm 0,6}{0,01\pm 0,01}$ 9	$\frac{0,7\pm 0,4}{0,01\pm 0,005}$ 14	$\frac{1,0\pm 0,5}{<0,01}$ 23
<i>Capitella capitata</i> (Fabr.)	$\frac{0,2\pm 0,2}{<0,01}$ 5	—	—
<i>Capitomastus minimus</i> (Langergans)	—	—	$\frac{1,2\pm 0,5}{<0,01}$ 27
<i>Leiochone clypeata</i> S.-Joseph	$\frac{2,9\pm 0,8}{0,20\pm 0,06}$ 46	$\frac{1,1\pm 0,4}{0,06\pm 0,03}$ 27	—
<i>Pectinaria koreni</i> Malmgren	$\frac{8,7\pm 2,2}{0,4\pm 0,1}$ 68	$\frac{2,7\pm 0,7}{0,2\pm 0,1}$ 55	—

Вид	IX 1980 г.	VI 1981 г.	VIII 1982 г.
<i>Melinna palmata</i> Grube	$92,2 \pm 25,3$ / 77 $1,0 \pm 0,3$	$62,9 \pm 30,7$ / 86 $0,6 \pm 0,2$	$11,8 \pm 6,6$ / 36 $0,16 \pm 0,09$
<i>Terebellides stroemi</i> Sars	$34,0 \pm 9,6$ / 73 $2,2 \pm 0,6$	$66,4 \pm 16,1$ / 82 $4,6 \pm 1,2$	$9,3 \pm 2,1$ / 77 $1,2 \pm 0,3$
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube)	$8,3 \pm 2,4$ / 73 $0,6 \pm 0,2$	$13,5 \pm 2,8$ / 91 $0,4 \pm 0,1$	$8,0 \pm 3,1$ / 41 $0,3 \pm 0,1$
<i>Polycirrus</i> sp.	$0,2 \pm 0,2$ / 5 <0,01	—	$0,2 \pm 0,2$ / 5 <0,01
<i>Pomatoceros triqueter</i> (L.)	$0,6 \pm 0,6$ / 5 <0,01	$1,8 \pm 0,6$ / 36 $0,02 \pm 0,01$	$0,5 \pm 0,4$ / 9 $0,01 \pm 0,01$
Spionidae g. spp.	—	—	$0,4 \pm 0,4$ / 5 <0,01
Capitellidae g. sp.	—	—	$0,2 \pm 0,2$ / 5 <0,01
Oweniidae g. sp.	—	$0,2 \pm 0,2$ / 5 <0,01	—
<i>Oligochaeta</i> g. spp.	$3,8 \pm 2,6$ / 23 $0,02 \pm 0,01$	$1,5 \pm 0,9$ / 14 $0,01 \pm 0,005$	$0,5 \pm 0,5$ / 5 <0,01
<i>Tentaculata (Phoronidea)</i>			
<i>Phoronis psammophila</i> Cori	$0,7 \pm 0,4$ / 14 $0,02 \pm 0,01$	$1,3 \pm 1,0$ / 9 $0,01 \pm 0,01$	$0,3 \pm 0,2$ / 9 <0,01
Crustacea			
<i>Balanus improvisus</i> Darwin	$0,2 \pm 0,2$ / 5 $0,01 \pm 0,01$	$0,4 \pm 0,3$ / 9 $0,04 \pm 0,03$	—
<i>Paramysis pontica</i> Bacescu	—	$0,2 \pm 0,2$ / 5 $0,01 \pm 0,01$	$0,1 \pm 0,1$ / 5 <0,01
<i>Iphinoe elisae</i> Bacescu	$2,4 \pm 1,3$ / 23 $0,02 \pm 0,01$	$0,7 \pm 0,4$ / 14 $0,01 \pm 0,01$	$0,4 \pm 0,2$ / 23 <0,01
<i>Apseudopsis ostroumovi</i> Bac. et Car.	$1,5 \pm 1,3$ / 9 $0,02 \pm 0,02$	$0,9 \pm 0,7$ / 9 $0,01 \pm 0,01$	—
<i>Sphaeroma pulchellum</i> (Calosi)	$0,2 \pm 0,2$ / 5 <0,01	$1,1 \pm 0,6$ / 18 $0,02 \pm 0,01$	—
<i>Synisoma capito</i> (Rathke)	$2,0 \pm 0,8$ / 32 $0,06 \pm 0,03$	$7,1 \pm 2,0$ / 59 $0,3 \pm 0,1$	$0,4 \pm 0,4$ / 5 <0,01
<i>Orchomene humilis</i> (Costa)	$0,7 \pm 0,4$ / 14 $0,007 \pm 0,004$	$0,6 \pm 0,4$ / 9 <0,01	—
<i>Ampelisca diadema</i> Costa	$4,7 \pm 2,5$ / 27 $0,05 \pm 0,03$	$7,8 \pm 3,3$ / 32 $0,08 \pm 0,03$	$0,8 \pm 0,4$ / 18 <0,01
<i>Colomastix pusilla</i> Grube	$0,7 \pm 0,5$ / 9 <0,01	$0,2 \pm 0,2$ / 5 <0,01	—
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate)	$0,4 \pm 0,4$ / 5 <0,01	$0,2 \pm 0,2$ / 5 <0,01	—
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu)	$2,2 \pm 0,7$ / 36 $0,03 \pm 0,01$	$0,4 \pm 0,3$ / 9 $0,01 \pm 0,01$	—
<i>Microdeutopus damnoniensis</i> (Bate)	$0,6 \pm 0,3$ / 14 <0,01	$3,5 \pm 1,9$ / 27 $0,03 \pm 0,02$	$1,2 \pm 0,5$ / 27 <0,01
<i>M. anomalis</i> (Rathke)	$0,7 \pm 0,4$ / 14 <0,01	$4,2 \pm 1,9$ / 41 $0,05 \pm 0,02$	—
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman	—	$0,2 \pm 0,2$ / 5 <0,01	—

Вид	IX 1980 г.	VI 1981 г.	VIII 1982 г.
<i>Phtisica marina</i> Slabber	$\frac{4,9+1,2}{0,06+0,01}$ 64	$\frac{1,6+0,6}{0,02+0,01}$ 27	—
<i>Caprella acantifera</i> Leach	$\frac{0,2\pm 0,2}{<0,01}$ 5	—	—
<i>Loricata</i>			
<i>Lepidochitona cinerea</i> L.	$\frac{2,4+0,9}{0,06+0,03}$ 32	$\frac{0,9+0,5}{0,03+0,02}$ 18	$\frac{0,4+0,3}{0,01\pm 0,01}$ 9
<i>Gastropoda</i>			
<i>Rissoa rufilabrum</i> Alder	—	—	$\frac{0,5+0,3}{<0,01}$ 14
<i>Mohrensternia lineolata</i> (Michaud)	—	—	$\frac{1,0+0,7}{0,01+0,01}$ 14
<i>Calyptrea chinensis</i> (L.)	$\frac{14,0+3,4}{0,7+0,2}$ 73	$\frac{14,2+3,3}{0,7+0,2}$ 73	$\frac{3,9+1,4}{0,18+0,08}$ 36
<i>Cerithidium pusillum</i> (Jeffreys)	$\frac{0,6+0,6}{0,01+0,01}$ 5	—	—
<i>Bittium reticulatum</i> (Costa)	$\frac{0,2+0,2}{<0,01}$ 5	—	—
<i>Tritia reticulata</i> (L.)	$\frac{0,2+0,2}{0,2+0,2}$ 5	$\frac{0,4+0,3}{0,4+0,3}$ 9	$\frac{0,5+0,4}{0,7+0,5}$ 9
<i>Odostomia rissoides</i> Hanley	—	—	$\frac{0,2+0,2}{<0,01}$ 5
<i>Bivalvia</i>			
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin)	$\frac{5,7+1,5}{1,6+0,8}$ 59	$\frac{5,8+1,9}{0,9+0,4}$ 59	$\frac{1,7+0,9}{0,4+0,2}$ 23
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lam.	$\frac{291,5+56,6}{320,1+35,0}$ 100	$\frac{466,8+95,3}{534,5+65,2}$ 100	$\frac{135,7+40,9}{419,3+113,9}$ 86
<i>Modiolus phaseolinus</i> (Philippi)	$\frac{19,8+4,5}{1,3+0,4}$ 73	$\frac{25,6+5,2}{2,5+0,5}$ 77	$\frac{3,4+1,9}{0,4+0,2}$ 27
<i>M. adriaticus</i> (Lam.)	$\frac{19,9+7,7}{23,2+9,1}$ 73	$\frac{12,0+3,4}{17,9+9,6}$ 68	$\frac{2,5+1,3}{3,3+1,9}$ 23
<i>Loripes lucinalis</i> (Lam.)	—	—	—
<i>Mysella bidentata</i> (Montagu)	—	—	$\frac{0,4+0,4}{<0,01}$ 5
<i>Acanthocardia paucicostata</i> (Sowerby)	$\frac{0,4+0,3}{0,8+0,4}$ 9	—	$\frac{1,9+0,8}{0,2+0,1}$ 36
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin)	$\frac{40,4+6,6}{6,1+1,1}$ 96	$\frac{24,4+3,1}{3,2+0,4}$ 96	$\frac{3,0+0,9}{0,5+0,2}$ 46
<i>Plagiocardium simile</i> (Milachewitch)	$\frac{1,3+0,6}{0,1+0,1}$ 14	$\frac{1,6+0,6}{0,7+0,3}$ 27	$\frac{1,5+0,9}{0,7+0,5}$ 18
<i>Gouldia minima</i> (Montagu)	$\frac{13,7+2,6}{1,8+0,4}$ 86	$\frac{6,0+1,5}{1,0+0,3}$ 64	$\frac{4,0+1,5}{5,4+2,8}$ 57
<i>Pitar rudis</i> (Poli)	$\frac{22,2+8,5}{17,2+5,7}$ 68	$\frac{10,6+3,4}{10,2+3,1}$ 55	$\frac{6,1+2,3}{7,1+2,4}$ 50
<i>Polititapes aurea</i> (Gmelin)	$\frac{4,4+2,1}{4,7+2,3}$ 27	$\frac{2,7+1,0}{3,9+1,7}$ 32	$\frac{1,5+0,5}{2,5+1,2}$ 36
<i>Spisula subtruncata</i> (Costa)	—	$\frac{0,2+0,2}{0,2+0,2}$ 5	$\frac{0,1+0,1}{<0,01}$ 5
<i>S. triangula</i> (Renieri)	—	—	$\frac{0,2+0,2}{<0,01}$ 5

Вид	IX 1980 г.	VI 1981 г.	VIII 1982 г.
<i>Abra nitida milachewichi</i> Nevevskaja	$6,7 \pm 2,5$ 46	$4,2 \pm 1,6$ 46	$12,6 \pm 5,4$ 41
	$3,5 \pm 1,3$	$0,3 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$
<i>A. renieri</i> (Broun)	$18,4 \pm 3,6$ 77	$24,0 \pm 4,2$ 91	$9,7 \pm 2,4$ 68
	$4,4 \pm 1,0$	$5,7 \pm 1,0$	$2,4 \pm 0,6$
<i>Echinodermata</i>			
<i>Amphiura stepanovi</i> Djaconov	$12,2 \pm 3,7$ 50	$10,9 \pm 3,4$ 50	$4,3 \pm 1,5$ 50
	$0,2 \pm 0,1$	$0,3 \pm 0,1$	$0,06 \pm 0,03$
<i>Ascidacea</i>			
<i>Eugira adriatica</i> Drasch	—	—	$0,9 \pm 0,3$ 27
			$0,4 \pm 0,2$
<i>Ctenicella appendiculata</i> (Heller)	$3,5 \pm 1,3$ 36	$3,8 \pm 1,6$ 36	—
	$0,5 \pm 0,2$	$0,5 \pm 0,2$	
<i>Ascidia aspersa</i> (Müller)	$12,0 \pm 2,1$ 82	$4,7 \pm 1,2$ 55	—
	$24,9 \pm 5,6$	$9,3 \pm 3,3$	
<i>Ciona intestinalis</i> (L.)	$27,1 \pm 5,6$ 91	$17,1 \pm 7,6$ 73	—
	$21,0 \pm 4,4$	$7,5 \pm 2,4$	

Поэтому степень развития фауны амфипод может рассматриваться как индикатор состояния и стадии развития сообщества.

Общее число видов моллюсков увеличилось, но это касалось лишь случайных форм, число же характерных сократилось вдвое (табл. 2, 3). Ими остались лишь мидия, *Pitar rudis* и *Abra reniere*. Заметно снизились количественные показатели и встречаемость *Calyptraea chinensis*, что связано, вероятно, и с сокращением численности мидии, так как, по нашим наблюдениям, в изучаемом районе *C. chinensis* обитает главным образом на этом моллюске. В то время как у большинства двусторчатых моллюсков количественные показатели заметно снизились, у *G. minima* и *P. rudis* они остались на прежнем уровне (табл. 2). Не изменилась биомасса также и у *Abra nitida*, а численность этого вида даже возросла. В сборах преобладали мелкие особи, что обусловлено, вероятно, тем, что экспедиции проводились в период оседания личинок этого вида.

Уменьшились значения численности и биомассы у офиуры *Amphiura stepanovi*. Но этот вид по-прежнему остался характерной формой сообщества (табл. 2).

Кардинально изменилась фауна асцидий (табл. 2). Вместо трех обитавших здесь видов появился новый — *Eugira adriatica*, форма, дающая массовое развитие в Каркинитском заливе, на мягких водонасыщенных илах [4, 10].

Как известно, основную роль в сообществе играют характерные виды. В изучаемом нами сообществе на их долю приходилось до 94% общей численности и до 99% общей биомассы. Если через полгода после замора в число характерных не вошел еще ни один вид, то через год после него ими стали семь видов, полихеты *N. hombergii* и *T. stroemi*; моллюски мидия, модиола, *P. exiguum* и *P. rudis*; асцидия *A. aspersa* [11]. В дальнейшем число характерных форм возрастало. Но если на первых этапах восстановления ими были лишь представители полихет, моллюсков и асцидий, то на последнем — в их число вошли также представители губок (*S. carnosus*), актиний (*A. clavata*), ракообразных (*Ph. marina*) и иглокожих (*A. stepanovi*). По-видимому, это также подтверждает предположение о том, что в равновесном сообществе получают развитие формы с самыми различными, часто проти-

Таблица 3. Динамика групп бентоса в процессе развития сообщества мидии

Таксоны	IX 1980 г.	VI 1981 г.	VIII 1982 г.
Губки	3(7,7±3,0)	3(7,5±2,9)	3(1,2±1,0)
	1(0,4±0,3)	1(1,6±1,2)	—(0,5±0,4)
Кишечнополостные	2(2,2±0,6)	2(3,5±1,1)	1(1,4±0,6)
	1(0,6±0,3)	1(0,3±0,1)	—(0,3±0,2)
Немертины	?(6,4±2,3)	?(4,8±0,7)	?(2,8±0,7)
	?(0,13±0,04)	?(0,2±0,1)	?(0,4±0,3)
Полихеты	18(217±54)	17(202±64)	16(66±22)
	7(9,6±2,5)	7(9,8±2,4)	3(4,5±1,3)
Ракообразные	14(21±10)	15(29±13)	5(3±2)
	1(0,4±0,2)	1(0,6±0,3)	—(0,01±0,01)
Двустворчатые	13(447±98)	15(599±126)	21(193±64)
	8(385±58)	9(582±83)	4(438±122)
Брюхоногие	4(15,0±4,4)	2(14,6±3,6)	5(6,1±3,0)
	1(0,9±0,4)	1(1,1±0,5)	—(0,9±0,6)
Иглокожие	1(12,2±3,7)	1(10,9±3,4)	1(4,3±1,5)
	1(0,3±0,1)	1(0,3±0,1)	1(0,06±0,03)
Асцидии	3(43±9)	3(26±10)	1(0,9±0,3)
	2(46±10)	2(17±6)	—(0,4±0,2)
Весь бентос	59(771±186)	57(883±221)	49(273±91)
	22(444±72)	22(612±93)	8(444±125)

Примечание. Здесь и в табл. 4—6 над чертой — общее число видов, в скобках — численность, экз./м², под чертой — число характерных форм, в скобках — биомасса, г/м².

воположными, потребностями. На последнем этапе восстановления и в равновесном сообществе количество характерных форм было наибольшим (табл. 2, 3, см. также [11]).

При нарушении условий в числе характерных остались виды, бывшие таковыми и до нарушения (табл. 2). Кроме того, они являются характерными и в сообществах мидии из других районов Черного моря [1—3, 5, 7—9]. Иными словами, характерные для данного сообщества виды не только играют основную в нем роль, но и являются наиболее устойчивым его звеном.

После рассмотрения этапов развития сообщества мидии интересно проследить, какова роль различных групп бентоса в этом процессе?

Доля губок за весь период исследований была незначительной (в пределах 0,1—1,0% общей численности и 0,02—2,6% общей биомассы). Наибольшего развития эта группа достигла в период равновесия сообщества. При нарушении условий биомасса губок заметно уменьшилась.

Доля кишечнополостных и немертин была в пределах 1% общей численности и биомассы в течение всего периода исследований.

Доля полихет была значительно выше, чем у названных выше групп (12—28% общей численности, 0,9—2,2% общей биомассы). Она возрастала в процессе восстановления сообщества и достигла наибольших значений в период равновесия. В дальнейшем наметилась тенденция к ее снижению.

Доля ракообразных была невелика, но выше доли губок, актиний и немертин (0,2—3,0% общей численности, 0,01—0,1% общей биомас-

Таблица 4. Трофические группы в сообществе мидии

Трофические группы	X 1979 г.	V 1980 г.	IX 1980 г.	VI 1981 г.	VIII 1982 г.
Сестонофаги	15 (182±50)	17 (420±89)	18 (471±104)	18 (591±130)	18 (164±54)
Все детритофаги	5 (165±47)	7 (490±107)	10 (424±66)	10 (594±89)	3 (441±124)
	9 (19±7)	17 (70±31)	29 (227±69)	23 (232±78)	20 (69±29)
из них	1 (2,4±1,0)	4 (5,0±1,7)	9 (13,7±4,1)	8 (13,5±3,3)	3 (4,7±1,4)
	8 (19±7)	17 (70±31)	26 (219±65)	21 (229±77)	18 (66±27)
собиратели и фитофаги	1 (2 ±1)	4 (5 ±2)	8 (14 ±4)	8 (13 ±3)	3 (5 ±1)
глутальщики	1 (0,1±0,1)	—	3 (7,6±4,2)	2 (3,3±1,7)	2 (2,9±1,7)
Плотоядные	— (<0,01)	—	1 (0,2±0,1)	— (0,08±0,04)	— (0,01±0,01)
	9 (13±4)	8 (26±9)	11 (78±15)	11 (61±14)	10 (38±9)
	1 (2 ±1)	1 (2 ±1)	4 (6 ±2)	4 (5 ±1)	2 (4 ±2)

сы). Как уже говорилось, фауна ракообразных была наиболее развита в период равновесия.

Основную роль в сообществе играли двустворчатые моллюски (60—81% общей численности, 87—99% общей биомассы). Их доля оставалась на одном уровне в течение всего периода исследований.

Доля иглокожих была невелика (0,6—1,6% общей численности, 0,01—0,07% общей биомассы). По численности она оставалась на одном уровне, по биомассе — была максимальной в период равновесия сообщества.

Доля асцидий колебалась в пределах 0,3—0,7% общей численности и 0,1—10,4% общей биомассы. Количественные показатели у асцидий были наибольшими в период восстановления сообщества (табл. 3).

Анализ динамики видового состава показывает, что раньше всех достигли своего наибольшего развития два вида двустворчатых моллюсков — мидия и *P. exiguum* [11] и два вида асцидий *S. appendiculata* и *A. aspersa*.

Поэтому указанные виды, вероятно, могут рассматриваться как виды-оппортунисты для данных условий обитания.

Анализируя трофическую структуру сообщества, мы видим, что в продолжении всего периода исследований по численности в биомассе преобладали сестонофаги. На их долю приходилось до 85% общей численности и до 99% общей биомассы (табл. 4), что, в первую очередь, определялось доминированием мидии. Численность и биомасса сестонофагов достигли наибольших значений довольно быстро, спустя полтора года после замора, что опять же определялось мидией.

Количественные показатели плотоядных и детритофагов на первых этапах восстановления сообщества находились на одном уровне (табл. 4). В дальнейшем детритофаги развивались более быстрыми темпами. Эти трофические группы достигли наибольшего развития в период равновесия сообщества. В период его деградации численность и биомасса детритофагов (а именно собирателей) заметно уменьшились, у плотоядных эта тенденция наметилась еще раньше (табл. 4).

По количеству видов на первых этапах восстановления преобладали сестонофаги. В дальнейшем по этому признаку стали доминировать детритофаги, но по числу характерных форм они уступали сестонофагам (табл. 4). Максимальное количество видов (в том числе и характерных) во всех трофических группах было зарегистрировано на последнем этапе восстановления и в период равновесия. При нарушении

Таблица 5. Трофические группы червей в сообществе мидии

Трофические группы	X 1979 г.	V 1980 г.	IX 1980 г.	VI 1981 г.	VIII 1982 г.
Собира- тели	4(15±6)	4(38±14)	6(144±40)	6(146±51)	6(31±13)
	1(2 ±1)	2(3± 1)	4(4 ±1)	4(6±2)	1(1,7±0,6)
Глоталь- щики	1(0,1±0,1)	—	3(7,6±4,2)	2(3,3±1,7)	2(2,9±1,7)
	— (<0,01)		—(0,2±0,1)	—(0,08±0,04)	—(0,07±0,01)
Плотояд- ные	7(12±4)	6(24±8)	8(76±15)	8(57±13)	7(36± 8)
	1(1,4±0,6)	1(2,0±0,7)	3(5,3±1,3)	3(4,1±0,9)	2(3,2±1,0)
Все	12(27,1±10,1)	10(62±22)	17(227,6±59,2)	16(206,3±65,7)	15(69,9±22,7)
	2(3,4±1,6)	3(5,0±1,7)	7(9,5±2,4)	7(10,2±2,9)	3(4,9±1,6)

условий общее количество видов сократилось незначительно, но число характерных уменьшилось втрое (табл. 4). Как сказано выше, ими остались виды, свойственные черноморским сообществам, в которых доминирует мидия.

Трофическую структуру всего сообщества определяли преобладающие в нем черви и моллюски, поэтому остановимся на этих группах более подробно. Среди червей (немертины, полихеты и олигохеты) преобладали собиратели и плотоядные. В процессе развития сообщества эти группы изменялись аналогичным образом, а их доли от общей биомассы были практически одинаковы. Наибольшие значения количественных показателей были достигнуты в период равновесия сообщества (табл. 5). По количеству видов преобладали плотоядные полихеты, но число характерных было выше среди собирателей.

Среди моллюсков в количественном отношении, а также по общему числу видов и количеству характерных форм преобладали фильтраторы (до 99% общей численности и биомассы), что обусловлено доминированием мидии (табл. 6). Вторыми по значению являлись моллюск-собиратели. Наибольшие значения количественных показателей в этих группах были достигнуты в период равновесия сообщества.

Выводы. 1. В изучаемом районе сообщество мидии достигло состояния равновесия в течение двух лет. Число видов и их количественные показатели были наибольшими в период равновесия сообщества. Если на первых этапах восстановления сообщества в нем преобладали эврибионтные формы, то в период равновесия получили развитие виды с

Таблица 6. Трофические группы моллюсков в сообществе мидии

Трофические группы	X 1979 г.	V 1980 г.	IX 1980 г.	VI 1981 г.	VIII 1982 г.
Филь- трато- ры	11(174±48)	12(383±79)	10(419±91)	10(556±116)	13(162±53)
	4(154±44)	4(444±94)	7(377±55)	7(575±82)	3(440±123)
Соби- рате- ли и фи- тофа- ги	1(1,2±0,4)	5(18±6)	6(42±11)	4(43±10)	6(28±11)
	—(0,07±0,03)	2(2,0±0,6)	2(8,7±2,5)	2(6,7±1,3)	1(2,9±0,8)
Пло- тояд- ные	1(0,3±0,2)	—	1(0,2±0,2)	1(0,4±0,3)	2(0,7±0,6)
	—(0,4±0,3)		—(0,2±0,2)	—(0,4±0,3)	—(0,7±0,5)
Все	13(175,5±48,6)	17(401±85)	17(461,2±102,2)	15(599,4±126,3)	21(190,7±64,6)
	4(154,5±44,3)	6(446,0±94,6)	9(385,9±57,7)	9(582,1±83,6)	4(443,6±124,3)

самыми различными потребностями, в том числе и стенобионтные. 2. Основную роль в сообществе на всех этапах его развития играли двустворчатые моллюски. Фауна губок и ракообразных получила развитие лишь в сформированном сообществе. При нарушении условий количественные показатели и видовое разнообразие в этих группах резко падают. Поэтому они могут служить индикатором состояния среды и стадии развития сообщества. 3. К нарушению условий в изучаемом районе устойчивы: полихеты *Nephtys hombergii*, *Terebellides stroemi*, *Phylodoce tuberculata*; моллюски — мидия, *Pitar rudis*, *Gouldia minima*, *Abra renieri*, *A. nitida*; офиура — *Amphiura stepanovi*. 4. К нарушению условий неустойчивы: губки, актинии, ракообразные, а также полихеты *Harmothoe reticulata*, *H. imbricata*, *Pectinaria koreni*, *Pomatosceros triqueter*; моллюски — *Calyptraea chinensis*, *Modiolus phaseolinus*, *M. adriaticus*; асцидии — *Asciella aspersa*, *Ciona intestinalis* и *Stenicella appendiculata*. 5. Преобладание двустворчатых моллюсков определило и трофическую структуру сообщества, в котором на всех этапах развития преобладали сестонофаги. Среди полихет на начальных этапах восстановления доминировали детритофаги, фауна плотоядных и глотальщиков развилась лишь в относительно сформированном сообществе. В изучаемом районе плотоядные полихеты были более чувствительны к нарушению условий, чем полихеты-детритофаги. Фауна асцидий была наиболее развита на первых этапах формирования сообщества. 6. Характерными в изучаемом сообществе были виды, обычные для аналогичных сообществ Черного моря. Их число было наибольшим в период равновесия сообщества. Группа характерных видов не только играет основную роль в сообществе, но и является его наиболее устойчивым звеном.

1. Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море. 1. Южный берег Крыма // Тр. Зоол. ин-та. — 1941. — 7, вып. 2. — С. 94—113.
2. Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море. 2. Каркинитский залив // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1949. — 7. — С. 127—192.
3. Замбриборц Ф. С., Гринбарт С. Б., Джуртубаев М. М. Сравнительные исследования донных биоценозов приустьевых и смежных с ними акваторий северо-западной части Черного моря // Материалы Всесоюз. симпоз. по изученности Чер. и Средизем. морей, исполз. и охране их ресурсов, Севастополь, окт. 1973. — Киев: Наук. думка, 1973. — Ч. 3. — С. 40—46.
4. Золотарев П. Н., Повчун А. С. Макрозообентос глубоководной зоны Каркинитского залива Черного моря // Экология моря. — 1986. — Вып. 22. — С. 48—58.
5. Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. — Киев: Наук. думка, 1981. — 168 с.
6. Лосовская Г. В. О значении полихет как возможных индикаторов качества среды Черного моря // Экология моря. — 1983. — Вып. 12. — С. 73—78.
7. Никитин В. Н. Гудаутская устричная банка // Тр. Науч. рыбохоз. и биол. станции Грузии. — 1934. — 1, вып. 1. — С. 51—179.
8. Никитин В. Н. Биоценотические группировки и количественное распределение донной фауны в восточной части южного берега Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1948. — 6. — С. 256—273.
9. Никитин В. Н. Количественное распределение донной фауны в северо-западной части Черного моря // Докл. АН СССР. — 1961. — 138, № 5. — С. 1198—1201.
10. Повчун А. С. Сообщество асцидии *Eugira adriatica* в Каркинитском заливе Черного моря // Экология моря. — 1986. — Вып. 23. — С. 34—38.
11. Повчун А. С. Формирование сообщества черноморской мидии. Сообщ. 1. // Настоящий сб. — С. 18—27.
12. Bellan-Santini D. Influence des pollution sur le peuplement des amphipodes dans la biocenose des algues photophiles // Tethys. — 1981. — 10, N 2. — P. 185—194.

Севастоп. эксперим.-конструкт.
бюро по подвод. исслед.

Получено
03.12.85

FORMATION OF THE BLACK SEA MUSSEL COMMUNITY COMMUNICATION II

Summary

Recovery of the mussel bank community after perishing of 1978 in the Karkinitian bay of the Black Sea has been studied. Results of these studies are presented. As to this problem (Ecology of the Sea, 1987, issue 27) analysis of the periods of community perishing and recovery is presented in communication I. Analysis of the community development continues in communication II. It is shown that community reached the equilibrium state two years after perishing. The greatest number of species was registered in that period. A list of species with quantitative indices is indicated.

УДК 577:475:597.553.1 (262.5)

З. А. МУРАВСКАЯ, Т. Ф. НАРУСЕВИЧ, Т. В. ЮНЕВА,
З. А. РОМАНОВА, К. К. ЯКОВЛЕВА, А. Н. ЮШКО

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ШПРОТА И КОНЦЕНТРАЦИИ ПЛАНКТОНА В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Одним из важнейших условий, способствующих образованию промысловых скоплений шпрота, является наличие высокой концентрации зоопланктона — его кормовой базы. Существенное влияние и на развитие зоопланктона, и на состояние шпрота оказывают содержание фитопланктона и гидролого-гидрохимические факторы. В связи с этим сезонное и многолетнее исследование биологической характеристики шпрота в сочетании с экологическими параметрами представляет теоретический интерес и имеет практическое значение при прогнозировании его уловов.

Западная часть Черного моря является местом весенне-летнего нагула и образования плотных летних скоплений шпрота. Возросшее в последнее время антропогенное эвтрофирование этого района приводит периодически в летний период к напряженному гидрохимическому режиму, сопровождающемуся цветением отдельных водорослей, уменьшением фракции кормового зоопланктона, дефицитом кислорода и заморами в придонных слоях.

Настоящая работа проведена в июле—августе 1981 г. в западной части Черного моря во время экспедиции НИС «Академик Ковалевский». Исследования проходили в шельфовой зоне, условно разделенной на 4 экологически различающихся района: мыс Тарханкут (1), о-в Змеиный (2), побережье Румынии, Констанца (3), мыс Калиакра (4).

В работе рассмотрены комплекс основных экологических факторов и показатели биологического состояния шпрота в период исследования. Для характеристики пищевого фактора определяли количественное содержание зоопланктона. В качестве источника питания последнего и показателя среды измеряли концентрацию фитопланктона, а также гидролого-гидрохимические параметры: соленость, температуру, содержание кислорода. Показателями состояния шпрота служили главным образом количество его в уловах и содержание жира. Учитывали одновременно размерно-весовой и половой состав, стадию зрелости и накормленность рыб. Проводили сопоставление всех показателей в 4-х вышеуказанных районах.

Материал, методика. Содержание планктона определяли в батометрических пробах, которые отбирали литровыми батометрами по