

**СОВРЕМЕННОЕ
СОСТОЯНИЕ**

БИОРАЗНООБРАЗИЯ

ПРИБРЕЖНЫХ ВОД

К Р Ы М А

(ЧЕРНОМОРСКИЙ СЕКТОР)



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ
БИОРАЗНООБРАЗИЯ

ПРИБРЕЖНЫХ ВОД

КРЫМА

(ЧЕРНОМОРСКИЙ СЕКТОР)

Севастополь
2003

УДК 574.9(262.5)

Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской; НАН Украины, Институт биологии южных морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 511 с. (105 илл. , 106 табл.)

Монография подготовлена на базе материалов, собранных в прибрежных водах Крыма в 2003 г., и ретроспективных данных. На основе анализа качественного и количественного состава микро- и зоопланктона, фито- и зообентоса, ихтиофауны и паразитофауны показано современное состояние биологического разнообразия прибрежных акваторий Крыма и даны рекомендации по его сохранению. Проанализирован отклик биоты на появление в сообществах новых видов и на воздействие некоторых антропогенных факторов. Даны характеристики планктонных биолуминесцентных Черного моря и формируемого ими поля биолуминесценции в неритической зоне Крыма. Приведены списки видового состава основных групп растительного и животного мира в различных регионах прибрежных вод Крыма.

Сучасний стан біорізноманіття прибережних вод Криму (чорноморський сектор) / Ред. В. М. Єремєєв, А. В. Гасєвська; НАН України, Інститут біології південних морів. – Севастополь: Екосі-Гідрофізика, 2003. – 511 с. (105 іл. , 106 табл.)

Монографія підготовлена на базі матеріалів, зібраних у прибережних водах Криму в 2003 р., і ретроспективних даних. На основі аналізу якісного і кількісного складу мікро- і зоопланктону, фіто- і зообентосу, іхтіофауни і паразитофауни показаний сучасний стан біологічного різноманіття прибережних акваторій Криму і дані рекомендації з його збереження. Проаналізовано відгук біоти на появу в угрупованнях нових видів і на вплив деяких антропогенних факторів. Дані характеристики планктонних біолумінесцентів Чорного моря і формованого ними поля біолумінесценції в неритичній зоні Криму. Наведені списки видового складу основних груп рослинного і тваринного світу в різних регіонах прибережних вод Криму.

Modern condition of biological diversity in near-shore zone of Crimea (the Black sea sector) / Edit. V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya; NAS Ukraine, Institute of Biology of the southern Seas. – Sevastopol: Ekosi-Gidrophizika, 2003. – 511 p. (105 fig. , 106 tabl.)

Monograph is prepared on the basis of the materials collected in near-shore waters of Crimea in 2003, and the retrospective data. Modern condition of biological diversity in near-shore zone of Crimea is shown on the basis of analysis of qualitative and quantitative composition of micro- and zooplankton, phyto- and zoobenthos, ichthyofauna and parasite fauna; the recommendations on conservation of biological diversity are given. Responses of biota on the appearance of new species in communities and on the impact of some anthropogenic factors are analyzed. Characteristics of the Black Sea plankton bioluminescents and the bioluminescence field forming by them in neritic zone of Crimea are shown. Lists of species of main groups of flora and fauna from the different regions of near-shore waters of Crimea are made.

Работа выполнена при поддержке Программы участия стран – членов ЮНЕСКО на 2002 – 2003 гг. по проекту «Сохранение и восстановление биологического разнообразия живых ресурсов морской акватории Крыма». Государственный регистрационный номер проекта 01020006590.

Робота виконана за підтримкою Програми участі країн – членів ЮНЕСКО на 2002 – 2003 рр. за проектом «Збереження і відновлення біологічного різноманіття живих ресурсів морської акваторії Криму». Державний реєстраційний номер проекту 01020006590.

.The work was executed at support of the Participation Programme in the activities Member States of UNESCO for 2002 - 2003 on the project “Preservation and restoration of biological diversity in the Crimean marine aquatorium living resources”. State registration number of the project is 01020006590.

© Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины, 2003

ISBN 966–02–3133–4

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (В. Н. Еремеев, В. Е. Заика)	13
1. БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ЧЕРНОГО МОРЯ В РАЙОНЕ СЕВАСТОПОЛЯ (2001 - 2003 гг.) (И. Г. Поликарпов, М. А. Сабурова, Л. А. Манжос, Т. В. Павловская, Н. А. Гаврилова)	16
1.1. Фитопланктон	18
1.1.1. История изучения фитопланктона Черного моря	18
1.1.2. Общая характеристика сообщества фитопланктона	19
1.1.3. Сезонная динамика	27
1.1.4. Структура сообщества	31
1.1.5. Интродукция новых для сообщества видов	35
1.2. Планктонные инфузории	37
Литература	39
2. РАЗНООБРАЗИЕ ЗООПЛАНКТОНА У КРЫМСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЧЕРНОГО МОРЯ ...	43
2.1. Краткая история изучения разнообразия зоопланктона (А. В. Ковалев)	43
2.2. Таксономический состав зоопланктона Черного моря (А. В. Ковалев).....	44
2.3. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма (Ю. А. Загородняя, Т. В. Павловская, В. К. Морякова.)	49
2.3.1. Таксономический состав	49
2.3.2. Количественные характеристики зоопланктона	53
2.3.3. Сезонная динамика зоопланктона	69
2.3.4. Многолетняя динамика зоопланктона	77
2.3.5. Структура планктонного сообщества	80
2.4. Многолетние изменения в сообществе зоопланктона Севастопольской бухты (А. Д. Губанова)	83
2.4.1. Изменения в сообществе мезозоопланктона в период с 1976 по 1996 гг.	84
2.4.2. Изменения в сообществе мезозоопланктона в 2002 г., по сравнению с 1990-ми годами.	90
2.5. Долговременные изменения видового состава и численности копепод рода <i>Acartia</i> Dana в Севастопольской бухте (А. Д. Губанова)	94
2.5.1. Видовая структура и численность	95
2.5.2. <i>Acartia tonsa</i> – новый вид Copepoda в Черном море	99
2.5.3. Сравнительная характеристика популяций <i>Acartia tonsa</i> и <i>A. clausi</i>	100
2.6. Сезонная динамика меропланктона на взморье у Севастополя (2002 г.) (В. В. Мурина, С. А. Мазлумян).....	104
Литература	108
Приложение (Ю. А. Загородняя, В. В. Мурина)	117
3. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЛАНКТОННЫХ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ И ХАРАКТЕРИСТИКИ ФОРМИРУЕМОГО ИМИ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В НЕРИТИЧЕСКОЙ ЗОНЕ КРЫМА (Ю. Н. Токарев, Э. П. Битюков, В. И. Василенко, П. В. Евстигнеев, Д. В. Бородин, Т. Ф. Нарусевич, Б. Г. Соколов, О. В. Машукова, И. М. Серикова, Т. Н. Побежско, Д. Я. Слипещкий)	121
3.1. Видовое разнообразие планктонных биолюминесцентных Черного моря и параметры их свечения	121
3.2. Характеристики поля биолюминесценции в неритической зоне Крыма	131
Литература	146
4. МАКРОФИТОБЕНТОС (Н. А. Мильчакова)	152
4.1. Разнообразие таксономических групп макрофитов и эколого-биологическое картирование донной растительности у берегов Крыма	152

4.2. Макрофитобентос отдельных районов Крымского побережья	159
4.2.1. Каркинитский залив	159
4.2.2. Каламитский залив	161
4.2.3. Лиман Донузлав	163
4.2.4. Бухта Ласпи	166
4.2.5. Севастопольский регион.....	170
4.3. Основные тенденции многолетних изменений макрофитобентоса.....	179
4.4. Флористическая характеристика морских акваторий объектов природно-заповедного фонда региона Севастополя.....	187
Литература	190
Приложение	193
5. БЕНТОС	209
5.1. Макрозообентос.....	209
5.1.1. Таксономический состав донной фауны крымского побережья Черного моря (<i>Н. К. Ревков</i>)	209
5.1.2. Региональные особенности зообентоса (<i>Н. К. Ревков</i>).....	218
5.1.3. Вертикальное распределение зообентоса (<i>Н. К. Ревков</i>)	221
5.1.4. Многолетние изменения зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-западного Крыма (<i>Н. К. Ревков</i>)	222
5.1.5. Изменение разнообразия зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-восточного Крыма (на примере бухты Лисьей) (<i>С. А. Мазлумян, Н. А. Болтачева, Е. А. Колесникова</i>)	229
5.1.6. Межгодовые и многолетние изменения разнообразия бентоса прибрежных зарослей цистозеры и особенности структуры вагильного бентоса на различных видах макрофитов (<i>Е. А. Колесникова, С. А. Мазлумян</i>).....	238
5.2. Мейобентос	246
5.2.1. Таксономический состав мейобентоса крымского региона (<i>Н. Г. Сергеева, Е. А. Ко- лесникова</i>)	246
5.2.2. Мейобентос рыхлых грунтов шельфа Крыма (<i>Н. Г. Сергеева</i>).....	248
5.2.3. Мейобентос лимана Донузлав (<i>Н. Г. Сергеева</i>).....	251
5.2.4. Мейобентос района с метановыми газовыми сипами (<i>Н. Г. Сергеева</i>).....	258
5.2.5. Изменение видового разнообразия Naupacticoidea крымского побережья Черного моря (<i>Е. А. Колесникова</i>).....	267
5.3. Микрофитобентос	270
5.3.1. Видовое богатство донных диатомовых водорослей Крымского побережья (<i>Е. Л. Нев- рова</i>)	271
5.3.2. Сезонная динамика диатомовых водорослей на различных типах субстрата (<i>Е. Л. Нев- рова</i>)	277
5.3.3. Структура таксоцены диатомовых водорослей (на примере бухты Ласпи) (<i>Н. К. Рев- ков, Е. Л. Неврова</i>).....	278
5.4. Отклик донной биоты на воздействие некоторых антропогенных факторов	283
5.4.1. Влияние добычи песка на разнообразие макрозообентоса лимана Донузлав (западное побережье Крыма) (<i>Н. А. Болтачева, Е. А. Колесникова, С. А. Мазлумян, Н. К. Ревков</i>).....	283
5.4.2. Влияние антропогенного пресса на структуру таксоцены диатомовых водорослей (на примере Севастопольской бухты) (<i>А. Н. Петров, Е. Л. Неврова</i>)	288
5.4.3. Морфологические аномалии свободноживущих нематод как показатель состояния среды (<i>Н. Г. Сергеева</i>)	302
5.5. Рекомендации по сохранению биологического разнообразия прибрежных акваторий Крыма (<i>В. Е. Заика</i>)	310
Литература	312
Приложение	326
5.1. Список видов зообентоса крымского побережья Черного моря.....	326

5.2. Состав мейобентоса различных районов крымского побережья Черного моря.....	339
5.3. Видовой состав диатомовых водорослей акватории Крыма	351
6. ИХТИОФАУНА ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА	363
6.1. Таксономическое разнообразие (А. Р. Болтачев).....	364
6.1.1. Таксономическое разнообразие прибрежной ихтиофауны юго-западного Крыма.....	365
6.1.2. Таксономическое разнообразие ихтиофауны лимана Донузлав	373
6.1.3. Интродукция солнечной рыбы.....	378
6.2. Экологическое (внутривидовое) разнообразие ихтиофауны (Г. В. Зуев, Е. Б. Мельникова)	380
6.2.1. Черноморский шпрот	380
6.2.2. Азово-черноморский анчоус	391
6.2.3. Черноморская ставрида.....	395
6.2.4. Черноморские кефали	397
6.2.5. Султанка.....	403
6.2.6. Черноморская камбала-калкан	406
6.2.7. Черноморский мерланг	408
6.3. Разнообразие промысловой ихтиофауны (А. Р. Болтачев)	409
Литература	418
7. ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ОРГАНИЗМЫ КАК СОСТАВЛЯЮЩАЯ ЭКОСИСТЕМ ЧЕРНО-	
МОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА (А. В. Гаевская, Ю. М. Корнийчук)	425
7.1. Обзор видового и таксономического разнообразия паразитических организмов у черномор-	
ского побережья Крыма	428
7.2. Сравнительная характеристика фауны паразитов отдельных районов черноморского побе-	
режья Крыма	459
7.2.1. Региональные особенности фауны паразитов у черноморского побережья Крыма	459
7.2.2. Особенности фауны паразитов и комменсалов мидии <i>Mytilus galloprovincialis</i> в от-	
дельных районах черноморского побережья Крыма	461
7.3. Особенности антропогенного воздействия на паразитарные системы, функционирующие у	
черноморского побережья Крыма	466
7.4. Паразитологическая характеристика вселенцев в Черное море	470
7.5. Некоторые тенденции долговременных изменений фауны черноморских паразитов	476
7.6. Некоторые механизмы, обеспечивающие устойчивость паразитарных систем в прибрежной	
зоне Крыма.....	480
Литература	484
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	491

ЗМІСТ

ВВЕДЕННЯ (В. М. Єремєєв, В. Є. Заїка).....	13
1. БІОЛОГІЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ МІКРОПЛАНКТОНУ ПРИБЕРЕЖНОЇ ЗОНИ ЧОРНОГО МОРЯ В РАЙОНІ СЕВАСТОПОЛЯ (2001 – 2003 рр.) (І. Г. Полікарпов, М. О. Сабурова, Л. А. Манжос, Т. М. Павловська, Н. О. Гаврилова)	16
1.1. Фітопланктон	18
1.1.1. Історія вивчення фітопланктону Чорного моря	18
1.1.2. Загальна характеристика угруповання фітопланктону	19
1.1.3. Сезонна динаміка	27
1.1.4. Структура угруповання.....	31
1.1.5. Інтродукція нових для угруповання видів	35
1.2. Планктонні інфузорії	37
Література	39
2. РІЗНОМАНІТТЯ ЗООПЛАНКТОНУ БІЛЯ КРИМСЬКОГО УЗБЕРЕЖЖА ЧОРНОГО МОРЯ	43
2.1. Коротка історія вивчення різноманіття зоопланктону (О. В. Ковальов)	43
2.2. Таксономічний склад зоопланктону Чорного моря (О. В.Ковальов)	44
2.3. Сучасний стан зоопланктону біля берегів Криму (Ю. А. Загородня, Т. В. Павловська, В. К. Морякова)	49
2.3.1. Таксономічний склад	49
2.3.2. Кількісні характеристики зоопланктону	53
2.3.3. Сезонна динаміка зоопланктону	69
2.3.4. Багаторічна динаміка зоопланктону.....	77
2.3.5. Структура планктонного угруповання	80
2.4. Багаторічні зміни угруповання зоопланктону Севастопольської бухти (А. Д. Губанова)	83
2.4.1. Зміни в угрупованні мезозоопланктону за період з 1976 по 1996 рр.	84
2.4.2. Зміни в угрупованні мезозоопланктону у 2003 р., в порівнянні з 1990-ми роками	90
2.5. Довгострокові зміни видового складу та численності копепод роду <i>Acartia Dana</i> в Севастопольській бухті А. Д. Губанова)	94
2.5.1. Видова структура та численність	95
2.5.2. <i>Acartia tonsa</i> – новий вид Copepoda в Чорному морі	99
2.5.3. Порівняльна характеристика популяцій <i>Acartia tonsa</i> та <i>A. clausi</i>	100
2.6. Сезонна динаміка меропланктону на узбережжі Севастополя (2002 р.) (В. В. Муріна, С. А. Мазлумян)	104
Література	108
Додаток (Ю. А. Загородня, В. В. Муріна)	117
3. ВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ ПЛАНКТОННИХ БІОЛЮМІНЕСЦЕНТІВ В ЧОРНОМУ МОРІ ТА ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОЛЯ БІОЛЮМІНЕСЦЕНЦІЙ, ЩО ВОНИ ФОРМУЮТЬ В НЕРІТИЧНІЙ ЗОНІ КРИМУ (Ю. М. Токарев, Е. П. Бітюков, В. І. Васіленко, П. В. Євстигнєєв, Д. В. Бородін, Т. Ф. Нарусевич, Б. Г. Соколов, О. В. Машукова, І. М. Серікова, Т. Н. Побежко, Д. Я. Сліпецький)	121
3.1. Видове різноманіття планктонних біолоумінесцентів Чорного моря і параметри їхнього світловипромінювання	121
3.2. Характеристики поля біолоумінесценції в нерітичній зоні Криму	131
3.3. Література	146
4. МАКРОФІТОБЕНТОС (Н. А. Мільчакова)	152
4.1. Різноманіття таксономічних груп макрофітів та еколого-біологічне картування донної рослинності біля берегів Криму.....	152
4.2. Макрофітобентос окремих районів Кримського узбережжя	159
4.2.1. Каркінитська затока	159

4.2.2. Каламітська затока	161
4.2.3. Ліман Донузлав.....	163
4.2.4. Бухта Ласпі.....	166
4.2.5. Севастопольський регіон	170
4.3. Основні тенденції багаторічних змін макрофітобентосу.....	179
4.4. Флористична характеристика морських акваторій об'єктів природно-заповідного фонду регіону Севастополя	187
Література	190
Додаток	193
5. БЕНТОС	209
5.1. Макрозообентос	209
5.1.1. Таксономічний склад донної фауни кримського узбережжя Чорного моря (<i>М. К. Ревков</i>)	209
5.1.2. Регіональні особливості зообентосу (<i>М. К. Ревков</i>)	218
5.1.3. Вертикальний розподіл зообентосу (<i>М.К.Ревков</i>)	221
5.1.4. Багаторічні зміни зообентосу пухких ґрунтів в районі південно-західного Криму (<i>М. К. Ревков</i>)	222
5.1.5. Зміна різноманіття зообентосу пухких ґрунтів в районі південно-східного Криму (на прикладі бухти Лисья) (<i>С. А. Мазлумян, Н. А. Болтачова, О. А. Колеснікова</i>).....	229
5.1.6. Міжрічні та багаторічні зміни різноманіття бентосу прибережних заростей цистозири і особливості структури вагільного бентосу на різних видах макрофітів (<i>О. А. Колеснікова, С. А. Мазлумян</i>)	238
5.2. Мейобентос	246
5.2.1. Таксономічний склад мейобентосу кримського регіону (<i>Н. Г. Сергєєва, О. А. Колеснікова</i>)	246
5.2.2. Мейобентос пухких ґрунтів шельфу Криму (<i>Н. Г. Сергєєва</i>)	248
5.2.3. Мейобентос ліману Донузлав (<i>Н. Г. Сергєєва</i>).....	251
5.2.4. Мейобентос району з метановими сіпами (<i>Н. Г. Сергєєва</i>).....	258
5.2.5. Зміна видового різноманіття Naupacticoidea Кримського узбережжя Чорного моря (<i>О. А. Колеснікова</i>)	267
5.3. Мікрофітобентос	270
5.3.1. Видове багатство донних діатомових водоростей Кримського узбережжя (<i>О. Л. Неврова</i>).....	271
5.3.2. Сезонна динаміка діатомових водоростей на різних типах субстрату (<i>О. Л. Неврова</i>)	277
5.3.3. Структура таксоцену діатомових водоростей (на прикладі бухти Ласпі) (<i>М. К. Ревков, О. Л. Неврова</i>).....	278
5.4. Відгук донної біоти на вплив деяких антропогенних факторів	283
5.4.1. Вплив добування піску на різноманіття макрозообентосу ліману Донузлав (західне узбережжя Криму) (<i>Н. А. Болтачова, О. А. Колеснікова, С. А. Мазлумян, М. К. Ревков</i>)	283
5.4.2. Вплив антропогенного тиску на структуру таксоцену діатомових водоростей (на прикладі Севастопольської бухти) (<i>А. М. Петров, О. Л. Неврова</i>).....	288
5.4.3. Морфологічні аномалії нематод як один з показників стану довкілля	302
5.5. Рекомендації щодо збереження біологічного різноманіття прибережних акваторій Криму (<i>В. Є. Заїка</i>).....	310
Література	312
Додатки:	326
Список видів зообентосу кримського узбережжя Чорного моря.....	326
Склад мейобентосу різних районів кримського узбережжя Чорного моря	339
Видовий склад діатомових водоростей акваторії Криму	351
6. ІХТІОФАУНА ЧОРНОМОРЬСЬКОГО УЗБЕРЕЖЖЯ КРИМУ	363
6.1. Таксономічне різноманіття (<i>О. Р. Болтачов</i>)	364

6.1.1. Таксономічне різноманіття прибережної іхтіофауни південно-західного Криму	365
6.1.2. Таксономічне різноманіття прибережної іхтіофауни ліману Донузлав	373
6.1.3. Інтродукція сонячної риби	378
6.2. Екологічне (внутривидове) різноманіття іхтіофауни (Г. В. Зуєв, О. Б. Мельникова)	380
6.2.1. Чорноморський шпрот	380
6.2.2. Азово-чорноморський анчоус	391
6.2.3. Чорноморська ставрида	395
6.2.4. Чорноморські кефалі	397
6.2.5. Барабуля	403
6.2.6. Чорноморська камбала-калкан	406
6.2.7. Чорноморський мерланг	408
6.3. Різноманіття промислової іхтіофауни (О. Р. Болтачов)	409
Література	418
7. ПАРАЗИТИЧНІ ОРГАНІЗМИ ЯК СКЛАДОВА ЕКОСИСТЕМ ЧОРНОМОРЬСЬКОГО УЗБЕРЕЖЖЯ КРИМУ (А. В. Гаєвська, Ю. М. Корнійчук).....	425
7.1. Огляд видового та таксономічного різноманіття паразитичних організмів в чорноморському узбережжі Криму	428
7.2. Порівняльна характеристика фауни паразитів окремих районів чорноморського узбережжя Криму	459
7.2.1. Регіональні особливості фауни паразитів біля чорноморського узбережжя Криму.....	459
7.2.2. Особливості фауни паразитів і коменсалів мідії <i>Mytilus galloporovincialis</i> в окремих районах чорноморського узбережжя Криму	461
7.3. Особливості антропогенного впливу на паразитарні системи, які функціонують біля чорноморського узбережжя Криму	466
7.4. Паразитологічна характеристика вселенців в Чорне море	470
7.5. Деякі тенденції довгострокових змін фауни чорноморських паразитів.....	476
7.6. Деякі механізми, що забезпечують стійкість паразитарних систем в прибережній зоні Криму	480
Література	484
ВИСНОВКИ	491

CONTENT

INTRODUCTION (<i>V. N. Eremeev, V. E. Zaika</i>)	13
1. MICROPLANKTON BIOLOGICAL DIVERSITY IN THE BLACK SEA COASTAL ZONE NEAR SEVASTOPOL (2001 – 2003) (<i>I. G. Polikarpov, M. A. Saburova, L. A. Manzhos, T. V. Pavlovskaya, N. A. Gavrilova</i>)	16
1.1. Phytoplankton	18
1.1.1. history of Black Sea phytoplankton studies	18
1.1.2. General characteristic of the phytoplankton community	19
1.1.3. Seasonal dynamics	27
1.1.4. Community structure	31
1.1.5. Introduction of the new species into the community	35
1.2. Plankton infusoria	37
Literature	39
2. ZOOPLANKTON DIVERSITY NEAR THE BLACK SEA CRIMEAN COAST	
2.1. Short history of the zooplankton diversity studies (<i>A. V. Kovalev</i>)	43
2.2. Taxonomic composition of zooplankton in the Black Sea (<i>A. V. Kovalev</i>)	44
2.3. Modern zooplankton condition near the Crimean coast (<i>Yu. A. Zagorodnyaya, T. V. Pavlovskaya, V. K. Moryakova</i>)	49
2.3.1. Taxonomic composition	49
2.3.2. Zooplankton quantitative characteristics	53
2.3.3. Zooplankton seasonal dynamics	69
2.3.4. Zooplankton long-term dynamics	77
2.3.5. Plankton community structure	80
2.4. Long-term changes in the Sevastopol bay zooplankton community (<i>A. D. Gubanova</i>)	83
2.4.1. Changes in mesozooplankton community during 1976 – 1996	84
2.4.2. Changes in mesozooplankton community in 2002, in comparison with 1990-ties	90
2.5. Long-term changes in the specific composition and abundance of genera <i>Acartia</i> Dana copepoda in the Sevastopol bay (<i>A. D. Gubanova</i>)	94
2.5.1. <i>Acartia</i> specific structure and abundance	95
2.5.2. <i>Acartia tonsa</i> is a new species for the Black Sea	99
2.5.3. <i>Acartia tonsa</i> and <i>A. clausi</i> populations comparative characteristics	100
2.6. Meroplankton seasonal dynamics at the Sevastopol seaside (2002) (<i>V. V. Murina, S. A. Mazlumyan</i>)	104
Literature	108
Appendix (<i>Yu. A. Zagorodnyaya, V. V. Murina</i>)	117
3. PLANKTON BIOLUMINESCENCE SPECIFIC DIVERSITY IN THE BLACK SEA AND CHARACTERISTICS OF THE BIOLUMINESCENCE FIELD IN THE CRIMEAN NERITIC ZONE (<i>Yu. N. Tokarev, E. P. Bityukov, V. I. Vasilenko, D. V. Evstigneev, D. V. Borodin, T. F. Narusevich, B. G. Sokolov, I. M. Mashukova, I. M. Sericova, T. N. Pobezhko, D. Ya. Slipetsky</i>)	121
3.1. Specific diversity of the Black Sea plankton bioluminescents and their light emission parameters	121
3.2. Bioluminescence field characteristics in the Crimean neritic zone	131
3.3. Literature	146
4. MACROPHYTOBENTHOS (<i>N. A. Milchakova</i>)	152
4.1. Macrophytes taxonomical groups diversity and ecological-biological mapping of the bottom vegetation near the Crimean shores	152
4.2. Macrophytobenthos in separate regions of the Crimean coast	159
4.2.1. Karkinitzky Gulf	159
4.2.2. Kalamitsky Gulf	161
4.2.3. Donuzlav lagoon	163
4.2.4. Laspi Bay	166
4.2.5. Sevastopol region	170
4.3. Main tendencies in macrophytobenthos many-year changes	179

4.4. Floristic characteristic of sea aquatoria of the natural-reserved funds objects in the Sevastopol region	187
Literature	190
Appendix	193
5. BENTHOS	209
5.1. Macrozoobenthos	209
5.1.1. Taxonomical composition of the bottom fauna at the Black Sea Crimean coast (N. K. Revkov).....	209
5.1.2. Zoobenthos regional peculiarities (N. K. Revkov).....	218
5.1.3. Zoobenthos vertical distribution (N. K. Revkov).....	221
5.1.4. Fluffy bottom bed zoobenthos longstanding changes in the southwest Crimea region (N. K. Revkov)	222
5.1.5. Fluffy bottom bed zoobenthos diversity changes in the southeast Crimean region (Lisy bay as an example) (S. A. Mazlumyan, N. A. Boltacheva, E. A. Kolesnikova).....	229
5.1.6. Interannual and long-term changes of the benthos diversity in the coastal cystozeira thickets and characters of the vagile benthos structure on different macrophytes species (E. A. Kolesnikova , S. A. Mazlumyan)	238
5.2. Meiobenthos	246
5.2.1. Meiobenthos taxonomical composition in the Crimean region (N. G. Sergeeva, E. A. Kolesnikova).....	246
5.2.2. Meiobenthos of the Crimean fluffy bottom bed (N. G. Sergeeva)	248
5.2.3. Meiobenthos of the Donuzlav bay (N. G. Sergeeva).....	251
5.2.4. Meiobenthos in the region with the methan gas seeps (N. G. Sergeeva).....	258
5.2.5. Harpacticoida specific diversity change in the Black Sea Crimean coast (E. A. Kolesnikova)	267
5.3. Microphytobenthos	270
5.3.1. Species abundance of the bottom diatom algae at the Crimean coast (E. L. Nevrova) ..	271
5.3.2. Seasonal dynamics of the diatom algae on the different substrate types (E. L. Nevrova).....	277
5.3.3. Diatom algae taxocene structure (Lisy bay as an example) (N. K. Revkov, E. L. Nevrova)	278
5.4. Bottom biota response to some anthropogenic factors impact	283
5.4.1. Sand output influence on the macrozoobenthos diversity in the Donuzlav shallow bay (western Crimean coast) (N. A. Boltacheva, E. A. Kolesnikova, S. A. Mazlumyan, N. K. Revkov)	283
5.4.2. Anthropogenic press on the diatom algae taxocene structure (Sevastopol bay as an example) (A. N. Petrov, E. L. Nevrova)	288
5.4.3. Nematoda morphological anomalies as the environmental state indices	302
5.5. Recommendations on preserving the biological diversity in the coastal Crimean aquatoria (V. E. Zaika).....	310
Literature	312
Appendixes:	326
5.1. List of the zoobenthos species at the Black Sea coast of the Crimea	326
5.2. Meiobenthos composition in different regions of the Black Sea coast of the Crimea	339
5.3. Diatom algae species composition in the Crimean aquatorium.....	351
6. ICHTHYOFAUNA OF THE BLACK SEA COASTAL ZONE OF THE CRIMEA	363
6.1. Taxonomical diversity (A. R. Boltachev).....	364
6.1.1. Taxonomical diversity of the coastal ichthyofauna in the southwest Crimea	365
6.1.2. Taxonomical diversity of the coastal fauna in the Donuzlav shallow bay	373
6.1.3. Introduction of the sunfish	378
6.2. Ecological (intraspecific) diversity of ichthyofauna (G. V. Zuev, E. B. Melnicova).....	380
6.2.1. Black sea sprat	380
6.2.2. Black sea anchovy.....	391
6.2.3. Scad.....	395
6.2.4. Black Sea mullet	397
6.2.5. Red mullet.....	403

6.2.6. Black Sea turbot	406
6.2.7. Black Sea whiting	408
6.3. Diversity of the food fishes (<i>A. R. Boltachev</i>).....	409
Literature	418
7. PARASITIC ORGANISMS AS AN ECOSYSTEMS CONSTITUENT AT THE BLACK SEA COAST OF THE CRIMEA (<i>A. V. Gaevsкая, Yu. M. Korniychuk</i>).....	425
7.1. Survey of the species and taxonomical diversity of the parasites along the Black sea coastal zone of the Crimea	428
7.2. Comparative characteristic of the parasite fauna in some regions at the Black Sea coast of the Crimea.....	459
7.2.1. Parasites fauna regional characters along the Black Sea coast of the Crimea.....	459
7.2.2. Parasites and mussels <i>Mytilus galloprovincialis</i> commensal fauna in some regions of the Black Sea coast of the Crimea	461
7.3. Characters of anthropogenic influence on the parasitic systems, functioning at the Black Sea coast of the Crimea	466
7.4. Parasitological characteristic of the aliens in the Black Sea	470
7.5. Some tendencies of the long-term Black Sea parasites fauna changes	476
7.6. Some mechanisms, providing stability of the parasitic systems in the Crimean coastal zone	480
Literature	484
CONCLUSION.....	491

ВВЕДЕНИЕ

Разнообразие жизни в морях и океанах в последние десятилетия подвержено драматическим изменениям, связанным, в основном, с возрастающей негативной ролью антропогенного фактора в функционировании больших и малых экосистем. Прибрежные районы находятся в наиболее неблагоприятных условиях, испытывая жесткий прессинг вследствие постепенного массового демографического перемещения населения в направлении приморских земель, их интенсивного и нерационального хозяйственного использования, включая прилегающие прибрежные акватории, зоны шельфа и континентального склона.

Согласно современным представлениям, биоразнообразие может быть определено как совокупность геномов, видов и экосистем, сосредоточенных в определенном географическом районе, и является важнейшей экологической характеристикой состояния морской среды в целом и ее биологических ресурсов.

Для лучшего понимания относительной роли видового богатства (и вычисляемых показателей биоразнообразия) морской биоты вообще и черноморской в частности начнем с нескольких обобщающих цифр.

По имеющимся оценкам [285], к настоящему времени описано несколько менее двух миллионов видов организмов. Среди классифицированных видов более 70 % приходится на царство животных, причем в морях обитает только 20 % всех видов животных, но в то же время здесь регистрируется 90 % всех выделенных классов и типов [285]. Эти цифры показывают, что в морях, в отличие от сухопутных экосистем, гораздо выше не видовое разнообразие, а разнообразие более высоких рангов, что необходимо учитывать при часто применяемых упражнениях по сравнительным подсчетам индексов биоразнообразия.

Таким образом, большинство типов животных существует в море, и многие из них найдены только там, а именно в бентали. Это объясняется историей эволюции живых существ и большим разнообразием местообитаний в бентали, особенно на малых глубинах.

На Средиземноморский бассейн приходится около 0.8 % общей поверхности Мирового океана; в то же время здесь обитает 5.5 % всей мировой морской фауны [262]. Большинство морей этого бассейна имеют свои особенности, причем концентрация биогенов в воде падает по мере увеличения расстояния от Гибралтара к востоку. В том же направлении снижается фаунистическое богатство. Наиболее беден видами и более крупными таксонами Азово-Черноморский бассейн, которым заканчивается вся длинная цепь средиземноморских водоемов [52, 263].

Черное море – весьма специфическое по своей биоте. Это молодой морской водоем эстуарного типа, с пониженной соленостью и дополнительно распресненными северо-восточными и северо-западными участками, с зараженными сероводородом глубинными водами. Физико-химические свойства экосистем моря нестабильны и зависят от климатических колебаний речного стока и преобладающих ветров. Все эти черты снижают разнообразие таксонов и видовое богатство фауны и флоры, уменьшают устойчивость его показателей. Влияние потока мраморноморских вод делает прилегающие к проливу Босфор участки пелагиали и бентали пригодными для постоянного или временного обитания ряда средиземноморских форм.

Нужно учитывать, что п-ов Крым расположен в стороне от зоны влияния эвтрофированных вод крупных рек и от самых напряженных трасс морских перевозок. Возможно, именно эти обстоятельства способствовали

сохранению в прибрежных водах Крыма относительно высокого общего видового богатства пелагической и донной фауны и флоры, хотя большое внимание экологов уделяется локальным “горячим точкам”, испытывающим стрессы и проявляющим признаки угнетения сообществ и популяций. Общее удовлетворительное состояние морских экосистем Крыма убедительно показано в публикациях последних лет и в разделах настоящей работы.

Если опираться на лучше всего исследованные группы наиболее крупных животных макробентоса, то можно отметить, что из общего числа видов в разных группах около 15 – 25 % найдены только на Прибосфорском шельфе и не встречаются в других частях водоема. Из числа видов, встреченных в разных районах моря, кроме Прибосфорского и сильно опресненных участков, на долю акваторий Крыма приходится до 90 %, в зависимости от таксономической группы.

До сих пор идут дискуссии о роли уровня биоразнообразия в поддержании основных функций экосистем, и нет прямых доказательств причинной связи между ними [269]. Не вдаваясь в эти проблемы, можно утверждать, что сохранение видового богатства биоты крымских морских вод на уровне середины 20-го века однозначно указывает на удовлетворительное состояние соответствующих экосистем в целом, хотя локальные нарушения в сильно “антропогенно нагруженных” прибрежных участках столь же очевидны.

В последнее десятилетие общий рост интереса к решению проблем биоразнообразия и желание показать отличие этой “новой” тематики от прежнего изучения богатства флоры и фауны привел к применению взаимодополняющих, а иногда и фактически дублирующих друг друга индексов разнообразия, которые уточняют картину таксономического богатства, учитывая соотношение обилия разных видов и групп.

Однако существенно новой информации расчеты разных вариантов индексов дать не могут, так как лимитирующим фактором в решении проблем биоразнообразия является ограниченное число станций и редкость съёмов, недостаток специалистов по таксономии многих групп и узкая специализация имеющихся специалистов.

Каждый автор использует для расчетов индексов и обобщений наличную информацию только о “своей” группе, причем только о формах, определение которых доведено до вида, а в остальных случаях условно приравнивая более высокие таксоны к видам. При этом изучаемый таксоцен обсуждается часто как некое целостное образование, в привычном биоценологическом духе (примером являются “таксоценотические комплексы” донных диатомей) хотя это не более, чем вырванная из экосистемы часть, не имеющая обычно существенных внутренних функциональных связей. Так, в разделах настоящей работы пространственное разнообразие макробентоса обсуждается в полном отрыве от мейобентоса, а распределение последнего – в отрыве от микрофитобентоса, хотя донные диатомовые играют большую роль как поставщики пищи для животных мейобентоса. Будем надеяться, что после опубликования обсуждаемых материалов авторы найдут возможным выяснить возможные корреляции между размерными звеньями одних и тех же донных экосистем.

В связи с выяснением различных аспектов биологического разнообразия актуален вопрос о соотношении обильных и редких видов и их роли в сообществах. В таких морях, как Черное, где в сообществах резко выражено доминирование немногих руководящих видов, с учетом резкого дефицита квалифицированных специалистов-систематиков, велик соблазн ограничиться изучением “ключевых, индикаторных” видов сообщества, которыми объявляются наиболее массовые, крупные,

узнаваемые виды. По этой схеме построены многие прикладные работы ИНБЮМ НАН Украины по влиянию загрязнения на сообщества. При этом сообществом обычно называют совокупность легко учитываемых и наиболее массовых форм.

Безусловно, подобный подход вполне имеет право на существование, так как и при специальном исследовании общего биоразнообразия, таксономического и видового богатства тоже приходится включать в списки группы, не определенные до вида. Так что разница лишь количественная. Желательно только четко оговаривать, какой подход в работе использован.

Постоянный дефицит систематиков и противоречия в их подходах (“дробители” и “объединители”) будут всегда, и нужно смириться с тем, что полные списки видового богатства для моря – недостижимый идеал, тем более, что биоразнообразие любого района моря непрерывно изменяется, как за счет вселения или исчезновения видов из акватории, так и за счет сдвигов в соотношениях обилия видов (например, перехода вида из группы обычных в группу очень редких, и наоборот).

В целом, как мы попытались показать, население прибрежных вод у Крыма представляет неограниченные возможности для дальнейшего развития исследований в области биоразнообразия в сочетании с традиционным для Института биологии южных морей Национальной Академии наук Украины биоценотическим и общеэкологическим подходом.

Отметив трудности и противоречия на пути решения очередных задач, можно констатировать, что предлагаемые ниже материалы отражают несомненное продвижение по пути познания деталей состава, пространственного распределения и многолетней динамики организмов пелагиали и бентали в крымских водах и свидетельствуют об относительно неплохом состоянии прибрежных экосистем и открытых акваторий.

Полученные и представленные в настоящей монографии результаты являются фундаментальным научным базисом для планирования и развития исследований в области региональной морской биологии и формирования комплексной стратегии интегрированного управления прибрежной зоной в крымском секторе Черного моря.

1. БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ЧЕРНОГО МОРЯ В РАЙОНЕ СЕВАСТОПОЛЯ (2001 - 2003 гг.)

Биологическое разнообразие – фундаментальное свойство живой природы, отражающее множество реализованных в процессе эволюции структурных и функциональных свойств ее организации и обеспечивающее устойчивость биосферы. Более упрощенно биоразнообразие можно определить как синоним количества видов (или других таксономических единиц – подвидов, разновидностей, родов) и их относительного обилия в пространстве и времени, включая экологические взаимодействия [53].

Биоразнообразие морских организмов, особенно динамика его интегральных показателей, относительно слабо изучено. Тем более важным является его познание, причем первым шагом для сохранения биоразнообразия прибрежной зоны должно стать проведение инвентаризации флоры и фауны на пространственной и временной основе.

Изменениям в планктоне Черного моря посвящено значительное количество работ. Отмечен ряд характерных явлений, свидетельствующих о негативных изменениях биоты пелагиали. Однако до сих пор детально не рассмотрены изменения, которые коснулись многолетней и сезонной динамики и сопряженности структурных перестроек фитопланктона на уровне сообщества.

Целью нашей работы являлось изучение современного состояния биологического разнообразия автотрофного и гетеротрофного планктона Севастопольской бухты в многолетней точке наблюдений, сравнение полученных данных с результатами предыдущих исследований и выявление основных тенденций сезонных и многолетних изменений основных показателей биоразнообразия применительно к организмам микропланктона. Под микропланктоном мы понимаем совокупность авто-

трофных и гетеротрофных одноклеточных эукариот, в первую очередь организмов фитопланктона и его активных потребителей – планктонных инфузорий. Эти две группы вносят существенный вклад в структурные показатели планктонных сообществ.

Мы поставили перед собой задачу изучения динамики α -разнообразия морского микропланктона и оценку его состояния в одном из наиболее напряженных по различным видам антропогенного воздействия регионов Черного моря – побережье г. Севастополя. Кроме высокой интенсивности антропогенного воздействия, прибрежная зона моря представляет собой область контакта, или граничную поверхность гидросферы, литосферы и атмосферы, которая характеризуется максимальной интенсивностью физических, химических и биологических процессов.

В изучении α -разнообразия организмов с короткими жизненными циклами (таких, как микроводоросли и простейшие) особую значимость приобретает исследование их сезонной и многолетней динамики на постоянных станциях. Исследования сезонных изменений фитопланктона побережья Севастополя были начаты еще С. А. Зерновым в 1904 - 1905 гг. [14], однако, первые детальные исследования биоразнообразия фитопланктона в этом районе впервые были проведены Н. В. Морозовой-Водяницкой в 1937 - 1938 гг. и продолжены ею после окончания войны [23, 24]. В последующем такие исследования проводились сотрудниками СБС-ИнБЮМ с различной интенсивностью.

Для оценки текущего состояния разнообразия сообщества мы выбрали постоянную станцию у входа в Севастопольскую бухту (рис. 1.1).

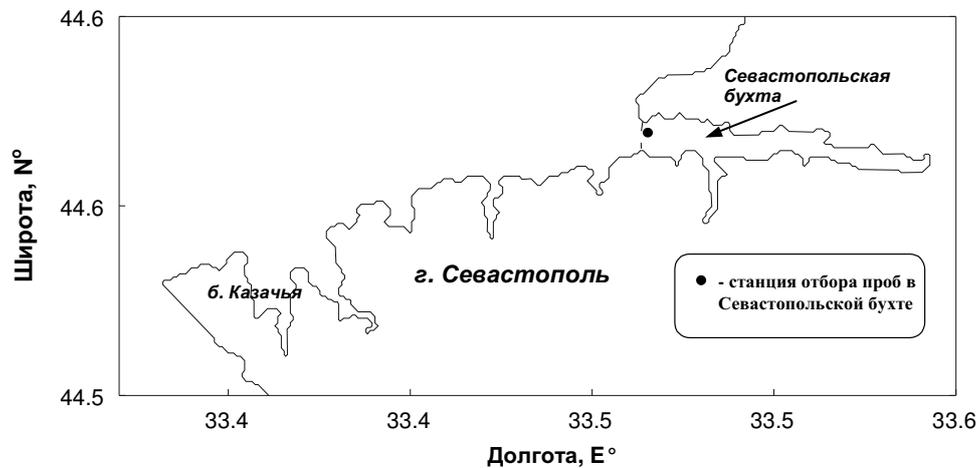


Рис. 1.1. Район исследования (Севастопольская бухта)
Fig. 1.1. Area of investigation (the Sevastopol Bay)

На этой станции, начиная с 1938 г., с определенными перерывами проводилось изучение структуры и динамики фитопланктона. Как отмечал А. В. Ковалев [18], исследования ИнБИОМ будут проводиться в основном в прибрежной зоне, что важно и в практическом плане. Это тем более актуально в силу того, что, как указывает Европейский научный фонд в докладе «Integrating Marine Science in Europe», в Европе развитие прибрежных регионов оказывает существенное влияние на региональное биоразнообразие.

Исследования, давшие материал для настоящей публикации, были начаты в апреле 2001 г. Пробы отбирали во время регулярных выходов в море на мотоботе с частотой 2 раза в месяц на станции в двух кабельтовых южнее Константиновского равелина, у входа в Севастопольскую бухту, на глубине 1 м (глубина моря 17 м) (рис. 1.1). Для отбора проб использовался 10-литровый пластиковый батометр Нискина (General Oceanics, США). Сразу по возвращении в лабораторию пробы фильтровались с использованием воронки обратной фильтрации [42] - объем от 1 до 2 л концентрировали до 50 мл, применяя нуклеопоровые

лавсановые фильтры с диаметром пор 1 мкм (ОИЯИ РАН, г. Дубна, Россия). В полученном концентрате «живой» пробы проводили количественный учет и определение (до уровня рода, вида и разновидности) клеток нано- (2 - 15 мкм) и микрофитопланктона (более 15 мкм) в капле объемом 0,01 мл и в камере Науманна объемом 0,40 - 0,75 мл, соответственно. По фактическим размерам рассчитаны «истинные» объемы клеток водорослей и их биомасса. В настоящем разделе мы не рассматриваем экологию гетеротрофной динофлагелляты *Noctiluca scintillans*, описываемой в главе 2.

Идентификация организмов фитопланктона проводилась с использованием определителей и сводок [11, 12, 31, 44, 51, 54, 65 - 67]. Названия таксонов даны в соответствии с Международным Кодексом Ботанической Номенклатуры, коррекция наименований диатомовых водорослей проведена с использованием последней версии базы названий диатомовых водорослей [49].

Количественный учет инфузорий осуществляли с использованием трех методик. Для оценки численности и таксономического состава раковинных инфузорий пробы собира-

лись малой замыкающейся планктонной сетью Апштейна (Hydro-Bios GmbH, Германия) с ячейей 55 мкм в слое 0 - 10 м. Пробы исследовались, как правило, в нефиксированном состоянии, затем фиксировались забуференным формальдегидом (конечная концентрация 4 %) и хранились в темных склянках.

Для изучения таксономического состава и количественного учета голых инфузорий пробы, отобранные батометром Нискина, исследовались в нефиксированном состоянии с помощью камеры Богорова (стереомикроскоп МБС-9) и на предметных стеклах в капле воды (микроскоп JenaLumar, Германия).

В качестве альтернативного метода количественного учета инфузорий мы применили метод эпифлуоресцентного счета с использованием профлавина [68]. Для этой цели аликвоту пробы объемом от 10 до 30 мл окрашивали в воронке прямой фильтрации (Sartorius GmbH, Германия) водным раствором профлавина, затем фиксировали глутаральдегидом (конечная концентрация 2 - 3 %) и фильтровали на окрашенную иргаланом черным нуклеопоровую мембрану (диаметр пор 1 мкм). Мембрана помещалась на предметное стекло и микрофотографировалась с использованием нефлуоресцирующего иммерсионного масла.

Идентификация инфузорий выполнялась по ряду определителей и сводок [47, 55 - 58, 62].

Для анализа изменений отдельных параметров структуры микропланктона были выбраны следующие показатели: видовой состав – количество видов разных таксономических отделов (групп), численность (кл. м⁻³) и биомасса (мг сырого веса м⁻³) отдельных видов, отделов (групп) и суммарного микропланктона.

Всего отобрано и проанализировано более 200 проб микропланктона.

Помимо числа видов (подвидов и форм), для характеристики динамики биологического разнообразия и структуры сообщества мы использовали также индекс Шеннона, Бриллюэна, индексы видового богатства Маргалефа, индекс сходства Пианки и анализ соответствия имеющихся данных различным моделям ранговых распределений [28, 63].

Статистическая обработка выполнена с помощью пакетов прикладных программ ECOS (А. И. Азовский, МГУ), SigmaPlot v. 4.0.1 (SPSS, США), Primer v. 5.2.4 (Primer-E Ltd., Великобритания) и SYSTAT v. 5.0 (SPSS, США).

1.1. Фитопланктон

1.1.1. История изучения фитопланктона Черного моря. Начало исследований фитопланктона Черного моря относится к концу XIX века. Определяющий вклад в его изучение внесли биологи, работавшие на Севастопольской биологической станции, начиная с С. М. Переяславцевой [цит. по: 23]. Это были преимущественно ботанические исследования, касавшиеся отдельных видов или групп водорослей. Первые работы, посвященные систематическому составу фитопланктона Черного моря и чертам его экологии, выпол-

нил Л. В. Рейнгард [33]. Интенсивные исследования начались в 1937 г. Н. В. Морозовой-Водяницкой, и также на Севастопольской биологической станции. Эти исследования нашли отражение в ряде публикаций [23, 24 и др.] и являются первыми детальными исследованиями биологического разнообразия и экологии фитопланктона района Севастополя, ни в коей мере не утратившими своей актуальности и поныне, а по полноте охвата исследуемого предмета не имеющие аналогов до сих пор.

Н. В. Морозова-Водяницкая указала для фитопланктона Черного моря 211 видов и разновидностей.

Фундаментальные исследования таксономического состава диатомовых водорослей фитопланктона Черного моря осуществила А. И. Прошкина-Лавренко, отметившая 165 видов и разновидностей этой группы [31]. Впоследствии интенсивность работ по изучению фитопланктона возрастала: в 1965 г. выделено 676 таксонов видового и более низкого уровня [15], в 1971 г. – уже 746 [29]. При исследованиях приобсфорского района Черного моря отмечено более 30 видов и более мелких таксонов, характерных для фитопланктона Средиземного моря [8].

В настоящий момент в Черном море насчитывается более 1000 видов и разновидностей фитопланктона [2], и это число постоянно возрастает [37]. Пополнение списка известных для Черного моря видов происходит в результате углубленного исследования фитопланктона отдельных районов моря [41], увеличения численности ранее редких видов, уточнения таксономической принадлежности отдельных его представителей [8], а также при продолжающемся процессе вселения в Черное море не свойственных ему видов организмов из других бассейнов Мирового океана. Это вселение носит двоякий характер. С одной стороны, это – естественное проникновение и закрепление видов из Средиземного моря, так называемая «медитерранизация», а с другой – ускоренное антропогенное перемещение организмов из ряда районов Мирового океана, как правило, с балластными водами судов, как результат биотической глобализации. Виды, отличающиеся высокой экологической пластичностью, могут образовывать поддерживающиеся популяции и, таким образом, либо увеличивать биологическое разнообразие Черного моря, либо же влиять на него негативно.

Фитопланктон, являясь основным пищевым ресурсом зоопланктона, не только обуславливает количественное развитие последнего, но и зависит от колебаний численности консументов. Количественное развитие фитопланктона и его таксономический состав зависят от содержания биогенных элементов в воде, динамики их поступления в продуктивный слой, от климатических изменений и от интенсивности потребления зоопланктоном. В то же время показано, что во многом структура сообщества фитопланктона определяется не только прямой конкуренцией за биогены, но и взаимоотношениями на уровне экзометаболитов, зачастую оказывающих видоспецифичное воздействие [16, 45]. Таким образом, образование комплексов видов может формироваться и за счет подобного рода взаимодействий.

1.1.2. Общая характеристика сообщества фитопланктона. Качественный состав. У входа в Севастопольскую бухту нами обнаружено 173 вида и разновидности фитопланктона, представленных 11 классами и двумя таксономическими группами (без видовой идентификации): мелкими жгутиковыми водорослями (фитофлагеллятами размером 2 - 20 мкм) и оливково-зелеными клетками (2 - 3 мкм). В целом эти цифры соответствуют более ранним наблюдениям (Н. В. Морозова-Водяницкая для Севастопольской бухты в 1938 - 1939 гг. указывает 211 видов фитопланктона [23], М. И. Сеничева в 1996 - 1997 гг. – 84 [36]). Вероятно, реальное число населяющих Севастопольскую бухту видов и разновидностей одноклеточных водорослей (включая бентосные виды и пресноводные организмы) составляет около 200 - 250. Однако, принимая во внимание определенные ограничения существующих методик количественного учета, можно предположить, что ряд видов выпадает из поля зрения исследователей в силу существенной пространственной неоднородности.

родности их распределения и низких численностей.

Основу видового разнообразия составляли диатомовые (45 % от общего числа видов), пиропитовые, преимущественно динофлагелляты (35 %) и примнезиевые водоросли (11 %), в основном, кокколитофориды (рис. 1.2). Остальные таксоны представлены незначительным количеством видов и форм: по 3 вида относятся к хризопитовым и эвгленовым, по 2 – к диктиоховым и хроококковым водорослям. Крпифитовые, конъюгатовые (сцеплянки) и прازیнофитовые водоросли оказались наименее представлены – всего по одному виду.

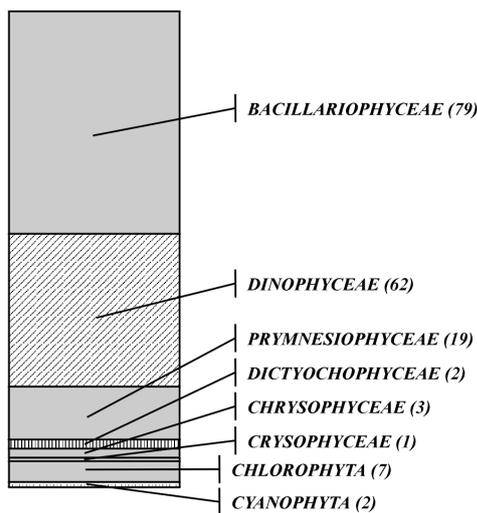


Рис. 1.2. Таксономическая структура сообщества фитопланктона Севастопольской бухты (по материалам 2001 - 2003 гг.). В скобках указано количество видов

Fig. 1.2. Taxonomic structure of phytoplankton community in the Sevastopol Bay in 2001 - 2003. Species numbers are indicated in parenthesis

Следует отметить сходство относительного вклада этих групп в видовое разнообразие фитопланктона с таковым в лимане Донузлав в 1990 г. [25] и в районе Карадага [41], что позволяет считать таксономическую структуру фитопланктона (на уровне крупных таксонов) в целом сходной для разных рай-

онов побережья Крыма. Близкое соотношение на уровне классов указывает для всего Черного моря и Г. К. Пицък [30].

На уровне семейств наиболее широко представлены динофитовые (16), диатомовые (15) и примнезиевые водоросли (6). На уровне родов наиболее разнообразными по количеству видов являются: из истинно планктонных диатомовых водорослей - *Chaetoceros* (16 видов, 5 форм и вариаций, 3 не определенных до вида), из перидиниевых водорослей - *Gymnodinium* (7 видов и 5 не определенных до вида). Остальные роды представлены существенно меньшим количеством видов. Полный таксономический состав фитопланктона приведен в табл. 1.1.

Интересно проследить изменения, происходившие в сообществе фитопланктона (в составе доминантов, их обилии в течение годового цикла, а также суммарной численности микроводорослей) на протяжении 65 лет. Подобное сопоставление было выполнено на основании анализа собственных и литературных материалов, представляющих собой данные по детальному изучению динамики фитопланктона Севастопольской бухты с мая 1938 по июль 1939 гг. [23], с октября 1996 по ноябрь 1997 гг. [36] и с апреля 2001 по июль 2002 гг. (собств. данные) (табл. 1.2).

Анализ показал, что состав видов, образующих ядро сообщества и дающих более 90 % от общей численности фитопланктона, не претерпел существенных изменений. Представители четырех родов диатомовых водорослей, для которых была отмечена максимальная численность в 1937 - 1938 гг. - *Chaetoceros* spp., *Skeletonema costatum*, *Cerataulina pelagica* и *Leptocylindrus* spp., - сохраняли свои доминирующие позиции и в 1996 - 1997 гг., а в 2001 - 2003 гг. к списку доминантов добавилась *Pseudo-nitzschia delicatissima*, занявшая место *C. pelagica* (табл. 1.2).

Биологическое разнообразие микропланктона ...

Таблица 1.1. Таксономический состав фитопланктона Севастопольской бухты в 2001-2003 гг.*
Table 1.1. Taxonomic structure of phytoplankton in the Sevastopol Bay during 2001-2003*

Таксон**	***	Таксон**	***
1	2	3	4
BACILLARIOPHYCEAE (79)			
Thalassiosiraceae (7)		<i>C. socialis f. autumnalis</i> Pr.-Lavr.	O
<i>Cyclotella caspia</i> Gran	P	<i>C. socialis f. vernalis</i> Pr.-Lavr.	P
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cl.	Д	<i>C. peruvianus</i> Brightw.	P
<i>Thalassiosira antiqua</i> var. <i>septata</i> Pr.-Lavr.	P	<i>C. tortissimus</i> Gran	O
<i>T. eccentrica</i> (Ehr.) Cl.	P	<i>Chaetoceros</i> spp.(3)	
<i>T. parva</i> Pr.-Lavr.	P	Lithodesmiaceae (1)	
<i>Thalassiosira</i> spp.(2)	P	<i>Ditylum Brightwellii</i> (West) Grun.	P
Melosiraceae (2)		Fragilariaceae (6)	
<i>Melosira moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>		<i>Striatella delicatula</i> (Kütz.) Grun.	P
Grun.	P	<i>S. unipunctata</i> (Lyngb.) Ag.	P
<i>Paralia sulcata</i> (Ehr.) Cl.	P	<i>Synedra tabulata</i> (Ag.) Kütz.	P
Leptocylindraceae (2)		<i>S. tabulata</i> var. <i>parva</i> (Kütz.) Grun.	P
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cl.	P	<i>Synedra</i> sp.	P
<i>L. minimus</i> Grun.	M	<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	P
Coscinodiscaceae (3)		Thalassionemataceae (3)	
<i>Coscinodiscus Granii</i> Gough.	P	<i>Lioloma pacificum</i> (Cupp) Hasle	P
<i>C. Janischii</i> A.S.	P	<i>Thalassionema nitzschioides</i> Grun.	P
<i>C. radiatus</i> Ehr	P	<i>Thalassiothrix</i> sp.	P
Heliopeltaceae (1)		Achnantheaceae (3)	
<i>Actinoptychus senarius</i> (Ehr.) Ehr.	P	<i>Achnanthes brevipes</i> Ag.	P
Rhizosoleniaceae (3)		<i>L. longipes</i> Ag.	P
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Berg.) Hasle	P	<i>Cocconeis scutellum</i> Ehr.	P
<i>Proboscia alata</i> (Brightw.) Sundström	P	Naviculaceae (10)	
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schultze) Sundström	P	<i>Navicula cancellata</i> Donk	P
Hemiaulaceae (2)		<i>N. pennatae</i> var. <i>pontica</i> Mer. (?)	P
<i>Cerataulina pelagica</i> (Cl.) Hend.	O	<i>Navicula</i> spp. (2)	P
<i>Hemiaulus Hauckii</i> Grun.	P	<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Sm.	P
Chaetocerotaceae (24)		<i>Amphiprora paludosa</i> Kütz.	P
<i>Bacteriastrum hyalinum</i> Laud.	P	<i>A. hyalina</i> Kütz.	P
<i>Chaetoceros affinis</i> Laud.	P	<i>A. insecta</i> Grun.	P
<i>C. affinis</i> var. <i>Willei</i> (Gran) Hust.	P	<i>A. inflexa</i> (Breb.) H.L.Sm.	P
<i>C. anastomosans</i> Grun.	P	<i>Diploneis</i> sp.	P
<i>C. compressus</i> Laud.	P	Bacillariaceae (7)	
<i>C. curvisetus</i> Cl.	O	<i>Bacillaria paxillifera</i> (Mül.) Hend.	P
<i>C. densus</i> Cl.	O	<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehr.) Reim&Lewin	P
<i>C. dubius</i> Pr.-Lavr.	P	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cl.) Heid.	M
<i>C. insignis</i> Pr.-Lavr.	P	<i>P. seriata</i> (Cl.) H. Perag.	P
<i>C. lorenzianus</i> Grun.	P	<i>Nitzschia tenuirostris</i> Gran	P
<i>C. lorenzianus</i> var. <i>solitarius</i> Pr.-Lavr.	P	<i>Nitzschia</i> sp. № 1	P
<i>C. muelleri</i> Lemm.	P	<i>Nitzschia</i> sp. № 2	P
<i>C. similis</i> Cl.	P	Tabellariaceae (5)	
<i>C. similis f. solitarius</i> Pr.-Lavr.	P	<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kütz.	P
<i>C. simplex</i> Ostf.	P	<i>Licmophora Ehrenbergii</i> (Kütz.) Grun.	P
<i>C. scabrosus</i> Pr.-Lavr.	P	<i>L. gracilis</i> (Ehr.) Grun.	P
<i>C. socialis</i> Laud.	O	<i>L. flabellatae</i> Ag.	P
		<i>Licmophora</i> sp.	P

Продолжение табл. 1.1. Table 1.1 (Contnd.)

1	2	3	4
DINOPHYCEAE (62)			
Prorocentraceae (4)		Ptychodiscaceae (1)	
<i>Prorocentrum compressum</i> (Bail.) Abé ex Dodge	P	<i>Herdmania littoralis</i> Dodge	P
<i>P. cordatum</i> (Ostf.) Dodge	P	Ceratiaceae (3)	
<i>P. marinum</i> (Cienk.) Loeb.	P	<i>Ceratium furca</i> (Ehr.) Clap. & Lachm.	P
<i>P. micans</i> Ehr.	P	<i>C. fusus</i> (Ehr.) Duj.	P
Dinophysiaceae (5)		<i>C. tripos</i> (O.F. Mull.) Nitzsch.	P
<i>Dinophysis acuta</i> Ehr.	P	Gonyaulacaceae (2)	
<i>D. caudata</i> Kent	P	<i>Gonyaulax polygramma</i> Stein	P
<i>D. ovum</i> Schütt	P	<i>Lingulodinium polyedrum</i> (Stein) Dodge	E
<i>D. sacculus</i> Stein	P	Oxytoxaceae (2)	
<i>Phalacroma rotundatum</i> (Clap. & Lachm.) Kof. & Mich.	E	<i>Oxytoxum gladiolus</i> Stein	P
Gymnodiniaceae (22)		<i>Oxytoxum</i> sp.	P
<i>Amphidinium ovum</i> Herdm.	P	Kolkwitziellaceae (1)	
<i>Cochlodinium Brandtii</i> Wulff	P	<i>Diplopsalis lenticula</i> Bergh	P
<i>Cochlodinium pirus</i> (Schütt) Lemm.	P	Peridiniaceae (8)	
<i>Cochlodinium</i> sp.	P	<i>Heterocapsa triquetra</i> (Ehr.) Balech	P
<i>Gymnodinium agiliforme</i> Schill.	P	<i>Peridinium granii</i> Ostf.	P
<i>G. fuscum</i> (Ehr.) Stein	P	<i>P. minusculum</i> Pav.	P
<i>G. najadeum</i> Schill.	P	<i>P. steinii</i> Jorg.	P
<i>G. neapolitanum</i> Schill.	P	<i>Peridinium</i> spp. (4)	P
<i>G. sanguineum</i> Hirasaka	P	Proto-peridiniaceae (2)	
<i>G. simplex</i> (Lohm.) Kof. & Sw.	P	<i>Proto-peridinium divergens</i> (Ehr.) Balech	P
<i>G. wulfii</i> Schill.	P	<i>P. pellucidum</i> Bergh	P
<i>Gymnodinium</i> spp. (5)	P	Calciodinellaceae (1)	
<i>Gyrodinium fissum</i> (Levand.) Kof. & Sw.	P	<i>Scrippsiella trochoidea</i> (Stein) Balech	P
<i>G. fusiforme</i> Kof. & Sw.	P	Phytodiniaceae (1)	
<i>G. pinque</i> (Schütt) Kof. & Sw.	P	<i>Oxyrrhis marina</i> Duj.	P
<i>Gyrodinium</i> spp. (3)	P	Glenodiniaceae (7)	
Polykrikaceae (1)		<i>Glenodinium foliaceum</i> Stein	P
<i>Polykrikos schwarzi</i> Bütschli	P	<i>G. paululum</i> Lind.	P
Noctilucaceae (1)		<i>G. rotundatum</i> (Leb.) Schill.	P
<i>Pronoctiluca pelagica</i> Fabre-Dom.	P	<i>Glenodinium</i> spp. (4)	P
PRYMNESIOPHYCEAE (19)			
Syracosphaeraceae (4)		Rhabdosphaeraceae (4)	
<i>Lochmanosphaera</i> sp.	P	<i>Acanthoica acantifera</i> Lohm.	P
<i>Syracolithus dalmaticus</i> (Kampt.) Loeb&Tap.	P	<i>Acanthoica</i> sp.	P
<i>Syracosphaera dentata</i> Lohm.	P	<i>Palusphaera vandeli</i> Lecal.	P
<i>S. cordiformis</i> Schill.	P	<i>Rhabdosphaera</i> sp.	E
<i>Syracosphaera</i> sp.		Gephyrocapsaceae (1)	
Coccolithaceae (2)		<i>Emiliana huxleyi</i> (Lohm.) Hay & Mohler	O
<i>Oolithotus fragilis</i> (Lohm.) Reinh.	P	Calyptrosphaeraceae (5)	
<i>Coccolithus</i> sp.	O	<i>Calyptrosphaera dalmatica</i> Schill.	P
Pontosphaeraceae (3)		<i>C. incisa</i> Schill.	P
<i>Pontosphaera Haeckeli</i> Lohm.	P	<i>C. insignis</i> Schill.	P
<i>P. nigra</i> Schill.	P	<i>C. oblonga</i> Lohm.	P
<i>Pontosphaera</i> sp.	P	<i>Calyptrosphaera</i> sp.	P

Продолжение табл. 1.1. Table 1.1 (Contnd.)

1	2	3	4
		CRYPTOPHYCEAE (1)	
Hilleaceae (1)		<i>Hillea fusiformis</i> Schill.	P
		CHRYSOPHYCEAE (3)	
Dinobryaceae (3)		<i>D. utriculus</i> (Ehr.) Klebs	P
<i>Dinobryon divergens</i> Imhs.	P	<i>Dinobryon</i> sp.	P
		DICTYOCHOPHYCEAE (2)	
Dictyochaceae (2)		<i>Octactis octonaria</i> (Ehr.) Novas.	P
<i>Dictyocha speculum</i> Ehr.	P		
		EUGLENOPHYCEAE (3)	
Euglenaceae (2)		Scenedesmaceae (1)	
<i>Eutreptia lanowii</i> Steuer.	P	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb	P
<i>Eutreptia</i> sp.	P		
		PRASINOPHYCEAE (1)	
Halosphaeraceae (1)		<i>Pterosperma cristatum</i> Schill.	P
		CONJUGATOPHYCEAE (1)	
Desmidiaceae (1)		<i>Desmidium</i> sp.	E
		CHROOCOPHYCEAE (2)	
Gloeocapsaceae (1)		Microcystidaceae (1)	
<i>Gloeocapsa</i> sp.	E	<i>Microcystis</i> sp.	P

* - классификация дана в соответствии с [54]; ** – [КЛАСС – Семейство - Вид], в скобках указано количество видов; *** – относительное обилие дано по усредненным данным за весь период наблюдений по шкале балльной оценки в соответствии с [28]: «Д» - доминант; «М» – массовый; «О» - обычный; «Р» - редкий; «Е» – единичная встречаемость.

Неизменным остался и характер доминирования в сообществе в течение годового цикла: число видов, вносящих максимальный вклад в суммарную численность, с течением времени не изменилось.

Такое постоянство таксономического состава видов-доминантов на протяжении многих десятилетий позволяет утверждать, что фитопланктон Севастопольской бухты является зрелым, сформировавшимся сообществом, в значительной степени устойчивым к антропогенным, климатическим и биотическим воздействиям. Безусловно, на уровне отдельных видов или даже родов происходят изменения, связанные, в том числе, и с вселением новых видов из других районов Мирового океана.

Анализ изменения состава субдоминантов в сообществе фитопланктона за последние 65 лет выявил тенденцию замены комплекса перидиниевых водорослей (роды *Glenodinium*, *Peridinium*, *Prorocentrum*) на примнезиевые (роды *Syracosphaera* и *Emiliania*) (табл. 1.2). Изменения среднегодовой суммарной численности фитопланктона за анализируемый период также незначительны и находятся в пределах межгодовой вариабельности (рис. 1.3). Однако следует отметить, что размах сезонных колебаний численности фитопланктона существенно снизился, что привело к большей выровненности суммарного обилия водорослей в течение года.

Таблица 1.2. Показатели обилия доминирующего комплекса видов и общей численности (N , 10^3 кл л⁻¹) сообщества фитопланктона Севастопольской бухты в 1938 - 1939 гг. [23], 1996 - 1997 гг. [36] и 2001 - 2002 гг. (собств. данные)

Table 1.2. Abundance index of dominant species and total abundance (N , 10^3 cells l⁻¹) of phytoplankton community in Sevastopol Bay during 1938 – 1939 [23], 1996 – 1997 [36] and 2001 – 2002 (owned data)

Вид	N_{cp}	$\pm \sigma$	N_{min}	N_{max}	Пик
1	2	3	4	5	6
1938 - 1939 гг. [23]					
<i>Chaetoceros</i> spp.	1541.6	5961.2	0.0	23090.0	май
<i>Skeletonema costatum</i>	438.2	1187.6	0.0	4054.2	февраль-март
<i>Cerataulina pelagica</i>	130.3	292.3	0.0	870.0	июнь
<i>Leptocylindrus danicus</i>	31.8	113.5	0.0	441.8	июнь
<i>Prorocentrum micans</i>	7.0	7.2	0.0	22.1	август, декабрь, июнь
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	6.9	5.5	0.8	18.8	дек-январь, июнь-июль
<i>Prorocentrum cordatum</i>	4.3	5.1	0.0	18.1	июль-август
<i>Glenodinium</i> spp.	1.4	2.8	0.0	10.8	март, июнь
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	1.0	3.3	0.0	12.8	ноябрь
Мелкие жгутиковые	0.5	0.4	0.1	1.4	Июль-август
<i>Peridinium triquetrum</i>	0.1	0.4	0.0	1.3	март, май
<i>Prorocentrum compressum</i>	0.1	0.1	0.0	0.4	май-август
N_{sum}	2173.8	5955.8	12.1	23281.6	май
Число видов	211				
Число наблюдений	15				
1996 - 1997 гг. [36]					
<i>Cerataulina pelagica</i>	н/у	н/у	н/у	1670-9021	октябрь
<i>Skeletonema costatum</i>	н/у	н/у	н/у	2500	март
<i>Chaetoceros</i> spp.	н/у	н/у	н/у	897	октябрь, июль-август
<i>Leptocylindrus minimus</i>	н/у	н/у	н/у	467	октябрь
<i>Emiliana huxleyi</i>	н/у	н/у	н/у	433	май
<i>Dinobryon balticum</i>	н/у	н/у	н/у	230	май
Мелкие жгутиковые	н/у	н/у	н/у	400	март
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	н/у	н/у	н/у	230	октябрь
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	н/у	н/у	н/у	н/у	июль-август
<i>Prorocentrum micans</i>	н/у	н/у	н/у	н/у	август, октябрь
<i>Prorocentrum scutellum</i>	н/у	н/у	н/у	н/у	октябрь
<i>Glenodinium paululum</i>	н/у	н/у	н/у	н/у	октябрь
N_{sum}	1703.4	2520.4	40	9112	октябрь
Число видов	84				
Число наблюдений	14				
2001 - 2002 гг. (собств. данные)					
<i>Chaetoceros</i> spp.	378.2	593.0	0.0	2314.4	май, июль, сент-окт
<i>Skeletonema costatum</i>	349.2	1009.4	0.0	5104.4	январь-февраль
<i>Leptocylindrus minimus</i>	251.7	911.5	0.0	4239.1	август
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i>	173.4	512.9	0.0	2141.1	май-июнь
Мелкие жгутиковые	152.5	98.9	39.9	526.2	июнь
<i>Emiliana huxleyi</i>	76.2	92.2	0.0	353.6	июнь-июль
<i>Cerataulina pelagica</i>	73.1	230.8	0.0	1100.3	октябрь-ноябрь

Продолжение табл. 1.2
Table 1.2 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6
<i>Nitzschia tenuirostris</i>	38.5	115.6	0.0	579.9	октябрь
<i>Leptocylindrus danicus</i>	27.7	111.3	0.0	568.7	август
<i>Syracosphaera</i> sp.	22.1	26.3	0.0	104.7	июнь
N_{sum}	1878.1	1553.4	219.9	5299.5	июль-август, январь
Число видов	148				
Число наблюдений	26				

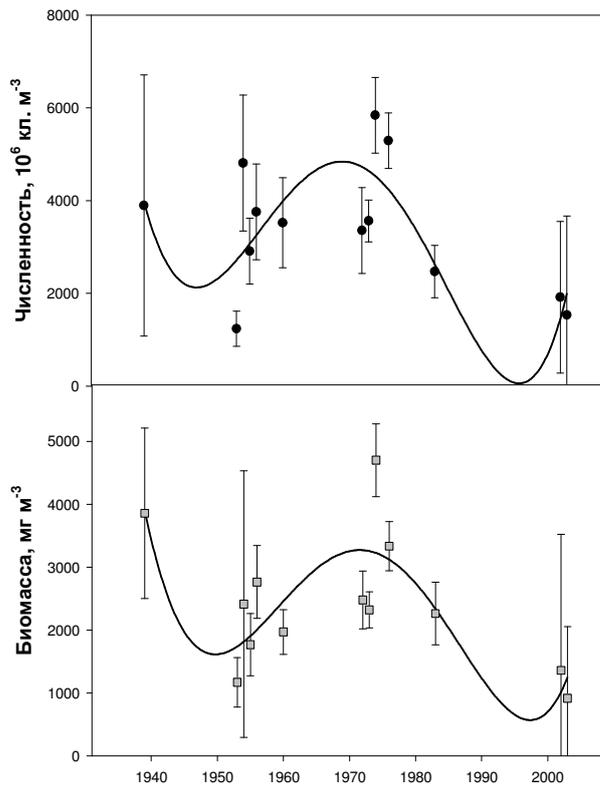


Рис. 1.3. Многолетняя динамика суммарной численности и биомассы фитопланктона в районе Севастопольской бухты

Fig. 1.3. Long-term dynamics of phytoplankton total abundance and biomass in the Sevastopol Bay

Сравнение наших данных с [23] показало, что таксономическая структура фитопланктона на уровне семейств и родов не претерпела каких-либо глубоких изменений с 1938 - 1939 гг. (если учитывать определенные усовершенствования в систематике микроводорослей, происходящие непрерывно).

Такое постоянство вполне согласуется с известными экологическими закономерностями, описывающими динамику устойчивых сообществ. Меньшее число видов, нежели в исследованиях Н. В. Морозовой-Водяницкой, объясняется, на наш взгляд, двумя основными причинами. Прежде всего, в ранний период эколого-фаунистического изучения планктона Черного моря в списки вносились также и бентосные и перифитонные водоросли. Во-вторых, для адекватного учета существенная часть редких видов фитопланктона требует в определенной степени возврата к сетным ловам, т. к. плотность этих организмов зачастую настолько низка, что 1 – 3-х литров воды, используемых для исследования батометрических проб, не всегда достаточно для их обнаружения и достоверной оценки обилия.

Количественный состав фитопланктона. Весьма важной характеристикой любого сообщества является вклад таксономических групп в его численность и биомассу.

Исходя из этого, мы определили вклад крупных таксонов в суммарную численность и биомассу фитопланктона за весь период наблюдений 2001 - 2003 гг. (рис. 1.4).

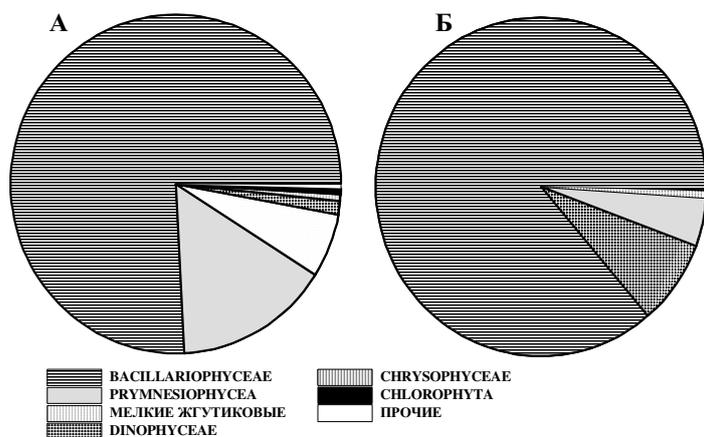


Рис. 1.4. Вклад отдельных таксономических групп в суммарную численность и биомассу фитопланктона Севастопольской бухты в 2001 - 2003 гг.
Fig. 1.4. Contribution of selected taxonomic groups into the phytoplankton total abundance and biomass in the Sevastopol Bay during 2001 – 2003

Видно, что наибольший вклад, как в численность, так и в биомассу, вносят диатомовые водоросли. Вклад в общую численность фитопланктона также значим у примнезиевых и мелких фитофлагеллят. Однако вклад в суммарную биомассу иной: на втором месте находятся динофитовые водоросли, а на третьем - кокколитофориды.

В связи с этим интересно проследить изменение вклада основных крупных таксонов в биомассу фитопланктона на протяжении сезонов года. Н. В. Морозова-Водяницкая [23] указывала, что основу биомассы фитопланктона составляли диатомовые и перидиниевые водоросли, что подтверждают и наши исследования. Прочие группы составляли незначительную часть суммарной биомассы, что объясняется как методическими проблемами их учета, так и, возможно, многолетними изменениями состава планктона.

В 1938 г. перидиниевые доминировали по вкладу в суммарную биомассу микроводорослей, начиная с февраля - марта (65 %) и до августа - октября (до 95.5 %), когда их сменяли диатомовые (66 %). Однако, 1939 г. был несколько иным по динамике вклада перидиниевых водорослей в общую биомассу – в феврале - марте доля диатомовых составляла 99.6 %, в апреле - мае – 99 %, в июне - июле – 54.9 %. Лишь начиная с августа, доли диато-

мовых и перидиниевых водорослей становились примерно равны, оставаясь таковыми до конца ноября. Подобную динамику вклада крупных таксонов в биомассу Н. В. Морозова-Водяницкая отмечала и в 1946 г., приходя к выводу о том, что динофлагелляты преобладают в летний период, а диатомовые – в осенне-зимне-весенний, «каковы бы ни были многолетние колебания численности фитопланктонных организмов» [23].

Последующие исследования подтвердили эту общую схему не только для прибрежной зоны, но и для вод открытой части моря [напр., 8, 30, 35, 40], добавив лишь значительный вклад кокколитофорид и мелких жгутиковых водорослей в общую численность, что существенно не меняло вклада в биомассу основных доминантов. Однако, в 1996 - 1997 гг. М. И. Сеничева отметила в течение всего сезона наблюдений низкое количественное развитие динофлагеллят, связывая это явление с постоянным подтоком в бухту холодных вод в результате часто повторяющихся сгонных процессов в летний период [36].

Наши данные показывают, что явление, отмеченное в 1996 - 1997 гг. [36], продолжается и в настоящее время (рис. 1.5). На протяжении всего 2002 г. (когда был замкнут годовой цикл исследований), а также в летние периоды 2001 и 2003 гг. вклад перидиниевых в

суммарную биомассу фитопланктона не превышает 30 - 35 %, за исключением июля (60 %) и декабря 2002 г. (65 %).

Из рис. 1.5 очевидно, что это связано со значительным вкладом в общую биомассу

фитопланктона кокколитофорид, что отмечала и М. И. Сеничева в 1996 - 1997 гг. [36], а также мелких жгутиковых [39, 40], и, кроме того, падением биомассы диатомовых водорослей в эти периоды.

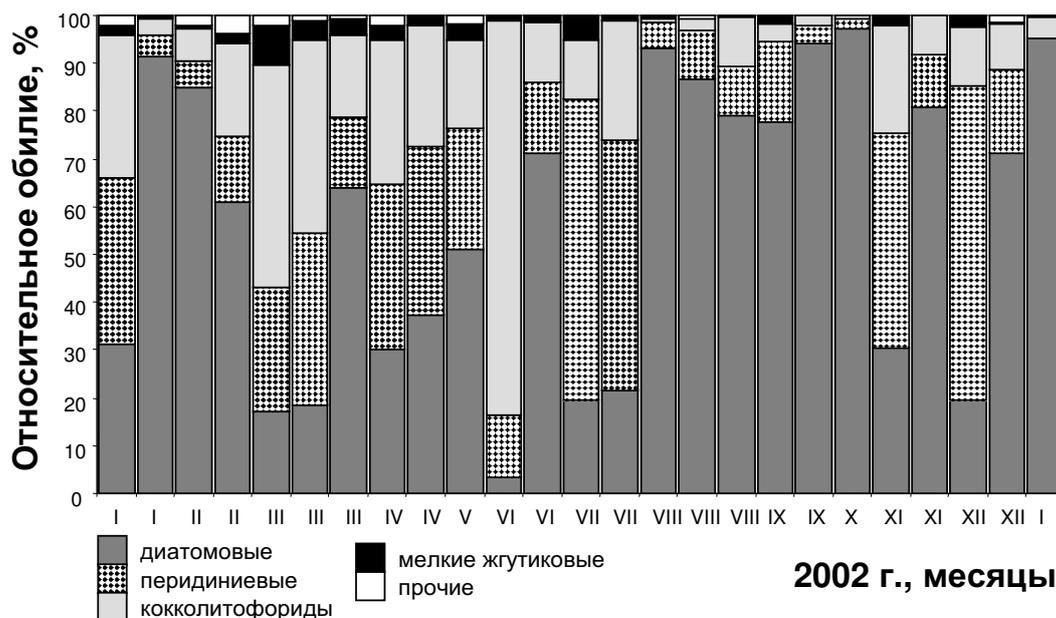


Рис. 1.5. Вклад отдельных групп в динамику суммарной численности фитопланктона Севастопольской бухты в 2002 г.

Fig. 1.5. Contribution of selected groups into the total phytoplankton abundance in the Sevastopol Bay during 2002

1.1.3. Сезонная динамика. Сезонная сукцессия в фитопланктоне, учитывая повторяемость ее основных этапов с периодом, близким к годовому, может рассматриваться как яркий пример циклической устойчивости, при которой в ответ на периодические изменения факторов среды сообщество «формирует» определенные комплексы доминирующих видов. На протяжении сезонной смены флуктуаций среды происходят закономерные, переменные, но более или менее повторяющиеся из года в год, изменения таксономической и размерной структуры, численности и биомассы, вполне укладывающиеся в понятие циклической сукцессии [14, 19, 23, 35].

Необходимо учитывать, что сезонные изменения структурных показателей фитопланктона оказывают влияние на динамику всех звеньев планктона в целом. Сходная картина наблюдается во многих сообществах одноклеточных организмов [4] и, вероятно, определяется именно их микроскопическими размерами, и, следовательно, высокими скоростями размножения. Зоопланктон реагирует на изменения факторов среды с запаздыванием [17]. Та же картина наблюдается и у бентосных организмов – мейобентос медленнее, чем микробентос, реагирует на динамику абиотических факторов [5].

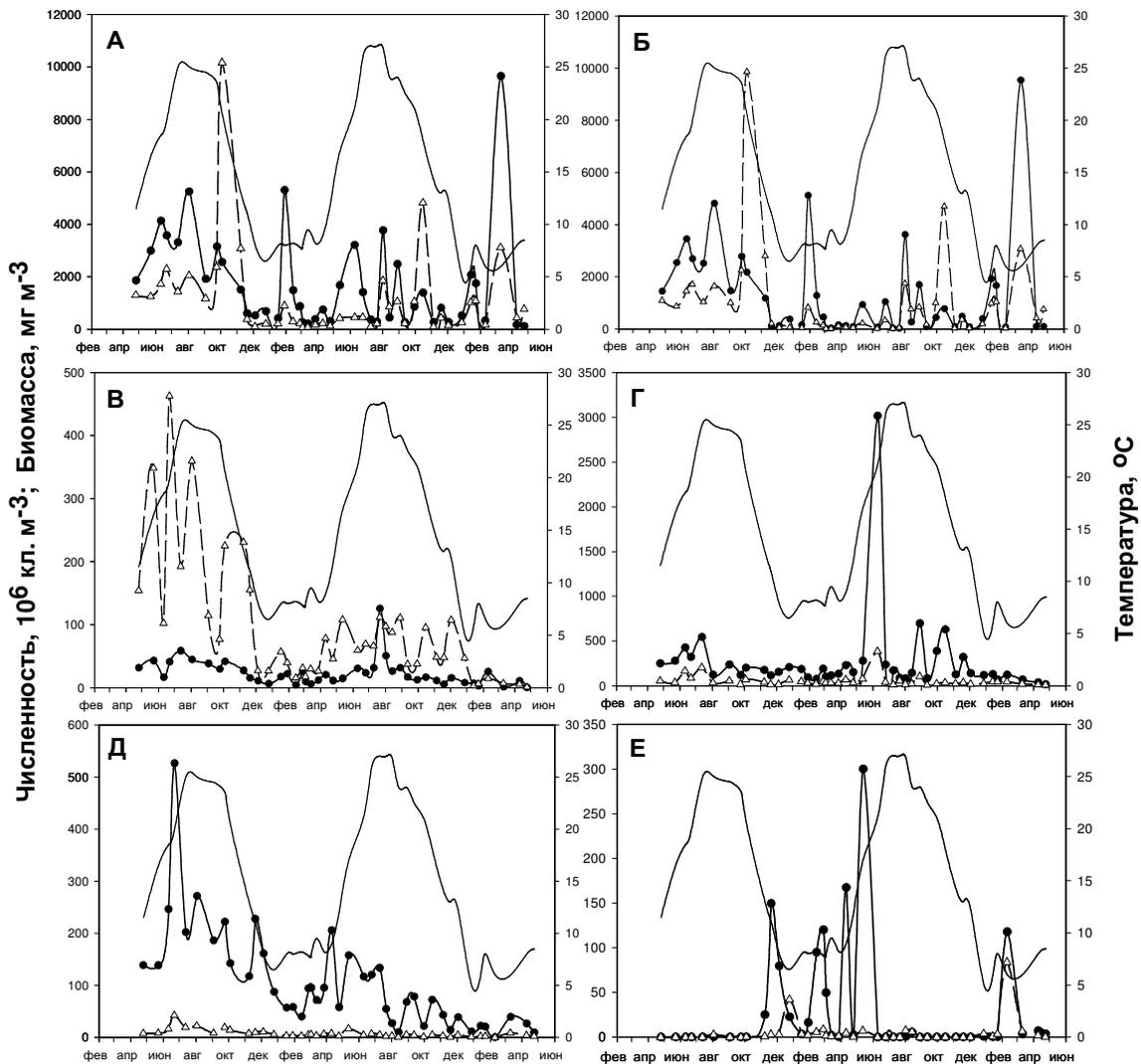


Рис. 1.6. Динамика численности (точки) и биомассы (треугольники) на фоне сезонного хода температуры (линии) суммарного фитопланктона (А) и отдельных групп: диатомовых (Б), перидиниевых (В), примнезиевых (Г) водорослей, мелких жгутиковых (Д) и прочих (Е) в Севастопольской бухте в 2001 - 2003 гг.
 Fig. 1.6. Seasonal dynamics of total phytoplankton (A) and some groups: diatoms (B), peridinea (B), prymnesium (Г) algae, small phytomastigophores (Д), other groups (E) (abundance - circles, biomass - triangles) and temperature (lines) in the Sevastopol Bay during 2001 - 2003

Мы проанализировали как общий ход количественного развития фитопланктона (рис. 1.6 А), так и динамику численности и биомассы его основных компонентов (рис. 1.6 Б - Е). Рис. 1.6 А подтверждает выводы о значительных межгодовых колебаниях общей численности и биомассы фитопланктона, от-

меченных для района Севастополя С. А. Зерновым и неоднократно зафиксированных позднее [14, 34, 35 и др.]. Такие колебания связаны с особенностями условий каждого года [23]. Приведенный на рис. 1.6 ход температуры свидетельствует о различиях в значениях этого фактора в зимний и летний перио-

ды 2001 - 2003 гг. Очевидно, что и ряд других факторов (например, гидродинамика, атмосферные явления) также различались в период исследований. Рис. 1.6 Б - Е, описывающий динамику основных компонентов фитопланктона, наглядно демонстрирует степень вариабельности таких показателей как внутри календарного года, так и между годами. Особенно показателен с этой точки зрения рис. 1.6 Г, отображающий динамику численности и биомассы примнезиевых водорослей. Видно, что пики численности этой группы в целом повторяются на протяжении периода исследований, однако их амплитуда различается почти на порядок. Интересно, что в динамике мелких жгутиковых не наблюдается заметной повторяемости. Это может быть, на наш взгляд, связано с двумя причинами – со сложной динамикой поступления органических веществ с хозяйственно-бытовыми стоками, индикаторами которых являются мелкие жгутиковые [39], и с учетом в «живой капле» нескольких различающихся физиологических групп жгутиковых организмов. При объединении данных по таким группам общая динамика сильно искажается.

Обращает на себя внимание тенденция закономерного снижения численности жгутиковых водорослей на протяжении всего периода исследований, особенно в 2002 г. Мы допускаем, что одной из причин этого явления могут быть высокие значения температуры воды летом 2001 г., достигавшие 28 °С. На снижение численности этой группы в жаркое время года указывала и Л. Г. Сеничкина [39].

Рис. 1.6 Е иллюстрирует динамику малочисленных групп водорослей (Chrysophyceae, CRYPTOPHYCEAE, Dictiochophyceae, Chlorophyta, Cyanophyta). Значительный вклад в численность и биомассу здесь вносят три вида рода *Dinobryon*, являющиеся миксотрофными или гетеротрофными организмами. Их развитие может стимулироваться как усилением

поступления пресной воды в бухту, так и активным приростом биомассы бактерий.

На основе детальных исследований фитопланктона Севастопольской бухты в 1938 - 1939 и в 1946 - 1947 гг. Н. В. Морозова-Водяницкая отмечала, что «к числу немногих видов, являющихся основой фитопланктона, относятся 19 видов диатомовых водорослей, 17 видов динофлагеллят, три вида силикофлагеллят и один вид цистофлагеллят» [23, 24]. При этом, взяв в качестве критерия руководящей роли вида его способность при массовом развитии продуцировать более 1 г биомассы в м³, автор выделила в качестве руководящих форм 5 видов диатомовых водорослей (*Chaetoceros radians*, *Skeletonema costatum*, *Cerataulina bergonii*, *Leptocylindrus danicus*, *Ch. socialis*) и 2 вида динофлагеллят (*Gonyaulax polyedra* и *Prorocentrum micans*). Мы полагаем критерий определения руководящей роли организмов фитопланктона, предложенный в [23], вполне оправданным, и провели ранжирование наших результатов с его использованием. Выяснилось, что в настоящее время руководящими по биомассе видами в Севастопольской бухте на протяжении годового температурного цикла являются 3 вида диатомовых водорослей: *Cerataulina pelagica* (син. *C. bergonii*) (до 9518 мг м⁻³), *Skeletonema costatum* (до 2900 мг м⁻³), *Leptocylindrus minimus* (до 1000 мг м⁻³), а субдоминантными (биомасса от 500 до 1000 мг м⁻³) - *Dactyliosolen fragilissimus*, *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *Chaetoceros curvisetus*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Leptocylindrus danicus* и *Ch. socialis*. Примечательно, что эти же виды диатомовых водорослей присутствовали и в списке доминирующих форм в 1996 - 1997 гг. [36], при массовом развитии субдоминанта *Asterionella gracilis*, не появлявшейся, однако, в сколь-нибудь значительных количествах в наших сборах. Такое постоянство набора таксонов ранга рода, образующих основную биомассу фитопланктона на

протяжении многих лет, является свидетельством стабильного, относительно сбалансированного сообщества.

Динофлагелляты оказались значительно менее представленными в наших пробах – как по численности, так и по биомассе. Например, *Prorocentrum micans* не достигал ранее отмеченных величин [40] даже в период пика своей численности (максимальная биомасса – 165 мг м^{-3} , максимальная численность – $10.68 \text{ млн. кл м}^{-3}$), а *Gonyaulax polyedra*, являвшийся доминантом в 1938 - 1939 гг. и играющий заметную роль в фитопланктоне лимана Донузлав [25], встречался в наших пробах единично. В общую численность и биомассу фитопланктона, как следует из рис. 1.3, основной вклад вносят, помимо диатомовых, динофлагелляты и кокколитофорида. Роль последних в прибрежье стала существенно более заметной в последние десятилетия [например, 40], что связано, вероятно, с многолетним позитивным трендом биомассы кокколитофорид в Черном море.

Наметившаяся в последние годы тенденция снижения общей численности динофлагеллят [36, 59] связана, вероятно, как с многолетними трендами метеорологических условий [9, 61], так и с возрастанием их потребления фаготрофным микропланктоном. Ряд исследователей отмечает, что летом формируется перидиниевый комплекс видов [40 и др.]. Однако, вклад динофлагеллят, по нашим данным, в суммарную численность фитопланктона не превышает, за исключением редких и непродолжительных «пиков», 10 %, что подтверждается и более ранними данными [36]. Следует отметить, что оценки вклада перидиниевых водорослей в суммарное обилие фитопланктона, выполненные разными исследователями, зачастую носят противоречивый характер. Так, по многим данным [6, 60 и др.], зарегулирование стока рек и его сезонное перераспределение привели на северо-западном

шельфе к изменению химического состава вод и, тем самым, состава биоты, выразившимся в снижении доли диатомовых и увеличении доли перидиниевых водорослей в фитоценозе этого района. Однако, более поздние данные по фитопланктону западной части моря уже не подтверждают этих оценок [50, 59]. По всей видимости, причина кроется в многолетних изменениях численности перидиниевых водорослей, связанных как с антропогенными, так и с природными факторами [60]. Это предположение косвенно подтверждается тем, что катастрофическое сокращение в 1990-е годы численности мезозoopланктона [10] – основного потребителя продукции динофлагеллят, не привело к увеличению численности и биомассы этой группы фитопланктона.

Таким образом, основу фитопланктона Севастопольской бухты, как и ранее, составляют диатомовые водоросли, кокколитофорида и перидиниевые водоросли.

В целом, обобщая результаты предыдущих исследований, схему изменений фитопланктона на протяжении года можно кратко описать следующим образом.

Максимальное число видов отмечалось весной и осенью, минимальное – зимой [35], однако закономерное уменьшение числа видов мы отмечали и в августе. В сезонном цикле развития фитопланктонного сообщества, как отмечают все исследователи экологии фитопланктона Черного моря, наблюдается два максимума – зимне-весенний и осенний, обусловленные массовым развитием диатомовых водорослей. Первый из них связан, как правило, с активной вегетацией арктических и субарктических видов диатомей в период высокого содержания неорганических форм биогенов и снижения конкуренции с другими группами фитопланктона, а также понижения уровня выедания зоопланктоном. Диатомовый планктон преобладает в холодный период года (осень, зима, весна), а перидиниевый активно

развивается в теплый (лето), хотя по абсолютным значениям перидинеи не достигают численности диатомовых водорослей. Наиболее многочисленными представителями диатомовых водорослей в Севастопольской бухте, обуславливающими «цветение» воды весной и осенью, являются *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis* и *Cerataulina pelagica*. Летом, в отдельные годы, перидиниевая водоросль *Prorocentrum cordatum* и ряд других видов динофлагеллят могут вызывать «цветение» воды [35, 40].

Н. В. Морозова-Водяницкая предлагала более детальную схему сезонных изменений фитопланктона, выделяя шесть периодов [23], но дальнейшего развития такое деление пока не нашло. Основным абиотическим фактором, определяющим смену комплексов видов, еще С. А. Зернов считал температуру [14], на фоне сезонного хода которой действуют и другие факторы, такие, как изменение концентрации биогенных элементов [43] и их соотношения [60], освещенность [46] и выедание зоопланктоном [23].

Причины наблюдаемых в природе циклических колебаний численностей популяций не вполне ясны. По-видимому, наиболее близкой к реальности является концепция, согласно которой наблюдаемые периодические колебания являются следствием совокупного действия внешних и внутренних факторов. Однако эффект такого взаимодействия для биологических систем может быть сложным и трудно предсказуемым [3].

1.1.4. Структура сообщества. Как известно, не все виды в сообществе (вне зависимости от рассматриваемой выборки) представлены равным числом особей. Обычно большинство видов представлено единичными экземплярами, в то время как всего лишь несколько видов – очень обильны. Для наглядного представления таких зависимостей используют частотные распределения степени

доминирования видов в сообществе, которые в самом общем виде отражают связь видовой структуры с важными функциональными характеристиками, определяемыми численностью и биомассой. Форма таких распределений определяется соотношением частот массовых видов и видов со средним обилием, тогда как редкие виды уходят в «хвосты» распределений. Именно по данной причине эти распределения часто применяются при анализе экологических выборок и представляют большой интерес при описании видовых структур сообществ [28].

Для общей оценки видовой структуры фитопланктона мы воспользовались графическим представлением зависимости кумулятивного обилия численности и биомассы от числа видов в сообществе за весь период наблюдений (рис. 1.7).

Из рисунка видно, что почти 80 % численности и биомассы сообщества составляют 10 - 12 видов, причем именно у этих видов биомасса за весь период наблюдений превышает численность. Это - диатомовые *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus minimus*, *Cerataulina pelagica*, *Chaetoceros socialis*, *C. curvisetus*, *C. dubius*, *C. tortissimus*, *Pseudonitzschia delicatissima*, примезиевые *Coccolithus* sp., *Emiliana huxleyi*, динофлагелляты рода *Prorocentrum* и мелкие жгутиковые водоросли. Из 173 видов около 40 вносят определяющий вклад в суммарную численность и биомассу фитопланктона. На долю редких видов приходится менее 1 % суммарного обилия.

Отметим отсутствие за последние 65 лет глубоких изменений не только в составе доминантов фитопланктона бухты, но и в структуре доминирования: в 2000-х годах 80 - 90 % обилия обеспечивается тем же числом видов-доминантов (12), что и в 1930-х годах [23].

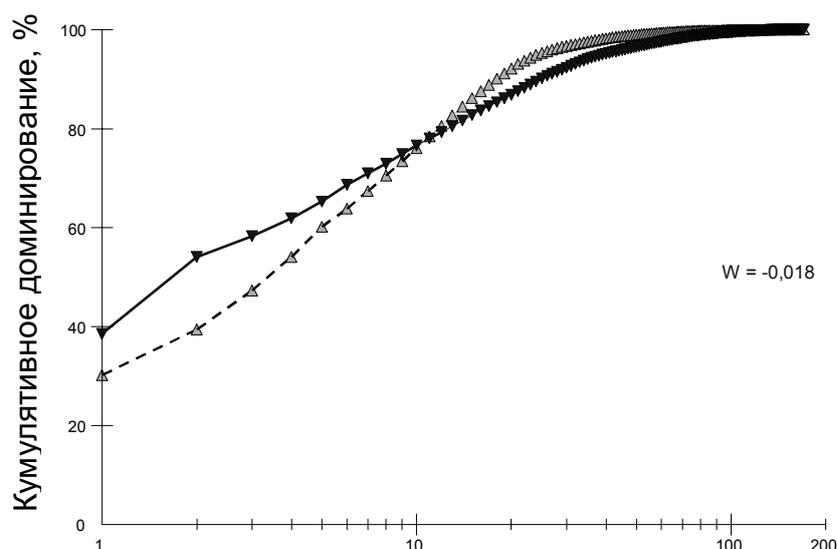


Рис. 1.7. Кумулятивные кривые доминирования общей численности (серые треугольники) и биомассы (черные треугольники) фитопланктона Севастопольской бухты

Fig. 1.7. Cumulative curves of phytoplankton total abundance (gray triangles) and biomass (black triangles) in the Sevastopol Bay

Безусловно, следует учитывать, что форма кривой, приведенной на рис. 1.7, зависит от величины выборки. Например, для фитопланктона всего Черного моря ее характер будет несколько иным. Однако усреднение данных за два года позволит в будущем анализировать изменения в структуре доминирования сообщества фитопланктона Севастопольской бухты в сравнительном аспекте. Динамика числа видов фитопланктона за период исследований приведена на рис. 1.8.

Число видов в пробе колеблется от 20 до 50, что является обычным для Севастопольской бухты [35]. Четко прослеживаются характерные «пики» видового обилия в осенний и раннеосенний периоды и спады числа видов поздним летом (в августе) и зимой (в ноябре - декабре), обусловленные, как правило, очень низкой плотностью редких видов. Общее количество видов фитопланктона в 2002 г. и первой половине 2003 г. было ниже такового в

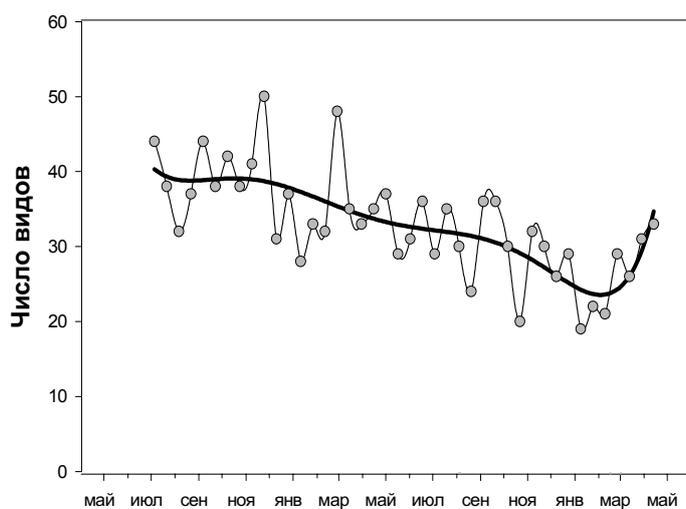


Рис. 1.8. Межгодовая динамика изменения числа видов в сообществе фитопланктона в Севастопольской бухте в 2001 – 2003 гг.

Fig. 1.8. Dynamics of species number in phytoplankton community in the Sevastopol Bay during 2001 - 2003

2001 г., что можно объяснить низкими зимними температурами в 2002 – 2003 гг., а также сильным прогревом воды летом 2002 г.

Основные интегральные показатели динамики биологического разнообразия фитопланктона даны в табл. 1.3. Видно, что динамика числа видов (S), как правило, не совпадает с увеличением общей численности организмов (N), что связано с доминированием одного или нескольких видов при максимальных значениях обилия. Обращает на себя также внимание неоднородный характер динамики упорядоченности (выровненности) по Писелу (J) [28], низкие значения которой связаны, в первую очередь, со вспышками численности одного или нескольких видов при уменьшении S .

Отметим практически полное совпадение значений индексов Бриллюэна и Шеннона, что является свидетельством достаточного объема выборки, применяемого в наших исследованиях, (сгущение проб объемом 1 – 3 л) для оценки разнообразия всего сообщества прибрежного фитопланктона [28]. В целом, высокие значения индекса Шеннона позволяют характеризовать фитопланктон Севастопольской бухты как один из наиболее разнообразных из исследованных прибрежных районов Черного моря.

Для измерения скорости структурных перестроек в сообществе, оцениваемую нами как изменение сходства между соседними пробами, мы использовали индекс Пианки P_{ij} . Результаты анализа приведены на рис. 1.9.

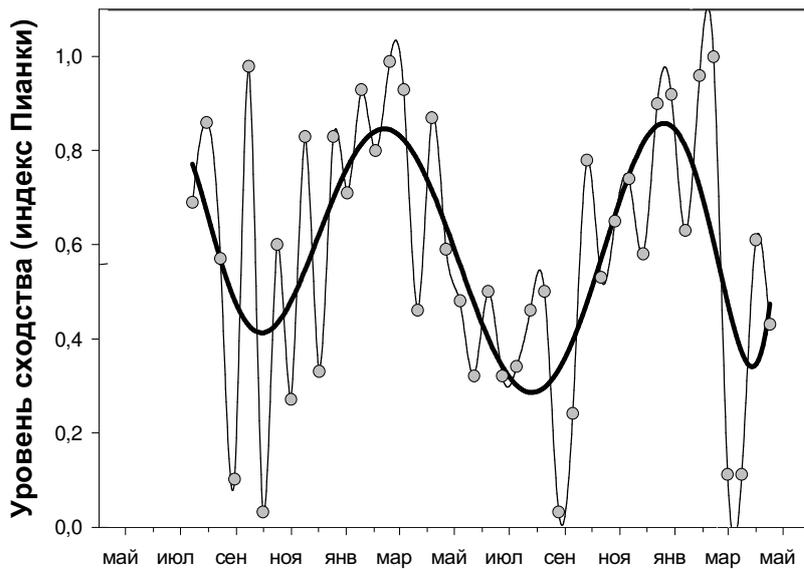


Рис. 1.9. Межгодовая динамика уровня сходства структуры сообщества фитопланктона в Севастопольской бухте в 2001 - 2003 гг.

Fig. 1.9. Dynamics of similarity in phytoplankton community structure in the Sevastopol Bay during 2001 – 2003

Обращает на себя внимание цикличность изменения скорости структурных перестроек внутри каждого года, хотя месяцы, когда скорость, равно как и амплитуда перестроек максимальна, год от года могут не совпадать. Так, конец лета – начало осени и март всегда характеризуются наиболее интенсивной перестройкой структуры фитопланкто-

на. Это, прежде всего, связано со сменой видов-доминантов и периодами их активного развития. Однако, интенсивность изменения значений индекса Пианки весьма высока, особенно при сравнении с аналогичным показателем для доминирующей группы зоопланктона – таксоцена копепод [10].

Биологическое разнообразие микропланктона ...

Таблица 1.3. Показатели разнообразия фитопланктона Севастопольской бухты
Table 1.3. Diversity indexes for Sevastopol Bay phytoplankton

Дата	S (число видов)	N (10 ⁶ кл/м ³)	Видовое богатство	Упорядо- ченность	Индекс Бриллюэна	Индекс Шеннона
25.04.01	43	1857.76	5.58	0.53	1.97	2.00
23.05.01	38	2998.08	4.62	0.33	1.18	1.20
11.06.01	32	4135.61	3.72	0.53	1.81	1.82
22.06.01	37	3575.35	4.4	0.65	2.32	2.34
13.07.01	44	3313.52	5.31	0.41	1.52	1.54
03.08.01	30	5248.06	3.39	0.21	0.72	0.73
03.09.01	42	1923.446	5.42	0.58	2.14	2.18
24.09.01	30	3153.303	3.60	0.65	2.19	2.21
04.10.01	41	2557.494	5.10	0.52	1.89	1.92
08.11.01	50	1512.5	6.69	0.62	2.39	2.44
20.11.01	31	605.81	4.68	0.58	1.93	1.99
05.12.01	37	526.93	5.74	0.52	1.82	1.89
25.12.01	28	690.03	4.13	0.47	1.54	1.57
17.01.02	33	415.13	5.31	0.54	1.81	1.90
29.01.02	32	5299.51	3.62	0.07	0.23	0.24
14.02.02	40	1492.52	5.34	0.24	0.88	0.90
27.02.02	34	874.93	4.87	0.56	1.93	1.99
04.03.02	33	264.36	5.74	0.60	1.96	2.10
14.03.02	35	219.88	6.30	0.62	2.03	2.19
28.03.02	37	391.73	6.03	0.55	1.89	1.99
11.04.02	29	749.97	4.23	0.62	2.04	2.10
25.04.02	30	310.98	5.05	0.53	1.72	1.82
13.05.02	33	1676.84	4.31	0.62	2.14	2.17
10.06.02	26	3220.06	3.10	0.16	0.53	0.54
25.06.02	35	1450.03	4.67	0.57	2.00	2.03
10.07.02	30	368.2	4.91	0.45	1.46	1.55
22.07.02	24	287.26	4.06	0.62	1.84	1.96
02.08.02	36	3774.54	4.25	0.51	1.82	1.83
14.08.02	36	444.04	5.74	0.64	2.21	2.30
29.08.02	30	2482.87	3.71	0.68	2.28	2.30
12.09.02	20	268.15	3.40	0.66	1.86	1.97
30.09.02	32	860.27	4.59	0.61	2.07	2.12
16.10.02	30	1391.9	4.01	0.45	1.49	1.52
05.11.02	26	269.19	4.47	0.58	1.75	1.88
19.11.02	29	816.852	4.18	0.51	1.66	1.71
03.12.02	19	269.64	3.22	0.56	1.55	1.64
28.12.02	22	526.634	3.35	0.49	1.47	1.52
14.01.03	21	2074.34	2.62	0.19	0.57	0.59
23.01.03	30	1747.688	3.88	0.16	0.52	0.54
10.02.03	26	331.5	4.31	0.57	1.77	1.85
11.03.03	31	9644.6	3.27	0.09	0.29	0.30
10.04.03	32	174.97	6.00	0.79	2.47	2.72
24.04.03	26	123.98	5.19	0.79	2.30	2.56

Мы полагаем, что это связано как с высокими скоростями размножения фитопланктона и, в силу этого, с непродолжительными периодами стабильного состояния сообщества, так и с гораздо более сложной структурной организацией фитопланктона, в том числе, с гораздо большим количеством видов.

Рис. 1.10 иллюстрирует динамику уровня выровненности структуры фитопланктона на протяжении 2001 - 2003 гг. Этот показатель, оцениваемый как отношение видового разнообразия в пробе к максимальному видовому разнообразию за весь период исследований (H/H_{max}), позволяет выявить периоды, когда в сообществе преобладает небольшое число наиболее массовых видов и, напротив, ко-

гда структура сообщества более однородна. Видно, что по данному показателю можно выделить периоды относительно равномерного распределения видов в структуре сообщества – поздняя осень и зима, а также поздняя весна - начало лета, когда на фоне снижения общей численности водорослей возрастает их видовое разнообразие. В противоположность этим периодам, ранняя осень и особенно ранняя весна (февраль – март) являются временем, когда преобладает количественное развитие лишь немногих видов – *Skeletonema costatum*, *Cerataulina pelagica*, *Pseudosolenia calcar-avis*, *Pseudo-nitzschia delicatissima*, виды родов *Leptocylindrus* и *Chaetoceros*, при общем упрощении структуры сообщества.

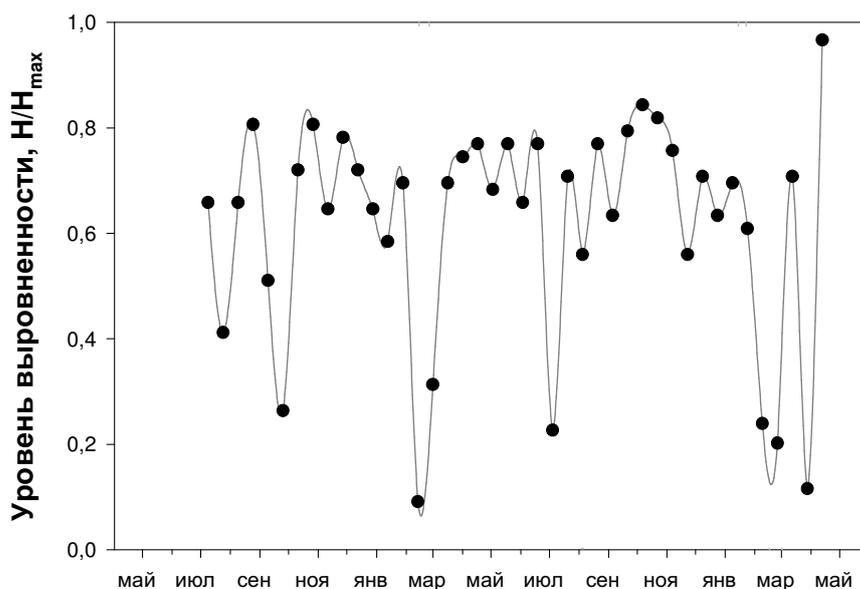


Рис. 1.10. Межгодовая динамика выровненности структуры сообщества фитопланктона в Севастопольской бухте в 2001 - 2003 гг.

Fig. 1.10. Dynamics of equiness in phytoplankton community structure in the Sevastopol Bay during 2001 - 2003

1.1.5. Интродукция новых для сообщества видов. Сопротивление появлению новых видов в сложившихся сообществах есть, в общем виде, одно из проявлений общей устойчивости экологических систем. Очевидно, что в морской среде в естественных условиях наибольшую скорость обмена видами проявляют смежные водоемы, причем процесс этот зависит от физических границ между водо-

емами. Как известно, после прорыва Босфора начался интенсивный процесс заселения Черного моря обитателями Средиземного моря, регулировавшийся течениями, меняющейся соленостью и экологической пластичностью видов-вселенцев. Большая часть видов современного фитопланктона Черного моря состоит из видов древней Понто-Каспийской флоры, из видов, проникших или проникающих из

Средиземного моря (около 80 %), а также из видов, в настоящее время активно вселяющихся в результате деятельности человека. В отличие от аборигенной Понто-Каспийской флоры, вторая группа видов появилась и закрепилась в Черном море в силу процесса, названного И. А. Пузановым [32] «медиiterranизацией» - естественной колонизации смежного бассейна при изменении в нем условий среды. Третья группа – виды, проникающие в силу процесса, называемого «биотической глобализацией» - как результат усиления переноса человеком либо осознанно (при направленной акклиматизации), либо попутно, как правило, в результате увеличения объемов судоходства. Так, Черное море связано морскими путями, прежде всего, со Средиземным морем, Красным, Северным, Балтийским и Аравийским морями. Значительная часть траффика портов Украины, помимо стран СНГ, ориентирована на Европу (14 %) и Китай (6 %), поэтому можно предполагать, что большая часть балластных вод, поступающая в прибрежную зону Черного моря, имеет происхождение из Европы (включая Средиземное море) и Дальнего Востока [48].

Процесс биотической глобализации нарастает, однако его влияние на микропланктон Черного моря известно с начала XX века. Так, по предположению [23], в период с 1908 по 1928 гг. в Черном море появились *Chaetoceros socialis*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Cerataulina bergonii*, *Leptocylindrus danicus*. Нетрудно заметить, что все эти виды уже в 1937-1938 гг. играли ведущую роль в фитопланктоне прибрежных вод Севастополя (табл. 1.2).

Большое количество средиземноморских видов обнаруживается в прибосфорском районе Черного моря [7]. Часть из этих видов обитает только при повышенной солености, однако ряд других в 1960-е и начале 1970-х годов был зарегистрирован и у берегов Крыма [20, 38]. Вместе с тем, эти виды до настояще-

го времени не стали массовыми, по крайней мере, в районе Севастополя. Вероятно, перенос новых видов с балластными водами судов значительно превышает поступление потенциальных вселенцев через Босфор, причем этот процесс непрерывно нарастает. Однако, для закрепления нового вида в сообществе необходимы два основных условия – возможность вида к внедрению в сообщество (биотическое условие) и способность этого вида к созданию поддерживающейся популяции в новых для него условиях среды (абиотическое условие).

По распространенному мнению, экологическая емкость моря, как способность к биологической инвазии, есть функция его биологического разнообразия [52], хотя важную роль играет и разнообразие физико-химических условий. Бесспорно, для целого морского бассейна это верно, так как моря либо регионы с низким биологическим разнообразием, особенно с большим количеством реликтовых и эндемичных видов (например, Черное, Азовское и Каспийское моря) имеют высокий процент инвазивных видов. В этом контексте очевидной проблемой является возможность появления в прибрежной зоне Черного моря новых видов фитопланктона, оказывающих токсичное воздействие на других гидробионтов, в том числе, объекты марикультуры, и на человека [60]. Ряд видов потенциально токсичных водорослей обитает и в Черном море, причем один из них – *Pseudo-nitzschia delicatissima* является массовым, хотя для черноморской популяции не было отмечено продуцирования токсинов.

В настоящее время продолжается процесс закрепления новых видов в фитопланктоне Черного моря [37]. Эти виды могут занимать место субдоминантов, но, как правило, остаются редкими либо обильно развиваются лишь в отдельные годы, что свидетельствует о высокой устойчивости сообщества к инвазивным процессам.

1.2. Планктонные инфузории

Планктонные инфузории являются структурно и функционально важным компонентом пелагиали морских и пресных водоемов [1, 4]. Их доля в суммарной биомассе зоопланктонного сообщества в морях и океанах составляет от 5 до 15 %. Роль инфузорий в продукционно-деструкционных процессах водоемов определяется тем, что они являются промежуточным звеном между бактериями и фитопланктоном, с одной стороны, и крупными консументами (зоопланктоном и личинками рыб) – с другой, образуя «микробальную пищевую петлю» [63].

Литературные данные [13, 22, 21, 27 и др.] свидетельствуют о том, что в Черном море по численности существенно преобладают мелкие инфузории, среди них раковинные инфузории (тинтиниды) составляют меньшую часть.

Наши исследования показали, что в планктонном сообществе цилиат Севастопольской бухты по численности преобладали виды родов *Strobilidium* и *Strombidium*, их максимальная встречаемость в пробах составила 95 %. Для большинства же видов тинтинид она не превышала 8 %.

Нами обнаружено 27 видов и разновидностей инфузорий (см. список видов), при этом мы приводим только планктонные виды, представленные 12 семействами.

Два вида рода *Eutintinnus* (*E. lusus-undae* и *E. angustatus*) и один вид рода *Salpingella* (*Salpingella* sp.), характерные для Средиземного моря, впервые отмечены нами в Черном море, несколько видов требуют дополнительной таксономической идентификации.

Сезонная динамика численности и биомассы инфузорий приведена на рис. 1.11. Следует отметить, что при количественном учете безраковинных инфузорий крайне за-

труднено их определение до вида, поэтому мы приводим только суммарные значения их численности и биомассы.

Существенные временные колебания обилия инфузорий, характерные для сезонной сукцессии этой группы в разных районах Мирового океана [4], проявляются и в Севастопольской бухте (рис. 1.11). Обращает на себя внимание тот факт, что в течение года преобладают мелкие виды.

Сопоставление данных по динамике численности инфузорий и фитопланктона показало, что временные изменения в обилии инфузорий хорошо согласуются с изменениями в численности фитопланктона, исследованного в тех же пробах воды, что и инфузории.

Следует отметить некоторое запаздывание пиков численности инфузорий по сравнению с пиками численности фитопланктона. Мы связываем это явление с возрастанием плотности бактериопланктона, развивающегося при отмирании фитопланктона, поскольку мелкие безраковинные инфузории являются активными потребителями бактерий [4, 26]. Кроме того, на динамику численности инфузорий температура воды влияет сильнее, чем на динамику численности микроводорослей, поэтому связь сезонного хода температуры в бухте и обилия инфузорий более заметна.

Общие величины численности и биомассы инфузорий, отмеченные нами для Севастопольской бухты, характерны для большинства прибрежных районов морей умеренной зоны [4, 21, 22], а их видовое разнообразие также типично для мелководья (без учета бентосных видов). Однако более детальный таксономический анализ и применение комплексных методик окраски и количественного учета позволят увеличить число видов, характерных для пелагиали прибрежья Севастополя.

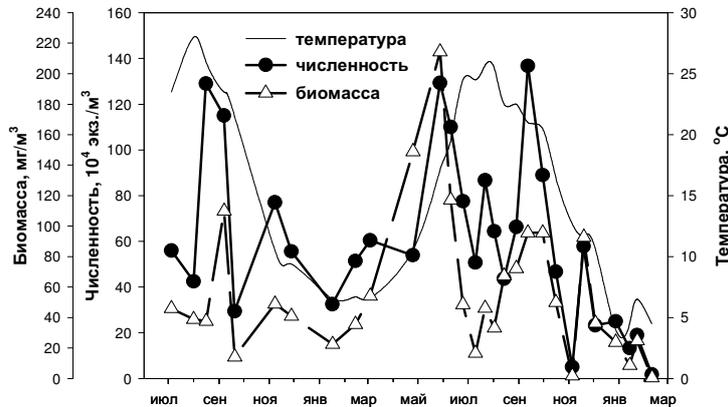


Рис. 1.11. Сезонная динамика общей численности инфузорий в Севастопольской бухте в 2002 - 2003 гг.

Fig. 1.11. Seasonal dynamics of ciliates total abundance in the Sevastopol Bay during 2002 - 2003

Список видов инфузорий, обнаруженных в Севастопольской бухте (2001 - 2003 гг.)
List of the ciliates species in the Sevastopol Bay during 2001 - 2003

Тип Ciliophora Doflein, 1901
Подтип Intramacronucleata Lynn, 1996
Класс Spirotrichea Bütschli, 1889
Подкласс Choreotrichia Small & Lynn, 1985
Отряд Tintinnida Kofoid & Campbell, 1929
Сем. Codonellidae Kent, 1881
Род *Codonaria* Kofoid & Campbell, 1939
C. fimbriata (Meunier, 1919), Balech, 1948
Род *Tintinnopsis* Stein, 1867
T. urnula Meunier, 1910
T. campanula (Ehrenberg, 1840) Daday, 1887
T. minuta Wailes, 1925
T. tubulosa Levander, 1900
Сем. Codonellopsidae Kofoid & Campbell, 1929
Род *Stenosemella* Jørgensen, 1924
S. nivalis (Meun., 1910) Kofoid & Campbell, 1929
Сем. Metacyclididae Kofoid & Campbell, 1929
Род *Metacyclis* Jørgensen, 1924
M. mediterranea var. *pontica* Mereschkovskiy, 1881
Сем. Tintinnidae Claparede & Lachmann, 1858
Род *Eutintinnus* Kofoid & Campbell, 1939
E. lusus-undae (Entz, 1885) Kofoid & Campbell, 1939
E. angustatus (Daday, 1887) Kofoid & Campbell, 1939
Род *Salpingella* Jørgensen, 1924
Salpingella sp.
Сем. Xystonellidae Kofoid & Campbell, 1929
Род *Favella* Jørgensen, 1924
F. ehrenbergii (Claparede & Lachmann, 1858) forma *claparedei* Daday

Подкласс Oligotrichia Bütschli, 1887
Отряд Halteriida Petz & Foissner, 1992
Сем. Halteriidae Claparede & Lachmann, 1858
Род *Halteria* Dujardin, 1841
H. chlorelligera Kahl, 1932
Отряд Strombidiida Petz & Foissner, 1992
Сем. Strombidiidae Fauré-Fremiet, 1970
Род *Laboea* Lohmann, 1908
L. strobila Lohmann, 1909
Род *Strombidium* Claparede & Lachmann, 1859
S. acutum (Leegaard, 1915) Kahl, 1932
S. conicum (Lohmann, 1908) Wulff, 1919
S. wulffi (Wulff, 1919) Kahl, 1932
S. conicum (Lohmann, 1908) Wulff, 1919
Род *Tontonia* Fauré-Fremiet, 1961
T. gracillima Fauré-Fremiet, 1924
T. appendiculariformis Fauré-Fremiet, 1924
Класс Litostomatea Small & Lynn, 1981
Подкласс Haptoria Corliss, 1974
Отряд Cyclotrichida Jankowski, 1980
Сем. Mesodiniidae Jankowski, 1980
Род *Myrionecta* Jankowski, 1976
M. rubra (Lohmann, 1908) Jankowski, 1976
Класс Prostomatea Schewiakoff, 1896
Отряд Prorodontida Corliss, 1974
Сем. Colepidae Ehrenberg, 1838
Род *Tiarina* Bergh, 1881

- F. ehrenbergii* (Claparede & Lachmann, 1858) *forma coxliella* Laval-Peuto
- Отряд Choreotrichida Small & Lynn, 1985
 Подотряд Strobilidiina Small & Lynn, 1985
 Сем. Strobilidiidae Kahl in Doflein & Reichenow, 1929
 Род *Strobilidium* Schewiakoff, 1893
S. sphaericum Lynn & Montagnes, 1988
S. marinum (Fauré-Fremiet, 1910) Fauré-Fremiet, 1924
- T. fusus* (Claparède & Lachmann, 1858) Bergh, 1880
- Подкласс Scuticociliatia Small, 1967
 Отряд Philasterida Small, 1967
 Сем. Uronematidae Thompson, 1964
 Род *Uronema* Dujardin, 1841
Uronema sp.
 Сем. Cyclidiidae Ehrenberg, 1838
 Род *Cristigera* Roux, 1899
Cristigera sp.
 Род *Cyclidium* O.F. Müller, 1786
Cyclidium sp.
1. Александров Б. Г., Курилов А. В. Биотический баланс сообщества пелагиали прибрежной зоны Черного моря // Экология моря. - 2002. - Вып. 61. - С. 5 – 10.
 2. Алтухов Д. А. Видовое разнообразие фитопланктона Черного моря: Методические рекомендации по созданию базы данных // Экология моря. - 2000. - Вып. 52. - С. 79 – 82.
 3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. - М.: Мир, 1989. - 2. - 477 с.
 4. Бурковский И. В. Экология свободноживущих инфузорий. - М.: МГУ, 1984. - 207 с.
 5. Бурковский И. В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. - М.: МГУ, 1992. - 208 с.
 6. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. Экосистема Черного моря. - М.: Наука, 1992. - 112 с.
 7. Георгиева Л. В. Фитопланктон проливов и прилежащих вод Средиземноморского бассейна: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 1979. - 23 с.
 8. Георгиева Л. В. Фитопланктон. Видовой состав и динамика фитоценоза // Планктон Черного моря / Ковалев А. В., Финенко З. З. (ред.). - Киев: Наук. думка, 1993. - С. 31 – 55.
 9. Грузов Л. Н. Развитие гребневика-мнемиопсиса в связи с состоянием планктонных сообществ Черного моря / І з'їзд гідроекологічного товариства України. 16 - 19 листопада 1993 р., Київ. - Київ, 1994. - С. 17.
 10. Губанова А. Д., Поликарпов И. Г., Сабурова М. А., Прусова И. Ю. Многолетняя динамика мезозoopланктона (на примере Copepoda) в Севастопольской бухте с 1976 по 1996 гг. // Океанология. - 2002. - 42, № 3. - С. 1 – 9.
 11. Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. - Л.: Наука. - 1988. - 1, Вып. 1. - 114 с.
 12. Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядок Pennales / Под ред. А. Н. Криштофовича. - Л.: Госгеоллиздат, 1950. - 3. - 398 с.
 13. Заика В. Е. Аверина Т. Ю. Численность инфузорий в планктоне Севастопольской бухты Черного моря // Океанология. - 1968. - 8, № 6. - С. 1071 – 1073.
 14. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Импер. Акад. наук. - Сер. 8. - 1913. - Вып. 32. - № 1. - 283 с.
 15. Иванов И. А. Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря // Исследования планктона Черного и Азовского морей. - Киев: Наук. думка, 1965. - С. 17 – 35.
 16. Ильяш Л. В. Взаимодействие трех видов черноморских динофлагеллят в смешанных культурах: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - М.: МГУ, 1984. - 23 с.
 17. Ковалев А. В. Мезозoopланктон / Планктон Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1993. - С. 144 – 164.
 18. Ковалев А. В. Некоторые итоги и задачи исследования морского планктона // Экология моря. - 2001. - Вып. 57. - С. 31 – 35.

19. Ковалева Т. В. Сезонные изменения фитопланктона в неритической зоне Черного моря в районе Севастополя // Биология моря. - 1969. - Вып. 17. - С. 18 – 31.
20. Кузьменко Л. В. Два вида динофлагеллят, новых для Черного моря // Новости систематики низших растений / АН СССР. Ботан. ин-т. - М. - Л., 1966. - С. 51 – 54.
21. Курилов А. В. Инфузории прибрежных биотопов Одесского залива // Экология моря. - 2000. - Вып. 52. - С. 9 – 11.
22. Мамаева Н. В. Микрозоопланктон открытой части Черного моря // Экосистемы пелагиали Черного моря / М. Е. Виноградов (ред.). - М.: Наука, 1980. - С. 168 – 174.
23. Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 1 // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1948. - 6. - С. 39 – 172.
24. Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 2 // Тр. Севастоп. биол. ст., 1954. - 14. - С. 11 – 19.
25. Отчет о научно-исследовательской работе (отдел планктона). Структурно-функциональные основы биоразнообразия морских сообществ. Сравнительные исследования разнообразия и количественного распределения планктона (промежуточный). - ИнБЮМ, 2002. - 1. - 208 с.
26. Павловская Т. В. Питание и размножение массовых видов инфузорий Черного моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1971. - 20 с.
27. Павловская Т. В. Распределение микрозоопланктона в прибрежных водах Черного моря // Биология моря, 1976. - № 36. - С. 75 – 83.
28. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. - М.: Наука, 1982. - 287 с.
29. Пицык Г. К. Фитопланктон некоторых южных районов Мирового океана / Проблемы морской биологии. - Киев: Наук. думка, 1971. - С. 48 – 54.
30. Пицык Г. К. Систематический состав фитопланктона / Основы биологической продуктивности Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1979. - С. 63 – 70.
31. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. – М. -Л.: Изд. АН СССР, 1955. - 222 с.
32. Пузанов И. И. Медитерранизация фауны Черного моря и перспективы ее усиления // Зоол. журн. – 1967. – Вып. 9. – С. 12 – 87.
33. Рейнгард Л. В. Фитопланктон Черного моря, Керченского пролива, Босфора и Мраморного моря // Тр. Новоросс. об-ва испытателей природы. - 1910. - Вып. 43. - С. 3 – 31.
34. Роухияйнен М. И. О сезонной динамике фитопланктона Черного моря // Биология моря. - 1975. - Вып. 34. - С. 3 – 15.
35. Сеничева М. И. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты // Экология моря. - 1980. - Вып. 1. - С. 3 – 11.
36. Сеничева М. И. Годичные изменения фитопланктонного сообщества в районе севастопольского океанариума // Экология моря. - 2000. - Вып. 53. - С. 15 – 19.
37. Сеничева М. И. Новые и редкие для Черного моря виды диатомовых и динофитовых водорослей // Экология моря. - 2001. - Вып. 62. - С. 25 – 29.
38. Сеничкина Л. Г. Фитопланктон чистых и загрязненных хозяйственно-бытовыми стоками вод в районе Ялты // Биология моря. - 1973. - Вып. 28. - С. 135 – 150.
39. Сеничкина Л. Г. Изменение структуры фитопланктона в локальных зонах моря под воздействием антропогенных факторов / Планктон Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1993. - С. 32 – 55.
40. Сеничкина Л. Г. Изменение структуры черноморского фитопланктона при антропогенном воздействии / Морские биологические исследования. 100-летию юбилею В.А. Водяницкого посвящается. - Севастополь, 1994. - С. 54 – 64.
41. Сеничкина Л. Г., Алтухов Д. А., Кузьменко Л. В. и др. Видовое разнообразие черноморского фитопланктона у юго-восточного побережья Крыма / Карадаг. История, биология, археология: Сб. научн. тр., посвященный 85-летию Карадагской биол. станции им. Т. И. Вяземского. – Симферополь: СОНАТ, 2001. - С. 126 – 134.

42. *Сорокин Ю. И.* К методике концентрирования проб фитопланктона // Гидробиол. журн. - 1979. - № 15. - С. 71 - 76.
43. *Стельмах Л. В., Бабич И. И., Ляшенко С. В.* Сезонные изменения концентрации хлорофилла "а" и отношения органический углерод / хлорофилл "а" в фитопланктоне прибрежных вод Севастополя (Черное море) в 2000 –2001 гг. // Экология моря. - 2002. - Вып. 61. - С. 64 – 68.
44. *Топачевский А. В., Масюк Н. Г.* Пресноводные водоросли Украинской ССР. – Киев: Вища школа, 1984. – 333 с.
45. *Федоров В. Д., Кафар-Заде Л.* Экспериментальное исследование физиологической активности метаболитов (фильтратов) планктонных водорослей как регуляторов их численности в смешанных культурах // Человек и биосфера. - М.: МГУ, 1976. - С. 175 – 195.
46. *Финенко З. З.* Первичная продукция Черного моря: экологические и физиологические характеристики фитопланктона // Экология моря. - 2001. - Вып. 57. - С. 60 – 67.
47. An Illustrated Guide to the Protozoa / Lee J. J., Hutner S. H., Bovee E. C. (eds.). - Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas. 1987. - 834 p.
48. *Bashtannyu R., Webster L., Raaymakers S.* 1st Black Sea Conference on Ballast Water Control and Management, Odessa, Ukraine, 10-12 October 2001: Conference Report . - GloBallast Monograph Series. - № 3. - IMO London, 2002. - 132 p.
49. *Bennion H., Battarbee R., Beare A.* Diatcode: a coded checklist of diatom names // <http://amphora.geog.ucl.ac.uk/diatcode/>. - 2003.
50. *Bodeanu N., Boichenko L., Popa L.* Evolutions of phytoplankton and algal blooms from the Romanian area of the Black Sea at the limit between the XXth and XXIth centuries // II Intern. Conf. "Oceanography of the Eastern Mediterranean and the Black Sea – similarities and differences of two interconnected basins", 14 - 18 October, 2002, Ankara, Turkey. - P. 348.
51. Cocolithophores / A. Winter, G.S.William (eds.). - Cambrige: Cambrige Univ. Press, 1994. - 242 p.
52. Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas / Zaitsev Yu., Öztürk B. (Eds.). - Istanbul: Published by Turkish Marine Research Foundation, 2001. - 267 p.
53. *Hubbell S. P.* The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. - Princeton & Oxford: Princeton University Press, 2001. - 375 p.
54. Identifying Marine Phytoplankton / C. R. Tomas (ed.). – San Diego etc.: Academic Press, 1997. – 858 p.
55. *Kahl A.* Wimpertiere oder Ciliata. I – IV. Die Tierwelt Deutschlands, № 18, 21, 25, 30. - Jena, 1930 - 1935. - 886 p.
56. *Kofoed C. A., Campbell A. S.* A conspectus of the marine and fresh-water Ciliata belonging to the suborder Tintinnoinea, with descriptions of new species principally from the Agassiz expedition to the eastern tropical Pacific 1904-1905 // Univ. Cal. Publ. Zool. - 1929. - V. 34. - 403 p.
57. *Maeda M.* An illustrated Guide to the species of the Families Halteriidae and Strobilidiidae (Oligotrichida, Ciliophora), free swimming Protozoa common in the Aquatic environment // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. - 1986. - V. 21. - P. 1 – 67.
58. *Maeda M., Carey P. G.* An illustrated guide to the species of the family Strombidiidae (Oligotrichida, Ciliophora), free swimming protozoa common in the aquatic environment // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. - 1985. - V. 19. - P. 1 – 68.
59. *Moncheva S.* On the recent state of the Black Sea ecosystem biological response to eutrophication – are there signs of recovery uncertainties. Review // www.blacksea-environment.org/text/ISG/Hydrobiological/research.pdf. - 2003. - 53 p.
60. *Moncheva S., Krastev A.* Some aspects of phytoplankton long-term alterations off Bulgarian Black Sea shelf // In: E. Ozsoy, A. Mikaelyan (eds.). Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea. - Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997. - NATO Science Series 2/27. - P. 79 – 94.
61. *Niermann U., Kideys A. E., Kovalev A. V., Melnikov V. V., Belokopytov V.* Fluctuations of pelagic species of the open Black Sea during 1980-1995 and possible teleconnections // Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies / Besiktepe S. et al (eds.). - Kluwer Acad. Publ., 1999. – P. 147 – 173.

62. *Paulmier G.* Tintinnidés (Ciliophora, Oligotrichida, Tintinnina) de l'Atlantique boréal, de l'océan Indien et de quelques mers adjacentes: Méditerranée, Mer Caraïbe, Mer Rouge, inventaire et distribution, observations basées sur les loricas. - RI-DRV 97-17, RH/L'Houmeau, IFREMER. 1997. - 127 p.
63. *Pianka E. P.* Niche overlap and diffuse competition // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. - 1974. - **71**. - P. 2141 – 2145.
64. Protozoa and their role in marine processes / P. C. Reid, C. M. Turley, P. H. Burkill (eds.). - Heidelberg: Springer-Verlag, 1991. - NATO ASI 25 Ser G: Ecol Sciences. - 347 p.
65. *Schiller J.* Coccolithineae / Rabenhorst Kryptogamen Flora von Deutschland Österreich u der Schweiz. - **10**, Abt. 2. – Leipzig, 1930. – P. 89 – 267.
66. *Schiller J.* Dinoflagellata (Peridineae). I / Rabenhorst Kryptogamen Flora von Deutschland Österreich u der Schweiz. – **10**, Abt. 3. - Leipzig, 1933. - 615 p.
67. *Schiller J.* Dinoflagellata (Peridineae). II / Rabenhorst Kryptogamen Flora von Deutschland Österreich u der Schweiz. - **10**, Abt. 3. – Leipzig, 1937. - 588 p.
68. *Sherr E. B., Caron D. A., Sherr B. F.* Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy // Handbook of methods in aquatic microbial ecology / Kemp P., Sherr E. B., Sherr B. F., Cole J. J. - Lewis Publishers, 1993. - P. 213 – 227.

2. РАЗНООБРАЗИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ЧЕРНОМОРСКОМ ПРИБРЕЖЬЕ КРЫМА

2. 1. Краткая история изучения разнообразия зоопланктона

Исследования планктонной фауны в Черном море начались с середины 19-го столетия, в основном, украинскими учеными из Киева, Харькова, Одессы. Вначале они проводились в прибрежной зоне, в том числе в Крыму [25, 70, 75]. Первая работа о фауне беспозвоночных, в том числе планктонных ракообразных, принадлежит В. М. Чернявскому [112]. Фаунистические исследования более активно продолжались после организации Севастопольской биологической станции в 1871 г. [56, 88 и др.]. Более регулярно стали проводиться исследования, в частности, в районе Севастополя после прихода на станцию С. А. Зернова [53, 54, 55 и др.]. Результаты этих исследований позволили выполнить зоогеографический анализ фауны Черного и Азовского морей [105]. Однако фаунистические исследования продолжались и в последующие годы, вплоть до настоящего времени. Наряду с пополнением списка обитателей, в этих работах описаны фаунистические комплексы зоопланктона разных районов и глубин моря [22, 23, 35, 85, 108 и др.].

Начиная с работ [53, 55], в Черном море, в том числе и в прибрежье Крыма, проводились количественные исследования зоопланктона, его пространственно-временных изменений [12, 22, 72, 73, 85, 86, 95]. Эти работы характеризуют состав и распределение зоопланктона до начала усиления антропогенного влияния на экосистему Черного моря. Исследования в последние три десятилетия выявили изменения в составе и распределении планктона, связанные с эвтрофированием, загрязнением и другими видами антропогенного воздействия на экосистему, в том числе на зоопланктон [48, 63, 140, 159, 160].

В прибрежной зоне Крыма исследования проводились, в основном, в районе Сева-

стополя и Карадага, т.е. в местах нахождения биостанций. В 1903 г. систематические исследования планктона в открытом прибрежье Севастополя выполнил С. А. Зернов [53]. Особое место среди работ по изучению зоопланктона у Севастополя занимают десятилетние исследования В. Н. Грезе [27], которые посвящены изучению динамики состава, численности и продукции основных компонентов зоопланктона в неритической зоне Черного моря. В 1976 г. проведен годичный цикл исследований зоопланктона в Севастопольской бухте [62]. В 1981 – 1983 гг. регулярные исследования зоопланктона в бухте выполнены Н. В. Беляевой и Ю. А. Загородней [5]. Многолетние изменения зоопланктона Севастопольской бухты под влиянием естественных и антропогенных факторов с 1989 г. изучает А. Д. Губанова [32, 33, 64 и др.] В конце 90-х годов 20-го столетия исследования зоопланктона бухты проведены Е. В. Павловой [1].

Первая крупная работа, посвященная зоопланктону района Карадага, выполнена и опубликована М. А. Долгопольской [35]. В последующие годы известны исследования К. Н. Ключарева [59], Л. П. Лазаревой [74]. Существенно активизировались исследования зоопланктона в связи с организацией Карадагского природного заповедника (КаПриЗ) [44, 80 и др.]

В 1998 г. и 2000 – 2002 гг. получены данные о составе, распределении зоопланктона в Балаклавской бухте [41]. Выполнены спорадические исследования зоопланктона в прибрежье Южного Крыма [3, 42, 43, 45, 140].

Крупной вехой в истории изучения состава зоопланктона, равно как и всего населения Черного моря, было создание "Определителя фауны Черного и Азовского морей" [2, 11, 13].

В нем подведены итоги изучения фауны почти за 100 лет. Однако, как показали последующие работы, фаунистические исследования на этом не закончились. Усилившиеся в 70-х годах антропогенные и, вероятно, климатические изменения среды в море повлекли за собой изменения в составе его фауны, в том числе планктонной [142 и др.]. Некоторые животные давали вспышки численности, например *Aurelia aurita* L. 1758, *Noctiluca scintillans* (Kofoid and Svezy, 1921) [159]. В составе зоопланктона появились новые виды - вселенцы, в частности *Acartia tonsa* (Dana, 1849), *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865), *Beroe ovata* (Mayer, 1912) [139 и др.].

Эвтрофирование, загрязнение и вселение новых видов привели к изменениям структуры зоопланктонных сообществ. В частности, абсолютная численность и доля многих видов, главным образом, обитателей приповерхностного слоя, значительно сократились. Некоторые виды, даже прежде массовые, отсутствуют в пробах во всех районах моря. В то же время в разных районах Черного моря, особенно в Прибосфорском, в единичных экземплярах встречаются некоторые средиземноморские

виды зоопланктона [139]. Отмечались некоторые из них и в Севастопольской бухте [9, 40, 84]. В 2002 – 2003 гг. А. А. Шмелева обнаружила представителей нескольких десятков средиземноморских видов копепод в зоопланктоне бухты (неопубл. данные). Одним из вероятных путей их вселения в Черное море является занос Нижнебосфорским течением из Мраморного моря [139]. Однако нахождение их в Севастопольской бухте, значительно удаленной от Босфора, скорее, можно объяснить попаданием их в бухту с балластными водами судов [10].

Надо полагать, что подобное явление имеет место и в других группах зоопланктона, что показано на примере раковинных инфузорий [21]. Очевидно, следует ожидать того, что некоторые виды могут натурализоваться в Черном море и стать его постоянными обитателями, подобно *A. tonsa*, *M. leidyi*, *B. ovata*, внося вклад в процесс обогащения, в частности, медитерранизации фауны Черного моря, о чем писал И. И. Пузанов [100]. Можно полагать, что по мере изменения условий обитания в море процесс вселения новых видов будет продолжаться.

2. 2. Таксономический состав зоопланктона Черного моря

Известно, что еще первые исследователи планктонной фауны Черного моря отмечали ее бедный видовой состав, по сравнению с таковым Средиземного моря [52]. Объясняется это, прежде всего, тем, что многие типично морские стеногалинные организмы, такие как радиолярии, сифонофоры, крылоногие моллюски, сальпы, обитающие в Средиземном море, не могут жить в опресненной черноморской воде. Одним или несколькими видами представлены в Черном море медузы, гребневика и другие группы, обильные по числу видов в Средиземном. В результате голопланк-

тонные организмы, имеющие, в основном, средиземноморское происхождение, в Черном море составляли всего лишь около 80 видов [52] (табл. 2. 1). Однако еще Л. А. Зенкевич отмечал, что в некоторых группах, по данным отдельных авторов, число видов было большим, чем в приведенной таблице.

В процессе дальнейших исследований списки видов разных групп пополнялись. Это происходило даже в период подготовки “Определителя фауны Черного и Азовского морей” [77].

Таблица 2.1. Состав зоопланктона Черного моря [52]

Table 2.1. Zooplankton composition in the Black Sea [52]

Группа	Число видов
Tintinnoidea	16
Hydromedusae	7
Scyphomedusae	2
Stenophora	1
Rotatoria	14
Polychaeta	1
Cladocera	11
Copepoda	17
Isopoda	2
Chaetognatha	3
Appendicularia	1
Итого	76

В последующие годы процесс пополнения фауны Черного моря, в том числе

планктонной, продолжался, как благодаря возрастающей тщательности таксономических исследований, так и за счет вселения некоторых видов из других районов Мирового океана.

В процессе подробных многолетних исследований северо-западной части Черного моря (в приустьевых акваториях, заливах и в открытых районах моря) Л. Г. Коваль [69] обнаружила 171 вид голо- и меропланктонных животных. Примерно 35 % из них приходится на долю солоноватоводных и пресноводных видов. Судя по составу зарегистрированных видов в других районах моря [23, 35, 72], в цитируемой работе [69] представлен довольно полный список планктонных животных Черного моря (табл. 2. 2).

Таблица 2.2. Состав зоопланктона северо-западной части Черного моря и сопредельных с ней акваторий (1954 – 1980 гг.) [69]

Table 2.2. Zooplankton composition in the northwestern part of the Black Sea and adjacent aquatoria (1954 – 1980) [69]

Вид	Приустьевые акватории, опресненные лиманы	Морские заливы	Открытая часть моря
1	2	3	4
<i>Noctiluca miliaris</i> Sur.*(<i>N. scintillans</i> Kofoid and Svezy)	+	+	+
<i>Tintinnopsis baltica</i> Brandt*	+	+	-
<i>T. beroidea</i> Stein	+	+	-
<i>T. campanula</i> (Ehr.)Daday*	+	+	+
<i>T. compressa</i> Daday	+	+	+
<i>T. cylindrica</i> Daday*	+	+	-
<i>T. lobiancoi</i> Daday	+	+	+
<i>T. meunieri</i> Kof. et Camp.	+	+	-
<i>T. tubulosa</i> Levander em.Kof.et Camp.*	+	+	-
<i>T. rossolimo</i> Morozovskaya	+	-	-
<i>T. kofoidi</i> Hada	+	-	-
<i>T. urnula</i> Meunier	+	-	-
<i>Stenosemella nivalis</i> (Meunier) Kof. et Cam	-	-	+
<i>S. ventricosa</i> (Clap. et Lach.) Jörgesen	+	+	-
<i>Coxliella helix</i> (Clap. et Lach.) Brandt*	+	+	+
<i>C. helix</i> var. <i>cochleata</i> Brandt*	+	-	+
<i>C. annulata</i> (Daday) Brandt	-	-	+

Разнообразие зоопланктона ...

Продолжение табл. 2.2 Table 2.2 (Contnd)

1	2	3	4
<i>Favella ehrenbergii</i> (Clap.et Lach.) Kof. et Camp*	-	-	+
<i>Metacylis mediterranea</i> var <i>pontica</i> Mereschkovskiy	-	+	+
<i>M. jørgensenii</i> (Cleve)	-	+	+
<i>Rhatkea octopunctata</i> (M. Sars)	+	+	-
<i>Hydractinia carnea</i> (M. Sars)	+	+	-
<i>Cladonema radiatum</i> Dujardin	+	+	-
<i>Eleuteria dichotoma</i> Quatrefages	-	+	-
<i>Corymorpha nutans</i> (M. Sars)	+	+	+
<i>Coryne tubulosa</i> (M. Sars)	+	+	+
<i>Campanularia jonstoni</i> (Alder)*	+	+	+
<i>Obelia longissima</i> (Pallas)*	+	+	+
<i>Blackfordia virginica</i> Mayer*	+	+	+
<i>Moerisia maeotica</i> (Ostroumov)*	+	-	-
<i>Aurelia aurita</i> Lamark, ephyra *	+	+	+
<i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri)	+	+	+
<i>Pleurobrachia rhodopis</i> Chun*	+	+	+
Pilidium*	+	+	+
Planula*	+	+	+
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse*	+	-	-
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrb.*	+	-	-
<i>S. stilata</i> Wiers*	+	-	-
<i>S. vorax</i> Reusslet*	+	+	-
<i>S. littoralis</i> Reusslet	+	+	-
<i>Synchaeta</i> sp.	+	+	-
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrb.*	+	-	-
<i>Keratella cruciformis</i> (Thompson)*	+	-	-
<i>K. cochlearis</i> (Gosse)*	+	-	-
<i>K. quadrata</i> (O.F.Müller)*	+	-	-
<i>Notholka acuminata</i> Gosse	+	-	-
<i>Notholka striata</i> (O.F.Müller)	+	-	-
<i>Kellicotia longispina</i> (Kellicot)*	+	-	-
<i>Celurella adriatica</i> Ehrb.*	+	-	-
<i>C. monodactilos</i> Althaus*	+	-	-
<i>Proales reinharti</i> (Ehrb.)	+	+	-
<i>Polyartra remata</i> Skorikov	+	+	-
<i>P. vulgaris</i> Carlin	+	-	-
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrb.)*	+	-	-
<i>F. terminalis</i> (Plate)	+	-	-
<i>Brachionus quadridentatus</i> Herman*	+	+	-
<i>B. plicatilis</i> (O.F. Müller)*	+	+	-
<i>B. calyciflorus</i> Pall.*	+	-	-
<i>B. anularis</i> Gosse*	+	-	-
<i>B. asplanchnoides</i> Charin*	+	-	-
<i>Phylodoce tuberculata</i> Bobretzky, nectochaeta	+	+	-
<i>Harmatoe imbricata</i> (Linne), nectochaeta	+	+	-
<i>Pholoe synophthalmica</i> Claparède, nectochaeta	+	+	-
<i>Glycera tridactyla</i> Schmarda, nectochaeta	+	+	-
Nephtyidae, nectochaeta*	+	+	-
<i>Polydora ciliata</i> (Johnston), larvae	+	+	-

Разнообразие зоопланктона ...

Продолжение табл. 2.2 Table 2.2 (Contnd)

1	2	3	4
<i>Nerine cerratulus</i> (Della Chiaje),* larvae	+	+	-
<i>Microspie meznikowianus</i> (Claparède), larvae	+	+	-
<i>Magelona rosea</i> Moore, larvae*	-	+	+
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius), nectochaeta*	+	+	-
<i>Pectinaria koreni</i> Malmgren, trochophora*	+	+	-
<i>Polygordius neapolitanus</i> (Freipont), larvae	+	+	-
Polychaete g.sp., larvae	+	+	+
Bryozoa sp.	+	+	+
<i>Penilia avirostris</i> Dana	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachiurum</i> (Lievin)	+	-	-
<i>Daphnia longispina</i> (O.F.Müller)	+	-	-
<i>D. cuculata</i> (Sars)	+	-	-
<i>Bosmina longirostris</i> (O. F. Müller)	+	-	-
<i>B. coregoni kessleri</i> Uljan	+	-	-
<i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov)	+	-	-
<i>Corniger maeoticus</i> Pengo	+	-	-
<i>Pleopis polyphemoides</i> (Leuckart)*	+	+	-
<i>P. tergestina</i> (Claus)*	+	+	-
<i>Podon intermedius</i> Lilljoberg	+	+	+
<i>P. leukarti</i> (G. O. Sars)*	+	+	+
<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller	+	+	+
<i>E. nordmanni</i> Leven*	+	+	+
<i>Podonevadne trigona</i> I. O. Sars	+	-	-
<i>Cornigerius maeoticus maeoticus</i> (Ponge)	+	-	-
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	+	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller)	+	-	-
<i>Anomalocera patersoni</i> Templeton	+	+	+
<i>Pontella mediterranea</i> Claus	+	+	+
<i>Labidocera brunescens</i> Czernjavsky	+	+	+
<i>Centropages ponticus</i> Karav.	+	+	+
<i>Calanipeda aquae dulcis</i> (Kriczagin)	+	-	-
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus)	+	+	+
<i>Diaptomus gracilis</i> (Sars)	+	-	-
<i>D. salinus</i> E. Daday	+	-	-
<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck)*	+	+	+
<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht	+	+	+
<i>Paracartia latisetosa</i> (Kricz.)	+	+	+
<i>Eurytemora velox</i> Lileborg	+	+	-
<i>E. affinis</i> (Pope)	+	+	-
<i>E. grimmi</i> Sars	+	-	-
<i>Heterocope caspia</i> Sars	+	-	-
<i>Oithona minuta</i> (Kricz.)	+	-	-
<i>O. similis</i> Claus*	+	+	+
<i>Cyclopina gracilis</i> Claus	+	+	-
<i>Euryte longicauda</i> Philippi	+	+	-
<i>Cyclops vicinis</i> Uljan	+	-	-
<i>C. strenuus</i> Fish.	+	-	-
<i>Monstrella grandis</i> Giesbr.	-	+	-
<i>M. helgolandica</i> (Claus)	-	+	-

Продолжение табл. 2.2 Table 2.2 (Contnd)

1	2	3	4
<i>Canuella perplexa</i> T. Et a.Scott	+	-	-
<i>Ectinosoma abrau</i> (Kriczagin)	+	+	-
<i>Microartridion litterale</i> (Pope)	+	-	-
<i>Nitocra lacustris</i> (Schmankevisch)	+	-	-
<i>Canthocamptus staphyllinus</i> (Jurine)	+	-	-
<i>Clectocamptus retrogressus</i> Schmankevisch	+	-	-
<i>Onychocamptus mohammed</i> Blanchard et Richard	+	+	-
<i>Ectinosoma abrau</i> (Kriczagin)	+	+	-
<i>E. melanipes</i> Boeck	+	+	-
<i>Harpacticus gracelis</i> Claus*	+	+	-
<i>H. littoralis</i> Sars	+	+	-
<i>H. uniremis</i> Kroyer	+	-	-
<i>Tisbe furcata</i> (Baird)	+	-	-
Copepoda, larvae	+	+	+
Copepoda, nauplii	+	+	+
Copepoda, ova	+	+	+
Ostracoda sp.	+	+	-
<i>Balanus</i> , nauplii*	+	+	+
<i>Balanus cypris</i> , larvae	+	+	+
Decapoda, larvae	+	+	-
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Beneden)	+	+	-
<i>Gastrosaccus sanctus</i> van Beneden	+	+	-
<i>Paramisis kroyeri</i> Czern.	+	+	-
Isopoda, larvae, imago	+	+	+
Amphipoda, imago, juv.	+	+	+
Lamellibranchiata, larvae	+	+	+
Gastropoda, larvae	+	+	+
<i>Oicopleura dioica</i> Fol.*	+	+	+
Ascidia larvae*	+	+	+
<i>Actinotrocha phoronisenxinicola</i> S. Long.	+	+	-
Auricularia larvae	-	+	+
<i>Spatella cephaloptera</i> W. Busch.	-	+	+
<i>Sagitta setosa</i> O. F. Müller	+	+	+
<i>S. euxina</i> O. F. Müller	+	+	+
<i>Sagitta</i> , ova	+	+	+
<i>Amphioxus lanceolatus</i> (Pallas)	+	+	-
<i>Sprattus sprattus phalericus</i> (Risso), larvae	+	+	+
<i>Clupionella delicatula delicatula</i> (Nordman), larvae	+	-	-
<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> Al., larvae	+	+	+
<i>Liza aurata</i> (Risso), larvae	+	+	+
<i>Mugil cephalus</i> Linne, larvae	+	+	+
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> Aleev, larvae	+	+	+
Blenniidae, larvae	+	+	-
<i>Callionymus belenus</i> (Risso), larvae	+	+	-
<i>Platichthys flesus luscus</i> (Pallas), larvae	+	+	-
<i>Scophthalmus maeoticus maeoticus</i> (Pallas), larvae	+	+	-
<i>Solea lascaris nasuta</i> (Pallas), larvae	+	+	-

* - виды, наиболее часто встречаемые в последние 10 лет [69]

Среди обнаруженных видов зоопланктона простейших – 21 вид, кишечнополостных – 16, червей – 41 (из них 26 коловраток), червеобразных – 2, ракообразных – 66 (из них ветвистоусых – 18, каляноид – 17, циклопид – 6, гарпактицид – 13), щетинкочелюстных – 3 вида и т. д. Однако в разных частях Черного моря встречаются не все виды, приведенные в табл. 2. 2. В частности, у берегов Крыма редко обнаруживаются солоноватоводные и, тем более, пресноводные животные.

В последующие годы пополнение планктонной фауны продолжалось за счет вселения некоторых видов из других районов Мирового океана. Наиболее ярким примером этому могут служить отмеченные выше копепода *A. tonsa* и гребневики *M. leidyi* и *B. ovata*.

О том, что процесс пополнения фауны Черного моря может продолжаться за счет интродукции видов из других водоемов, в том числе и из Средиземного моря, свидетельствуют учащающиеся случаи обнаружения в разных районах Черного моря, вплоть до Севастопольской бухты, видов, не свойственных зоопланктону этого водоема [139; устн. сообщ. А. А. Шмелевой]. Как правило, встречаются они в единичных экземплярах. Отдельные виды, вероятно, могут натурализоваться в Черном море по мере некоторого изменения условий обитания в нем или приспособления к существующим условиям.

В прибрежье Крыма до 90-х годов 20-го столетия массовыми видами зоопланктона были копеподы *C. euxinus*, *P. elongatus*, *C. ponticus*, *P. parvus*, *A. clausi*, *A. latisetosa*, *O. nana*, *O. similis*, *P. mediterranea*, *A. patersoni*, *L. brunescens*, малая форма *A. clausi*; клadoцеры *E. nordmanni*, *E. spinifera*, *P. polyphemoides*, *P. Avirostris*, сцифоидные медузы *A. aurita*, *Rh. pulmo*; гребневик *P. Rhodopis*, аппендикулярия *O. dioika*, гидромедузы *R. octopunctata*, *S. tubulosa*, а также *N. scintillans* и многие виды простейших (табл. 2.2.).

С 70-х годов 20-го столетия в составе черноморского зоопланктона начались изменения, которые совпали с возрастанием эвтрофирования и загрязнения моря.

Наиболее существенными эти изменения оказались в конце 80-х – начале 90-х годов в связи с массовым развитием хищного вселенца – гребневика *M. leidyi*. Практически исчезли из планктона копеподы *A. latisetosa*, малая форма *A. clausi*, *O. nana*, *L. brunescens*, многократно сократилась численность *P. parvus*, *C. ponticus* и других видов. Одновременно планктонная фауна пополнилась такими видами, как уже упомянутые *M. leidyi* и *A. tonsa*, гребневик *B. ovata*. Кстати, с появлением *B. ovata*, питающегося мнемииопсисом, начался процесс постепенного восстановления состава и численности зоопланктона, которым питается гребневик *M. leidyi*.

2. 3. Современное состояние зоопланктона у берегов Крыма

2. 3. 1. Таксономический состав. Видовой состав черноморского планктона на протяжении последних двух десятилетий значительно изменялся. Во второй половине 70-х и в 80-е годы 20-го столетия существенное влияние на разнообразие зоопланктона оказало эвтрофирование черноморского региона, наиболее ярко проявившееся в северо-

западной части моря. В прибрежных районах, наряду с этим фактором, отрицательное влияние на видовое разнообразие морских организмов оказало загрязнение вод. В конце 80-х и в 90-е годы значительное влияние на качественные и количественные характеристики зоопланктона оказала интродукция новых видов, прежде всего, гребневика *Mnemiopsis*

leidyi. В конце 90-х годов еще один вид гребневика - *Beroe ovata* [136] проник в Черное море. В настоящей работе приведены результаты исследований зоопланктона у берегов Крыма в период с 1981 по 2001 гг. (табл. 2.3).

На основании полученных результатов у берегов Крыма выделены два района, отличающиеся видовым разнообразием и количественными характеристиками зоопланктона: акватории заливов и бухт и район открытого

моря. Число видов, обнаруженных в открытых районах моря, невелико [66], тогда как в прибрежных сообществах оно увеличивается за счет интерстициальных форм: *Cyclopina gracilis*, *C. esilis*, *Cyclopinoides littoralis*, *Cymbasoma longispinosum*, *Monstrilla* sp. К этой группе следует отнести, по-видимому, свободноживущих представителей отряда Роецилостоматоиды, единичные экземпляры которых встречаются в планктонных пробах.

Таблица 2.3. Характеристика материала, собранного у берегов Крыма в 1981 – 2001 гг.

Table 2.3. Zooplankton sampling near the Crimean coast of the Black Sea in 1981 - 2001

Район исследований	Год, сезон	Количество станций	Слой облова, м	Количество проб
Акватория возле Василевой балки У западного побережья Крыма	1981 – 1994, один раз в сезон	5	0 – 10	220
	январь, 1995		0 – 30 0 – 150	6
У южного берега Крыма	апрель, 1995	6	0 – 30 0 – 150	12
У западного берега Крыма	август, 1995	8	0 – 30 0 – 150	21
У западного берега Крыма	ноябрь, 1995	8	0 – 30 0 – 150	26
На взморье, разрез Карантинная бухта - открытое море	1994 – 1997, 2 – 3 раза в месяц	3	0 – 10, 0 – 40	165
Каламитский залив	март и октябрь, 1998	12	0 – 50	12
Вдоль всего крымского побережья	март, 1999	17	0 – 150	44
Бухты Карадагского природного заповедника	1996 – апрель – октябрь 1998 – 2001, 2 – 3 раза в месяц	6 – 10	0 – 10	230
Балаклавская бухта	1998, 2000 – 2001, 2 – 3 раза в месяц	4	0 – 10	80
Севастопольские бухты	2000 – 2001, 2 – 3 раза в месяц	7	0 – 10	130

В прибрежье видовой состав зоопланктона расширяется также за счет бентосных животных, прежде всего, их личинок, главным образом, полихет, моллюсков, циррипедий и десятиногих крабов [4, 57, 58, 78, 79, 81, 82], а также за счет временно присутствующих в планктоне бентопелагических видов. В числе последних - представители отряда Нарпактикоиды (*Ameira parvula*, *Tisbe* sp., *Metis ignea*, *Diosaccus* sp.), мизиды (*Mesopodopsis slabberi*, *Paramysis kroyeri*), амфиподы

(*Dexamine spinosa*, *Jassa marmorata*, *Corophium bonelli*, *Microdeutopus gryllotalpa*, *Idotea ostroumovi*, *Phtisica marina*, *Caprella* sp.), нематоды. При облове слоя от дна до поверхности воды часто встречались фораминиферы *Shreblus becarii*, *Elphidium ponticum*, *Criboelphidium depressulum*. Медузоидные поколения гидрзоев *Coryna tubulosa*, *Obelia longissima*, *Corymorpha nutans*, *Hydractinia carnea*, *Rathkea octopunctata*, *Moerisia maeotica* и *Blackfordia virginica* были обычными фор-

мами в прибрежном планктоне, также как сцифоидные медузы *Rhizostoma pulmo* и *Aurelia aurita*. Гребневики в планктоне были представлены аборигенным видом *Pleurobrachia pileus* (= *P. rhodopis*) и недавними вселенцами - *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*. Кроме того, в планктоне обнаружены водяные клещи и эктопаразитическая изопода *Microniscus* sp.

Таксономический обзор зоопланктона, проведенный по литературным [5, 39, 44, 46, 64, 66, 80, 97] и собственным данным, показал, что у берегов Крыма зарегистрировано 162 наименования животных, из числа которых 146 определены до вида (см. Приложение). Личинки донных животных составили 55 % от общего количества видов, обнаруженных в планктоне. К сожалению, в этот список вошло только несколько видов гарпактикоид, сведения о которых в планктоне крайне скудны; не учтены также многие бентопелагические формы.

В открытых водах у берегов Крыма в конце 80-х годов обнаружено только семь видов Oligotrichida (= Tintinnoidea), тогда как в Черном море их зарегистрировано 14 видов [39]. В списке же Л. А. Прокудиной [99] их значительно больше - 27. Относительная бедность видового состава этой группы в прибрежных водах Крыма, возможно, связана с ее слабой изученностью в регионе. Наиболее часто встречались два вида: *Tintinnopsis tubulosa* и *Favella ehrenbergii*, предпочитающие эвтрофные воды [160].

В прибрежных водах Крыма найдено 16 видов коловраток [22]. Их таксономический состав на протяжении 1980 - 1995 гг. в регионе подробно не изучали, и, как следствие, в опубликованных работах за эти годы упомянуто только 4 вида. Среди них два вида - *Cephalodella epitedia* [97] и *Synchaeta cecilia* [134], впервые указанные для крымского побережья.

Список видов коловраток можно дополнить обнаруженными в акватории Севастополя двумя видами: *Synchaeta razelmi* (устн. сообщ. А. Н. Ханайченко) и новым для Черного моря видом - *Synchaeta cylindrica* (устн. сообщ. Н. Яковенко). Три вида - *Brachionus plicatilis*, *Corurella colurus* и *Synchaeta baltica* - оставались, как и раньше, постоянными компонентами весенне-летнего зоопланктона. Этими данными исчерпываются сведения о фауне коловраток прибрежных вод Крыма.

Среди основных групп зоопланктона наиболее подробно изучен таксономический состав копепод. Показано, что отдельные виды копепод, обычные в 60 - 70-х годах 20-го столетия, под действием различных антропогенных факторов исчезли из планктона. Так, на протяжении 80-х годов в Севастопольской, а позже и в других бухтах Крыма постепенно перестали встречаться гипонейстонные рачки *Pontella mediterranea*, *Labidocera brunescens*, *Anomalocera patersoni*.

В других районах крымского побережья, подверженных меньшему загрязнению, например, в бухте Ласпи, эти виды отмечали еще в 1989 - 1990 гг. В дальнейшем на протяжении 90-х годов их уже не находили, и только в 1999 г. они вновь были обнаружены у крымского побережья. В 1999 - 2001 гг. здесь встречались уже все три вида из сем. Pontellidae.

В 80-е годы в прибрежье перестала встречаться *Acartia latisetosa*, а начиная с 1990 г., - *Oithona nana* и "малая форма" *Acartia clausi* [46]. Два последних вида ранее были массовыми у побережья Крыма [27]. В отношении *O. nana*, по-видимому, можно говорить об исчезновении из планктонного сообщества ключевого вида, а единичное обнаружение ее в последние годы в Севастопольской бухте [40] пока не свидетельствует о возрождении данного вида.

Начиная с 90-х годов, копеподу *Calanipeda aquae dulcis* также не находили в планктоне Севастопольской бухты. Этот вид был обычной формой в летне-осеннем планктоне бухты в 80-х годах, когда после строительства мола в конце 70-х годов он распространился из кутовой части бухты по всей ее акватории [5].

Уменьшение видового разнообразия планктонных ракообразных у берегов Крыма

четко прослеживалось на примере Севастопольской бухты, где число видов копепод на протяжении двух десятилетий сократилось с 11 в 1976 г. [62] до девяти в 1981 - 1983 гг. [5] и шести в 1989 - 1990 гг. [64]. Количество видов копепод в открытых районах моря (взморье у Севастополя) тоже уменьшилось (табл. 2.4).

Таблица 2.4. Изменение видового состава Copepoda и Branchiopoda у черноморского побережья Крыма за период 1960 – 2001 гг.

Table 2.4. Changes in Copepoda and Branchiopoda species composition near the Crimean coast of the Black Sea during 1960 – 2001

Виды	Годы			
	1960 – 1969*	1982 – 1983*	1994 – 1996**	2000 – 2001***
Copepoda				
<i>Calanus euxinus</i> Karavaev	+	+	+	+
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus)	+	+	+	+
<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck)	+	+	+	+
<i>Centropages ponticus</i> Karaw	+	+	+	+
<i>Pontella mediterranea</i> Claus	+	+	-	+
<i>Labidocera brunescens</i> Czernjavsky	+	-	-	-
<i>Anomalocera patersoni</i> Templeton	+	+	-	+
<i>Acartia clausi</i> Giesbr.	+	+	+	+
<i>A. clausi</i> “малая форма”	+	+	-	-
<i>A. tonsa</i> Dana	-	-	+	+
<i>A. latisetosa</i> (Kricz)	+	-	-	-
<i>Oithona nana</i>	+	+	-	-
<i>O. similis</i>	+	+	+	+
Branchiopoda				
<i>Pseudevadne tergestina</i> (Claus)	+	+	+	+
<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg	+	-	-	-
<i>Pleopis polyphemoides</i> (Leuckart)	+	+	+	+
<i>Podonevadne trigona</i> (M. Sars)	-	-	+	-
<i>Evadne spinifera</i> P. E. Muller	+	+	+	+
<i>E. nordmanni</i> Loven	+	-	-	-
<i>Penilia avirostris</i> Dana	+	+	+	+
Общее число видов	18	14	12	13

* - по материалам Камышовского разреза [27] и его повторном выполнении в 80-х годах;** по материалам сборов на разрезе от Карантинной бухты в открытое море;*** 2000 – 2001 - по материалам сборов в Севастопольских бухтах

Показано, что из 12 видов копепод, встречавшихся в этом районе в 60-е годы, в 90-е годы осталось только шесть. Количество видов ветвистоусых рачков также сократилось - с шести до четырех. При этом на фоне исчезновения некоторых видов в 90-е годы в аква-

тории Севастополя были обнаружены виды, не характерные для этого региона. Среди них - ветвистоусый рачок *Podonevadne trigona* (M. Sars), являющийся обычной формой в северо-западной части моря, и копепода *Acartia tonsa* Dana [121, 139] - неритический вид, обитаю-

щий в прибрежных водах Атлантического, Тихого и Индийского океанов.

Таким образом, общее число видов планктонных ракообразных на взморье за 40 лет сократилось с 18 до 13, то есть уменьшилось на 28 %. Основными причинами изменений разнообразия зоопланктона у берегов Крыма являются загрязнение моря и инвазия новых видов.

2.3.2. Количественные характеристики зоопланктона. Количественные характеристики зоопланктона изучали в прибрежных и открытых водах у берегов Крыма. В открытом море зоопланктон собирали на шельфе и в глубоководных районах. Основные районы исследований представлены на рис. 2.1.

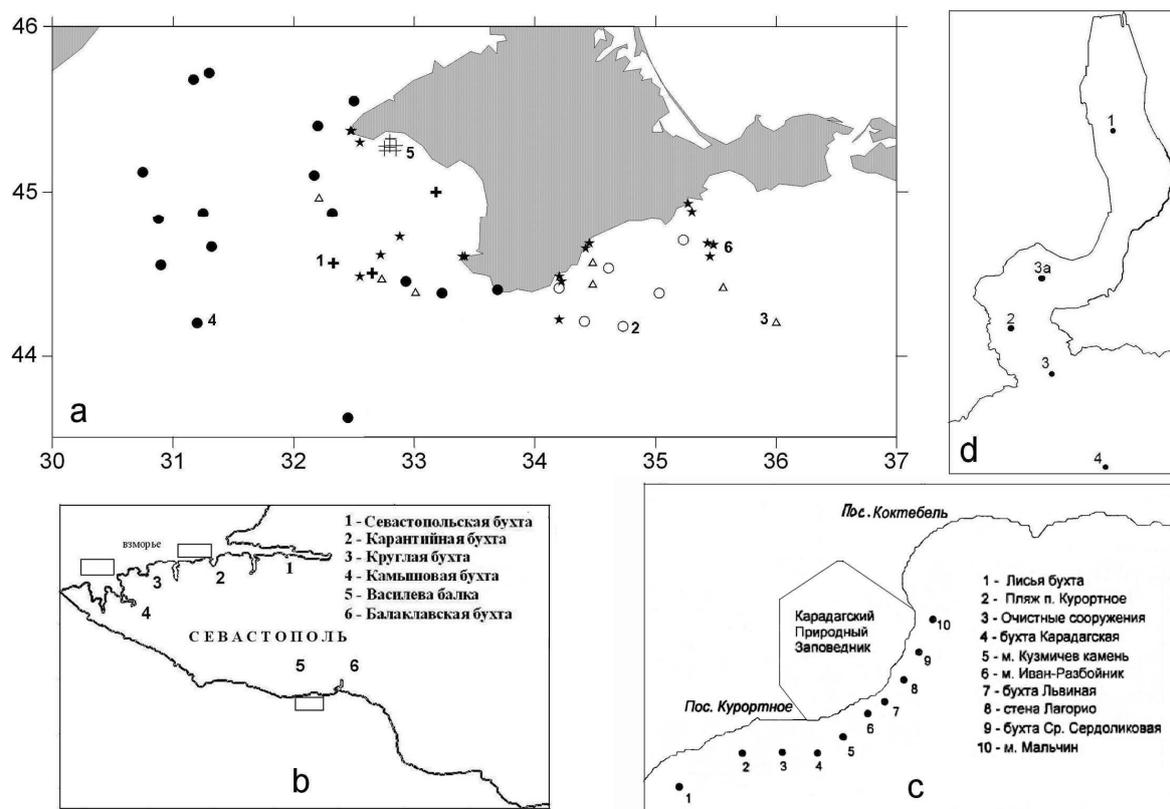


Рис. 2.1. Районы исследований зоопланктона у крымского побережья: а – открытые районы (1 - январь, 2 - апрель, 3 – август, 4 – ноябрь, 1995 г.; 5 – март и октябрь 1998 г.; 6 - март 1999 г.); б – побережье у Севастополя (квадратами обозначены районы полигонов), с – акватория Карадагского заповедника, d – Балаклавская бухта.

Fig. 2.1. Sampling sites in the Black Sea near the Crimean coast: a – offshore waters (1 - January, 2 - April, 3 - August, 4 - November, 1995; 5 – March and October 1998, 6 - March, 1999) and b - shallow coastal region near Sevastopol (the polygons are marked by squares), c – coastal waters of the Karadag natural reservation, d – the Balaklava Bay

Прибрежные районы. Сравнительный анализ материалов, полученных в 1982 - 1983 гг. в районе Севастополя на Камышовском разрезе, показал, что среднегодовая биомасса

зоопланктона в этом районе практически не изменилась по сравнению с 60-ми годами (табл. 2.5) [27].

Таблица 2.5. Сезонные изменения биомассы ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) зоопланктона на взморье крымского побережья (Камышовский разрез) в 60-х годах (по [27]) и в 80-х годах 20-го столетия

Table 2.5. Seasonal zooplankton biomass ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) changes on the Crimean shelf (Kamishov's transect) in the 60-ties (after [27]) and in the 80-ties of 20th century

Таксономические группы	Сезоны				
	зима	весна	лето	осень	средне-годовая
Суммарная в 1960 г.	125.6	340.4	319.7	111.0	224.2
Суммарная в 1980 г.	122.9	562.6	126.8	44.7	214.1
В том числе					
копеподы	12.9	39.7	38.6	15.8	26.8
прочие	3.0	5.9	16.6	12.0	9.3
ноктилюка	107.3	517.0	71.5	16.1	178.0

Сопоставление многолетних данных с нашими материалами выявило, что максимумы в развитии зоопланктона иногда смещались во времени. Так, по нашим данным биомасса зоопланктона весной была выше, а летом и осенью ниже, чем в 70-е годы. Отмечены изменения в структуре зоопланктонного сообщества. За эти годы доля ноктилюки в среднегодовой биомассе зоопланктона увеличилась с 71 до 83 %, а копепод снизилась с 26 до 21 %. Возможно, эти различия связаны с использованием разных орудий лова в этих исследованиях: планктометра конструкции В. Н. Грезе с фильтром из газа № 69 и сети Джеди с газом № 49. Сеть не полностью улавливала младшие стадии развития копепод.

Акватория в районе Василевой балки (см. полигон 5 около Балаклавской бухты). Исследования проводили с 1981 по 1994 г. Зоопланктон собирали в каждый сезон на пяти постоянных станциях, облавливая слой 0 - 10 м. Поскольку лидирующей группой в биомассе зоопланктона были копеподы, им уделено особое внимание.

Тренд изменений биомассы копепод до середины 80-х годов был положительным. Начиная с 1986 г., биомасса зоопланктона стала снижаться, достигнув минимальных величин в начале 90-х годов (рис. 2.2).

Летом 1987 г. на фоне общего снижения биомассы копепод изменилось соотношение видов в планктоне. Так, резко снизилась доля видов, являющихся обычными обитателями поверхностного слоя: *P. parvus*, *O. nana* и теплолюбивого *C. ponticus*, массовое развитие которых раньше наблюдалось в этот сезон. Доля всех теплолюбивых видов оставалась крайне низкой в течение последующих лет. В 1987 г. резко снизилась численность *O. nana*, одной из доминирующих копепод в 60-х - 70-х годах. Летом следующего, 1988-го года, ее численность восстановилась до прежних величин, но уже осенью этого же года рачки были представлены единичными экземплярами. Начиная с 1989 г., они не встречались в этом районе. Исчезновение *O. nana* и резкое уменьшение биомассы теплолюбивых видов копепод привело к доминированию в планктоне прибрежья *A. clausi*.

Падение биомассы зоопланктона, изменение видового разнообразия и структуры таксоцены копепод совпало с увеличением в Черном море численности гребневика-вселенца *M. leidy*. В 1987 г. у берегов Крыма находили только одиночные особи мнемипсиса. В 1988 г. он стал массовым, и его численность в акватории Севастополя изменялась от 7.3 (бухта Казачья) до 30 - 50 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$ (Камышовая бухта) [45]. В районе Судака эти величины были значительно выше [67].

Данные, полученные в разные годы в Севастопольской бухте, свидетельствуют о сходных тенденциях в изменении биомассы зоопланктона летом (табл. 2.6).

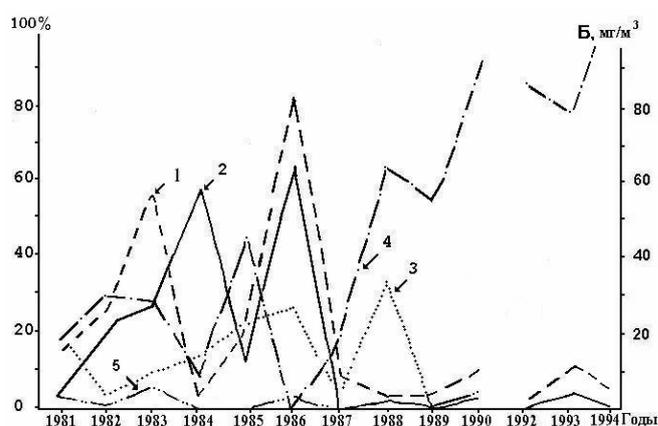


Рис. 2.2. Биомасса ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) копепод и соотношение видов (%) в районе Василевой балки летом: 1 - биомасса, 2 - *Paracalanus parvus*, 3 - *Oithona nana*, 4 - *Acartia clausi*, 5 - *Centropages ponticus* (данные до 1993 г. взяты из [45])

Fig. 2.2. Copepods biomass (mg m^{-3}) and species relations (%) in the region of the Vasilev gully in summer: 1 - biomass, 2 - *Paracalanus parvus*, 3 - *Oithona nana*, 4 - *Acartia clausi*, 5 - *Centropages ponticus* (the data under 1993 were taken from [45])

Таблица 2.6. Изменения биомассы зоопланктона ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) летом в Севастопольской бухте на акватории у Константиновского равелина

Table 2.6. Zooplankton biomass ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) changes in the Sevastopol Bay near Konstantin fort in summer

Год, месяц	Биомасса, $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$	Автор
Июль 1976	200	[62]
Август 1983	650	[5]
Июль 1988	1370	[94]
Июль 1989	135	[94]
Июль 1990	660	[94]
Июнь 1995	148	[110]
Июль 1998	10	[89]
Август 2000	332	Наши данные
Август 2001	566	Наши данные

В 1983 г/ в бухте, также как и в прибрежной акватории у Василевой балки, отмечено повышение биомассы зоопланктона, когда по уровню количественного развития зоопланктона бухта стала характеризоваться как мезотрофная [5]. Однако, в отличие от прибрежья, биомасса зоопланктона в бухте нарастала до 1988 г. включительно.

Резкое падение биомасса зоопланктона в бухте, когда она снизилась на порядок, составив лишь $136 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ [94], наблюдалось позже, в 1989 г.

На протяжении 90-х годов уровень количественного развития зоопланктона в бухте был низким [129], а наблюдавшееся повышение величины биомассы в 1990 г. авторы [89] никак не объясняют. Материалы, полученные в 2000 - 2001 гг., свидетельствуют об увеличении биомассы зоопланктона до уровня 1983 г.

Балаклавская бухта находится рядом с Василевой балкой, что позволило проследить тенденции дальнейшего изменения основных показателей зоопланктона в этом регионе. Исследования в бухте проводили в 1998 г. и с сентября 2000 г. по август 2001 г. Зоопланктон собирали в верхнем 10-метровом слое на 4 станциях один - два раза в месяц. Основные результаты приведены в табл. 2.7. Для сравнения использованы данные, полученные в один и тот же месяц, но в разные годы.

В целом, уровень развития зоопланктона в 2001 г. был ниже, чем в 1998 г., а отмеченная в апреле 2001 г. более высокая суммарная численность зоопланктона была связана с массовым развитием коловраток. Среднегодовая численность суммарного зоопланктона и отдельно копепод, рассчитанная за период с июля 2000 г. по июнь 2001 г. включительно, составила в Балаклавской бухте 1212 и $1940 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-3}$, соответственно.

Таблица 2.7. Численность (экз.·м⁻³) зоопланктона в Балаклавской бухте в 1998 и 2001 гг.
Table 2.7. Zooplankton abundance (ind.·m⁻³) in the Balaklava Bay in 1998 and 2001

Месяц	Годы			
	1998		2001	
	копеподы	суммарный зоопланктон	копеподы	суммарный зоопланктон
Январь	2066	2084	1336	1750
Февраль	1402	1473	863	1295
Март	7453	7795	1575	2391
Апрель	2573	3932	1442	6787
Май	441	5655	92	184
Июнь	293	1252	78	224
средняя	2371	3698	898	2105

Акватория Карадагского природного заповедника. Исследования зоопланктона в этом районе, начатые в 1987 г. [80], были продолжены в 1999 и 2001 гг. Пробы зоопланктона собирали в верхнем 10-метровом слое на 10 станциях, расположенных вдоль береговой зоны заповедника от мыса Мальчин до бухты Лисья над глубинами 15 – 20 м, как правило, два раза в месяц. В 2001 г. работы велись в первой половине года и только на пяти станциях.

Среднегодовые величины численности и биомассы зоопланктона в разных бухтах Карадагского заповедника в 1999 г. приведены в табл. 2.8. Минимальная численность суммарного зоопланктона (без учета меропланктона) - 973 экз.·м⁻³ - зарегистрирована у Кузмичева камня, а максимальная (1335 экз.·м⁻³) - в Курортной бухте. Колебания биомассы составляли от 21.7 мг·м⁻³ в районе очистных сооружений до 32.4 мг·м⁻³ в Сердоликовой бухте, т. е. среднегодовые величины численности и биомассы зоопланктона различались между собой в 1.3 и 1.5 раза соответственно. Величины численности кормового зоопланктона также отличались в 1.5 раза - от 826 до 1244 экз.·м⁻³, в то время как по биомассе эти различия были большими – в 2.5 раза (от 10.7 до 25.7 мг·м⁻³).

Количественные показатели отдельных

групп зоопланктона в разных бухтах различались в большей степени.

В целом, прибрежные воды в районе биостанции от Кузмичева камня до очистных сооружений характеризовались пониженными величинами биомасс зоопланктона, по сравнению с остальной акваторией. При сопоставлении количественных характеристик зоопланктона, полученных в одни и те же сезоны 1999 и 2001 гг., установлено, что в целом по району в зимне-весенний период средние величины биомассы составляли 8.4 и 10.4 мг·м⁻³, а численности - 878 и 1750 экз.·м⁻³ соответственно. Численность зоопланктона в 2001 г. увеличилась вдвое, в то время как биомассы различались незначительно. Это свидетельствовало об уменьшении средних размеров планктонных организмов, что было связано с обилием в 2001 г. науплиев копепод и коловраток.

Нами отмечена синхронность изменения количественных показателей зоопланктона в разных бухтах Карадага. Как показали исследования 2001 г., пики численности рачкового и суммарного зоопланктона, также как и их биомассы, не совпадали во времени. Этот сдвиг мог составлять два и более месяцев (рис. 2.3).

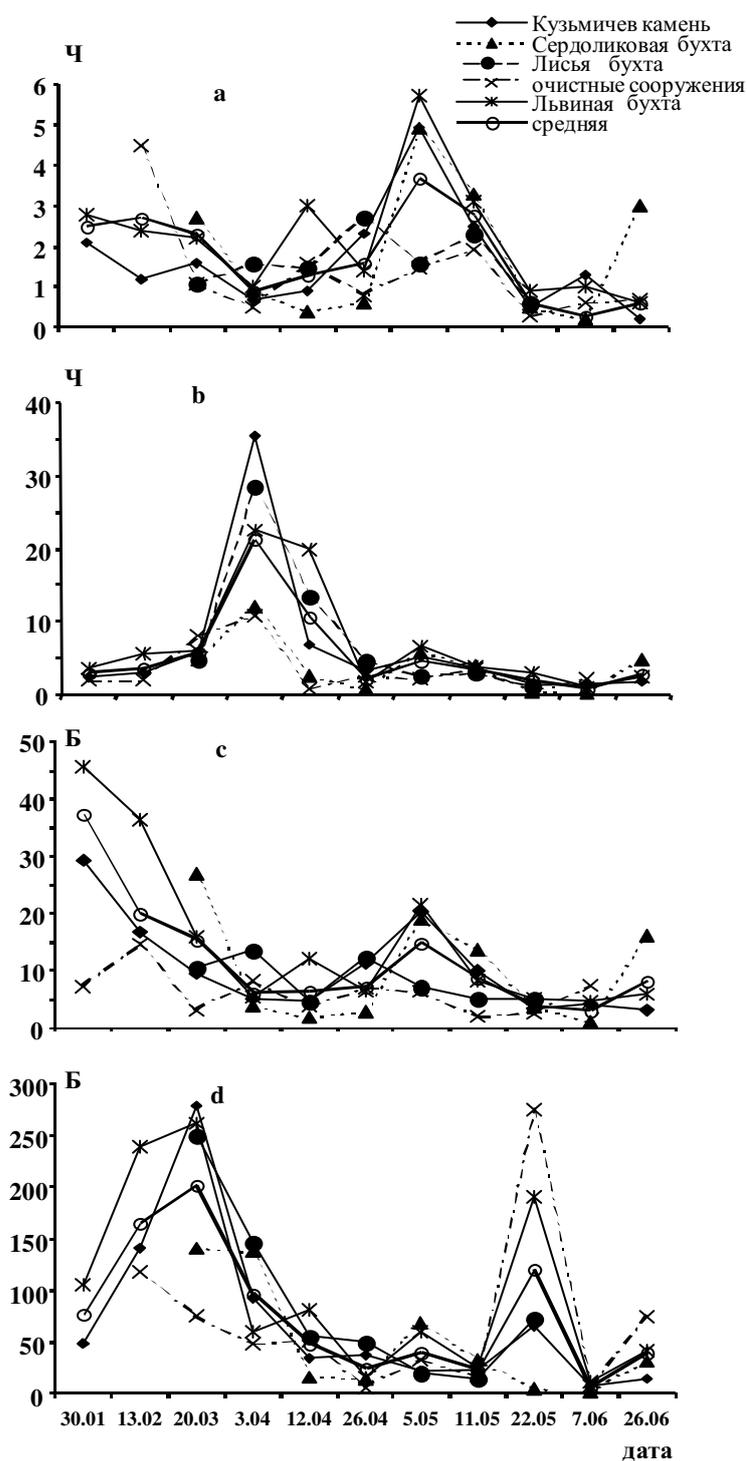


Рис. 2.3. Численность (Ч, тыс. экз. \cdot м⁻³ - а, б) и биомасса (Б, мг \cdot м⁻³ - с, д) соответственно рачкового и суммарного зоопланктона в районе Карадага в 2001 г.

Fig. 2.3. Crustaceans and total zooplankton abundance (Ч, 10³·ind \cdot м⁻³ - а, б) and biomass (Б, mg \cdot м⁻³ - с, д) near Karadag in 2001

Максимальная биомасса зоопланктона у Карадага в 1987 г. в слое 0 – 10 м достигала 71.5 мг \cdot м⁻³ [80] и была близка к показателям 40-х - 50-х годов [6, 59]. Исследования, выполненные в 1990-е годы, выявили резкое снижение численности зоопланктона, по сравнению с 1980-ми годами. В 1996 г. средняя за вегетационный период биомасса кормового зоопланктона составила 5.5 мг \cdot м⁻³ [44]. За десять лет, с 1987 по 1996 гг., численность и биомасса ведущей группы зоопланктона - копепод - снизились на порядок (табл. 2.9).

Исследования, проведенные в этом же районе в 1999 г., свидетельствуют об увеличении биомассы как кормового зоопланктона, так и отдельных групп - копепод, ветвистоусых рачков, сагитт.

Таблица 2.8. Среднегодовая численность (Ч, экз.·м⁻³) и биомасса (Б, мг·м⁻³) основных групп зоопланктона в бухтах Карадагского заповедника
 Table 2.8. Annual zooplankton abundance (Ч, экз.·м⁻³) and biomass (Б, мг·м⁻³) in the bays of the Karadag nature reserve

Вид	Ч* Б	Кузьмичев камень n=20	Бухта Сердо- ликовая n=17	Скала Лагорио n=19	Очистные сооружения n=20	Бухта Лисья n=19	Бухта Львиная n=15	Бухта Разбойник n=15	Мыс Мальчин n=13	Карадаг- кая бухта n=14	Бухта Курортная n=14	Средняя по району
<i>Acartia clausi</i>	Ч	157.73	125.53	167.92	157	258.05	161.57	78.73	270.99	182.57	232.96	179.31
	Б	1.10	1.32	1.61	0.86	2.80	1.30	0.90	2.70	1.41	1.40	1.54
<i>A. tonsa</i>	Ч	53.03	112.74	69.45	115.18	99.35	90.40	103.47	83.21	70.57	107.50	90.49
	Б	0.38	0.83	0.36	0.87	0.55	0.54	0.59	0.79	0.41	0.64	0.59
<i>Calanus euxinus</i>	Ч	12.51	7.24	38.91	16.86	13.79	15.00	5.07	31.84	9.43	4.14	15.48
	Б	0.17	0.02	0.37	0.22	0.39	0.38	0.13	0.17	0.16	0.19	0.22
<i>Centropages ponticus</i>	Ч	67.28	106.15	86.44	135.12	129.35	71.63	99.27	160.76	48.71	174.00	107.87
	Б	1.30	2.84	1.68	2.73	2.93	1.27	1.56	3.54	0.65	3.31	2.18
<i>Evadne spinifera</i>	Ч	7.17	4.56	4.45	14.38	8.16	6.00	6.17	13.23	7.93	9.82	8.19
	Б	0.25	0.16	0.16	0.50	0.29	0.21	0.22	0.46	0.23	0.34	0.28
<i>Harpacticoidae</i>	Ч	0.85	1.41	0.95	0.93	0.56	10.53	5.90	0.46	2.11	0.43	2.41
	Б	0.02	0.02	0.03	0.02	0.01	0.32	0.18	0.01	0.03	0.01	0.06
<i>Noctiluca scintillans</i>	Ч	145.84	210.65	229.24	80.55	87.12	231.43	229.90	132.69	213.86	127.43	168.87
	Б	9.77	14.17	15.99	5.89	6.94	15.56	15.70	9.89	13.93	8.40	11.62
<i>Oicopleura dioica</i>	Ч	23.72	16.00	16.08	21.40	51.41	12.47	22.33	40.24	18.07	27.43	24.91
	Б	0.25	0.16	0.13	0.30	0.68	0.15	0.29	0.48	0.27	0.37	0.31
<i>Oithona similis</i>	Ч	72.13	131.94	87.60	89.43	136.15	99.43	85.53	23.42	147.96	106.04	97.96
	Б	0.36	0.62	0.40	0.41	0.65	0.45	0.43	0.12	0.68	0.52	0.46
<i>Paracalanus parvus</i>	Ч	219.52	88.03	218.46	177.49	272.58	156.30	162.53	304.36	156.57	147.96	190.38
	Б	2.03	0.84	2.18	1.63	2.75	1.50	1.42	3.11	1.46	1.44	1.84
<i>Penilia avirostris</i>	Ч	45.78	44.91	26.65	75.12	77.54	59.10	103.60	55.12	66.29	143.57	69.77
	Б	1.60	1.53	0.93	2.63	2.71	2.07	3.63	1.92	1.99	5.00	2.40

Продолжение табл. 2.8
Table 2.8 (contnd)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Pleopis poly-</i>	Ч	35.03	24.32	32.87	17.90	53.25	16.77	41.50	50.90	52.11	33.75	35.84
<i>phemoides</i>	Б	0.32	0.22	0.30	0.16	0.48	0.15	0.37	0.46	0.47	0.30	0.32
<i>Pseudevadne</i>	Ч	60.91	128.24	30.82	84.51	50.82	70.67	63.67	130.65	64.29	112.50	79.71
<i>tergestina</i>	Б	1.61	4.20	0.91	3.38	1.97	2.00	1.36	4.30	1.71	4.18	2.56
<i>Pseudocalanus</i>	Ч	50.76	49.71	47.84	61.35	81.63	94.50	68.37	0.69	43.21	112.21	61.03
<i>elongatus</i>	Б	0.87	0.82	0.84	1.27	2.34	1.75	1.82	0.01	0.80	1.96	1.25
<i>Sagitta setosa</i>	Ч	15.17	4.12	5.61	9.13	9.29	3.93	6.60	17.77	2.71	4.14	7.85
	Б	1.33	0.27	1.28	0.81	1.68	0.92	0.29	1.66	0.15	0.59	0.90
Зоопланктон	Ч	972.73	1085.59	1065.18	1057.21	1332.01	1112.73	1088.63	1321.45	1085.00	1335.25	1145.58
	Б	25.03	32.40	31.78	21.72	32.18	31.37	31.41	31.84	24.32	30.05	29.21
Кормовой	Ч	826.46	874.53	836.03	977.08	1244.63	880.87	858.47	1188.22	871.66	1206.79	976.47
зоопланктон	Б	11.67	14.04	11.21	15.84	25.68	13.03	13.32	20.20	10.68	20.43	15.61

* - Ч – численность (abundance); Б – биомасса (biomass)

Таблица 2.9. Биомасса ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) зоопланктона в слое 0 - 10 м в акватории Карадагского природного заповедника в разные годы

Table 2.9. Zooplankton biomass ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) in 0 - 10 m layer in inshore waters of the Karadag nature reservation in the different years

Таксономическая группа	Годы			
	1987*	1988*	1996**	1999**
Copepoda	42.4	18.6	1.5	7.7
Branchiopoda	18.7	1.7	0.6	7.6
<i>Oicopleura dioica</i>	0.02	0.4	0.4	0.3
<i>Sagitta setosa</i>	1.8	0.01	0.2	1.2
Личинки донных животных	3.9	4.5	2.3	не учитывали
Rotatoria	0	0	0.6	0
<i>Noctiluca scintillans</i>	1.5	791.5	30.9	15.0
Суммарный зоопланктон	68.5	816.5	36.5	31.7
Кормовой зоопланктон	67.0	25.0	5.6	16.7

* - летом; ** - за вегетационный период.

Следует отметить, что среднегодовые величины численности зоопланктона в районе Карадага в 1999 г. и в Балаклавской бухте в 2000 – 2001 гг. оказались близкими между собой, и одновременно превосходили таковые в прибрежных районах Крыма начала и середины 90-х годов.

Таким образом, проведенные исследования позволили охарактеризовать уровень количественного развития зоопланктона в прибрежной зоне моря у берегов Крыма. Они показали, что после 1988 г. суммарная биомасса копепод уменьшилась на порядок. Это привело к тому, что летом концентрации кормового зоопланктона оказались настолько низкими, что он стал малодоступным для личинок и молоди рыб. Подтверждением этому служит высокий процент пустых кишечника у личинок рыб в эти годы [107]. В конце 90-х годов количество зоопланктона постепенно увеличивалось, о чем свидетельствуют материалы 1998 - 1999 гг. Эта тенденция сохранилась и в 2000 и в 2001 гг. (табл. 2.6; рис. 2.3).

Открытые районы моря. Исследования в открытых районах моря у берегов Крыма проводили в разных районах (рис. 2.1; табл. 2.3).

На рис. 2.4 приведены результаты исследований зоопланктона на взморье у Севастополя в 1994 - 1995 гг. (полигон в районе Карантинной бухты, на котором станции располагались на расстоянии 0.5, 1 и 2 мили от берега в направлении открытого моря). Среднегодовые величины количественного развития зоопланктона были низкими. Среднегодовая биомасса, рассчитанная по трем станциям, составила $57.92 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, при этом на долю копепод приходилось только $3.14 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. Основной вклад в суммарную биомассу вносила ноктилюка - $42.98 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. Ее биомасса в период максимального развития превысила $1 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$ (рис. 2.4 d). Максимальная биомасса копепод наблюдалась в середине июля, когда она достигла $20 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ (рис. 2.4 c).

Среднегодовая биомасса зоопланктона, полученная в эти годы, оказалась в 5 раз ниже величин, отмечаемых в этом же районе в 1960-х и 1980-х годах (табл. 2.5).

Таким образом, в 90-е годы прошлого столетия у берегов Крыма наблюдалось резкое уменьшение биомассы зоопланктона, что по времени совпало с массовым развитием миемопсиса.

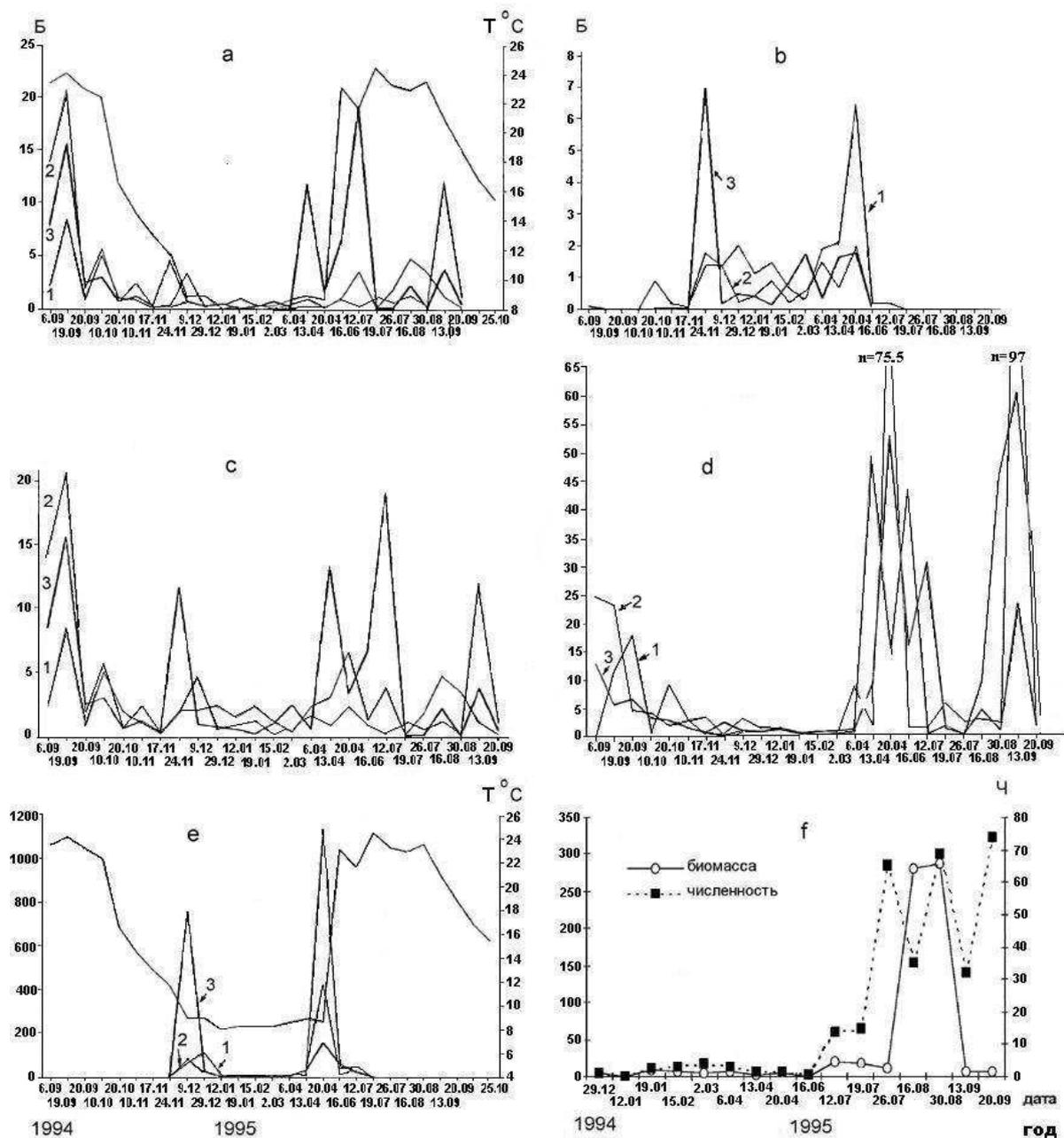


Рис. 2.4. Биомасса (Б, $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) эпипланктонных (а) и батипланктонных (б) видов копепод, всех копепод (с), группы "прочие" без ноктилюки (д), ноктилюки (е) и биомасса (Б, $\text{г}\cdot\text{м}^{-3}$), численность (Ч, $\text{экз}\cdot\text{м}^{-3}$) мнемипсиса (ф) на взморье у Севастополя в 1994 - 1995 гг. в слое 0 - 10 м (Т - температура воды, 1, 2, 3 - на разных станциях)

Fig. 2.4. Epiplankton (a) and batiplankton (b) copepods species, total copepods (c), other planktonic groups without seasparkle (d), *Noctiluca scintillans* (e) biomass ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) and *Mnemiopsis* (f) biomass (Б, $\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$), abundance (Ч, $\text{ind}\cdot\text{m}^{-3}$) near Sevastopol during the period 1994 - 1995 in 0 - 10 m layer (Т - temperature, 1, 2, 3 at the different station)

Рассмотрим динамику биомассы зоопланктона и гребневиков на взморье в эти годы. Численность и биомасса мнемииопсиса в 1994 - 1995 гг. были определены на одной из трех станций с той же периодичностью, что и для зоопланктона (рис. 2.4 f). Численность мнемииопсиса зимой, весной и в начале лета была низкой. С середины июля она стала медленно увеличиваться за счет начавшего размножения животных. В конце июля, когда наблюдался максимальный прогрев воды, численность мнемииопсиса резко возросла за счет размножения, при этом его биомасса мало увеличилась, так как в планктоне преобладали мелкие особи (доля размерной группы < 0.5 см составила 99 % от общей численности животных в пробе). Зоопланктон отреагировал на увеличение численности гребневиков резким снижением своей биомассы. В середине августа на взморье наблюдалось понижение температуры воды, что привело к снижению численности мнемииопсиса вдвое. Это, по-видимому, связано с уменьшением темпов размножения гребневика, так как на долю животные размером от 0.5 до 2 см теперь приходилось около 50 % общей численности мнемииопсиса. Биомасса, напротив, продолжала нарастать, достигнув максимума в конце августа; в планктоне появились крупные особи. В сентябре при значительных колебаниях численности мнемииопсиса, его биомасса была низкой, что связано с преобладанием мелких особей. Увеличение его численности сопровождалось появлением на взморье мелких особей. Биомасса зоопланктона при этом оставалась низкой. Снижение численности мнемииопсиса в середине сентября наблюдалось на фоне понижения температуры воды и совпало с появлением на взморье ноктилюки, которая в это время года обитает в более глубоких и холодных слоях воды и появляется в верхнем 10-метровом слое при активизации сгонной циркуляции. Из проведенных исследований сле-

дует, что в 1995 г. пик размножения мнемииопсиса наблюдался в конце июля.

A. tonsa - новый вид для черноморской экосистемы, исследования его динамики в открытых районах моря у берегов Крыма не проводились, поэтому остановимся подробно на характеристике его распределения на взморье у Севастополя (по материалам 1996 - 1997 гг.). Максимальная численность *A. tonsa* наблюдалась в летнее время на ближайшей к берегу станции и составила 512 экз.·м⁻³ в верхнем 10-метровом слое, что значительно превысило количество аборигенной *A. clausi* на этой станции (рис. 2.5).

По мере удаления от берега в открытое море численность *A. tonsa* уменьшалась, а *A. clausi*, наоборот, возрастала [139]. Такое распределение хорошо согласуется с экологическими особенностями этих двух видов [132]. *A. tonsa* более толерантна по отношению к солености, но ее развитие лимитируется низкой температурой. В отличие от нее, *A. clausi* эвритермный и более стеногалинный вид. Период его интенсивного развития начинается при более низкой температуре, и соответственно раньше, чем *A. tonsa*. По-видимому, разным отношением к температуре и солености объясняется более высокая численность *A. tonsa* в летнее время на станции, ближайшей к берегу, и снижение ее численности по мере продвижения в открытое море.

Рачки черноморской популяции *A. tonsa* отличаются по своим размерам от особей, обитающих в Мраморном море, где этот вид, как показали наши исследования в 1996 г. [158], также был массовым. Рачки из Мраморного моря (самки 1.011±0.27 и самцы 0.924±0.032 мм) крупнее черноморских (самки 0.879±0.032 и самцы 0.812±0.021 мм). Эти различия в размерах достоверны, что позволило считать, что черноморская популяция существует независимо от мраморноморской.

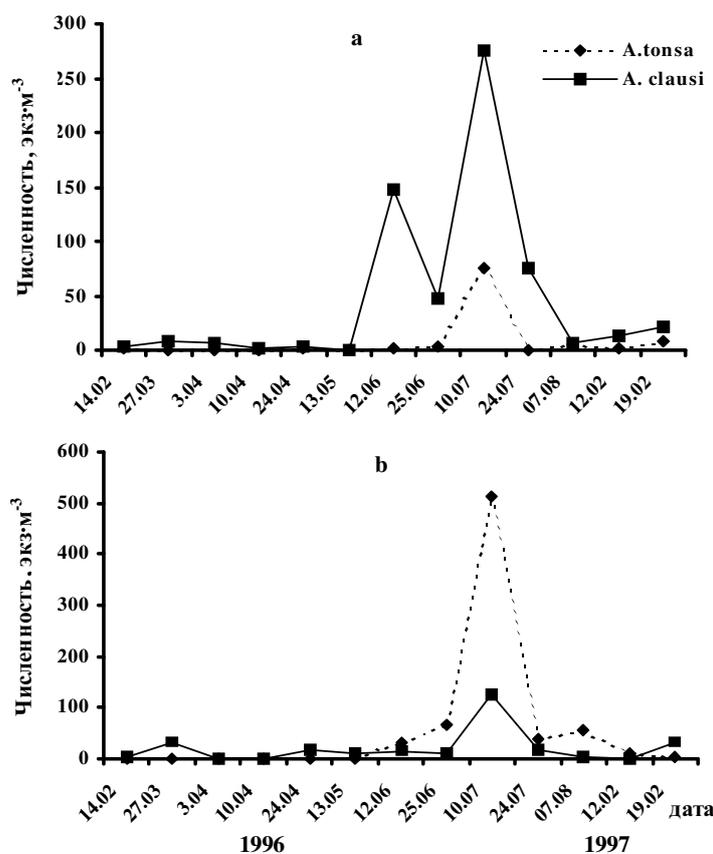


Рис. 2.5. Соотношение численности (экз·м⁻³) *Acartia tonsa* и *A. clausi* в зависимости от удаления от берега (а – 2 и b – 0.5 мили от берега) по [139]

Fig. 2.5. Relation of *Acartia tonsa* and *A. clausi* abundance (ind·m⁻³) at the different distance from shore (a – 2 and b – 0.5 miles out of the shore) after [139]

Известно, что теплолюбивые виды, общие для Черного и Средиземного морей, в Черном море имеют меньшие размеры [138], поэтому следовало ожидать, что *A. tonsa*, будучи теплолюбивым видом, также должна стать мельче в Черном море. Полученные данные свидетельствуют о том, что в Черном море сформировалась своя популяция вида-вселенца *A. tonsa*.

Наиболее полные исследования зоопланктона в открытых районах моря у берегов Крыма, охватившие все сезоны года, были проведены в 1995 г [43, 66].

Станции располагались на разном удалении от берега (рис. 2.1 а), что позволило охарактеризовать уровень развития зоопланктона над шельфом, свалом глубин и в глубоководной части.

В табл. 2.10 приведены количественные показатели основных групп зоопланктона

в январе 1995 г. в слоях 0 – 30 и 0 – 150 м. В верхнем 30-метровом слое численность и биомасса копепоид на шельфе были выше, чем в глубоководье, в основном за счет холодолюбивых видов - калянуса и псевдокалянуса. У других видов копепоид количественные показатели в обоих районах мало различались.

Во всем слое обитания, как и в слое 0 – 30 м, суммарная численность копепоид была выше на шельфе, тогда как максимальная биомасса отмечена в открытом море, в основном за счет калянуса. Распределение отдельных видов копепоид, в целом, отражало распределения суммарных показателей численности и биомассы этой группы животных, а наблюдаемые различия были не существенными.

Другие представители зоопланктона распределялись следующим образом. Ойкоплевры предпочитали держаться на станциях, находящихся ближе к берегу, а

Таблица 2.10. Численность (Ч, тыс. экз. \cdot м⁻²) и биомасса (Б, г \cdot м⁻²) зоопланктона у берегов Крыма в январе 1995 г.

Table 2.10. Zooplankton abundance (Ч, ind. \cdot 10³ \cdot м⁻²) and biomass (Б, g \cdot м⁻²) near the Crimean coast in January 1995

Виды	Шельф				Глубоководные районы			
	в слое 0 - 30 м		в слое обитания		в слое 0 - 30 м		в слое 0 - 150 м	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы (с науплиями)	27.01	0.38	27.39	0.64	7.49	0.13	19.68	1.13
<i>Calanus euxinus</i>	7.21	0.16	4.29	0.35	0.96	0.06	6.78	0.91
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	15.10	0.19	16.60	0.26	3.82	0.05	7.33	0.18
<i>Paracalanus parvus</i>	0.80	0.01	4.10	0.03	1.14	0.01	2.88	0.02
<i>Acartia clausi</i>	1.30	0.01	1.50	0.01	0.66	0.01	0.75	0.02
<i>Oithona similis</i>	1.20	0.006	0.90	0.005	0.87	0.004	1.95	0.01
Branchiopoda	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oicopleura dioica</i>	0.30	0.004	0.40	0.004	0	0	0	0
<i>Sagitta setosa</i>	0.01	0.10	0	0	0.60	0.07	0.14	0.32
Личинки бентосных животных	4.00	0.02	2.60	0.01	2.69	0.014	1.05	0.005
<i>Noctiluca scintillans</i>	1.40	0.14	4.90	0.56	0.23	0.03	0.02	0.002
<i>Pleurobrachia pileus</i>	0	0	0.03	10.84	0.005	0.89	0.05	21.77
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0.12	590.02	0.13	590.02	0.13	724.40	0.33	1562.90
<i>Aurelia aurita</i>	0	0	0	0	0.005	157.14	0.005	157.14
Всего	32.72	623.30	35.45	602.08	11.11	882.66	21.27	1743.27
в том числе желетелых	1.52	591.68	5.06	601.42	0.37	882.46	0.40	1741.81

сагитты - в глубоководных районах моря. Численность и биомасса ноктилюки и личинок бентосных животных, которые были представлены только двусторчатыми моллюсками, оказалась выше на шельфе. Ветвистоусые рачки в это время года в пробах отсутствовали. Медузы были обнаружены только в открытом море. Численность гребневика мнemiопсиса была почти одинаковой на шельфе и в глубоководье, тогда как его биомасса увеличивалась по мере удаления от берега. Биомасса гребневика *P. pileus* была выше в глубоководных районах, тогда как его численности мало различались. В целом, во всем слое обитания численность кормового зоопланктона выше на шельфе, а биомасса - в глубоководье.

Количественные показатели основных групп зоопланктона в апреле 1995 г. в слоях 0 - 30 и 0 - 150 м приведены в табл. 2.11. В верхнем 30-метровом слое при равной суммарной

численности копепоид в глубоководье и на шельфе, их биомасса в глубоководной части моря оказалась почти вдвое выше. В январе, напротив, она была выше на шельфе. Как на шельфе в январе, так и в глубоководных районах моря в апреле более высокие величины биомассы копепоид определялись холодолюбивыми видами - калянусом и псевдокалянусом. При одинаковой численности копепоид в этих зонах доля науплиев на шельфе была выше по сравнению с глубоководными районами моря. Однако другие виды, в частности, паракалянус, сагитта, ойкоплевра и даже личинки бентосных животных были более многочисленными в глубоководных районах моря.

Это может быть связано с тем, что работы велись у южного берега Крыма, где большие глубины подходят почти к самому берегу и поэтому личинки донных животных,

в частности двустворчатых моллюсков, в большом количестве выносятся сгонными течениями с узкого шельфа в открытое море. Кроме того, возможен принос этих животных течением из районов с их большей концентра-

цией. На шельфе у ноктилюки наблюдались более высокие величины, как численности, так и биомассы, а у мнемииопсиса - только численности.

Таблица 2.11. Численность (Ч, тыс. экз. \cdot м⁻²) и биомасса (Б, г \cdot м⁻²) зоопланктона у берегов Крыма в апреле 1995 г.

Table 2.11. Zooplankton abundance (Ч, ind. \cdot 10³·m⁻²) and biomass (Б, g·m⁻²) near the Crimean coast in April 1995

Виды	Шельф				Глубоководные районы			
	в слое 0 - 30 м		в слое обитания		в слое 0 - 30 м		в слое 0 - 150 м	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы (+ науплии)	40.68	0.72	135.80	8.26	40.85	1.34	115.85	8.78
<i>Calanus euxinus</i>	9.81	0.41	29.29	6.22	13.38	0.78	16.27	6.68
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	15.69	0.23	92.76	1.82	15.20	0.44	73.50	1.54
<i>Paracalanus parvus</i>	1.43	0.01	1.22	0.01	2.47	0.02	4.00	0.03
<i>Acartia clausi</i>	4.04	0.06	10.57	0.19	5.67	0.10	18.83	0.51
<i>Oithona similis</i>	1.72	0.01	1.97	0.01	1.50	0.006	3.08	0.02
<i>Centropages ponticus</i>	0	0	0	0	0	0	0.17	0.001
Branchiopoda	3.14	0.03	8.42	0.083	3.04	0.05	5.70	0.08
<i>Oicopleura dioica</i>	0.14	0.002	0.29	0.004	0.67	0.01	0.57	0.01
<i>Sagitta setosa</i>	0.01	0.05	0.33	1.66	0.03	0.10	0.22	1.17
Личинки бентосных животных	2.69	0.01	10.90	0.06	4.21	0.02	10.51	0.06
<i>Noctiluca scintillans</i>	27.10	2.80	77.85	7.23	15.78	1.70	63.50	5.94
<i>Pleurobrachia pileus</i>	0	0	0.038	43.70	0.003	0.07	0.08	89.00
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0.17	538.00	0.31	1505.00	0.10	802.00	0.14	1044.00
<i>Aurelia aurita</i>	0.001	54.20	0.001	54.20	0.003	10.03	0.003	658.00
Всего	116.51	596.53	370.09	1628.45	102.91	816.67	312.42	1815.82
в том числе желтелых	0.17	592.00	0.69	1602.90	0.102	812.10	0.22	1791.00

Во всем слое обитания численность холодолюбивых копепод - калянуса и псевдокалянуса также оказалась выше на шельфе, а величины биомасс различались незначительно. Численность и биомасса ойкоплевры во всем слое, как и в слое 0 - 30 м, была выше в глубоководных районах, а ноктилюки - на шельфе. У сагитт же их количественные показатели в слое обитания, в отличие от верхнего 30-метрового слоя, оказались выше на шельфе. В целом, численность кормового зоопланктона в слое обитания была выше на шельфе, тогда как биомасса на шельфе и в глубоководных районах моря различалась незначительно.

Весной биомасса и численность мнемииопсиса были выше на шельфе.

Количественные показатели основных групп зоопланктона в августе 1995 г. в слоях 0 - 30 и 0 - 150 м приведены в табл. 2.12. В верхнем 30-метровом слое более высокие величины численности и биомассы практически всех видов копепод отмечены над свалом глубин. Аналогичное распределение копепод было и во всем слое обитания. Что касается других групп животных, то у сагитт и личинок бентосных животных более высокие показатели в слое 0 - 30 м наблюдались также над свалом глубин.

Таблица 2.12. Численность (Ч, тыс. экз.·м⁻³) и биомасса (Б, г·м⁻³) зоопланктона у берегов Крыма в августе 1995 г.
Table 2.12. Zooplankton abundance (N, ind·10³·m⁻³) and biomass (B, g·m⁻³) near the Crimean coast in August 1995

Виды	Шельф						Свал глубин						Глубоководные районы						
	в слое 0 – 30 м			в слое обитания			в слое 0 – 30 м			в слое 0 – 150 м			в слое 0 – 30 м			в слое 0 – 150 м			
	Ч	Б		Ч	Б		Ч	Б		Ч	Б		Ч	Б		Ч	Б		
Копеподы (с науплиями)	2.23	0.06		39.10	5.00		56.60	1.59		113.03	16.19		22.57	0.61		86.24			11.17
<i>Calanus euxinus</i>	0.17	0.006		9.42	4.41		8.60	0.92		35.78	14.84		2.97	0.30		29.36			9.78
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	1.26	0.04		17.97	0.39		34.00	0.46		55.50	1.14		11.91	0.21		43.63			1.20
<i>Paracalanus parvus</i>	0	0		0	0		1.00	0.01		0.25	0.003		1.01	0.01		0.55			0.006
<i>Acartia clausi</i>	0.56	0.01		7.60	0.17		11.50	0.19		8.87	0.13		3.76	0.08		7.75			0.16
<i>Oithona similis</i>	0.24	0.001		4.11	0.02		1.50	0.007		12.62	0.07		2.91	0.014		4.95			0.026
Branchiopoda	1.56	0.06		10.37	0.34		3.50	0.07		3.37	0.11		11.91	0.39		16.70			0.54
<i>Oicopleura dioica</i>	0	0		0	0		0	0		0	0		0.002	0.0002		0.05			0.0002
<i>Sagitta setosa</i>	0.01	0.0001		0.03	0.075		0.80	0.24		0.62	0.44		0.27	0.11		0.45			0.92
Лич. бентосн. животных	0.08	0.0004		0.22	0.001		1.08	0.011		0.29	0.02		0.17	0.003		1.51			0.02
<i>Noctiluca scintillans</i>	5.70	0.62		44.87	4.37		13.00	1.17		24.62	2.16		20.62	1.96		97.35			7.02
<i>Pleurobrachia pileus</i>	0.04	3.14		0.15	19.39		0.50	0.25		0.16	75.28		0.08	5.24		0.17			42.09
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0.25	948.00		0.12	161.75		0.13	47.25		0.09	313.15		0.09	471.00		0.10			471.64
<i>Aurelia aurita</i>	0	0		0	0		0	0		0.005	34.50		0.005	79.15		0.01			189.10
Всего	9.87	951.88		94.86	190.93		75.61	50.58		142.18	441.85		55.73	557.85		202.58			722.50
В том числе желательных	0.29	951.14		0.26	181.14		0.63	470.50		0.26	422.93		0.18	555.39		0.28			702.83

Величины же численности и биомассы ноктилюки и ветвистоусых рачков возрастали по мере продвижения от берега в открытое море. Ойкоплевры встречались в небольшом количестве только в глубоководных районах моря. Максимальные величины численности и биомассы мнемииопсиса в этом слое отмечены на шельфе.

Во всем слое обитания картина распределения некоторых животных изменялась.

Так, максимальная численность личинок донных животных, как и биомасса сагитт, отмечена в глубоководных районах моря. Численность мнемииопсиса мало различалась в направлении от шельфа в открытое море, тогда

как биомасса была выше в глубоководных районах моря. Численность холодолюбивого гребневика плевробрахии также мало изменялась в направлении от берега в открытое море, в отличие от биомассы, которая колебалась от 19.4 до 75.3 г·м⁻², и была максимальной над свалом глубин. Медузы обнаружены за пределами шельфа, при этом их биомасса нарастала в направлении открытого моря. Во всем слое обитания максимальные величины численности и биомассы кормового зоопланктона получены над свалом глубин.

Количественные показатели основных групп зоопланктона в ноябре 1995 г. в слоях 0 - 30 и 0 - 150 м приведены в табл. 2.13.

Таблица 2.13. Численность (Ч, тыс. экз.·м⁻²) и биомасса (Б, г·м⁻²) зоопланктона у берегов Крыма в ноябре 1995 г.

Table 2.13. Zooplankton abundance (Ч, ind. 10³·m⁻²) and biomass (Б, g·m⁻²) near the Crimean coast in November, 1995

Виды	Шельф		Свал глубин				Глубоководные районы			
	в слое 0 – 30 м		в слое 0 – 30 м		в слое 0 – 100 м		в слое 0 – 30 м		в слое 0 – 150 м	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы (с учетом науплиев)	6.78	0.12	12.92	0.41	29.66	1.52	15.78	1.25	29.12	5.14
<i>Calanus euxinus</i>	0.21	0.04	0.53	0.34	2.57	1.23	2.47	1.17	5.62	4.80
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	1.72	0.04	1.97	0.04	7.52	0.22	1.19	0.02	8.83	0.22
<i>Paracalanus parvus</i>	0.72	0.007	0.89	0.007	2.73	0.02	3.02	0.02	3.08	0.03
<i>Acartia clausi</i>	1.79	0.03	1.38	0.02	1.32	0.02	1.36	0.02	2.74	0.06
<i>Oithona similis</i>	0.58	0.003	0.58	0.003	0.74	0.003	2.03	0.01	3.05	0.01
Branchiopoda	0.012	0.0004	0.007	0.0002	0.007	0.0002	0.004	0.0001	0	0
<i>Oicopleura dioica</i>	0.32	0.0006	0.49	0.003	0.14	0.0007	0.01	0.00005	0	0
<i>Sagitta setosa</i>	0.02	0.03	0.07	0.12	0.12	0.191	0.14	0.15	0.57	0.64
Личинки бентосных животных	0.73	0.009	0.65	0.014	1.17	0.015	0.35	0.004	0.90	0.03
<i>Noctiluca sintillans</i>	41.18	4.30	4.24	0.37	3.36	0.33	0.26	0.025	1.22	0.12
<i>Pleurobrachia pileus</i>	0	0	6.70	14.40	73.38	25.36	8.63	7.82	235.10	145.41
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	0.65	258.30	1.19	781.60	1.25	1385.00	0.44	354.50	0.65	425.00
<i>Aurelia aurita</i>	0.005	18.20	0.007	14.40	0.007	14.40	0	0	0.003	19.20
Всего	49.69	280.96	26.25	811.32	109.17	1426.82	25.62	363.95	267.57	595.54
в т. ч. желетелые	41.83	280.80	12.14	810.77	77.99	1425.09	9.33	362.34	236.98	589.73

В верхнем 30-метровом слое суммарная численность и биомасса копепоид увеличивались от прибрежья в открытое море, при этом в открытом море численность оказалось вдвое, а биомасса на порядок выше. В направ-

лении открытого моря, наряду с увеличением численности холодолюбивых видов (*P. elongatus*, *C. euxinus* и *O. similis*), возрастала численность *P. parvus*. Численность акарции практически не зависела от удаленности от

берега. Высокая численность копепод над свалом глубин определялась обилием наупиев, которые составляли в этом районе 70 % суммарной численности копепод, в то время как в открытом море и на шельфе, на их долю приходилось 37 и 46 % соответственно. Численность ветвистоусых рачков и личинок донных животных над шельфом и над свалом глубин мало различалась, а в глубоководных районах моря этот показатель был наименьшим. Ойкоплевры преобладали над свалом глубин. В этом же районе отмечена максимальная биомасса мнемипсиса.

Как показали наши исследования, проведенные в 1995 г., биомасса мезопланктона весной на шельфе значительно выше, чем в другие сезоны. В глубоководных районах моря крымского побережья она также увеличивалась весной, но, в отличие от побережья, сохранялась высокой и летом. Следовательно, численность и биомасса зоопланктона и его отдельных компонентов существенно изменялись по сезонам над шельфом и в глубоководных районах моря.

Ранее было показано [66, 67, 115, 117 - 119], что с вселением в Черное море и массовым развитием в нем гребневика мнемипсиса средние величины биомассы мезопланктона в верхнем 25 – 30-метровом слое в начале 90-х годов резко снизились. На фоне низких величин биомассы мезопланктона ее небольшое увеличение наблюдалось в зимнее время и ранней весной за счет холодолюбивых форм - калянуса и псевдокалянуса [18]. Наши исследования показали, что эти тенденции сохранялись и в середине 90-х годов.

В марте и октябре 1998 г. исследования были выполнены на шести станциях в Каламитском заливе. Показано, что в общей численности зоопланктона в оба сезона руководящая роль принадлежала копеподам (табл. 2.14).

Весной наиболее высокая численность отмечена у холодолюбивых видов - *O. similis*, *P. elongatus* и эвритермной *A. clausi*. Среди них по биомассе доминировал *P. elongatus*, за ним следовали *A. clausi* и *O. similis*. Рачки активно размножались, о чем свидетельствует большое количество наупиев. На их долю приходилось 30 % суммарной численности копепод. Второй по численности группой после копепод были ойкоплевры, по биомассе - ноктилюка. Существенный вклад в суммарную численность кормового планктона вносили коловратки и личинки бентосных животных, однако их доля в суммарной биомассе немногим превышала 1 %. Среди личинок донных животных преобладали двустворчатые моллюски. Поскольку пробы собирали в конце марта, в планктоне появились первые ветвистоусые рачки, которые были представлены двумя видами: *E. nordmanni* и *P. polyphemoides*. В планктоне также встречались морские клещи.

Осенью численность и биомасса копепод уменьшилась на порядок. Среди копепод в этот сезон доминировали Acartiidae, которые были представлены в планктоне, практически при равной численности, двумя видами: аборигенной *A. clausi* и вселенцем *A. tonsa*. Их суммарная численность была в 20 раз ниже, чем *A. clausi* весной. На втором месте по численности были ветвистоусые рачки, представленные *P. avirostris* и *P. polyphemoides*. На фоне уменьшения биомассы рачкового планктона и ойкоплевр существенный вклад в суммарную биомассу кормового зоопланктона вносили сагитты, хотя их биомасса в оба сезона мало различалась.

Величины численности и биомассы копепод весной 1998 г. были на порядок ниже показателей, наблюдаемых в этот же сезон в 80-х годах, но выше значений, отмеченных у западных берегов Крыма весной 1995 г.

Таблица 2.14. Численность (Ч, экз.·м⁻³) и биомасса (Б, мг·м⁻³) зоопланктона в Каламитском заливе в 1998 г. (сеть Джеди)

Table 2.14. Zooplankton abundance (Ч, ind.·m⁻³) and biomass (Б, mg·m⁻³) in the Kalamitsky Bay in 1998 (Judey net)

Виды и таксономические группы	Март		Октябрь	
	слой 0 - 30, 0 - 50 м		слой 0 - 30, 0 - 50 м	
	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы, в том числе:	4781.5	48.56	106.9	2.01
<i>Calanus euxinus</i>	99.2	4.66	8.1	0.70
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	2101.5	25.61	1.5	0.04
<i>Paracalanus parvus</i>	347.0	2.72	5.1	0.05
<i>Acartia clausi</i>	1296.0	12.50	37.7	0.68
<i>A. tonsa</i>	0	0	34.6	0.50
<i>Oithona similis</i>	937.5	3.10	0.5	0.003
Branchiopoda	9.1	0.12	21.6	0.68
<i>Oicopleura dioica</i>	1526.2	19.82	14.1	0.20
<i>Sagitta setosa</i>	7.1	2.20	2.1	2.27
Личинки донных животных	140.4	0.82	17.5	0.43
Кормовой зоопланктон	7186.5	73.23	163.5	5.58
<i>Noctiluca scintillans</i>	609.2	49.16	12.9	1.14
Медузы	0	0	0.7	2049.60
Всего	7795.7	122.39	177.1	2056.30
В том числе желетелые	609.2	49.16	13.6	2050.74

Осенью 1998 г., как и в предшествующие годы, биомасса зоопланктона у берегов Крыма была крайне низкой. В то же время, полученные в 1998 г. величины оказались несколько выше, чем в начале 90-х годов, когда наблюдалось массовое развитие мнемииописа [67].

На рис. 2.6 показано распределение кормового зоопланктона в открытых районах моря у берегов Крыма в марте 1999 г. Копеподы доминировали по численности и по биомассе, среди них по численности лидировали *O. similis*, *P. parvus*, а по биомассе - *C. euxinus*. В марте отмечена высокая биомасса сагитт, при крайне низкой их численности, т. к. в пробах встречались только крупные особи. Неожиданным явилось обнаружение в конце марта единичных особей теплолюбивых видов *A. tonsa* и *P. polyphemoides*. Численность кормового зоопланктона в слое 0 - 100 м (0 – дно, при меньших глубинах) составила 2588.7 экз.·м⁻³, биомасса - 64.62 мг·м⁻³.

В целом, весной 1999 г. количествен-

ное развитие кормового зоопланктона и отдельных его групп (табл. 2.15) было на уровне величин, полученных в этот же сезон 1998 г.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в открытых районах моря дальнейшего падения численности и биомассы зоопланктона под влиянием мнемииописа уже не наблюдалось.

2.3.3. Сезонная динамика зоопланктона. Сезонная динамика зоопланктона прослежена в открытых водах (1995 г.) и в двух прибрежных районах: на акватории Карадагского природного заповедника (1999 г.) и в Балаклавской бухте (2000 – 2001 гг.). Количественные показатели зоопланктона в прибрежье приведены без учета меропланктона.

Рассчитанная таким образом общая численность зоопланктона в течение года в акватории Карадагского заповедника изменялась от 750 до 2400 экз.·м⁻³, а биомасса - от 6.7 до 57.2 мг·м⁻³.

Показатели кормового зоопланктона в течение года изменялись в больших пределах:

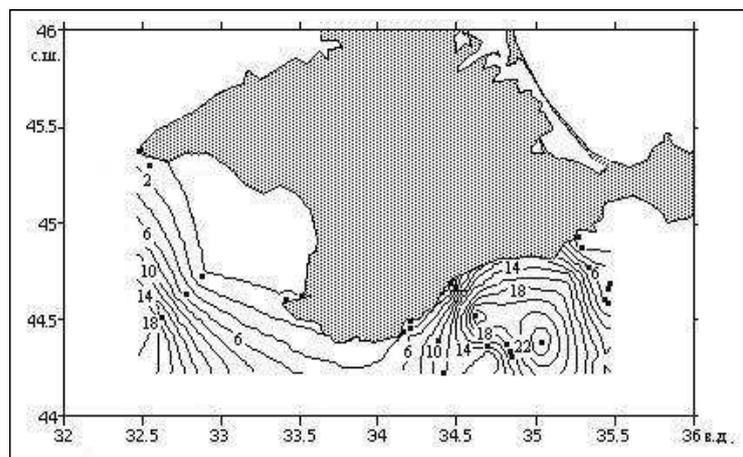


Рис. 2.6. Биомасса ($\text{г}\cdot\text{м}^2$) кормового зоопланктона у берегов Крыма в марте 1999 г. (слой 0 - 100 м и 0 - дно при меньших глубинах)

Fig. 2.6. Fodder zooplankton biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^2$) near the Crimean coast in March 1999 (0 - 100 m layer and 0 - bottom, depth < 100 m)

Таблица 2.15. Численность (Ч, экз. $\cdot\text{м}^{-3}$) и биомасса (Б, $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) основных групп зоопланктона в марте 1999 г. у берегов Крыма

Table 2.15. Abundance (Ч, ind. $\cdot\text{m}^{-3}$) and biomass (Б, $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) of main zooplankton groups near the Crimean coast in March 1999

Виды	В поверхностном слое		В слое обитания	
	Ч	Б	Ч	Б
Копеподы, в том числе:	3214.6	58.33	2259.2	36.00
<i>Calanus euxinus</i>	330.3	24.02	205.1	12.93
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	562.5	13.80	377.3	8.31
<i>Oithona similis</i>	877.8	4.02	655.5	3.03
<i>Paracalanus parvus</i>	833.1	7.53	572.2	5.10
<i>Acartia clausi</i>	610.6	8.95	449.1	6.60
<i>A. tonsa</i>	0.4	0.01	0	0
<i>Pleopis polyphemoides</i>	0.1	0.00	0	0
<i>Oicopleura dioica</i>	80.5	0.89	70.4	0.81
Rotatoria	140.7	0.38	0	0
<i>Noctiluca scintillans</i>	44.3	3.56	51.7	4.42
<i>Sagitta setosa</i>	3.8	31.12	3.3	21.82
Личинки донных животных	137.0	0.84	0	0
<i>Pleurobrachia pileus</i>	0.1	10.88	0.4	41.19
Медузы	166.7	18.19	408.8	1.70
Кормовой зоопланктон	3409.9	91.55	2332.8	58.62

численность - от 318 до 2397 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$, биомасса - от 2.0 до 52.6 $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$.

Средний сезонный ход численности и биомассы общего и кормового зоопланктона характеризовался двумя пиками: первый - в январе, который следовал за крайне низкими величинами зоопланктона в конце 1998 г., второй - в сентябре (рис. 2.7). Кроме того, в сезонной динамике биомассы всего зоопланк-

тона наблюдался еще один пик - июньский, который связан с бурным развитием ноктилюки (рис. 2.7 б). Она появилась в большом количестве в прибрежье в результате поступления холодной воды под влиянием сгонных ветров. Следует отметить, что количество зоопланктона осенью 1999 г. было значительно выше, по сравнению с тем же сезоном 1998 г.

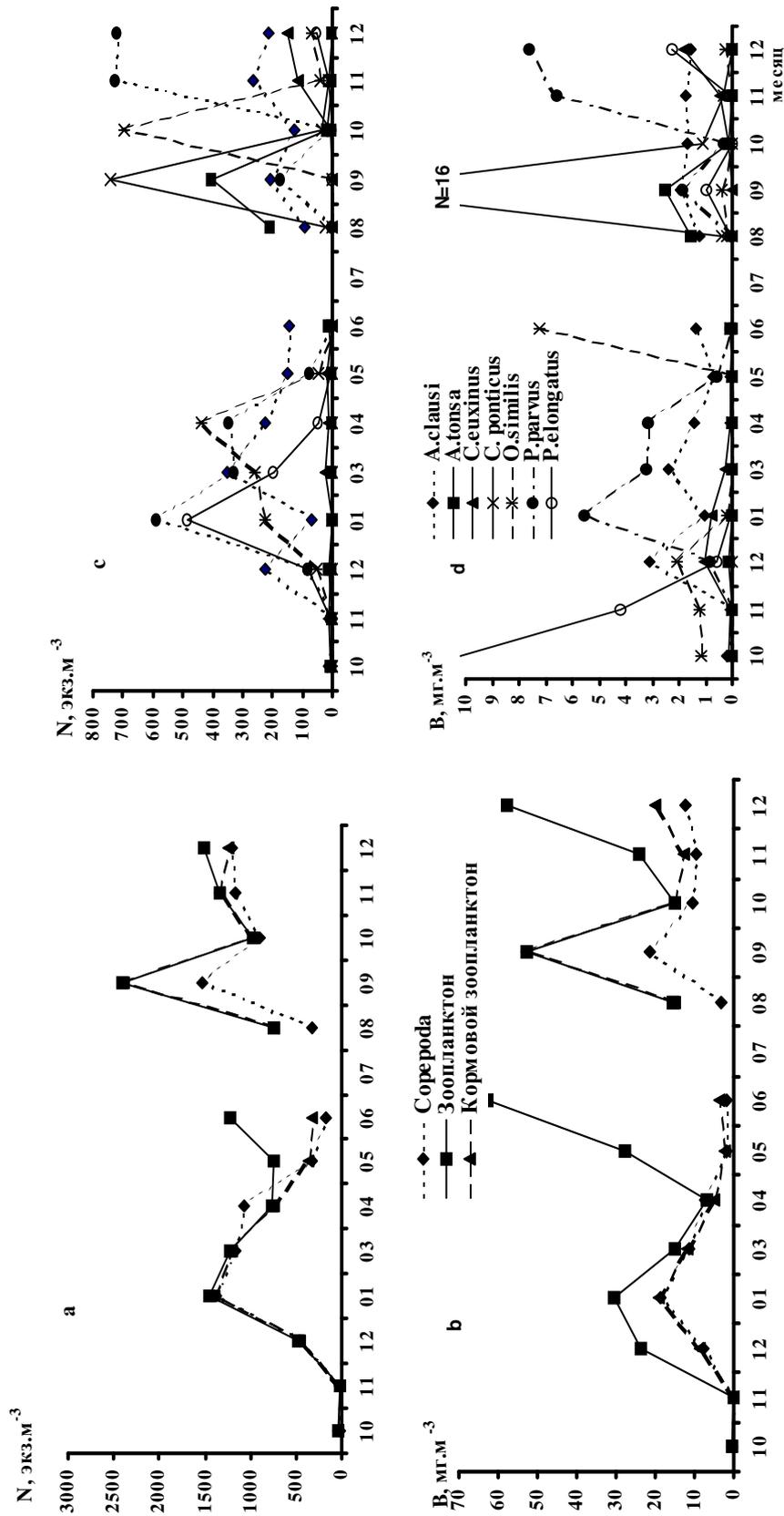


Рис. 2.7. Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона (а, б) и отдельных видов копепоид (с, д) в районе Карадага в 1998 – 1999 гг.
 Fig. 2.7. Seasonal fluctuations of zooplankton (a, b) and some copepods (c, d) species abundance and biomass near coast of the Karadag nature reserve in 1998 - 1999

Детальный анализ видового состава зоопланктона показал, что в 1999 г. первый зимний пик биомассы определялся доминированием более крупного *P. elongatus*, в то время как пик численности определялся двумя видами - *P. elongatus* и *P. parvus*. Основной позднелетний максимум численности и биомассы зоопланктона связан с появлением и массовым развитием теплолюбивых форм - кладоцер *P. avirostris*, *P. tergestina* и копепод *C. ponticus* и *A. tonsa*. Среди копепод по биомассе лидировал *C. ponticus*, а из ветвистоусых рачков на большинстве станций - *P. avirostris*. Максимум количественного развития последних следовал за максимумом температуры воды.

В октябре численность теплолюбивых форм резко снизилась, произошла смена доминирующих форм. Теперь в планктоне преобладала холодолюбивая копепода *O. similis*. В ноябре и декабре возросла численность *P. parvus*. В целом, такая сезонная динамика сохранялась во всех бухтах заповедника.

Четко выраженный сезонный ход наблюдался в изменении численности и биомассы следующих видов копепод: *P. elongatus*, *A. tonsa*, *C. ponticus*, *O. similis*. Первый вид относится к холодолюбивому комплексу, максимальное его развитие наблюдалось в январе - марте. Максимальная биомасса *A. tonsa* в при-

брежье Карадага наблюдалась в сентябре. *O. similis* встречалась с октября по июнь. В распределении круглогодичного вида *P. parvus* отмечено два максимума количественных показателей: первый пик развития приходился на март - май, а второй - на сентябрь - октябрь. В распределении *A. clausi* в поверхностном слое не выявлено четкого сезонного хода. Холодолюбивый *C. euxinus* был представлен в бухтах только науплиями и младшими копеподами, поэтому проследить сезонную динамику его популяции по этим материалам не представлялось возможным. В сезонном ходе развития ноктилюки в бухтах Карадага отмечен один пик с максимумом в июне.

Сезонная динамика зоопланктона в Балаклавской бухте прослежена по изменению общей численности зоопланктона и наиболее массовой его группе - копеподам (рис. 2.8).

В сезонной динамике четко просматривалось четыре пика. Первый зимний пик определялся копеподами *P. elongatus*, *P. parvus* и *A. clausi*. Второй апрельский пик связан с массовым развитием коловраток, а пик численности в конце августа обусловлен развитием теплолюбивых копепод и кладоцер.

Теплолюбивые виды *C. ponticus* и *A. tonsa* встречались в бухте с начала мая по ноябрь, при температуре воды выше 15°С.

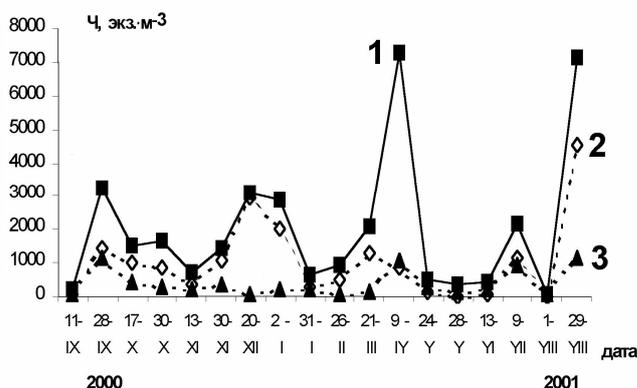


Рис. 2.8. Сезонная динамика численности (Ч, экз.·м⁻³) зоопланктона (1), копепод (2) и меропланктона (3) в Балаклавской бухте в 2000 - 2001 гг.

Fig. 2.8. Seasonal dynamics of zooplankton (1), copepods (2) and meroplankton (3) abundance (Ч, ind.·m⁻³) in the Balaklava Bay in 2000 - 2001

В начале лета при сильных сгонных ветрах они вместе с поверхностной водой выносились в открытое море, и их численность в бухте падала. Одновременно в бухте появились холодолюбивые формы планктона, в частности те виды копепоид, которые обычны здесь в зимнее время. В середине лета, по мере прогревания поверхностной воды, численность теплолюбивых видов копепоид и ветвистоусых рачков в бухте опять увеличилась. Однако в начале августа они в бухте не обнаружены, а встречались только на взморье. Но уже в конце месяца их численность в бухте достигла 4 – 5 тыс. экз.·м⁻³. Максимальная численность ветвистоусых рачков наблюдалась в конце августа 2001 г. Среди них лидировала *P. avirostris*.

В 2000 г. в конце сентября отмечался пик численности зоопланктона, который был обусловлен массовым развитием меропланктона, главным образом, личинок двустворчатых моллюсков. Некоторое увеличение численности зоопланктона в июле связано с высоким уровнем развития копепоид, главным образом, *A. clausi*, но не по всей бухте, а только в ее кутовой части.

Наибольшими сезонные колебания численности и биомассы зоопланктона оказались в самых мелководных участках моря, что четко прослеживалось по материалам трехлетних ежемесячных сборов зоопланктона на пяти станциях, расположенных на разрезе от горла Севастопольской бухты до ее кутовой части [5].

Количество пиков в сезонном развитии зоопланктона непостоянно и может колебаться по разным районам и в разные годы от одного до трех - четырех. На рис. 2.9 показано изменение количества пиков в сезонном развитии зоопланктона и размах колебаний численности в Севастопольской бухте по мере продвижения от горла бухты вглубь ее.

Таким образом, для прибрежного планктона крымского побережья от Севастополя до Карадага в летнее время характерна резкая смена его состава, значительные колебания численности и биомассы под влиянием сгонно-нагонных процессов, которые, обеспечивая обмен прибрежных вод с водными массами открытого моря, способствуют выносу созданной биомассы зоопланктона в открытое море.

В отличие от побережья, в открытых районах моря подобные исследования малочисленны [18, 29]. В связи с этим, полученные в разные сезоны на протяжении одного года данные об уровне количественного развития зоопланктона в открытых районах морях существенно дополнили наши представления о влиянии мнемниопсиса на сезонную динамику зоопланктона.

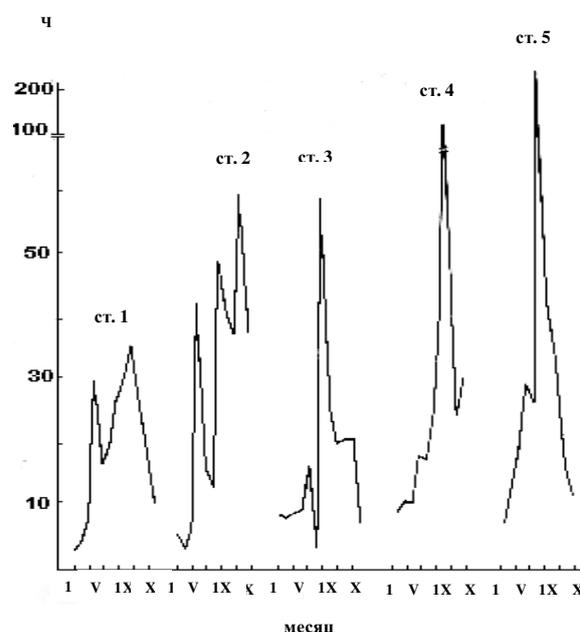


Рис. 2.9. Сезонные изменения численности (Ч, тыс. экз.·м⁻³) зоопланктона на разных станциях Севастопольской бухты (усредненные данные за 1981 - 1983 гг.) по [5]

Fig. 2.9. Seasonal fluctuations of zooplankton abundance (Ч, 10³ ind.·m⁻³) at different stations in the Sevastopol bay (average data of 1981 – 1983) after [5]

В табл. 2.16 приведены величины биомассы кормового зоопланктона в открытых районах моря у берегов Крыма в разные сезоны 1995 г.

Таблица 2.16. Сезонные изменения биомассы ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) кормового зоопланктона по [43]

Table 2.16. Seasonal changes of fodder zooplankton biomass ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) after [43]

Слой	Зима	Весна	Лето	Осень
В слое 0 - 25 м на шельфе	18.6	28.4	3.9	8.8
В слое 0 - 30 м в глубоководье	6.8	50.5	37.2	11.6
В слое 0 - 150 м в глубоководье	9.7	67.3	84.4	10.2

Согласно полученным данным, вслед за низкими величинами биомассы кормового зоопланктона осенью 1994 г. [65] и зимой 1995 г., весной наблюдалось ее увеличение. Летом биомасса резко снижалась на шельфе и более плавно в глубоководных районах моря, но только в верхнем слое, тогда как во всем слое она продолжала нарастать, в основном за счет калянуса. Минимальные ее значения отмечены осенью. Сравнение полученных материалов с более ранними исследованиями [72] показало, что пик биомассы кормового зоопланктона до массового развития мнемипсиса приходился на летние месяцы – июль - август, а затем биомасса зоопланктона, в результате его выедания личинками рыб, обычно снижалась. Однако изменения, произошедшие в черноморском зоопланктоне на рубеже 80 - 90-х годов, а именно - исчезновение некоторых видов, в том числе массовых, резкое снижение численности оставшихся и пресс, который испытывает зоопланктон вследствие массового развития мнемипсиса, оказали отрицательное влияние на развитие кормового зоопланктона летом и привели к изменению сезонной динамики его развития в поверхностном слое не только в прибрежье, но и в открытом море. В

результате максимальная биомасса кормового зоопланктона в верхнем слое в 1995 г. наблюдалась весной. Это характерно как для шельфа, так и для глубоководных районов моря. В слое 0 - 150 м максимальная биомасса отмечена летом.

В пространственном распределении величин биомассы мезопланктона также отмечены изменения. Согласно полученным в 1995 г. данным, биомасса всех основных групп мезопланктона, кроме личинок донных животных, зимой в прибрежье в верхнем 30-метровом слое выше, чем в глубоководных районах. Весной и летом, напротив, биомасса основных групп мезопланктона выше либо в зоне свала глубин, либо в глубоководных районах, тогда как на шельфе эти показатели минимальны. Так, биомасса кормового зоопланктона в августе 1995 г. в верхнем 30-метровом слое в глубоководном районе оказалась на порядок выше, чем в прибрежье. Такой характер распределения мезопланктона согласуется с распределением мнемипсиса, численность которого летом обычно выше в прибрежье [67], где он активно потребляет зоопланктон.

На примере паракалянуса видно (табл. 2.10 – 2.13), что зимой и весной этот рачок встречался повсеместно, в августе отсутствовал в прибрежье, но сохранился в глубоководных районах при крайне низкой численности и биомассе. Следовательно, сокращение численности эпипланктонных видов - паракалянуса и центропагеса в прибрежных районах происходило быстрее, чем в глубоководных. Сравнительный анализ полученных данных с результатами исследований в 60 – 70-е годы показал, что если до вселения мнемипсиса биомасса мезопланктона в вегетационный период обычно была выше в прибрежье, то после его распространения в Черном море большие концентрации зоопланктона отмечались за пределами шельфа.

Сезонные изменения биомассы отдельных групп животных, определяющих развитие зоопланктона в открытых районах Черного моря после вселения мнемипсиса, приведены на рис 2.10. В группу «кормовой для мнемипсиса» зоопланктон включены все эпипланктонные виды копепод, ветвистоусые рачки и мелкие формы меропланктона.

Биомасса *M. leidyi* в глубоководных районах моря (рис 2.10 а), в 1995 г. оказалась наибольшей в зимнее время в отличие от 1991 г. [18], когда максимальные величины были весной. Количественное развитие *M. leidyi* в 1995 г. было на уровне 1991 г. На шельфе (рис 2.10 б), максимальная биомасса в 1995 г. наблюдалась весной, тогда как ближе к берегу на взморье у Севастополя (рис. 2.4) - в августе. В других районах Черного моря (у Геленджика) пик его биомассы приходился на июль-август [117].

Кажущиеся противоречия между данными разных авторов об уровне количественного развития мнемипсиса в зимне-весенний период объясняются, на наш взгляд, двумя основными причинами - различной степенью охлаждения моря в зимний период и связанным с ним обилием крупных особей мнемипсиса [115], а также их распределением по акватории. Его численность в открытых районах моря была значительно выше, чем на взморья у Севастополя. Анализ размерной структуры мнемипсиса в зимне-весеннем планктоне в 1995 г. показал преобладание крупных животных, определивших высокую суммарную биомассу гребневика. На взморье низкая биомасса мнемипсиса связана с его малой численностью, а резкое увеличение биомассы наблюдалось только за счет мелких животных, которые в массе появились в августе в результате размножения. Полученные данные показали, что сезонная динамика численности мнемипсиса различна в открытых районах моря и в прибрежье.

Сезонный ход изменений биомассы *A. aurita* не претерпел существенных изменений по сравнению с 1991 г., хотя сами величины в 1995 г. оказались несколько ниже, чем в 1991 г. Биомасса медуз увеличивалась весной и к осени постепенно снижалась. В глубоководных районах она была значительно выше, чем на шельфе (рис. 2.10 а и б).

Сезонный ход изменений биомассы *P. pileus* в 1995 г. характеризовался резким увеличением весной с последующим уменьшением на шельфе от весны к осени. Осенью в глубоководных районах она была высокой. Следует отметить, что осенью 1994 г. биомасса *P. pileus* у берегов Крыма была высокой как на шельфе, так и в глубоководных районах. Она достигала $162 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ в районе Алушты и $142 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ в районе юго-западнее Севастополя [65].

Сезонная динамика биомассы зоопланктеров, имеющих относительно низкие величины приведена на рис. 2.10 а₁, б₁. Зимой биомасса *N. scintillans* была низкой в глубоководной части моря, весной она увеличивалась в 6 раз и продолжала нарастать летом (рис 2.10 а₁). Осенью она была минимальной. На шельфе зимой и весной ее изменения были сходными. Летом, в отличие от глубоководья, биомасса ноктилюки на шельфе снизилась вдвое. Количественные показатели ноктилюки летом и осенью были одинаковыми на шельфе (рис 2.10 б₁).

Биомасса сагитт резко увеличивалась весной в обоих районах, однако уже летом на шельфе она уменьшилась в 50 раз, оставаясь осенью такой же низкой. В глубоководных районах она снижалась медленно и осенью была только в два раза ниже, чем весной. Сезонные изменения биомассы сагитт в 1995 и 1991 гг. были сходными.

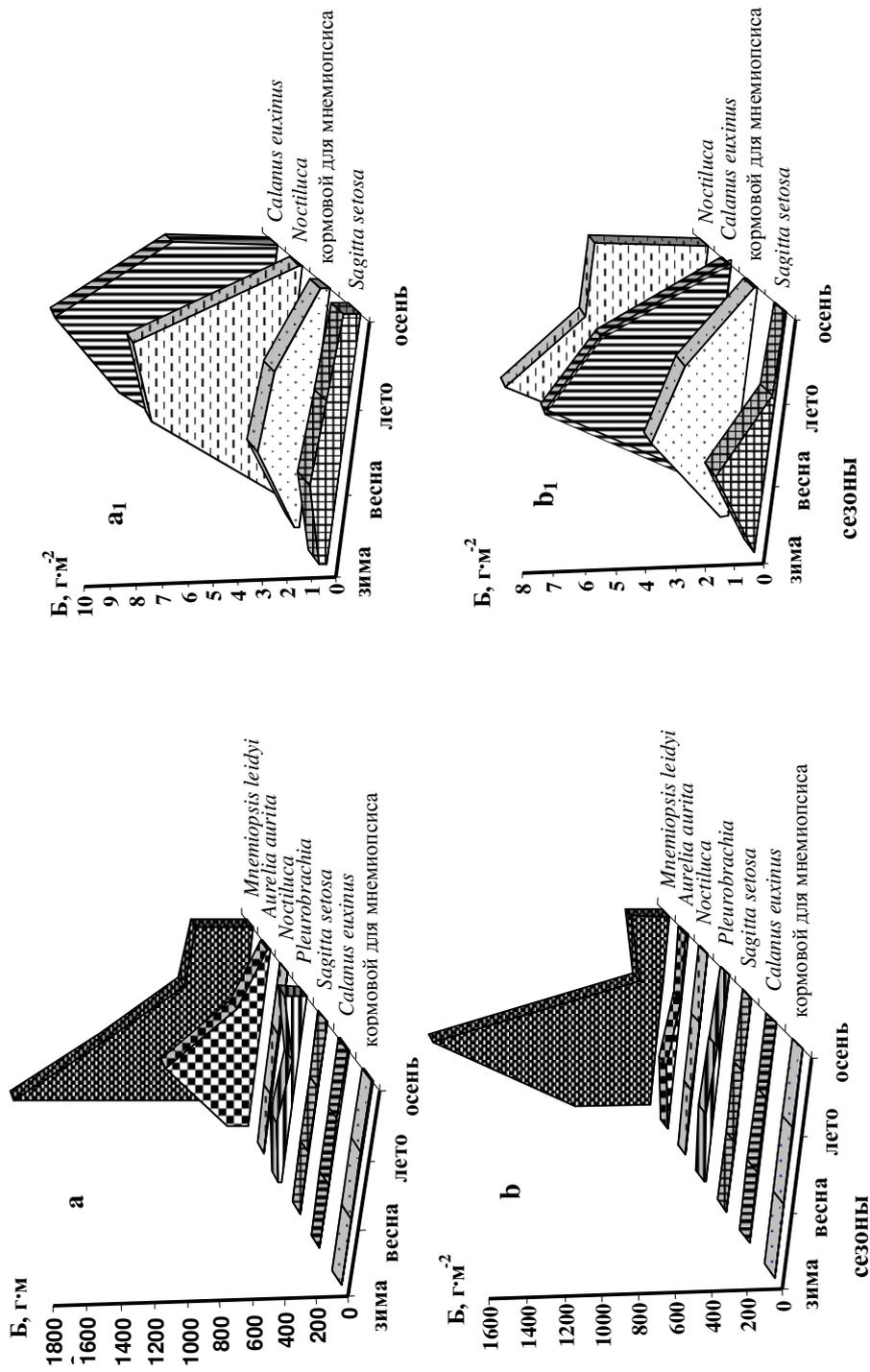


Рис. 2.10. Сезонные изменения биомассы ($B, \text{г} \cdot \text{м}^{-2}$) основных компонентов зоопланктона в открытых районах моря (a, a₁) и на шельфе (b, b₁) в 1995 г. в слое обитания.

Fig. 2.10. Seasonal changes of the main zooplankton groups biomass ($B, \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) in the open sea (a, a₁) and the coastal waters (b, b₁) in the living layer in 1995

Биомасса *C. euxinus* в открытых районах нарастала весной и на шельфе, и в глубоководных районах моря. Летом она продолжала увеличиваться в глубоководной части моря и снижалась на шельфе. Ее уменьшение на шельфе, возможно, объясняется сносом части популяции с прогреваемых мелководий в открытые районы моря, где она снижалась только осенью. Биомасса *C. euxinus*, как и остальных компонентов мезопланктона, в 1995 г. была ниже по сравнению с 80-ми годами, но выше, чем в 1991 г., когда она изменялась в меньших пределах - от 2.12 осенью до 4.7 г·м⁻² весной [18]. Следовательно, прогнозируемого дальнейшего снижения плотности популяции калянуса в результате негативного воздействия мнемипсиса не наблюдалось.

Таким образом, в сезонном ходе развития зоопланктона в прибрежных и открытых районах моря наблюдались существенные различия. В открытых районах моря прослеживались следующие тенденции. Зимой биомассы кормового зоопланктона были низкими и на шельфе, и в глубоководье, при этом биомасса желетелых возрастала в глубоководье. Весной, по мере развития весенних процессов, наблюдалось резкое увеличение биомассы обеих групп. В этот период отмечена максимальная биомасса медузы аурелии, ноктилюки, но только в прибрежье, тогда как в глубоководье - летом. В отличие от суммарной биомассы желетелых, максимальная биомасса мнемипсиса отмечена в зимне-весенний период с пиком в глубоководных районах зимой, а на шельфе - весной. Летом биомасса кормового и желетелого планктона в обоих районах начала снижаться до минимальных значений осенью. Несмотря на то, что осенью 1995 г. отмечена минимальная биомасса мнемипсиса, его воздействие оказалось настолько сильным, что кормовой зоопланктон не смог восстановить свою численность. До вселения мнемипсиса максимальная биомасса зоо-

планктона в открытых районах моря наблюдалась летом [63].

Следовательно, мощный пресс хищника нарушил естественную сезонную динамику количественного развития планктонных видов. В вертикальном распределении копепод также наблюдались изменения. До появления мнемипсиса в поверхностном зоопланктоне летом отмечалось массовое развитие круглогорчатых форм *O. nana*, *P. parvus*, теплолюбивых *P. avirostris*, *C. ponticus*, личинок двустворчатых моллюсков. Доля эпипланктонных видов в биомассе кормового зоопланктона достигала почти 75 % [Горомосова С. А. - цит. по 154]. После вселения мнемипсиса соотношения биомассы копепод в эпи- и батипелагиали изменилось. Как показали материалы 1995 г., ниже 30-метрового слоя на шельфе и в глубоководных районах сосредотачивалось до 90 % и более суммарной биомассы копепод.

В открытых районах моря, в отличие от прибрежья, сезонные колебания численности и биомассы зоопланктона характеризовались меньшим диапазоном. В открытых районах сезонный цикл обилия зоопланктона характеризовался одним максимумом весной или летом, тогда как в прибрежье их было несколько. Определяющую роль в сезонных изменениях обилия кормового зоопланктона и копепод сыграло вселение мнемипсиса.

2.3.4. Многолетняя динамика зоопланктона. Изменения количественных показателей суммарного и кормового зоопланктона связывают с антропогенной эвтрофикацией моря, его загрязнением, а с 1988 г. - и с влиянием гребневика мнемипсиса [18, 49, 65, 96 и др.]. В то же время показано, что, наряду с этими факторами, в изменении величин биомассы проявляется многолетняя цикличность, определяемая многолетними колебаниями климата (до 60-ти лет), речным стоком и другими гидрологическими процессами [8, 12, 26,

36 и др.].

Сопоставление хода многолетних изменений биомассы зоопланктона и температуры воды выявило отрицательную связь между этими характеристиками [140, 142]. Подобная связь прослеживается и в других районах Мирового океана [125]. Известно, что зимние температуры определяют уровень развития зоопланктона в весенне-летний период [6, 28]. По-видимому, многолетние изменения клима-

та являются фундаментальным естественным фактором циклических изменений биомассы зоопланктона. Антропогенные же факторы деформируют ход этих изменений.

Сравнение среднеголетних биомасс основных компонентов зоопланктона в открытых районах моря у берегов Крыма (табл. 2.17) показывает, что биомасса кормового зоопланктона на протяжении последних 40 лет неуклонно снижалась.

Таблица 2.17. Среднеголетние биомассы ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) основных компонентов зоопланктона в слое 0 - 100 м в открытых районах моря у южного берега Крыма
Table 2.17. Average annual biomass ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) of the main zooplankton groups in 0 - 100 m layer in offshore waters near the Southern Crimean coast

Группа организмов	Годы наблюдений				
	1960 - 1970	1971 - 1980	1981 - 1988	1989 - 1994	1994 - 1995
Кормовой зоопланктон	87	78	64	58*	45
<i>Noctiluca scintillans</i>	199	150	141		45
<i>Pleurobrachia pileus</i>	60	100	82		348
Суммарный зоопланктон	346	328	287		438
% желетелых	75	76	78		90
<i>Mnemiopsis leidyi</i>				12545**	8383
<i>Aurelia aurita</i>				1795**	2122

Данные до 1988 г. взяты из [103]; *- неопубликованные данные ЮгНИРО, **- наши данные

Одновременно медленно уменьшалась биомасса ноктилюки. В то же время наблюдались значительные колебания биомассы аборигенного гребневика *Pleurobrachia pileus*, при этом в ее изменении просматривался положительный тренд. Доля желетелого планктона (без учета медуз и мнемииопсиса) в период 1960 - 1988 гг. возросла незначительно (с 75 до 78 %), в отличие от северо-западной части моря, где она составляла 94 - 95 % от суммарного зоопланктона в теплое время года в верхнем 10-метровом слое [96 - цит. по 154].

Однако если учесть весь желетелый планктон, включая медуз и гребневиков-вселенцев, то абсолютные величины биомасс и относительная их доля в планктонном сообществе существенно возрастут. Соответственно значительно увеличивается биомасса суммарного зоопланктона [143]. Сравнительный анализ литературных [103, 109] и собственных

данных показал, что диапазон межгодовых изменений биомасс суммарного зоопланктона у южного берега Крыма меньше, чем в северо-западной части моря.

На протяжении последнего десятилетия наибольшие изменения в зоопланктонном сообществе наблюдались в верхнем квазиоднородном слое. Величины биомасс основных видов копепод в этом слое в открытых районах моря у берегов Крыма приведены на рис. 2.11.

Показано, что в конце 80-х годов в открытых районах моря, также как и в прибрежье (рис. 2.2), в изменении биомассы копепод четко просматривался отрицательный тренд, который сохранялся до середины 90-х годов. В открытых районах, как и в прибрежье, резко уменьшилась биомасса эпипланктонных видов, которые либо перестали встречаться в планктоне (например, *O. nana*), либо (*P. parvus*

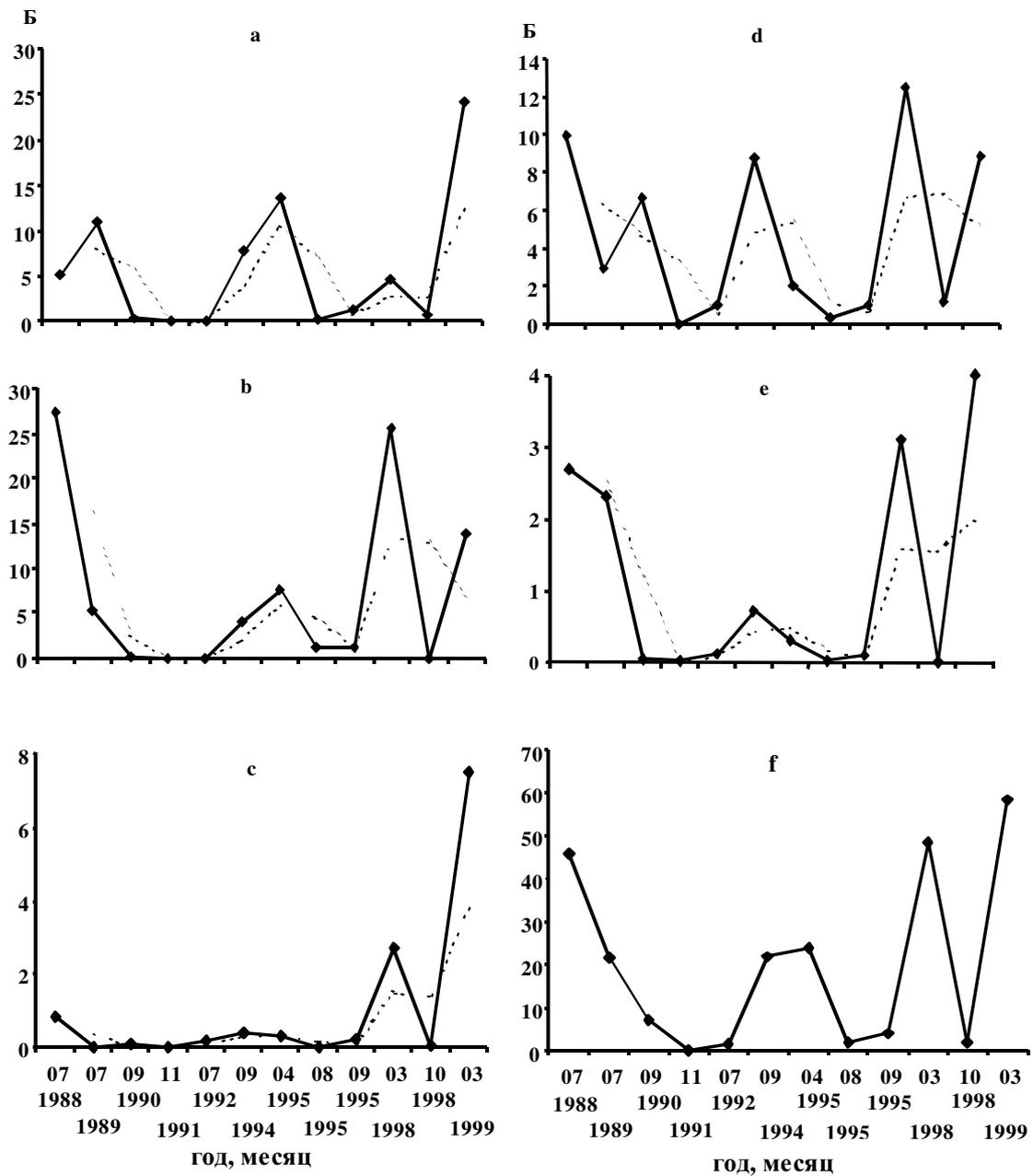


Рис. 2.11. Изменения биомассы (Б, $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) отдельных видов копепод в открытых районах моря у берегов Крыма (а – *Calanus euxinus*, б – *Pseudocalanus elongatus*, в – *Paracalanus parvus*, д – Acartiidae, е – *Oithona similis*, ф – суммарная биомасса копепод). Пунктиром обозначен тренд
 Fig. 2.11. Fluctuations of copepods species biomass (Б, $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) in offshore waters near the Crimean coast (а – *Calanus euxinus*, б – *Pseudocalanus elongatus*, в – *Paracalanus parvus*, д – Acartiidae, е – *Oithona similis*, ф – total copepods biomass). The trend is indicated by crossed line

и *C. ponticus*) находились на грани исчезновения. Однако, в отличие от побережья, в глубоководных районах их численность сокращалась медленнее [45]. Начиная с 1995 г., наметился положительный тренд в изменении численности и биомассы копепод и отдельных их видов. Наиболее четко эта закономерность просматривалась у *P. parvus*.

В конце 90-х годов наметилась тенденция увеличения количественных показателей и у других групп зоопланктона. В 1999 г., по сравнению с 1995 г., биомасса сагитт возросла втрое, ойкоплевр - на порядок, а личинок донных животных - вдвое. В 1997 г. в Черном море впервые обнаружен тепловодный гребневик *Beroe ovata*, который питается другими гребневыми и которого ежегодно, начиная с 1999 г., регистрируют и у берегов Крыма.

Потребляя от 5 до 80 % наличной биомассы мнемииопсиса, новый вселенец очень эффективно контролирует его численность [16, 20, 129, 152]. Проведенные в открытых районах моря в 1998 – 2001 гг. исследования показали, что численность (рис. 2.12) и биомасса копепод (рис. 2.11), по сравнению с 1995 г., увеличилась. Численность *P. parvus* и *C. ponticus*, находившихся в середине 90-х годов на грани исчезновения, в бухтах Карадагского заповедника в 1999 г. достигла, соответственно, 800 – 1000 экз.·м⁻³ и 1000 экз.·м⁻³, а в Севастопольской бухте количество *C. ponticus* в 2000 г. составило 300 экз.·м⁻³.

Нарастающее антропогенное воздействие на черноморскую экосистему в 70 - 80-е годы привело к эвтрофикации прибрежных районов. Сопоставление количественных характеристик зоопланктона с данными по фитопланктону, полученными в районе Карадага [7, 106], показало, что на фоне небольшого увеличения средних показателей развития фитопланктона в конце 90-х годов [71], количественные характеристики зоопланктона до конца 80-х годов оставались стабильными

(рис. 2.13). Это свидетельствует о том, что в открытых бухтах Карадагского заповедника с их обычной для летнего сезона сгонно-нагонной циркуляцией и выносом планктона в открытые районы моря существенного эвтрофирования прибрежных вод не наблюдалось.

Таким образом, проведенные многолетние исследования черноморского зоопланктона показали отрицательное воздействие мнемииопсиса на качественный состав и количественные характеристики зоопланктона как в побережье, так и в открытых районах моря. Уменьшилась численность и биомасса кормового зоопланктона, особенно резко она снижалась летом в прибрежных районах. Численность эпипланктонных *P. parvus* и *C. ponticus* под воздействием мнемииопсиса настолько сократилась, что можно было ожидать их исчезновения, вслед за *O. nana*.

Появление в конце 90-х годов в Черном море берое благотворно отразилось на качественном составе и количественных характеристиках зоопланктона. В результате его вселения численность и биомасса всех видов кормового зоопланктона увеличилась. Одновременно наблюдалось восстановление численности исчезающих из планктона видов копепод.

2.3.5. Структура планктонного сообщества. В результате исчезновения одних видов и сокращения доли других изменилась структура планктонного сообщества. В прибрежье Крыма на общем фоне снижения абсолютной численности всех групп кормового зоопланктона, включая и личинок донных животных, возрос удельный вклад последних. Так, в 1987 - 1988 гг. на акватории Карадагского заповедника доля меропланктона в кормовом зоопланктоне колебалась от 6 до 19 %, как по численности, так и по биомассе. Этот показатель увеличился в 1996 г. до 30 % по численности и 50 % по биомассе (рис. 2.14).

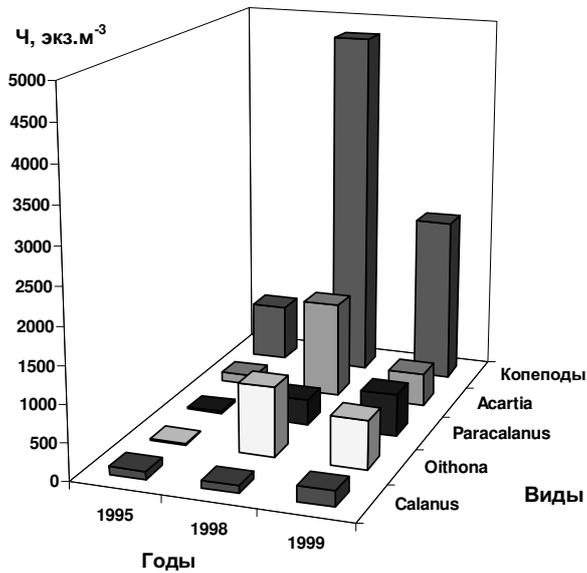


Рис. 2.12. Изменения численности отдельных видов копепод, а также суммарной в верхнем 30-метровом слое в открытых районах моря у берегов Крыма в конце 90-х годов весной

Fig. 2.12. Fluctuations of the abundance of copepods and some species in upper 30 m layer in offshore waters near the Crimean coast in the end of the 90-s in spring

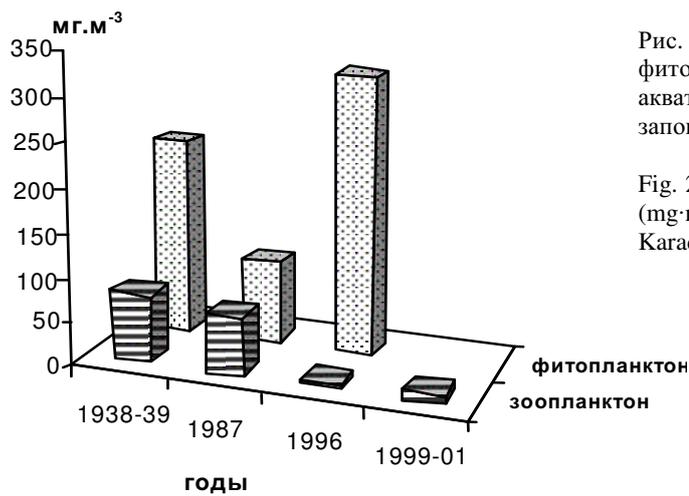


Рис. 2.13. Изменения биомассы ($\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) фито- и зоопланктона в прибрежной акватории Карадагского природного заповедника

Fig. 2.13. Phyto- and zooplankton biomass ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) changes in inshore waters of the Karadag nature reservation

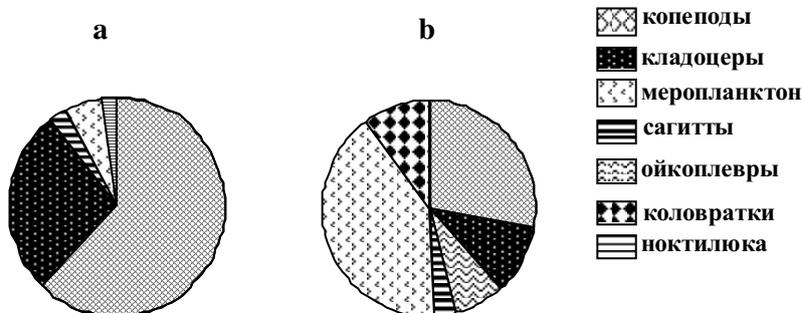


Рис. 2.14. Соотношение основных групп зоопланктона (по биомассе) в летнее время в бухтах Карадагского природного заповедника: в 1987 г. (а), в 1996 г. (б)

Fig. 2.14. Relation between main zooplankton groups (by biomass) in the Karadag nature reservation bays in summer 1987 (a) and 1996 (b)

В Балаклавской бухте доля меропланктона в среднегодовой биомассе зоопланктона составляла около 30 %. В зависимости от расположения станций она изменялась незначительно - от 29 % на станции, расположенной в кутовой части, до 33 % - на взморье у Балаклавы. Для оценки сезонной динамики вклада меропланктона в общую биомассу зоопланктона

по материалам каждой съемки, в которую входило четыре станции, рассчитан осредненный процент меропланктона в бухте (рис. 2.15). Сезонные изменения доли меропланктона в суммарной биомассе были значительными. Минимальные величины наблюдались в зимнее время (исключение составили пробы, взятые 31 января), максимальные - летом.

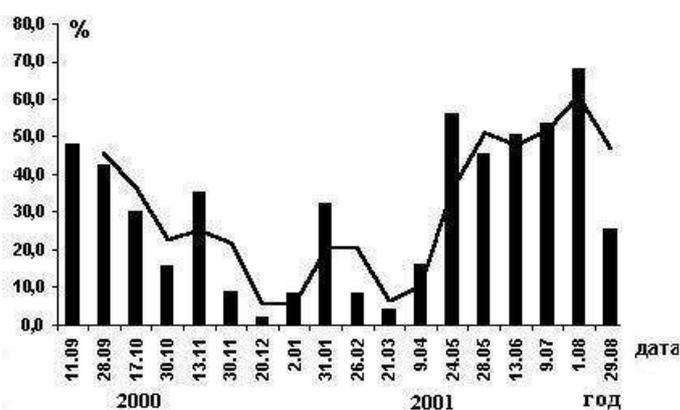


Рис. 2.15. Изменение доли меропланктона (в %) в суммарной численности зоопланктона в Балаклавской бухте в 2000 – 2002 гг. (сплошной линией нанесен тренд)

Fig. 2.15. Fluctuations in meroplankton (%) in total zooplankton abundance in the Balaklava bay during 2000 – 2001 (bold line gives the trend)

Изменения в качественном составе и количественных показателях зоопланктона в 90-е годы отразились на его трофической структуре. Ранее в планктонном сообществе преобладали фитофаги. Анализ данных о трофической структуре зоопланктона в 90-х годов свидетельствует об увеличении доли хищников и о снижении доли фитофагов в планктонных сообществах (табл. 2.18).

Таблица 2.18. Численность (экз.·м⁻³) и биомасса (мг·м⁻³) основных трофических групп зоопланктона в Каламитском заливе в 1998 г. (Ф - фитофаги, Э - эврифаги и Х - хищники)
Table 2.18. Abundance (ind.·m⁻³) and biomass (mg·m⁻³) of the main trophical zooplankton groups in the Kalamitsky Bay in 1998 (Ф - herbivorous, Э – euryphagous, X - carnivorous)

Сезон	Численность			Биомасса		
	Ф	Э	Х	Ф	Э	Х
Март	6144.0	406.6	1146.2	55.0	4.8	64.2
Октябрь	124.5	22.7	25.6	2.1	0.5	3.8

Особенно резко это проявляется осе-

нью. В 70-х годах растительноядными планктонами в естественных планктонных сообществах выедалось около 50 % наличной биомассы фитопланктона [37]. Результаты анализа трофической структуры зоопланктона в 90-е годы выявили низкий уровень развития растительноядного планктона в прибрежных водах Крыма. Следовательно, вселение и массовое развитие гребневика *M. leidy* определило очередное существенное изменение структуры сообщества. Появление еще одного ранее отсутствующего трофического звена – специализированного хищника берое, потребляющего в основном мнемипсиса, внесет новые изменения в трофическую структуру черноморского планктонного сообщества.

Таким образом, те изменения, которые наблюдались на протяжении 90-х годов в экологической системе Черного моря, отразились на видовом разнообразии зоопланктона и его количественных характеристиках.

Видовой состав прибрежного зоопланктона отличался от открытых районов моря большим разнообразием за счет интерстициальных форм, личинок и временно присутствующих в планктоне донных животных. Интродукция новых видов изменила сложившиеся в планктонном сообществе трофические взаимоотношения, оказала влияние на количественные характеристики зоопланктона и его структуру. Пресс мнемнопсиса на кормовой зоопланктон оставался все еще высоким, не-

смотря на то, что его численность в последние годы контролируется гребневиком берое.

Благодарности. Авторы благодарны Колесниковой Е. А. и Гринцову В. А. за определение гарпактикоид и амфипод, Монченко В. И. за консультации при определении видов сем. Cusclorinidae, Муриной В. В. за сведения по меропланктону, Шаляпину В. К. и Лисицкому А. О. за сбор проб зоопланктона на взморье у Севастополя и в Балаклавской бухте. Зоопланктон в Каламитском заливе собран сотрудниками ГПП «Юэжкогеоцентр», а в Карадагском природном заповеднике Безвушко А. И.

2.4. Многолетние изменения в сообществе зоопланктона Севастопольской бухты

В последние 30 лет в результате интенсивной антропогенной деятельности и многолетних флуктуаций климата в планктоне Черного моря происходят глубокие изменения. В первую очередь и наиболее заметно они проявляются в прибрежных акваториях, особенно в бухтах, на берегах которых расположены промышленные центры и порты. Севастопольская бухта представляет собой эстуарий полузамкнутого типа с ограниченным водообменом. В последние 50 лет в результате антропогенного воздействия естественный гидролого-гидрохимический режим бухты был нарушен. С промышленными и бытовыми стоками в Севастопольскую бухту поступают загрязняющие вещества, в том числе нефтепродукты, хлорированные углеводороды, фенолы, детергенты, тяжелые металлы. Согласно данным Госкомгидромета и Министерства экобезопасности Украины за 1992 – 1996 гг., для Севастопольской бухты характерно масштабное хроническое загрязнение вод широким спектром веществ, в особенности нефтяными углеводородами [87]. К тому же, в 1978 г. в горле бухты были построены заградительные молы, и ширина входа в бухту сузилась с 840 до 550 м. В результате нарушился водообмен с открытым

морем и время «полного» водообмена в бухте увеличилось почти вдвое [1].

Одной из форм антропогенного влияния на природные экосистемы является случайная интродукция новых для фауны моря видов. Наиболее существенно повлияли на планктонное сообщество прибрежных акваторий Черного моря хищные гребневики – вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (в 1980 – 1990 гг.) и *Beroe ovata* (в 2000-е годы), массовое распространение которых привело к резкому изменению численности и биоразнообразия зоопланктона, в первую очередь, эпипланктонного комплекса копепод.

Целью настоящей работы являлось изучение изменений, произошедших в сообществе зоопланктона Севастопольской бухты с 1976 по 2002 гг.

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные в Севастопольской бухте в 1976, 1979 – 1980, 1989 – 1990, 1995 – 1996 и 2002 гг. (табл. 2.19).

Сборы зоопланктона осуществляли сетью Джели (тип БСД – большая сеть Джели) с площадью входного отверстия 0,1 м² и размером ячеей газа фильтрующего конуса 150 мкм, и сетью Богорова-Расса (БР) с площадью

Таблица 2.19. Характеристика и объем материала
Table 2.19. Period of collection and the number
of samples

Год	Период (месяц)	Сеть	Количество проб
1976	I – XII	БСД*	22
1979	XII	БСД	18
1980	I – XI		
1989	III – XII	БСД	33
1990	I – IX		
1995	VI – XII	БСД	9
1996	I – V		
2002	I – XII	БСД	22
2002	I – XII	БР**	12

* - большая сеть Джеди, ** - сеть Богорова-Расса

входного отверстия 1 м² и размером ячеек газа 300 мкм. Пробы собирали вертикальными ловами в слое 0 – 10 м в первой половине дня (до полудня).

Материал фиксировали формалином до 4 %-ой концентрации в пробе. Многочисленные формы учитывали в части пробы, редкие и крупные организмы – во всей пробе.

Видовую принадлежность Copepoda определяли на всех копепоидных стадиях развития (I – VI).

2.4.1. Изменения в сообществе мезо-зоопланктона в период с 1976 по 1996 гг. Зоопланктон Севастопольской бухты, как и других районов Черного моря, представлен относительно небольшим количеством таксономических групп. Основу голопланктона составляют копеподы родов *Acartia*, *Paracalanus*, *Oithona* (табл. 2.20). Они имеют сравнительно мелкие размеры, как правило, не мигрируют (или имеют незначительные вертикальные миграции) и достигают большой численности. Специфика видового состава зоопланктона бухты связана с копеподами *Acartia clausi* (малая форма), *A. latisetosa*, *Calanipeda aquaedulcis*. Они встречаются только в бухте, а в открытом прибрежье в районе Севастополя не обнаружены [27, 113]. Из представителей

Cladocera в бухте отмечены *Pleopis polyphemoides*, *Penilia avirostris*, *Pseudoevadne tergestina*, *Evadne spinifera*. За исключением *P. polyphemoides*, который встречается в планктоне практически круглый год, эти виды существенно дополняют видовой состав зоопланктона бухты летом и осенью.

Из других представителей голопланктона следует отметить *Sagitta setosa*, *Oikopleura dioica* и *Pleurobrachia rhodopis*. В теплый период важным компонентом зоопланктона бухты является меропланктон. В основном это – личиночные формы бентосных животных Cirripedia, Polychaeta, Decapoda и Mollusca. Периодически большой концентрации в бухте достигает фаготрофная динофлагеллята *Noctiluca scintillans*. В комплексе видов зоопланктона бухты особое место занимают виды-вселенцы: копепода *A. tonsa* и ктенофоры *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*. С одной стороны, они вытеснили или заместили аборигенные виды (*A. tonsa*), с другой стороны, являясь неизбирательными (*M. leidyi*) либо избирательными (*B. ovata*) хищниками, привели к значительным изменениям в структуре и видовом разнообразии зоопланктона (*M. leidyi* – непосредственно, *B. ovata* – опосредованно).

В период исследований наиболее заметные изменения видового состава произошли в таксоценозе копепод. В 1976 г. в Севастопольской бухте было обнаружено 12 видов копепод (табл. 2.20). Шесть из них: *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia clausi*, *A. clausi* (малая форма), *Oithona nana*, *O. similis* были многочисленны круглый год. *A. tonsa* и *Centropages ponticus* – типичные стенотермные теплолюбивые виды. Они появлялись в планктоне в мае, когда температура воды поднималась до 15 – 16°C и отсутствовали в холодный период года. *Calanus euxinus* – представитель холодолюбивого комплекса зоопланктона, обитатель открытых вод Черного моря. В бухте этот вид обнаружен в не-

большом количестве, обычно в зимний период.

К редким в этот период видам относились *Anomalocera patersoni*, *Labidocera brunescens*, *A. latisetosa*, *Calanipeda aquae-dulcis*, которые были найдены в единичных экземплярах в отдельных пробах. Следует отметить, что в 1976 г. произошли существенные изменения видового состава копепоид по сравнению с предыдущим периодом исследований [33, 62]. Так, в пробах 1976 г. и позже перестала

обнаруживаться гипонейстонная *Pontella mediterranea*. Ранее ее в небольшом количестве находили в бухте [62]. *A. tonsa*, напротив, ранее отсутствовала и появилась в планктоне бухты, по-видимому, в начале 70-х годов [31], хотя впервые была зарегистрирована в Черном море в 1994 г. [121]. Видовой состав веслоногих ракообразных в 1979 – 1980 гг., по сравнению с 1976 г., изменился незначительно (табл. 2.20).

Таблица 2.20. Средняя годовая численность (Ч, экз./м³) и коэффициент вариации (CV, %) массовых организмов зоопланктона в 1976 – 2002 гг.

Table 2.20. Annual average abundance and coefficient of variation of zooplankton individuals in 1976 – 2002

Вид, группа	Год / число наблюдений							
	1976 / 21		1979 – 1980 / 18		1989 – 1990 / 22		2002 / 22	
	Ч	CV	Ч	CV	Ч	CV	Ч	CV
<i>Acartia tonsa</i> *	540.5	141	1121.2	176	442.9	164	856.6	138
<i>A. clausi</i> *	1224.9	118	3923.4	173	-	-	-	-
<i>A. clausi</i> (малая форма) **	1.7	513	19.1	628	-	-	-	-
<i>A. latisetosa</i>	0.01	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anomalocera patersoni</i>	0.02	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calanipeda aquae-dulcis</i>	0.9	131	2.1	315	4.2	149	2.0	166
<i>Calanus euxinus</i>	16.3	261	314.7	453	1.4	341	52.1	228
<i>Centropages ponticus</i>	-	-	0.6	435	-	-	-	-
<i>Labidocera brunescens</i>	3463.8	89	2942.1	76	-	-	0.1	524
<i>Oithona nana</i>	197.0	141	74.4	203	28.6	167	15.3	254
<i>O. similis</i>	513.4	155	472.1	119	4.1	182	173.3	158
<i>Paracalanus parvus</i>	-	-	-	-	-	-	0.1	361
<i>Pontella mediterranea</i>	273.2	73.5	62.7	192	58.5	190	29.6	200
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	43	160.5	55	240.4	18.7	176	7.3	366
<i>Harpacticoida</i>	0.1	524	-	-	-	-	0.8	512
<i>Evadne spinifera</i>	8	435.8	128	601.8	0.4	353	218.7	491
<i>Penilia avirostris</i>	445	141.2	1206	309.4	370.3	298	141.3	237
<i>Pleopis polyphemoides</i>	-	-	-	-	-	-	4.3	425
<i>Pseudevadne tergestina</i>	256	244.1	378	273.4	32.4	287	61.7	102
Bivalvia larvae	1284	161.0	1803	113.1	12.3	279	8.4	226
Cirripedia cypris	0.1	523.7	20	313.7	535	235	2111.7	161
Cirripedia nauplii	8	269.5	36	459.4	4.4	185	6.1	217
Decapoda larvae	83	121.9	786	312.6	3.1	355	41.5	371
Gastropoda larvae	0.1	361	0.2	259	0.4	265	18.7	224
Hydromedusae	1065	116.6	5067	296.7	1703.3	410	115.0	206
<i>Noctiluca scintillans</i>	59	122.3	124	128.0	2.7	167	10.6	125
<i>Oikopleura dioica</i>	128	140.7	264	136.1	242.2	259	50.9	223
<i>Polychaeta larvae</i>	12	234.4	14	318.6	0.2	390	33.6	258
<i>Sagitta setosa</i>	10116	62.1	19454	114.1	3544.7	214	4112.8	92
Сумма зоопланктона								

* - *Acartia clausi* и *A. tonsa* учитывались совместно; ** - по [120], *A. clausi* (малая форма) является самостоятельным видом *A. margalefi*

Отличия наблюдались только для редких видов. Так, *A. patersoni* и *C. aque-dulcis*, отмеченные в 1976 г., в 1980 г. в пробах отсутствовали. *L. brunescens* в 1976 г. не обнаружена, хотя в сборах 1980 г. встречалась. Общее количество видов сократилось до 11. Самые существенные изменения видового состава копепоид произошли в 1989 – 1990 гг. Исчезли не только все редкие виды, но и доминирующие ранее *O. nana* и *A. clausi* (малая форма). Было обнаружено только 7 видов копепоид. В 1995 – 1996 гг. видовой состав копепоид по сравнению с 1989 – 1990 гг. не изменился.

Как отмечено выше, *A. tonsa* впервые зафиксирована в Черном море в 1994 г. [121]. До 1994 г. из-за морфологического сходства и близких размеров *A. tonsa* учитывалась вместе

с *A. clausi*. Поэтому в данной работе приводится объединенная численность этих двух видов. Малая форма *A. clausi* впервые описана для Черного моря Д. А. Потемкиной [98]. По [120], это - отдельный вид *A. margalefy* Alcaraz, 1976. Однако это предположение требует доказательств, возможно, на генетическом уровне, поэтому мы оставляем прежнее название.

В период исследований наибольшая численность мезозоопланктона отмечена в 1979 – 1980 гг. (рис.2.16) и составляла в среднем за год 19454 экз./м³, что почти в два раза больше, чем в 1976 г. При этом возросло количество всех организмов: *Noctiluca scintillans* – в 5 раз, *Pleopis polyphemoides* – в 3 раза, копепоид – в 1,4 раза (табл. 2.20).

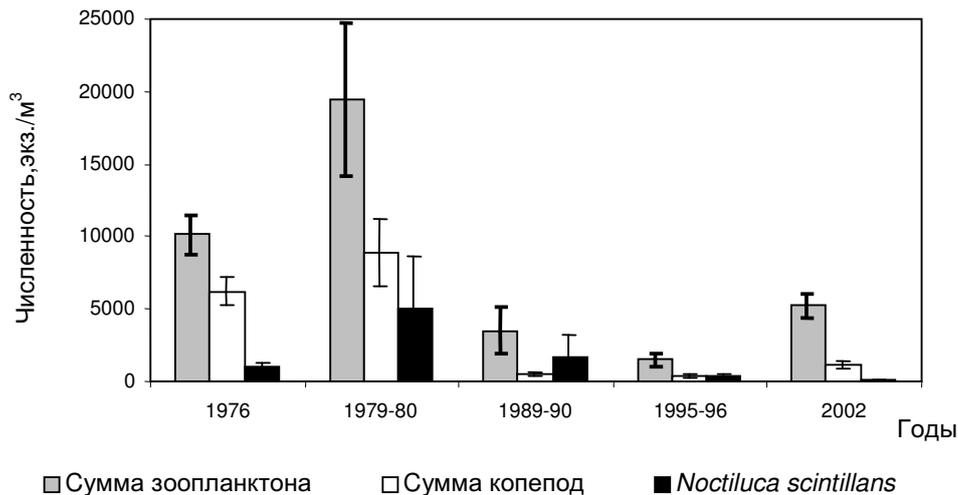


Рис. 2.16. Многолетняя динамика численности зоопланктона
Fig. 2.16. Long-term fluctuation of zooplankton abundance

Наименьшая численность мезозоопланктона была отмечена в 90-е годы. В 1989 – 1990 гг. она была в три раза ниже, чем в 1976 г., и составила 3515 экз./м³. В основном это было обусловлено резким уменьшением количества копепоид – в 12 раз, по сравнению с 1976 г. Значительно (в 20 раз) упала численность *O. dioica* и личинок *Gastropoda* (в 27 раз). Количество *N. scintillans*, по сравнению с 1976 г.,

почти не изменилось. В 1995 – 1996 гг. численность мезозоопланктона, по сравнению с 1990 г., сократилась в два раза и составляла 1547 экз./м³.

Изменение численности основных групп мезозоопланктона вызвало изменение структуры сообщества (рис. 2.17). Наблюдалось уменьшение степени доминирования копепоид от 62% в 1976 г. до 15 – 20 % в 90-е го-

ды. При этом возрастало значение *N. scintillans* (1979 – 1980, 1989 – 1990 гг.) и меропланктона (1989 – 1990, 1995 – 1996 гг.). Следует отметить, что в 1979 – 1980 гг. процентное соотношение основных компонентов мезозоопланктона изменилось в результате вспышки численности ноктилюки при относительно постоянной численности копепод, а в 1989 – 1996 гг. доля *N. scintillans* возросла на фоне резкого сокращения численности копепод и

других организмов кормового зоопланктона (табл. 2.20).

Наиболее адекватно изменения сложности структуры сообществ аппроксимируются с помощью индекса разнообразия Шеннона, который рассчитывался нами не только на основе относительного обилия видов, но и возрастных стадий организмов [104]. Результаты представлены в табл. 2.21.

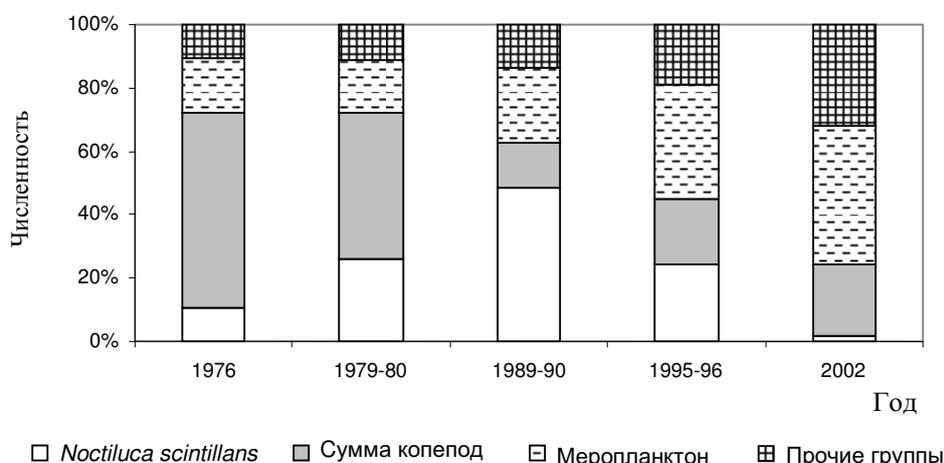


Рис. 2.17. Многолетние изменения таксономической структуры мезозоопланктона
Fig. 2.17. Long-term changes of taxonomic structure of mesozooplankton

Рис. 2.17. Много-летние изменения таксономической структуры мезо-зоопланктона
Fig. 2.17. Long-term changes of taxonomic structure of mesozooplankton

Таблица 2.21. Многолетние изменения индекса разнообразия мезозоопланктона (H' , бит / инд.) и его компонентов: количества видов и стадий (S) и выравненности (V')
Table 2.21. Long-term changes of mesozooplankton Shannon index (H' , bit / ind.), species and stage numbers (S) and equitability (V')

Индекс	Год	Среднее за год	Max	Min	Среднее за период		
					I – IV*	V – IX*	X – XII*
H'	1976	2,9	3,8	1,7	3,1	3,3	2,2
	1979 – 1980	3,1	4,0	2,0	2,9	3,6	2,7
	1989 – 1990	3,0	3,9	1,7	3,4	2,5	3,2
	2002	3,2	4,1	1,7	3,1	3,0	3,7
S	1976	23,9	34,5	15,0	20,8	26,4	24,0
	1979 – 1980	26,5	32,7	21,0	24,5	28,6	25,0
	1989 – 1990	18,3	26,5	11,5	19,9	17,9	16,8
	2002	22,8	36,0	11,0	18,1	22,9	28,8
V'	1976	0,4	0,6	0,1	0,5	0,4	0,2
	1979 – 1980	0,3	0,5	0,1	0,3	0,4	0,2
	1989 – 1990	0,5	0,9	0,2	0,6	0,4	0,5
	2002	0,4	0,8	0,1	0,5	0,4	0,4

* – месяцы; * – months

Среднегодовые величины индекса Шеннона за 1976, 1980, 1989 – 1990 гг. были близки и составляли 2,9 – 3,1 бит/инд. Но при сравнении показателей разнообразия в отдельные сезоны были выявлены существенные отличия в разные годы наблюдений. В 1976 и 1979 – 1980 гг. в летний период индекс разнообразия мезозоопланктона был близким к максимальным величинам, а в теплый сезон 1989 – 1990 гг. – минимальным за период исследований, что было вызвано уменьшением количества видов и возрастных стадий в 90-е годы по сравнению с 1976 – 1980 гг. В холодный период 1989 – 1990 гг. значения индекса Шеннона были, напротив, выше, чем в 1976 и 1980 гг. При этом количество категорий – видов и стадий мезозоопланктона (S) на протяжении 1989 – 1990 гг. было низким, а повышение сложности сообщества обусловлено выравниванием численностей популяций в холодный сезон (V'). Число видов и возрастных стадий было наименьшим во второй половине года (с июля по ноябрь), наибольшие значения выравниваемости отмечены в январе и декабре, наименьшие – в мае и в сентябре. Следует отметить, что сезонные изменения разнообразия мезозоопланктона в 1976 и 1980 гг., в отличие от 1989 – 1990 гг., близки к средним многолетним для прибрежных районов Черного моря [47, 104].

Значения индекса разнообразия зависят от условий среды, в частности, от температуры. При рассмотрении связи разнообразия с температурой было обнаружено, что в холодный период 1976 г. корреляция между этими признаками отрицательная ($r = -0.82$), а в теплый период года – слабая положительная ($r = 0.32$). В 1989 – 1990 гг. значения корреляции между разнообразием и температурой были отрицательными в течение всего года. Но ее величины были очень низкими: $r = -0.14$ – в холодный период и $r = -0.16$ – в теплый период.

К настоящему времени накоплен большой массив данных, свидетельствующий об ухудшении качества среды обитания гидробионтов Севастопольской бухты [1, 24, 30, 87]. Наибольшее загрязнение и эвтрофикация за период исследований наблюдались в середине 1970-х – начале 1980-х годов, когда были отмечены максимальные концентрации загрязняющих веществ и биогенных элементов [30, 90]. В этот же период зоопланктонное сообщество бухты характеризовалось целым рядом признаков, специфичных для водоемов, подверженных хроническому антропогенному прессу [64, 89]. В первую очередь, негативные изменения условий среды отразились на организмах гипонейстона. Высокие концентрации нефтяных углеводородов, тяжелых металлов и других токсикантов в Севастопольской бухте привели к исчезновению типичных гипонейстонных копепод сем. *Pontellidae* в 1970 – 1980-е годы. Резкое сокращение численности одних видов *Pontellidae* и исчезновение других было отмечено в этот же период и в северо-западной части Черного моря, как реакция гидробионтов на возрастающее антропогенное воздействие [51]. Исследования распределения понтеллид, проведенные в районах с разным уровнем антропогенной нагрузки в Средиземном море [123] и северо-западной части Черного моря [96], показали, что изменение физико-химических характеристик вод приводит к резкому сокращению численности видов этого семейства. По мнению цитированных авторов, гипонейстон может служить хорошим индикатором антропогенного загрязнения среды.

Известно, что для эвтрофированных и загрязненных водоемов характерны редукция числа видов *Cladocera* и замещение крупнотельных форм (*Evadne spinifera*, *Pseudoevadne tergestina*, *Penilia avirostris*) мелким эврибионтным *Pleopis polyphemoides* [160]. В период с 1976 по 1996 гг. список ветвистоусых ракообразных Севастопольской бухты ограничи-

вался тремя видами: *P. polyphemoides*, *P. avirostris*, *E. spinifera*, с явным преобладанием по численности *P. polyphemoides* (табл. 2.20). В то же время в 1950 – 1960-е годы XX столетия в неритической зоне Черного моря встречались 7 видов кладоцер [96], при этом массовой формой летнего зоопланктона была пенуля, тогда как в период с 1976 по 1996 гг. вклад *P. avirostris* во время максимального развития в августе составлял 1 – 6 %.

К существенным изменениям сообщества мезозоопланктона в семидесятые годы следует отнести и резкое сокращение численности массового ранее (примерно до 1968 г.) вида веслоногих ракообразных - *Acartia latisetosa* [32, 91, 93, 113]. Освобождающуюся экологическую нишу занял близкородственный, новый для Черного моря вид - *A. tonsa* [31, 33].

Как было показано И. Г. Поликарповым и И. В. Бурковским в полевых экспериментах на сообществе инфузорий, успешное вселение и закрепление нового вида в полном членном сообществе происходит лишь в том случае, если оно нарушено, в частности, в результате негативных для биоты изменений среды обитания [148]. Об этом же свидетельствуют и наши данные.

После строительства мола в начале восьмидесятых годов степень загрязнения вод бухты оставалась очень высокой [24], а по концентрации бактериопланктона она перешла из мезотрофной фазы в эвтрофную [101]. Известно, что общее ухудшение условий среды, вызванное эвтрофированием водоемов, до определенной стадии проявляется в повышении продукции и сопровождается усиленным развитием определенных видов, которые хорошо переносят загрязнение [45]. При этом, как правило, происходит трансформация в структуре планктонного сообщества [96]. Примером таких изменений является мезозоопланктонное сообщество Севастопольской бухты в начале

восьмидесятых годов, когда увеличилась численность как мезозоопланктона в целом, так и отдельных его компонентов (табл. 2.20., рис. 2.16).

Виды копепод с широкой экологической валентностью – *A. clausi*, *A. clausi* (малая форма), *A. tonsa*, а также гетеротрофная динофлагеллята *N. scintillans*, которую относят к индикаторам загрязненных вод [69], внесли основной вклад в суммарную численность зоопланктона. При этом коэффициент вариации численности за 1980 г. увеличился почти в 2 раза (табл. 2.20), что свидетельствует о возрастании внутригодовой изменчивости численности зоопланктона.

Наиболее существенные изменения в сообществе зоопланктона Севастопольской бухты, как и в экосистеме Черного моря в целом, последовали после интродукции хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi*. По-видимому, он был занесен в Черное море с балластными водами кораблей из Атлантического побережья Северной Америки [16, 117]. Впервые этот вид был отмечен в 1982 г. М. В. Переладовым в Судакском заливе [92]. Как отмечает Л. Н. Грузов [29], мнемииопсис в Черном море в первую очередь освоил свободную экологическую нишу над шельфами, где у него не было серьезных конкурентов. В 1988 г. началось его массовое распространение в этом водоеме. В северо-западной части Черного моря летом 1988 г. численность мнемииопсиса составляла 310 экз./м² [115], а в ноябре 1989 г. – 7600 [17]. В Севастопольской бухте показатели численности были близки: в сентябре 1990 г. – 5157 экз./м² [33], летом 1995 г. – 7000 [110].

Массовое развитие мнемииопсиса в Севастопольской бухте привело к резкому падению численности мезозоопланктона и катастрофическими изменениями в его структуре [130, 131].

Количество видов копепод уменьшилось до 7 (табл. 2.20). Два из исчезнувших ви-

дов – *A. clausi* (малая форма) и *O. nana* – были доминирующими в течение 1976 и 1980 гг. Их выпадение из сообщества привело в 1990 г. к уменьшению численности копепод в 12 раз, по сравнению с 1976 г. В результате доминирующими видами стали *A. clausi* + *A. tonsa* и *P. elongatus*, а степень их доминирования существенно возросла.

С исчезновением *O. nana*, которая была многочисленна весь год, амплитуда колебаний численности копепод увеличилась от 23 в 1976 г. до 320 раз в начале 90-х годов, а мезозоопланктона в целом – от 4 до 244 раз, что свидетельствует о возрастании нестабильности сообществ [34]. Доля копепод в мезозоопланктоне сократилась от 62 % в 1976 г. до 15 % в 1990 г. (рис. 2.17).

На протяжении 90-х годов наблюдалась устойчивая тенденция падения численности мезозоопланктона. В 1990 г. она была примерно в два раза ниже, чем в 1989 г., а в 1995 – 1996 гг. в два раза ниже, чем в 1990 г. (табл. 2.20, рис. 2.16). Сходные изменения мезозоопланктонного сообщества наблюдались и в других районах Черного моря [16, 17, 19, 111, 118, 135, 141, 142].

Полученные данные свидетельствуют о том, что в 1976 – 1996 гг. в условиях изменения комплекса абиотических и биотических факторов среды мезозоопланктон Севастопольской бухты существенным образом трансформировался. Причины деградации мезозоопланктона в 1976 – 1996 гг. можно рассматривать как результат влияния следующих факторов: 1) загрязнения и эвтрофикации, усилившихся после постройки мола; 2) естественных флуктуаций климата; 3) интродукции хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Черное море.

2.4.2. Изменения в сообществе мезозоопланктона в 2002 г., по сравнению с 1990-ми годами. В 2002 г. основной комплекс видов мезозоопланктона остался таким же, как

в 1990 – 1996 гг. (табл. 2.20). Однако впервые за весь период исследований (1976 – 2002 гг.) были обнаружены кладоцеры *Evadne spinifera*, *Pseudoevadne tergestina* и несколько половозрелых особей гипонейстонной копеподы *Pontella mediterranea*. Все эти виды присутствовали в отдельных пробах в июле – сентябре в небольшом количестве. В сентябре была найдена одна половозрелая самка *Oithona nana*.

Общая численность мезозоопланктона в 2002 г., по сравнению с 1990-ми годами, изменилась незначительно (рис. 2.16), тогда как количество кормового зоопланктона увеличилось в два раза (3979 экз./м³ – в 2002 г. и 1841 экз./м³ - в 1989 – 1990 гг.). Это было связано, с одной стороны, с существенным снижением концентрации *Noctiluca scintillans*, которая составляла в девяностые годы около 50 %, в 2002 г. – только 3 %, а с другой – с увеличением численности почти всех видов кормового зоопланктона (табл. 2.20). При этом заметно изменилось процентное соотношение численности голо- и меропланктона в пользу последнего, что было обусловлено вспышкой размножения усонюгих ракообразных, концентрация науплиев которых была максимальной за все время наблюдений с 1976 по 2002 гг. (рис. 2.17).

На рис. 2.18 представлены значения коэффициента вариации численности мезозоопланктона в период исследований, которые увеличивались в 90-е годы на фоне уменьшения численности мезопланктона, что свидетельствует о его крайне неравномерном распределении в течение года. В 2002 г. значения коэффициента вариации, а, следовательно, и внутригодовая изменчивость общей численности мезозоопланктона и почти всех его видов, по сравнению с 1989 – 1990 гг., снизились (табл.2.20, рис. 2.18).

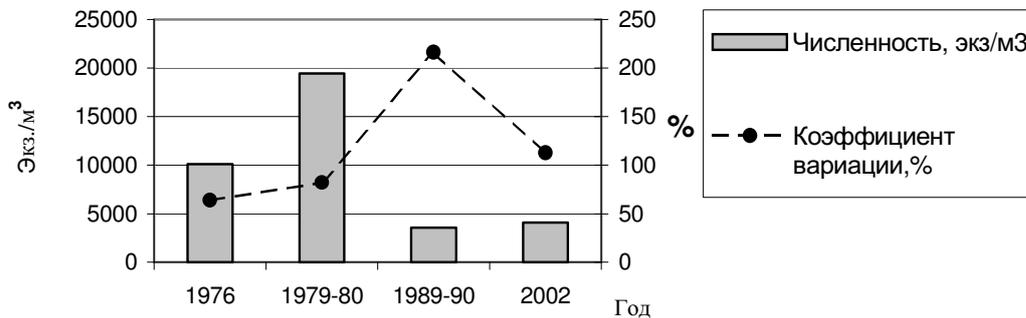


Рис. 2.18. Многолетние изменения общей численности и коэффициента вариации мезозоопланктона
 Fig. 2.18. Inter-annual fluctuation of total abundance and variation coefficient of zooplankton

В 2002 г. произошли глубокие изменения в видовой структуре Cladocera, хотя их общая численность, по сравнению с 1989 – 1990 гг., не изменилась (табл. 2.20, рис.2.19). Кроме отмеченного выше увеличения количества видов, произошла смена доминантов, вследствие резкого увеличения концентрации

Penilia avirostris (в 200 раз по сравнению с 1990 г.). Ранее, с 1976 по 1996 г., колебания численности ветвистоусых ракообразных происходили на фоне доминирования *Pleopis polyphemoides*, вклад которого превышал 90 %, тогда как в 2002 г. он составлял только около 40 % от общего количества Cladocera.

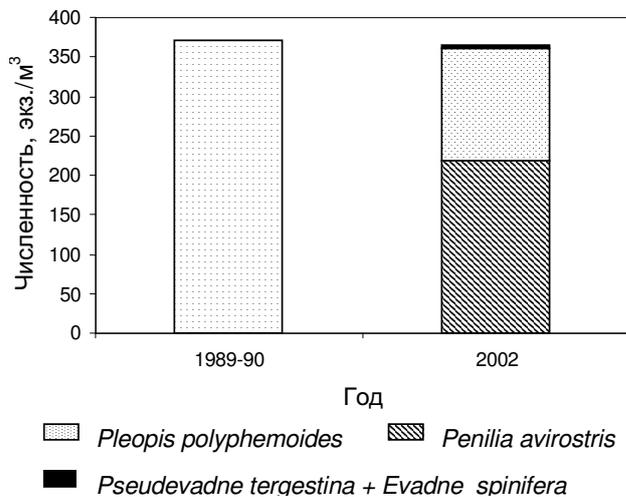


Рис. 2.19. Изменение видовой структуры и численности Cladocera в 2002 г.

Fig. 2.19. Changes of species composition and abundance of Cladocera in 2002

На протяжении 2002 г. концентрация мезозоопланктона изменялась от 1285 экз./м³ в феврале до 18 000 экз./м³ в октябре (рис. 2.20а). Подъем численности отмечен в мае – июне, в начале июля и в конце августа. Яркий выраженный пик зарегистрирован в октябре. В течение года наблюдались резкие спады численности: в июне, в июле и в ноябре.

Наиболее существенные колебания численности зоопланктона выявлены в летний сезон, когда в планктоне присутствовали гребневики *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* (рис. 2.20, 2.21). Яйца и личинки *M. leidyi* появились в пробах 25 июня, а 22 июля был зарегистрирован пик численности гребневика – более 400 экз./м³. Его популяция оставалась многочис-

ленной до конца августа, причем колебания численности мезозоопланктона и мнемииопсиса в этот период происходили в противофазе ($r = -0.8$).

Зависимость количества мезозоопланктона от численности мнемииопсиса удовлетворительно описывается экспоненциальным уравнением (рис. 2.20б). Вид зависимости демонстрирует наличие отрицательной взаимосвязи между количеством мезозоопланктона и

численностью *M. leidyi*. Высокое значение коэффициента детерминации ($r^2 = 89$) свидетельствует о достоверности указанной зависимости.

Гребневик *Beroe ovata*, который питается мнемииопсисом, появился в планктоне в середине августа (рис. 2.21). При этом численность *M. leidyi* резко уменьшилась, а численность мезозоопланктона, напротив, возросла.

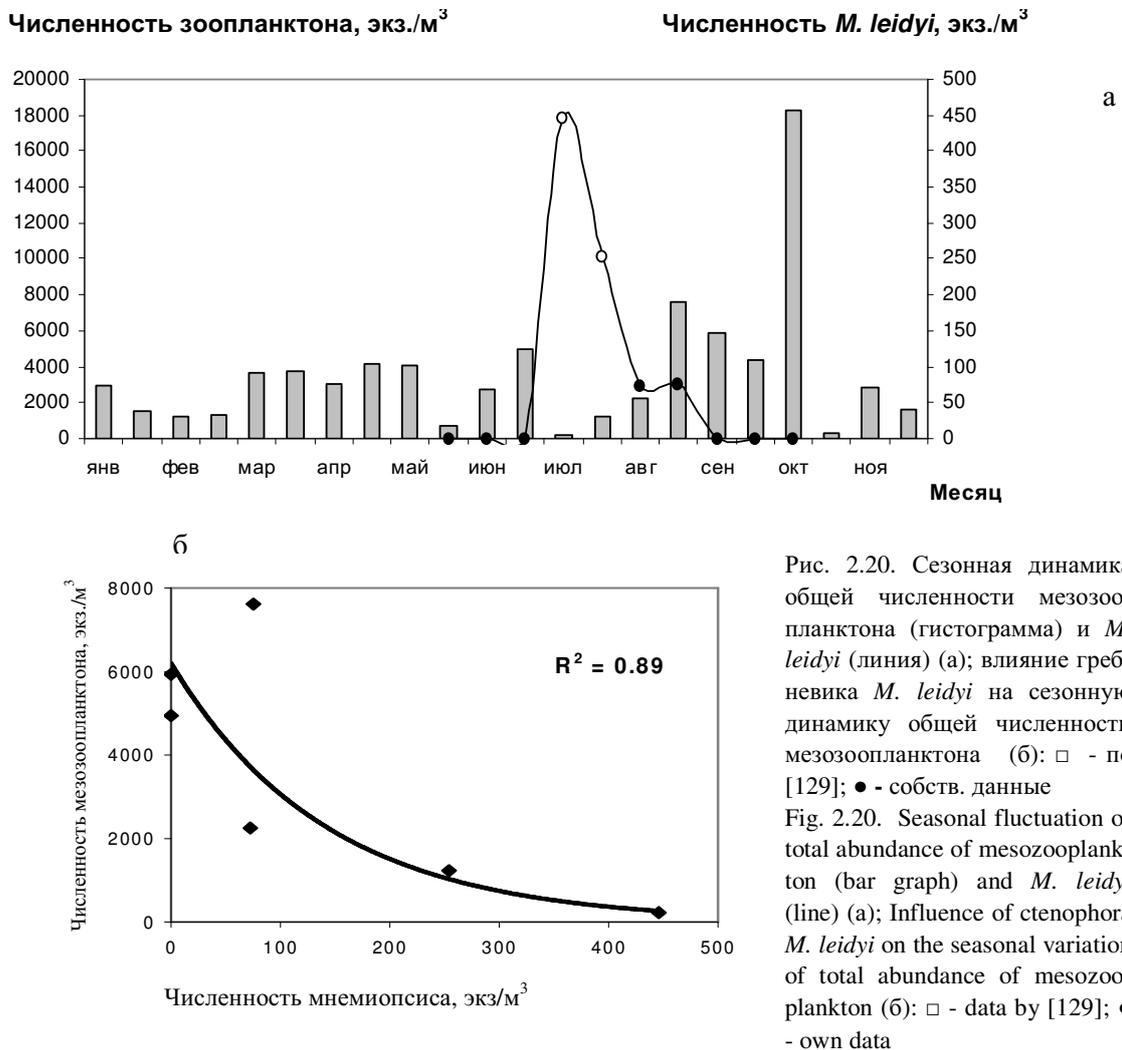


Рис. 2.20. Сезонная динамика общей численности мезозоопланктона (гистограмма) и *M. leidyi* (линия) (а); влияние гребневика *M. leidyi* на сезонную динамику общей численности мезозоопланктона (б): □ - по [129]; ● - собств. данные

Fig. 2.20. Seasonal fluctuation of total abundance of mesozooplankton (bar graph) and *M. leidyi* (line) (а); Influence of ctenophora *M. leidyi* on the seasonal variation of total abundance of mesozooplankton (б): □ - data by [129]; ● - own data

С появлением берое в планктоне бухты, период массового развития мнемииопсиса, а, следовательно, его влияния на кормовой зоо-

планктон резко сократился. Хотя берое воздействует на мезозоопланктон опосредованно (в результате уменьшения численности

мнемиопсиса), наблюдалась положительная корреляция между его численностью и концентрацией мезозоопланктона ($r = 0.98$). В сентябре мнемиопсис в пробах не был обнаружен, при этом численность берое сократи-

лась, а с середины ноября гребневики в пробах не обнаруживались.

Значение индекса Шеннона в среднем за 2002 г., по сравнению с 1989 – 1990 гг., изменилось незначительно (табл. 2.21). По срав-

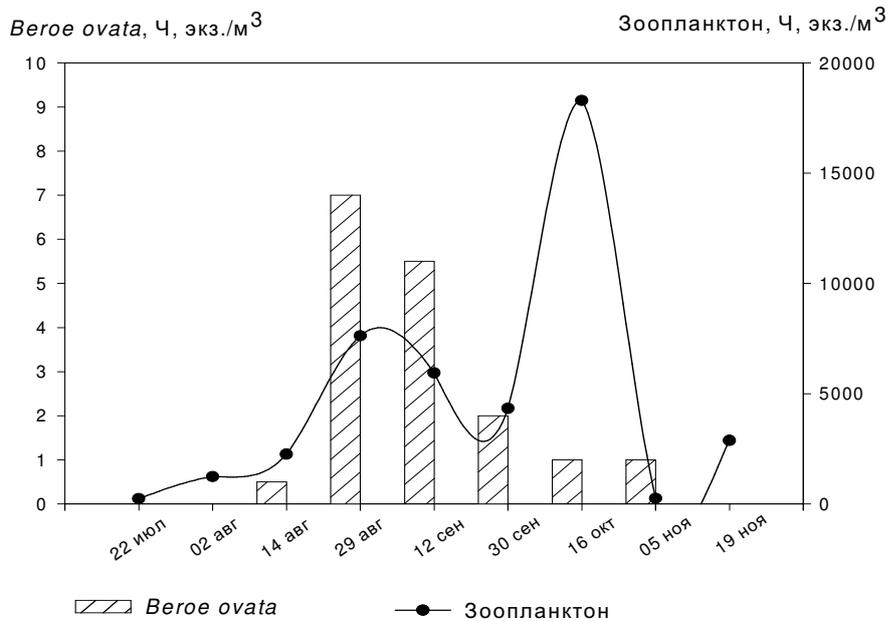


Рис. 2.21. Изменение численности организмов мезозоопланктона в период размножения гребневика *Beroe ovata*

Fig. 2.21. Variation of mesozooplankton number during phase of *Beroe ovata* reproduction

нению с 1990 г., возросло количество видов и категорий, а индекс эквитабельности несколько снизился. Однако в 2002 г. были выявлены отличия сезонной динамики показателей разнообразия, по сравнению с 90-ми годами. В 1989 – 1990 гг. самые низкие значения индекса Шеннона отмечены в летний период, а наиболее высокие – с января по апрель. В 2002 г. разнообразие зоопланктона существенно возросло во вторую половину года, а в первую – было самым низким за год. Амплитуда колебаний значений индекса Шеннона в 2002 г. увеличилась: с 1976 по 1990 гг. он изменялся от 2.9 до 3.1, в 2002 г. – от 1.7 до 4.1.

Результаты наблюдений в Севастопольской бухте в 2002 г. показали, что в сообществе мезозоопланктона произошли кардинальные изменения. Причем, тенденция многолетних вариаций зоопланктона, по сравне-

нию с 90-ми годами, приобрела противоположный характер: было отмечено увеличение общего количества видов, восстановление популяций отдельных видов и возрастание численности кормового зоопланктона (табл. 2.20). При этом внутригодовая изменчивость численности почти всех видов и групп мезозоопланктона уменьшилась, о чем свидетельствует коэффициент вариации. Сходные изменения отмечены и в других районах Черного моря [42, 116, 133, 137]. Эти изменения происходили на фоне улучшения качества среды обитания [30]. Однако наиболее важным биотическим фактором формирования сообщества в конце 90-х - начале 2000-х годов явился вселинец *Beroe ovata*. Впервые он был зарегистрирован в Черном море у берегов Болгарии в октябре 1997 г. [137]. В течение 1997 – 1998

годов его эпизодически отмечали в разных районах Черного моря, а в середине 1999 г. он распространился повсеместно в северо-западной части Черного моря [116]. В августе 1999 г. берое обнаружили в Севастопольской бухте [128, 129]. Это – специализированный хищник, питающийся гребневиками *Lobata*, в том числе *Mnemiopsis leidyi*. Он был назван среди возможных мер биоконтроля для снижения пресса мнемииопсиса и улучшения состояния экосистемы Черного моря специальной группой GESAMP, работавшей под эгидой ЮНЕСКО и других международных организаций в 1994 и 1995 гг. [116]. Практических шагов предпринято не было, тем не менее, гребневик вселился в Черное море, по-видимому, из Средиземного, где обитает несколько видов *Beroe* [16]. В Черном море берое питается, вероятнее всего, исключительно мнемииопсисом. В лабораторных опытах установлено, что он не переваривает других желетелых и копепод, отторгая их через некоторое время. Численность *B. ovata* в Черном море существенно ниже, чем концентрация *M. leidyi*: в уловах сети БР, по [16, 116, 129], она составляла 0.02 – 2 экз./м³, по нашим данным – 0.2 – 0.4. Ли-

чинки гребневика, по-видимому, лучше улавливаются сетью Джели. Так, у болгарского побережья была зарегистрирована численность 13 экз./м³, по нашим данным – 7 экз./м³.

B. ovata присутствовал в Севастопольской бухте короткий период времени – с середины августа по ноябрь. При этом наблюдалось временное расхождение максимумов концентрации двух гребневиков. Берое появлялся после мнемииопсиса, а увеличение его численности сопровождалось понижением концентрации мнемииопсиса, что приводило к увеличению численности кормового зоопланктона (рис. 2.20, 2.21). В настоящее время берое относится к главным регулирующим факторам численности вида-жертвы мнемииопсиса. Поскольку он не подвергается давлению собственных хищников, его численность лимитируется только наличием жертв. В результате хищничество на одном уровне (берое – мнемииопсис) приводит к каскадным эффектам на другом уровне (мнемииопсис – кормовой зоопланктон). Как известно, такая модель отношений приводит к увеличению разнообразия в сообществах [34], что подтверждается нашими данными.

2.5. Долговременные изменения

видового состава и численности копепод рода *Acartia Dana* в Севастопольской бухте

Веслоногие ракообразные рода *Acartia* доминируют в большинстве прибрежных акваторий Мирового океана [149]. Поскольку эти копеподы устойчивы к загрязнению, их значение в пелагических сообществах особенно возросло в последние десятилетия, когда усилился антропогенный пресс на прибрежные экосистемы [33, 144]. В это же время произошли заметные изменения видового состава, численности и структуры таксоцены *Acartia* в прибрежных акваториях Черного моря.

Поскольку в 1994 г. в Черном море впервые была обнаружена новая для водоема

копепода *Acartia tonsa* [120], нами проведена ревизия видового состава рода *Acartia* в пробах из коллекции отдела планктона ИнБИОМ за 1976 – 1990 гг. и август – октябрь 1968 г., собранных в Севастопольской бухте в районе постановки бонового заграждения. В пробах за 1976 и 1995 – 1996 гг. (см. табл. 2.19) половозрелых самок и самцов *A. clausi* и *A. tonsa* учитывали во всей пробе или в ее части, в зависимости от концентрации организмов. Размер рачков измеряли под бинокулярным микроскопом с помощью окуляр-микрометра. Промерено более 500 самок и более 600 самцов.

2.5.1. Видовая структура и численность. За весь период исследований таксономического состава зоопланктона в Черном море было обнаружено пять видов и форм рода *Acartia* Dana, 1846: *A. (Acantacartia) italica* Steuer, 1910, *A. latisetosa* Krichagin, 1873, *A. (Acartiura) clausi* Giesbrecht, 1889, *A. clausi* (малая форма), *A. (Acantacartia) tonsa* Dana, 1849 (рис. 2.22).

A. italica была найдена в Черном море только один раз. Несколько взрослых особей этого вида были обнаружены в пробах, собранных в 1940 г. у берегов Крыма [98]. Ни до этого года, ни после она в Черном море не встречалась, ее появление здесь было, по-видимому, случайным.

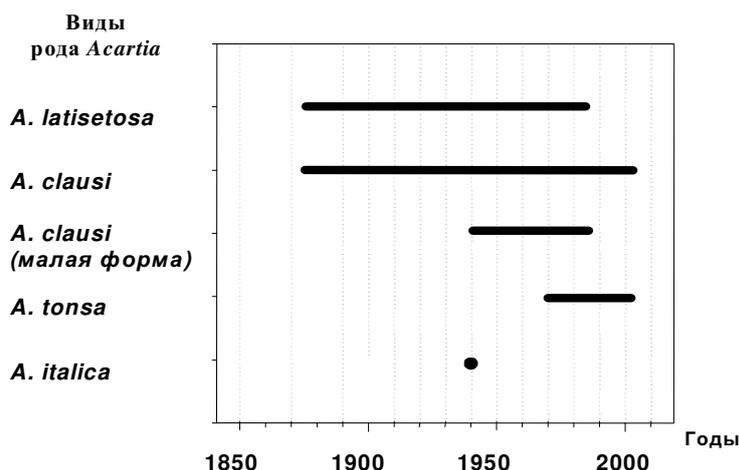


Рис. 2.22. Изменения видового состава рода *Acartia* в Черном море

Fig. 2.22. Changes of species composition of *Acartia* genus in the Black Sea

A. clausi – одна из самых многочисленных черноморских копепод. Она широко распространена по всей акватории моря, однако, наибольшей плотности достигает в прибрежных районах. Первоначально для Черного и Средиземного морей вид был определен как *Dias (Acartia) longiremis* Lilljeborg (1853). В 1889 г. В. Гисбрехт установил, что это - самостоятельный вид, не тождественный *Dias longiremis* и заново описал его под названием *Acartia clausi*. В 1895 г. В. Караваев уточнил видовую принадлежность черноморской *A. clausi* и отметил, что она была известна в

A. latisetosa описана как новый для науки вид в 1873 г. по экземплярам, найденным в Сухумской бухте [70]. Это – stenothermная теплолюбивая копепода, приуроченная к прибрежным районам [98]. *A. latisetosa* встречалась в бухтах и заливах Черного моря в массовом количестве с июля по октябрь [93]. Наличие покоящихся яиц в жизненном цикле позволяло популяции *A. latisetosa* переживать неблагоприятный для нее период низких температур и ежегодно возобновляться в планктоне. В Севастопольской бухте она впервые обнаружена в 1891 г. [56] и, по крайней мере, до 1968 г. встречалась здесь летом в массовом количестве [32, 93, 98].

Черном море, как и в Средиземном, под именем *Dias longiremis* [56].

A. clausi – эвритермный вид, встречается в планктоне Черного моря круглый год.

В 1940 г. Д. А. Потемкина обнаружила в Черном море копеподу, которая была в 1,5 раза меньше по размеру, чем *A. clausi*, однако идентична ей по морфологическим признакам [98]. Она определялась в дальнейшем как *A. clausi* (малая форма). Эта копепода, в отличие от *A. clausi*, встречалась только в бухтах в узком прибрежье. По [120], это самостоятельный вид - *A. margalefy* Alcaraz, 1976.

Acartia tonsa Dana, 1849 широко распространена в прибрежных акваториях Атлантического, Индийского и Тихого океанов [149]. В Черном море она впервые обнаружена в 1994 г. [120]. Также как и *A. latisetosa*, это типичный теплолюбивый вид, максимальной численности достигает в летние месяцы. В холодный сезон года популяция *A. tonsa* находится в стадии покоя и в планктоне не встречается. В период наших исследований видовой

состав, численность и степень доминирования акарций заметно менялись. Наибольшее количество видов и форм было обнаружено в 1976 и 1980 г., когда видовой состав рода был дополнен *A. tonsa*, а *A. latisetosa* еще встречалась в летних сборах (рис. 2.22). В эти годы было обнаружено 4 вида *Acartia*. Максимальная численность *Acartia* наблюдалась в 1980 г. (табл. 2.22).

Таблица 2.22. Сезонные и многолетние изменение общей численности* (Ч, экз./м³) и степени доминирования (Д, %) в таксоцено копепоид рода *Acartia*

Table 2.22. Seasonal and long – term fluctuation of *Acartia* numbers (Ч, ind/m³) and *Acartia* percentage (Д, %) of total Copepoda

Месяц	Год / количество наблюдений									
	1976 / 21		1979 – 1980 / 18		1989 – 1990 / 22		1995 – 1996 / 11		2002 / 22	
	Ч	Д	Ч	Д	Ч	Д	Ч	Д	Ч	Д
I	113	5	1538	57	15	27	-	-	1098	57
II	84	3	10407	91	19	6	9	11	249	73
III	41	2	876	37	35	12	85	11	136	56
IV	392	8	-	-	70	24	264	50	641	83
V	820	30	2668	40	365	64	44	76	594	76
VI	3414	50	7213	77	1575	96	1283	100	286	62
VII	783	48	20200	79	1688	100	122	100	980	77
VIII	4296	73	8608	59	29	94	158	100	765	99
IX	6421	34	1527	15	851	100	128	55	3963	99
X	1053	11	371	12	439	99	-	-	538	68
XI	2576	25	690	10	201	98	-	-	294	33
XII	1192	17	1393	28	29	44	2	20	736	58
Средняя	1765	26	5045	46	443	63	233	58	857	70

* - суммарная численность I – VI копепоидитных стадий развития акарций.

В этот период в три раза, по сравнению с 1976 г., возросла численность *A. clausi* (малая форма), и продолжала оставаться высокой в 1981 – 1983 гг. [5], весь этот период доминируя среди копепоид.

Другой узконеритический вид, *A. latisetosa*, в 1976 и 1980 гг. был обнаружен в небольшом количестве в отдельных летних пробах. Его доля в составе копепоид составляла в среднем за год 1 – 2 %. Ранее он являлся массовым летним видом и достигал высокой плотности в бухтах Черного моря, по крайней мере, до 1968 г. [32, 98]. Так, в июле 1954 г. численность его взрослых особей в Севасто-

польской бухте достигала около 5000 экз./м³ [93]. В среднем за год вид составлял 14 % от общей численности зоопланктона.

В 1989 – 1990 гг. численность организмов рода резко сократилась (в четыре раза по сравнению с 1976 г. и на порядок по сравнению с 1980 г.) и продолжала уменьшаться в 1995 – 1996 гг. (табл. 2.22). Из планктона бухты исчезли и *A. latisetosa*, малочисленная в предыдущие годы исследований, и доминирующая в 1980 г. *A. clausi* (малая форма). При этом степень доминирования рода в таксоцено копепоид возрастала на протяжении всего периода исследований и составляла 26 % в

1976 г., 46 % - в 1980 и около 60 % - в 1990-е годы (табл. 2.22). Следует отметить, что увеличение доли *Acartia* в 90-е годы происходило на фоне резкого уменьшения численности копепоид (рис. 2.23). При этом соотношение чис-

ленности двух оставшихся к 1990 г. видов также менялось. Значение *A. tonsa* возрастало: ее вклад составлял 36 % в 1976 г., 70 % - в 1989 - 1990 гг. и 88 % - в 1995 - 1996 гг. [113].

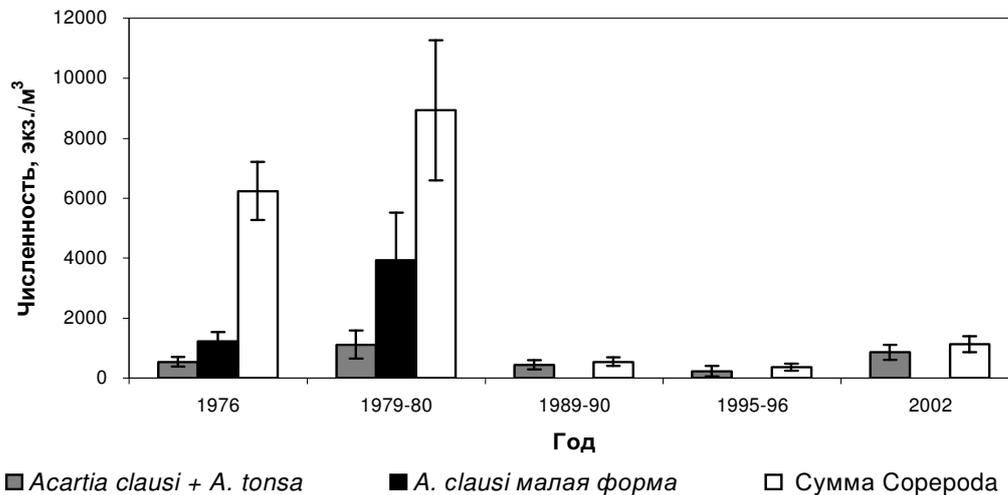


Рис 2.23. Многолетние изменения среднегодовой численности видов рода *Acartia* (экз./м³) в сравнении с общей численностью копепоид

Fig. 2.23. Long-term fluctuations of average annual numbers of species of *Acartia* (ind./m³) in comparison with total numbers of Copepoda

Популяции видов *Acartia* в Черном море достигали максимума обилия в летний период. На рис. 2.24 показаны изменения видового состава и степени доминирования отдельных видов *Acartia* в середине августа 1968 - 1995 гг. В августе 1968 г. род был представлен 2 видами и одной формой: *A. clausi*, *A. clausi* (малая форма), *A. latisetosa*. Доминировала *A. latisetosa*, численность двух других видов была примерно одинаковой - 8 и 9 % от общей численности копепоид. В августе 1976 г. обнаружено 4 вида *Acartia*: род пополнился теплолюбивым видом - *A. tonsa*. Общая численность акарций в пробе достигала 5000 экз./м³. Численность и доля *A. latisetosa* существенно сократилась - до 1 % количества копепоид. Доминировали *A. tonsa* и *A. clausi* (68 % общей численности *Acartia*). В августе 1980 г. количество видов не изменилось, однако чис-

ленность акарций заметно возросла, - до 21400 экз./м³. Вклад *A. clausi* (малая форма) в общую численность рода составлял 73 %. При этом степень доминирования *A. clausi* и *A. tonsa* уменьшилась почти в 3 раза (до 23 %). *A. latisetosa*, как и в 1976 г., большого значения не имела (2 %). В 1990-е годы структура *Acartia* существенно упростилась, численность резко сократилась (96 экз./м³ - в 1990 г. и 158 экз./м³ - в 1995 г.). Из планктона бухты исчезли *A. latisetosa* и *A. clausi* (малая форма), а численность *A. clausi* и *A. tonsa* была в 50 раз ниже, чем в 1980 г.

Таким образом, во все годы наблюдений род *Acartia* имел большое значение в таксоценозе копепоид Севастопольской бухты. Многолетние колебания численности Copepoda происходили синхронно с изменениями обилия акарций и в большой степени были

обусловлены этими изменениями (рис 2.23).

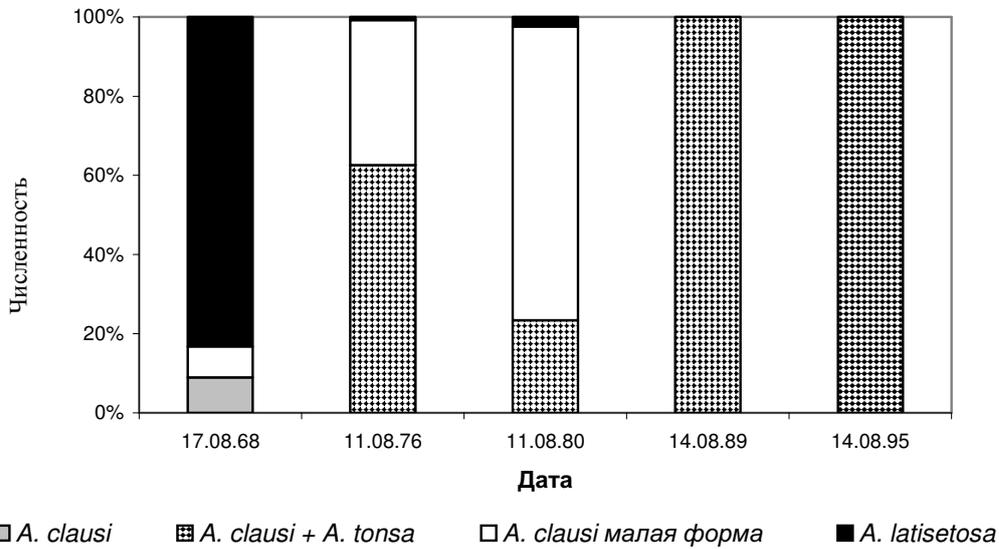


Рис. 2.24. Изменение процентного соотношения численности видов рода *Acartia*

Fig. 2.24. Changes of numbers percentage of species of *Acartia* genus

При этом доля *Acartia* в общей численности копепоид все время возрастала. Особенно резко она увеличилась в 1989 – 1990 и 2002 гг., когда в отдельные летние месяцы в планктоне бухты из копепоид присутствовала только *Acartia*. Увеличение степени доминирования акарций на фоне уменьшения или исчезновения других видов копепоид наблюдалось и в других прибрежных акваториях Черного и Средиземного морей, для которых характерны эвтрофирование и усиленное хроническое загрязнение химическими веществами [65, 89, 144].

В то же время и в таксоцено акарций выявлены негативные изменения. Они были отмечены уже в 1976 г., усилились в 1979 – 1980 гг. и особенно резко проявились в начале девяностых годов. Так, количество видов уменьшилось до двух. Причем из трех видов и форм, которыми было представлено сообщество в шестидесятые годы, к началу 1990-х годов остался только один – *A. clausi*. Второй вид, обнаруженный в это время – *A. tonsa*, появился в Черном море сравнительно недавно

и оказался более устойчивым к изменениям среды, чем аборигенные *A. latisetosa* и *A. clausi* (малая форма). Несмотря на то, что доля рода *Acartia* в таксоцено копепоид в 90-е годы значительно возросла, его общая численность резко сократилась. При этом диапазон изменений численности (отношение максимума к минимуму) увеличивался на протяжении периода исследований и составлял в 1976 г. 160 раз, в 1979 – 1980 гг. - 200 раз, в 1989 – 1990 гг. - 6000 раз. Коэффициент вариации также возрастал и составлял в 1976 г. 118 %, в 1979 – 1980 гг. - 128 %, в 1989 – 1990 гг. - 164 %. Как известно, выпадение видов, упрощение структуры, уменьшение численности и увеличение амплитуды изменений количественных показателей являются признаками неустойчивости и дестабилизации системы [34].

2.5.2. *Acartia tonsa* – новый вид *Copepoda* в Черном море. Первое сообщение об *A. tonsa* в Черном море появилось в 1994 г. [120]. Она была найдена в пробах, собранных в сентябре 1990 г. у Карадага. В последующие годы сравнительно высокая численность *A. tonsa* была зарегистрирована в южной части моря [139] и в Севастопольской бухте [31]. Таким образом, в 90-е годы *A. tonsa* была уже широко распространена в Черном море, в летний период она доминировала в прибрежных районах.

Однако появилась она в Черном море гораздо раньше. При повторной обработке проб из коллекции отдела планктона ИнБИОМ НАНУ автором было установлено, что *A. tonsa* обитала в Севастопольской бухте уже в 1976 г., наряду с *A. clausi*, превосходя ее по численности в летний сезон [31]. По-видимому, из-за близких размеров и морфологического сходства *A. tonsa* учитывалась ранее вместе с *A. clausi* как один вид. В пробах, собранных в бухте летом 1968 г., рачок не был обнаружен. Эти данные дают основание предположить, что *A. tonsa* появилась здесь в начале 1970-х годов.

Поскольку она быстро распространилась в европейских морях и обитала в Черном море в массовом количестве уже с 1976 г., можно было ожидать, что *A. tonsa* вселилась и в Азовское море. Действительно, автором обнаружено несколько экземпляров этого вида в пробах зоопланктона, собранных в мае 2000 г. в Молочном лимане Азовского моря. *A. tonsa* была также обнаружена в осенних пробах из Мраморного моря за 1996 г. [139].

Типичный представитель фауны северо-атлантического побережья, *A. tonsa* за 60 лет распространилась по всем европейским морям, включая Балтийское, Каспийское, Черное и Азовское. В настоящее время это - один из самых широко распространенных в неритической зоне Мирового океана видов копепод.

Основным фактором, регламентирующим географическое распространение *A. tonsa*, является температура воды [122]. При температуре ниже 10°C она практически перестает размножаться [132]. Все европейские ареалы приурочены к бухтам, эстуариям, заливам, т.е. к районам с ограниченным водообменом и специфическими особенностями термогалинной структуры. Как правило, в этих районах температура несколько выше, а соленость ниже, чем в открытом море. В планктоне Балтийского моря *A. tonsa* появляется на короткое время в конце лета и достигает максимальной численности в августе.

Широкому распространению вида способствовали особенности его биологии. *A. tonsa* отличается высокой плодовитостью. Она может достигать огромной численности в бухтах и эстуариях [149]. В наших пробах за 1976 г. от 90 до 100 % самок несли сперматофоры. По [122], у берегов Германии, от 50 до 100% самок акарции были со сперматофорами. Не менее важен и тот факт, что наряду с летними или субитантными яйцами, *A. tonsa* откладывает покоящиеся, или латентные, яйца. Впервые у морских каляноид они были обнаружены Л. И. Сажинной [102]. В 1968 г. она засвидетельствовала их наличие у черноморских *Centropages ponticus* и *Pontella mediterranea*, а четыре года спустя покоящиеся яйца были найдены у *Acartia tonsa* в восточном побережье США [162]. При понижении температуры и сокращении длины светового дня *A. tonsa* откладывает покоящиеся яйца, которые могут сохраняться в илах до наступления благоприятных условий и затем развиваются как субитантные яйца. Обычно популяция возобновляется ежегодно, но покоящиеся яйца могут сохраняться в течение несколько лет, а затем развиваться до нормальных взрослых особей [102].

По гипотезе [150], эта копепода была транспортирована в Европу с балластными водами. Развитие морских путей сообщения и усиление интенсивности движения морского транспорта в начале 20-го столетия способствовали возможности переноса *A. tonsa* в новые для нее регионы.

В Черном море *A. tonsa*, по-видимому, заняла экологическую нишу *A. latisetosa*. Как отмечено выше, оба вида имеют сходную биологию и экологию. Возможно, вселившись в Черное море, *A. tonsa*, как более сильный конкурент, "вытеснила" *A. latisetosa*. Но более вероятно, что популяция *A. latisetosa* в результате интенсивного хронического загрязнения прибрежных районов Черного моря была угнетена, ее численность существенно сократилась, и вновь вселившаяся копепода, более устойчивая к загрязнению и эвтрофированию, заместила ее. По [113], одной из причин исчезновения *A. latisetosa* и *A. clausi* (малая форма) является то, что их ареал ограничен узким побережьем. В случае угнетения популяции в результате ухудшения среды обитания новые особи этих видов не могли заноситься из открытого моря. В отличие от них, *A. tonsa*, хоть и в меньшем количестве, чем в прибрежных акваториях, но обитает и в открытом море [139]. Это позволяет ее прибрежным популяциям восстанавливать свою численность за счет особей из открытых районов.

До 1994 г. *A. tonsa* учитывали в Черном море вместе с *A. clausi*. В 1992 г. были описаны два морфотипа *A. clausi* из Севастопольской бухты [151]. Однако морфометрические особенности и характер сезонной динамики морфотипа "А" не вызывают сомнения в том, что это была *A. tonsa*.

Аналогичная ситуация описана Реми [150]. Автор отмечает, что обнаружил *A. tonsa* постфактум в старых пробах, собранных у берегов Голландии, почти через 20 лет после ее появления. Прежде она учитывалась там как *A.*

bifilosa. Поэтому ее появление у берегов Европы можно обозначить только приблизительно: между 1912 г., когда она отсутствовала в пробах и 1916 г., когда появилась [122].

Ранее была высказана гипотеза о том, что *A. tonsa* вселилась в Черное море из Средиземного [120, 139]. Однако в Средиземном море она впервые отмечена в середине 1980-х годов. Дж. Бельмонте полагает, что именно в этот период она и появилась в акватории этого моря [120]. Во-первых, *A. tonsa* имеет ясные морфологические признаки, позволяющие отличать ее от других видов *Acartia*. Во-вторых, уже в 30-е годы она была хорошо известна в европейских водах, и ее появление в Средиземном море было ожидаемым. В-третьих, она отсутствовала в списке средиземноморских копепод, составленном по результатам более ранних исследований [68, 156]. И, наконец, А. Фарабеголли, впервые обнаруживший *A. tonsa* в Адриатическом море в 1987 г., отмечал, что она не встретилась ни в одной из проб этого района за предшествующие 10 лет [127].

Приведенные данные свидетельствуют о том, что *A. tonsa*, как и гребневик *Mnemiopsis leidyi*, появилась в Черном море раньше, чем в Средиземном и, следовательно, была занесена из других районов Мирового океана, возможно, с балластными водами кораблей.

2.5.3. Сравнительная характеристика популяций *Acartia tonsa* и *A. clausi*. Сезонная динамика численности половозрелых *A. clausi* и *A. tonsa* в 1976 г. и 2002 г. представлена на рисунке 2.25. *A. clausi* – эвритермный вид и ее особи встречались в планктоне в течение всего года. Минимальные величины их численности в 1976 г. (менее 25 экз./м³) отмечены с января по май и в ноябре-декабре. С начала июня численность акарций возрастала и оставалась высокой летом и осенью. В этот период наблюдались два пика: 23 июня (177 экз./м³) и 15 сентября (227 экз./м³).

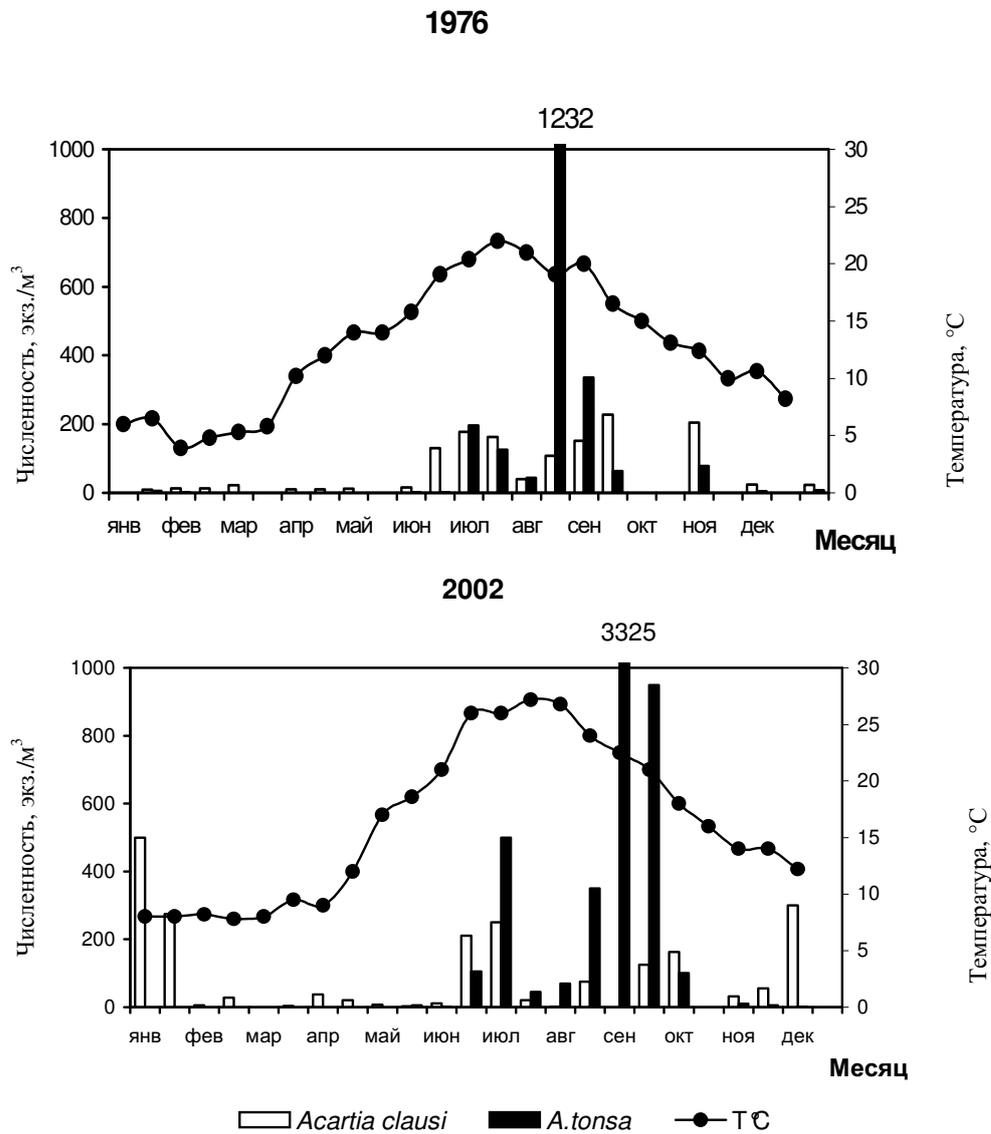


Рис. 2.25. Сезонные изменения численности *Acartia clausi* и *A. tonsa* (экз./м³)
 Fig. 2.25. Seasonal variation in the numbers of adult *Acartia clausi* and *A. tonsa*

В отличие от 1976 г., в 2002 г. максимальная численность *A. clausi* отмечена в январе - феврале и в декабре, а минимальная – в сентябре. В летний период, как и в 1976 г., численность была довольно высокой, однако, характеризовалась резкими спадами и подъемами.

A. tonsa, в отличие от эвритермной *A. clausi*, с февраля по апрель в планктоне бухты

отсутствовала. Она появлялась в конце мая, когда температура воды достигала 16°C. Быстро увеличиваясь в количестве, *A. tonsa* с конца июня по август превосходила *A. clausi* по численности. Летом наблюдались два пика, более резко выраженные, чем у *A. clausi* (рис. 2.25). Первый, отмеченный в июне одновременно с пиком *A. clausi*, составлял 196 экз./м³.

Второй пик, самый значительный в течение года, был зафиксирован в августе. Концентрация *A.tonsa* достигала 1232 экз./м³, что превышает среднегодовую численность этого вида на порядок. В это же время, в июле - августе, наблюдалась самая высокая температура воды в году (21° – 22°C). С понижением температуры численность *A. tonsa* постепенно уменьшалась.

Как отмечено выше, *A. tonsa* продуцирует покоящиеся яйца [162], что обеспечивает выживание популяции в период низких температур. Выклев науплиусов происходит при 15° – 16°C. Таким образом, *A. tonsa* пополнила экологическую группу тепловодных организмов в Черном море.

В 2002 г. характер сезонной динамики этой копеподы имел сходный характер: она появлялась при температуре выше 16°C в мае и достигала максимальной концентрации в летний период, но численность была выше, чем в 1976 г. (рис. 2.25.). Пик численности *A. tonsa* отмечен несколько позже, в сентябре, что, по-видимому, связано с прессом хищного гребневика *Mnemiopsis leidyi* в августе 2002 г. на популяции организмов кормового зоопланктона. Следует отметить резкий спад численности обоих видов в конце июля – начале августа и в 1976, и в 2002 гг. В этот же период отмечена наименее низкая биомасса фитопланктона [62]. Ухудшение кормовых усло-

вий, видимо, является одной из причин падения численности акарций.

В настоящее время известны механизмы, обеспечивающие сосуществование таксономически близких видов в относительно однородных условиях среды [34]. Наши данные о годовом цикле этих рачков в Севастопольской бухте подтверждают выводы об их сезонной динамике из других районов Мирового океана. В отличие от эвритермной *A. clausi*, *A. tonsa* – типичный stenotherмный, теплолюбивый вид (рис. 2.25). Ее нахождение в планктоне Севастопольской бухты ограничено теплым сезоном. Июльский пик численности, когда количество рачков увеличилось на порядок по сравнению со среднегодовой, свидетельствует о высокой плодовитости *A. tonsa*.

A. clausi и *A. tonsa* имеют достоверные различия в размерах, уровень достоверности по критерию Стьюдента не ниже 99,8 % (табл. 2.23). Самки *A. clausi* в среднем превышали размеры самок *A. tonsa* на 0.08 мм, самцы – на 0.16 мм. Размеры тела *A. tonsa* изменились к девяностым годам, по сравнению с серединой 70-х (табл. 2.23): средний размер самок уменьшился от 1.09 мм в 1976 г. до 0.90 мм в 1995 – 1996 гг. Различия достоверны ($\alpha = 0.001$). По сравнению с особями из Адриатического моря, черноморские *A. tonsa* мельче (табл. 2.23).

Таблица 2.23. Изменение длины тела самок и самцов *Acartia clausi* и *A. tonsa*
Table 2.23. Changes of body length of males and females of *Acartia clausi* and *A. tonsa*

Район	Год	Вид	Длина тела			
			Средняя		Диапазон	
			Самка	Самец	Самка	Самец
Черное море	1976	<i>Acartia clausi</i>	1.18	1.13	1.09 – 1.30	1.03 – 1.26
	1976	<i>A. tonsa</i>	1.09	0.97	0.96 – 1.20	0.86 – 1.10
	1996	<i>A. tonsa</i>	0.90	0.82	0.84 – 0.95	0.81 – 0.85
*Адриатическое море	1985	<i>A. tonsa</i>	1.11	0.95	1.03 – 1.15	0.91 – 1.01

* по [121]

С одной стороны, особи *A. tonsa* из Черного моря стали мельче, чем из Адриати-

ческого (0.9 мм и 1.1 мм, соответственно). Это характерно и для других видов копепод, раз-

меры которых в Черном море меньше, чем в Средиземном [61]. С другой стороны, средняя длина особей в популяции *A. clausi* в период исследований не изменилась и, таким образом, их размеры стали превышать размеры *A. tonsa* примерно в 1.3 раза.

Как известно, симпатрические близкородственные виды, имеющие сходные пищевые ресурсы, различаются друг от друга по размерам тела, а, следовательно, и по размерам потребляемой пищи, что важно для экологического разделения популяций [34]. Согласно правилу Хатчинсона, отношение линейных размеров в популяциях симпатрических видов постоянно и составляет приблизительно 1.3. Таким образом, наши данные соответствуют правилу Хатчинсона, подтвержденному на многих изученных сообществах [34].

У обоих видов наблюдается отрицательная корреляция между размером тела и температурой воды [31]. Максимальные размеры отмечены в холодный сезон года, минимальные – летом и в начале осени. Однако, как известно, не только температура влияет на изменчивость размеров животных. Обилие пищи в период индивидуального развития копепод, также является важным фактором. Г. Диви [126] выдвинула гипотезу, согласно которой отрицательная корреляция между длиной тела копепод и температурой наблюдается в районах, где амплитуда сезонных колебаний температуры не ниже 14°. Если сезонные изменения температуры меньше 14°, то наблюдается прямо пропорциональная зависимость между размерами тела копепод и количеством фитопланктона во время развития генерации. В период исследований температура в Севасто-

польской бухте колебалась от 3.9° до 22°C. Достоверные отрицательные значения коэффициентов корреляции ($r_{A.clausi} = -0.93$, $r_{A.tonsa} = -0.80$) свидетельствуют о том, что основным фактором, влияющим на размеры тела *Acartia* в Севастопольской бухте, очевидно, является температура, как и для других видов копепод [63].

Большую часть 1976 г. года самки *A. clausi* превосходили самцов по численности, составляя в среднем 62 % общей численности взрослых особей [31]. Только в период подъема численности, 9 июня и 15 сентября, соотношение было в пользу самцов. У *A. tonsa* напротив, большую часть активной фазы существования популяции самцы преобладали над самками, составляя в среднем 55 %. Наиболее ярко это выражено в период увеличения численности вида летом.

Как правило, только в начале развития популяции число самцов превышает количество самок, т.к. самцы имеют более короткий период развития от ювенильных до половозрелых стадий. Затем, вследствие более короткой продолжительности жизни самцов, в планктоне начинают доминировать самки [102]. В опытах Л. И. Сажинной [102] продолжительность жизни самок *A. clausi* составляла 70 – 80 сут., самцов – 8 – 14. Видимо, популяция *A. tonsa* с июля по сентябрь находилась в состоянии интенсивного развития. В указанный период все самки этой копеподы несли сперматофоры. Были обнаружены также и самцы с прикрепленными сперматофорами.

2.6. Сезонная динамика меропланктона на взморье у Севастополя (2002 г.)

Меропланктон является одним из основных показателей экологической ситуации исследуемой акватории. Его видовое разнообразие, количественное развитие, доля видов “оппортунистов”, отличающихся высокой толерантностью, - все эти показатели определяют степень загрязнения того или иного локального района и пригодность его для использования в качестве полигона для марикультуры. Пелагические личинки донных беспозвоночных, особенно двустворчатых моллюсков, и, в частности мидий, представляют собой наиболее уязвимое звено в трофической цепи экосистемы пелагиали.

Для выявления сезонной динамики таксономического состава и количественного обилия меропланктона проведен круглогодичный мониторинг в акватории внешнего рейда Севастопольской бухты с января по декабрь 2002 г. с периодичностью 2 - 3 пробы в месяц.

Пробы отбирали в поверхностном слое 10 - 0 м на двух стандартных станциях. Планктон собирали малой сетью Джели с диаметром входного отверстия 36 см и размером ячеей 135 мкм. Материал фиксировали 4%-ным формалином. Всего обработано 36 проб меропланктона. Личинок считали в камере Богорова полностью во всей пробе. Для

расчета биомассы использовали методику [140].

Определены личинки 35 видов донных беспозвоночных, принадлежащих к 28 семействам. По крупным таксонам они распределяются следующим образом: класс Decapoda - 11 видов 6 семейств; класс Bivalvia - 5 видов 4 семейства; класс Gastropoda - 10 видов 9 семейств, отряд Decapoda - 7 видов 7 семейств и отряд Cirripedia - 2 вида двух семейств. Не определены до вида личинки класса Hydrozoa.

При обсуждении результатов, касающихся сезонной динамики меропланктона, будем основываться на биологических сезонах, выделенных по схеме С. А. Зернова [53, 55]. Биологическая зима длится с конца ноября до конца марта (28.XI – 28.III н.с.), весна - с конца марта до середины мая (29.III - 14.V), лето - с середины мая до конца сентября (15.V – 28.IX), осень - с конца сентября до конца ноября (29.IX - до 28.XI). С. А. Зерновым [55] выделены пороговые температуры в поверхностном слое: для весны - 9.2° С, для лета - 13.5° С, для осени - 15.7° С, для зимы - 11.1° С.

Располагая данными о температуре в слое 10 - 0 м в течение всего года, мы построили кривые годового хода средней температуры (рис.2.26).

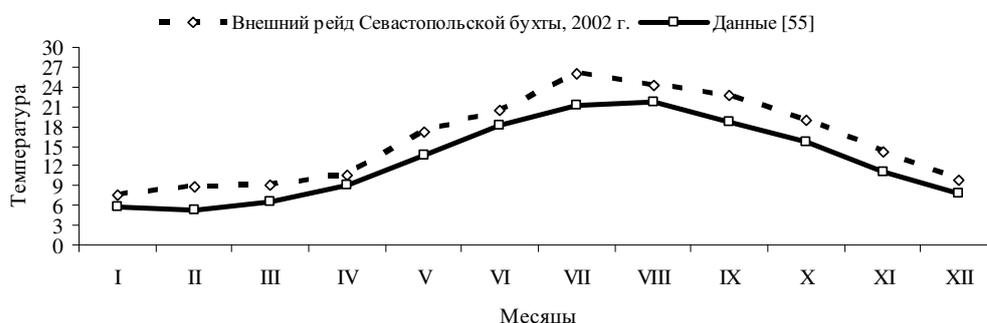


Рис. 2.26. Средний годовой ход температуры поверхностных слоёв Чёрного моря у Севастополя
Fig. 2.26. Mean annual course of temperature of surface layers of the Black Sea for Sevastopol

При сравнении с данными [55], средние температуры воды в этом слое в 2002 г. в Севастопольской бухте были более высокими, что внесло поправки в выделение биологических сезонов. В 2002 г. биологическая зима длилась с 15.I (6.6° C) до 13.III (9.4° C), весна - с 13.III до 7.V (14.6° C), лето - с 7.V до 31.X (15.8° C) и осень - с 31.X до 10.XII (9.1° C). Зима следующего биологического года начинается с 10.XII.

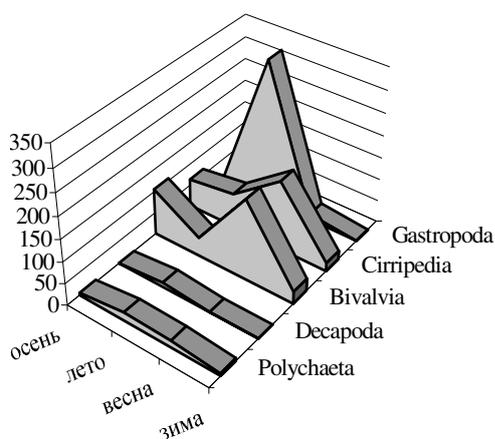


Рис. 2.27. Сезонная динамика численности (Ч, экз·м⁻³) основных таксонов меропланктона в Севастопольской бухте (2002 г.)

Fig. 2.27 Mean values for abundance (N, ind. m⁻³) of meroplankton major taxa in Sevastopol Bay (2002)

У личинок Cirripedia отмечен весенний пик численности и биомассы (соответственно 156.6 экз·м⁻³ и 2.03 мг·м⁻³), у личинок Decapoda (10.76 экз·м⁻³, 1.2 мг·м⁻³) и Polychaeta (16.3 экз·м⁻³, 2.03 мг·м⁻³) максимальные средние величины численности и биомассы наблюдаются летом. Наибольшее число видов меропланктона зарегистрировано в летний сезон - 30 видов 25 семейств.

Проанализирована сезонная динамика основных таксонов меропланктона в зависимости от изменения температуры в слоях 10 -

Данные о численности и биомассе меропланктона были усреднены по биологическим сезонам и построены тренды сезонной динамики биомассы и численности для отдельных таксонов (рис 2.27, 2.28). Для личинок Bivalvia отмечены два пика весной (182 экз·м⁻³, 0.34 мг·м⁻³) и осенью (105.6 экз·м⁻³, 0.40 мг·м⁻³), для - Gastropoda пик отмечен летом (324 экз·м⁻³, 3.5 мг·м⁻³).

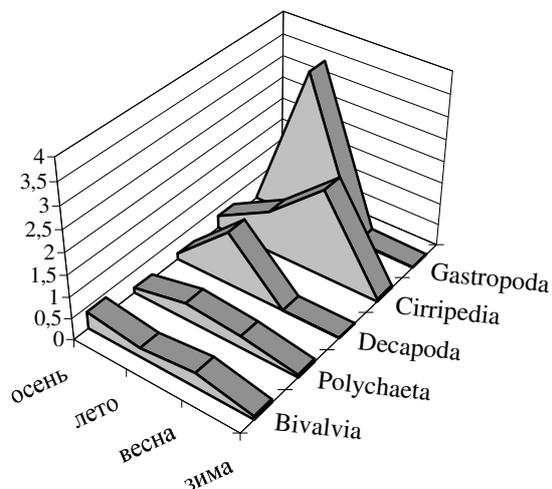


Рис. 2.28. Сезонная динамика биомассы (Б, мг·м⁻³) основных таксонов меропланктона в Севастопольской бухте (2002 г.)

Fig. 2.28 Mean values for biomass (B, mg. m⁻³) of meroplankton major taxa in Sevastopol Bay (2002)

0 м. Количественное развитие меропланктона по сезонам представлено на рис. 2.29 и 2.30. На графики динамики численности и биомассы нанесены графики температур и круговые диаграммы, соответствующие сезонам года. На круговых диаграммах указаны процентные доли численности и биомассы составляющих меропланктон таксонов, начиная с зимы и заканчивая осенью. Тренды сезонной численности и биомассы при несомненном сходстве имеют и различие из-за различных весовых характеристик личиночного планктона.

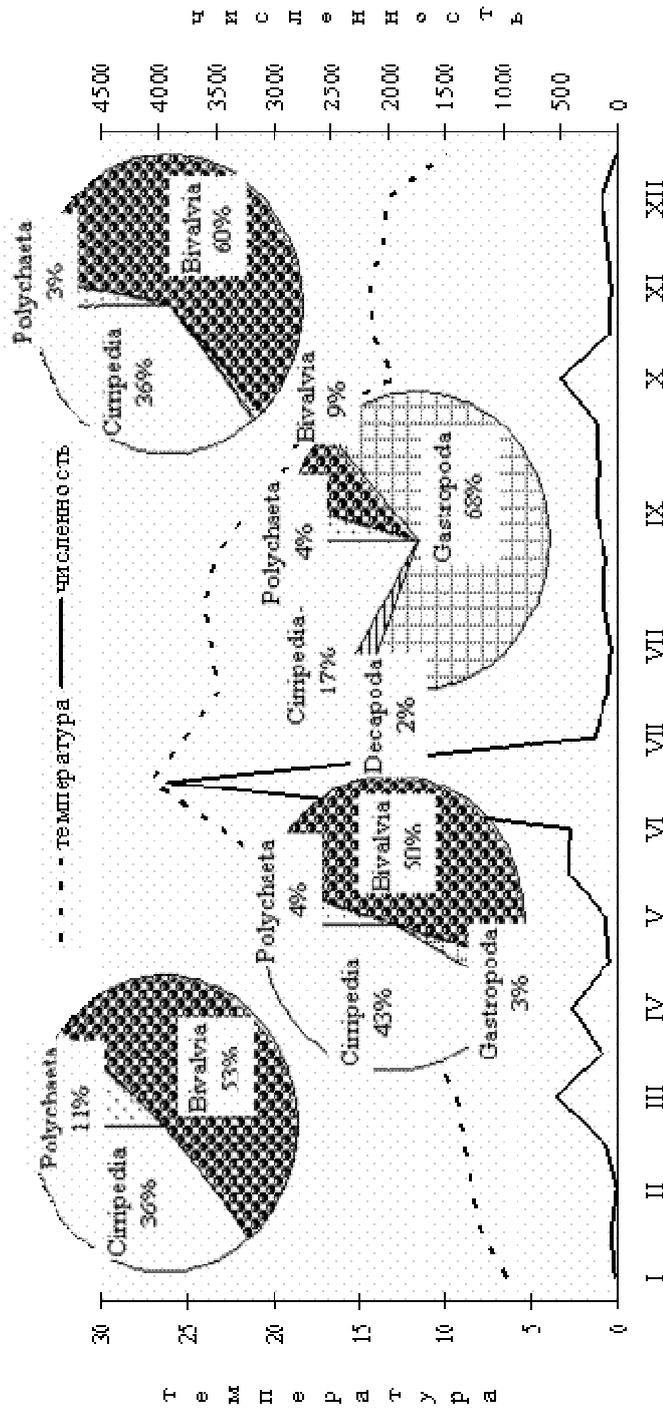


Рис. 2.29. Сезонная динамика численности (экз·м⁻³) основных таксонов мезопланктона (2002 г.) (круговые диаграммы: зима, весна, лето, осень, соответственно) (Pie diagrams: winter, spring, summer, autumn, accordingly)

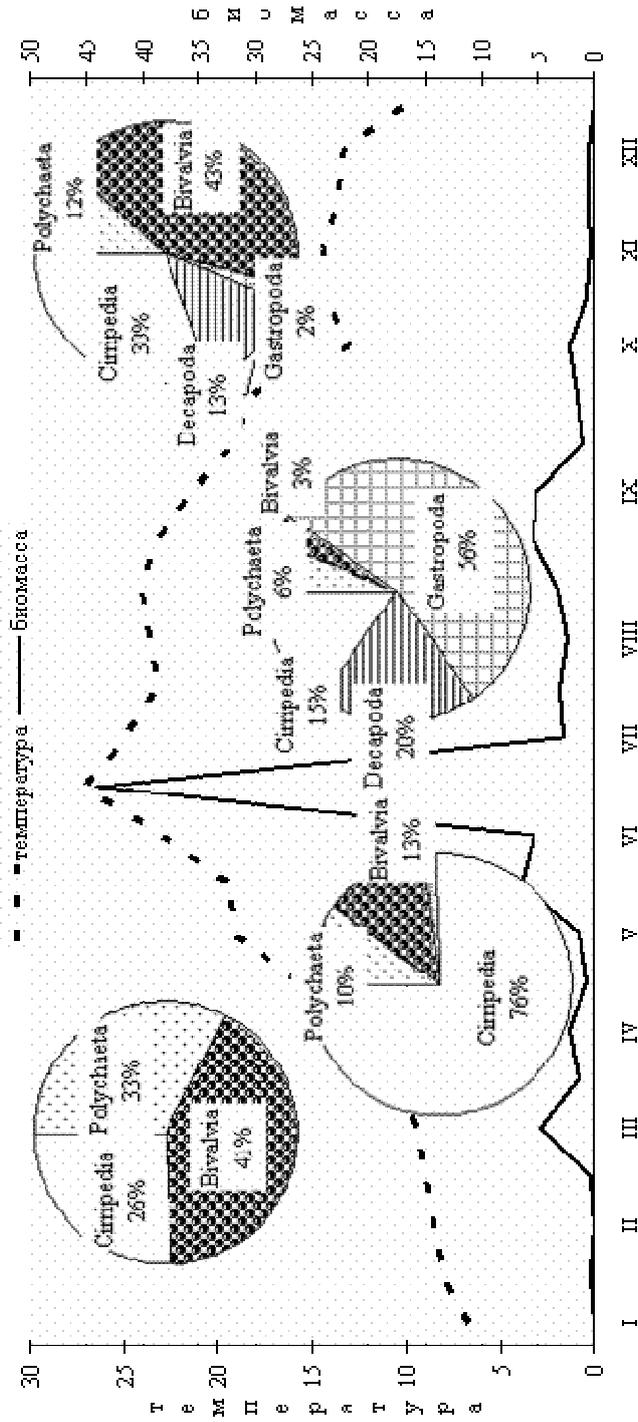


Рис. 2.30. Сезонная динамика биомассы (мг·м⁻³) основных таксонов меропланктона (2002 г.) (круговые диаграммы: зима, весна, лето, осень, соответственно)
 Fig. 2.30. Seasonal fluctuations of major meroplankton taxa biomass (mg·m⁻³) (2002.) (Pie diagrams: winter, spring, summer, autumn, accordingly)

Зимой и весной в меропланктоне по численности и биомассе преобладают личинки *Bivalvia*. Наряду с этим, весной доля усоногих раков *Balanus improvisus* составляет 43 % в общей численности меропланктона и 76 % в общей биомассе меропланктона (рис. 2.29, 2.30).

Спектр распределения долей численности и биомассы в личиночном планктоне наиболее разнообразен летом и осенью. По численности и биомассе летом преобладают личинки *Gastropoda*, а осенью - *Bivalvia*. Пик численности брюхоного моллюска *Bittium reticulatum* (3880 экз·м⁻³, 42.292 мг·м⁻³) отмечен 17.VII. Впервые в этом году были зарегистрированы личинки таких видов *Decapoda* как *Diogenes pugilator*, *Palaemon elegans*, *Processa edulis*. В декабре, в начале и середине месяца, было взято 2 пробы.

Максимальные величины численности и биомассы меропланктона отмечены 3.XII (127 экз·м⁻³, 0.362 мг·м⁻³) за счет личинок мидий (117 экз·м⁻³, 0.320 мг·м⁻³) на разных стадиях развития. Температура воды в этот день была равна 13.4^o C, что соответствует осеннему диапазону температур.

Таким образом, характеризуя сезонный процесс 2002 г. в целом, можно сказать, что осенние, весенние и зимние пики в нём определяются, в первую очередь, личинками *Bivalvia*, а во-вторую, - личинками *Cirripedia*. Летний пик определили личинки *Gastropoda*, в частности, личинки брюхоного моллюска *Bittium reticulatum*. Обилие таксонов, составляющих меропланктон, тесно связано со спектром температур, благоприятным для их развития: для *Bivalvia* - это 9 - 13^oC, для *Cirripedia* - 9 - 13^o C, для *Polychaeta* и *Decapoda* - 23^o C.

1. Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу / Под ред. Е. В. Павловой и Н. В. Шадрина. – Севастополь: Аквавита, 1999. – 289 с.
2. Баранова З. И., Бэческу М., Голиков А. Н. и др. Определитель фауны Черного и Азовского морей: в 3-х т. Т. 3. Свободноживущие беспозвоночные. Членистоногие (исключая ракообразных), моллюски, иглокожие и др. / Ред. В. А. Водяницкий. – К.: Наук. думка, 1971. – 337 с.
3. Баркалова Л. М. Зоопланктон Черного моря у берегов Крыма // Зоол. журн. – 1940. – 19, вып. 1. – С. 126 – 132.
4. Безвущко А. И. Видовой состав и сезонная динамика меропланктона района Карадагского природного заповедника (Черное море) // Экология моря. – 2001. – Вып. 56. – С. 23 – 26.
5. Беляева Н. В., Загородняя Ю. А. Зоопланктон Севастопольской бухты в 1981 - 1983 гг. // Экология моря. – 1988. – Вып. 29. – С. 77 – 84.
6. Бенько К. И. Сезонные колебания численности и биомассы зоопланктона в Черном море в районе Карадага в 1957 – 1959 гг. // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1962. – Вып. 18. – С. 44 – 58.
7. Берсенева Г. П., Сеничева М. И. Биомасса фитопланктона и хлорофилл “а” в прибрежных и открытых районах Черного моря в летний период / Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. – Севастополь: МГИ НАН Украины, 1995. – С. 110 – 115.
8. Богданова А. К., Водяницкий В. А. Цикличность в колебаниях гидрологических факторов и уловов рыб Азовского и Черного морей // Биология моря. – 1972. – Вып. 27. – С. 3 – 12.
9. Богданова А. К., Шмелева А. А. Гидрологические условия проникновения средиземноморских видов в Черном море. Динамика вод и вопросы гидрохимии Черного моря. – К.: Наук. думка, 1967. – С.156 – 166.
10. Болтачев А. Р., Загородняя Ю. А., Болтачева Н. А. и др. Балластные воды как основной антропогенный фактор биологического загрязнения Черного моря // Рыбне господарство України. – 2003. – № 1 (24). – С. 11 – 15.

11. *Брайко В. Д., Бэческу М., Виноградов К. А.* и др. Определитель фауны Черного и Азовского морей. В 3-х т. Т.1. Свободноживущие беспозвоночные / Ред. В. А. Водяницкий. – К.: Наук. думка, 1968. – 437 с.
12. *Брайко В. Д., Горомосова С. А., Пицык Г. К., Федорина А. И.* Динамика зоопланктона Черного моря по наблюдениям 1956-1958 гг. // Тр. АзЧерНИРО. – 1960. – Вып. 18. – С. 29 – 49.
13. *Бэческу М., Василенко С. В., Грезе И. И.* и др. Определитель фауны Черного и Азовского морей. В 3-х т. Т. 2. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. / Ред. В. А. Водяницкий. – К.: Наук. думка, 1969. – 536 с.
14. *Виноградов М. Е.* Современные тенденции изменений экосистемы Черного моря // Вестн. АН СССР. – 1987. – № 10. – С. 56 – 67.
15. *Виноградов М. Е., Арнауттов Г. Н.* Исследования современного состояния экосистемы Черного моря / Исследования экосистемы пелагиали Черного моря. – М.: Наука, 1986. – С. 1 – 8.
16. *Виноградов М. Е., Востоков С. В., Арашкевич Е. Г.* и др. Особенности биологии гребневиков-вселенцев и их роль в экосистеме Черного моря / Виды-вселенцы в Европейских морях России: Сб. науч. тр. – Апатиты, 2000. – С. 91 – 112.
17. *Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А.* Экосистема Черного моря. – М.: Наука, 1992. – 112 с.
18. *Виноградов М. Е., Шушкина Э. А.* Временные изменения структуры зооценоа открытых районов Черного моря // Океанология. – 1992. – 32, N 4. – С. 709 – 717.
19. *Воловик С. П., Мирзоян З. А., Студеникина Е. И., Луц Г. И.* Оценка последствий вселения гребневика в Азовское море // Рыбн. хоз-во. – 1996. – № 1. – С. 48 – 51.
20. *Востоков С. В., Арашкевич Е. Г., Дриц А. В., Лукашев Ю. Ф.* Эколого-физиологические характеристики ктенофоры *Beroe ovata* в прибрежных зоне Черного моря: численность, биомасса, размерная характеристика популяции, поведение, питание и метаболизм // Океанология. – 2001. – 41, N. 1. – С. 109 – 120.
21. *Гаврилова Н. А.* *Eutintinnus* – новый для Черного моря род раковинных инфузорий // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 29 – 31.
22. *Галаджиев М. А.* Материалы по фауне коловраток Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1948. – 6. – С. 224 – 235.
23. *Галаджиев М. А.* Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в районе южного берега Крыма // Тр. СБС АН СССР. – 1948. – 6. – С. 175 – 223.
24. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. IV. Черное море. Вып. 3. Современное состояние загрязнения вод Черного моря. – Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 1996. – 230 с.
25. *Гребницкий Н.* Материалы для фауны Новороссийского края // Зап. Новороссийск. общ. естествоиспытателей. Одесса, 1873. – II, № 3. – С. 230 – 263.
26. *Грезе В. Н.* Экосистема Черного моря: підсумки і перспективи дослідження // Вістник АН УРСР. – 1985. – N 6. – С. 24 – 32.
27. *Грезе В. Н., Балдина Э. П., Билева О. К.* Динамика численности и продукции основных компонентов зоопланктона в неритической зоне Черного моря // Биология моря. – К.: Наук. думка, 1971. – № 24. – С. 12 – 49.
28. *Грезе В. Н., Федорина А. И.* Зоопланктон / Основы биологической продуктивности Черного моря. – К.: Наук. думка, 1979. С. 143 – 168.
29. *Грузов Л. Н., Люмкис П. В., Нападовский Г. В.* Исследование пространственно-временных полей северной половины Черного моря в 1992 – 93 гг. / Исследование экосистемы Черного моря. – Одесса: Ирэн-полиграф, 1994. – С. 94 – 113.
30. *Губанов В. И., Стельмах Л. В., Клименко Н. П.* Комплексные оценки качества вод Севастопольского взморья (Черное море) // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 76 – 80.
31. *Губанова А. Д.* *Acartia tonsa* Dana в Севастопольской бухте: появление, размерная структура, сезонная динамика // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 55 – 58.

32. Губанова А. Д. Долговременные изменения таксоцены *Acartia* в прибрежных акваториях Черного моря / Современные проблемы океанологии шельфовых морей России: Тез. докл. междунар. конф. (Ростов-Дон, 13 – 15 июня 2002 г.). – Мурманск, 2002. – С. 45 – 46.
33. Губанова А. Д., Прусова И. Ю., Поликарпов И. Г., Сабурова М. А. Многолетняя динамика мезозоопланктона (на примере *Soropoda*) в Севастопольской бухте с 1976 по 1996 гг. // Океанология. – 2002. – 42, № 4. – С. 537 – 545.
34. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
35. Долгопольская М. А. Зоопланктон Черного моря в районе Карадага // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1940. – Вып. 6. – С. 51 – 112.
36. Жоров В. А., Богуславский С. Г. Тенденции некоторых гидролого-гидрохимических процессов в Черном море // Метеорология и гидрология. – 1985. – № 11. – С. 63 – 69.
37. Загородняя Ю. А. Оценка величины суточного выедания фитопланктона веслоногим рачком *Pseudocalanus elongatus* (Voesck) на основе физиологического расчета его рациона // Биология моря. – 1977. – Вып. 42. – С. 95 – 100.
38. Загородняя Ю. А. Структура и продукционная характеристика зоопланктона в районе размещения мидиевой плантации // Экология моря. – 1990. – Вып. 36. – С. 21 – 33.
39. Загородняя Ю. А. Общая характеристика микрозоопланктона в Черном море в позднелетний период / ИнБЮМ АН Украины. – Севастополь, 1992. – 19 с. – Деп. в ВИНТИ. 15. 12. 92, № 3539-В 92.
40. Загородняя Ю. А. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте – случайность или новый вселенец в Черное море? // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 43.
41. Загородняя Ю. А., Гринцов В. А., Ковригина Н. Г. и др. Комплексные исследования Балаклавской бухты / Водные экосистемы и организмы: Тр. науч. конф. – М., 2002. – С. 59.
42. Загородняя Ю. А., Ковалев А. В. Современное состояние зоопланктона прибрежных вод Черного моря у берегов Крыма // Наук. зап. Терноп. держ. пед. уні-у ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. – 2001. – № 3 (14), спец. вип. Гідроекологія. – С. 131 – 132.
43. Загородняя Ю. А., Ковалев А. В., Островская Н. А. Количественные показатели и сезонная динамика черноморского зоопланктона у берегов Крыма по результатам исследований в 1994-1995 гг. // Экология моря. – 2001. – Вып. 55. – С. 17 – 22.
44. Загородняя Ю. А., Мурина В. В. Зоопланктон Карадагского заповедника / Карадаг: история, биология и археология: Сб. науч. тр., посвящ. 80-летию Карадаг. биол. ст. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – С. 143 – 153.
45. Загородняя Ю. А., Скрябин В. А. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Черного моря / Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна: Сб. науч. тр. – Севастополь: МГИ НАНУ, 1995. – С. 87 – 96.
46. Загородняя Ю. А., Шадрин Н. В. Зоопланктон // Вопросы развития Крыма: Науч.-практ. дискус.-анал. сб. – Симферополь: Сонат, 1999 – Вып. 11 Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: проблемы и перспективы. – С. 106 – 108.
47. Заика В. Е., Андриющенко А. А. Таксономическое разнообразие фито- и зоопланктона Черного моря // Гидробиол. журн. – 1969. – 5, № 3. – С. 12 – 19.
48. Зайцев Ю. П. Современное состояние и ожидаемые изменения в биологии северо-западной части Черного моря в связи с охраной и освоением ее ресурсов / Исследование биологических ресурсов и их охрана в южных морях. – Киев, 1977. – С. 48 – 51.
49. Зайцев Ю. П. Антропогенная эвтрофикация морей средиземноморского бассейна / АН УССР. ИнБЮМ. – Одесса, 1990. – 16 с. – Деп. в ВИНТИ 12. 02. 90, № 778-В90.
50. Зайцев Ю. П. Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря и побережья Украины (Обзор) // Гидробиол. журн. – 1992. – 28, N 4. – С. 3 – 18.
51. Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г. Экологические процессы в критических зонах Черного моря:

- синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до начала XXI веков // Морський екологічний журнал. – 2002. – 1, № 1. – С. 33 – 55.
52. *Зенкевич Л. А.* Биология морей СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 739 с.
53. *Зернов С. А.* К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя – Спб.: Тип. Имп. АН., 1904. – 16 с. – (Изв. Имп. АН. – 20, № 4).
54. *Зернов С. А.* *Penilia schmackeri* Rich. в Черном море и Каркинитском заливе // Ежегодник зоол. музея Имп. АН. – 1908. – 13, вып. 4. – С. 500 – 502.
55. *Зернов С. А.* К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Имп. АН. – 1913. – 32, №1. – С. 148 – 157.
56. *Караваев В. А.* Материалы к фауне пелагических ракообразных Черного моря. Зап. Киев. О-ва. естествоиспытателей. – 1894. – XIII, № 1 – 2. – С. 35 – 62.
57. *Киселева М. И.* Пелагические личинки многощетинковых червей Черного моря // Тр. Севаст. биол. ст. – 1957. – 9. – С. 58 – 112.
58. *Киселева М. И.* Распределение личинок многощетинковых червей в планктоне Черного моря // Тр. Севаст. биол. ст. – 1959. – 11 – С. 160 – 167.
59. *Ключарев К. В.* Материалы для количественной характеристики зоопланктона Черного моря у Карадага // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1952. – Вып. 12. – С. 78 – 95.
60. *Ковалев А. В.* Сезонные изменения размеров некоторых пелагических *Soropoda* Черного моря // Зоол. журн. – 1964. – 43, вып. 1. – С. 33 – 55.
61. *Ковалев А. В.* О размерах пелагических copepod Черного, Средиземного и Адриатического морей в зависимости от условий обитания / Исследования Черного моря и его промысловых ресурсов. – 1967. – С. 43 – 48.
62. *Ковалев А. В.* Сезонные изменения зоопланктона в Севастопольской бухте // Гидробиол. журн. – 1980. – 16, № 6. – С. 9 – 14.
63. *Ковалев А. В.* Структура зоопланктонных сообществ Атлантики и Средиземноморского бассейна. – К.: Наук. думка, 1991. – 141 с.
64. *Ковалев А. В., Губанова А. Д.* Многолетняя динамика планктона Севастопольской бухты // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна: Сб. науч. тр. – Севастополь: МГИ НАНУ, 1995. – С. 96 – 99.
65. *Ковалев А. В., Загородняя Ю. А., Гаврилова Н. А.* Исследования зоопланктона Черного моря / Геологические исследования НИС «Профессор Водяницкий» в Черном море (47 рейс): Киев: ОНГОРЦНОМ НАН Украины, 1995. – С. 115 – 167.
66. *Ковалев А. В., Загородняя Ю. А., Островская Н. А.* Исследования зоопланктона Черного моря / Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Черного моря. – Севастополь, 1996. – С. 254 – 265.
67. *Ковалев А. В., Мельников В. В., Островская Н. А., Прусова И. Ю.* Макропланктон. Гл. Зоопланктон / Планктон Черного моря. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 183 – 193.
68. *Ковалев А. В., Шмелева А. А.* Фауна copepod в Средиземном море // Экология моря. – 1982. – Вып. 8. – С. 82 – 87.
69. *Коваль Л. Г.* Зоо- и некрозоопланктон Черного моря. – К.: Наук. думка, 1984. – 127 с.
70. *Кричагин Н.* Отчет о фаунистических исследованиях, произведенных летом 1873 г. по поручению Киевского общества естествоиспытателей на восточных берегах Черного моря // Зап. Киев. О-ва естествоиспытателей, 1873. – Вып. 3, № 3. – С. 10 – 15.
71. *Кузьменко Л. В., Сеничкина Л. Г., Алтухов Д. А., Ковалева Т. В.* Количественное развитие и распределение фитопланктона в водах у юго-восточного побережья Крыма // Карадаг: история, биология и археология: Сб. науч. тр., посвящ. 80-летию Карадагской биологической станции. Симферополь: Сонат, 2001. – С. 126 – 134.

72. Кусморская А. П. О зоопланктоне Черного моря // Тр. АзЧерНИРО. – 1950. – Вып. 14. – С. 177 – 214.
73. Кусморская А. П. Сезонные и годовые изменения биомассы зоопланктона Черного моря // Тр. ВГБО АН СССР. – 1955. – 6. – С. 158 – 192.
74. Лазарева Л. П. К вопросу о сезонной динамике биомассы зоопланктона Черного моря в районе Карадага // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1957. – Вып. 14. – С. 127 – 134.
75. Мечников И. Заметки о пелагической фауне Черного моря // Тр. I съезда русских естествоиспытателей и врачей. – СПб., 1868. – С. 268 – 270.
76. Монченко В. И. О двух видах копеподциклопинид из интерстициали Черного моря // Биология моря. – 1977. – № 5. – С. 16 – 23.
77. Мордохай-Болтовской Ф. Д. Общая характеристика фауны Черного и Азовского морей // Определитель фауны Черного и Азовского морей. – К.: Наук. думка, 1972. – 127 с.
78. Мурина В. В. Пелагические личинки массовых видов полихет семейства Polynoidae и Sigaliopidae в Черном море // Экология моря. – 1991. – Вып. 38. – С. 66 – 75.
79. Мурина В. В., Артемьева Я. Н. Пелагические личинки многощетинковых червей, брюхоногих моллюсков и десятиногих раков акватории Карадагского заповедника // Экология моря. – 1991. – Вып. 37. – С. 36 – 44.
80. Мурина В. В., Загородняя Ю. А. Зоопланктон // Природа Карадага. – К.: Наук. думка, 1989. – С. 228 – 232.
81. Мурина В. В., Лисицкая Е. В., Аносов С. Е. Видовой состав меропланктона как показатель экологической ситуации Севастопольской бухты / Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – С. 149 – 158.
82. Мурина В. В., Лисицкая Е. В., Безвушко А. И. Фенология пелагических личинок полихет в акватории Карадагского природного заповедника (Черное море) // Экология моря. – 2000. – Вып. 1. – С. 68 – 71.
83. Мурина В. В., Субботин А. А. Экология и распространение в Черном море загадочной личинки полихеты *Victoriella zaikai* // Океанология. – 1996. – 36, № 3. – С. 418 – 423.
84. Мурина В. В., Шмелева А. А., Лисицкая Е. В. Годичный мониторинг меро- и голопланктона в океанариуме Севастопольской бухты // Гидробиол. журн. – 2002. – 38. – С. 3 – 11.
85. Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море // Тр. Особ. зоол. лаб. и СБС. Сер. 2. – 1926. – № 9. – С. 93 – 140.
86. Никитин В. Н. Распределение биомассы планктона в Черном море // ДАН СССР. – 1945. – 47, №7. – С. 529 – 532.
87. Овсяный Е. И., Кемп Р. Б., Репетин Л. Н., Романов А. С. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты в условиях антропогенного воздействия (по наблюдениям 1998 – 1999 гг.) / Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь, 2000. – С. 79 – 103.
88. Остроумов А. А. Предварительный отчет об участии в Черноморской глубомерной экспедиции 1891 г. // Зап. Новоросс. о-ва естествоиспытателей. – 1891. – 16. – С. 135 – 148.
89. Павлова Е. В., Кемп Р. Б. Влияние антропогенного загрязнения на биомассу летнего мезозопланктона Севастопольской бухты / Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – С. 142 – 148.
90. Павлова Е. В., Овсяный Е. И., Гордина А. Д., Романов А. С. Современное состояние и тенденции изменения экосистемы Севастопольской бухты / Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – С. 70 – 94.
91. Пастернак А. Ф. Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона у побережья северного Кавказа / Сезонные изменения черноморского планктона. – М.: Наука, 1983. – С. 139 – 177.
92. Переладов М. В. Некоторые наблюдения за изменением биоценозов Судакского залива

- Черного моря / Тр. третьей Всесоюз. конф. по мор. биологии. – К., 1983. – 1. – С. 237 – 238.
93. *Петина Т. С.* Питание *Acartia clausi* Giesbr. и *A. latisetosa* Kritcz. в Черном море // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1959. – 12. – С. 130 – 152.
94. *Петина Т. С., Павлова Е. В.* Смертность зоопланктона в Севастопольской бухте // Доп. НАН України. – 1995. – № 6. – С. 146 – 148.
95. *Петина Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П.* Распределение зоопланктона в Черном море в 1951 – 1056 гг. // Океанология. – 1963. – 3, вып. 4. – С. 110 – 129.
96. *Полищук Л. Н., Настенко Е. В., Гаркавая Г. П.* Некоторые особенности современного состояния пелагического и нейстонного зооценов Черного моря // Экология моря. – 1984. – Вып. 18. – С. 25 – 34.
97. *Полищук Л. Н., Настенко Е. В., Трофанчук Г. М.* Современное состояние зоопланктона Каркинитского залива северо-западной части Черного моря / АН УССР. ИнБЮМ. Одес. фил. – Одесса, 1991. – 46 с. – Деп. в ВИНТИ 23. 05. 91, № 2111-В 91.
98. *Потемкина Д. А.* Возрастные стадии некоторых Сорерода Черного моря // Зоол. журн. – 1940. – 19, вып. 1. – С. 119 – 125.
99. *Прокудина Л. А.* Каталог фауны и флоры Черного моря Карадагской биологической станции // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1952. – Вып. 12. – С. 116 – 127.
100. *Лузанов И. И.* Медитерранизация фауны Черного моря и перспективы ее усиления // Зоол. журн. – 1967. – 46, №9. – 1287.
101. *Рылькова О. А., Найданова О. Г., Кемп Р. Б.* Современное состояние бактериопланктонного сообщества Севастопольской бухты / Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – С. 115 – 120.
102. *Сажина Л. И.* Размножение, рост, продукция морских веслоногих ракообразных. – К.: Наук. думка, 1987. – 154 с.
103. *Самышев Э. З.* Зоопланктон / Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. В 4-х т. – 4. – Черное море. – СПб.: Гидрометеоздат, 1992. – Вып. 2. – С. 173 – 178.
104. *Скрябин В. А.* Пространственные и временные изменения разнообразия морского мезозоопланктона: автореф. дисс... канд. биол. наук. – Севастополь, 1985. – 20 с.
105. *Совинский В. К.* Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции // Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей. – 1904. – 18. – С. 1 – 497.
106. *Стройкина В. Г.* Фитопланктон Черного моря в районе Карадага и его сезонная динамика // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1950. – Вып. 10. – С. 38 – 52.
107. *Ткач А. В.* Питание личинок черноморских рыб / Современное состояние ихтиофауны Черного моря: Сб. науч. тр. ИнБЮМ. – Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 1995. – С. 153 – 168.
108. *Ульянин В. Н.* О пелагической фауне Черного моря // Изв. о-ва любителей естествознания в Москве. – 1870. – 8, вып. 1. – С. 58 – 62.
109. *Федорина А. И.* Динамика развития зоопланктона Черного моря и причины, ее обуславливающие / ВНИРО. – М., 1978. – 49 с. – Деп. в ЦНИИТЭЧРХ 22. 05. 78, N. 149.
110. *Финенко Г. А., Романова З. А.* Популяционная динамика и энергетика гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Севастопольской бухте // Океанология. – 2000. – 40, № 5. – С. 720 – 728.
111. *Хорошилов В. С., Лукашева Т. А.* Изменения зоопланктонного сообщества Голубой бухты после вселения в Черное море гребневика мнемнопсиса // Океанология. – 1999. – 39, № 4. – С. 567 – 572.
112. *Чернявский В. Л.* Материалы для сравнительной зоогеографии Понта / Тр. 1-го съезда естествоиспытателей и врачей. – СПб, 1867 – 1868. – С. 271. – 273.
113. *Шадрин Н. В., Губанова А. Д., Попова Е. В.* Долговременные изменения таксоценоза *Acartia* (Сорерода) в Севастопольской бухте / Акватория и берега Севастополя: экосистемные про

- цессы и услуги обществу. – Севастополь: Ак-авита, 1999. – С. 159 – 167.
114. Шалаева Е.А., Лисицкая Е. В. Распределение и сезонная динамика личинок усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) в Балаклавской бухте Черного моря // Экология моря. - 2001. - Вып. 58. - С. 41 - 44
115. Шиганова Т. А. Некоторые итоги изучения биологии *Mnemiopsis leidyi* в Черном море / Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Черном морях и последствия его вселения. – Ростов-н/Д., 2000. – С. 33 – 75.
116. Шиганова Т. А., Булгакова Ю. В., Воловик С. П., и др. Новый вселенец *Beroe ovata* и его воздействие на экосистему Азово-Черноморского бассейна в августе – сентябре 1999 г. / Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Черном морях и последствия его вселения. – Ростов-н/Д., 2000. – С. 432 – 449.
117. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е. Изменения планктонного сообщества открытых районов Черного моря и воздействие на него гребневика мнемииопсиса (1978 – 1989 гг.) / Изменчивость экосистемы Черного моря. Естественные и антропогенные факторы. – М.: Наука, 1991. – С. 248 – 261.
118. Шушкина Э. А., Мусаева Э. И. Структура сообщества эпипелагиали Черного моря и ее изменения в связи с вселением нового вида гребневика // Океанология. – 1990. – 30, № 2. – С. 306 – 309.
119. Шушкина Э. А., Николаева Г. Г., Лукашева Т. А. Изменения структуры планктонного сообщества Черного моря при массовом развитии гребневика *Mnemiopsis leidyi* (Agassiz) // Журн. общ. биологии. – 1990. – 51, № 1. – С. 54 – 60
120. Belmonte G., Mazzocchi M. G. Records of *Acartia* (*Acartiura*) *margalefi* (Copepoda, Calanoida, Acartiidae) from the Norwegian and Black Seas // Crustaceana. – 1997. – 70, № 2. – P. 252 – 256.
121. Belmonte G., Mazzocchi M. G., Prusova I. Yu., Shadrin N. V. *Acartia tonsa* a species new for the Black Sea fauna // Hydrobiologia. – 1994. – 292/293. – P. 9 – 15.
122. Brylinski J. M. Report on the presence of *Acartia tonsa* Dana (Copepoda) in the harbour of Dunkirk (France) and its geographical distribution in Europe // J. Plank. Res. – 1981. – 3, № 2 – P. 255 – 260.
123. Champarbelt G. Influence de la dessalure et de la pollution sur 3 Pontellides hyponeustoniques // Rapp. Comm. int. Mer. Medit. (Monaco). – 1979. – 25/26, № 8. – P. 103 – 104.
124. Conover R.J. Oceanography of Long Island South, 1954-1854. IV. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa* // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. – 1956. - № 5. – P. 156 – 233.
125. Cushing D. H. The long-term relationship between zooplankton and fish // ICES J. Mar. Sci. – 1995. – N. 52. – P. 611 – 626.
126. Deevey G. B. Relative effect of temperature and food on seasonal variation in length of marine copepods in some eastern American and western European waters // Bull. Bingham Oceanogr. Coll. – 1960. – № 17. – P. 54 – 86.
127. Farabegoli A. I., Ferrari I., Manzoni C., Pugnetti A. Prima segnalazione nel Mare Adriatico del copepode calanoide *Acartia tonsa* // Nova Thalassia. – 1989. – 1. - P. 207 – 208.
128. Finenko G. F., Anninsky B. E., Romanova Z. A., Kideys A. E. Chemical composition, respiration and feeding rates of the new alien ctenophore, *Beroe ovata*, in the Black Sea // Hydrobiologia. – 2001. – № 457. – P. 177 – 186.
129. Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I. et al. Population dynamics, ingestion, growth and reproduction rates of invader *Beroe ovata* and impact on plankton community in Sevastopol Bay, the Black Sea // J. Plankton Res. – 2003. – 25, № 3. – P. 539 – 549.
130. Gubanova A. D., Prusova I. Yu. Dramatical changes in the copepod taxocenosis in Sevastopol Bay (Black Sea) during the last decades (1976-1996) / Sixth Intern. Conf. on Copepoda: Abstr. (Oldenburg-Bremerhaven, Germany, July 29 – Aug. 3, 1996). – Oldenburg-Bremerhaven, 1996. – P. 57.
131. Gubanova A. D., Prusova I. Yu., Shadrin N. V. Spatial and temporal variability of mezozooplankton in the Crimea costal waters / The biology and ecology of shallow coastal waters: Abstr. 28th EMBS Symp. (Hersonissos, Crete 23rd – 28th Sept. 1993). – Iraklion; Greece, 1993. – P. 33.

132. *Jeffries H. P.* Succession of two *Acartia* species in estuaries // *Limnology and Oceanography*. – 1962. – 7, № 3. – P. 354 – 364.
133. *Kamburska L., Doncheva V., Stefanova K.* On the recent changes of zooplankton community structure along the Bulgarian Black Sea coast - a post-invasion effect of exotic ctenophores interactions / Proc. First Intern. Conf. on Environmental Research and Assessment (Bucharest, Romania, March 23 – 27, 2002). – Bucharest: Docendi Publ. House, 2003. – P. 69 – 84.
134. *Khanaichenko A. N., Bitukova Y. E., Tkachenko N. K.* Experiences in rearing endemic Black Sea Turbot larvae // *Turbot Culture: Problems and Prospects*. – Oostende, Belgium: Europe Aquaculture Society, 1994. – № 22. – P. 349 – 358.
135. *Konsulov A., Kamburska L.* Sensitivity to anthropogenic factors of the plankton fauna adjacent to the Bulgarian coast of the Black Sea // Sensitivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea. NATO ASI Ser. 2. – Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1995. – P. 95 – 104.
136. *Konsulov A., Kamburska L.* Ecological determination of the new Ctenophora – *Beroe ovata* invasion in the Black Sea // *Oceanologia (Bulgaria)*. – 1998. – № 2. – P. 195 – 198.
137. *Konsulov A., Kamburska L., Moncheva S.* et al. The invasion of *Beroe ovata* in the Black Sea – why a warning for ecosystem concern? / Inter. conf. Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins. (Athens, Febr. 23 – 26, 1999): Abstr. Zappereion Intern. Conf. Centre. – Athens, Greece, 1999. – P. 79 – 80.
138. *Kovalev A. V.* Sur la variabilite des demensions de quelques Copepodes planctoniques dans les mers du bassin Mediterranee // *Rapp. Comm. int. Mer. medit.* – 1968. – 19, № 3. – P. 441 – 443.
139. *Kovalev A. V., Besiktepe S., Zagorodnyaya Yu. A., Kideys A. E.* Mediterranization of the Black Sea zooplankton is continuing // *Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea*. – Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1998. – 1. – P. 199 – 208.
140. *Kovalev A. V., Gubanova A. D., Kideys A. E.* et al. Long-term changes in the biomass and composition of fodder zooplankton in coastal regions of the Black Sea during the period 1957 – 1996 // *Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea*. – Dordrecht, Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1998. – 1. – P. 209 – 219.
141. *Kovalev A. V., Gubanova A. D., Ostrovskaya N. A., Zagorodnyaya Yu. A.* Result of the cruise 1993-1994. Zooplankton: The investigation of mezo-zooplankton in 1993-1994 by IBSS / An assessment of recent Phyto - and Zooplankton investigation in the Black Sea planing for future: Rep. on the meet. of Mar. Biol. (Erdemli, Turkey). – Erdemli, 1995. – P. 50 – 52.
142. *Kovalev A. V., Niermann U., Melnikov V. V.* et al. Long-term changes in the Black sea zooplankton: the role of natural and antropogenic factors // *Ecosystem Modelling as a Management Tool for the Black Sea*. – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 1998. – 1. – P. 221 – 234.
143. *Kovalev A. V., Piontkovski S. A.* Interannual changes in the biomass of Black Sea gelatinous zooplankton // *J. Plankton. Res.* – 1998. – 20, № 7. – P. 1377 – 1385.
144. *Lakkis S., Abbout M.* Zooplancton et pollution du secteur Lihanais en Mediterranee orietale // *Rapp. Commis. Intern. Mer Medit.* – Monaco, 1976. – 23, № 9. – P. 79 – 81.
145. *Lee W. Y., McAlice B. J.* Seasonal succession and breeding cycles of three species of *Acartia* (Copepoda: Calanoida) in a Marine estuary // *Estuaries*. – 1979. – № 2. – P. 228 – 235.
146. *Multu E., Bingel F., Gugu V. V.* et al. Distribution of the new invader *Mnemiopsis* sp. and the resident *Aurelia aurita* and *Pleurobrachia pileus* populations in the Black Sea in the years 1991 – 1993 // *ICES J. mar. Sci.* – 1994. – 51 – P. 407 – 421.
147. *Niermann U., Kideys A. E., Kovalev A. V.* et al. Fluctuations of pelagic species of the open Black Sea during 1980 – 1995 and possible teleconnections / *Environmental Degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies*. – Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 1999. – P. 147 – 173.
148. *Polikarpov I. G., Burkovskiy I. V.* Experiments on introduction a new species into a protozoan community // *Hydrobiol. J.* – 1992. – 28, № 7. – P. 43 – 47.

149. *Raymont J.* Plankton and productivity in the Oceans, zooplankton. – Oxford; New York; Toronto; Sydney; Paris; Frankfurt: Pergamon press, 1983. – P. 218 – 228.
150. *Remy P.* Note sur un copepode de l'eau saumatre du canal de Caen a la mer, *Acartia tonsa* Dana // Ann. Biol. Lacustre. – 1927. – № 15. – P. 169 – 186.
151. *Shadrin N. V., Popova E. V.* Variability of *Acartia clausi* in the Black Sea // Hydrobiologiya. – 1994. – 292/293. – P. 179 – 184.
152. *Shiganova T. A., Bulgakova Yu. V., Volovik S. P.* et al/. The new invader *Beroe ovata* Mayer 1912 and its effect on the ecosystem in the northeastern Black Sea // Hydrobiologia. – 2001. – N. 451. – P. 187 – 197.
153. *Sobral P.* Distribution of *Acartia tonsa* Dana in the Tagus Estuary and its relationship with *Acartia clausi* Giesbrecht // Bol. Inst. Nac. Invest. – 1985. – № 13. – P. 61 – 75.
154. *Sorokin Yu. I.* Zooplankton / The Black Sea Ecology and Oceanography. – Leiden: Backhuys Publ., 2002. – P. 521 – 614.
155. South Atlantic Zooplankton / Ed. D. Boltovskoy. – Leiden: Backhuys Publ., 1999. – 1827 p.
156. *Steuer A.* Revision der Gattung *Acartia* Dana // Zool. Anz. – 1915. – № 45. – P. 392 – 397.
157. *Yuksek A., Yilmaz N., Okuz E.* et al. Spatio-temporal variations in zooplankton communities and influence of environmental factors on them in SW Black Sea and the Sea of Marmara / Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea: Similarities and differences of two interconnected basins: Intern. conf. (Ankara, 14 – 18 Oct. 2002). – Ankara: METU Cult. and Convention Centre, 2002. – P. 125 – 126.
158. *Zagorodnyaya Yu. A., Kovalev A. V., Piontkovski S. A.* Influence of water exchange through the Bosphorus on zooplankton distribution in adjacent regions / Inter. conf. Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins): Abstr. Zappenion Intern. Conf. (Athens, Febr. 23 – 26, 1999). – Athens, Greece, 1999. – P. 127.
159. *Zaitsev Yu. P.* Recent changes in the trophic structure of the Black Sea // Fisheries Oceanography. – 1992. – 1, № 2. – P. 180 – 189.
160. *Zaitsev Yu. P., Alexandrov B. G.* Resent man-made changes in the Black Sea ecosystem / Sensetivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea. NATO ASI Ser. – Dordrecht; Boston; London: Kluver Acad. Publ., 1997. – P. 25 – 31.
161. *Zaitsev Yu., Mamaev V.* Marine Biological Diversity in the Black Sea / A study of Change and Decline. – New York: UN Publ., 1997. – 208 p.
162. *Zilloux E. J., Gonzales J. G.* Egg dormancy in a neritic calanoid copepod and its implications to overwintering in boreal waters // Proc. 5th EMBS. – Padova, 1972. – P. 217 – 230.

Разнообразие зоопланктона ...

ПРИЛОЖЕНИЕ. Список видов зоопланктона акваторий Крымского полуострова (1980 - 2000 гг.)

APPENDIX. Zooplankton species composition of the Crimean aquatorium (1980 - 2000)

Вид	Встречаемость	Источник
1	2	3
Тип Protozoa		
Класс Dinoflagellata		
<i>Noctiluca scintillans</i> (Kof. et Swezy) (syn <i>N. miliaris</i>) **	+	
Тип Sacomastigophora		
Подтип Sarcodina		
<i>Strebilus perlucida</i> (Heron-Allen et Earland)	+	
<i>S. beccarii</i> (Linné)	+	
<i>Criboelphidium depressulum</i> (Walker et Jacob)	+	
<i>Elphidium ponticum</i> (Dolgopolskaja et Pauli)	+	
Тип Ciliophora		
Класс Polyhymenophorea		
Отряд Oligotrichida		
<i>Tintinnopsis tubulosa</i> Levander em. Kof. et Camp.**	+	[39]
<i>T. cylindrica</i> Daday	+	[39]
<i>T. kofoidi</i> Hada	+	[39]
<i>Helicostomella subulata</i> (Erh.) Jorg	+	[39]
<i>Favella ehrenbergii</i> forma <i>favella</i> Laval-Peuto **	+	[39]
<i>F. ehrenbergii</i> forma <i>coxiella</i> Laval-Peuto **	+	[39]
<i>Metacylis mediterranea</i> (Mereschkovskyi) Jorgensen	+	
Отряд Strombidiida		
<i>Strombidium</i> sp.	+	[39]
Тип Cnidaria		
Класс Hydroidomedusae		
<i>Rhatkea octopunctata</i> (M. Sars) **	+	
<i>Hydractinia carnea</i> (M. Sars) **	+	
<i>Corymorpha nutans</i> (M. Sars)	+	
<i>Coryne tubulosa</i> (M. Sars) **	+	
<i>Blackfordia virginica</i> Mayer **	+	
<i>Moerisia maeotica</i> (Ostroumov) **	+	
<i>Obelia longissima</i> (Pallas)	+	
Класс Scyphozoa		
<i>Aurelia aurita</i> Lamark, ephyra, planula **	+	
<i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri) **	+	
Тип Stenophora		
<i>Pleurobrachia pileus</i> (<i>P. rhodopsis</i>) Chun **	+	
<i>Mnemiopsis leidyi</i> A. Agassiz **	+	
<i>Beroe ovata</i> Mayer **	+	
Тип Nematelminthes		
Класс Rotatoria		
<i>Brachionus plicatilis</i> (O.F. Müller)	+	
<i>Cephalodella eptedia</i> Myers	+	[97]
<i>Synchaeta cecilia</i> Rousseler	+	[133]
<i>S. cylindrica</i> Althaus	+	устн. сообщ. Яковенко Н.
<i>S. baltica</i> Ehrenberg	+	[97]
<i>S. reselmi</i> Rodewald - Rudescu	+	устн. сообщ. Ханайченко Н. Н.
<i>Colurella colurus</i> (Ehrb.)	+	устн. сообщ. Ханайченко Н. Н.
<i>Encentrum</i> sp. Ehrenberg	+	устн. сообщ. Ханайченко Н. Н.
Тип Plathelminthes		
Класс Turbellaria		
Турбеллярии	+	
Класс Trematoda		
Личиночные стадии трематод - церкарии	+	

Приложение (продолжение)
Appendix (Contnd)

	1	2	3
Тип Annelida			
Класс Polychaeta (личинки донных животных)			
<i>Phyllodoce</i> sp.		+	
<i>Prionospio cirrifera</i> Wiren		+	
<i>Prionospio malmgreni</i> Claparede		+	[80]
<i>Microspie meznikowianus</i> (Claparede) **		+	
<i>Scolelepis squamata</i> (Muller)		+	[80]
<i>Nerinides tridentata</i> Southern		+	[80]
<i>Harmatoe imbricata</i> (Linné) **		+	[80]
<i>Pholoe synophthalmica</i> Claparede		+	[80]
<i>Polydora ciliata</i> (Johnston) **		+	[80]
<i>Magelona rosea</i> Moore ред		+	[44]
<i>Magelona mirabilis</i> (Johnston) ред		+	
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius)		+	[80]
<i>Aonides paucibranchiatus</i> Southern ред		+	[80]
<i>Scolelepis fuliginosa</i> Claparede		+	[80]
<i>Neanthes succinea</i> (Leuckart) **		+	[80]
<i>Platynereis dumerilii</i> (Aud. et Miln Edwaeds) ред		+	
<i>Nereis zonata</i> (Malmgren)		+	
<i>Nephtys hombergi</i> (Aud. et Miln Edwaeds)		+	
<i>Lisidice ninetta</i> (Aud. et Miln Edwaeds)		+	
<i>Lagis neapolitana</i> Malmgren		+	[80]
<i>Sabellaria spinulosa</i> (Leuckart) ред		+	
Тип Tentaculata			
Класс Bryozoa			
Брюзоа sp. личинки		+	
<i>Lepralia pallasiana</i> (Mol.) личинки		+	[80]
Класс Phoronidae			
<i>Phoronis euxinicola</i> S. - Long личинк. актинотроха		+	
Тип Artropoda			
Подтип Crustacea			
Подкласс Branchiopoda			
Отряд Stenopoda			
<i>Penilia avirostris</i> Dana **		+	
Отряд Onychopoda			
<i>Pleopis polyphemoides</i> (Leuckart) **		+	
<i>Pseudevadne tergestina</i> (Claus) **		+	
<i>Evadne spinifera</i> P. E. Müller **		+	
<i>E. nordmanni</i> Loven		+	
<i>Podon leuckarti</i> (Sars)		+	[97]
<i>Podonevadne trigona</i> (Sars) (ред.)		+	
<i>Bosmina coregoni</i> Baird		+	[97]
Подкласс Copepoda			
Отряд Calanoida			
<i>Anomalocera patersoni</i> Templeton (ред.)		+	
<i>Pontella mediterranea</i> Claus (ред.)		+	
<i>Labidocera brunescens</i> Czernjavsky (ред.)		+	
<i>Calanus euxinus</i> Karavaev (non. <i>C. helgolandicus</i> Claus) **		+	
<i>Centropages ponticus</i> Karav. **		+	
<i>Pseudocalanus elongatus</i> (Boeck) **		+	
<i>Paracalanus parvus</i> (Claus) **		+	
<i>Acartia clausi</i> Giesbr. **		+	
<i>A. clausi</i> Giesbr. forma small *		+	

Приложения (продолжение)
Appendix (Contnd)

1	2	3
<i>Oithona nana</i> Giesbr. (= <i>O. minuta</i> Kricz.) *	+	
<i>O. similis</i> Claus **	+	
<i>Cyclopina gracilis</i> Claus (ред.)	+	
<i>C. esilis</i> Brian (ред.)	+	
<i>C. pontica</i> Monchenko (ред.)	+	[76]
<i>Cyclopinoides littoralis</i> Brady (ред.)	+	
Отряд Monstrilloida		
<i>Monstrella grandis</i> Giesbr. (ред.)	+	
<i>M. helgolandica</i> (Claus) (ред.)	+	
<i>Cymbasoma longispinosum</i> (Bourne) (ред.)	+	
Отряд Harpacticoida		
<i>Ameira parvul</i> (Claus)	+	
<i>Diosaccus</i> sp.	+	
<i>Metis ignea</i> Philip.	+	
<i>Tisbe furcata</i> (Baird)	+	
Отряд Pоецилостоматоиды		
Сем. Lichomologidae	+	
Сем. Clausidiidae Embleton	+	
Подкласс Ostracoda		
Ostracoda бентосные формы	+	
Подкласс Cirripedia		
<i>Balanus improvisus</i> Darwin **	+	
<i>Balanus eburneus</i> Gould	+	
<i>Microeuraphis depressa</i> (Poli)	+	[114]
<i>Chthamalus montagui</i> Southward	+	[114]
<i>Chthamalus stellatus</i> (Poli)	+	[114]
<i>Verruca spengleri</i> Darwin **	+	
Класс Malacostraca		
Отряд Mysidacea		
<i>Paramysis kroyeri</i> Czern. (ред.)	+	
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Beneden) (ред.)	+	
Отряд Isopoda		
<i>Microniscus F. Muller</i>	+	
Isopoda, imago, juv.	+	
Отряд Amphipoda		
Amphipoda, imago, juv.	+	
Отряд Decapoda (личинки донных животных)		
<i>Hippolyte longirostris</i> (Czerniavsky) **	+	[44]
<i>Lysmata seticaudata</i> (Risso) ред	+	
<i>Athanas nitescens</i> Leach **	+	[80]
<i>Crangon crangon</i> (Linné) **	+	[80]
<i>Processa edulis</i> (Risso) ред	+	
<i>Upogebia pusilla</i> (Petagna) **	+	[80]
<i>Calianassa pestai</i> De Man	+	[80]
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux) ред	+	[80]
<i>Clibanarius erythropus</i> ред	+	
<i>Palaemon elegans</i> (Rathke)	+	
<i>Palaemon adspersus</i> (Rathke)	+	
<i>Macropodua longirostris</i> (Fabricius)	+	
<i>Macropipus holsatus</i> (Fabricius)	+	
<i>Carcinus aestuarii</i> (Nordo)	+	
<i>Pisidia longimana</i> (Risso) **	+	[80]
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linné) **	+	[80]

Окончание приложения
Ending of appendix

1	2	3
<i>Xantho poeessa</i> (Olivi)	+	[80]
<i>Pontophilus trispinosus</i> Hailstone	+	[4]
Подтип Chelicerata		
Класс Arachnoidea		
Отряд Acaria	+	
Тип Mollusca (личинки донных животных)		
Класс Bivalvia		
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck **	+	
<i>Modiolus adriaticus</i> (Lamarck)	+	
<i>Mytilaster lineatus</i> Gmelin**	+	
<i>Chamelea gallina</i> (Linné)	+	
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Poiret)	+	
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin)	+	
<i>Fabulina fabula</i> (Gronovius)	+	
<i>Polittapes aurea</i> (Gmelin)	+	
<i>Anadara inaequivalvis</i> (Bruguiera) **	+	
<i>Teredo navalis</i> (Linné)	+	[44]
<i>Ostrea edulis</i> (Linné)	+	[44]
<i>Loripes lucinalis</i> (Lamarck)	+	
<i>Flexopecten ponticus</i> (B.D.D.)	+	[4]
<i>Pitar rudis</i> (Poli)	+	[4]
Класс Gastropoda		
<i>Bittium reticulata</i> (Costa)**	+	[80]
<i>Mohrensternia parva</i> (Costa)	+	[44]
<i>Rissoa membranacea</i> Adams	+	[80]
<i>Caecum elegans</i> Perejaslvtseva	+	[44]
<i>Tritia reticulatum</i> (Linné)	+	[44]
<i>Tricolia pulla</i> (Linne)	+	
<i>Parthenina terebellum</i> Philippi	+	[44]
<i>Odostomia acuta</i> Jeffreys ред	+	
<i>Retusa truncatella</i> (Locard)**	+	[44]
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud)	+	
<i>Limapontia capitata</i> (Muller)	+	[80]
<i>Cerithium vulgatum</i> Bruguiera	+	
<i>Stiliger bellus</i> (Orbigny) ред	+	
<i>Haminoea gallina</i> (Costa)	+	
<i>Tergipes tergipes</i> (Forskal) **	+	[80]
<i>Cerithiopsis aff tubercularis</i> (Montagu)	+	[4]
<i>Belodinium acicula</i> (Philippi)	+	[4]
<i>Turbonella delicata</i> (Monterosato).	+	[4]
Тип Chaetognata		
Класс Sagittoidea		
<i>Sagitta setosa</i> Muller **	+	
Тип Chordata		
Подтип Urochordata		
Класс Ascidiacea, личинки	+	
Класс Appendicularia		
<i>Oicopleura dioica</i> Fol.**	+	
Подтип Acrania		
Класс Cephalochordata		
<i>Branchiostoma</i> (syn. <i>Amphioxus</i>) <i>lanceolatus</i> (Pallas) (ред.)	+	

* обычные в 1980 гг. и исчезнувшие в 1990 гг.; ** - в настоящее время массовые и (ред) - редкие

3. ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПЛАНКТОННЫХ БИОЛЮМИНЕСЦЕНТОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ И ХАРАКТЕРИСТИКИ ФОРМИРУЕМОГО ИМИ ПОЛЯ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ В НЕРИТИЧЕСКОЙ ЗОНЕ КРЫМА

3.1. Видовое разнообразие планктонных биолюминесцентных Черного моря и параметры их светоизлучения

Биолюминесценция - проявление жизнедеятельности организма в виде электромагнитного излучения в видимой области спектра, кинетические закономерности которого тесно связаны с механизмом порождающих их химических реакций и процессов метаболизма [70]. В отличие от сверхслабого спонтанного свечения организмов, биотермохемилюминесценции, радиохемилюминесценции и фотосинтетической биохемилюминесценции, классическая биолюминесценция присуща только живым организмам, имеющим специализированный ферментативный аппарат, или их биосубстратам [28].

К настоящему времени ферментативное свечение морских организмов зарегистрировано в Мировом океане у представителей 28 отрядов растительного и животного царств, причём особенно широко это явление представлено у бактерий, динофлагеллят, кишечнорастворимых, червей, моллюсков, ракообразных, иглокожих, рыб [19, 70].

Вклад этих систематических групп в биолюминесценцию моря неодинаков - основная роль в создании биолюминесцентного потенциала принадлежит планктонным организмам. В частности, в процессе наших исследований способность к свечению проверена у 364 видов фито- и зоопланктона, из которых 164 оказались биолюминесцентами, причём у 137 видов светоизлучение показано впервые [1]. Основной вклад в биолюминесценцию большинства регионов Мирового океана вносят планктонные водоросли рода *Dinophyta* [19, 84], список светящихся видов которых составляет 81 вид [24, 25].

Значимость изучения феномена биолюминесценции очевидна. Во-первых, биолюминесценция - важный элемент функционирования пелагического сообщества [68], который используется для экспресс-оценки его структурированности и функционального состояния [9, 105]. Во-вторых, это связано с важнейшей экологической ролью света в жизни гидробионтов, в том числе в формировании их пространственной неоднородности [91, 111]. Действительно, законы распространения света в морской воде и его оптический спектр снижают эффективность астрономической составляющей светового поля на глубинах, превышающих уже первые десятки метров [36]. Таким образом, ниже фотического слоя только биолюминесценция по своим амплитудным и спектральным параметрам может служить средством обмена информацией между гидробионтами (внутривидового общения, охоты и т.д.). Наконец, биолюминесценция оказывается важным оптическим фактором пелагиали, параметры которого активно используются в навигации, связи, исследованиях космических частиц и т.д.

Достаточное количество специальной литературы, в которой приведены обширные списки планктонных, нектонных и бентических биолюминесцентных и основные параметры их светоизлучения [19, 24, 25, 70, 102], освобождает авторов от необходимости их повторения. Поэтому, в дальнейшем приводятся самые общие, характерные для большинства планктонных светящихся организмов, прежде всего черноморских, параметры их биолюминесценции.

Высвечивание большинства планктонных организмов (за исключением бактерий и некоторых видов кишечнорастворимых) происходит хорошо сформированным импульсом (рис.3.1) только в ответ на внешнее раздражение (механическое, электрическое, оптическое, химическое и т.д.) с амплитудой от 10^{-5} до 10^{-1} мкВт•см⁻² на расстоянии 1 см от фотокатода ФЭУ, с длительностью от 0.1 до 15.0 с на уровне 0.1 амплитуды при крутом

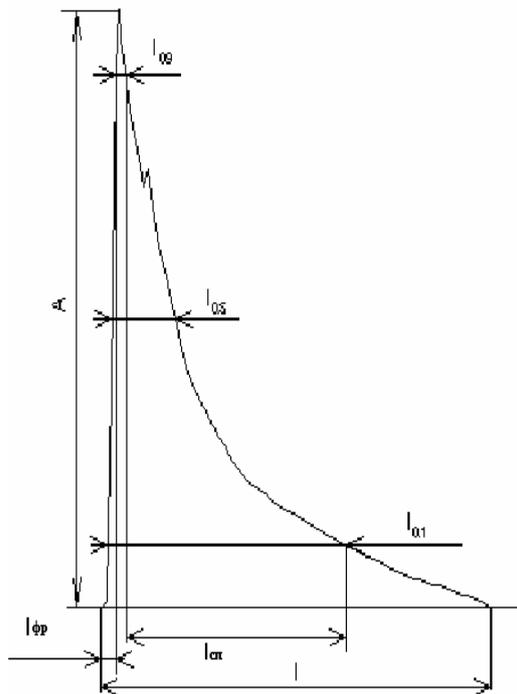


Рис.3.1. Схема измерения билюминесцентной вспышки морских планктонтов. Объяснение в тексте.

Figure 3.1. Scheme of the marine plankton bioluminescence flash measurement. Explanation in text.

фронте нарастания ($\tau_{фр}$) и пологом спаде ($\tau_{сп}$) без постоянного уровня высвечивания [25, 41, 86].

К числу энергетических параметров вспышки относят её амплитуду (A), соответствующую максимальной интенсивности билюминесценции; энергию свечения (E), приходящуюся на см² фотокатода ФЭУ, а также

мощность светоизлучения (P), равную средней интенсивности высвечивания на протяжении всего процесса билюминесценции (рис.3.1). Основными временными параметрами вспышки являются её продолжительность (I), длительность на уровне 0.9, 0.5 и 0.1 амплитуды (соответственно, $I_{0.9}$, $I_{0.5}$ и $I_{0.1}$), а также определяемые между уровнями 0.1 и 0.9 амплитуды светоизлучения длительность фронта нарастания импульса ($I_{фр}$) и продолжительность его спада ($I_{сп}$), называемую некоторыми авторами "декрементом затухания" [45].

Лаборатория билюминесценции отдела биофизической экологии ИнБИОМ НАН Украины - зачинатель инструментальных исследований морской билюминесценции в Украине [13] - проводит регулярные исследования состава светящихся организмов (билюминесцентных) Черного моря. В настоящее время список черноморских билюминесцентных представлен 41 видом динофитовых водорослей (табл. 3.1), 9 видами зоопланктона (табл. 3.2) и 8 видами бактерий (табл. 3.3).

Основную роль в свечении вод Черного моря играют динофитовые водоросли. Общее число их видов достигает нескольких десятков [25]. Как правило, это мелкие (десятки - сотни микрон) одиночные клетки, способные отвечать вспышкой света на любое внешнее раздражение - от механического и химического до электрического и оптического [20]. Типичный и самый крупный представитель этой группы билюминесцентных - *Noctiluca scintillans*, шарообразная клетка до 1.5 мм в диаметре. Зачастую огромные скопления этих организмов вызывают поверхностное цветение вод («красные приливы»), характерные для северо-западной части Черного моря [29]. Тем не менее, основная роль в билюминесценции поверхностных вод (до глубины 70 - 80 м) Черного моря принадлежит более мелким, но многочисленным видам водорослей из родов *Gonyaulax*, *Protoperdinium* и *Ceratium*.

Видовое разнообразие планктонных люминесцентов ...

Таблица 3.1. Светящиеся Dinoflagellata Черного моря и основные характеристики их светоизлучения
 Tabl. 3.1. Bioluminescence Dinoflagellata of the Black Sea and the main characteristics of their light emission

Вид	Световая эмиссия		Источник
	Интенсивность 1 – 10^{-5} мквт•см ⁻² ; 2 – фотон•клетка ⁻¹	Длительность (с)	
1	2	3	4
<i>Ceratium candelabrum</i> Stein	3,92 (1)	1,42-2,21	[25]
<i>C. extensum</i> (Courr.) Ch.	8,16 (1)	0,52 - 0,92	[25]
<i>C. furca</i> (Ehr.) Clap. et Lachm.	12,6-18,20(1)	0,18-1,02	[25]
<i>C. fusus</i> (Ehr.) Duj.	6,24 - 12,00 (1) 5,3×10 ⁸ (2) 3,0±1,7×10 ⁸ (2) 1,1 – 3,8×10 ⁸ (2)	1,04-2,05	[25] [66]*; [97] [98]
<i>C. inflatum</i> (Kof.) Jord.	14,6(1)	0,39 - 0,74	[25]
<i>C. macroceros</i> (Ehr.) Clap.	84,8 (1)	6,9-9,7	[25]
<i>C. tripos</i> (O.F..Mull.) Nitzsch.	5,03 - 27,06 (1)	0,48-1,88	[25]
<i>Gonyaulax apiculata</i> (Penard) Entz.	15,85 - 19,90 (1)	0,18-0,97	[24]
<i>G. digitalis</i> (Pouch) Kof.	3,84-4,40(1) 0,21±0,11×10 ⁸ (2)	0,36 - 0,68	[25] [64]
<i>G. polygramma</i> Stein	0,16×10 ⁸ (2)	0,1-0,27	[47]* [57]
<i>G. spinifera</i> (Clap. et Lachm.) Diesing	0,30×10 ⁸ (2)		[64]
<i>Lingulodinium polyedra</i> Dodge	1.17×10 ⁸ (2)	0.14	[50]
(<i>G. polyedra</i> Stein)	2.26×10 ⁸ (2) 1.2×10 ⁸ (2)	0.13 0.13	[69] [71]*
		0.25	[85]
		0.132	[81]
	0.31×10 ⁸ (2)		[82]*
	1.2 – 3.5×10 ⁸ (2)		[93]*
	1.2±12% × 10 ⁸ (2)		[94]*
	1.26×10 ⁸ (2)		[100]*
<i>Noctiluca scintillans</i> Mac.	0.094 – 0.179 (1) 1.0 (1) 105 (1) 100×10 ⁸ (2) 27×10 ⁸ - 4000×10 ⁸ (2) 20 - 50×10 ⁸ (2) 210×10 ⁸ (2) 3700×10 ⁸ (2) 27×10 ⁸ (2)	0.1 – 0.25 1.68	[4]* [20] [25] [54] [52] [61]* [69] [99]* [100]*
<i>Protoperidinium brevipes</i> Ostf.	64-107.1(1) 2.0×10 ⁸ (2)	1.12 - 1.99	[24] [95]
<i>P. brochii</i> Kof.	52.70 - 250.00 (1)	1.45 - 6.18	[25]

Видовое разнообразие планктонных люминесценто́в ...

Продолжение табл. 3.1

Table 3.1 (Contnd)

1	2	3	4
<i>P. claudicans</i> Pauls.	11.50-15.30(1)	0.14 - 0.15	[25]
<i>P. conicum</i> (Gran.) Ostf. Schmidt		0.11	[81]*
	34±8×10 ⁸ (2)		[57]
<i>P. crassipes</i>	55.6 – 146 (1)	0.94 – 7.38	[25]
		0.08	[47]*
<i>P. depressum</i> Bail.	73.60-182.00(1)	1.58 - 8.80	[25]
		0.055 - 0.095	[47]*
	130 – 470 ×10 ⁸ (2)		[54]
	50±17×10 ⁸ (2)		[64]
	105×10 ⁸ (2)		[66]*
<i>P. diabolis</i> Ch.	49.40 - 125.00 (1)	1.12 - 4.05	[25]
<i>P. divergens</i> Ehr.	63.80-226.00(1)	1.79	[25]
	30 – 290×10 ⁸ (2)		[54]
	144 – 18.6 ×10 ⁸ (2)		[80]
<i>P. elegans</i> Clap.	4.95 - 9.63 (1)	0.14 - 0.32	[25]
<i>P. globulus</i> Stein	63.60-103.00(1)	2.40	[25]
		0.078 – 0.122	[47]*
	45±17×10 ⁸ (2)		[101]
<i>P. granii</i> Ostf.	45.10-73.40(1)	1.65 - 12.50	[25]
	8.1±2.0×10 ⁸ (2)		[64]
<i>P. leonis</i> Kiss	42.10-59.60(1)	0.58 - 0.68	[25]
<i>P. oceanicum</i> Vanh.	78.20- 112.00(1)	2.44 - 4.68	[25]
<i>P. pallidum</i> Ostf.	43.40-72.70(1)	0.93 - 2.03	[25]
		0.11-0.14	[47]*
	14±2.8×10 ⁸ (2)		[101]
<i>P. pedunculatum</i> Schat.	5.28-7.86 (1)	0.13-0.27	[25]
<i>P. pellucidum</i> (Bergh) Schut.	11.70-15.30(1)	0.11-0.13	[25]
	2.0±0.6×10 ⁸ (2)		[64]
<i>P. pentagonum</i> Gran.	37.40 - 84.00 (1)	0.37 - 0.68	[25]
	80±50×10 ⁸ (2)		[54]
	50±9×10 ⁸ (2)		[64]
	51×10 ⁸ (2)		[66]*
<i>P. sinaicum</i> Matz.	1.32-2.02 (1)	0.11-0.21	[25]
	2.0±0.9×10 ⁸ (2)		[95]
<i>P. solidicome</i> Mang.	37.70 - 104.00 (1)	0.75-1.76	[25]
<i>P. spiniferum</i> Schill.	45.40 - 75.60 (1)	0.44 - 0.54	[25]
<i>P. steinii</i> Jorg.	47.50-221.00(1)	0.41 - 3.96	[25]
	14±3.0×10 ⁸ (2)		[64]
<i>P. trochoideum</i> (Stein) Lemm.	83.60-144.00(1)	3.58-13.30	[24]
<i>Pyrocystis lunula</i> Schutt.	31×10 ⁸ (2)		[50]
	38.9 ×10 ⁸ (2)	0.42	[85]
	18 – 73×10 ⁸ (2)		[93]*;
	40±11%×10 ⁸ (2)		[94]*;
	39 – 63×10 ⁸ (2)		[100]

* Виды, о свечении которых в других морских бассейнах известно из литературных источников

Таблица 3.2. Зоопланктонные биолюминесцентные Черного моря
Table 3.2. Black Sea zooplankton bioluminescents

Вид	Определение	Световая эмиссия		Источник
		Интенсивность, ($10^{-5} \cdot \text{мкВт/см}^2$)	Длительность	
<i>Pleurobrachia pileus</i> Muller	Виз.	-	ь, (с)	[1, 70]
<i>Beroe ovata</i> Mayer	Инстр.	(16,95; 8538.5)• 10^{-4} на 1 м	-	[1, 86]
<i>Mnemiopsis leidyi</i> Agassiz	Инстр.	(12,5; 18.75)• 10^{-4} на 1 м	-	[86]
<i>Evadne spinifera</i> Muller	Виз.	-	-	[1, 38]
<i>Podon intermedius</i> Lilljeborg	Виз.	-	-	[1]
<i>P. (Pleopis) leuckarti</i> Sars	Виз.	-	-	[1]
<i>Oithona similis</i> Claus	Виз.	-	-	[1, 23, 30]
<i>O. nana</i> Giesbrecht	Инстр.	-	-	[23]
<i>Oikopleura dioica</i> Fol	Инстр.	-	-	[109]

Таблица 3.3. Светящиеся бактерии Черного моря
Table 3.3 Black Sea luminescent bacteria

Род	Вид	Штамм*	Источник
<i>Vibrio</i>	<i>V. fischeri</i>	F1	
	<i>V. fischeri</i>	F2	[109]
	<i>V. fischeri</i>	Sh 1	[63]
	<i>V. fischeri</i>	Sh2	[70]
	<i>V. logei</i>	Sq2	[70]
	<i>V. harvei</i>	Ms1	[109]
<i>Photobacterium</i>	<i>Ph. phosphoreum</i>	F2	[96]
	<i>Ph. phosphoreum</i>	Sq3	[109, 63, 73]

* - штаммы выделены А. М. Кацевым в 1999 г.

Наиболее массовый эффект свечения, вызванного динофитовыми водорослями, отмечается весной и осенью в периоды их массового развития. Из представленного в списке 36 видов водорослей отдела Dinophyta у 30 видов характеристики биолюминесценции определены инструментально в ИнБЮМ НАН Украины [12]. Остальные виды включены в список светящихся организмов на основании анализа литературного материала (табл. 3.1).

Четкой видовой специфики светоизлучения по форме импульса среди динофлагеллят не зарегистрировано. Не обнаружено специфичности также в реакции фитопланктона на воздействие различных поллютантов и ионизирующей радиации [12, 22, 44]. Вместе с

тем, среди различных групп планктонного сообщества видовая специфичность показана достаточно определенно [19]. Так, энергетические и временные параметры биолюминесценции зоопланктонных организмов заведомо выше таковых из растительного планктона. В частности, полихеты и моллюски характеризуются большой длительностью светоизлучения при невысокой интенсивности свечения, а биолюминесценция Euphausiacea, напротив, выделяется высокой интенсивностью и продолжительностью (до 22 с).

Эмиссия света у динофлагеллят находится под генетическим контролем, на что указывает существование светящихся и несветящихся клонов в пределах одного вида [58, 92]. Степень экспрессии светоизлучения клеток, ее временные и энергетические показатели зависят от освещенности и солености среды, времени суток, размеров организма и его физиологического состояния [2, 6, 41, 88].

Воздействие ряда факторов способно существенно модифицировать характеристики биолюминесценции водорослей. При этом качественно новыми для биоты являются факторы антропогенного происхождения, в том числе промышленные и агротехнические сбросы.

Биолюминесцентная система динофитовых, как один из ферментсубстратных модулей в комплексе внутренних биофизических циклов организма, испытывает определенные сдвиги при контакте с токсикантами. В ряде случаев показаны подавление или смещение фазового периода циркадных ритмов биолюминесценции и ее характеристик под воздействием некоторых химических и физических агентов [26, 44].

Многолетние экспериментальные работы по изучению влияния ряда токсических соединений и ионизирующей радиации на биолюминесценцию *Noctiluca scintillans* — массового планктонного биолюминесцента Черного моря — показали, что воздействие токсикантов и ионизирующей радиации значительно изменяло все параметры биолюминесцентной реакции клеток, но наиболее чувствительным показателем оказалась амплитуда световых сигналов. На рис. 3.2 показан отклик биолюминесцентной системы ночесветки на воздействие различных токсикантов и гамма-радиации.

Помимо преимущественного ингибирования светоизлучения под воздействием использованных в экспериментах факторов в указанных концентрациях и дозах, зарегистрирован относительно сильный стимулирующий эффект фенольных соединений, углеводов и малых доз ионизирующей радиации, в особенности в начальные моменты экспозиции, причем такой эффект иногда сохраняется десятки часов [26, 44].

Анализ изменения амплитуды биолюминесценции клеток во времени в хронических (длительностью до 35 сут) опытах показал, что стимулирующий эффект всегда сменяется ингибированием свечения. Это зависит, прежде всего, от вида и концентрации токсиканта, а также мощности и величины дозы воздействия. При малых концентрациях (дозах) интенсивность светоизлучения организмов при длительных экспозициях может стабилизироваться на более низких уровнях либо приближаться к контрольным. Таким образом, характер изменения энергетических характеристик светоизлучения водорослей при загрязнении является близким к установленному

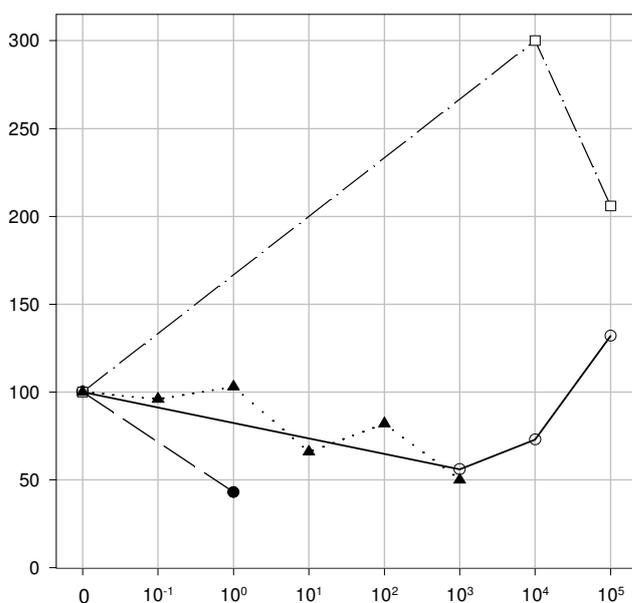


Рис. 3.2. Действие фенолов (1), ПХБ (2), нефти (3) и гамма-излучения (4) на амплитуду светоизлучения *Noctiluca scintillans* при экспозиции 1 сутки: по оси абсцисс — концентрация токсикантов ($\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$) и доза облучения (Гр); по оси ординат — относительно к контролю амплитуда биолюминесценции (в %).

Fig. 3.2. Impact of fenols (1), polychlorbifenols (2), oil (3) and gamma-irradiation (4) on the *Noctiluca scintillans* amplitude of light emission after one day exposition: on the axis of absciss — the toxicants concentration (in $\mu\text{g}\cdot\text{d}^{-1}$) and doze of gamma-irradiation (Gr); on the axis of ordinate — relatively to control the bioluminescence amplitude (in %).

в отношении других процессов их жизнедеятельности — фотосинтеза, скорости деления, интенсивности дыхания [35].

К сопутствующим эффектам влияния загрязнения на свечение водорослей следует отнести осциллирующий характер изменения амплитуды во времени, отмеченный при воздействии почти всех использованных антропогенных факторов (рис. 3.2), что аналогично кинетике акклимации организмов к внешнему воздействию [48]. Такие осцилляции амплитуды биолюминесценции приурочены к первым десяткам часов эксперимента. С увеличением продолжительности опыта, дозы гамма-облучения или концентрации токсиканта возрастало число не ответивших на раздражение клеток. При использовании в экспериментах малых доз ионизирующей радиации или низких концентраций определенных токсикантов наблюдалось увеличение амплитуды биолюминесценции ночесветки, которое, однако, не носило постоянного характера и заканчивалось через промежуток времени, определяемый величиной воздействующего фактора (рис. 3.2).

В зонах акватории, подвергающихся интенсивному загрязнению, наблюдалась некоррелированность интегрального биолюминесцентного потенциала, регистрируемого при батифотометрических зондированиях, с концентрацией светящихся динофитовых водорослей (рис. 3.3), что зарегистрировано в Черном море и в других регионах Средиземноморского бассейна [33, 34]. При этом, поскольку в силу целого ряда причин (прежде всего из-за сравнительной замкнутости и низкого водообмена этого водоёма) концентрация поллютантов в Черном море выше, различия здесь между открытыми и неритическими регионами проявляются сильнее. Представленные материалы свидетельствуют о существенных изменениях интенсивности биолюминесценции в зависимости от уровня загрязненно-

сти исследуемого района. Так, для достижения одинаковой интенсивности биолюминесценции в слое 0 - 100 м численность светящихся водорослей в загрязненных районах Средиземного моря должна превосходить их численность в «благополучных» акваториях в 2 раза, а в более эвтрофированном Черном море - в 3 - 4 раза (рис. 3.3).

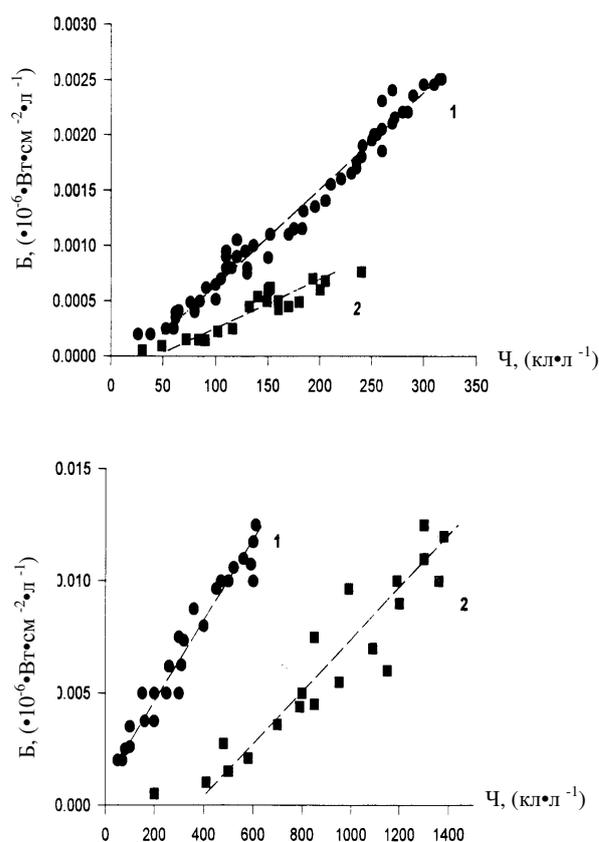


Рис. 3.3. Регрессия между интенсивностью биолюминесценции (Б) и количеством динофитовых водорослей (Ч) в верхнем 100-м слое Средиземного моря (верхний рисунок) и Черного моря (нижняя часть рисунка): 1 – «чистый» регион, 2 – регион «экологического риска»

Fig.3.3. Regression between bioluminescence intensity (Б) and Dinophyta algae quantity (Ч) in the upper 100-m layer of the Mediterranean Sea (top fig.) and of the Black Sea (bottom fig.): 1 – the “clear” region, 2 – the “ecological risk” region

Иными словами, существование планктонных водорослей в условиях комплексного загрязнения способствует формированию более низких порядков светоизлучения. Полученные при полевых съемках данные подтверждены исследованиями энергетических характеристики биолюминесценции *N. scintillans*, собранной в различных точках прибрежной зоны Черного моря при разной степени загрязненности исследуемой акватории — в центре одной из севастопольских бухт с интенсивным судоходством и промышленными стоками, а также в 5 и в 10 милях от нее. Различия в амплитудах индивидуальных вспышек ночесветки в ответ на стандартное электрическое раздражение представлены на рис. 3.4, из которого следует, что даже при столь незначительном пространственном разрешении светоизлучение перидиней существенно различалось.

Причиной этого могут служить следующие обстоятельства. Как известно, источником биолюминесценции у перидиней является совокупность сцинтиллонов — образований диаметром 0.1—0.6 мкм, локализованных в приповерхностном тонопласте [62]. Поступление во внешнюю среду ионов свинца, меди и ртути приводит к дегенеративным изменениям в мембранах, ответственных за энергетические процессы в организме [37]. Это неудовлетворительно сказывается на физиологическом состоянии организмов, вызывает уменьшение количества способных к высвечиванию сцинтиллонов и сопровождается изменением амплитуды светоизлучения перидиней.

Известны также и другие возможные механизмы воздействия токсикантов на биолюминесценцию планктонных водорослей. Так, избыточное количество свинца и других тяжелых металлов в среде приводит к частичному ингибированию ферментов [46]. Кроме того, реакция «люциферин-люцифераза» бактериальной клетки может подавляться катиона-

ми, что отражается на энергетическом выходе световой реакции.

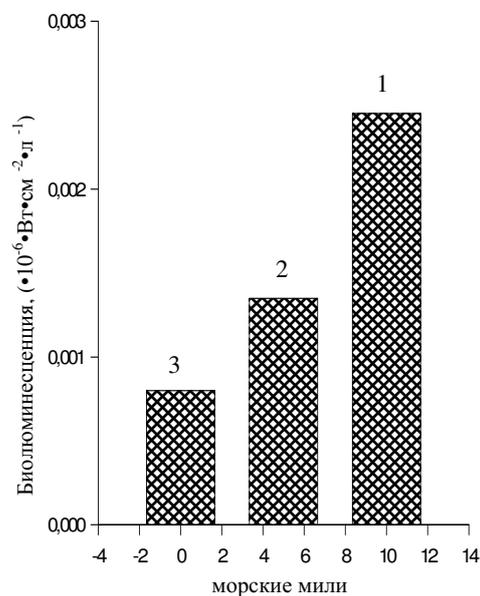


Рис. 3.4. Биолюминесценция *Noctiluca scintillans* при стандартном раздражении: 1 — в 10 милях от берега; 2 — в 5 милях от берега; 3 — в Севастопольской бухте

Fig. 3.4. *Noctiluca scintillans* bioluminescence on the standard irritation response: 1 – in 10 nm from coast; 2 – in 5 nm from coast; 3 – in Sevastopol Bay

Важной характеристикой биолюминесценции планктонтов является ее суточная ритмика. Диапазон суточной изменчивости интенсивности светоизлучения у гидробионтов простирается от практически полного ее отсутствия у микробиальных биолюминесцентных и светящихся обитателей батипелагиали до синхронного с суточным ритмом естественного освещения процесса светоизлучения у ряда фотосинтезирующих водорослей.

Диапазон литературных источников о суточной ритмике биолюминесценции достаточно широк – от визуального констатирования до количественных измерений параметров этого процесса с помощью инструментальной техники для изучения слабых световых потоков, которые были начаты почти полвека тому

назад. В лабораторных экспериментах определялись энергетические и временные характеристики свечения (табл. 3.4) одиночных экземпляров типичных фотосинтезирующих биолюминесценто (динофлагеллята *Pyrocystis pseudonocutiluca*) и гетеротрофов (динофлагеллята *N. scintillans*, копепода *Pleuromamma gracilis*). Результаты исследований характеристик суточных ритмов светоизлучения биолю-

минесценто, а также изменений интенсивности формируемого ими поля биолюминесценции можно в кратком виде свести к следующему. Биолюминесценто из фототрофов, представленные динофлагеллятами, имели два типа суточной ритмики: эндогенный и экзогенный. Однако и в первом и во втором случаях ночной уровень их биолюминесценции превосходит дневной в 30 - 100 раз.

Таблица 3.4. Суточный ритм интенсивности световой эмиссии биолюминесценто различного филогенетического уровня

Table 3.4. Daily rhythm of light emission intensity of bioluminescento of the different phylogenetic level

Вид	Параметр вспышки	Время суток (ч)					
		0	4	8	12	16	20
<i>Pyrocystis pseudonocutiluca</i>	Амплитуда вспышки*	100.0	70.7	29.7	0.0	0.0	20.5
	Число организмов в экспериментах	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
	Число высветившихся организмов	73.8	61.8	0	0	0	44.4
<i>Noctiluca scintillans</i>	Амплитуда вспышки*	95.1	100.0	76.6	69.4	63.8	75.3
	Число организмов в экспериментах	100	100	100	100	100	100
	Число высветившихся организмов	96.4	97.5	78.9	80.7	88.2	91.8
<i>Pleuromamma gracilis</i>	Амплитуда вспышки*	98.2	100.0	66.4	68.9	78.3	91.4
	Число организмов в экспериментах	100	100	40	30	50	80
	Число высветившихся организмов	86.9	98.6	74.9	77.7	84.1	93.3

* - в % от максимального уровня

Суточная ритмика гетеротрофных планктонных биолюминесценто выражена значительно слабее, чем у фотосинтезирующих. Так, превышение ночного уровня интенсивности свечения над дневным у представителей различных филогенетических групп не превышает 1.5 - 2 раза (табл. 3.4).

Другой важной группой светящихся организмов в Черном море являются гребневники *Pleurobrachia pileus*, *Mnemiopsis leydii* и *Beroe ovata*. Органы биолюминесценции у них представляют собой специализированные гранулярные структуры, находящиеся вдоль ра-

диальных каналов и на щупальцах [87]. Свечение внутриклеточное и также ингибируется светом.

Среди ракообразных в Черном море светящихся видов нет. Исключением могут быть случайно попавшие через пролив Босфор или занесенные с балластными водами танкеров планктонные веслоногие рачки, а также ракушковые из рода *Conchecia* и аппендикулярия *Oikopleura dioica*. Однако в связи с регулярным обнаружением в последнее время ряда светящихся копепод в планктонных пробах уже у берегов Крыма, они включены нами в

список не только прибосфорной части Черного моря (табл. 3.2). Очевидно, что с продолжающимся осолонением черноморских вод они появятся в массовых количествах по всей акватории.

Специального объяснения требует отсутствие в табл.3.2 медузы *Ratkea otopunctata*. Несмотря на упоминание [40] о присутствии этого организма в Черном море, авторам ни разу не довелось наблюдать свечение этого планктона.

Существенно иные параметры свечения у бактериальной составляющей биоты Черного моря. Самые мелкие из светящихся организмов моря - светящиеся бактерии - по современной классификации относятся к родам *Photobacterium*, *Vibrio*, *Lucibacterium*. Для изучения светящихся бактерий их культивируют на питательных средах, выделяя клетки из толщи воды с различных горизонтов. Число видов морских бактерий, способных к свечению, не установлено, прежде всего, из-за неудовлетворительного состояния их систематики. Они относятся либо к свободноживущим сапрофитам, либо к симбионтам, заполняющим специальные полости в теле других животных. При этом сапрофиты, питающиеся растворенными в морской воде органическими веществами, разлагают остатки умерших животных и растений и играют существенную роль в круговороте веществ [17].

Светящиеся бактерии в морских водах обнаружены на разных широтах — от тропиков до полярных льдов. Они регулярно присутствуют в пробах морской воды, взятых с глубин от нескольких метров до 2.7 км [17]. У самой поверхности, где их развитие, видимо, подавляет сильный солнечный свет, светящихся бактерий мало. Зато на глубине около 100 м у границы слоя фотосинтеза в океане, где начинается область темновых биологических процессов, лежит резко выраженный слой максимального развития светящихся бактерий. В

этом слое из-за перепада плотности воды, как на жидком дне, скапливаются оседающие остатки погибших в верхних слоях животных и растений, служащие источником органических веществ для бактерий.

В открытом океане на 1 л морской воды приходится в среднем до 1000 клеток светящихся бактерий. По мере приближения к берегам, к источникам органических веществ, которые смываются с суши в море, количество бактерий резко возрастает и может составлять десятки тысяч в литре. Повышается и доля светящихся форм. В водах открытого океана светится около 10 % сапрофитных бактерий, а в лагунах коралловых атоллов — почти 60 % всех бактерий [17].

Интенсивность свечения бактерий составляет в среднем от десятков до тысяч квантов в секунду на одну бактериальную клетку [49, 70]. Свечение бактерий в благоприятных условиях довольно яркое, от зеленоватого до желтого цвета.

Так, энергия свечения одной клетки *Vibrio indicus* определена в 4.95×10^{-10} мквт \times см² при максимуме в 510 нм [49]. Для сравнения, энергия одного биолюминесцентного импульса динофлагелляты *N. scintillans* превышает 400.0×10^{-5} мквт \times см², а у гребневика *Mnemiopsis leydii* составляет более 1.0 мквт \times см² на расстоянии 1 м от фотокатода ФЭУ, т.е. превышает энергию свечения клетки *V. indicus* в десятки миллионов раз.

Как и у более высокоорганизованных организмов, интенсивность свечения бактерий может изменяться в десятки тысяч раз в зависимости от экологических условий. Именно это обстоятельство, наряду с простотой культивирования, позволяет использовать светящиеся бактерии в качестве тест-организмов в различных аппаратных комплексах, используемых для мониторинга окружающей среды.

3.2. Характеристики поля биолюминесценции в неритической зоне Крыма

Создаваемый совокупностью морских организмов в толще воды суммарный световой эффект называется полем биолюминесценции (ПБ). Его параметрами как физического (гидрооптического) поля являются интенсивность, энергия, оптический и частотный спектры. Поскольку это поле формируется биологическими объектами, оно характеризуется также биологическими признаками, а именно - числом составляющих его вспышек отдельных организмов, а также гетерогенной структурой (неоднородностью) их распределения во времени и пространстве.

Важнейшей энергетической характеристикой ПБ является биолюминесцентный потенциал - усредненный по времени измерения и отнесенный к единице просмотренного объема лучистый поток, излучаемый организмами, находящимися в объеме, в котором обеспечивается возбуждение их световой энергии [32]:

$$B(p) = \int_0^t B(t)dt \quad (1),$$

где: $B(p)$ - биолюминесцентный потенциал 1-метрового слоя; t - время нахождения батифотометра в этом слое; $B(t)$ - интенсивность высвечивания единичного биолюминесцента в темновой камере батифотометра.

Инструментальная оценка интенсивности широко распространенного в Мировом океане ПБ, тесно коррелирующего со структурно-функциональными показателями планктона, применяется для выяснения пространственно-временной изменчивости планктонного сообщества на мелко-, мезо- и синоптических масштабах. Почти полвека назад пионерские инструментальные измерения феномена свечения моря осуществили в Средиземном море американские исследователи [59]. Последующие

годы характеризовались бурным развитием полевых и лабораторных исследований этого явления, главным образом в США и СССР [см., например, 4, 15, 19, 42].

Динамичность структурно-функциональных характеристик планктона определяет временную неустойчивость и пространственную неоднородность ПБ, связанную с особенностями биологии светящихся организмов и экологической ситуацией в исследуемых регионах. Поэтому для различных сезонов и участков акватории характерна различная интенсивность суммарного свечения составляющих его вспышек от высвечивания планктонных организмов.

Типичная картина светового поля в фотическом слое пелагиали представлена постоянным уровнем астрономического фона с возвышающимися над ним импульсами от биолюминесценции (рис. 3.5). Частотно-амплитудный спектр этих импульсов обуславливает суммарный световой эффект от отдельных разрозненных вспышек, до сплошного свечения моря. Одной из основных черт, присущих вертикальной структуре ПБ, является его стратификация, определяемая параметрами пелагического сообщества (видовым составом, хронологической структурой и т.д.), в свою очередь, зависящими от гидродинамических характеристик водных масс. В качестве примера, иллюстрирующего различные варианты вертикальной структуры ПБ, на рис. 3.6 приведено вертикальное распределение планктона, биолюминесценции и температуры в фотическом слое Черного моря.

Как следует из представленного материала, глубина залегания слоя или слоёв максимальной интенсивности свечения (СМИС) и их количество также являются важными характеристиками ПБ.

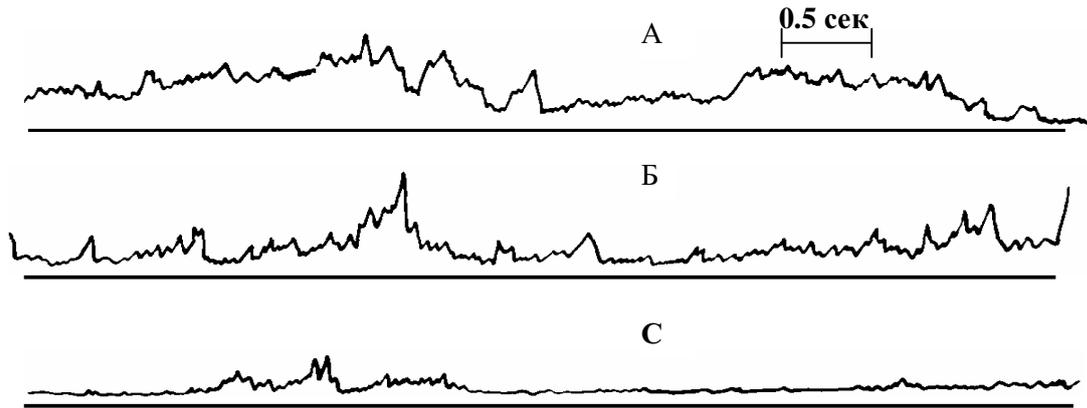


Рис. 3.5. Батифотограмма интенсивности поля биолюминесценции у берега Крыма осенью на глубинах 1 м (А), 10 м (Б) и 35 м (С)

Fig. 3.5. Bathyphotogramma of the bioluminescent field intensity at the Crimea coast in the autumn on depth 1 m (A), 10 m (Б) and 35 (C)

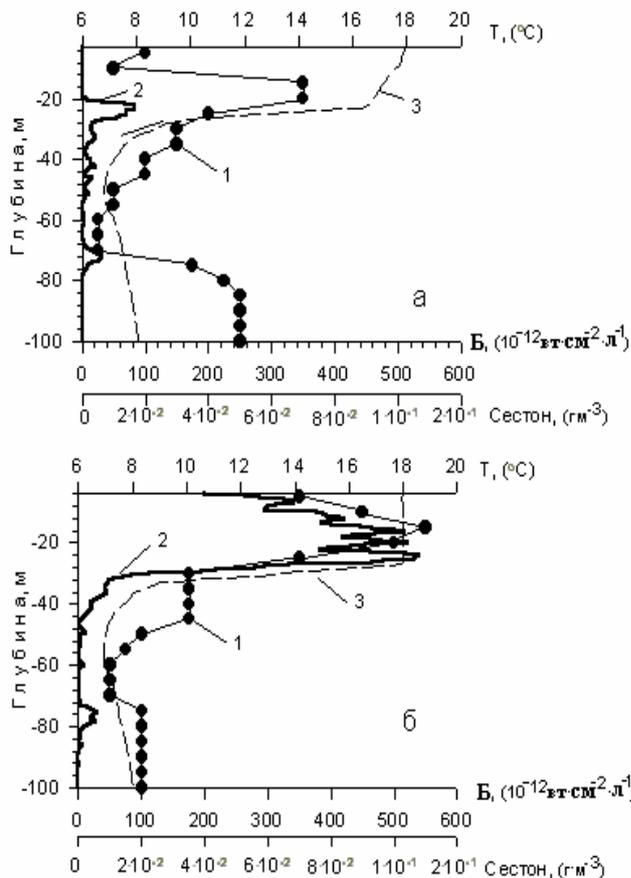


Рис. 3.6. Типичная вертикальная структура биомассы планктона (1), биолюминесценции (2) и температуры (3) в дневное (а) и ночное (б) время в центре западной халистазы Черного моря

Fig. 3.6. Typical vertical structure of the plankton biomass (1), bioluminescence (2) and temperature (3) at the day (a) and night (b) time in the Black Sea western chalistase centre

Наконец, после создания современных комплексов гидробиофизической аппаратуры и методики многократных зондирований, к числу важнейших характеристик ПБ относят протяженность СМИС в горизонтальном направлении, мозаичность их распределения на мелко-масштабном уровне, а также суточную, межсуточную, сезонную и межгодовую изменчивость интенсивности свечения.

Так, на рис. 3.7 приведена мелко-масштабная структура ПБ в центре западной халистазы Черного моря, а на рис. 3.8 - сезонная изменчивость вертикальной структуры интенсивности биолюминесценции в районе Севастополя.

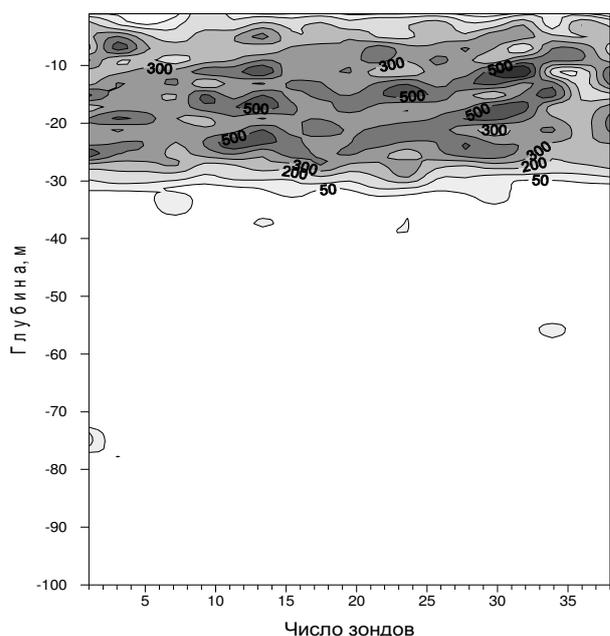


Рис. 3.7. Мелкомасштабная пространственная структура поля биолюминесценции в фотическом слое Черного моря в ночное время

Fig. 3.7. Small-scale spatial structure of bioluminescence field in euphotic layer of the Black Sea at night

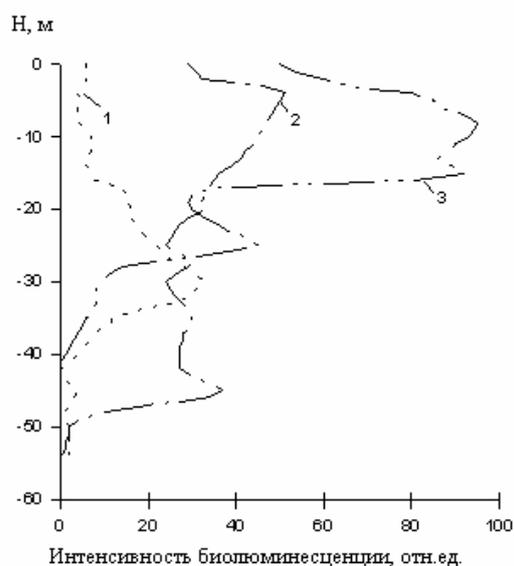


Рис. 3.8. Сезонное изменение интенсивности биолюминесценции в районе бухты Омега (Севастополь): 1 - август; 2 – май; 3 - ноябрь

Fig. 3.8. Seasonal changes of the bioluminescence intensity in the Omega bay region (Sevastopol): 1 – August; 2 – May; 3 – November

Количественные методы регистрации параметров ПБ в условиях высоких градиентов гидрологического режима Черного моря используются достаточно активно более 30 лет [9, 13].

В результате выявлены основные черты его сезонной динамики и крупномасштабной неоднородности. Результатом исследований пространственно-временных особенностей ПБ, выяснения спектра его амплитудно-частотных характеристик и степени их связи с биологическими и океанологическими параметрами было создание в ИнБЮМ НАН Украины в рамках гранта ONR № 00014-99-1-1025 базы данных по акватории Черного моря. В базу данных вошли определения интенсивности поля биолюминесценции (ИПБ) по 1-метровым последовательным слоям по вертикали, сопутствующие характеристики гидрологического поля, а также данные о составе и количественном развитии фито- и зоопланктона [89]. Представление данных в стандартизированной форме, с результатами статистической обработки, дало возможность проводить сравнение собранного материала на обширной акватории, что и было использовано в настоящей работе.

Исследования вертикального и горизонтального распределения ПБ проводили в летнее, осеннее и зимнее время в течение 1979 - 2001 гг. на 107 станциях (рис.3.9). В качестве типичной картины пространственной структурированности биолюминесценции представлен

материал, собранный осенью 1991 г. в водах шельфовых и глубоководных акваторий, а также в зонах их взаимодействия. При этом основной анализ динамики структурных характеристик биолюминесценции выполнен по разрезу от Каламитского залива протяженностью 100 миль.

Среди существующих методов измерения сигналов биолюминесценции в толще воды (буксировка фотометров, вывешивание их на заданном горизонте, установка с помощью специальных ферм на дне и т.д.) наиболее перспективным и точным признается метод многократного зондирования [19].

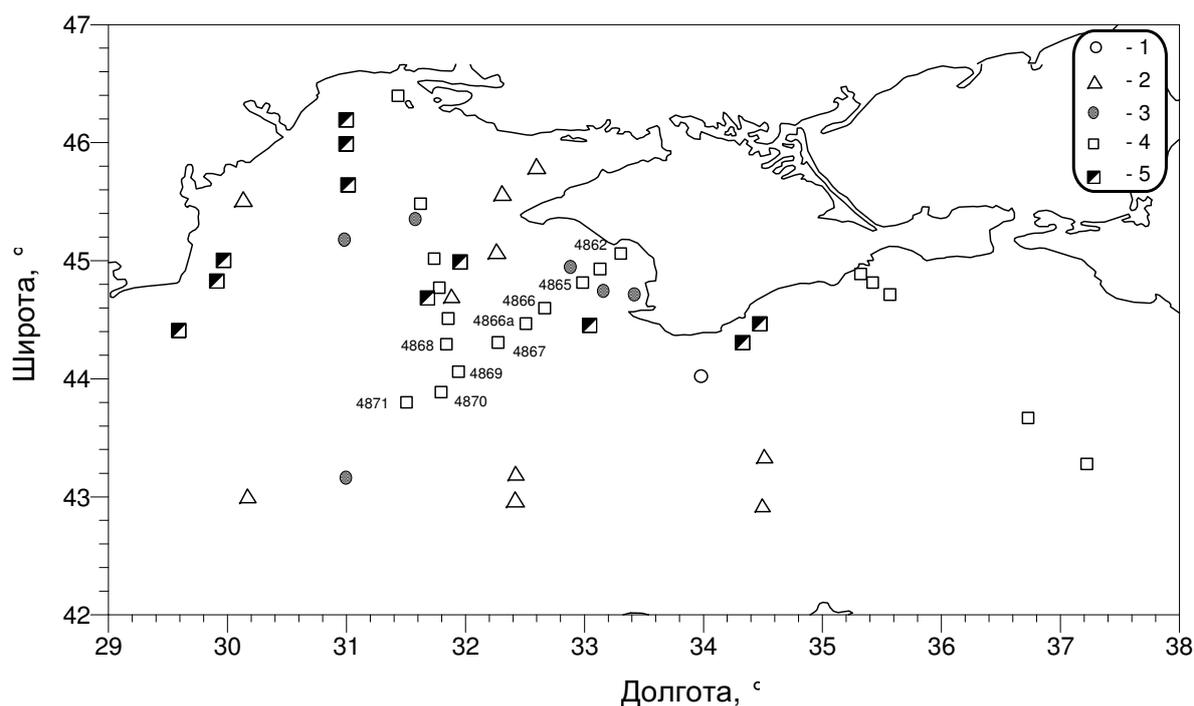


Рис. 3.9. Распределение станций с измерением поля биолюминесценции в феврале (1), июле (2), октябре (3), ноябре (4) и декабре (5)

Fig. 3.9. Geographical distribution of stations with bioluminescence field measurement on February (1), on July (2), on October (3), on November (4) and on December (5)

Суть этого метода состоит в том, что планктонные биолюминесцентные, вносящие основной вклад в формирование биолюминесцентного потенциала пелагиали, высвечиваются, как отмечалось выше, только при раздражении. Поэтому движущийся с постоянной скоростью батифотометр создает стандартный уровень механического раздражения биолюминесцентных, что позволяет корректно сравнивать результаты измерений вертикальной структуры ПБ, выполняемые в разных регио-

нах и при различных погодных условиях (качка, ветровой снос и т.д.).

Поэтапное развитие измерительной и регистрирующей аппаратуры в ИнБЮМ НАН Украины осуществлялось на протяжении 35 лет (рис. 3.10). Совершенствование комплектующих материалов и идеологии конструирования аппаратуры для измерения биолюминесценции привели к естественной эволюции методов и приборного парка измерительной техники - от сравнительно простых батифотометров, работавших в логарифмическом или

линейном режиме [11, 13, 20], до целого семейства специальных гидробиофизических комплексов с использованием современной

вычислительной техники и информационных технологий [19, 107].

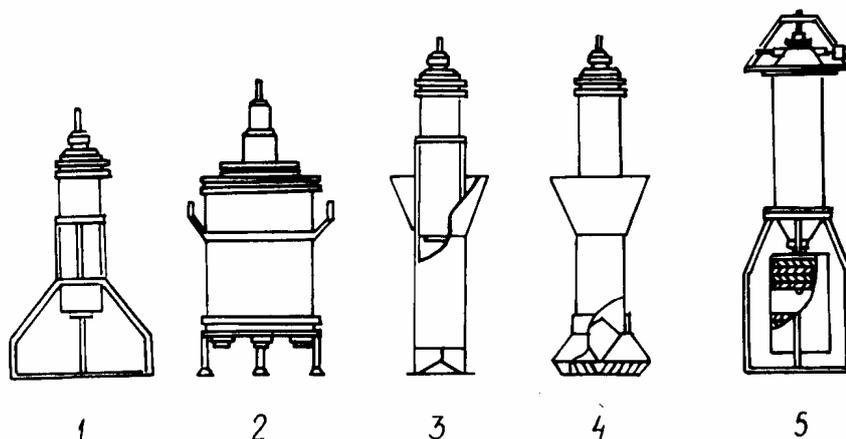


Рис. 3.10. Эволюция приборного парка для исследования поля биолюминесценции в ИнБЮМ НАНУ: 1 - батифотометр со световым замком в виде 2-х параллельных пластин; 2 - спектробатифотометр; 3 - батифотометр с дисковым тубусом; 4 - батифотометр с щелевым тубусом; 5-гидробиофизический комплекс "САЛЬПА"

Fig. 3.10. Evolution of devices for bioluminescent field investigation in IBSS NASU: 1 – bathyphotometer with two parallel plates light-lock; 2 – spectrobathyphotometer; 3 - bathyphotometer with disk tubus; 4 – bathyphotometer with chink tubus; 5 – hydrobiophysical complex "SALPA"

Пространственную структуру ПБ в 1991 г. исследовали методом многократного батифотометрического зондирования [8, 18, 19], используя гидробиофизический комплекс "Сальпа" [106]. Комплекс предназначен для определения интенсивности биолюминесцентного излучения в слое 1-200 м в режиме вертикального зондирования водной толщи в дрейфе судна с одновременным измерением температуры, гидростатического давления и электропроводности воды (рис. 3.9₅).

По структурно-функциональному построению комплекс включает 6 измерительных и служебных каналов:

- ∞ канал биолюминесценции (диапазон измерений 10^{-13} - 10^{-8} Вт·см⁻²);
- ∞ канал температуры (диапазон измерений от -2 до 350°C);

- ∞ канал электропроводности (диапазон измерений 1.5 - 6.5 См·м⁻¹);
- ∞ канал давления (диапазон измерений 0 - 2 Мра);
- ∞ канал передачи информации и дистанционного управления работой пульта управления;
- ∞ канал контроля и сигнализации.

Регистрация всех параметров проводилась при движении погружного устройства вниз. При этом планктонты размером до 1 см вместе с потоком воды проходили через роторные затемнители и попадали в темную (рабочую) камеру прибора, в которой проводилось измерение их светоизлучения. Применение роторных затемнителей позволило, во-первых, исключить влияние астрономической составляющей и проводить работы в дневное время и, во-вторых, создать необходимый для

высвечивания организмов уровень механического возбуждения биолюминесцентных.

Сигналы от датчиков в погружной части батифотометра в виде биполярного двоичного кода поступали по кабельной линии связи в бортовое устройство, где проводилось их распределение на регистрирующую аппаратуру и судовой вычислительный комплекс. При этом интенсивность биолюминесценции в каждом метровом слое приводилась к абсолютным величинам суммарной мощности излучения с использованием соответствующих переводных коэффициентов, учитывающих мощность эталонного источника света и отклонения скорости зондирования от номинальной - 1.2 м с^{-1} . В качестве эталонного источника света использовали радиолуминесцентный эталон яркости, светимость которого в максимуме излучения (490 - 520 нм) составляла $1.2 \cdot 10^{-8} \text{ W}$.

Дискретность измерения в режиме зондирования "вниз" со скоростью 1.2 м с^{-1} составляла 0,25 м. Программным обеспечением она увеличена до 1 м. При используемой методике очередные профили получали через 3 мин. На большинстве станций выполнено не менее 30 зондирований, что дало возможность составить по трансекте ветрового дрейфа двумерную матрицу изменчивости биолюминесцентного и гидрологических полей и определить их статистические характеристики.

На матрице, помимо изолиний с одинаковой интенсивностью ПБ, выделяли горизонты с ее максимальной интенсивностью, а между ними - с минимальной светимостью, составляя по трансекте вариационный ряд. Эти горизонты с экстремальными значениями, характеризующая динамический диапазон пространственной структурированности планктона, оказались удобными для последующего сопоставления разных станций, позволяя идентифицировать их количественно - по глубине и по интенсивности.

Поскольку диапазон интенсивности ПБ на различных акваториях или по глубине достаточно сильно отличается, для последующего сравнения показателей выбранных слоев и горизонтов их нормировали по каждому зондированию по отношению к средней. Принятая методика дала возможность получить количественные оценки мелкомасштабного распределения планктона в каждом районе исследований и провести анализ по этому важному структурно-функциональному показателю.

Измерения биолюминесценции начинали через 2 ч после окончания навигационных сумерек. Поэтому изменения ПБ обусловлены не особенностями вертикальной миграции планктона или суточной ритмикой свечения биолюминесцентных, а их пространственной неоднородностью.

Измерениям биолюминесценции предшествовали планктонные сборы для выяснения численности светящихся организмов и сопоставления ее с результатами измерений светового поля. Взято 268 проб для исследования фитопланктона. Пробы брали 5-литровым батометром, закрепленным на 1 м выше батифотометра. Это позволило проводить сбор материала прицельно в слоях экстремальных величин биолюминесценции. Фиксированные формалином пробы отстаивали, концентрировали до 5 см^3 и обрабатывали методом прямого счета.

Для определения численности и биомассы зоопланктона собрано 354 пробы сетью Джеди (диаметр входного отверстия 0,37 м, размер ячеек сита 116 мкм). Камеральная обработка материала, собранного по слоям 50 - 30, 30 - 20, 20 - 10 и 10 м - поверхность, заключалась в подсчете организмов в камере Богорова, исследовании объема пробы в волюминометре Яшнова или ее взвешивании на торзионных весах по общепринятой методике.

Итогами степени развитости, сезонной динамики и особенностей вертикальной струк-

туры ПБ явился, во-первых, вывод о значительных колебаниях его количественных показателей в различных водных массах. Распределение ПБ показало однозначное соответствие абсолютных показателей планктона и этого поля, а также подобие гидрологической ситуации. Во-вторых, показано, что по вертикали существуют тонкие слои повышенной светимости или слои повышенной концентрации организмов. Число и глубина таких слоев зависят от динамической активности водной массы, которая обуславливает распределение биогенных элементов по вертикали и, следовательно, уровень биологической продуктивности. Наконец, показана существенная сезонная динамика количественных характеристик ПБ. Качественно новые для Черного моря химические факторы антропогенного происхождения, прежде всего, агротехнические и бытовые сбросы, существенно влияют на динамику фитопланктона. В частности, в подверженных такому воздействию районах роль массового биолюминесцента от *Noctiluca miliaris* переходит к *Ceratium fusus*.

Интегрирование деталей мелкокомасштабной структурированности ПБ предоставило возможность выявить его мезомасштабную пространственную неоднородность, оценивая отличия биолюминесцентного потенциала и его вертикальной структуры по различным акваториям. Анализу подвергали данные всех серий измерений, в которых наряду со стандартными слоями 1 - 100, 1 - 50 и 51 - 100 м, а также очередными 10- и 20-метровыми слоями, рассматривали слои, соответствующие естественной структуре термохалинного или биолюминесцентного полей.

Как известно, характерной чертой распределения планктона является его вертикальная стратификация, проявляющаяся в формировании слоя или слоев повышенной концентрации. В этих слоях ПБ образует зону сливного свечения, тогда как в слоях с незначи-

тельным развитием планктона наблюдаются небольшие сливные или отдельные вспышки света, обусловленные нахождением разрозненных биолюминесценто [19].

Особенности вертикальной структуры ПБ и её связь с гидрологической обстановкой осенью иллюстрирует рис. 3.11 с типичными профилями этих полей, которые соответствовали выявленным средним характеристикам. При этом наблюдается общая сопряженность вертикального распределения биолюминесценции с распределением температуры, как наиболее показательного фактора гидрофизической ситуации, определяющей структуру [16].

Вертикальная структура поля биолюминесценции на большей части исследуемой акватории характеризовалась формированием одного или двух слоев повышенной светимости, разделенных водной толщей с пониженной биолюминесценцией. Такая стратификация наблюдалась практически на всех станциях, не подверженных активному антропогенному воздействию, хотя уровень биолюминесценции в них значительно различался.

На рис. 3.11 продемонстрирована также динамичность топографии характерных показателей структуры ПБ - горизонтов с экстремальными значениями его интенсивности, обусловленная специфичностью структурированности планктонного сообщества, с одной стороны, а также влиянием гидродинамических процессов, с другой. Гидрологической структуре водной толщи осенью соответствовала четко выраженная температурная стратификация. На большинстве станций изотермический слой с температурой около 12.5⁰С распространялся до 25 м.

Изотермы, в том числе положение термоклина, на протяжении 90 мин измерений располагались достаточно стационарно, что свидетельствовало об отсутствии

в это время интенсивных короткопериодных внутренних волн. Амплитуда вертикальных отклонений изотерм по глубине не превышала

3 м. Однако распределение изолумен было менее стабильно.

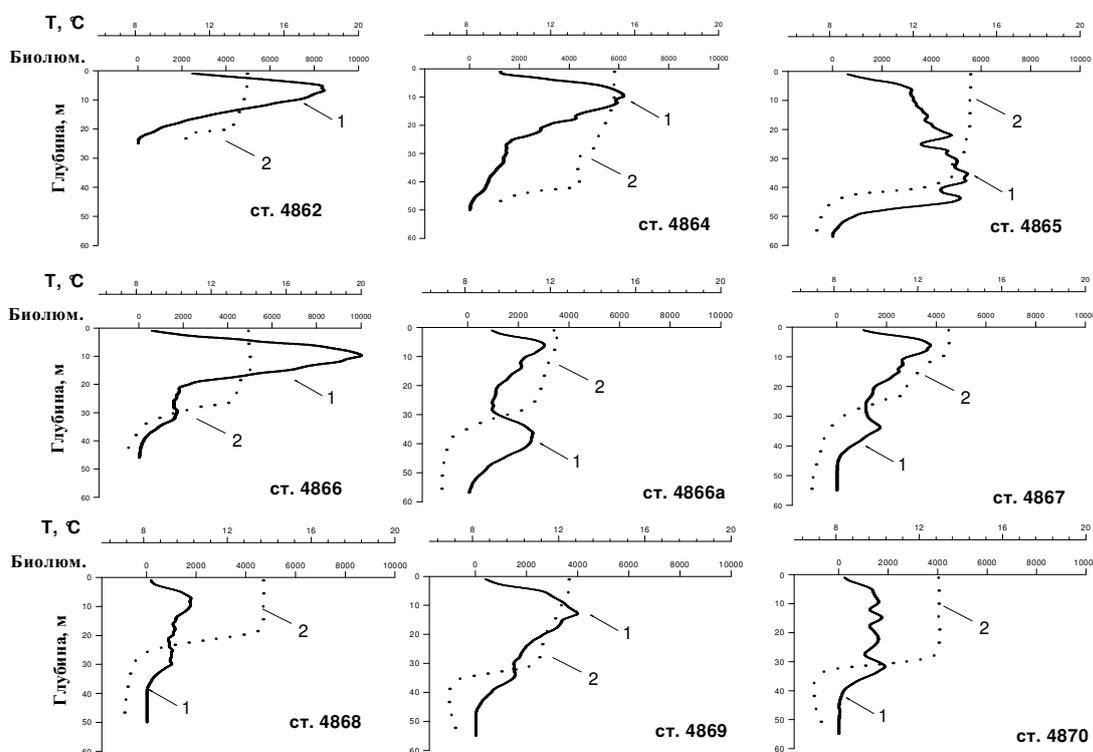


Рис. 3.11. Особенности вертикальной структуры поля биолюминесценции и её связь с гидрологической обстановкой в районе исследований

Fig. 3.11. Characters of the bioluminescence field vertical structure and its relation with hydrological situation in region of investigations

Гидрологические условия, в первую очередь, расположение слоя температурного скачка, и вызванная ими специфика вертикального распределения биолюминесцентных обуславливают изменения вертикальной структуры ПБ и его интенсивности. В частности, в верхней гомотермной зоне на всех станциях наблюдался слой повышенной светимости, в котором средняя глубина горизонта с максимальной биолюминесценцией приходилась примерно на 10 м.

Характерной чертой на прибрежных станциях, расположенных над мелководьем, оказалось резкое снижение интенсивности

свечения в придонном 3- 5- метровом слое. Мористее, с увеличением глубины, снижение биолюминесценции в таком диапазоне глубин 18 - 25 м сохранилось. Горизонт с максимальной интенсивностью свечения оказался приуроченным к верхней границе термоклина. Глубже началось формирование второго слоя повышенной светимости, который отчетливо фиксировался на протяжении очередных 70 миль. На станциях, располагающихся в центральной части западной циклонической области, вертикальная структура ПБ усложнилась. В толще воды формировались 3 - 5 слоев повышенной светимости, с вертикальной про-

тяжённостью около 5 м, интенсивность биолюминесценции в которых примерно в 1.7 раза отличалась от промежуточных слоев.

Отмечена отчетливая тенденция уменьшения толщины верхнего слоя повы-

шенной светимости и снижения его интенсивности в юго-западном направлении, начиная со ст. 4869 (рис. 3.12).

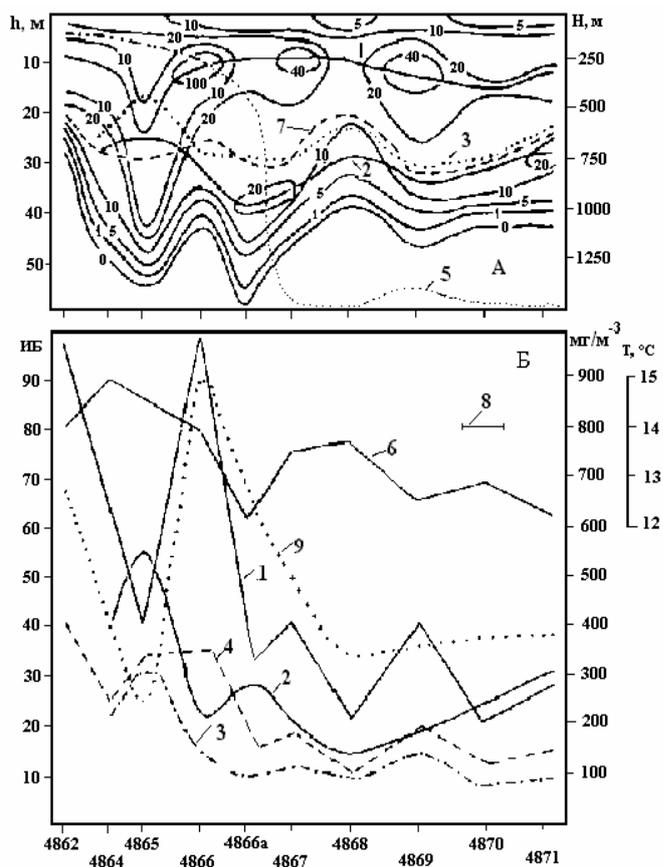


Рис. 3.12. Топография изолумен интенсивности биолюминесценции ($\propto 10^{-4}$ мквт \times см $^{-2}$ ол $^{-1}$), верхней границы термоклина и рельефа дна (А), а также изменение интенсивности биолюминесценции (ИБ), биомассы фитопланктона и температуры (Б) на разрезе от Каламитского залива: 1 и 2 – горизонты с максимальной биолюминесценцией в верхнем и нижнем слоях повышенной светимости, соответственно; 3-горизонт с минимальной биолюминесценцией; 4-биолюминесцентный потенциал слоя 0 – 50 м; 5 – изменение рельефа дна (Н, м); 6 – температура поверхностного слоя (Т, °С); 7 – положение верхней границы термоклина; 8 – масштаб расстояний между станциями (10 миль); 9 – биомасса фитопланктона на глубине 10 м.

Fig. 3.12. Topography of isolumens of bioluminescence intensity ($\propto 10^{-4}$ \propto Wt \times sm $^{-2}$ ol $^{-1}$), of the upper margin of thermocline and the bottom relief (A), as well as change in bioluminescence intensity (BI), phytoplankton biomass and temperature (B) at the Kalamita Gulf section: 1 and 2 – the horizons with maximum bioluminescence in the upper and lower layers with increased bioluminescence,

correspondingly; 3 – the horizon with minimum bioluminescence; 4 – 0-50 m layer bioluminescent potential; 5 – change in bottom relief (H, m); 6 – the surface layer temperature (T, °C); 7 – location of the thermocline upper margin; 8 – the scale of distances between stations (10 miles); 9 – phytoplankton biomass at the 10 m depth.

Нижний слой повышенной светимости также деградировал. Над этими глубоководными участками ПБ имело одномоксимумную структуру. Ее слоистый тип сменился на облачно-слоистый, который характеризовался локальными зонами повышенной светимости, ограниченными преимущественно 3 – 6-ю последовательными зондированиями, т.е. на протяжении 60 - 100 м. Наконец, на юго-западных станциях (ст. 4870 и 4871), располагающихся в

центральной части циклонического круговорота, в термокLINE и несколько ниже него, при сохранении облачно-слоистого типа распределения биолюминесценции вновь формировались слои с повышенной светимостью, которые по своей интенсивности отличались от рядом расположенных слоев на 15 – 20 %.

По трансекте разреза через северо-западную часть Черного моря (ст. 4815 - 4824) также следует выделить несколько областей,

имеющих различия по вертикальной структуре поля биолюминесценции. В северной, наиболее сильно подверженной антропогенному воздействию акватории с глубинами до 20 м, которая охватывает Днепровско-Бугский лиман и прилегающие к нему с юга мелководные участки открытого моря, ПБ было исчезающе малым, не превышая $1,9 \cdot 10^{-4}$ мквт $\text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$ даже на горизонтах с максимальной интенсивностью. Вертикальной стратификации практически не наблюдалось, поскольку такие горизонты отличались по своей интенсивности от соседних не более чем на 10 %. Ингибирующее влияние на ПБ и, следовательно, планктон оказывает именно уровень загрязненности этих акваторий, поскольку характеристики термохалинного поля оказываются практически идентичными на рядом расположенных глубоководных участках.

Вторая область, северной части которой соответствует ст. 4818 с глубиной 45 м, начинается на расстоянии 60 миль от берега. Она характеризуется формированием над мелководьем и над материковым склоном двух слоев повышенной светимости. Интенсивность биолюминесценции в этих слоях около $20,0 \cdot 10^{-4}$ мквт $\cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{л}^{-1}$; минимальная биолюминесценция между ними примерно в 2 раза слабее. Оба слоя находились в верхней изотермической толще воды. Нижний горизонт с максимальной интенсивностью биолюминесценции располагался в 5 - 8 м над верхней границей термоклина. Диапазон глубин изолумен с различной интенсивностью биолюминесценции на трансекте измерений в этой акватории, характеризующий облачное распределение планктона, достигал 10 м, в то время как топография изотерм и термоклина практически не изменилась.

Над материковым склоном, т.е. в районе взаимодействия вод шельфовой и глубоководной акваторий (ст. 4822 над глубиной 700 м) термоклин располагался на глубине

около 15 м, т.е. оказался почти на 30 м выше, чем над шельфовым участком. Это привело к изменению вертикального распределения ПБ при сохранении его двухмаксимумной структуры. Нижний слой повышенной светимости располагался в термоклин, а горизонт с максимальной биолюминесценцией находился в 5 - 7 м ниже его верхней границы.

Термохалинная структура водной массы на очередной ст. 4823, находящейся по разрезу в 10 милях мористее над глубиной 1100 м, характеризовалась типичными чертами, свойственными акваториям с установившимся гидродинамическим режимом. Однако ПБ четко выраженной структурированностью не обладало. Можно выделить 2 стационарных горизонта с повышенной светимостью, которые на 10 - 15 % превышали фон. В изотермическом слое и в термоклин наблюдалась облачная структура распределения планктона, в результате чего очередные профили ПБ фиксировали его резкие градиенты. Эта акватория, очевидно, оказывалась зоной формирования структурированности планктона, которая более четко проявилась на очередной станции. На этой станции, характеризующей глубоководную акваторию, распределение планктона можно считать типичным. В толще воды наблюдался только один слой повышенной светимости. Горизонт с максимальной интенсивностью свечения примерно в 3 раза превышал фон, находясь в диапазоне глубин 6 - 12 м.

Таким образом, осенью в северо-западной части Черного моря и прилегающему к ней с востока региону вертикальная структура ПБ имела специфические черты, соответствующие типу водной массы. В прибрежных акваториях биолюминесценция была слабой, с однородной по вертикали структурой, что связано с высоким уровнем антропогенного прессы. В шельфовой зоне, в области свала глубин и прилегающей к ней глубоководной акватории, т.е. в зоне расположения Основного Чер-

номорского течения (ОЧТ) зарегистрирована высокая интенсивность биолюминесценции и формирование одного приповерхностного слоя повышенной светимости. Двухмаксимумная вертикальная структура ПБ и его уровень, примерно в 2 - 3 раза ниже, чем над областью свала глубин, свойственны располагающейся к югу от ОЧТ водной толще.

Следует отметить также характерные черты топографии и интенсивности слоя пониженной светимости и, в частности, горизонта с минимальной величиной биолюминесценции. Только в ОЧТ этот горизонт находился в изотермическом слое примерно на равном расстоянии от горизонтов с максимальным свечением. На протяжении остальной части разреза он располагался несколько выше начала термоклина, т.е. находился в 5 - 7 м выше горизонта с максимальной интенсивностью биолюминесценции нижнего слоя повышенной светимости. Абсолютные показатели свечения на этом горизонте динамично изменялись в шельфовой зоне, оставаясь сходными на протяжении остальной части разреза.

На фоне достаточно однообразной схемы вертикальной структуры ПБ во всех типах водных масс исследованного региона, его энергетические характеристики изменялись кардинально. На рис.3.12 представлены топография и энергетические количественные оценки основных, наиболее показательных характеристик ПБ, выявленные по сериям многократных зондирований.

На основании данных по термохалинной структуре вод по разрезу, и, в частности, по положению верхней границы слоя температурного скачка (кривая 7 на рис. 3.12 "а"), следует выделить по 100-мильной трансекте несколько водных масс. Узкую полосу прибрежных шельфовых вод характеризует ст. 4862. Заглубленная на 12 - 16 м верхняя граница термоклина и более высокая температура поверхностного слоя воды свидетельствуют, что

очередные две станции соответствуют ОЧТ. Следующие ст. 4866 и 4866 А, расположенные в 30 - 40 милях от берега, приходятся на область свала глубин. В связи с характерным для таких районов интенсивным турбулентным перемешиванием, изотермический слой становится тоньше на 5 - 7 м, а температура поверхностного слоя снижается до минимальной величины. Наконец, к юго-западу располагается глубоководная акватория с достаточно стабильной термохалинной структурой.

При анализе рис.3.12 обращает на себя внимание значимость выделения и сопоставления именно количественных оценок характерных показателей точек экстремума вертикальной структуры ПБ. Так, горизонты с максимальной биолюминесценцией верхнего слоя повышенной светимости на рядом расположенных ст. 4865 и 4866 оказались либо адекватными средней интенсивности в слое 0 - 50 м, либо отличались почти в 3 раза. На первой станции, расположенной в ОЧТ, это свидетельствует о достаточно равномерном распределении биолюминесцентных по всей толще воды. На второй станции, находящейся в области резкого свала глубин, это указывало на формирование узкого, толщиной 10 - 14 м, слоя повышенной концентрации светящегося планктона.

Анализ рис. 3.11 и 3.12 позволяют сделать несколько заключений, свидетельствующих о дифференциации структурных показателей ПБ в водных массах различных типов. На протяжении разреза нижняя граница поля биолюминесценции в области ОЧТ и над зоной резкого свала глубин находилась на глубине около 60 м, оказываясь выше на 10 - 15 м между этими областями и над глубоководной акваторией. Наблюдалась также идентичность тенденций изменения глубины нахождения верхней границы термоклина и нижней границы ПБ.

В толще воды формировался облачно-слоистый тип распределения ПБ. Если рассматривать расположение изолумен $20.0 \cdot 10^{-4}$ мквт \cdot см $^{-2}$ \cdot л $^{-1}$, то обращает на себя внимание постепенное уменьшение толщины слоя между ними от 45 м в прибрежной области до 3 - 5 м над глубоководной акваторией. На таком фоне, за исключением прибрежной станции над глубиной 28 м, в толще воды формировалось 2 слоя повышенной светимости. При этом, однако, положение горизонтов с максимальной биолюминесценцией в них не было однозначным.

Глубина нахождения горизонта с максимальной интенсивностью биолюминесценции верхнего слоя повышенной светимости на всем протяжении разреза оказалась достаточно близкой и соответствовала глубине 10 ± 4 м. Однако, абсолютные показатели свечения на этом горизонте сильно отличались. Так, на прибрежной станции и над областью свала глубин биолюминесценция достигала $10.0 \cdot 10^{-4}$ мквт \cdot см $^{-2}$ \cdot л $^{-1}$. В ОЧТ и особенно в его центральной части интенсивность свечения резко (до 3 раз) уменьшилась. Над глубоководной акваторией уровень биолюминесценции на горизонте с максимальной величиной свечения был сходный.

Положение нижнего слоя повышенной светимости и горизонта с максимальной биолюминесценцией в нем более динамично. На ст. 4864 и 4865, расположенных в 10 - 20 м от берега, горизонт с максимальным свечением находился в 3 - 5 м выше верхней границы термоклина, в то время как на остальной части разреза зоной его нахождения был термоклин. Диапазон его глубины на разрезе составил 20 м.

Энергетические характеристики ПБ на горизонте с максимальной светимостью в этом слое также существенно изменялись, причем наиболее динамично - над шельфом. Тенденция изменения здесь интенсивности свечения

оказалась противоположной той, которая была выявлена на аналогичном горизонте верхнего слоя повышенной светимости. Так, в ОЧТ в нижнем слое повышенной светимости интенсивность биолюминесценции даже превышала аналогичные характеристики верхнего слоя. Однако над глубоководной акваторией отличия между этими слоями оказались незначительными.

Выполненные на станциях этого разреза параллельные сборы фитопланктона показали высокую корреляцию биолюминесценции верхнего слоя повышенной светимости с количественными показателями фитопланктона на глубине 10 м [39]. Максимальное развитие фитопланктона пришлось на те же станции, где наблюдалась наиболее высокая интенсивность биолюминесценции (рис.3.12“б”). В этом районе таксономический состав фитопланктона представлен почти 100 видами и разновидностями водорослей, из которых более половины составляли перидинеи. Однако около трети общего количества видов встречены единично. Массовыми видами оказались 11 видов, в основном перидинеи, из числа которых *Ceratium fusus*, достигающий численности $13,0 \cdot 10^3$ кл \cdot л $^{-1}$, и *Protoperdinium trochoideum* – широко распространенные биолюминесцентные Черного моря в период современного статуса его экологического состояния. При этом от 30 до 90 % биомассы перидиниевых водорослей приходилась на *C. fusus*, биомасса которого составляла, в среднем, $0,9$ мг \cdot л $^{-1}$. Это предопределило высокий коэффициент корреляции между биомассой фитопланктона и интенсивностью биолюминесценции.

Сравнение этих результатов с полученными ранее данными показало их достаточно близость. Так, в неритической зоне Черного моря коэффициент корреляции между численностью фитопланктона и интенсивностью биолюминесценции при уровне значимо-

сти 0.05 составил в разные сезоны 0.81 – 0.9 [14], а между биолюминесцентным потенциалом и динофитовыми водорослями- 0.8 – 0.96 [106]. По данным параллельных измерений ИБ и характеристик планктона установлена зависимость параметров ПБ от количественного развития светящихся планктонтов в прибрежной зоне у берега Крыма. Так, при буксировке фотометра на глубине 10 м эта связь описывается регрессией вида:

$$Y = 41.30 + 36 X \quad (3.2.), \quad \text{где:}$$

Y – интенсивность биолюминесценции в 10^{-3} мквт·см⁻²·л⁻¹; X – численность динофитовых водорослей в экз·м⁻³.

Коэффициент корреляции этой зависимости при уровне значимости 0.05 близок к 0.9 [14].

Таким образом, мезомасштабное распределение ПБ в северо-западной части Черного моря и прилегающей к ней акватории свидетельствует о существенном различии его характеристик в водных массах различного типа. Наиболее динамично они меняются на протяжении 10 - 20 миль в области ОЧТ и примыкающей к нему прибрежной зоне и области резкого свала глубин.

Характерной особенностью ПБ в Черном море оказалась наблюдаемая здесь значительная временная динамика параметров биолюминесценции, прежде всего, сезонные и суточные изменения её интенсивности как по интегральным оценкам всей толщи фотического слоя, так и в слоях повышенной светимости. На протяжении года наблюдались выраженные максимумы свечения моря в мае-июне и октябре-ноябре, из которых большим оказывается второй. В это время биолюминесцентный потенциал в фотическом слое достигал $1.4 \cdot 10^{-2}$ мквт·см⁻²·л⁻¹, превышая его минимальные значения в феврале почти в 500 раз [105]. Учитывая, впрочем, приведенный выше (см. табл.

3.1) видовой состав биолюминесцентных Черного моря и показанную в ряде наших прежних работ корреляцию амплитудных параметров ПБ с численностью как светящегося, так и тотального фитопланктона [43], это соотношение прогнозировалось.

Суточная ритмика интенсивности поля биолюминесценции также является функцией, в первую очередь, циркадианных ритмов фототрофов и гетеротрофов, входящих в состав ценоза планктона, изменения их численности в результате миграций и межвидовых трофических взаимоотношений, а также функционального состояния планктонтов. Именно из-за присущего растительному планктону Черного моря циркадного ритма светоизлучения суточная изменчивость интенсивности черноморской биолюминесценции значительно превосходит таковую поля планктона. Так, по данным многократных зондирований интенсивность биолюминесценции в ночное время превосходила здесь дневную в 20 - 70 раз, тогда как биомасса планктона ночью была больше дневной только в 1.5 - 2 раза (см. рис. 3.6). При этом в экологически чистых прибрежных регионах суточная вариабельность энергетических характеристик биолюминесценции выражена наиболее значительно. Так, по нашим данным, в целом для слоя 0-100 м коэффициент превышения ночного (X_n) над дневным (X_d) уровня свечения ($k = X_n \cdot X_d^{-1}$) составлял для таких регионов от 10 до 30. При чем в отдельных прослойках фотического слоя величина такого коэффициента в отдельные сезоны может превышать 2 порядка [43].

Менее выраженная суточная изменчивость ПБ зарегистрирована в зонах взаимодействия вод шельфовых и глубоководных акваторий, приходящихся на области материкового склона. Здесь величина k для фотического слоя, как правило, не превышала значений 5 - 10. Наконец, в олиготрофных открытых водах величина суточной кинетики биолюминесцен-

ции для фотического слоя обычно не превышает 5.

Одним из важнейших параметров ПБ, характеризующих видовой состав формирующих его организмов, является оптический спектр свечения моря. Систематические измерения спектрального состава ПБ с помощью разработанного в ИнБЮМ спектробаيوفотометра проводили с осени 1968 г. в районе Севастополя, а также в акватории Южного берега Крыма и северо-западной части Черного моря. Регистрация спектра выполнялась, как правило, при выдерживании прибора на горизонтах максимального свечения или при многократных зондированиях СМИС. При работах у Севастополя использовали также буксировку спектробаيوفотометра на глубине 10 м.

Поскольку на точность определения спектрального состава ПБ могут оказать существенное влияние астрономический фон и освещенность, создаваемая сигнальными огнями судна (особенно при исследовании приповерхностных горизонтов), до начала полевых наблюдений измерили спектральный состав светового поля на глубине в 1 м. В результате оказалось, что спектральное распределение засветки прибора от постороннего освещения сравнительно монотонно возрастает от 410 до 500 нм, существенно увеличиваясь в длинноволновой области спектра (рис. 3.13). Это свидетельствует о том, что в пределах известных по литературным данным максимумов светового излучения подавляющего большинства планктонных фоновая засветка не скажется существенно на точности проведения экспериментов.

К сожалению, характеристики оптического спектра биолюминесценции известны для ограниченного числа видов [73, 79, 109]. Отсутствие подобных данных для большинства биолюминесцентных и возможные сезонные и онтогенетические отличия в спектральном составе их светового излучения осложняют интерпретацию полученных данных.

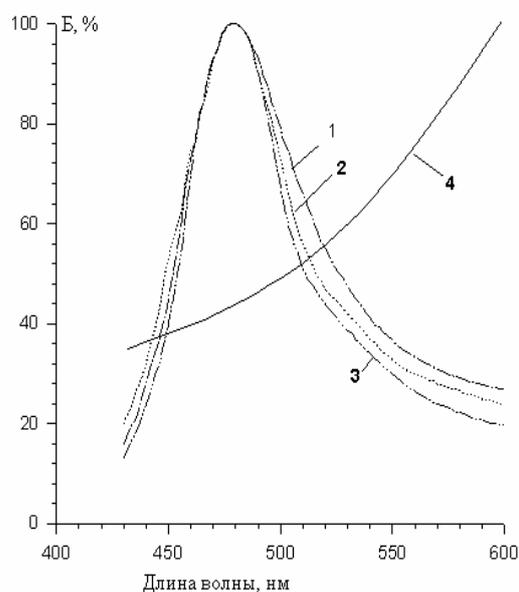


Рис. 3.13. Спектральное распределение интенсивности биолюминесценции у южного берега Крыма на глубине 10 м (1), на 20 м (2), на 30 м (3) и спектральный состав астрономического фона и освещенности, создаваемой кораблем (4)

Fig. 3.13. Spectral distribution of bioluminescence intensity at the Crimea southern coast in depth: 10 m (1), 20 m (2), 30 m (3) and spectral composition of the astronomic background and lighting by ship

Вместе с тем, следует отметить, что в спектр ПБ этих регионов входит коротковолновая часть менее 420 нм, которая при лабораторных экспериментах обнаружена только у некоторых высокоорганизованных гидробионтов [108] и колониальных радиолярий [78]. Интересно, что у последних световая эмиссия в области 400 нм составляет около 10% от максимальной, распространяясь вплоть до 360 нм - минимального значения, зарегистрированного в спектре светового излучения морских биолюминесцентных [19]. Отмеченные нами особенности спектрального распределения ПБ в коротковолновой области согласуются с данными американских коллег, зарегистрировавших её подъём в области 400 нм [51]. Поскольку их исследования проводились при нахождении

прибора на глубине 100 м, где влиянием астрономического фона можно пренебречь, биологическая природа светового поля с подобным спектральным диапазоном не вызывает сомнения.

Вместе с тем, несмотря на многочисленные свидетельства об излучении гидробионтов различных таксонов в длинноволновой части спектра вплоть до 690 нм [79, 90, 109], при наших исследованиях через светофильтр уже с максимумом пропускания 606 нм сигнал ни разу не был зарегистрирован.

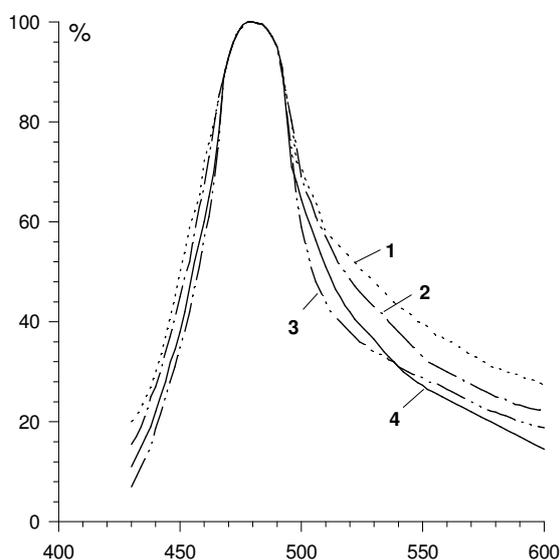


Рис. 3.14. Спектральное распределение биолюминесценции на глубине 10 м в районе Севастополя в марте (3), в апреле (1), в мае (2) и ноябре (4)

Fig. 3.14. Spectral distribution of bioluminescence in the 10-m depth at the Sevastopol region in March (3), in April (1), in May (2) and in November (4)

Максимум оптического спектра ПБ в Черном море приходится на 480 нм и остаётся неизменным на протяжении года (рис. 3.14), несмотря на весенний и осенний максимумы сезонной изменчивости интенсивности свечения в этом регионе [13]. Однако стабильность оптического спектра ПБ в Черном море не соответствовала распределению биолюминес-

ценции в коротковолновой и длинноволновой частях спектра, которое оказывалось оказывалось непостоянным, изменяясь в разные сезоны (рис. 3.14).

Зарегистрированная временная изменчивость спектрального распределения ПБ объясняется, несомненно, известными для данного региона сезонными изменениями видового состава и численного развития планктонных биолюминесцентных [5, 12, 103]. В пользу этого вывода свидетельствуют также данные об отсутствии изменений в распределении спектра ПБ в Черном море по глубине (рис. 3.13), поскольку в период зимней гомотермии в верхней 30-метровой толще в распределении планктона существенных отличий не наблюдается [14].

Важной характеристикой спектрального состава ПБ является ширина спектрального интервала в исследуемом регионе на уровне 0.5 максимальной интенсивности и показатель наклона спектральной кривой [11]. Угол наклона спектральной кривой определяли по углу касательной, проведенной к точке, соответствующей уровню 0.5 максимальной интенсивности. При этом кривые на рис. 3.50 продолжали до их пересечения с осью абсцисс и путём планиметрирования определяли «эффективную ширину» спектра излучения, т. е. площадь фигуры, образуемой в верхней половине каждого рисунка.

Данные, приведенные в табл. 3.5, подтверждают вывод И. И. Гительсона с соавторами [19] о том, что более 80 % энергии ПБ сосредоточено в спектральной области между 450 и 550 нм, т.е. свечение имеет сине-зелёный цвет. Вместе с тем, эффективная ширина спектральной кривой ПБ в области синего (450 - 480 нм) и голубого (480 - 510 нм) участков полностью перекрывает протяжённость спектральной кривой на уровне 0.5 максимума, тогда как на зелёном участке (510 - 550 нм) она занимает только незначительную часть.

Таблица 3.5. Сезонная изменчивость спектрального состава поля биолюминесцентного в Черном море
Table 3.5. Seasonal changeability of the bioluminescence field spectral composition at the Black Sea

Параметр	Черное море			
	Март	Апрель	Май	Ноябрь
Максимум излучения, нм	480	480	480	480
Эффективная ширина излучения, нм	464 - 506	453 - 531	455 - 524	460 - 513
Доля энергии излучения в эффективной ширине, %	18.2	20.4	21.6	20.5
Доля энергии в области 450 - 550 нм, %	88.4	79.8	87.5	83.8
Наклон спектральной кривой, град	Влево от max	70.2	62.3	63.0
	Вправо от max	49.7	28.9	32.2

Таким образом, поле биолюминесценции концентрируется в синей и голубой областях оптического диапазона. Это делает биолюминесцентное излучение высоко эффективным для распространения в воде и использования морскими гидробионтами, поскольку его максимум практически идентичен максимуму пропускания света в воде, максимуму оптического спектра исходящего светового потока и максимуму цветового зрения большинства пелагических хищников [3, 19, 90].

Как следует из материалов табл. 3.5, региональная специфичность видового состава планктонных биолюминесцентных предопределила существенную разницу в показателях наклона спектральной кривой в районах исследований. Так, в Черном море длинноволновая часть спектра ПБ более плавно опускается к оси абсцисс и углы наклона касательных для различных горизонтов составляют здесь от 28 до 49°. Для сравнения, в тропической зоне Атлантики кривая в данной области оптического диапазона длин волн снижается более круто - под углом в 58°.

Противоположная ситуация наблюдается в коротковолновой части спектра. В Черном море спектральная кривая спадает более круто (62 - 74°), в то время как в изученных районах Атлантического океана угол наклона касательной составил только 46° [10].

Отмеченные различия спектральных кривых ПБ исследованных регионов связаны с количественным развитием и видовым разнообразием биолюминесцентных, а также временной (сезонной, онтогенетической) изменчивостью спектральных характеристик их светоизлучения [109]. Так, когда видовое разнообразие светящихся организмов в Черном море невелико (март, ноябрь), эффективный диапазон биолюминесценции составляет всего 38 нм а углы наклона касательной в длинноволновой и коротковолновой областях максимальны - 40 - 49° и 70 - 74° соответственно (рис. 3.14 и табл. 3.5).

1. Биолюминесценция в пелагиали Атлантического океана и морях Средиземноморского бассейна / Отчёт по госбюджетной теме №5 - 1975. № госрегистрации 72.024.221. - 298 с.
2. Битюков Э. П. Использование биолюминесцентной реакции организмов для отбора физиологически однородного материала // Гидробиол. журн. - 1966. - 2, вып. 5. - С. 85 - 89.

3. Битюков Э. П. Биологическое обоснование спектральной характеристики источников света, используемых при лове рыбы // Рыбное хозяйство. - 1967. - № 4. - С. 13 - 15.
4. Битюков Э. П. Характеристика суточного ритма биолюминесценции *Noctiluca miliaris* (Flagellata, Peridinea) // Зоол. журн. - 1968. - 47, вып. 1. - С. 36 - 41.
5. Битюков Э. П. Распределение и экология *Noctiluca miliaris* в Черном море // Биология моря. - 1969. - Вып. 17. - С. 76 - 95.
6. Битюков Э. П. Биолюминесценция *Noctiluca miliaris* в разных температурных условиях // Биология моря. - 1971. - Вып. 24. - С. 70 - 77.
7. Битюков Э. П. Биолюминесценция в Черном и Средиземном морях и её информационные возможности при изучении структуры пелагического сообщества / Матер. Всесоюз. Симпоз. по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов. - Киев: Наук. думка, 1973. - Ч.2. - С. 44 - 49.
8. Битюков Э. П. Горизонтальная неоднородность биолюминесцентного поля как показатель агрегированного распределения планктона // Гидробиол. журн. - 1984. - 20, №5. - С. 24 - 31.
9. Битюков Э. П., Василенко В. И., Серикова И. М., Токарев Ю. Н. Результаты и перспективы биолюминесцентных исследований в Черном море // Экология моря. - 1996 - Вып. 46. - С. 19 - 24.
10. Битюков Э. П., Василенко В. И., Токарев Ю. Н. О спектральном составе биолюминесцентного поля в Черном и Средиземном морях и в Атлантическом океане // Биология моря. - 1978. - Вып. 47. - С. 40 - 48.
11. Битюков Э. П., Василенко В. И., Токарев Ю. Н., Шайда В. Г. Батифотометр с дистанционно переключаемой чувствительностью для оценки интенсивности поля биолюминесценции // Гидробиол. журн. - 1969. - 5. - С. 86 - 89.
12. Битюков Э. П., Евстигнеев П. В., Токарев Ю. Н. Светящиеся Dinoflagellata Черного моря и влияние на них антропогенных факторов // Гидробиол. журн. - 1993. - 29, № 4. - С. 27 - 34.
13. Битюков Э. П., Рыбасов В. П., Шайда В. Г. Годовая изменчивость интенсивности поля биолюминесценции в неритической зоне Черного моря // Океанология. - 1967. - 7. - С. 1089 - 1099.
14. Битюков Э. П., Хлыстова Л. М. Биолюминесценция в неритической зоне Черного моря и её связь с характеристиками планктона // Биология моря. - 1975. - Вып. 34. - С. 100 - 109.
15. Виноградов М. Е., Гительзон И. И., Сорокин Ю. И. О пространственной структуре сообществ эвфотической зоне тропических вод океана / Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. - М.: Наука, 1971. - С. 255 - 264.
16. Гептнер М. В. Опыт построения типологии вертикального распределения океанического зоопланктона // Журн. общ. биол. - 1996. - 57, № 1. - С. 44 - 66.
17. Гительзон И. И. Живой свет океана. - М.: Наука, 1976. - 120 с.
18. Гительзон И. И., Левин Л. А. Зондирование биолюминесцентного поля / Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. - М., 1983. - С. 10 - 28.
19. Гительзон И. И., Левин Л. А., Утюшев Р. Н., Черепанов О. А., Чугунов Ю. В. Биолюминесценция океана. - СПб: Гидрометеиздат, 1992. - 284 с.
20. Гительзон И. И., Чумакова Р. И., Филимонов В. С. и др. Биолюминесценция в море. - М.: Наука, 1969. - 184 с.
21. Евстигнеев П. В. Изменение характеристик биолюминесцентных сигналов в онтогенезе копепод рода *Pleuromamma* // Биология моря. - 1983. - №5. - С. 281 - 284.
22. Евстигнеев П. В. Влияние тяжелых металлов на светоизлучение *Noctiluca miliaris* // Экология моря. - 1988. - Вып. 29. - С. 65 - 72.
23. Евстигнеев П. В., Битюков Э. П. Биолюминесценция морских копепод. - Киев: Наук. думка., 1990. - 148 с.
24. Евстигнеев П. В., Битюков Э. П. Планктонные светящиеся водоросли и специфичность их светоизлучения. - Севастополь, 1990. - Рукопись деп. в ВИНТИ, № 279 - В90. - 44 с.
25. Евстигнеев П. В., Битюков Э. П., Околадков Ж. Е. Видовой состав и специфичность био-

- люминесценции водорослей Дупорфусеа // Ботанич. журн. - 1993. - **78**. - №6 - С. 1 - 15.
26. *Евстигнеев П. В., Серикова И. М.* Изучение воздействия нефти на биолюминесценцию планктонных организмов // Эксперим. водная токсикология. - 1987. - № 12. - С. 122 - 136.
27. *Евстигнеев П. В., Токарев Ю. Н.* Исследование биофизических характеристик светоизлучения и раздражимости перидиней в зависимости от их размеров / Молодые ученые и основные направления развития современной биологии: Тр. 16-й науч. конф. молодых ученых биол. фак. МГУ, Москва, 23 - 26 апр. 1985 г. - Ч. 2. - С. 103- 107. - Рук. деп. в ВИНТИ, № 5200 - В85.
28. *Журавлёв А. И.* Проблемы биолюминесценции // Труды МОИП. - 1965. - 21. - С. 184 - 194.
29. *Зайцев Ю. П., Полищук Л. Н., Настенко Е. А., Трофанчук Г. М.* Сверхвысокие концентрации ночесветки в нейстали Черного моря // Доклады АН УССР, Сер. Б. - 1988. - №10. - С. 67 - 69.
30. *Крылов С. А.* Топография желез и характеристика свечения *Metridia pacifica* // Изв. Сиб. Отд. АН СССР. Сер. биол. наук. - 1969. - **3**, № 15. - С. 104 - 109.
31. *Лабас Ю. А.* О приспособительном значении люминесценции для низших групп морских организмов / Эксперимент. экология мор. организмов. - Владивосток, 1976. - С. 111 - 115.
32. *Левин Л. А.* Зондирование биолюминесцентного поля океана и возможность его использования для выявления пространственной структуры биоценозов (метод, аппаратура и некоторые результаты исследования): автореф. дисс... канд. техн. наук. - Красноярск: Ин - т физики им. Л. В. Киренского, 1972. - 27 с.
33. *Нарусевич Т. Ф., Токарев Ю. Н.* Фитопланктон и биолюминесценция в Средиземном море в летний период // Гидробиол. журн. - 1989. - **25**, № 6. - С. 10 - 16.
34. *Нарусевич Т. Ф., Шайда В. Г., Евстигнеев П. В., Давыдов В. В.* Взаимосвязь структуры фитопланктона и биолюминесценции как средство мониторинга Черного моря / Мат. конф. «Экол. и рацион, использ. природн. ресурсов Юж. региона Украины», Севастополь, 27—28 апр. 1984 г., Севастополь, 1984. - С. 273 - 275. - Ч. 2 (Рук. деп. в ВИНТИ № 6612 - 84 Деп.).
35. *Патин С. А.* Влияние загрязнения на биологические ресурсы и продуктивность Мирового океана. — М.: Пищ. пром - сть, 1979. - 304 с.
36. *Пелевин В. Н.* Солнечное излучение в океане / Оптика океана. 1. Физическая оптика океана. — Мониин А.С. (ред.). — М., 1983. - С. 249 - 293.
37. *Рибаров С., Беков Л., Бенчев И.* Гемолитическое действие свинца в опытах in vitro // Фармакология и токсикология. - 1980. - **43**, № 5. - С. 620 - 622.
38. *Рудяков Ю. А.* Изучение люминесценции пелагических остракод / Биоэнергетика и биологическая спектрофотометрия. — М.: Наука, 1967. — С. 52 - 61.
39. *Сеничкина Л. Г., Ковалева Т. М., Манжос Л. А.* Черноморский фитопланктон осенью от шельфовых до глубоководных акваторий в море / Планктон Черного моря. — А. В. Ковалёв, З. З. Финенко (ред.). - Киев: Наук. думка, 1993. - С. 183 - 193.
40. *Тарасов Н. И.* Свечение моря. — М. - Л.: Изд - во АН СССР, 1956. — 204 с.
41. *Токарев Ю. Н.* Биолюминесценция как экспрессивный показатель жизнедеятельности *Noctiluca miliaris* Surigay: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Севастополь, 1990. — 26 с.
42. *Токарев Ю. Н.* Биофизическая экология планктона — первые результаты и перспективы развития // Экология моря. - 2001. - Вып. 57. - С. 51 - 59.
43. *Токарев Ю. Н., Серикова И. М., Нарусевич Т. Ф., Евстигнеев П. В.* Роль некоторых фракций планктона в формировании поля биолюминесценции в морях Средиземноморского бассейна // Морской гидрофизический журнал. - 2002. - № 3. — С. 51 - 60.
44. *Токарев Ю. Н., Соколов Б. Г., Рыжов Н. Н.* Изменение характеристик биолюминесценции черноморской ночесветки под воздействием гамма - облучения // Экология моря. - 1982. - Вып. 9. - С. 89 - 94.
45. *Тюлькова Н. А., Филимонов В. С.* Биолюминесценция динофлагеллят при изменении эколого - физиологических факторов среды. - Красноярск: Изд-во Института физики им. Л.В. Киренского, 1982. - 28 с. / Препринт. СО АН СССР.

46. Уэбб Л. Ингибиторы ферментов и метаболизма. — М.: Мир, 1966. - 350 с.
47. Филимонов В. С., Тюлькова Н. А. Характеристика биолюминесцентных импульсов одиночных клеток динофлагеллят (Dinophyta) / Биология моря. — 1981. — Вып. 3. — С. 43 — 49.
48. Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. — Л.: Наука, 1974. - 211 с.
49. Чумакова Р. И., Гутельзон И. И. Светящиеся бактерии. — М.: Наука, 1975. — 108 с.
50. Biggley W. H., Swift E., Buchanan R. J., Seliger H. Stimulable and spontaneous bioluminescence in the marine dinoflagellates, *Pyrodinium bahamense*, *Gonyaulax polyedra*, and *Pyrocystis lanula* // J. Gen. Physiol. - 1969. — **45**. — P. 96 - 122.
51. Boden B. P., Kampa E. M. Records of bioluminescence in the ocean // Pacif. Sci. — 1957. - **2**. - P. 229 - 235.
52. Buskey E. J. Growth and bioluminescence of *Noctiluca scintillans* on varying algal diets // J. Plankton Res. — 1995. - **17**, №1. — P. 29 - 40.
53. Buskey E. J., Mann C. G., Swift E. Photophobic responses of calanoid copepods: possible adaptive value // J. Plankton Res. - 1987. - **9**. - P. 857 - 870.
54. Buskey E. J., Storm S., Coulter C. Bioluminescence of heterotrophic dinoflagellates from Texas coastal waters / J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1992. — **159**. - P. 37 - 49.
55. Buskey E. J., Swift E. Behavioral responses of the coastal copepod *Acartia hudsonica* (Pibhey) to stimulated dinoflagellate bioluminescence // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. - 1983. - **71**, N.1. - P. 43 - 58.
56. Buskey E. J., Swift E. Behavioral responses of oceanic zooplankton to stimulated bioluminescence // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods - Hole. - 1985. - **168**, N2. - P. 263 - 275.
57. Buskey E. J., Swift E. An encounter model to predict natural planktonic bioluminescence // Limnol. Oceanogr. — 1990. — **35**. — P. 1469 — 1485.
58. Chang J. J. Effect of physiological studies of a non-luminescent form of the Dinoflagellata *Noctiluca miliaris* // J. Cell. Corp. Physiol. - 1966. - **56**, № 1. - P. 33 - 42.
59. Clarke G. L., Backus R. H. Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep sea animals // Deep-Sea Res. - 1956. - **4**. - P. 1 - 14.
60. Clarke G. L., Conover R. J., David C. N., Nicol J. A. Comparative studies of luminescence in copepods and other marine animals / J. Mar. Biol. Assoc. U. K. - 1962. - **42**. - P. 541 - 564.
61. Eckert R. Bioelectric control of bioluminescence in the dinoflagellate *Noctiluca* // Science. — 1965. — **147**, 3662. — P. 1140 — 1145.
62. Eckert R., Reynolds G. T. The subcellular origin of bioluminescence in *Noctiluca miliaris* // J. Gen. Physiol. — 1967. - **50**, № 5. - P. 1429 — 1458.
63. Eley M., Lee J., Lhoste J. — M., Lee C. Y., Cormier M. J., Hemmerich P. Bacterial bioluminescence: comparison of bioluminescence emission spectra, the fluorescence of luciferase reaction & the fluorescence of flavin cations. Biochemistry, N. Y. — 1970. - **9**. — P. 2502 — 2908.
64. Esaias W. E. Studies on the occurrence, physiology, and ecology of bioluminescent dinoflagellates: Ph. D. thesis. - Oregon State Univ., 1972. - 76 p
65. Esaias W. E., Curl H. C. Effect of dinoflagellate bioluminescence on copepod ingestion rates // Limnol. Oceanogr. — 1972. — **17**. — P. 901 — 906.
66. Esaias W. E., Curl H. C., Seliger H. H. Action spectrum for a low intensity, rapid photoinhibition of mechanically stimutable bioluminescence in the marine dinoflagellates *Gonyaulax catenella*, *Gonyaulax acantella* and *Gonyaulax tamarensis* // J. Cell. Physiol. — 1973. - **82**. — P. 363 — 372.
67. Galt C. P. Bioluminescence : Dual mechanism in a Planktonic Tunicate produces brilliant surface display // Science. — 1978. — **200**, N. 4337. — P. 70 — 72.
68. Greenblat P. R., Feng D. F., Zirino A., Losee J. R. Observation of planktonic bioluminescence in the euphotic zone of the California Current // Mar. Biol. - 1984. - **84**. - P.75 - 82.
69. Hamman J. P., Seliger H. H. The mechanical triggering of bioluminescence in marine dinoflagellates: chemical basis / J. Cell. Physiol. — 1980. — **80**. — P. 397 — 408.

70. Harvey E. N. Bioluminescence. – N.Y.: Acad. Press, 1952. – 649 p.
71. Hastings J. W., Sweeney B. M. A persistent diurnal rhythm of luminescence in *Gonyaulax polyedra* // Biol. Bull. – 1958. – **115**. – P. 440 – 458.
72. Herring P. J. Studies on bioluminescent marine amphipods // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1981. – **61**. – P. 161 – 167.
73. Herring P. J. The spectral characteristics of luminous marine organisms // Proc. Roy. Soc. Lond. – 1983. – **220**. – P. 183 – 217.
74. Herring P. J. Bioluminescent communication in the sea / Light and life in the sea (Eds.: Herring P.J., Campbell A.K., Whitefield M., Maddok L.) - Cambridge: Univ. Press, 1990. – P. 127 – 148.
75. Hickman G. D., Edmonds J. A., Lynch R. V. Laser - induced marine bioluminescence measurements and the potential for airborne remote sensing // Remote Sens. Environ. – 1984. – **15**, №1. – P. 77 – 89.
76. Koslow J. A. Vertical migrators see the light? // Limnol.Oceanogr. – 1979. – **24**, N 4. – P. 783 – 784.
77. Latz M. I. Physiological mechanisms in the control of bioluminescent countershading in a midwater shrimp // Mar.Freshwat.Behav.Physiol. – 1995. – **26**, N2 – 4. – P. 207 – 218.
78. Latz M. I., Frank T. M., Bowlby M. R., Widder E. A., Case J. F. Variability in flash characteristics of a bioluminescent copepod // Biol. Bull. – 1987. – **173**, N.3. – P. 489 – 503.
79. Latz M. J., Frank T. M., Case J. F. Spectral composition of bioluminescence of epipelagic organisms from the Sargasso Sea // Mar. Biol. – 1988. – **98**, N 3. – P. 441 – 446.
80. Latz M. I., Jeong H. J. Effect of red tide dinoflagellate diet and cannibalism on the bioluminescence of the heterotrophic dinoflagellates *Protoperdinium* spp. // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1996. – **132**. – P. 275 – 285.
81. Latz M. I., Lee A. O. Spontaneous and stimulated bioluminescence of the dinoflagellate *Ceratocorys horrida* (Peridinales) // J. Phycol. – 1995. – **31**. – P. 120 – 132.
82. Loeblich L. A., Loeblich A. R. The organisms causing New England red tide *Gonyaulax excavate* // Proc. 1 - st intern. toxic Dinoflagellate blooms. – Boston, Massach., 1975. – 207 – 209.
83. McFall - Ngai M.J. Adaptations for reflection of bioluminescent light in the gas bladder of *Leiognathus equulus* (Perciformes: Leiognathidae) // J.Exp.Zool. – 1983. – **227**, N.1. – P. 23 – 33.
84. Morin J. G. Coastal bioluminescence: patterns and functions // Bull. Mar. Sci. – 1983. – **33**, N. 4. – P. 787 – 817.
85. Nealson K. H., Arneson A. C., Huber M. E. Identification of marine organisms using kinetic and spectral properties of their bioluminescence // Mar. Biol. – 1986. – **91**. – P. 77 – 83.
86. Nicol J. A. Observation on luminescence in pelagic animals // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1958. – **37**, № 3. – P. 705 – 752.
87. Nicol J. A. Animal luminescence // Advances in Compar. Physiol. Biochem. – 1962. – N 1. – P. 217 – 273.
88. Njus D., Swift E. Bioluminescence / Toxic Dinoflagellate Blooms. - N.Y., 1979. - P. 459 – 462.
89. Piontkowski S., Williams R., Yu Tokarev, Levin L., Lubartsev V. Data base of the plankton bioluminescence in the World's Ocean / Abstr. paper of the 37-th EMBS. - Reykjavik, 2002. - P. 129.
90. Reynolds G.T. Application of photosensitive devices to bioluminescence studies // Photochem.Photobiol. – 1978. – **27**, N4. – P. 405 – 421.
91. Rodriguez-Micege C., Pacheco-Costelao J.M. On the contribution of light to patchy distributions in the sea // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1989. – **69**, N3. – P. 728 – 737.
92. Schmidt R. J., Van D. Gooch, Loblich A. R., Hastings J. W. Comparative study of luminescent and nonluminescent strains of *G. excavata* // J. Phycol. – 1978. – **14**, № 1. – P. 5 – 9.
93. Schmitter R. E., Njus D., Sulzman F. M., Gooch V. D., Hastings J. W. Dinoflagellate bioluminescence: A comparative study of in vitro components // J. Cell. Phisio. – 1976. – **87**. – P. 123 – 134.
94. Seliger H. H., Biggley W. H., Swift E. Absolute value of photon emission from the marine dinoflagellates *Pyrodinium bahamense*, *Gonyaulax*

- polyedra and *Pyrocystis lunula* // Photochem. Photobiol. – 1969. – **10**. – P.227 – 232.
95. Seliger H. H., Biggley W. H. Optimization of bioluminescence in marine dinoflagellates / Paper presented at Annual meeting, AGV, Sfn Francisco, Calif., Dec. 1982.
96. Spruir-Van der Burg A. Emission spectra of luminous bacteria // Biochimica et Biophysica Acta. – 1950. – **5**. – P. 175 – 178.
97. Sullivan J. M., Swift E. Photoinhibition of mechanically stimulated bioluminescence in the autotrophic dinoflagellate, *Ceratium fusus* (Pyrophyta) // J. Phycol. – 1994. – **30**: 633 – 637.
98. Sullivan J. M., Swift E. Photoenhancement of bioluminescence capacity in natural and laboratory populations of the autotrophic dinoflagellate *Ceratium fusus* (Ehrenb.) Dujardin // J. Geophys. Res. – 1995. – **100**. – P. 6565 – 6574.
99. Sweeney B. M.. Laboratory studies of a green *Noctiluca* from New Guinea // J. Phycol. – 1971. – **7**. – P. 53 – 58.
100. Swift E, Biggley W. H. Seliger H. H. Species of oceanic dinoflagellates in the genera *Dissodinium* and *Pyrocystis*: interclonal and interspecific comparisons of the color and photon yield of bioluminescence. // J. Phycol. – 1973. – **9**. – P. 420 – 426.
101. Swift E., Sullivan J. M., Batchelder H. P., Van Keuren J., Vaillancourt R. D., Bidigar R. R.. Bioluminescent organisms and bioluminescence measurements in the North Atlantic Ocean near latitude 59.5°N, longitude 21°W // J. Geophys. Res. – 1995 - **100**. – P. 6527 – 6547.
102. Tett P. B., Kelly M. G. Marine bioluminescence // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. - 1973. - **11**. - P. 89 - 175.
103. Tokarev Yu. N., Bitykov E. P. A comparative evaluation of bioluminescence in some seas of the eastern Mediterranean and their interrelationships with biological and hydrological factors / Oceanography of the eastern Mediterranean and Black seas: abstr. papers of the Inter. Confer. - Greece, 1999. - P. 113 - 114.
104. Tokarev Yu. N., Bityukov E. P., Evstigneev P. V. Daily rhythm of bioluminescence of different phylogenetic groups and their contribution to the bioluminescence field / Abstr. paper of the 37 - th EMBS. - Reykjavik, 2002. - P. 169.
105. Tokarev Yu. N., Bityukov E. P., Williams R. et al. The bioluminescence field as an indicator of the spatial structure and physiological state of the planktonic community at the Mediterranean sea basin / P. Malanotte - Rizzoli & V.N. Eremeev (eds). The eastern Mediterranean as a laboratory basin for the assessment of contrasting ecosystems. - The Netherlands, 1999. - P. 407 - 416.
106. Tokarev Yu. N., Williams R., Bityukov E. P. The influence of environmental conditions and anthropogenic impact on the bioluminescence of dinoflagellates in the Mediterranean Sea basin / Abst. the 30th Europ. Mar. Biol. Symp. (18 - 22 Sept. 1995, Southampton). - 1995. - P. 77.
107. Vasilenko V. I., Bitykov E. P., Sokolov B. G., Tokarev Yu. N. Hydrobiophysical device “Salpa” of the Institute of Biology of the Southern Seas used for bioluminescent investigation of the upper layers of the ocean / J.W.Hastings, L.J. Kricka & P.E. Stanley (eds). Bioluminescence and Chemiluminescence. Molecular reporting with photons: Proc. of 9th Intern. Symp., Woods Hole, October 1996. - Chichester: J. Willey & Sons, 1997. - P. 549 - 552.
108. Voight V. P. Sexual dimorphism and niche divergence in a mid - water octopod (Cephalopoda: Bolitaenidae) // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods - Hole. - 1995. - **189**, N2. - P. 113 - 119.
109. Widder E. A., Latz M. J., Case J. F. Marine bioluminescence spectra measured with an optical multichannel detection system // Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. - 1983. - **163**, N 3. - P. 791 - 810.
110. Wilkins L. A., Wolken J. J. Electroretinograms from *Odontosyllis enopla* (Polychaeta; Syllidae): initial observations the visual system of the bioluminescent fireworm of Bermuda // Mar. Behav. Hysiol. - 1981. - **8**, N1. - P. 55 - 66.
111. Yentsch C. S., Plinney D. A. A bridge between ocean optics and microbial ecology // Limnol. Oceanogr. - 1989. - **34**, N 8. - P. 1694 - 1705.
112. Young R. E., Roper C. F. E., Walters J. F. Eyes and extraocular photoreceptors in midwater cephalopods and fishes: their roles in detecting downwelling light for counterillumination // Mar. Biol. - 1979. - **51**, N 4. - P. 371 - 380.

4. МАКРОФИТОБЕНТОС

4.1. Разнообразие таксономических групп макрофитов и эколого-биологическое картирование донной растительности у берегов Крыма

Флора Крымского побережья характеризуется высоким таксономическим и структурным разнообразием. По опубликованным более четверти века назад данным, около 70 % из почти 300 известных видов черноморских макрофитов было обнаружено у берегов Крыма [8]. Выполненная в последние годы таксономическая ревизия черноморских макрофитов показала, что, по сравнению с другими регионами, крымское побережье по-прежнему характеризуется наиболее высоким флористическим разнообразием [20, 22]. Анализ многолетнего изменения количества видов выявил устойчивую тенденцию к обнаружению новых видов, неизвестных ранее во многих районах [14, 29]. Это связано не только с интенсификацией флористических исследований, направленных на выявление и сохранение регионального биоразнообразия, но и с обширной инвентаризацией морских объектов природно-заповедного фонда Украины, сеть которых в Крыму довольно обширна. Однако общее количество видов по районам изменилось незначительно, что объясняется включением в современные чек-листы водорослей-макрофитов результатов последних таксономических ревизий и номенклатурных изменений [20, 22].

Анализ флоры макрофитов Черного моря в целом выявил значительное количество новых видов, не вошедших в монографиче-

скую сводку, опубликованную в 1975 г. [8]. Большинство из 38 новых, неизвестных ранее для флоры моря видов относится к тепловодному комплексу [21]. Очевидно, что продолжающаяся медитерранизация черноморской флоры напрямую связана не только с глобальными климатическими изменениями, но и с влиянием таких факторов, как эвтрофирование, изменение температурного режима и солености, интенсификация транспортных потоков в регионе и других [21].

Флора макрофитов крымского побережья представлена 4 отделами водорослей и одним - высших цветковых растений.

В настоящей сводке приведена характеристика трех отделов (зеленых, бурых и красных) водорослей-макрофитов и морских трав, принадлежащих к цветковым растениям. К макроводорослям относятся 233 вида, которые входят в состав 127 родов, 58 семейств и 23 порядков (приложение А, табл. А1). Флора макрофитов Крыма является наиболее богатой по сравнению с другими регионами, поскольку в ней представлено около 77 % от общего количества видов, известных для Черного моря. Наиболее высокая насыщенность таксонами характерна для красных водорослей (Rhodophyceae), у зеленых (Chlorophyceae) и бурых (Fucophyceae) она значительно ниже (табл. 4.1).

Таблица 4.1. Разнообразие таксонов водорослей-макрофитов Крымского побережья Черного моря
Table 4.1. Taxonomic diversity of macroalgae of the Crimean coast (the Black Sea)

Таксон	Количество семейств	Количество родов	Количество видов
Chlorophyceae	13	25	56
Fucophyceae	21	38	62
Rhodophyceae	24	64	115
Всего:	58	127	233

Макрофитобентос

К высшим цветковым растениям относятся шесть видов, из которых собственно морскими травами являются *Zostera marina* L., *Z. noltii* Hornem. (= *Z. minor*, = *Z. nana*), *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande (= *R. spiralis*) и *R. maritima* L., а *Potamogeton pectinatus* L. и *Zannichellia major* Boenn. ex Reichenb. принад-

лежат к сопутствующим им цветковым растениям.

Наиболее крупными порядками Chlorophyceae являются Ulvales и Cladophorales, на их долю приходится 55.4 % от общего количества зеленых водорослей (табл. 4.2).

Таблица 4.2. Систематический состав и количество таксонов зеленых, бурых и красных водорослей-макрофитов Крымского побережья

Table 4.2. Taxonomic composition and the number of the green, brown and red macroalgae taxa of the Crimean coast

Таксон	Количество семейств	Количество родов	Количество видов
CHLOROPHYCEAE			
Pyramimonadales Chadeaud	1	1	1
Chorococcales Marchand	1	1	1
Ulotrichales Borzi	2	7	12
Acrosiphonales Jónsson	1	2	3
Ulvales Blackman et Tansley	2	5	13
Cladophorales Haeckel	2	5	18
Bryopsidales Schaffner	4	4	8
Всего:	13	25	56
FUCOPHYCEAE			
Ectocarpales Setchell et Gardner	2	8	17
Chordariales Setchell et Gardner	5	11	18
Sporocnnales Sauv.	1	1	1
Dictyosiphonales Setchell et Gardner	5	7	10
Scytosiphonales Feldm.	1	2	2
Cutleriales Kjellm.	1	1	1
Sphacelariales Oltmanns	4	4	5
Dictyotales Kjellm.	1	3	6
Fucales Kylin	1	1	2
Всего:	21	38	62
RHODOPHYCEAE			
Goniotrichales Skuja	1	2	3
Bangiales Schmitz	2	5	8
Nemalionales Schmitz	2	6	16
Gelidiales Kylin	1	3	4
Cryptonemiales Schmitz	4	12	17
Gigartinales Schmitz	8	8	12
Rhodymeniales Schmitz	2	3	8
Ceramiales Oltm.	4	25	47
Всего:	24	64	115

Среди бурых водорослей порядки Ectocarpales, Chordariales и Dictyosiphonales объединяют 72.6 % видов от общего количества видов Fucophyceae. Самым крупным порядком

красных водорослей является Ceramiales (41.2 %), суммарная доля видов порядков Cryptonemiales, Nemalionales и Gigartinales также довольно высока (38.6 %).

К наиболее крупным семействам относятся Ceramiaceae и Rhodomelaceae (красные водоросли), которые насчитывают 9 и 10 родов, объединяющих по 17 и 23 вида соответственно (табл. 4.3). Среди зеленых водорослей выделяется сем. Cladophoraceae, в состав кото-

рого входят 17 видов. Самыми многовидовыми являются роды *Cladophora* и *Enteromorpha*, относящиеся к зеленым, а также род *Polysiphonia*, принадлежащий к красным водорослям (табл. 4.3).

Таблица 4.3. Крупнейшие семейства и роды во флоре водорослей-макрофитов Крымского побережья
Table 4.3. Most numerous families and genera of macroalgae along the Crimean coast

Семейства			Роды	
Семейство	Кол-во родов	Кол-во видов	Род	Кол-во видов
Chaetophoraceae	6	10	<i>Cladophora</i>	10
Ulvaceae	3	11	<i>Polysiphonia</i>	9
Cladophoraceae	4	17	<i>Enteromorpha</i>	9
Еctocarpaceae	6	12	<i>Ceramium</i>	7
Acrochaetiaceae	4	11	<i>Kylinia</i>	7
Corallinaceae	8	13	<i>Lomentaria</i>	5
Ceramiaceae	9	17	<i>Bryopsis</i>	5
Rhodomelaceae	10	23	<i>Chaetomorpha</i>	5

Во флоре макрофитов Крыма доминируют монотипные роды, представленные од-

ним видом, а также порядки, объединяющие небольшое количество видов (табл. 4.2, 4.4).

Таблица 4.4. Количество видов в родах флоры макрофитов Крыма (за чертой - % от общего числа родов)
Table 4.4. Species number in the genera in the Crimean macroalgal flora (% of the total number of genera)

Группа родов по количеству видов	Chlorophyceae	Fucophyceae	Rhodophyceae	Вся флора
	Число родов	Число родов	Число родов	Число родов
1	17/68.0	23/60.5	40/62.5	80/63.0
2	3/12.0	9/23.7	15/23.4	27/21.3
3 - 6	3/12.0	6/15.8	6/9.4	15/11.8
7 - 10	2/8.0	-	3/4.7	5/3.9
Всего:	25/100	38/100	64/100	127/100

Во всех отделах водорослей преобладают одно- и двувидовые роды. Так, подавляющее большинство родов включает 1 или 2 вида (84.3 %), а доля родов, имеющих по 3 - 6 видов, почти в восемь раз меньше (11.8 %). Среди бурых водорослей нет родов, содержащих более чем шесть видов, а у зеленых и красных доля таких родов составляет 8 и 3.1 % соответственно (табл. 4.4). Это свидетельствует о пестроте систематического состава аль-

гофлоры крымского побережья и ее обособленности. Аллохтонный характер альгофлоры крымского побережья, как и в целом Черного моря, подтверждается сопоставлением таких пропорций как видовое богатство родов (в/р), семейств (в/с) и родовое богатство семейств (р/с). Эти показатели для бурых и зеленых водорослей крымского побережья составляют соответственно ряды 1.63 – 2.95 – 1.81 и 1.78 – 4.75 – 2.66, а для Средиземного моря - 2.51 –

7.46 – 2.97 и 3.4 – 7.64 – 2.25. Сходные пропорции характерны и для красных водорослей. Такие низкие (более чем вдвое) соотношения таксонов в альгофлоре Крымского побережья, по сравнению с флорой водорослей-макрофитов Средиземного моря, подчеркивают ее слабую обособленность и атлантическое происхождение, как это уже было отмечено ранее [6, 8]. Доля автохтонных видов в черноморской альгофлоре невелика. Так, только шесть видов бурых водорослей не произрастают в Средиземноморском бассейне: *Pseudolithoderma extensum*, *Elachista scutulata*, *Myrionema balticum*, *Punctaria plantaguinea* и *Cystoseira barbata* var. *barbata* f. *flaccida*. Счи-

тают, что *P. extensum*, *E. scutulata* и *P. plantaguinea* сохранились во флоре еще с ледникового периода и принадлежат к группе автохтонных видов [6]. Все виды автохтонных водорослей произрастают у берегов Крыма.

В пределах крымского побережья выделяют 6 флористических районов (табл. 4.5). По видовому разнообразию наиболее богатыми являются южный берег Крыма (199 видов водорослей), Севастопольский регион (180) и Карадаг (169). В других районах количество видов значительно меньше, а самое низкое видовое разнообразие водорослей выявлено для Прикерченского региона (126 видов).

Таблица 4.5. Изменения количества видов водорослей-макрофитов у крымского побережья за период с 1975 по 2001 гг.

Table 4.5. Changes of macroalgae species number along the Crimean coast from 1975 to 2001

Район	По [8]	По данным за период 1980 - 2001 гг. (опубл. и неопубл. материалы)
Западный Крым	128	144
Севастопольский регион	184	180
Южный берег Крыма	207	199
Карадаг	157	169
Прикерченский регион	104	135

Распределение отделов водорослей по районам сходно (табл. 4.6). Повсеместно доминируют красные водоросли, доля видов зеленых и бурых водорослей сходна и почти одинакова. Только у южного берега Крыма количество бурых водорослей выше, чем зеленых.

Таблица 4.6. Изменение количества видов водорослей-макрофитов и коэффициента Чени по районам Крымского побережья (за чертой - % от общего количества видов)

Table 4.6. Changes in the macroalgal species number and Cheney coefficient in the different Crimean regions (number of species/percentage of total species)

Район	Chlorophyceae	Fucophyceae	Rhodophyceae	Всего	Коэффициент Чени
Западный Крым	35/24.3	39/27.1	70/48.6	144/100	2.69
Севастопольский регион	45/25.0	44/24.4	91/50.6	180/100	3.09
Южный берег Крыма	45/22.6	54/27.1	100/50.2	199/100	2.68
Карадаг	41/24.3	43/25.4	85/50.3	169/100	2.93
Прикерченский регион	34/25.2	31/23.0	70/51.8	135/100	3.35

Макрофитобентос

Таблица 4.7. Насыщенность таксонов водорослей-макрофитов в различных районах Крыма
Table 4.7. Taxon diversity of the macroalgae in the different Crimean regions

Район	Chlorophyceae		Fucophyceae		Rhodophyceae	
	Род	Сем-во	Род	Сем-во	Род	Сем-во
Западный Крым	15	9	23	16	37	16
Севастопольский регион	23	13	32	21	50	19
Южный берег Крыма	15	8	27	18	54	22
Карадаг	14	6	27	18	46	18
Прикерченский регион	13	8	25	15	36	15

Флористическое сходство этих районов объясняется их географической близостью и сходными условиями шельфовой зоны. Близость таксономического разнообразия водорослей Прикерченского региона и западного Крыма связана, по-видимому, с влиянием соответственно опресненных вод Азовского мо-

ря и речного стока Днепра и Дуная, препятствующих развитию типичной морской альгофлоры.

Рассчитанные значения коэффициента общности видов Жаккара (К) отражают таксономическое сходство альгофлоры по районам (табл. 4.8).

Таблица 4.8. Изменение коэффициента общности видов водорослей-макрофитов по Жаккару (К, в %) между районами Крымского побережья

Table 4.8. Changes in the Jakkar coefficient (K, %) of the macroalgae between the Crimean regions

Район	Западный Крым	Севастопольский регион	ЮБК	Карадаг	Прикерченский район
Западный Крым	—	42.0	38.5	40.0	37.6
Севастопольский регион	42.0	—	40.6	40.5	38.1
ЮБК	38.5	40.6	—	43.4	37.4
Карадаг	40.0	40.5	43.4	—	39.9
Прикерченский регион	37.6	38.1	37.4	39.9	—
Среднее значение К для района	39.5	40.3	40.0	41.0	38.2

Наиболее высокие значения К выявлены между альгофлорой ЮБК и Карадага, а также между Севастопольским регионом и западным Крымом. Наименьшие значения К характерны для Прикерченского региона и ЮБК. Наибольшие средние значения К подчеркивают сходство альгофлоры Карадага с другими районами Крымского побережья, а наименьшие – отличие видового состава макрофитов Прикерченского региона от других акваторий. Средние значения К относительно высоки для Севастопольского региона и ЮБК. В целом, степень общности региональных

флор невелика, что объясняется существующими отличиями в экологических условиях, антропогенной нагрузке и, безусловно, степенью изученности.

По значениям флористического коэффициента Чени (табл. 4.6) была проведена фитоиндикация среды обитания водорослей-макрофитов и выполнено районирование крымского побережья по степени трофности акваторий. В порядке возрастания эвтрофирования прибрежные районы Крыма располагаются следующим образом: ЮБК → Западный Крым → Карадаг → Севастопольский регион

→ Прикерченский регион. Наиболее негативные условия для произрастания макрофитов выявлены в Севастопольском и Прикерченском регионах, которые характеризуются высокой антропогенной нагрузкой. Однако следует заметить, что низкое разнообразие Fucophyceae в Прикерченском регионе, влияющее на значения коэффициента Чени, является следствием не только эвтрофирования, но и влияния опресненных вод Азовского моря, колебания солености, доминирования илисто-песчаных донных осадков, что в совокупности препятствует развитию многих макроводорослей, в том числе бурых.

Уникальность и особенность любой флоры базируется на соотношении редких, сопутствующих и ведущих видов. Для альгофлоры крымского побережья соотношение этих групп водорослей было рассчитано по шкале встречаемости, предложенной А. А. Калугиной-Гутник [8].

Уникальность крымской альгофлоры состоит в том, что в ней преобладают редкие виды (табл. 4.9), на долю которых приходится более половины общего количества известных для всего побережья видов (55.4 %). Вклад ведущих и сопутствующих видов значительно ниже (24.9 и 17.6 % соответственно).

Таблица 4.9. Соотношение групп встречаемости водорослей-макрофитов в альгофлоре Крымского побережья
Table 4.9. Number of macroalgae species in the different groups of occurrence in the Crimean macroalgal flora

Таксон/Группа	Ведущие	Сопутствующие	Редкие	Эндемики	Всего
Chlorophyceae	9/16.1	9/16.1	35/62.5	3/5.3	56
Fucophyceae	14/22.6	13/21.0	35/56.4	-	62
Rhodophyceae	35/30.7	19/16.7	59/50.9	2/1.7	115
Всего:	58/24.9	41/17.6	129/55.4	5/2.1	233

Несмотря на преобладание в альгофлоре редких видов, ее эндемизм слабо выражен. Вдоль крымских берегов произрастают 5 видов (*Epicladia pontica*, *Ulvella nadsonii*, *Enteromorpha maeotica*, *Gelidiella antipai*,

Eurogodon apiculatus), которые крайне редко встречаются и в других районах Черного моря (приложение А, табл. А1). Распределение водорослей по группам встречаемости в разных отделах существенно отличается (табл. 4.10).

Таблица 4.10. Количество видов водорослей в группах встречаемости по районам Крымского побережья
Table 4.10. Number of macroalgae species in the different groups of occurrence in the Crimean regions

Район	Chlorophyceae*					Fucophyceae*				Rhodophyceae*				
	Р	В	С	Э	Всего	Р	В	С	Всего	Р	В	С	Э	Всего
Западный Крым	16	9	9	1	35	13	13	13	39	18	33	18	2	70
Севастопольский регион	27	9	9	-	45	18	14	12	44	36	35	19	2	91
Южный берег Крыма	24	9	9	3	45	27	14	13	54	46	35	19	1	100
Карадаг	23	9	9	-	41	18	13	12	43	31	34	19	1	85
Прикерченский регион	16	9	9	-	34	11	12	8	31	22	31	16	1	70

* - Р – редкие виды, В – ведущие виды, С – сопутствующие виды, Э - эндемики

Так, наиболее высока доля редких видов среди зеленых водорослей (62.5 %), сопутствующих – среди бурых (21 %), а ведущих – среди красных водорослей (30.7 %).

Анализ соотношения водорослей по группам встречаемости в разных регионах показал, что доля редких видов среди всех отделов водорослей наиболее высока у южного берега Крыма. В регионе Севастополя, у западного Крыма и Карадага суммарная доля ведущих и сопутствующих видов бурых и красных водорослей превышает долю редких видов вдвое, тогда как у зеленых водорослей – лишь незначительно (табл. 4.10). Самый низкий удельный вес редких видов бурых и красных водорослей характерен для Прикерченского региона.

Таким образом, выполненный впервые анализ соотношения водорослей-макрофитов по группам встречаемости в альгофлоре разных районов Крыма показал существенное преобладание редких видов. Наиболее высока доля редких видов во флоре макрофитов южного берега Крыма (табл. 4.10). Это позволяет отнести многие участки Южнобережья к пер-

спективным для включения в сеть объектов природно-заповедного фонда Крыма и Украины.

Как известно, по соотношению между количеством красных и бурых водорослей (индекс Фельдмана) устанавливается принадлежность флоры к определенной географической зоне. Для этой же цели служит соотношение зеленых и бурых водорослей по Сегаве [12]. Как видно из данных табл. 4.11, изменение соотношения Фельдмана во флоре Западного Крыма и региона Севастополя за последние четверть века свидетельствует о незначительном увеличении доли тепловодных видов, тогда как по соотношению Сегавы эта тенденция характерна только для Прикерченского региона.

В целом, альгофлора Крымского побережья характеризуется средними значениями индексов Фельдмана и Сегавы, однако для двух последних десятилетий характерна тенденция к их увеличению. Это, в свою очередь, отражает возрастание роли тепловодного комплекса видов в альгофлоре Крымского побережья (табл. 4.11).

Таблица 4.11. Соотношение количества видов водорослей разных отделов по Фельдману (*Rhodophyceae/Fucophyceae*) и Сегаве (*Chlorophyceae/Fucophyceae*) в различных регионах Крымского побережья
Table 4.11. Correlation of number of macroalgal species in different Crimean regions (Feldmann: Rh/Fu and Segawa: Ch/Fu)

Регион	Индекс Фельдмана (Rh/Fu)	Индекс Сегавы (Ch/Fu)
Западный Крым	1.7/1.8*	1.0/0.9
Севастопольский регион	2.0/2.1	1.1/1.0
Южный берег Крыма	1.9/1.9	0.9/0.8
Карадаг	2.0/2.0	0.95/0.95
Прикерченский регион	2.1/2.0	0.7/1.1
Вся флора	1.92/1.95	0.93/0.95

- перед чертой данные из [8], за чертой – данные с 1980 по 2001 гг.

По классификации А. А. Калугиной-Гутник [8], донная растительность Черного моря представлена 40 ассоциациями; фитоценозы большинства из них описаны у берегов Крыма. Черноморские ассоциации макрофитов входят в состав двух типов растительности – морские водоросли и морские травы. Среди морских водорослей выделены формации сообществ твердых (18 групп) и мягких (2 группы) грунтов. К первым относят сообщества бурых, зеленых и красных водорослей, ко вторым – харовых водорослей. В типе растительности морских трав, которые, как и харовые водоросли, приурочены к мягким грунтам, описаны только сообщества собственно морских трав и сопутствующих им видов высших цветковых растений (6 групп). По срокам вегетации среди черноморских ассоциаций преобладают многолетние (26), количество однолетних и сезонных невелико (8 и 6 соответственно). Среднее значение коэффициента общности между ассоциациями макрофитов, равное 19, свидетельствует о своеобразии и обо-

собленности видового состава растительных сообществ макрофитов Черного моря. Макрофитобентос крымского побережья характеризуется доминированием поясного типа растительности вдоль открытых берегов и сочетанием ассоциаций морских трав и водорослей в заливах и бухтах. Донная растительность поясного типа включает два основных пояса – цистозировый и филлофоровый, которые распространены преимущественно на глубине от 0.5 до 10 м (валунно-глыбовый и скальный субстрат) и от 10 до 20 м (песчаный, разреженный каменистый грунт) соответственно. Для мелководных и глубоководных сообществ и группировок, которые оконтуривают пояс цистозиреры и филлофоры, характерно мозаичное распределение. Основу растительного покрова в мелководном прибрежье большинства заливов и бухт крымского побережья образуют фитоценозы высших цветковых растений зостеры и рдеста на мягких донных осадках и зеленых и красных водорослей-макрофитов – на твердых субстратах (рис. 4.1).

4.2. Макрофитобентос отдельных районов Крымского побережья

4.2.1. Каркинитский залив.

Относится к самым крупным заливам Черного моря. В юго-восточной части его перегораживает Бакальская коса, разделяя на две обширные акватории – открытую часть и вершину. Вершина залива отличается своеобразным гидрохимическим и гидрологическим режимами и физико-географическими особенностями. Для нее характерны небольшие глубины, песчаные и илисто-песчаные донные осадки с мелким ракушечником у берега и илистые на глубине 4 - 5 м. Береговая линия сильно изрезана, с многочисленными небольшими бухточками, заливами и косами. Каркинитский залив лишен берегового стока, благодаря чему здесь нет сильных колебаний солености воды и существенного расслоения вод. В вершине залива в

летнее время температура воды прогревается до 24 – 31°C, зимой она опускается до точки замерзания. Соленость воды в течение года колеблется от 16 до 18 ‰. Перечисленные факторы способствуют обильному развитию донной растительности, среди которой доминируют сообщества морских трав и сопутствующих им видов.

В вершине залива произрастает 27 видов водорослей и 5 видов высших цветковых растений, среди которых три вида (*Zostera marina*, *Z. noltii* и *Ruppia maritima*) относятся к собственно морским травам. Среди макрофитов встречаются 1 вид бурых, 10 зеленых и 16 красных водорослей. Средние величины проективного покрытия (ПП) в донных фитоценозах достигают 70 %. Наиболее густые заросли

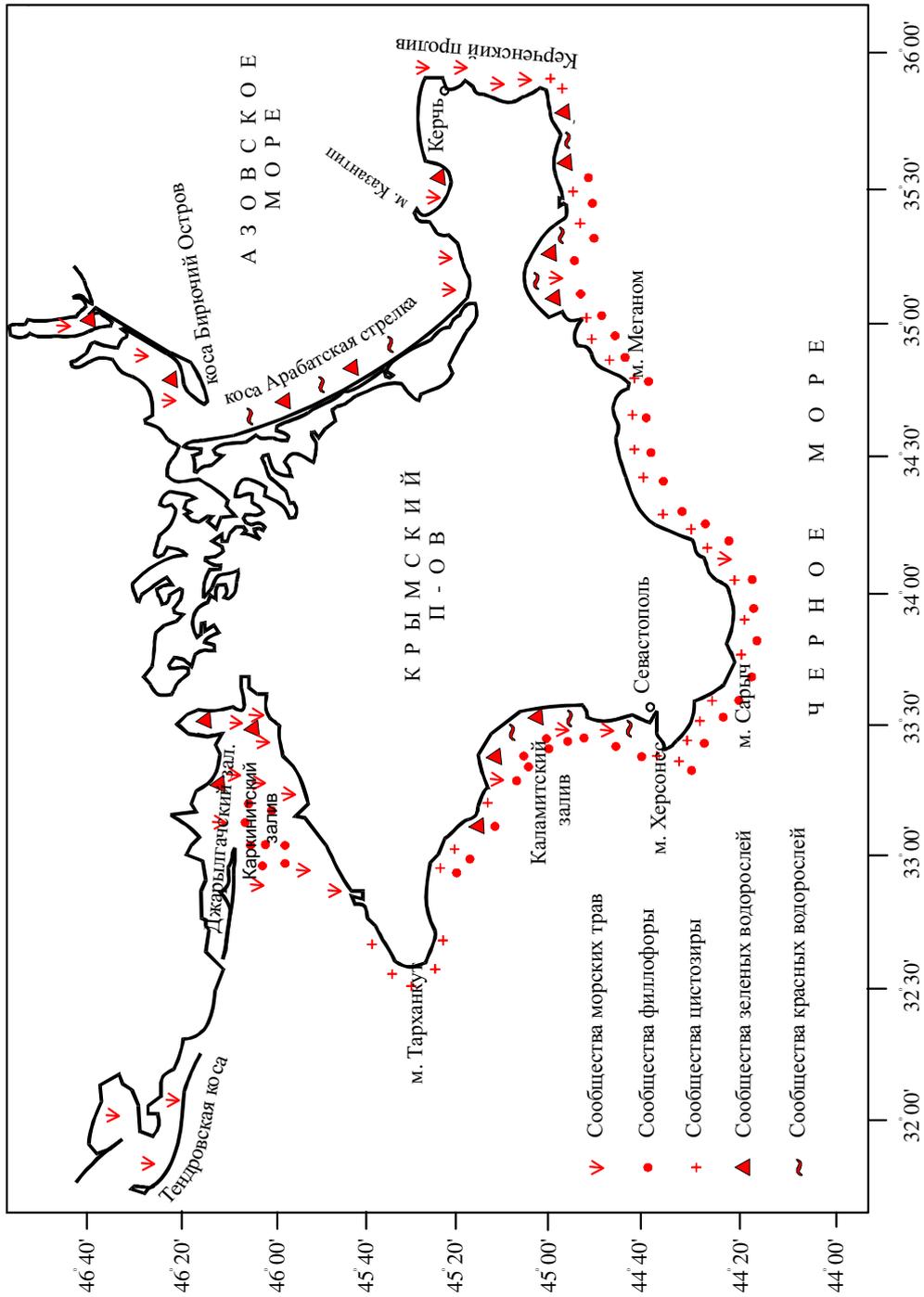


Рис. 4.1. Распределение донной растительности вдоль Крымских берегов Черного и Азовского морей
 Fig. 4.1. Seaweed distribution along Crimean coasts of the Black Sea and the Sea of Azov

сосредоточены вдоль северного побережья залива от порта Хорлы до г. Армянска (ПП = 90 – 100 %). Такая же высокая плотность зарослей характерна для акватории, расположенной от м. Картказак до Лебяжьих о-вов. В центральной части залива и в более отдаленной глубоководной зоне проективное покрытие снижается соответственно до 30 и 5 %.

В растительном покрове доминируют морские травы. В летнее время обильно вегетируют *Zostera marina*, *Z. noltii*, *Potamogeton pectinatus* и *Ruppia maritima*. Донная растительность представлена шестью основными фитоценозами; среди них наибольшее развитие отмечено у *Zostera noltii* и *Zostera marina* + *Z. noltii* (глубина 1 - 3 м). В вершине залива они занимают до 80 % от общей площади, занятой сообществами макрофитобентоса. В центральной части на глубине до 1 м распространен фитоценоз *Zostera noltii* + *Lamprothamnus alopecuroides*, а на глубине от 5 до 6 м – фитоценоз *Zostera marina* – *Phyllophora nervosa*. Между этими сообществами локально отмечены фитоценозы *Potamogeton pectinatus* + *Zannichellia major* и *Potamogeton pectinatus* – *Zostera noltii*.

По количественному развитию почти повсеместно преобладает *Z. noltii*, биомасса вида колеблется от 9 до 1694 г·м⁻². Средняя биомасса *Z. noltii* достигает 564 г·м⁻², у *Z. marina* и *P. pectinatus* она значительно ниже - 127 и 102 г·м⁻² соответственно. Участие *R. maritima* в растительном покрове залива невелико.

Максимальная общая биомасса морских трав в вершине залива составляет 4546 г·м⁻², а в среднем по заливу - 826 г·м⁻². Их численность также значительна и на отдельных участках достигает 9176 экз·м⁻². При общей средней численности видов морских трав 2400 экз·м⁻², наибольшая средняя численность характерна для *Z. noltii* (1876 экз·м⁻²). Запасы видов зостеры в вершине и центральной части залива достигают 532774 т сырой

массы, которые сосредоточены на площади около 59800 га.

Незначительная роль водорослей в донной растительности залива обусловлена мягкими донными осадками, доминирующими по всей акватории. Наиболее крупные скопления образуют *Lophosiphonia obscura* у порта Хорлы и *Phyllophora nervosa* в центральной части залива. Большинство видов водорослей поселяется на створках моллюсков и листьях морских трав, их массовая вегетация наблюдается с ранней весны до середины осени. Среди водорослей доминируют виды с нитчатыми и мелкоразветвленными слоевищами, размеры которых не превышают 2 - 10 см. Исключением является красная водоросль *Dasya baillouviana*, высота которой достигает 60 - 80 см. Средняя биомасса водорослей в мелководной части залива составляет 378 г·м⁻². В осенний период макроводоросли вместе с опавшими листьями морских трав выносятся на берег.

По сапробионтному составу доминируют олигосапробные и мезосапробные виды (63 и 37 % соответственно), группа полисапробионтов отсутствует. В количественном отношении среди водорослей доминируют такие олигосапробные виды, как *Laurencia*, *Chondria* и *Polysiphonia*. Зеленые водоросли, являющиеся преимущественно индикаторами эвтрофных вод, малочисленны и не образуют значительной биомассы.

4.2.2. Каламитский залив. Донная растительность в прибрежной зоне представлена в основном скоплениями неприкрепленных водорослей, изредка встречаются отдельные куртины морских трав (*Zostera marina* и *Z. noltii*). Видовой состав альгофлоры обеднен: здесь обнаружен 21 вид макрофитов, из числа которых 4 вида относятся к зеленым водорослям, 5 – к бурым и 10 – к красным водорослям [4].

Фитоценозы нитчатых водорослей рода *Cladophora*, а также *Feldmannia caespitula*,

имеющие моно- и олигодоминантную структуру, преобладают в прибрежном макрофитобентосе. Биомасса доминирующих видов колеблется от 508 до 1529 г·м⁻² на глубине 2 - 3 м

и от 72 до 101 г·м⁻² на глубине 10 - 12 м. Наиболее высокое проективное покрытие (ПП) макрофитов наблюдается на глубине 2 - 3 м у пляжа г. Саки (табл. 4.12).

Таблица 4.12. Характеристика макрофитобентоса в прибрежной части Каламитского залива
Table 4.12. Characteristics of bottom vegetation along coastal zone of the Kalamitsky Bay

Разрез	Глубина, м	Среднее проективное покрытие, %	Средняя биомасса по разрезу, г·м ⁻²	Фитоценоз
1	2 - 10	46	592.0 ± 253.0	<i>Cladophora - Feldmannia caespitula</i>
2	2 - 12	36	351.5 ± 97.2	<i>Cladophora - Feldmannia caespitula</i>
3	2	75	584.7 ± 181.2	<i>Cladophora - Feldmannia caespitula</i>

В этом районе средняя биомасса фитоценоза кладофоры достигает 881 г·м⁻². Количественные показатели развития видов *Cladophora* снижаются при удалении от зоны пляжа на 100 м вдоль береговой полосы почти в 7 раз (до 130 г·м⁻²). В районе глубоководного коллектора (1-й разрез), выносящего хозяйственно-бытовые стоки города, отмечены небольшие группировки *Cystoseira barbata*, которые не были зарегистрированы здесь более 30 лет [11]. Однако слоевища цистозирры небольшие, полностью покрыты эпифитами, что свидетельствует о ее угнетенном состоянии.

В альгофлоре залива преобладают мезо- и олигосапробные виды (48 и 33 % соответственно), доля полисапробных видов (19 %) значительно ниже (табл. 4.13).

Однако, в целом удельный вес полисапробной группы водорослей выше, чем в других районах Крымского побережья, в том числе с высокой антропогенной нагрузкой, в частности, в Севастопольской бухте [8]. Некоторые олигосапробные виды родов *Chondria* и *Laurencia*, описанные в прибрежной зоне залива в 1964 г. [11], в настоящее время не обнаружены.

Данные сапробного анализа, а также значения флористического индекса Чени (среднее значение – 2.6) указывают на то, что

прибрежная, мелководная часть залива относится к мезотрофным акваториям. Расчеты А. А. Калугиной-Гутник, выполненные в 1989 г. (неопубл. данные), показали, что в летнее время на пляжах Каламитского залива вблизи г. Саки на 1 км береговой линии скапливалось до 75 т сырой массы, в основном, зеленых водорослей, при ширине зарослей около 100 м.

За последние четверть века в прибрежном макрофитобентосе залива произошли существенные изменения. Почти четверть века назад здесь было обнаружено только 7 видов водорослей (зеленых - 1, бурых - 1, красных - 5) и 1 вид морских трав, при этом доля олигосапробных видов была максимальной и достигала 80 % [11]. По значению индекса Чени (1.9) исследуемый район был отнесен к олиготрофным. В прибрежной акватории количественная оценка фитобентоса не проводилась из-за почти полного отсутствия водорослей. В последующем возрастание эвтрофирования и рекреационной нагрузки, как и в других районах крымского побережья [3], способствовало развитию в прибрежной зоне, наиболее подверженной антропогенному воздействию, водорослей с коротким жизненным циклом, относящихся к мезо- и полисапробной группе (табл. 4.13).

Макрофитобентос

Таблица 4.13. Изменение видового состава макрофитов в прибрежной части Каламитского залива за период с 1964 по 1988 гг.

Table 4.13. Changes of the species composition of algoflora in the Kalamitsky Bay (1964 - 1988)

Вид	оз. Сакское		оз. Кызыл-Яр	
	1964	1988	1964	1988
<i>Cladopora albida</i>	+	+		
<i>Cl. laetevirens</i>		+		
<i>Enteromorpha clathrata</i>		+		
<i>E. intestinalis</i>		+		
<i>Cladostephus spongiosus</i>				+
<i>Cystoseira barbata</i>				+
<i>Ectocarpus arabicus</i>				+
<i>Feldmannia caespitula</i>	+	+	+	+
<i>Sphacellaria cirrhosa</i>				+
<i>Antithamnion cruciatum</i>				+
<i>Asterocytis ramosa</i>		+		+
<i>Ceramium rubrum auctorum</i>				+
<i>Chondria capillaris</i>	+		+	
<i>Erythrotrichia bertoldii</i>				+
<i>E. carnea</i>		+		+
<i>Kylinia virgatula</i>		+		+
<i>Laurencia obtusa</i>		+	+	
<i>Lophosiphonia obscura</i>			+	+
<i>Phyllophora nervosa</i>	+			
<i>Polysiphonia denudata</i>		+		+
<i>P. opaca</i>		+	+	+
<i>Spermothamnion strictum</i>				+
<i>Zostera marina</i>		+		+
<i>Z. noltii</i>	+	+	+	+
Всего:	5	12	7	20

Можно предположить, что оздоровление прибрежных экосистем заливов западного Крыма будет проходить на фоне существующего спада промышленного и сельскохозяйственного производства. В свою очередь, это приведет к стабилизации антропогенной сукцессии макрофитобентоса и его частичному восстановлению. Это предположение подтверждается развитием в заливе сообществ и группировок многолетних макрофитов - *Zostera marina* и *Cystoseira barbata*, ранее здесь не описанных. Сходные изменения регистрируются также в прибрежной зоне близлежащего Каркинитского залива, в том числе вблизи зоны промышленной добычи песка. Здесь происходит восстановление полей *Zostera marina*

и *Z. noltii* (неопубл. данные ЮгНИРО). Кроме этого, элементы восстановительной сукцессии наблюдаются и в прибрежной зоне южного берега Крыма, где отмечена стабилизация состава и структуры цистозировых фитоценозов, являющихся ключевыми звеньями прибрежных экосистем Крыма [18, 32].

4.2.3. Лиман Донузлав. Наиболее обширные сведения о макрофитобентосе лимана известны для его западной части [23]. Здесь обнаружено 17 видов водорослей и 4 вида высших цветковых растений, из которых три вида относятся к морским травам. В растительном покрове лимана доминируют фитоценозы морских трав, что обусловлено составом и структурой донных осадков.

Наибольшего развития в мелководных заливах западной части лимана достигают фитоценозы *Potamogeton pectinatus* и *Zostera marina*. Фитоценоз рдеста занимает глубины от 2 до 4 м и приурочен к илисто-песчаным донным осадкам. Его видовой состав представлен 16 видами водорослей и 4 видами цветковых растений. Среди водорослей доминируют красные (11 видов), зеленых и бурых водорослей значительно меньше (3 и 2 вида соответственно). К типичным представителям сообщества относятся неприкрепленные бурые и красные водоросли (*Cystoseira barbata* f. *aurantia*, *Laurencia obtusa* и *Polysiphonia subulifera*), а также харовые (виды *Chara*). Фитоценозы рдеста многолетние, монодоминантные, двухъярусные. Проективное покрытие колеблется от 50 до 80 %, высота травостоя - от 20 до 95 см. Первый ярус образован *P. pectinatus*, второй – *Z. marina*, *Z. noltii* и *Ruppia cirrhosa*, изредка в его состав входят *Chara aculeolata* и *C. foetida*. Наибольшее видовое разнообразие в фитоценозах рдеста наблюдается на участках,

наиболее удаленных от отрефулированного района (центральная часть и у м. Каракуль, глубина 2 - 3 м). По-видимому, увеличение количества видов макрофитов напрямую связано с улучшением экологических условий при удалении от района добычи песка (повышение прозрачности, стабилизация донных осадков).

Максимальная биомасса фитоценоза *P. pectinatus* зарегистрирована у м. Каракуль на глубине 2 м - 2308 г·м⁻² (табл. 4.14). Здесь на долю неприкрепленной *L. obtusa* - перспективного черноморского агарофита - приходится 59 %, а на долю морских трав – 28 % от общей биомассы фитоценоза. Значительное развитие фитоценозов рдеста наблюдается также в центральной мелководной части заливов западного берега на глубине 3 м, где биомасса и численность *P. pectinatus* достигают 1424.8 г·м⁻² и 1280 экз·м⁻² соответственно. Наименьшие количественные показатели фитоценоза отмечены на глубине 5 м вблизи отрефулированного участка.

Таблица 4.14. Биомасса (г·м⁻², числитель) и численность (экз·м⁻², знаменатель) макрофитов в фитоценозах морских трав лимана Донузлав

Table 4.14. Biomass (g·m⁻²) and density (shoots·m⁻²) of species in the seagrass communities of the Donuzlav lagoon

Вид	Фитоценоз <i>Potamogeton pectinatus</i>				Фитоценоз <i>Zostera marina</i>			
	min	max	среднее	C _v , %	min	max	среднее	C _v , %
<i>Potamogeton pectinatus</i>	<u>144.3</u> 256	<u>1424.8</u> 1448	<u>701.2</u> 853	<u>66.3</u> 61.9	<u>15.8</u> 104	<u>15.8</u> 104	<u>15.8</u> 104	<u>0</u> 0
<i>Zostera marina</i>	<u>432.8</u> 64	<u>681.3</u> 232	<u>557.1</u> 148	<u>31.5</u> 80.3	<u>220.5</u> 112	<u>2089.7</u> 448	<u>836.2</u> 218	<u>101.8</u> 71.0
<i>Z. noltii</i>	<u>23.5</u> 40	<u>75.6</u> 224	<u>50.0</u> 110	<u>57.4</u> 74.3	<u>1.4</u> 16	<u>14.1</u> 72	<u>7.7</u> 44	<u>115.9</u> 90.0
<i>Ruppia cirrhosa</i>	<u>1.8</u> 8	<u>421.3</u> 1280	<u>95.1</u> 344	<u>169.3</u> 135.8	<u>1.8</u> 8	<u>4.5</u> 32	<u>3.2</u> 20	<u>60.6</u> 84.9
Опад	91.0	732.9	243.2	91.4	17.1	91.3	54.4	59.4
<i>Laurencia obtusa</i>	4.8	1371.2	688.0	140.4	-	-	-	-
<i>Cystoseira barbata</i> f. <i>aurantia</i>	9.9	244.0	69.1	118.6	4.8	137.9	64.3	105.2
<i>Polysiphonia</i>	4.7	52.3	28.5	94.5	-	-	-	-
<i>Gracilaria verrucosa</i>	-	-	-	-	159.4	159.4	159.4	-
Виды <i>Chara</i>	3.4	230.2	92.33	131.1	-	-	-	-
Общая биомасса	737.4	2307.7	1418.9	40.4	323.1	2232.7	988.1	88.5

На долю рдеста приходится от 10 до 77 % от общей биомассы фитоценоза. Биомасса и численность других морских трав существенно ниже. Количественное развитие *Ruppia cirrhosa* выше в прибрежной части, а *Z. marina* - на глубине 5 м вблизи отрефулированного участка у м. Озерный. Здесь доля зостеры составляет около 50 % от общей биомассы сообщества. В ценопопуляциях *Z. marina* отмечен высокий удельный вес дочерних, а *Z. noltii* - генеративных побегов (соответственно 55 и 40 % от общей численности побегов). Эти показатели интенсивности полового и вегетативного размножения зостеры значительно выше, чем в других районах моря. Хотя биомасса *R. cirrhosa* и *Z. noltii* невелика, их максимальная численность сопоставима с таковой *P. pectinatus* и *Z. marina* (табл. 4.14). Участие водорослей в сложении фитоценоза незначительно. Помимо *Laurencia obtusa*, на небольших глубинах развиваются *Cystoseira barbata* f. *aurantia* и *Chara aculeolata*, на долю которых приходится соответственно 11 – 20 % от общей биомассы сообщества.

В прибрежной части биомасса фитоценоза выше, чем в приглубой, при этом количественные показатели сообщества *P. pectinatus* возрастают при удалении от района добычи песка. Максимальная биомасса рдеста увеличилась за последние 10 лет почти на 20 %, а средняя биомасса фитоценоза соответствует таковой, зарегистрированной в других районах Черного моря. Таким образом, формирование в лимане типичных сообществ рдеста, характерных для большинства мелководных заливов и бухт Черного моря, происходит на участках, наиболее удаленных от мест добычи песка.

Фитоценозы *Z. marina* расположены на глубине от 3 до 5 м, приурочены к илесто-песчаным донным осадкам. Видовой состав сообщества очень беден и представлен 4 видами водорослей и таким же количеством видов цветковых растений. В составе сообщества

изредка встречаются *P. pectinatus*, *Ruppia cirrhosa* и *Zostera noltii*, среди водорослей преобладают неприкрепленные формы (*C. barbata* f. *aurantia* и *Gracilaria verrucosa*). Сообщества зостеры многолетние, монодоминантные, одноярусные. Проективное покрытие невысоко и колеблется от 10 до 50 %, высота травостоя - 50 - 100 см.

Наибольшего развития фитоценозы *Z. marina* достигают на отрефулированных участках вблизи м. Отлогий на глубине 4 - 5 м, где донные осадки представлены мелкозернистыми песками с высокой степенью заиления. Доминирование зостеры поддерживается ее интенсивным половым и вегетативным размножением, а преобладание, по сравнению с рдестом, на участках с нестабильной структурой донных осадков объясняется, по видимому, более развитой и мощной подземной частью. У *Z. marina* она представляет собой сеть густо разветвленных корневищ, которые способствуют стабилизации донных осадков и препятствуют их размыванию. На глубине свыше 5 м, где в донных осадках преобладают черные илы, макрофиты отсутствуют.

Наибольшая биомасса фитоценоза *Z. marina* отмечена на глубине 4 м – 2232.7 г·м⁻², при этом биомасса зостеры достигает 2089.7 г·м⁻², а численность - 448 экз·м⁻². В сообществе зарегистрирована высокая численность дочерних побегов, на долю которых приходится от 15 до 50 % общей численности растений. Генеративные побеги малочисленны, их отношение к вегетативным составляет 1:6. Количественные показатели других видов морских трав (*Z. noltii* и *R. cirrhosa*), а также рдеста невелики, их побеги слабо развиты и низкорослы. Суммарная биомасса *Z. noltii*, *R. cirrhosa* и рдеста не превышает 5 % от общей биомассы фитоценоза. Доля водорослей в сложении фитоценоза также мала и лишь на отдельных участках, где развиваются неприкрепленные виды цистозир и грацилярии,

она достигает 14 – 17 % от общей биомассы сообщества.

Сравнительный анализ состава и структуры фитоценозов *P. pectinatus* и *Z. marina* в мелководных заливах западной части лимана показал, что для них характерны высокие количественные показатели. Эколого-биологические особенности *Z. marina* (мощная корневищная система, высокая интенсивность размножения и устойчивость к эвтрофикации) обеспечивают этому виду доминирование в районах с повышенной антропогенной нагрузкой и нестабильным составом донных осадков. Можно утверждать, что развитие сообществ морских трав является важнейшим фактором стабилизации не только донных осадков в районах, прилегающих к интенсивной добыче песка, но и всей экосистемы лимана. Как известно, во многих районах Мирового океана сообщества zostеры используют для берегозащитных и противозерозионных целей, осуществляя их пересадку и рекультивацию там, где происходит быстрое разрушение прибрежных песчаных зон.

Ранее в центральной части лимана было описано четыре биоценоза с участием макрофитов - биоценоз хары, песка с харой, zostеры, абры и рдеста [31]. Доминирующее положение среди макрофитов занимала *Chara foetida*, а фитоценозы *Z. marina* встречались редко, не образуя обширных зарослей. В настоящее время в донной растительности лимана преобладают сообщества рдеста и zostеры, имеющие высокие количественные показатели. Доминирующая роль на участках с высокой антропогенной нагрузкой перешла от харовых водорослей к морским травам, в частности к *Z. marina*, которая произрастает практически повсеместно на участках лимана, прилегающих к морскому побережью. Хотя сообщества морских трав в целом оказывают благоприятное воздействие на экосистему лимана, однако утрата харовыми водорослями, отно-

сящимися к типичным олигосапробам, доминирующего положения свидетельствует о возросшем эвтрофировании. После соединения лимана с морем здесь более 30 лет формировалась флора, характерная для большинства мелководных заливов и бухт Черного моря, в растительном покрове которых преобладают фитоценозы морских трав. Однако, по сравнению с другими районами моря, характерной флористической особенностью лимана является его чрезвычайно бедный водорослевый компонент.

По сравнению с данными о видовом составе псевдолиторального и sublиторального поясов северной части лимана [14], где зарегистрировано 34 вида макрофитов, флористическое разнообразие у западного побережья значительно ниже. Это обусловлено не только доминированием здесь илистопесчаных донных осадков, препятствующих развитию сопутствующих макроводорослей, но и, по-видимому, влиянием интенсивной добычи песка, которая приводит к нестабильности экологических условий. Тем не менее, количественные показатели морских трав и водорослей у западного берега лимана и вблизи его мористой части в несколько раз выше, чем у вершины лимана. Так, средняя биомасса *Z. marina* в мелководных заливах западного берега в 2.5 - 4 раза выше, чем в вершине.

Поскольку продолжающаяся интенсивная добыча песка является основным негативным фактором, влияющим на состояние экосистемы лимана и прилегающей морской акватории, мониторинг состояния прибрежного макрофитобентоса и сообществ основных первичных продуцентов является экологически важной региональной задачей.

4.2.4. Бухта Ласпи. Исследования макрофитобентоса бухты проводятся с 1964 г. Общее количество произрастающих здесь макрофитов составляет 94 вида, из которых 20 видов зеленых, 27 бурых, 45 красных во-

дорослей и два вида морских трав (*Zostera marina* и *Z. noltii*). За последние 30 лет общее количество видов водорослей в бухте возросло более чем на 20 %. Большинство новых видов входят в состав эпифитной синузии цистозировых фитоценозов, которая отсутствовала в их структуре ранее [10]. Наиболее выражен-

ные изменения видового состава произошли в районе оздоровительного комплекса (ОК) “Ласпи”. Здесь количество видов водорослей-макрофитов за последние 15 лет увеличилось более чем на 10 %, в основном, за счет красных водорослей (табл. 4.15).

Таблица 4.15. Изменение количества видов водорослей-макрофитов и флористического коэффициента Чени в акватории бухты Ласпи с 1983 по 1998 гг.

Table 4.15. Changes in the species number of macroalgae and the Cheney coefficient in the Laspi Bay from 1983 to 1998

Отдел	Батилиман		ОК “Ласпи”		м. Сарыч	
	1983	1998	1983	1998	1983	1998
Chlorophyceae	11	12	12	12	7	11
Fucophyceae	12	11	13	15	11	11
Rhodophyceae	26	24	22	30	22	21
Всего:	49	47	47	57	40	43
Коэффициент Чени	3.08	3.27	2.62	2.80	2.63	2.91

Наряду с этим, в других районах бухты отмечено некоторое снижение числа видов Rhodophyceae. Значения коэффициента Чени, характеризующего степень трофности акваторий, за прошедший период на всех исследованных участках бухты возросли на 8 – 10 %, что также свидетельствует о тенденции к повышению уровня органического загрязнения водных масс [24]. По данным гидрохимического анализа, а также результатов исследования видового состава водорослей-макрофитов и состояния индикаторных видов, участки б. Ласпи в 1983 г. располагались по степени увеличения загрязнения в соответствии со значениями коэффициента Чени в следующем порядке: м. Сарыч → Батилиман → ОК “Ласпи” [10]. Согласно анализу этих же показателей спустя 15 лет, акватория у Батилимана является наиболее загрязненной, тогда как у ОК “Ласпи” и м. Сарыч она относится к наименее эвтрофной (табл. 4.15).

Как известно, ключевыми звеньями прибрежных экосистем южного берега Крыма являются цистозировые и филлофоровые фи-

тоценозы, образующие одноименные пояса. Анализ многолетних изменений основных структурно-функциональных показателей цистозировых фитоценозов б. Ласпи показал, что их состав и структура существенно изменились [24]. Так, с 1983 по 1998 гг. общая биомасса фитоценозов у м. Сарыч и Батилимана возросла в 1.5 – 3 раза на глубине от 1 до 3 м и почти во столько же раз снизилась на глубине 5 м. В районе ОК “Ласпи” на всех глубинах отмечено незначительное снижение биомассы макрофитов, однако различия по годам недостоверны ($p < 0.05$) (табл. 4.16).

Отличительной особенностью многолетней сукцессии цистозировых фитоценозов является уменьшение их общей биомассы, сокращение биомассы видов-эдикаторов первого и второго ярусов (*Cystoseira crinita*, *C. barbata*, *Cladostephus spongiosus*, *Stilophora rhizodes*) и увеличение биомассы видов, доминирующих в третьем ярусе и эпифитной синузии (*Corallina mediterranea*, *Corynophlaea umbellata*, *Sphacelaria cirrhosa*, *Bryopsis plumosa*). Это повлекло за собой существенные

Макрофитобентос

структурные перестройки сообществ, которые в настоящее время более всего выражены у

Батилимана, а наименее - в районе ОК "Ласпи".

Таблица 4.16. Изменения биомассы, количества видов и индекса поверхности цистозировых фитоценозов в б. Ласпи по глубинам с 1983 по 1998 гг.

Table 4.16. Changes in the biomass, species number and surface index of *Cystoseira* phytocenoses in the Laspi Bay from 1983 to 1998

Район, год	Биомасса, г·м ⁻²			ИПФ*			Число видов		
	1 м	3 м	5 м	1 м	3 м	5 м	1 м	3 м	5 м
Батилиман									
1983	3694	3463	2730	29.7	46.9	39.4	8	8	11
1998	7018	4324	1577	73.4	81.2	32.3*	12	14	14
ОК "Ласпи"									
1983	5271	3176	2558	76.3	58.3	29.6	7	10	11
1998	5097**	2812**	2548**	49.9	37.8	25.8**	6**	16	14
м. Сарыч									
1964	2711	3462	2882	15.4	26.1	22.5	5	4	5
1983	1960	1798	4223	18.5	12.7	51.3	6	9	8
1998	5289	3693	1553	67.3	40.0	27.3	10	14	14

* ИПФ – индекс поверхности фитоценозов; ** - при сравнении с предшествующим периодом различия недостоверны

Значительное увеличение средних значений одного из важнейших морфофункциональных показателей – индекса поверхности фитоценоза (ИПФ) в районе Батилимана и м. Сарыч (в 2 – 3.5 раза) на глубинах 1 и 3 м отражает, по-видимому, общую направленность структурных изменений фитоценозов в условиях возросшего эвтрофирования (табл. 4.16). В отличие от этого, снижение средних значений ИПФ на всех глубинах у ОК "Ласпи" и на глубине 5 м на других участках бухты свидетельствует о восстановительной сукцессии цистозировых фитоценозов. При этом в составе цистозировых фитоценозов увеличивается доля видов 1-го и 2-го ярусов с относительно низкими значениями удельной функциональной поверхности (S/W).

За сравниваемый период биомасса цистозировых фитоценозов существенно возросла в диапазоне глубин от 1 до 3 м у м. Сарыч и Батилимана и почти не изменилась у ОК "Ласпи" (табл. 4.16).

Сравнительный анализ многолетних изменений морфофункциональных показателей основных структурных элементов цистозировых фитоценозов выявил их сходную направленность для всех районов б. Ласпи. Так, к 1998 г. существенно возросла доля видов 3-го яруса и эпифитных синузид в общем ИПФ, среди которых доминируют виды с мелкими тонкоразветвленными слоевищами и высокой удельной поверхностью. При этом суммарная функциональная роль видов цистозир, слагающих 1-й ярус, а также видов 2-го яруса с низкими значениями S/W заметно понизилась (табл. 4.17).

В целом, усиление эвтрофирования, вызванное, прежде всего, возросшей рекреационной нагрузкой на экосистему бухты, привело к увеличению общего количества видов и существенным изменениям в ярусной структуре фитоценозов.

Макрофитобентос

Таблица 4.17. Изменение вклада индекса поверхности (ИП) ярусов и эпифитных синузий (в % от ИПФ) в цистозировых фитоценозах бухты Ласпи по глубинам

Table 4.17. Changes of the share of the surface index of the strata and epiphyte sinusia of *Cystoseira* phytocenoses in the Laspi Bay by depth (% of the total surface index of the phytocenoses)

Глубина, м	Ярус, эпифитная си- нузия	Батилиман		ОК "Ласпи"		м. Сарыч		
		1983	1998	1983	1998	1964	1983	1998
1	1 + 2	85.6	77.9	45.9	44.8	95.4	70.9	32.6
	3 + Эс	14.4	22.1	34.1	55.2	4.6	29.1	67.4
3	1 + 2	70.2	66.5	89.9	22.0	92.5	78.1	44.1
	3 + Эс	29.8	33.5	10.1	78.0	7.5	21.9	55.9
5	1 + 2	69.9	15.6	68.0	55.8	72.5	62.7	28.5
	3 + Эс	30.1	84.4	32.0	44.2	27.5	37.3	71.5

Наиболее выраженное снижение вклада видов 1-го и 2-го ярусов и увеличение видов 3-го яруса и эпифитной синузии в ИПФ отмечены в районе Батилимана и м. Сарыч на глубине 5 м, а также в районе ОК "Ласпи" на глубине 3 м. Более значительные структурные изменения произошли в цистозировых фитоценозах у м. Сарыч (табл. 4.17). Здесь отмечено двух-трехкратное снижение вклада ИП цистозир и видов 2-го яруса в ИПФ на всех глубинах за период с 1964 по 1998 гг. Наряду с этим доля видов 3-го яруса и эпифитной синузии возросла почти на порядок на глубинах 1 и 3 м. В районе Батилимана существенное снижение вклада эдификаторных видов 1-го и 2-го ярусов отмечено на глубине 5 м, а у ОК "Ласпи" - на глубине 3 м. На этих же глубинах участие видов 3-го яруса и эпифитной синузии в формировании индекса поверхности фитоценоза возросло в 3 - 8 раз.

Таким образом, структурные перестройки и изменения морфофункциональных показателей цистозировых фитоценозов в бухте Ласпи сопровождаются снижением вклада доминирующих видов 1-го и 2-го ярусов и возрастанием доли видов 3-го яруса и эпифитных синузий в общем ИПФ. Такие изменения в ярусной структуре цистозировых фитоцено-

зов обычно проявляются при повышении уровня эвтрофирования акваторий. В результате сукцессии основные морфофункциональные показатели фитоценозов меняются, что, в конечном итоге, может привести к дальнейшему усилению процессов вторичной эвтрофикации экосистемы б. Ласпи.

Элементы восстановительной сукцессии, наблюдаемые в цистозировых фитоценозах, сопровождаются слабым развитием или почти полным отсутствием эпифитной синузии. Этому способствуют как экологические условия прибрежной зоны (активные гидродинамические процессы, быстрый вынос поступающих биогенов, высокая освещенность), так и особенности ценопопуляционной структуры фитоценозов цистозир, в которых доминируют ювенильные растения. Так, по нашим неопубликованным данным, средний возраст талломов *C. crinita* на глубине 1 м у м. Сарыч не превышает 2.5 ± 0.3 лет. На нижней границе цистозирового пояса (глубина 5 м) наблюдается снижение общей биомассы фитоценозов и роли эдификаторных видов, наряду со значительным повышением доли видов 3-го яруса и эпифитной синузии. Под пологом цистозир стали доминировать кораллиновые водоросли (*Corallina mediterranea* и *Jania rubens*) и

Gelidium latifolium. Показательно, что замещение кораллиновыми фитоценозами многоярусных сообществ бурой водоросли *Laminaria japonica* Aresch. наблюдается также у берегов Японии и юго-западного Сахалина в условиях возросшего эвтрофирования [2]. Можно предположить, что в многокомпонентных фитоценозах южного берега Крыма с существенным повышением трофности вод будет происходить декумбация верхних ярусов, представленных видами с низкими значениями S/W. Это, в свою очередь, повлечет за собой формирование новых фитоценозов из видов с высокой удельной поверхностью, принадлежащих к нижним ярусам, и, как следствие, к коренной перестройке сообществ прибрежного макрофитобентоса.

4.2.5. Регион Севастополя. Наиболее подробные исследования макрофитобентоса выполнены в Севастопольской бухте, которая относится к числу наиболее крупных бухт Черного моря. Благодаря большой изрезанности береговой линии, наличию участков с разными гидродинамическими и гидрохимическими условиями, она отличается высоким видовым разнообразием макрофитов и хорошо развитым растительным покровом. Вдоль открытого берега внешнего рейда бухты произрастают почти все известные для Черного моря ассоциации регионального, а в многочисленных бухтах - локального типов. Ключевыми звеньями прибрежных экосистем региона Севастополя являются сообщества цистозир, филофоры и видов морских трав.

Систематическое изучение флоры и донной растительности региона Севастополя проводится с 1964 г., однако наиболее полные сведения о макрофитобентосе относятся к 1977 г. [9]. В 1997 г. по той же сетке станций, что и 20 лет назад, была выполнена съемка донной растительности открытых участков Севастопольской бухты на 10 стационарных разрезах, расположенных на расстоянии 1 - 2

мили друг от друга (рис. 4.2). Это позволило охарактеризовать современное состояние макрофитобентоса региона Севастополя и направленность его многолетних изменений.

По литературным, архивным и собственным данным, альгофлора региона Севастополя насчитывает 180 видов. Из них в Севастопольской бухте и прилегающих участках внешнего рейда обнаружено 104 вида водорослей и 3 вида морских трав. Среди макроводорослей доминирующее положение занимают красные водоросли (57 видов), количество видов зеленых и бурых значительно ниже (29 и 18 соответственно). Наибольшее видовое разнообразие макрофитов наблюдается на открытых участках внешнего рейда Севастопольской бухты. Максимальное количество видов зарегистрировано у м. Песчаный (табл. 4.18).

Среди водорослей открытых участков доминируют багрянки, на долю которых приходится более 50 % от общего количества видов. Роль красных водорослей в сложении фитоценозов наиболее высока у м. Херсонес и м. Восточного (вход в б. Омега), где на их долю приходится соответственно 63.2 и 57.9 % от общего количества обнаруженных здесь видов. Наибольшее количество бурых водорослей произрастает у м. Коса Средняя (средняя часть б. Казачья), а зеленых - у древней стены Херсонесского заповедника и у м. Коса Северная (соответственно 19.0, 33.9 и 31.9 % от общего числа видов).

В фитоценозах Севастопольской бухты (у м. Хрустальный, м. Константиновский и мыса у памятника Славы) количество обнаруженных видов сократилось более чем вдвое, по сравнению с 1977 г. Среди обнаруженных макрофитов преобладают красные водоросли, на долю которых приходится 46 - 59 % от общего числа видов (табл. 4.18).

Количество зеленых водорослей, характеризующих степень трофности вод, в бухте почти втрое больше, чем бурых водорослей.

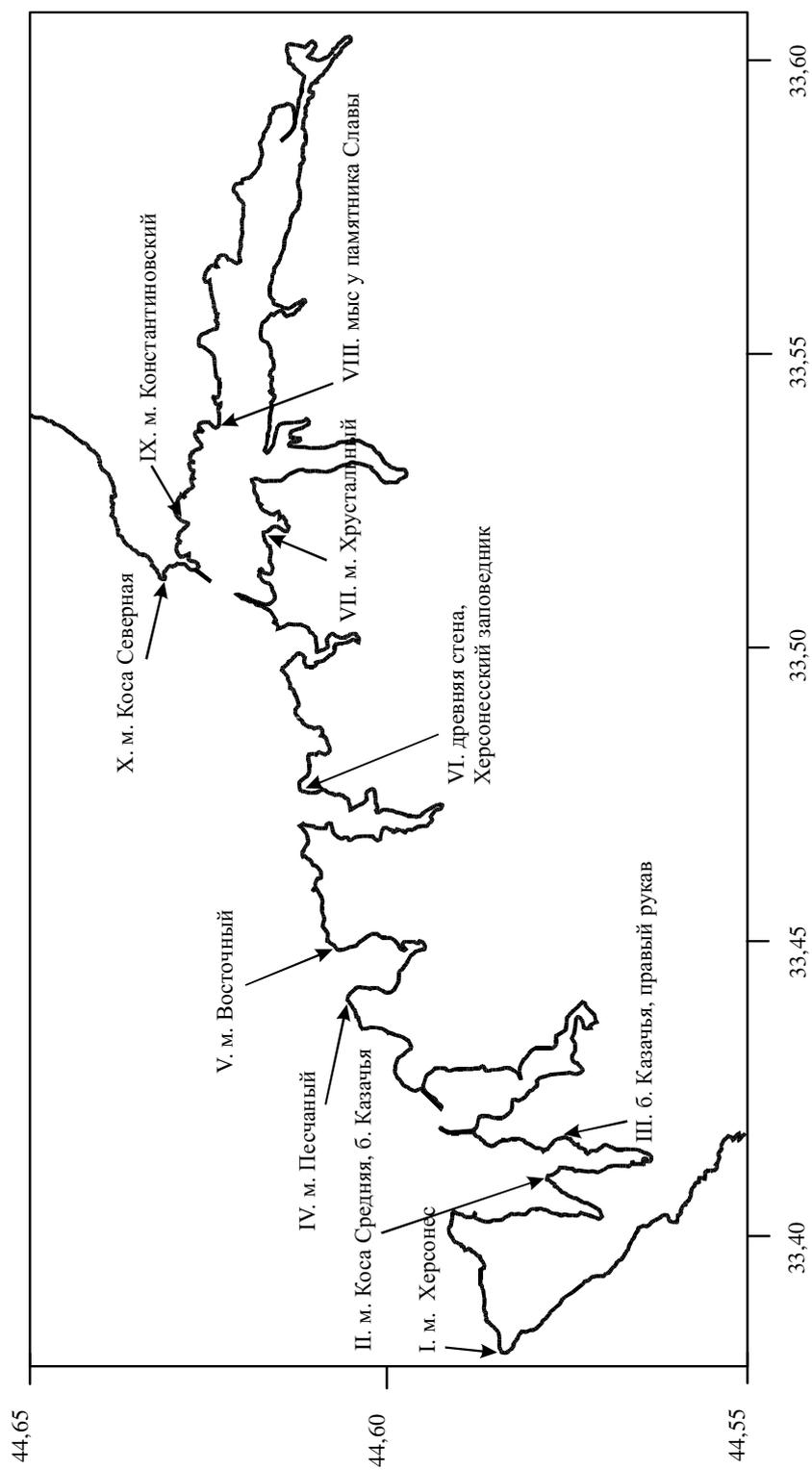


Рис. 4.2. Карта-схема гидробиологических разрезов в регионе Севастополя
 Fig. 4.2. Scheme of the main monitoring seaweed stations in the Sevastopol region

Макрофитобентос

Таблица 4.18. Количество видов водорослей-макрофитов в регионе Севастополя
Table 4.18. Number of macroalgal species in the different Sevastopol regions

Отдел	Район									
	I*	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Chlorophyceae	<u>8</u> 21.0	<u>18</u> 28.6	<u>14</u> 23.3	<u>19</u> 28.8	<u>15</u> 26.3	<u>20</u> 33.9	<u>7</u> 25.9	<u>9</u> 34.6	<u>8</u> 36.4	<u>15</u> 31.9
Fucophyceae	<u>6</u> 15.8	<u>12</u> 19.0	<u>10</u> 16.7	<u>11</u> 16.7	<u>9</u> 15.8	<u>7</u> 11.9	<u>2</u> 7.4	<u>5</u> 19.2	-	<u>5</u> 10.6
Rhodophyceae	<u>24</u> 63.2	<u>33</u> 52.4	<u>33</u> 55.0	<u>36</u> 54.5	<u>33</u> 57.9	<u>32</u> 54.2	<u>16</u> 59.2	<u>12</u> 46.1	<u>12</u> 54.5	<u>27</u> 57.3
Angiospermae	-	-	<u>3</u> 50	-	-	-	<u>2</u> 7.4	-	<u>2</u> 9.1	-
Всего:	38	63	60	66	57	59	27	26	22	47
Коэффициент Чени	5.33	4.25	4.7	5.0	5.33	7.43	11.5	4.2	-	8.4

* I – м. Херсонес; II – м. Коса Средняя, б. Казачья; III – б. Казачья, правый рукав; IV – м. Песчаный; V – м. Восточный; VI – древняя стена, Херсонесский заповедник; VII – м. Хрустальный; VIII – мыс у памятника Славы; IX – м. Константиновский; X – м. Коса Северная; в числителе-количество видов, в знаменателе - % от общего количества видов.

Донная растительность открытых районов внешнего рейда бухты представлена, в основном, цистозировыми и филлофоровыми фитоценозами, структура которых сходна с таковой большинства открытых районов крымского побережья. Цистозировые фитоценозы сосредоточены на глубинах от 0.5 до 10 м, а филлофоровые - в основном от 10 до 20 м. В цистозировых и филлофоровых фитоценозах отмечено доминирование красных водорослей, а также количественное преобладание зеленых видов над бурыми.

Наибольшая встречаемость в цистозировых фитоценозах наблюдается у видов *Cladophora*, *Chaetomorpha*, *Ceramium*, *Laurencia* и *Polysiphonia*. К константным видам филлофоровых фитоценозов относятся *Codium vermilara*, *Polysiphonia elongata*, *Cladophora albida*, *Gelidium crinale*, которые характерны для чистых акваторий с повышенной гидродинамикой и интенсивным обменом вод. Наиболее часто типичные олигосапробные виды, относящиеся к бурым водорослям (*Padina pavonica*, *Dilophus fasciola* и *Nereia filiformis*), встречаются в районе м. Херсонес,

м. Коса Средняя, входных мысов б. Омега и древней стены Херсонесского заповедника.

К особенностям филлофоровых фитоценозов относится повсеместное присутствие в их составе на глубине 10 - 15 м мезотрофной водоросли *Ulva rigida*, которая раньше встречалась лишь изредка. Общим для видового состава цистозировых и филлофоровых фитоценозов является обилие красных корковых водорослей, большинство из которых эпифитируют на видах-доминантах. По значению коэффициента Чени акватория от м. Херсонес до м. Восточный характеризуется средней степенью эвтрофирования, а Севастопольская бухта и акватория от Херсонесского заповедника до м. Коса Северная – высокой.

Донная растительность б. Севастопольской представлена ульвово-церамиевыми, цистозирово-ульвовыми и зостеровыми фитоценозами, произрастающими на глубинах от 0.5 до 10 м. Видами-эдификаторами ульвово-церамиевого фитоценоза являются *Cladophora albida*, *C. sericea*, *Gelidium crinale*, *Lomentaria clavellosa* и *Callithamnion corymbosum*. В цистозирово-ульвовых фитоценозах доминируют

Enteromorpha linza, *E. intestinalis*, *Ceramium rubrum auctorum*, *C. diaphanum* и виды *Gelidium*. Кроме перечисленных видов, в составе цистозирово-ульвовых фитоценозов у м. Хрустальный вблизи городского пляжа впервые обнаружены микрогруппировки *Laurencia coronopus*, *L. obtusa*, *Grateloupia dichotoma* и *Polysiphonia elongata*, которые относятся к типичным олигосапробным видам и не произрастали здесь ранее. Этот факт, безусловно, свидетельствует об улучшении экологической ситуации в Севастопольской бухте, и одновременно подтверждает высказанное нами ранее мнение о необходимости более глубоких исследований сапробионтичности черноморских макрофитов [19].

Для зостеровых фитоценозов бухты характерно низкое видовое разнообразие макрофитов, в них зарегистрировано 16 видов водорослей. Большинство из них относятся к красным водорослям, встречающимся преимущественно в виде эпифитных форм. Бурых водорослей в составе фитоценозов не обнаружено, а доля зеленых незначительна.

Распределение водорослей по глубинам на открытых участках внешнего рейда

бухты соответствует закономерностям, которые описаны многими исследователями и обобщены для Черного моря [8].

Для глубины от 0.5 до 5 м (1-й этаж фотофильной растительности) характерно наибольшее количество видов, при этом их максимальное число обнаружено на глубине 1 м. Хотя для Черного моря количество видов водорослей на глубине от 5 до 15 м (2-й этаж фотофильной растительности) обычно сокращается втрое, в регионе Севастополя этой закономерности не наблюдается. Наиболее существенное снижение видового разнообразия макрофитов отмечено только на глубине 20 м, относящейся к третьему этажу фотофильной растительности (табл. 4.19). Анализ вертикального распределения водорослей по глубинам показал преобладание зеленых и бурых водорослей на глубине 0.5 - 1 и 10 - 15 м, а красных - по всему диапазону глубин. Поскольку распределение красных водорослей довольно однообразно, их участие в сложении фитоценозов на глубине от 1 до 20 м сходно.

Таблица 4.19. Изменение общего количества видов водорослей по глубинам в регионе Севастополя
Table 4.19. Changes of the total number of macroalgae species in the different Sevastopol regions by depth

Отдел	Глубина, м						
	0.5	1	3	5	10	15	20
Chlorophyceae	<u>17</u> *	<u>20</u>	<u>19</u>	<u>16</u>	<u>20</u>	<u>15</u>	<u>6</u>
	29.8	27.0	27.5	28.1	31.3	28.3	27.3
Fucophyceae	<u>8</u>	<u>11</u>	<u>9</u>	<u>7</u>	<u>11</u>	<u>8</u>	<u>5</u>
	14.0	14.9	13.0	12.3	17.2	15.1	22.7
Rhodophyceae	<u>32</u>	<u>43</u>	<u>38</u>	<u>31</u>	<u>33</u>	<u>30</u>	<u>11</u>
	56.2	58.1	55.1	54.4	51.5	56.6	50.0
Magnoliophyta	-	-	<u>3</u>	<u>3</u>	-	-	-
			4.4	5.3			
Всего	57	74	69	57	64	53	22

* - в числителе - количество видов, в знаменателе - процент от общего количества видов, зарегистрированных на данной глубине

Согласно классификации донной растительности Черного моря [8], в макрофитобентосе Севастопольской бухты и открытых участков внешнего рейда от м. Коса Северная до м. Херсонес выделено 5 основных типов растительных сообществ: *Ulva rigida* - *Ceramium rubrum auctorum* (м. Хрустальный, мыс у памятника Славы, м. Константиновский), *Cystoseira barbata* - *Ulva rigida* (мыс у памятника Славы), *Cystoseira crinita* + *C. barbata* - *Cladostephus spongiosus* - *Corallina mediterranea* и *Phyllophora nervosa* (м. Херсонес, м. Коса Средняя, входные мысы б. Омега, Херсонесский заповедник, м. Коса Северная), а также *Zostera marina* - *Z. noltii* (б. Казачья, м. Хрустальный, м. Константиновский).

Фитоценоз *Cystoseira crinita* + *C. barbata* - *Cladostephus spongiosus* - *Corallina mediterranea* занимает глубины от 0.5 до 10 м и доминирует на всех участках внешнего рейда. Это наиболее распространенный фитоценоз среди донной растительности открытых акваторий Черного моря, входящий в состав ассоциации регионального типа. Цистозиро-

вые фитоценозы многолетние, они имеют полидоминантную, четырехъярусную структуру, характеризуются высоким проективным покрытием (ПП = 70 – 100 %). Средняя высота растений колеблется от 20 до 70 см, максимальная достигает 100 см. Главную роль в структуре фитоценоза играют *Cystoseira crinita* и *C. barbata*, под пологом которых располагаются доминанты и субдоминанты нижележащих ярусов. Индекс видового разнообразия Шеннона (H) цистозировых фитоценозов, рассчитанный по биомассе видов, входящих в состав сообщества, колеблется от 0.77 до 2.94 (табл. 4.20). Хотя наибольшие значения H зарегистрированы на глубине 10 м у м. Коса Северная, высокие значения индекса отмечены также для цистозировых фитоценозов, произрастающих на глубине 1 м в других районах.

Таким образом, наибольшие значения индекса H, характерные для глубины 1 и 10 м, свидетельствуют о высоком видовом разнообразии цистозировых фитоценозов на краевых биотопах, отражают их мозаичную структуру и значительную роль эпифитных синузий.

Таблица 4.20. Изменение индекса видового разнообразия Шеннона (H, бит/г) в фитоценозах региона Севастополя по глубинам

Table 4.20. Changes of the Shannon index (H, bit/g) of the bottom phytocenoses in the different Sevastopol regions by depths

Глубина, м	Район									
	I*	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
0.5	1.40	1.81	1.71	1.34	1.64	1.77	1.60	1.55	1.33	0.77
1	0.91	1.55	0.87	2.35	2.54	1.76	1.51	0.71	0.89	2.31
3	1.43	2.47	1.23	1.53	1.63	2.58	1.96	0.03	1.00	1.58
5	0.99	2.14	1.79	2.09	2.57	2.01	1.52	0.09	0.65	1.93
10	1.63	2.94	2.45	1.84	1.83	0.98	-	-	-	2.50
15	0.48	2.55	-	0.35	1.16	1.62	-	-	-	-
20	0.59	2.40	-	-	-	-	-	-	-	-

* - условные обозначения районов см. в табл.4.18

Биомасса водорослей наиболее существенно изменяется по глубинам. Так, общая биомасса цистозировых фитоценозов с глубиной практически повсеместно снижается в 3 - 6 раз (табл. 4.21). Максимальная биомасса

цистозирового фитоценоза зарегистрирована у м. Восточного на глубине 0.5 м - 4244 г·м⁻². В этом районе она изменяется по глубинам незначительно, поэтому значения на глубине 1 и 10 м сопоставимы (табл. 4.21).

Макрофитобентос

Таблица 4.21. Изменение общей биомассы донных фитоценозов ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) в регионе Севастополя по глубинам
Table 4.21. Changes of total biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) of the bottom phytocenoses in the Sevastopol regions by the depths

Глубина, м	Район									
	I*	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
0.5	2418.1	2287.6	1004.7	726.1	4244.5	1023.9	135.9	955.4	164.8	3508.2
1	2766.9	2687.3	641.9	1738.5	1608.8	2129.1	100.7	465.6	217.5	1492.3
3	1870.4	1623.6	1293.6	2341.1	2737.9	2034.1	603.2	104.3	261.9	1444.0
5	1027.5	683.1	695.5	859.6	1546.8	1310.7	351.3	89.9	294.2	1141.6
10	621.0	365.8	21.7	724.7	1438.2	875.0	-	-	30.0	573.2
15	295.8	153.5	-	940.6	1527.5	192.5	-	-	-	-
20	528.1	14.5	-	-	-	-	-	-	-	-

* - условные обозначения районов см. в табл.4.18

Такая же закономерность наблюдается и у м. Коса Северная, где максимальная биомасса сообщества на глубине 0.5 м составляет $3508 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$, а на глубине от 1 до 5 м она слабо варьирует. Средняя по разрезу биомасса фитоценоза также наиболее высока у м. Восточного и м. Коса Северная (соответственно 2184 и $1632 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$). По сравнению с этими районами, биомасса цистозировых фитоценозов у м. Херсонес и Херсонесского заповедника значительно ниже.

Биомасса и численность руководящих видов *C. crinita* и *C. barbata* существенно изменяются по глубинам, особенно в районах с высокой антропогенной и рекреационной нагрузкой. Так, минимальная биомасса *C. crinita* отмечена на глубине 3 м у Херсонесского заповедника, а максимальная - на глубине 0.5 м у м. Коса Северная (соответственно 358 и $3111 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$). Средняя по разрезу биомасса обоих видов цистозеры наиболее высока у мысов Восточный и Херсонес (табл. 4.22).

Таблица 4.22. Изменение общей биомассы *Cystoseira crinita* и *C. barbata* в донных фитоценозах по глубинам
Table 4.22. Changes of the total biomass of *Cystoseira crinita* and *C. barbata* ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) in the phytocenoses of the Sevastopol region by depths

Глубина, м	Район									
	I*	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
0.5	<u>1781.2*</u>	<u>1409</u>	<u>762.2</u>	<u>667.3</u>	<u>3745.8</u>	<u>447.5</u>	-	<u>703.4</u>	<u>3111</u>	
	76.1	61.6	75.8	92.2	88.2	43.7	-	73.6	88.7	
1	<u>2368.2</u>	<u>1870</u>	<u>544</u>	<u>1263.7</u>	<u>977</u>	<u>1854.7</u>	-	<u>3.35</u>	<u>484</u>	
	85.6	69.6	84.8	72.7	60.7	87.1	-	0.7	32.4	
3	<u>1082</u>	<u>943.5</u>	<u>0.6</u>	<u>1680</u>	<u>1875</u>	<u>637.6</u>	<u>95</u>	-	<u>835</u>	
	57.9	58.1	0.1	71.8	68.5	31.4	15.8	-	57.8	
5	<u>856</u>	<u>130.1</u>	<u>33.15</u>	<u>415</u>	<u>600</u>	<u>811.5</u>	-	-	<u>778.5</u>	
	83.3	63	4.7	48.3	38.8	61.9	-	-	68.2	
10	<u>12.5</u>	<u>157.5</u>	<u>9.25</u>	<u>201.8</u>	<u>557.3</u>	<u>1.6</u>	-	-	<u>248.5</u>	
	2	43.1	42.6	27.9	38.7	0.2	-	-	43.4	
15	-	<u>40.8</u>	-	<u>7.2</u>	<u>263.8</u>	-	-	-	-	
	-	26.6	-	0.8	17.3	-	-	-	-	

* - условные обозначения районов см. в табл.4.18; ** - в числителе: суммарная биомасса цистозеры, $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$, в знаменателе: % от общей биомассы фитоценоза

Наибольшая численность *C. crinita* достигает $673 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ и зарегистрирована на глубине 0.5 м у м. Коса Северная, а наименьшая - $21 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ - на глубине 10 м у м. Коса Средняя. В цистозировых фитоценозах существенно изменяется вклад сопутствующих цистозире видов в структурную организацию сообществ (табл. 4.23). Среди них наибольшее количественное развитие достигают виды *Polysiphonia*, *Laurencia*, *Corallina* и *Gelidium*; их доля наиболее высока у Херсонесского за-

поведника на глубине 3 м - 68.6 % от общей биомассы фитоценоза. Это почти втрое выше, чем участие сопутствующих видов в сложении фитоценозов цистозире в большинстве районов Черного моря. Кроме этого, в акватории Херсонесского заповедника, которая входит в состав прибрежного аквального комплекса (ПАК), биомасса *Corallina mediterranea*, *Jania rubens* и *Gelidium latifolium* превышает общую биомассу *C. crinita* и *C. barbata*.

Таблица 4.23. Изменение биомассы ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) и доли сопутствующих видов (в % от общей биомассы) в цистозировых фитоценозах региона Севастополя по глубинам
Table 4.23. Changes of biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) and the accompanying species share (% of the total biomass) in *Cystoseira* phytocenoses of the Sevastopol region by depths

Глубина, м	I*		II		IV		V		VI		X	
	$\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$	%										
0.5	576.9	23.9	878.6	38.4	58.8	7.8	498.7	11.8	576.4	56.3	397.2	11.3
1	398.7	14.4	817.3	30.4	474.7	27.3	631.8	39.3	274.4	12.9	1008.3	67.6
3	788.4	42.1	680.1	41.9	661.1	28.3	862.9	31.5	139.5	68.6	637.0	42.2
5	171.5	16.7	269.1	37	448.6	51.7	946.8	61.2	511.7	38.1	363.1	31.8
10	608.5	98	208.3	56.9	532.3	72.1	880.9	61.3	874.8	99.8	330.2	56.6

* Условные обозначения районов как в табл.4.18.

Как уже отмечено выше на примере цистозировых фитоценозов б. Ласпи, при возращении эвтрофирования в них происходит обильное развитие кораллиновых водорослей, которые способны заменить коренные фитоценозы бурых водорослей (например, в фитоценозах ламинарии в Японском море). Таким образом, донная растительность ПАК у Херсонесского заповедника находится в стадии деградации, а сам объект ПЗФ нуждается в усилении охранного режима.

В составе цистозировых фитоценозов, помимо перечисленных выше видов, часто встречаются *Ulva rigida*, *Phyllophora nervosa*, виды *Ceramium* и *Laurencia*, биомасса которых сопоставима с биомассой видов-эдификаторов. Так, на долю видов *Laurencia* приходится от 5 до 18 % от общей биомассы фитоценоза (м.

Восточный, м. Коса Северная). Для мезотрофного вида *Ulva rigida*, произрастающего в цистозировых фитоценозах, практически на всех участках внешнего рейда выявлены значительные колебания биомассы по глубинам (от 0.1 до $125 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$).

Фитоценоз *Cystoseira barbata* - *Ulva rigida* описан в бухте Севастопольской у м. Хрустальный и вблизи мыса у памятника Славы. Цистозирово-ульвовые фитоценозы четырехъярусные, многолетние, со слабо развитым растительным покровом (ПП = 20 – 40 %). Видовое разнообразие макрофитов невелико: из 18 видов только 3 принадлежат к бурым, остальные почти поровну распределены между зелеными и красными водорослями.

К константным видам, доминирующим в фитоценозе, относятся *Lomentaria clavellosa*,

Antithamnium cruciatum, а также корковые водоросли *Phymatolithon polymorphum* и *Peyssonnelia rubra*, которые занимают нижний ярус сообщества. Индекс видового разнообразия не высок и колеблется от 0.71 до 1.60. Максимальная биомасса сообщества отмечена на глубине 0.5 м (955 г·м⁻²), минимальная – на глубине 1 м (466 г·м⁻²). Руководящий вид *C. barbata* встречается изреженно, его наибольшая биомасса и численность зарегистрированы на глубине 0.5 м (соответственно 575 г·м⁻² и 17 экз·м⁻²). На слоевищах цистозиры обильно развиваются эпифитные синузии, представленные *Enteromorpha intestinalis*, *Chaetomorpha chlorotica*, видами *Ceramium* и *Laurencia*, однако их количественное развитие невелико (2 - 3 % от общей биомассы сообщества). Доля *Ulva rigida* в структуре фитоценоза наиболее высока (23 - 90 % от общей биомассы фитоценоза).

Фитоценоз *Phyllophora nervosa* характерен для большинства районов внешнего рейда бухты и приурочен к глубинам от 10 до 20 м. Сообщества филофоры многолетние, полидоминантные, четырехъярусные. Прикре-

пленная филофора образует негустые заросли, которые тянутся узкой полосой и имеют прерывистый характер распространения.

Для фитоценоза характерно высокое видовое разнообразие: в нем произрастает 64 вида, среди которых доминируют красные водоросли. К видам с наибольшей встречаемостью относятся *Nereia filiformis*, *Osmundea truncata*, *Gelidium latifolium*, *Zanardinia prototypus* и *Cladostephus spongiosus*. Индекс видового разнообразия колеблется от 0.35 до 2.94. Его высокие значения в ряде районов (м. Коса Средняя, м. Коса Северная) отражают мозаичную структуру фитоценозов. Общая биомасса фитоценоза колеблется от 14.5 до 1527.5 г·м⁻². На долю филофоры приходится от 10.1 до 95.2 % от общей биомассы фитоценоза. Наибольшая биомасса и численность *P. nervosa* филофоры отмечены на глубине 15 м у м. Восточного, где их значения достигают соответственно 1185.5 г·м⁻² и 342 экз·м⁻².

В целом, фитоценозы *Ph. nervosa*, произрастающие вдоль открытых участков внешнего рейда бухты, достигают наибольшего развития на глубине от 10 до 15 м (табл. 4.24).

Таблица 4.24. Изменение биомассы (числитель, г·м⁻²) и численности (знаменатель, экз·м⁻²) *Phyllophora nervosa* в регионе Севастополя по глубинам

Table 4.24. Changes of the biomass (g·m⁻²) and density (number·m⁻²) of *Phyllophora nervosa* in the Sevastopol region by depths

Глубина, м	I*		II		IV		V		VI		X	
	б/ч	%**	б/ч	%	б/ч	%	б/ч	%	б/ч	%	б/ч	%
10	<u>280.8</u> 114	45.2	<u>24.0</u> 9	6.6	<u>330.1</u> 102	45.7	<u>765.0</u> 220	53.2	<u>750.0</u> 127	85.7	<u>115.2</u> 86	20.1
15	<u>178.8</u> 129	60.5	<u>22.7</u> 18	14.8	<u>895.5</u> 154	95.2	<u>1185.5</u> 342	77.6	<u>132.0</u> 23	68.6	-	-
20	<u>466.6</u> 163	88.3	<u>1.5</u> 4	10.1	-	-	-	-	-	-	-	-

* - условные обозначения районов см. в табл.4.18; ** - % - процент от общей биомассы фитоценоза

Однако распространение филофоры значительно шире этих изобат. Так, по сравнению с данными 1964 – 1977 гг., нами впервые была обнаружена филофора на глубине от 5

до 10 м у м. Коса Северная. Хотя количественные показатели филофоры в этом диапазоне глубин невелики (115 - 142 г·м⁻² и 55 - 86 экз·м⁻²), однако ее фитоценозы харак-

теризуются богатым видовым разнообразием. Из сопутствующих видов наибольшего развития достигают *Polysiphonia elongata*, *Codium vermilara*, *Cladostephus spongiosus* и *Nereia filiformis*, на их долю приходится 10 - 40 % от общей биомассы фитоценоза. Многие виды обильно эпифитируют на филлофоре, однако в количественном отношении выделяются только кораллиновые водоросли (*Corallina mediterranea* и *Jania rubens*).

Фитоценоз *Zostera marina* - *Z. noltii* встречается во всех бухтах Севастополя [16, 17], а в 1997 г. он был изучен южнее м. Манганари (б. Казачья) и у мысов Хрустальный и Константиновский (бухта Севастопольская). Сообщества zostеры распространены на глубине от 3 до 5 м на илисто-песчаных донных осадках с примесью битой ракуши. На этих участках фитоценозы изреженные, высота травостоя колеблется от 40 до 80 см. В последние годы отмечено восстановление фитоценозов zostеры в бухтах Камышовая, Южная, вблизи устья р. Черная, где они практически исчезли в середине 80-х годов [1, 9, 15]. В целом, сообщества морских трав играют значительную роль в прибрежных экосистемах Севастополя.

На исследованных участках акватории б. Севастопольской, которые испытывают высокую антропогенную нагрузку, проективное покрытие зарослей zostеры невелико (ПП = 30 - 40 %). Видовой состав представлен 26 видами, среди которых доминируют зеленые и красные водоросли. Значения индекса видового разнообразия Шеннона колеблются от 0.65 до 1.79. Общая биомасса фитоценоза zostеры изменяется от 261.9 до 1293.6 г·м⁻². Ее максимальные значения зарегистрированы в б. Казачья на глубине 3 м. В этом районе биомасса и численность *Z. marina* наиболее высоки (соответственно 669.8 г·м⁻² и 206 экз·м⁻²). Минимальные количественные показатели развития вида наблюдаются в б. Севастопольская. В zostеровых фитоценозах на долю *Z. marina*

приходится 51.8 - 83.3 % от общей биомассы фитоценоза.

Биомасса субдоминанта *Z. noltii* невелика, ее наибольшая величина зарегистрирована в б. Казачья на глубине 3 м - 585.8 г·м⁻². При этом численность *Z. noltii* (1968 экз·м⁻²) почти в 10 раз выше, чем *Z. marina*. В разных районах количественные показатели *Z. noltii* существенно варьируют. Наименьшие биомасса и численность этого вида отмечены у м. Константиновский (0.8 г·м⁻² и 8 экз·м⁻²). Доля сопутствующих видов в zostеровом фитоценозе колеблется от долей процента до 41.9 % от его общей биомассы. К видам с высокой степенью встречаемости относятся *Chaetomorpha crassa*, *Cladophora sericea*, *Enteromorpha intestinalis*, *Ulva rigida*, *Callithamnion corymbosum*, *Laurencia coronopus* и *L. obtusa*. Многие виды являются эпифитами *Z. marina*, однако их вклад в общую биомассу фитоценоза невелик.

Современное состояние запасов макрофитобентоса в регионе Севастополя. Как известно, фитоценозы цистозирового и филлофорового поясов доминируют в донной растительности Крымского п-ва. В регионе Севастополя фитоценозы цистозиреры и филлофоры также образуют обширные заросли, при этом наиболее высокие количественные показатели цистозиреры зарегистрированы на глубине 1 - 3 м, а филлофоры - на глубине 15 м.

Общая площадь, занятая донной растительностью в регионе Севастополя - 10.55 км². Средняя ширина зарослей макрофитов колеблется от 500 до 735 м, а средняя биомасса достигает 1.46 кг·м⁻². Общие запасы макрофитов в районе б. Севастопольской и ее внешнего рейда оцениваются в 14243 т, при этом в бухте они составляют 300 т, а вдоль открытой части внешнего рейда - 13943 т. Основные запасы макрофитов (97.9 %) сосредоточены от м. Коса Северная до м. Херсонес (табл. 4.25).

Макрофитобентос

Таблица 4.25. Распределение запасов макрофитов в регионе Севастополя
Table 4.25. Distribution of total macrophyte stock in the Sevastopol region

Район	Протяженность береговой линии, км	Средняя ширина зарослей, км	Площадь, км ²	Средняя биомасса, кг·м ⁻²	Запасы	
					т	%
б. Севастопольская, внешний рейд	12.97	0.736	9.55	1.46	13943	97.9
б. Северная	5	0.2	1.0	0.3	300	2.1
Всего	17.97	-	10.55	-	14243	100

Среди макрофитов господствующее положение занимают заросли обоих видов цистозир. Площадь, занятая ими, составляет 7.42 км², а общие запасы цистозир оцениваются в 9200 т. Наиболее обширные и густые заросли *Cystoseira crinita* и *C. barbata* (проективное покрытие 80 – 100 %) сосредоточены у входных мысов б. Омега, м. Херсонес и м. Коса Северная на глубине от 1 до 5 м. Глубже 10 м цистозировые фитоценозы практически повсеместно, кроме б. Севастопольской, сменяются сообществами филлофоры, которые

имеют прерывистый характер распространения и невысокое проективное покрытие (ПП = 40 – 60 %). Площадь, занятая филлофорой, составляет 1.69 км², а ее запасы оцениваются в 692.9 т.

Таким образом, на долю цистозир и филлофоры в районе Севастопольской бухты и открытых участков внешнего рейда приходится 70.9 % общих запасов макрофитов. Запасы цистозир в 13 раз превышают запасы филлофоры и более чем вдвое - запасы всех остальных макрофитов.

4.3. Основные тенденции многолетних изменений макрофитобентоса

За более чем 30-летний период мониторинга состояния донной растительности вдоль крымских берегов произошла существенная трансформация ключевых фитоценозов прибрежных экосистем, которая выразилась в изменении их видового состава, количественных соотношений видов и структурных компонентов. Наиболее значительные негативные изменения макрофитобентоса были зарегистрированы в 70 – 80-х годах прошлого столетия, когда практически повсеместно наблюдались синантропизация флоры, снижение видового разнообразия, деградация донных фитоценозов и их трансформация из монодоминантных в полидоминантные с возрастающей ролью эпифитных синузид [9, 15, 16, 17, 35]. Негативные изменения отразились также на

структуре популяций видов цистозир, филлофоры и зостеры, относящихся к ключевым звеньям прибрежного макрофитобентоса Крыма. Во многих районах произошла частичная замена популяций многолетних видов популяциями эфемероидных, сокращение диапазона варьирования размерно-весовых и возрастных спектров видов-эдификаторов, снижение доли зрелых и старых растений и возрастание доли молодых, не проходящих полностью свой жизненный цикл в условиях высокой антропогенной нагрузки.

Спустя почти десятилетие (в начале 90-х годов) при снижении антропогенного пресса в ряде крупнейших бухт и заливов стала наблюдаться стабилизация структурных перестроек макрофитобентоса [18, 32].

Как известно, антропогенные изменения растительных сообществ ведут к восстановительной сукцессии [28], элементы которой отмечены в последние годы не только в заповедных акваториях, но и в эвтрофных районах [5, 13, 18, 33]. Однако интенсивность восстановительных процессов наиболее высока в прибрежной акватории природно-заповедных объектов, расположенных у открытых берегов, где осуществляется комплекс охранных мероприятий.

На основе анализа многолетних изменений макрофитобентоса Черного моря и крымского побережья было выделено 4 основных этапа его антропогенной сукцессии за последние 50 лет: 1 - устойчивое состояние (конец 50-х - начало 70-х годов XX столетия); 2 - деградация (середина 70-х - конец 80-х годов); 3 - стабилизация негативных изменений (конец 80-х - начало 90-х годов); 4 - частичное восстановление (с середины последнего десятилетия) [19, 32].

Элементы восстановительной сукцессии наблюдаются в районах с ограниченным антропогенным влиянием (заповедные акватории у мысов Айя и Сарыч, у Карадага). Здесь отмечено увеличение количественных показателей цистозировых фитоценозов на глубине от 0.5 до 1 м, биомассы и численности доминирующих видов, существенное снижение доли эпифитов, восстановление ярусной и ценопопуляционной структуры. Сходные изменения выявлены для филлофоровых фитоценозов на банках Каркинитского залива [7], зостеро-вых фитоценозов Севастопольской бухты и Керченского пролива [34]. На этапе восстановительной сукцессии количественные показатели цистозировых и филлофоровых фитоценозов в условно чистых акваториях достигают или даже превышают значения, характерные для периода устойчивого состояния черноморского макрофитобентоса. Однако в районах со значительной антропогенной нагрузкой про-

должается деградация донной растительности, которая сопровождается усложнением структуры фитоценозов и одновременно уменьшением видового разнообразия, а также снижением роли эдификаторных видов и варьированием их основных ценопопуляционных характеристик [18, 19, 35, 33]. Такие изменения наиболее характерны для сублиторальной зоны региона Севастополя и некоторых участков южного берега Крыма, где произошла замена цистозировых и филлофоровых фитоценозов группировками зеленых и некоторых красных водорослей, являющихся показателями эвтрофных вод [26].

Рассмотрим подробнее характер и направленность структурных перестроек донной растительности в регионе Севастополя. Проведенные здесь в последние годы исследования подтвердили данные [9] о том, что в эвтрофных районах существенно изменяется количественное соотношение зеленых, бурых и красных водорослей [26]. В большинстве донных фитоценозов бухты и прилегающих участков внешнего рейда отмечается уменьшение видового разнообразия многолетних видов и возрастание количества короткоциклических, чаще всего эпифитирующих водорослей [19]. Для многих районов региона Севастополя выявлено увеличение количества зеленых и красных водорослей, тогда как количество бурых, являющихся индикаторами олиготрофных вод, сократилось в несколько раз или они вообще отсутствуют. Так, у м. Восточный (вход в б. Омега) доля бурых водорослей в цистозировых фитоценозах снизилась в 3 раза, а доля зеленых возросла вдвое (рис. 4.3). Наряду с этим, в районе б. Ласпи отмечена некоторая стабилизация многолетних флористических изменений, что выражено в увеличении доли бурых и снижении доли красных водорослей.

Помимо негативных флористических изменений, произошла существенная

Макрофитобентос

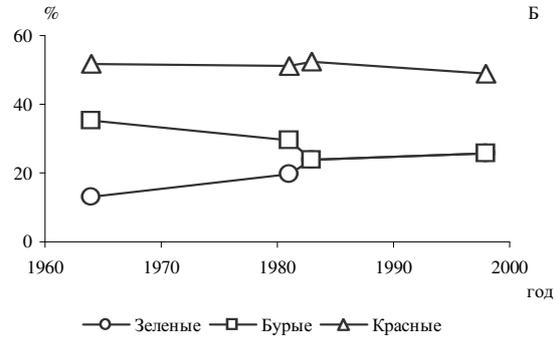
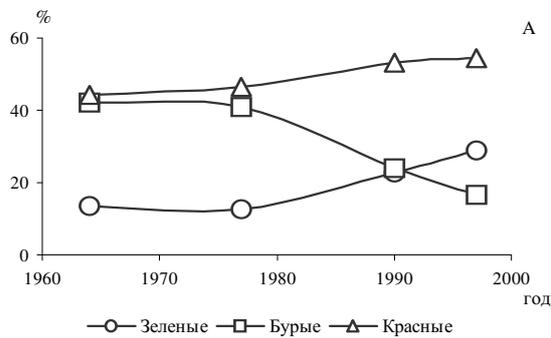


Рис. 4.3. Многолетние изменения доли (в %) зеленых, бурых и красных водорослей в донных фитоценозах региона Севастополя (А – м. Восточный) и б. Ласпи (Б – м. Сарыч)

Fig. 4.3. Long-term changes of the green, red and brown algae share in phytoceenoses of the Sevastopol region (A – Cape Vostochnyy, B – Cape Sarych)

трансформация сообществ макрофитобентоса. Так, общая биомасса цистозировых фитоценозов у м. Херсонес уменьшилась почти в 2 раза, а филлофоровых – в 4 - 8 раз (рис. 4.4). В этих фитоценозах отмечено повышение доли эпифитирующих и сопутствующих водорослей в 3 - 5 раз.

Существенные изменения произошли также в донной растительности б. Ласпи, которая многими исследователями указывается как эталонный и условно чистый район для всего юго-западного побережья Крыма. Здесь степень и направленность флористических изменений значительно отличаются от таковых в регионе Севастополя. В прибрежной зоне б. Ласпи (глубина 1 - 3 м) биомасса цистозировых фитоценозов увеличилась почти вдвое. Если более 20 лет назад максимальная биомасса фитоценозов была зарегистрирована на глубине 5 и 10 м, то в настоящее время она сократилась в этом диапазоне глубин в 2 - 3 раза. Наряду с этим, в цистозировых фитоценозах возросло видовое разнообразие бурых водорослей. Их доля в сложении сообществ увеличилась в 1.5 раза, тогда как доля эпифитирующих и сопутствующих водорослей значительно снизилась. По сравнению с 80-ми

годами, доля зеленых водорослей в цистозировых фитоценозах уменьшилась почти вдвое.

Наблюдаемые изменения свидетельствуют о стабилизации структурных перестроек прибрежных цистозировых фитоценозов и восстановлении их монодоминантной структуры. Тем не менее, на нижних границах произрастания макрофитов (глубина 15 - 20 м), как и в районе б. Севастопольская, зарегистрирована существенная деградация растительного покрова, выраженная в частичной замене филлофоровых фитоценозов группировками зеленых водорослей, являющихся показателями эвтрофных вод.

Кривые многолетних изменений индекса видового разнообразия Шеннона (H) также отражают существенные изменения структуры донных фитоценозов в районе юго-западного Крыма (рис. 4.5).

Так, в период с 1967 по 1977 гг. в регионе Севастополя максимальные значения индекса H были зарегистрированы на глубине 10 и 15 м. В этом диапазоне глубин обычно происходит смена цистозировых фитоценозов филлофоровыми.

Макрофитобентос

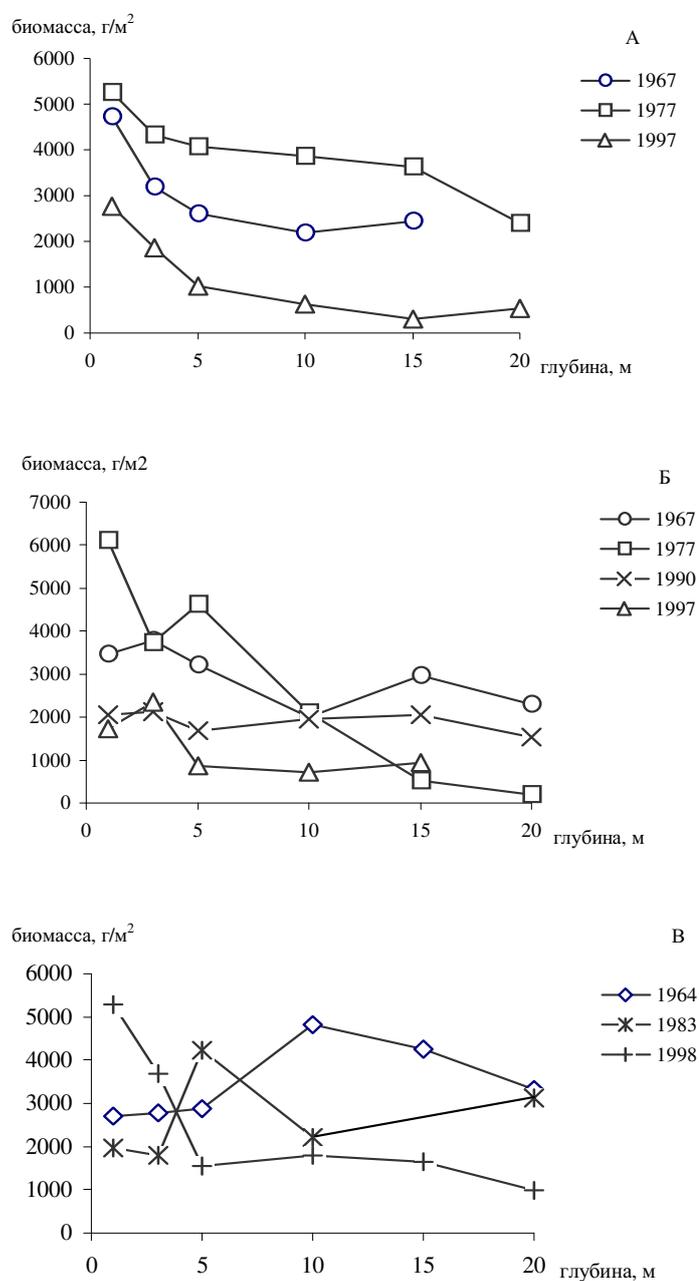


Рис. 4.4. Многолетние изменения общей биомассы ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) цистозировых биоценозов в регионе Севастополя (А – м. Херсонес, Б – м. Восточный) и б. Ласпи (В – м. Сарыч) по глубинам

Fig. 4.4. Long-term changes of the total biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) of *Cystoseira* phytoceenoses at different depths in Sevastopol region (А – Cape Khersones, Б – Cape Vostochny) and Laspi Bay (В - Cape Sarych)

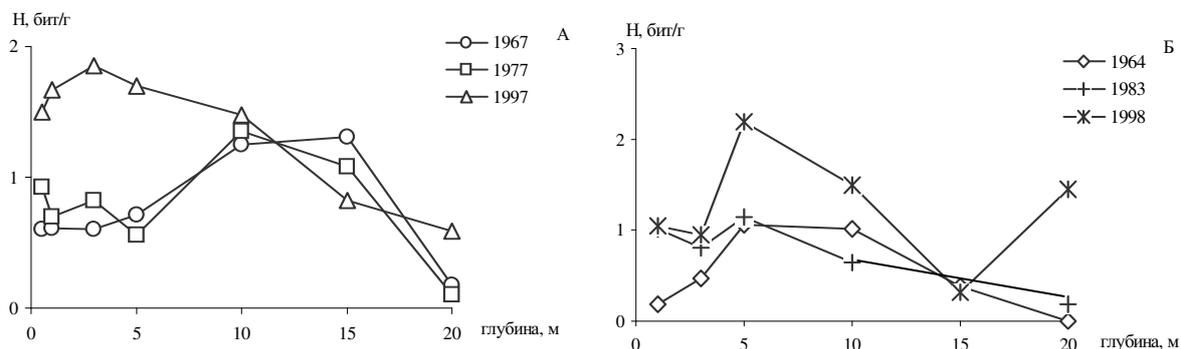


Рис. 4.5. Изменение индекса видового разнообразия Шеннона (H) в донных фитоценозах региона Севастополя (А – м. Херсонес, Б – м. Сарыч)

Fig. 4.5. Changes of the Shannon index (H) in the phytoceenoses of Sevastopol region (A – Cape Khersones, Б – Cape Sarych)

В настоящее время наибольшие значения H характерны для цистозировых фитоценозов, произрастающих на глубине 3 м, где они возросли за сравнимый период в 2 - 3 раза. Увеличение значения индекса H свидетельствует о замене монодоминантных цистозировых фитоценозов полидоминантными, в которых значительную роль играют группировки короткоциклических водорослей и эпифитные синузии.

Существенное снижение значения индекса H в фитоценозах сублиторальной зоны обусловлено влиянием негативных экологических факторов, таких как уменьшение прозрачности, изменение кислородного режима, влияние возросших объемов неочищенных или слабоочищенных хозяйственно-бытовых стоков, что, в целом, приводит к коренной перестройке сообществ макрофитобентоса, обеднению их видового состава и уменьшению количественных показателей.

В настоящее время донная растительность в районе Севастополя на глубине свыше 15 м практически отсутствует, хотя ранее нижняя граница произрастания водорослей была отмечена на глубине 25 - 27 м [9].

Максимальные значения индекса H в б. Ласпи в течение последних 30 лет зарегист-

рированы на глубине 5 м (рис. 4.5). При этом значения индекса на глубине от 1 до 3 м практически не изменились. В прибрежной зоне бухты в общем сложении фитоценоза существенно возросла доля цистозеры (до 30 % на глубине 3 м), тогда как роль эпифитных синузид заметно снизилась.

Такие перестройки свидетельствуют о стабилизации структуры цистозировых фитоценозов. Однако в сублиторальной зоне, также как и в районе Севастополя, доля видов-эдификаторов в сложении фитоценозов резко сократилась (рис. 4.6).

Негативные сукцессионные изменения филлофоровых фитоценозов на глубине 15 - 20 м выражены в упрощении их структуры и возрастании роли зеленых водорослей, которые ранее на этих глубинах не произрастали. Значения индекса H в филлофоровых фитоценозах уменьшились почти втрое.

По данным многолетнего мониторинга состояния макрофитобентоса Каркинитского залива, в акваториях, прилегающих к районам интенсивной добычи песка (Каланчакская банка), происходит восстановление обширных зарослей zostеры (неопубл. данные ЮгНИРО).

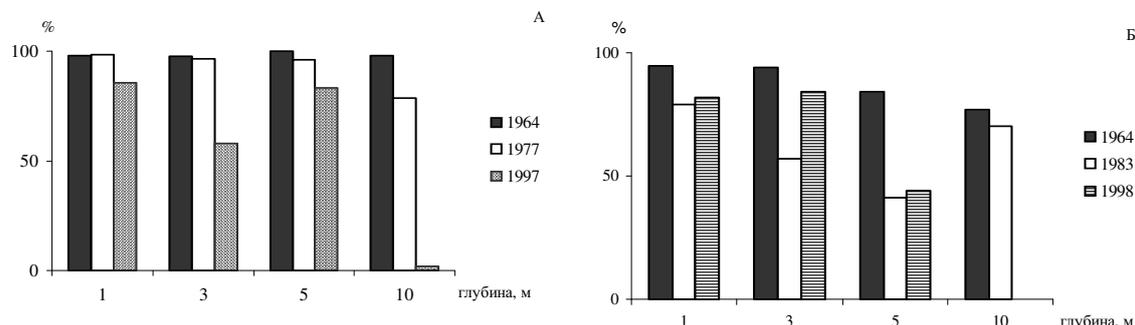


Рис. 4.6. Изменение доли видов цистозеры (в %) в сложении цистозировых ценозов региона Севастополя (А – м. Херсонес, Б – м. Сарыч)

Fig. 4.6. Long-term changes in the percentage of *Cystoseira* species in their phytocenoses of the Sevastopol region (A – Cape Khersones, B – Cape Sarych)

Более четверти века назад площадь, занимаемая морскими травами в мелководной прибрежной зоне залива, сократилась почти вдвое под влиянием таких негативных факторов, как сельскохозяйственные стоки рисовых чеков, интенсивная добыча песка и др.

В последние годы в структуре фитоценозов морских трав Каланчакской банки наблюдается увеличение доли *Zostera marina* более чем на 20 %, при ее снижении у *Z. noltii* втрое (рис. 4.7).

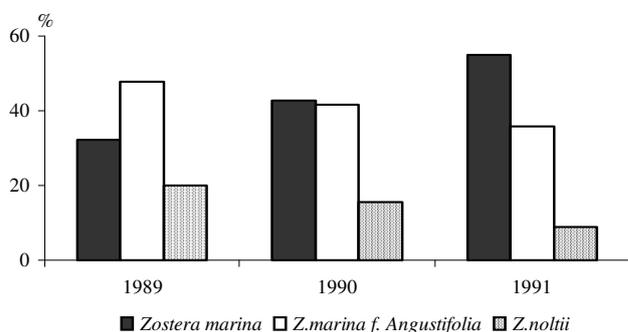


Рис. 4.7. Изменение доли видов zostеры (в %) в фитоценозах Каланчакской банки (Каркинитский залив, по данным ЮгНИРО)

Fig. 4.7. Changes in the percentage of *Zostera* species in phytocenoses of Karkinitzky Beight (data of YugNIRO)

По-видимому, такие изменения напрямую связаны как с повышением заиления донных осадков, которое наблюдается в районе добычи песка, так и со значительным сокращением береговых сельскохозяйственных стоков. По нашим данным, восстановление и расширение зарослей *Z. marina*, сопровождаемые ростом интенсивности ее вегетативного воспроизводства, наблюдается также и в ряде Севастопольских бухт (табл. 4.26). Так, увеличение площадей, занятых морскими травами, отмечено в бухтах Карантинная и

Камышовая, где в 80-е годы их сообщества были изреженными или считались исчезнувшими [9, 15, 16, 17].

Анализ многолетних изменений состава и структуры ценопопуляций цистозеры в фитоценозах района б. Севастопольской и б. Ласпи выявил уменьшение средних значений длины, массы и возраста растений (рис. 4.8). Однако в прибрежной зоне бухт на участках, где отмечена восстановительная сукцессия сообществ макрофитобентоса, наблюдается увеличение средней массы молодых растений

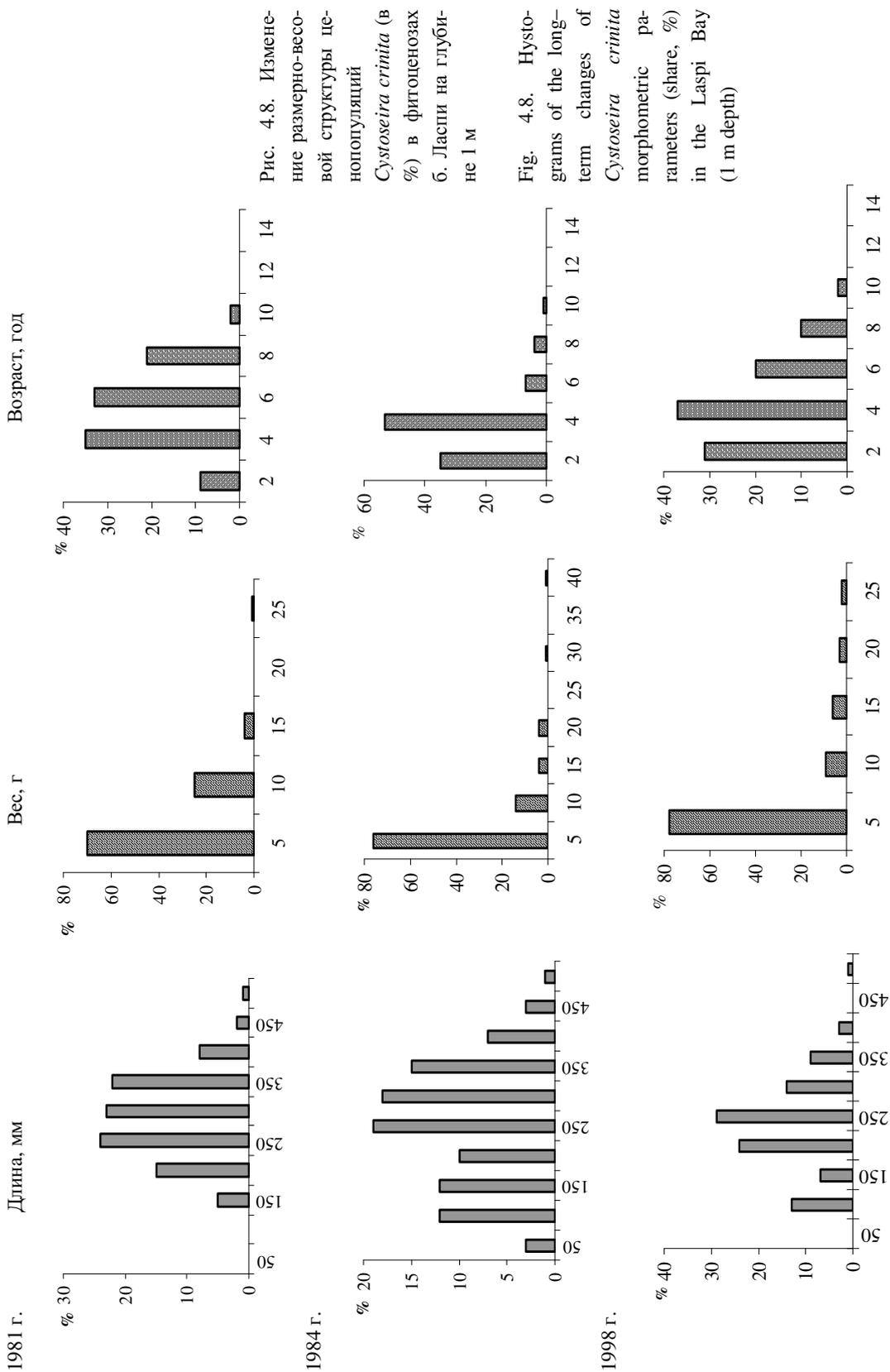


Рис. 4.8. Изменение размерно-весовой структуры ценопопуляций *Cystoseira crinita* (в %) в фитоценозах б. Ласпи на глубине 1 м

Fig. 4.8. Histograms of the long-term changes of morphometric parameters (share, %) in the Laspi Bay (1 m depth)

Таблица 4.26. Многолетние изменения биомассы ($\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) и численности ($\text{экз}\cdot\text{м}^{-2}$) *Zostera marina* в фитоценозах крупнейших бухт Крымского побережья

Table 4.26. Long-term changes of the biomass ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) and density ($\text{number}\cdot\text{m}^{-2}$) of *Zostera marina* in the phyto-cenoses in the largest Crimean Bays

Район, глубина (м)	1981 – 1983 гг.		1994 - 1999 гг.	
	Биомасса	Численность	Биомасса	Численность
бухта Ласпи, 5 м	831	471	2140	608
б. Казачья, 3 м	1566	248	2195	468
б. Камышовая, 1 м	1466	200	2416	312
б. Стрелецкая, 2 м	1569	252	3223	936
б. Северная, 2 м	1462	392	3037	760
б. Керченская, 3 м	1185	226	3958	600

цистозир, которые имеют развитые адвентивные ветви и высокий показатель кущения.

На гистограммах размерно-весового и возрастного состава популяций цистозир видно, что размах варьирования морфометрических параметров заметно снизился (рис. 4.8).

В прибрежной зоне б. Ласпи доля крупноразмерных растений сократилась вдвое, а доля растений старше 8 лет - в 4 раза. Наряду с этим возросла доля растений, имеющих высокий вес за счет увеличения показателей кущения у молодых растений. Наиболее негативные изменения структуры ценопопуляций цистозир произошли в глубоководной зоне, где доля крупных размерно-весовых и возрастных групп резко снизилась. Тем не менее, в б. Ласпи, в условиях ограниченной антропогенной нагрузки, отмечено восстановление структуры ценопопуляций цистозир, увеличение средних значений массы растений, при одновременном снижении их длины и возраста.

В более эвтрофных условиях (регион Севастополя) зрелые растения цистозир, возраст которых составляет 8 и более лет, в структуре популяций сублиторальной зоны практически не встречаются, хотя были характерны для нее ранее. Помимо этого, средние значения веса и возраста растений в глубоководной зоне бухты снизились почти вдвое.

Сходные изменения морфометрических параметров наблюдаются также в попу-

ляциях *Phyllophora nervosa* (рис. 4.9). Средние значения массы слоевища филлофоры в б. Ласпи уменьшились вдвое на глубине 15 м (растения крупных весовых групп встречаются здесь лишь единично, тогда как ранее на их долю приходилось около 30 % всех растений в популяции).

Таким образом, анализ многолетних изменений ключевых сообществ макрофитобентоса крымского побережья выявил основные элементы их антропогенной сукцессии. В большинстве эвтрофных районов наблюдается замена монодоминантных фитоценозов цистозир и филлофоры полидоминантными, в которых значительную роль играют группировки зеленых водорослей и эпифитные синузии. Негативные экологические условия, ухудшение температурного и кислородного режимов, особенно в глубоководной зоне, привели в ряде районов к практически полному исчезновению макрофитобентоса на глубине свыше 10 - 15 м, где еще около 20 лет назад располагались типичные глубоководные фитоценозы. В тех районах, где они сохранились, биомасса и численность доминирующих видов, а также общая биомасса сообществ на порядок ниже зарегистрированных ранее.

Эвтрофирование прибрежных акваторий вызвало существенные изменения не только в составе и структуре донных фитоценозов, но и отразилось на основных

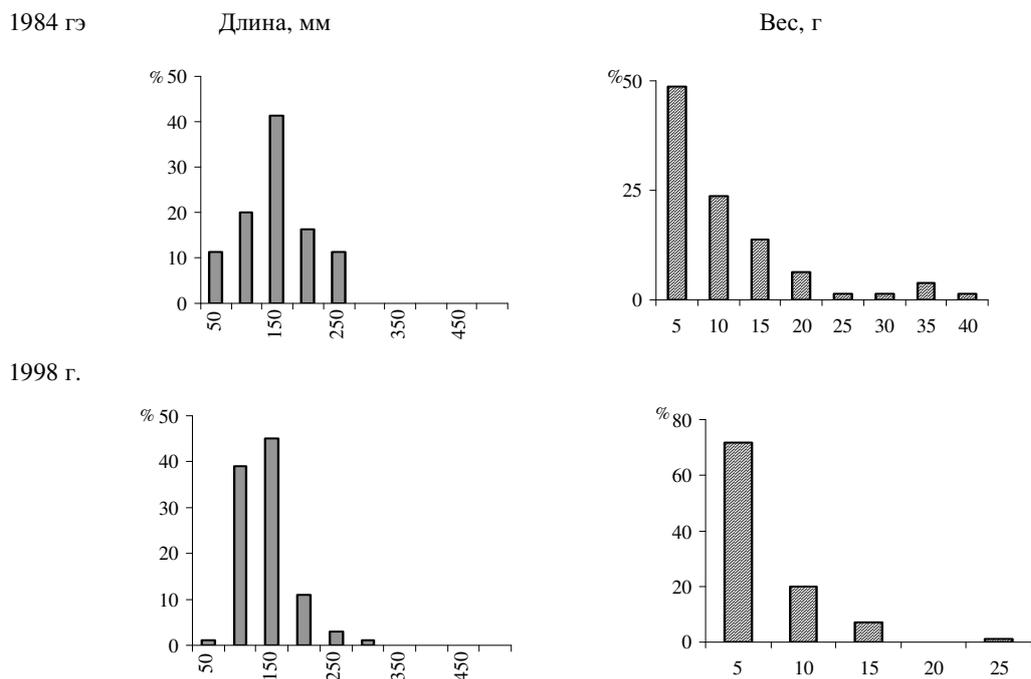


Рис. 4.9. Изменение размерно-весовой структуры ценопопуляций *Phyllophora nervosa* (в %) в фитоценозах б. Ласпи на глубине 15 м

Fig. 4.9. Histograms of the long-term changes of *Phyllophora nervosa* morphometric parameters (share, %) in the Laspi Bay (15 m depth)

популяционных характеристиках ключевых видов макрофитобентоса крымского побережья - цистозир, филлофоры и зостеры. Так, в большинстве эвтрофных районов произошло сокращение доли зрелых растений цистозир, тогда как у молодых возрастных групп она существенно возросла. Наиболее существенная деградация структуры ценопопуляций цистозир и филлофоры зарегистрирована в сублиторальной зоне.

Регистрируемая в последние годы восстановительная сукцессия климаксовых цистозировых фитоценозов наблюдается в основном в мелководной (1 - 3 м) прибрежной зоне отк-

рытых районов (у мысов Айя и Сарыч, у Карадага), а также в ряде бухт и заливов (б. Севастопольская, Каркинитский залив, Керченский пролив), где отмечено снижение антропогенной нагрузки. Основными признаками восстановительной сукцессии фитоценозов цистозир и филлофоры является увеличение их видового разнообразия, восстановление монодоминантной структуры, значительное возрастание доли видов-эдификаторов при почти двукратном снижении доли видов нижнего яруса и эпифитной синузии в общей биомассе фитоценоза.

4.4. Флористическая характеристика морских акваторий объектов природно-заповедного фонда региона Севастополя

Несмотря на высокую степень изученности макрофитобентоса крымского побережья, сведения о флоре эталонных экосистем,

которые представляют объекты природно-заповедного фонда (ПЗФ), малочисленны. Из 158 объектов ПЗФ, находящихся на

полуострове, 35 (22.1 %) имеют охраняемые морские акватории.

В регионе Севастополя расположено 11 объектов ПЗФ, шесть из которых принадлежат к прибрежным аквальному комплексам (ПАК) и включают значительную часть морской акватории. Обобщенные данные о флористическом разнообразии морских объектов ПЗФ Крыма и региона Севастополя до последнего времени отсутствовали. На основе анализа оригинальных, архивных и литературных данных за последние 30 лет впервые проведена оценка флористического разнообразия макрофитов заповедных объектов региона Севастополя, таких как общезоологический заказник "Бухта Казачья", заказник "Мыс Айя", ПАК у мысов Лукулл, Сарыч, Фиолент, а также у Херсонесского историко-археологического заповедника [25].

Макрофиты охраняемых акваторий представлены 133 видами водорослей (33 вида зеленых, 37 бурых и 63 красных) и 4 видами

морских трав (приложение Б, табл. Б1). Среди водорослей обнаружен один эндемик Черного моря - *Eupogodon apiculatus*, а также три вида, занесенные в Красную книгу Украины, - *Dictyota dichotoma*, *Sphacelaria nana* и *Nemalion helmintoides* [30].

Общезоологический заказник "Бухта Казачья". Видовой состав макрофитов включает 77 видов, из них 22 вида зеленых, 16 бурых и 39 красных водорослей, а также 4 вида морских трав (*Zostera marina*, *Z. noltii*, *Potamogeton pectinatus* и *Ruppia cirrhosa*). Только в заказнике встречается эндемик Черного моря *Eupogodon apiculatus*, а также виды *Polysiphonia violacea*, *Rhodymenia palmetta* и *Myriotrichia clavaeformis*, не отмеченные в других заповедных районах. Здесь произрастает два вида, внесенных в Красную книгу Украины, - *Dictyota dichotoma* и *Nemalion helmintoides*. По значению коэффициента Чени акватория заказника характеризуется средней степенью загрязнения (табл. 4.27).

Таблица 4.27. Характеристика флоры водорослей и высших растений некоторых объектов ПЗФ региона Севастополя

Table 4.27. Flora of algae and marine high plants in the some Sevastopol region reserves

Флористическая характеристика объектов	I*	II	III	IV	V	VI
Количество зеленых водорослей (Chlorophyceae)	22	17	9	16	14	23
Количество бурых водорослей (Fucophyceae)	16	16	25	24	21	16
Количество красных водорослей (Rhodophyceae)	38	30	39	37	31	41
Общее количество макрофитов	76	63	73	77	66	80
Число краснокнижных видов	2	2	-	3	1	-
Значения коэффициента Чени	3.75	2.94	1.92	2.21	2.14	4.0

* - I – заказник "Бухта Казачья"; II – заказник "Мыс Айя"; III - ПАК у мыса Лукулл; IV - ПАК у мыса Сарыч; V - ПАК у мыса Фиолент; VI - ПАК у Херсонесского историко-археологического заповедника

Заказник "Мыс Айя". Общее количество видов макрофитов - 63, среди них 17 видов зеленых, 16 бурых и 30 красных водорослей. Из краснокнижных видов произрастают *Sphacelaria nana* и *Nemalion helmintoides*. Все виды, обнаруженные в акватории заказника,

отмечены также и в других заповедных районах (приложение Б, табл. Б1). В целом, для заказника характерна высокая степень сохранности флоры и донной растительности, а в прибрежной мелководной зоне наблюдаются элементы восстановительной сукцессии.

ПАК у м. Лукулл. Здесь произрастает 73 вида макрофитов, среди которых 9 видов зеленых водорослей, 25 бурых и 39 красных. Эндемики и краснокнижные виды отсутствуют. Такие виды, как *Feldmannia irregularis*, *Myrionema balticum*, *Arthrocladia villosa*, *Stictyosiphon adriaticus*, *Gelidiella antipai*, *Chylocladia squarrosa* и *Lomentaria articulata*, не отмечены в других заповедных акваториях. По значению коэффициента Чени (табл. 4.27), акватория у м. Лукулл характеризуется наименьшей степенью загрязнения среди всех исследуемых объектов ПЗФ региона Севастополя.

ПАК у м. Сарыч. Видовой состав макрофитов представлен 77 видами, к которым принадлежат 16 видов зеленых, 24 бурых и 37 красных водорослей. Здесь встречается два вида (*Duetyota linearis* и *Ceramium circinatum*), не обнаруженные в других заповедных акваториях. Три вида (*Dictyota dichotoma*, *Sphacelaria nana* и *Nemalion helmintoides*) внесены в Красную Книгу Украины, из них в псевдолиторальной зоне на прибрежных валунах и камнях обильно произрастает *N. helmintoides*. Для района м. Сарыч характерна высокая степень сохранности флоры и донной растительности, а в прибрежной зоне (глубина 1 - 3 м) происходит восстановление состава и структуры цистозировых фитоценозов. По значению коэффициента Чени (табл. 4.27) акватория заказника характеризуется слабой степенью эвтрофирования.

ПАК у м. Фиолент. Макрофиты представлены 67 видами; к ним относятся 14 видов зеленых, 21 бурых и 32 красных водорослей. Только в этом заповедном районе встречаются виды *Spermatochnus paradoxus* и *Halopteris scoparia*. Из числа краснокнижных видов здесь произрастает *Nemalion helmintoides*, эндемики не обнаружены. По данным видовой состава макрофитов и значению коэффициента Чени,

акватория ПАК относится к слабоэвтрофной (приложение Б, табл. Б1; табл. 4.27).

ПАК "Херсонесский историко-археологический заповедник". Видовой состав макрофитов включает 81 вид, из них 23 вида относится к зеленым водорослям, 16 - бурым и 42 - к красным. Эндемики и краснокнижные виды отсутствуют. *Bryopsis corymbosa*, *Punctaria latifolia*, *Erythrocladia subintegra* и *Ceramium diaphanum* произрастают только в данном заповедном районе, акватория которого относится к наиболее загрязненным среди всех исследуемых объектов ПЗФ (табл. 4.27). По данным многолетних исследований донной растительности прибрежного аквального комплекса, здесь наблюдается наиболее существенная деградация донных фитоценозов, снижение нижней границы произрастания макрофитов, увеличение количества зеленых и сокращение бурых водорослей, большинство из которых являются показателями олиготрофных вод.

Сравнительный анализ видовой состава макрофитов исследуемых заповедных акваторий показал, что при возрастании количества зеленых и красных водорослей, многие виды которых предпочитают загрязненные районы, существенно повышается значения флористического коэффициента Чени, отражающего степень эвтрофности вод. По этому показателю акватории заказника "Бухта Казачья", а также у Херсонесского историко-археологического заповедника относятся к наиболее загрязненным (табл. 4.27). По сравнению с этими участками побережья, акватории у мысов Лукулл, Сарыч и Фиолент являются наименее эвтрофными, поскольку здесь количество бурых водорослей значительно выше. Кроме этого, для заказника "Мыс Айя" и ПАК у м. Сарыч, испытывающих наименьшую антропогенную нагрузку, характерна высокая степень сохранности сообществ макрофитобентоса, тогда как в районе Херсонесского историко-

археологического заповедника, находящегося в селитебной зоне, степень деградации донных фитоценозов наиболее велика.

Для сохранения регионального флористического и ландшафтного разнообразия морских экосистем, восстановления их продукционного потенциала рекомендуют не только расширение сети объектов природно-заповедного фонда, но и повсеместное проведение основных мероприятий по восстановлению качества среды, сокращению объемов неочищенных стоков, снижению неконтролируемой рекреационной нагрузки [26, 27]. Одной из актуальных задач является разработка генплана и проектов детальной планировки региона Севастополя, которые должны учитывать существующую сеть ПЗФ и перспективы ее развития. Немаловажным фактором комплекса мероприятий по сохранению морских эталонных экосистем является пропаганда знаний об их научной, эстетической и средообразующей ценности. За время формирования сети ПЗФ происходили существенные изменения биоразнообразия охраняемых природных комплексов, изменялись их ценность и значение [27]. Как показал анализ результатов госконтроля соблюдения природоохранного законодательства и режима природно-заповедных территорий, а также обобщение данных комплексных научных исследований, проведенных в границах ПЗФ региона Севастополя, научная, природоохранная, рекреационная и эстетическая ценность некоторых объектов в настоящее время не отвечает ранее определенному статусу, а установленный охраняемый режим реалиям сегодняшнего дня. В связи с этим возникает необходимость срочной

разработки действенной системы мониторинга биологического разнообразия охраняемых объектов, а также своевременной информации об его изменении в границах ПЗФ. Особенную роль в рациональном природопользовании уникальных заповедных объектов играет оптимальная сбалансированность между их охраной и доступностью для развития научной и просветительской деятельности, экотуризма. Это позволит получить дополнительное финансирование, необходимое для восстановления биологического и ландшафтного разнообразия самих объектов.

В регионе Севастополя перспективным направлением развития сети ПЗФ является организация единого прибрежно-морского заповедника на базе слияния существующих заказников и ПАК от м. Сарыч до м. Херсонес. Усиление режима заповедания позволит сохранить ненарушенные морские комплексы, снизить антропогенную нагрузку на прибрежные экосистемы, что, в свою очередь, будет способствовать их дальнейшему восстановлению. Для сохранения и восстановления флористического разнообразия альгофлоры Крыма рекомендуется не только усиление режима заповедания существующих объектов ПЗФ, но и расширение их сети за счет акваторий, где сохранились слабонарушенные сообщества макрофитобентоса и проводится многолетний мониторинг состояния прибрежных экосистем.

Благодарности. Автор выражает огромную благодарность В. Г. Рябогиной за техническую помощь, оказанную при подготовке настоящей работы, а также сотрудникам отдела биотехнологий и фиторесурсов за участие в полевых экспедиционных исследованиях.

1. Александров В. В. Оценка состояния ценопопуляций *Zostera marina* L. в районе Севастополя (Черное море) // Экология моря. – 2000. - Вып. 52. – С. 26 – 30.

2. Балконская Л. А., Шпакова Т. А. Смена растительных сообществ у юго-западного Сахалина (г. Невельск – п. Садовники) / Прибрежные гидробиологические исследования: Сб. науч. тр. – М., 1999. – С. 71 – 74.

3. *Боков В. А., Драган Н. А., Кобечинская В. Г. и др.* Состояние окружающей природной среды в Крыму и его влияние на биоразнообразие / Биоразнообразие Крыма: оценка и потребности сохранения. – Матер. междунар. семинара, Гурзуф, 1997. – Киев, USAID, 1997. – С. 11 - 19.
4. *Болтачева Н. А., Мильчакова Н. А., Миронова Н. В.* Изменение бентоса в районе Каламитского залива под влиянием эвтрофирования // Экология моря. – 1999. – Вып. 49 – С. 5 - 10.
5. *Зайцев Ю. П.* Частичная экологическая реабилитация современного Черного моря. Возможные причины и следствия / Тез. доп. 1-го з'їзду гідроекологічного товариства України, Київ, 16 - 19 лист. 1993 р. – Київ, 1994. – С. 23.
6. *Зинова А. Д., Калугина-Гутник А. А.* Сравнительная характеристика флоры водорослей южных морей // Биологическая продуктивность южных морей. – Киев: Наук. думка, 1974. – С. 43 - 51.
7. *Золотарев П. Н., Литвиненко Н. М., Терентьев А. С.* Промысловый потенциал и сезонная динамика состава бентоса биоценоза филофоры в восточной части Каркинитского залива // Труды ЮГНИРО. – 1995. – 41. – С. 62 – 67.
8. *Калугина-Гутник А. А.* Фитобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.
9. *Калугина-Гутник А. А.* Изменения в донной растительности Севастопольской бухты за период с 1967 по 1977 г. // Экология моря. - 1982. – Вып. 9. – С. 48 – 62.
10. *Калугина-Гутник А. А.* Изменения видового состава фитобентоса в бухте Ласпи за период 1964 - 1983 гг. // Экология моря. –1989. – Вып. 31. – С. 7 – 11.
11. *Калугина-Гутник А. А., Куликова Н. М.* Донная растительность у западного побережья Крыма / Экология бентосных организмов. - Киев: Наук. думка, 1974. - С. 111 - 132.
12. *Клочкова Н. Г.* Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности ее формирования. – Владивосток: Дальнаука, 1995. – 292 с.
13. *Костенко Н. С.* Макрофитобентос / Карадагский природ. заповед.: Летопись природы, 1997. – Карадаг, 1998. – С. 9 – 12.
14. *Маслов И. И.* Фитобентос соленоводной акватории озера Донузлав (Крым, Украина) // Висн. Луганського держ. пед. ун-ту. Біол. науки. – 2001. – № 11(43). – С. 44 – 49.
15. *Мильчакова Н. А.* Изменения структуры zostеровых фитоценозов в районе Севастопольской бухты с 1967 по 1980 г. / Тез. докл. науч.-практ. конф., посвященной 200-летию города-героя Севастополя. - Севастополь, 1983.- С. 17 - 19.
16. *Мильчакова Н. А.* Пространственно-временная характеристика структуры фитоценозов и популяций *Zostera marina L.* В Черном море: автореф. дисс. канд. биол. наук. – Севастополь, 1988. – 20 с.
17. *Мильчакова Н. А.* Состав и распределение фитоценозов *Zostera marina L.* в некоторых бухтах Черного моря // Растительные ресурсы. – 1988. – Вып. 1. – С. 41 - 47.
18. *Мильчакова Н. А.* Многолетние изменения макрофитобентоса юго-западного побережья Крыма / Сб. трудов междунар. конф. “Открытое общество” (октябрь, 1998 г.). - Севастополь, 1998. - С. 30 - 31.
19. *Мильчакова Н. А.* Ресурсы макрофитов Черного моря: проблемы охраны и рационального использования // Экология моря. – 2001. – Вып. 71. – С. 7 - 12.
20. *Мильчакова Н. А.* Бурые водоросли Черного моря: систематический состав и распространение // Альгология. – 2002. – 12, № 3. – С. 324 – 337.
21. *Мильчакова Н. А.* О новых видах флоры макрофитов Черного моря // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 19 – 24.
22. *Мильчакова Н. А.* Систематический состав и распространение зеленых водорослей-макрофитов (*Chlorophyceae Wille s.l.*) Черного моря // Альгология. – 2003. – 13, № 1. – С. 70 – 82.
23. *Мильчакова Н. А., Александров В. В.* Донная растительность некоторых районов лимана Донузлав (Черное море) // Экология моря. – 1999. - Вып. 48. – С. 68 – 72.
24. *Мильчакова Н. А., Петров А. Н.* Морфофункциональный анализ многолетних изменений структуры цистозировых фитоценозов (бухта

- Ласпи, Черное море) // Альгология. – 2003. – 13, № 4. – С. 355-370.
25. Мильчакова Н. А., Рябогина В. Г. Флористическая характеристика морских акваторий объектов природно-заповедного фонда региона Севастополя (Черное море) // Экология моря. – 2002. – Вып. 60. – С. 5 – 11.
 26. Оценка сырьевой базы макрофитов и создание пробной партии продуктов лечебно-профилактического и косметического назначения / Научный отчет по проекту “Макрофиты”, № рег. 100/1067-97 в Министерстве науки и техники Украины. – 1997. – 102 с.
 27. Петров А. Н. Прибрежные акватории / Перспективы создания Единой природоохранной сети Крыма. – Симферополь: Крым. уч.-педагог. гос. из-во, 2002. – С.170 - 181.
 28. Реймерс Н. Ф. Природопользование. Словарь-справочник. – М.: Мысль, 1990. – 640 с.
 29. Садогурский С. Е., Белич Т. В. Современное состояние макрофитобентоса Опукского природного заповедника (Черное море) // Альгология. – 2003. – 13, № 2. – С. 185 - 203.
 30. Червона книга України. Рослинний світ. – К.: УЕ, 1996. – 608 с.
 31. Чухчин В. Д. Формирование донных биоценозов в оз. Донузлав после соединения с морем / Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 217 - 225.
 32. Milchakova N. A. Long-term changes in seaweeds of the largest Bays of the Black Sea / Proceed. 2nd European Phycological Congress (Montecatini Terme, Italy, 20-26 Sept., 1999). – 1999. – P. 35.
 33. Milchakova N. A. On the status of seagrass communities in the Black Sea // Aquatic Botany. – 1999. - 65, № 1 - 4. – P. 21 – 32.
 34. Milchakova N. A. Seagrasses of the Black, Azov, Caspian and Aral Seas / Seagrass World Atlas. – Los Angeles, California Press, 2003 (in press).
 35. Zaitsev Yu. P., Alexandrov B. G. Black Sea Biological Diversity Ukraine. — New-York: United Nations Publications. - 1998. – 351 p. (Black Sea Environmental Series, vol. 7).

Приложение А

Таблица А1. Видовой состав и распространение макрофитов по регионам Крымского побережья
Table A1. List of macroalgae of the Crimean coast of the Black Sea

Таксон	Распространение по регионам					
	Встр	I*	II	III	IV	V
1	2	3	4	5	6	7
CHLOROPHYCEAE						
Pyramimonadales Chadeffaud						
Pyramimonadaceae Korshikov						
<i>Prasinocladus</i> Kuck.						
<i>P. marinus</i> (Cienk.) Waern	P***		+)**			
Chlorococcales Marchand						
Chlorococcaceae Blackman et Tansley						
<i>Chlorochytrium</i> F. Cohn						
<i>C. cohnii</i> Wright (= <i>Chlorocystis reinhardtii</i> Gardner)	P		+			
Ulotrichales Borzi						
Chaetophoraceae Greville						
<i>Bolbocoleon</i> Pringsh.						
<i>B. piliferum</i> Pringsh.	P	+	+	+	+	
<i>Entocladia</i> Reinke						
<i>E. leptochaete</i> (Huber) Burrows (= <i>Ectochaete leptochaete</i> (Huber) Wille)	P			+	+	+
<i>E. perforans</i> (Huber) Levring	P			+	+	+
<i>E. viridis</i> Reinke	C	+	+	+	+	+
<i>E. wittrockii</i> Wille (= <i>Ectochaete wittrockii</i> (Wille) Kylin)	P		+	+	+	
<i>Epicladia</i> Reinke						
<i>E. pontica</i> Rochlina	P/Э			+		
<i>Phaeophila</i> Hauck						
<i>P. dendroides</i> (P.L. et H.M. Crouan) Batters (= <i>P. engleri</i> Reinke)	P	+	+	+	+	+
<i>Pringsheimiella</i> Hönel						
<i>P. scutata</i> (Reinke) Hönel ex Marchew.	C	+	+	+	+	+
<i>Ulvella</i> P.L. et Crouan						
<i>U. lens</i> P.L. et H.M.Crouan	P		+	+	+	+
<i>U. nadsonii</i> (Rochl.) Gallardo et al. comb. nov. (= Bas.: <i>Pseudulvella nadsonii</i> (Rochl.)	P/Э			+		
Ulotrichaceae Kütz.						
<i>Ulothrix</i> Kütz.						
<i>U. flacca</i> (Dillw.) Thur.(= <i>U. pseudoflacca</i> Wille)	P	+				+
<i>U. implexa</i> (Kütz.) Kütz.	P	+	+	+	+	
Acrosiphonales Jónsson						
Acrosiphoniaceae Jónsson						
<i>Urospora</i> Aresch.						
<i>U. penicilliformis</i> (Roth) Aresch.	C	+	+	+	+	+
<i>Spongomorpha</i> Kütz.						
<i>S. aeruginosa</i> (L.) Hoek (= <i>S. lanosa</i> (Roth) Kütz., <i>S. uncialis</i> (O. F. Müller) Kütz.)	P				+	
<i>S. arcta</i> (Dillw.) Kütz. (= <i>Acrosiphonia centralis</i> (Lyngb.) Kjellm.)	P	+	+		+	

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
Ulvales Blackman et Tansley						
Monostromataceae Kunieda						
<i>Blidingia</i> Kylin						
<i>B. minima</i> (Näg. ex Kütz.) Kylin	P		+	+		+
<i>Gomontia</i> Born. et Flah.						
<i>G. polyrhiza</i> (Lagerh.) Born. et Flah.	P	+	+			
Ulvaceae Lamour. ex Dumort.						
<i>Capsosiphon</i> Gobi						
<i>C. fulvescens</i> (C. Ag.) Setch. et Gardn.	P			+	+	
<i>Enteromorpha</i> Link						
<i>E. ahlneri</i> Bliding	P		+		+	+
<i>E. clathrata</i> (Roth) Grev.	C	+	+	+	+	+
<i>E. compressa</i> (L.) Nees	B	+	+	+	+	+
<i>E. flexuosa</i> (Wulf.) J. Ag.	C	+	+	+	+	+
<i>E. intestinalis</i> (L.) Nees	B	+	+	+	+	+
<i>E. linza</i> (L.) J. Ag.	B	+	+	+	+	+
<i>E. maeotica</i> Pr. - Lavr.	P/Э	+		+		
<i>E. muscoides</i> (Clemente) Cremades (= <i>E. crinita</i> (Roth) J. Ag.)	P	+				
<i>E. prolifera</i> (O. F. Müller) J. Ag.	P	+	+	+	+	+
<i>Ulva</i> L.						
<i>U. rigida</i> C. Ag.	B	+	+	+	+	+
Cladophorales Haeckel						
Cladophoraceae Wille						
<i>Chaetomorpha</i> Kütz.						
<i>C. aerea</i> (Dillw.) Kütz.	C	+	+	+	+	+
<i>C. crassa</i> (C.Ag.) Kütz.	P		+	+	+	+
<i>C. gracilis</i> Kütz.	P		+	+	+	+
<i>C. linum</i> (O.F. Müller) Kütz. (= <i>C. chlorotica</i> (Mont.) Kütz.)	C	+	+	+	+	+
<i>C. mediterranea</i> (Kütz.) Kütz.						
var. <i>mediterranea</i> (= <i>C. capillaris</i> (Kütz.) Bórg. var. <i>capillaris</i>)	P	+	+	+	+	+
<i>Cladophora</i> Kütz.						
<i>C. albida</i> (Nees) Kütz.	C	+	+	+	+	+
<i>C. coelothrix</i> Kütz.	P			+	+	+
<i>C. dalmatica</i> Kütz.	B	+	+	+	+	+
<i>C. echinus</i> (Bias.) Kütz.	P	+	+	+		
<i>C. laetevirens</i> (Dillw.) Kütz.	B	+	+	+	+	+
<i>C. liniformis</i> Kütz.	P		+	+	+	
<i>C. sericea</i> (Huds.) Kütz.	P	+	+	+	+	+
<i>C. sivashensis</i> C. Meyer	P		+	+	+	+
<i>C. vadorum</i> (Aresch.) Kütz.	P	+	+	+	+	+
<i>C. vagabunda</i> (L.) Hoek	B	+	+	+	+	+
<i>Cladophoropsis</i> Bórg.						
<i>C. membranacea</i> (Hofm. Bang ex C. Ag.) Bórg.	P		+	+	+	+
<i>Rhizoclonium</i> Kütz.						
<i>R. tortuosum</i> (Dillw.) Kütz. (= <i>R. implexum</i> (Dillw.) Kütz.)						
<i>R. riparium</i> (Roth) Harv.)	P	+	+	+	+	
Siphonocladaceae Schmitz						
<i>Siphonocladus</i> Schmitz						

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>S. pusillus</i> (C. Ag. ex Kütz.) Hauck	P		+			
Bryopsidales Schaffner						
Bryopsidaceae Bory						
<i>Bryopsis</i> Lamour.						
<i>B. adriatica</i> (J.Ag.) Menegh.	P	+		+		
<i>B. corymbosa</i> J.Ag.	P		+	+	+	
<i>B. duplex</i> De Not. (= <i>B. balbisiana</i> Lamour.)	P	+	+			
<i>B. hypnoides</i> Lamour.	C	+	+	+	+	+
<i>B. plumosa</i> (Huds.) C. Ag.	B	+	+	+	+	+
Codiaceae Kütz.						
<i>Codium</i> Stackh.						
<i>C. vermilara</i> (Olivi) Delle Chiaje	B	+	+	+		+
Derbesiaceae Hauck						
<i>Pedobesia</i> MacRaidl et Womersley						
<i>P. lamourouxii</i> (J. Ag.) J. Feldm. et al. (= <i>Derbesia lamourouxii</i> (J. Ag.) Sol.)	P		+	+		
Phyllosiphonaceae Frank						
<i>Ostreobium</i> Born. et Flah.						
<i>O. quekettii</i> Born. et Flah.	P	+	+			
Количество видов Chlorophyceae:		35	45	45	41	34
FUCOPHYCEAE						
Ectocarpales Setchell et Gardner						
Ectocarpaceae C. Ag.						
<i>Acinetospora</i> Bornet						
<i>Acinetospora crinita</i> (Carmich. ex Harv.) Sauv.	P		+			+
<i>Ectocarpus</i> Lyngb.						
<i>E. arabicus</i> Fig. et De Not.	C	+	+	+	+	+
<i>E. caspicus</i> Henckel	P			+		
<i>E. fasciculatus</i> Harv.	C	+	+	+	+	+
<i>E. siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb. (= <i>E. confervoides</i> Le Jolis)	C	+	+	+	+	+
var. <i>dasycarpus</i> (Kuck.) Gallardo (= <i>E. dasycarpus</i> Kuck.)	P			+	+	
var. <i>hiemalis</i> (Crouan ex Kjellm.) Gallardo (= <i>E. hiemalis</i> (Crouan ex Kjellm.) Kjellm.)	P	+				
var. <i>penicillatus</i> C. Agardh (= <i>E. penicillatus</i> (C. Ag.) Kjellm.)	P		+	+		
<i>Feldmannia</i> Hamel						
<i>F. caespitula</i> (J. Ag.) Knoep.-Pég.						
var. <i>lebelii</i> (Aresch. ex Crouan) Knoep.-Pég. (= <i>F. lebelii</i> (Aresch. ex Crouan) Hamel)	P	+	+	+	+	
<i>F. irregularis</i> (Kütz.) Hamel	B	+	+	+	+	+
<i>F. paradoxa</i> (Mont.) Hamel	P			+	+	
<i>Phaeostroma</i> Kuck.						
<i>P. bertholdii</i> Kuck.	P			+	+	
<i>Pilayella</i> Bory						
<i>P. littoralis</i> (L.) Kjellm.	P	+				+
<i>Streblonema</i> Pringsheim						
<i>S. effusum</i> Kylin (= <i>Entonema effusum</i> (Kylin) Kylin)	P			+	+	+
<i>S. oligosporum</i> Strömfelt (= <i>Entonema oligosporum</i> (Strömfelt) Kylin)	P	+	+		+	+

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>S. parasiticum</i> (Sauv.) De Toni (= <i>Entonema parasiticum</i> (Sauv.) Hamel)	P			+	+	+
<i>S. sphaericum</i> (Derb. et Sol.) Thur.	P		+		+	
<i>S. tenuissimum</i> Hauck	P			+		
Ralfsiaceae Farlow						
<i>Pseudolithoderma</i> Sved.						
<i>P. extensum</i> (Crouan) Lund.	P	+				
<i>Ralfsia</i> Berkeley						
<i>R. verrucosa</i> (Aresch.) J. Ag.	B	+	+	+	+	+
Chordariales Setchell et Gardner						
Chordariaceae Grev.						
<i>Cladosiphon</i> Kütz.						
<i>C. contortus</i> (Thur.) Kylin	P	+	+	+	+	+
<i>C. mediterraneus</i> Kütz.	P			+		
<i>Eudesme</i> J. Agardh						
<i>E. virescens</i> (Carmich. ex Berk.) J. Ag.	P	+	+	+	+	+
<i>Liebmannia</i> J. Ag.						
<i>L. leveillei</i> J. Ag.	P			+		
Corynophlaeaceae Oltmanns						
<i>Corynophlaea</i> Kütz.						
<i>C. flaccida</i> (C. Ag.) Kütz.	C	+	+	+	+	
<i>C. umbellata</i> (C. Ag.) Kütz.	B	+	+	+	+	+
<i>Cylindrocarpus</i> Crouan						
<i>C. microscopicus</i> Crouan	P			+		
<i>Leathesia</i> S. F. Gray						
<i>Leathesia difformis</i> (L.) Aresch.	P	+	+	+		
<i>Myriactula</i> Kuntze						
<i>M. arabica</i> (Kütz.) J. Feldm.	P			+	+	
<i>M. rivulariae</i> (Suhr) J. Feldm.	C	+	+	+	+	+
Elachistaceae Kjellm.						
<i>Elachista</i> Duby						
<i>E. fucicola</i> (Vellay) Aresch.	P		+			
<i>E. scutulata</i> (Sm.) Duby	P			+		
Myrionemataceae Nägeli						
<i>Myrionema</i> Grev.						
<i>M. balticum</i> (Reinke) Foslie	P	+	+	+	+	
<i>M. orbiculare</i> J. Ag. (= <i>Ascocyclus magnusii</i> (Sauv.), <i>M. magnusii</i> (Sauv.) Loiseaux, <i>M. seriatum</i> (Reinke) Kylin, <i>Ascocyclus orbicularis</i> (J. Ag.) Magnus)	P			(+)		+
<i>M. strangulans</i> Grev.	P			+		
Spermatochneaceae Kjellm.						
<i>Spermatochneus</i> (Kütz.)						
<i>S. paradoxus</i> (Roth) Kütz.	P	+	+	+	+	+
<i>Stilophora</i> J. Ag.						
<i>S. rhizodes</i> (Turn.) J. Ag.	B	+	+	+	+	+
<i>S. tuberculosa</i> (Hornem.) Reinke	C	+	+	+	+	
Sporochneales Sauv.						
Sporochneaceae Grev.						

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Nereia</i> Zanard.						
<i>N. filiformis</i> (J. Ag.) Zanard.	B	+	+	+	+	+
Dictyosiphonales Setchell et Gardner						
Arthrocladiaceae Chauv.						
<i>Arthrocladia</i> Duby						
<i>A. villosa</i> (Huds.) Duby	C	+	+	+	+	+
Giraudiaceae Hamel ex J. Feldm.						
<i>Giraudia</i> Derb. et Sol.						
<i>G. sphaclarioides</i> Derb. et Sol.	C	+	+	+	+	+
Myriotrichiaceae Kjellm.						
<i>Myriotrichia</i> Harv.						
<i>M. clavaeformis</i> Harv.(= <i>M. repens</i> Hauck)	P		+	+	+	+
Punctariaceae (Thur.) Kjellm.						
<i>Asperococcus</i> Lamour.						
<i>A. bullosus</i> Lamour.	P	+	+	+		
<i>Punctaria</i> Grev.						
<i>P. latifolia</i> Grev.	P		+		+	
<i>P. plantaguinea</i> (Roth) Grev.	P		+			
<i>P. tenuissima</i> (C. Ag.) Grev. (= <i>Desmotrichum undulatum</i> (J. Ag.) Reinke)	P	+	+	+	+	+
Striariaceae Kjellm.						
<i>Stictyosiphon</i> Kütz.						
<i>S. adriaticus</i> Kütz.	C	+	+	+	+	+
<i>S. soriferus</i> (Reinke) Rosenv.	P			+		
<i>Striaria</i> Grev.						
<i>S. attenuata</i> (Grev.) Grev.	C	+	+	+	+	+
Scytosiphonales Feldm.						
Scytosiphonaceae Farlow						
<i>Petalonia</i> Derb. et Sol.						
<i>P. zosterifolia</i> (Reinke) Kuntze	P			+		
<i>Scytosiphon</i> C. Ag.						
<i>S. simplicissimus</i> (Clemente) Cremades (= <i>S. lomentaria</i> (Lyngb.) Link.)	B	+	+	+	+	+
Cutleriales Kjellm.						
Cutleriaceae Hauck						
<i>Zanardinia</i> Nardo ex Crouan						
<i>Z. prototypus</i> (Nardo) Nardo	B	+	+	+	+	+
Sphaclariales Oltmanns						
Choristocarpaceae Kjellm.						
<i>Choristocarpus</i> Zanard.						
<i>C. tenellus</i> (Kütz.) Zanard.	P		+	+	+	
Cladostephaceae Oltmanns						
<i>Cladostephus</i> C. Ag.						
<i>C. spongiosus</i> (Huds.) C. Ag.	P			+	+	
f. <i>verticillatus</i> (Lightf.) Prud'homme van Reine (= <i>C. verticillatus</i> (Lightf.) C. Ag.)	B	+	+	+	+	+
Sphaclariaceae Decaisne emend. Oltmanns						
<i>Sphaclaria</i> Lyngb.						

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>S. cirrosa</i> (Roth) C. Ag.	B	+	+	+	+	+
<i>S. nana</i> Näg. ex Kütz. (= <i>S. saxatilis</i> (Kuck.) Sauv.)	C	+		+	+	
Stypocaulaceae Oltmanns						
<i>Halopteris</i> Kütz.						
<i>H. scoparia</i> (L.) Sauv. (= <i>Stypocaulon scoparium</i> (L.) Kütz.)	C	+	+	+		
Dictyotales Kjellm.						
Dictyotaceae Lamour. ex Dumortier						
<i>Dictyota</i> Lamour.						
<i>D. dichotoma</i> (Huds.) Lamour.	C	+	+	+	+	+
<i>D. linearis</i> (C. Ag.) Grev.	P	+	+	+	+	+
<i>Dilophus</i> J. Ag.						
<i>D. fasciola</i> (Roth) Howe	B	+	+	+	+	+
<i>D. repens</i> (J. Ag.) J. Ag. (= <i>D. fasciola</i> var. <i>repens</i> (J. Ag.) J. Feldm.)	B		+	+		
<i>D. spiralis</i> (Mont.) Hamel	P	+	+	+	+	
<i>Padina</i> Adanson						
<i>P. pavonica</i> (L.) Lamour.	B	+	+	+	+	+
Fucales Kylin						
Cystoseiraceae Kütz.						
<i>Cystoseira</i> C. Ag.						
<i>C. barbata</i> C. Ag.						
var. <i>barbata</i>						
f. <i>flaccida</i> (Kütz.) Woronich.	B	+	+	+	+	+
f. <i>aurantia</i> (Kütz.) Giaccone (= f. <i>repens</i> Zinova et Kalugina)	B		+			
<i>C. crinita</i> (Desf.) Bory	B	+	+	+	+	+
Количество видов Fucophyceae:		39	44	54	43	31
RHODOPHYCEAE						
Goniotrichales Skuja						
Goniotrichaceae (Rosenv.) Smith						
<i>Asterocytis</i> Gobi						
<i>A. ramosa</i> (Thw.) Gobi	P	+	+	+		+
<i>A. wolleana</i> (Hansg.) Lagerh.	P		+			
<i>Goniotrichum</i> Kütz.						
<i>G. elegans</i> (Chauv.) Zanard.	P	+	+	+	+	+
Bangiales Schmitz						
Erythrotrichiaceae (Rosenv.) Smith						
<i>Erythrocladia</i> Rosenv.						
<i>E. subintegra</i> Rosenv.	P		+	+	+	+
<i>Erythrotrichia</i> Aresch.						
<i>E. carnea</i> (Dillw.) J. Ag.	C	+	+	+	+	+
<i>E. bertholdii</i> Batt.	P	+	+	+		
<i>E. investiens</i> (Zanard.) Born.	P	+	+	+	+	+
<i>E. reflexa</i> (Crouan) Thur.	P	+	+	+	+	
Bangiaceae (S. F. Gray) Näg.						
<i>Bangia</i> Lyngb.						
<i>B. fuscopurpurea</i> (Dillw.) Lyngb.	B	+	+	+	+	+
<i>Porphyra</i> Ag.						
<i>P. leucosticta</i> Thur.	B	+	+	+	+	+

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Conchocelis</i> Batt.						
<i>C. rosea</i> Batt.	B	+))	+))	+))		+))
Nemalionales Schmitz						
Acrochaetiaceae (Hamel) Fritsch						
<i>Kylinia</i> Rosenv.						
<i>K. microscopica</i> (Näg.) Kylin	P	+))		+))	+))	
<i>K. parvula</i> (Kylin) Kylin	P		+	+	+	
<i>K. battersiana</i> (Hamel) Kylin	P		+))			+
<i>K. hallandica</i> (Kylin) Kylin					+	
<i>K. humilis</i> (Rosenv.) Papenf.	P			+))	+))	+
<i>K. secundata</i> (Lyngb.) Papenf.	C	+))	+	+	+	+))
<i>K. virgatula</i> (Harv.) Papenf.	B	+	+	+	+	+))
<i>Acrochaetium</i> Näg.						
<i>A. thuretii</i> (Born.) Coll. et Herv.	C		+	+	+	+
<i>A. daviesii</i> (Dillw.) Näg.	P			+	+	+
<i>A. savianum</i> (Menegh.) Näg.	P			+))	+))	+
<i>Rhodochorton</i> Näg.						
<i>Rh. penicilliforme</i> (Kjellm.) Rosenv.	P	+))	+	+))	+	+))
<i>Rh. purpureum</i> (Lightf.) Rosenv.	P	+	+	+	+	+))
<i>Rh. velutinum</i> (Hauck) Hamel	P			+))		+
<i>Audouinella</i> Bory						
<i>A. membranacea</i> (Magn.) Papenf.	P	+))	+	+))	+	+))
Helminthocladiaceae J. Ag.						
<i>Nemalion</i> Targ.-Tozz.						
<i>N. helmintoides</i> (Vell.) Batt.	B	+))	+	+	+	
<i>Helminthora</i> J. Ag.						
<i>H. divaricata</i> (Ag.) J. Ag.	P			+))		
Gelidiales Kylin						
Gelidiaceae Kütz.						
<i>Gelidium</i> Lamour.						
<i>Gelidium crinale</i> (Turn.) Lamour.	B	+))	+	+	+	+))
<i>G. latifolium</i> (Grev.) Born. et Thur.	B	+	+	+	+	+))
<i>Pterocladia</i> J. Ag.						
<i>P. pinnata</i> (Huds.) Papenf.	P			+))	+))	
<i>Gelidiella</i> Feldm. et Hamel						
<i>G. antipai</i> Celan	P/Э	+))	+	+))	+	
Cryptonemiales Schmitz						
Squamariaceae J. Ag.						
<i>Peyssonnelia</i> (Grev.) J. Ag.						
<i>P. rubra</i> (Grev.) J. Ag.	B	+	+	+	+	+))
<i>P. dubyi</i> Crouan	C	+	+	+))	+	+))
Hildenbrandtiaceae (Trev.) Rabenh.						
<i>Hildenbrandtia</i> Nardo						
<i>H. prototypus</i> Nardo	P	+))	+))	+))	+	+))
Corallinaceae Lamour.						
<i>Phymatolithon</i> Foslie						
<i>P. polymorphum</i> (L.) Foslie	P			+))	+))	+

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Lithothamnion</i> Phil.						
<i>L. lenormanni</i> (Aresch.) Foslie	B	+	+	+	+	
<i>Epilithon</i> Heydr.						
<i>E. membranaceum</i> (Esp.) Heydr.	B		+	+	+	+
<i>Dermatolithon</i> Foslie						
<i>D. cystoseirae</i> (Hauck) Huvé	B	+	+	+	+	+
<i>D. pustulatum</i> (Lamour.) Foslie	P		+		+	
<i>Fosliella</i> Lamour.						
<i>F. farinosa</i> Lamour. (Howe) (= <i>Melobesia farinosa</i> Lamour.)	B	+	+	+	+	+
<i>Pneophyllum</i> Kütz.						
<i>P. confervicola</i> (Kütz.) Chamberlain (= <i>Melobesia minutula</i> Foslie)	P	+	+	+	+	+
<i>P. fragile</i> Kutz. (= <i>Melobesia lejolisii</i> Rosanoff)	C	+	+	+	+	+
<i>Choreonema</i> Schmitz						
<i>C. thuretii</i> (Born.) Schmitz	P		+			
<i>Corallina</i> L.						
<i>C. officinalis</i> L.	B	+	+	+	+	+
<i>C. mediterranea</i> Aresch.	B	+	+	+	+	+
<i>C. granifera</i> Ell. et Soland.	C	+	+	+	+	+
<i>Jania</i> L. Lamour.						
<i>J. rubens</i> (L.) Lamour.	B	+	+	+	+	+
Grateloupiaceae Schmitz						
<i>Grateloupia</i> Ag.						
<i>G. dichotoma</i> J. Ag.	B		+	+	+	
Gigartinales Schmitz						
Cruoriaceae Kylin						
<i>Cruoriopsis</i> Dufour						
<i>C. rosenvingii</i> Børg.	C	+	+	+	+	
Gracilariaceae (Näg.) J. Ag.						
<i>Gracilaria</i> Grev.						
<i>G. verrucosa</i> (Huds.) Papenf.	B	+	+	+	+	+
<i>G. dura</i> (Ag.) J. Ag.	C	+	+	+	+	+
Sphaerococcaceae Dum.						
<i>Sphaerococcus</i> Stackh.						
<i>S. coronopifolius</i> (Good. et Wood.) Stackh.	P			+		
Furcellariaceae Grev.						
<i>Furcellaria</i> Lamour.						
<i>F. fastigiata</i> (Huds.) Lamour.	P			+		
Rhodophyllidaceae (J. Ag.) Schmitz						
<i>Cystoclonium</i> Kütz.						
<i>C. purpureum</i> (Huds.) Batt.	P			+		
Hypneaceae J. Ag.						
<i>Hypnea</i> Lamour.						
<i>H. musciformis</i> (Wulf.) Lamour.	P			+		
Phylloporaceae Näg.						
<i>Phyllophora</i> Grev.						
<i>Ph. brodiaei</i> (Turn.) J. Ag.	B					+
<i>Ph. nervosa</i> (DC.) Grev.	B	+	+	+	+	+
<i>Ph. traillii</i> Holm. ex Batt.	P	+	+	+		

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
Gigartinales Bory						
<i>Gigartina</i> Stackh.						
<i>G. acicularis</i> (Wulf.) Lamour.	P			+) +	+	
<i>G. teedii</i> (Roth) Lamour.	P			+) +	+	
Rhodymeniales Schmitz						
Rhodymeniaceae Näg.						
<i>Rhodymenia</i> Grev.						
<i>Rh. palmetta</i> (Esp.) Grev.	P		+			
Champiaceae Kütz.						
<i>Lomentaria</i> Lyngb.						
<i>L. articulata</i> (Huds.) Lyngb.	P	+) +	+			+
<i>L. clavellosa</i> (Turn.) Gail.	C	+	+	+) +	+	+) +
<i>L. uncinata</i> Menegh.	P		+) +	+) +	+) +	
<i>L. compressa</i> (Kütz.) Kylin	P		+) +		+	
<i>L. firma</i> (J. Ag.) Kylin	P			+) +	+) +	
<i>Chylocladia</i> Grev.						
<i>Ch. squarrosa</i> (Kütz.) Le Jolis	P	+) +	+	+		
<i>Ch. reflexa</i> (Chauv.) Lenorm.	P			+	+	
Ceramiaceae Dumort.						
<i>Antithamnion</i> Nägeli						
<i>A. cruciatum</i> (C. Ag.) Nägeli	C	+	+	+	+	+) +
<i>A. tenuissimum</i> (Hauck) Schiffn.	P	+) +	+) +	+) +		
<i>Callithamnion</i> Lyngb.						
<i>C. corymbosum</i> (Sm.) Lyngb.	B	+	+	+	+	+) +
<i>C. granulatum</i> (Ducluz.) C. Ag.	P		+) +	+	+	+
<i>Ceramium</i> Roth						
<i>C. ciliatum</i> (J. Ellis) Ducluz.	B	+	+	+	+	+) +
<i>C. circinatum</i> (Kütz.) J. Ag.	C	+	+) +	+	+	+) +
<i>C. deslongchampsii</i> Chauv. ex Duby (= <i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth var. <i>strictum</i> (Kütz.) Feldm.-Maz., <i>C. strictum</i> (Kütz.) Rabenh. nom. illeg.)	B	+	+	+	+	+) +
<i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth (= <i>C. tenuissimum</i> (Roth) Aresch. nom. illeg.)	B	+	+	+	+	+) +
<i>C. rubrum auctorum</i> (= <i>C. arborescens</i> J. Ag., <i>C. pedicellatum</i> (J. Ag.) J. Ag.)	B	+	+	+	+	+) +
<i>C. secundatum</i> Lyngb.	P		+) +	+	+) +	
<i>C. siliquosum</i> (Kütz.) Maggs et Hommers.						
var. <i>siliquosum</i> (= <i>C. diaphanum</i> var. <i>diaphanum</i> G. Feldm.)	B	+	+	+	+	+
var. <i>elegans</i> (Roth) G. Furnari (= <i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth, var. <i>elegans</i> (Roth) Roth, <i>C. elegans</i> (Roth) Ducluz)	B	+	+	+) +	+	+) +
<i>Compsothamnion</i> Nägeli						
<i>C. gracillimum</i> De Toni	P		+) +		+	
<i>Halurus</i> Kütz.						
<i>H. flosculosus</i> (J. Ellis) Maggs et Hommers.						
var. <i>flosculosus</i> (= <i>Griffithsia flosculosa</i> (J. Ellis) Rupr.)	P			+) +		
<i>Lejolisia</i> Bornet						
<i>L. mediterranea</i> Bornet	P			+) +		

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Pterothamnion</i> Nägeli						
<i>P. plumula</i> (J. Ellis) Nägeli						
subsp. <i>plumula</i> (= <i>Antithamnion plumula</i> (J. Ellis) Thur)	C	+	+	+	+	+
<i>Seirospora</i> Harv.						
<i>S. interrupta</i> (Sm.) F. Schmitz	P			+		
<i>Spermothamnion</i> Aresch.						
<i>S. strictum</i> (C. Ag.) Ardiss.	C	+	+	+	+	+
Delesseriaceae Bory						
<i>Apoglossum</i> J. Ag.						
<i>A. ruscifolium</i> (Turner) J. Ag.	B	+	+	+	+	+
<i>Hypoglossum</i> Kütz.						
<i>H. hypoglossoides</i> (Stackh.) Collins et Harv. (= <i>H. woodwardii</i> Kütz.)	P		+	+	+	
<i>Nitophyllum</i> Grev.						
<i>N. punctatum</i> (Stackh.) Grev.	C	+	+	+	+	
Dasyaceae Kütz.						
<i>Dasya</i> C. Ag.						
<i>D. baillouviana</i> (S. G. Gmel.) Mont. (= <i>D. elegans</i> G. Martens,	B	+	+	+	+	+
<i>D. pedicellata</i> (C. Ag.) C. Ag.)						
<i>D. hutchinsiae</i> Harv. (= <i>D. arbuscula sensu</i> Harv.)	P		+			
<i>Eupogodon</i> Kütz.						
<i>E. apiculatus</i> (C. Ag.) P. C. Silva (= <i>Dasyopsis apiculata</i> (C. Ag.)	C/Э	+	+			+
Zinova)						
<i>Heterosiphonia</i> Mont.						
<i>H. plumosa</i> (J. Ellis) Batters	P		+			
Rhodomelaceae Aresch.						
<i>Alsidium</i> C. Ag.						
<i>A. corallinum</i> C. Ag.	P		+			
<i>Chondria</i> C. Ag.						
<i>C. capillaris</i> (Huds.) M. J. Wynne (= <i>C. tenuissima</i> C. Ag.)	B	+	+	+	+	+
<i>C. dasyphylla</i> (Wood.) C. Ag.	C	+	+	+	+	+
<i>Chondrophyucus</i> (Tokida et Saito) Garbary et J. Harper						
<i>C. paniculatus</i> (C. Ag.) G. Furnari (= <i>Laurencia paniculata</i> (C. Ag.)	C	+	+	+	+	+
J. Ag.)						
<i>C. papillosus</i> (C. Ag.) Garbary et J. Harper (= <i>Laurencia papillosa</i>	B	+	+	+	+	
(C. Ag.) Grev.)						
<i>Dipterosiphonia</i> F. Schmitz et Falkenb.						
<i>D. rigens</i> (Schousb. ex C. Ag.) Falkenb.	P		+	+		+
<i>Herposiphonia</i> Nägeli						
<i>H. secunda</i> (C. Ag.) Ambronn						
f. <i>tenella</i> (C. Ag.) M. J. Wynne (= <i>H. tenella</i> (C. Ag.) Ambronn)	P			+		
<i>Laurencia</i> J. V. Lamour.						
<i>L. coronopus</i> J. Ag.	B	+	+	+	+	+
<i>L. obtusa</i> (Huds.) J. V. Lamour.	B	+	+	+	+	+
<i>L. radicans</i> (Kütz.) Kütz.	P	+	+	+		
<i>Lophosiphonia</i> Falkenb.						
<i>L. obscura</i> (C. Ag.) Falkenb.	C	+	+	+	+	+
<i>L. reptabunda</i> (Suhr) Kylin	C	+	+	+	+	+
<i>Osmundea</i> Stackh.						

Макрофитобентос

Продолжение табл. А1

Table A1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>O. truncata</i> (Kütz.) K. W. Nam et Maggs (= <i>L. pinnatifida</i> (Huds.) Lamour., <i>L. truncata</i> Kütz.)	C	+	+	+	+	
<i>Polysiphonia</i> Grev.						
<i>P. breviarticulata</i> (C. Ag.) Zanard.	P	+	+	+	+	
<i>P. brodiei</i> (Dillw.) Spreng.	P					+
<i>P. denudata</i> (Dillw.) Grev. ex Harv. (= <i>P. variegata</i> (C. Ag.) Zanard.)	B	+	+	+	+	+
<i>P. elongata</i> (Huds.) Spreng.	B	+	+	+	+	+
<i>P. fibrillosa</i> (Dillw.) Spreng. (= <i>P. spinulosa</i> Grev.)	P	+	+	+	+	+
<i>P. fucoides</i> (Huds.) Grev. (= <i>P. nigrescens</i> (Huds.) Grev., <i>P. violacea</i> (Roth) Spreng.)	P		+	+	+	+
<i>P. opaca</i> (C. Ag.) Moris et De Not.	B	+	+	+	+	+
<i>P. sanguinea</i> (C. Ag.) Zanard.	P		+	+		+
<i>P. subulifera</i> (C. Ag.) Harv.	B	+	+	+	+	+
<i>Pterosiphonia</i> Falkenb.						
<i>P. pennata</i> (C. Ag.) Sauv.	P			+		
Количество видов Rhodophyceae:		70	91	100	85	70
Всего видов Chlorophyceae, Fucophyceae, Rhodophyceae:		144	180	199	169	135

* - I – Западный Крым; II - Севастопольский регион; III – ЮБК; IV- Карадаг; V – Прикерченский регион;

** +) – по [8]; *** P – редкие виды, C – сопутствующие виды, B – ведущие виды, Э – эндемики.

Приложение Б

Таблица Б1. Видовой состав водорослей-макрофитов объектов природно-заповедного фонда региона Севастополя

Table B1. List of the macroalgae of the Sevastopol region reserves

Таксон	Объекты ПЗФ					
	I*	II	III	IV	V	VI
1	2	3	4	5	6	7
CHLOROPHYCEAE						
Chlorococcales Marchand						
Chlorococcaceae Blackman et Tansley						
<i>Chlorochytrium cohnii</i> Wright (= <i>Chlorocystis reinhardtii</i> Gardn.)	+					
Ulothrichales Borzi						
Chaetophoraceae Greville						
<i>Bolbocoleon piliferum</i> Pringsh.	+	+		+		
<i>Entocladia viridis</i> Reinke	+		+	+	+	+
<i>Entocladia wittrockii</i> Wille (= <i>Ectochaete wittrockii</i> (Wille) Kylin)					+	
<i>Phaeophila dendroides</i> (P. L. et H. M. Crouan) Batters	+					
<i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Höhnelt ex Marchew.	+	+		+	+	+
<i>Ulvella lens</i> P. L. et Crouan	+				+	+
Ulotrichaceae Kütz.						
<i>Ulothrix implexa</i> (Kütz.) Kütz.		+		+		
Acrosiphonales Jonsson						
Acrosiphoniaceae Aresch.						
<i>Spongomorpha arcta</i> (Dillw.) Kütz. (= <i>Acrosiphonia centralis</i> (Lyngb.) Kjellm.)	+				+	+

Макрофитобентос

Продолжение табл. Б1

Table Б1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
Ulvaceae Lamour. ex Dumont.						
<i>Enteromorpha compressa</i> (L.) Nees			+			+
<i>E. flexuosa</i> (Wulf.) J. Ag.		+				
<i>E. intestinalis</i> (L.) Nees		+		+		+
<i>E. linza</i> (L.) J. Ag.		+	+	+	+	+
<i>E. prolifera</i> (O. F. Müller) J. Ag.		+				
<i>Ulva rigida</i> C. Ag.	+	+	+	+	+	+
Cladophorales Haeckel						
Cladophoraceae Wille						
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillw.) Kütz.	+	+	+	+	+	+
<i>C. chlorotica</i> (Mont.) Kütz.	+					+
<i>C. crassa</i> (C. Ag.) Kütz.	+	+		+		+
<i>C. gracilis</i> Kütz.						+
<i>C. linum</i> (O. F. Müller) Kütz.	+	+		+	+	+
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kütz.	+	+	+	+	+	+
<i>C. dalmatica</i> Kütz.	+		+			
<i>C. echinus</i> (Bias.) Kütz.					+	
<i>C. laetevirens</i> (Dillw.) Kütz.	+	+	+	+	+	+
<i>C. sericea</i> (Huds.) Kütz.	+					+
<i>C. vadorum</i> (Aresch.) Kütz.	+	+				+
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Hofm. Bang ex C. Ag.) Bórg.						+
<i>Rhizoclonium tortuosum</i> (Dillw.) Kütz. (= <i>R. implexum</i> (Dillw.) Kütz., <i>R. riparium</i> (Roth) Harv.)	+			+		+
Bryopsidales Schaffner						
Bryopsidaceae Bory						
<i>Bryopsis corymbosa</i> J. Ag.						+
<i>B. hypnoides</i> Lamour.	+	+		+	+	+
<i>B. plumosa</i> (Huds.) C. Ag.	+	+	+	+		+
Caulerpaceae Kütz.						
<i>Codium vermilara</i> (Olivi) Delle Chiaje	+	+		+	+	+
<i>Pedobesia lamourouxii</i> (J. Ag.) J. Feldm. et al. (= <i>Derbesia lamourouxii</i> (J. Ag.) Sol.)	+					
Количество видов Chlorophyceae:	22	17	9	16	14	23
FUCOPHYCEAE						
Ectocarpales Setchell et Gardner						
Ectocarpaceae C. Ag.						
<i>Ectocarpus arabicus</i> Fig. et De Not.		+	+	+	+	+
<i>E. fasciculatus</i> Harv.		+	+	+		
<i>E. siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb. (= <i>E. confervoides</i> Le Jolis) var. <i>penicillatus</i> C. Agardh (= <i>E. penicillatus</i> (C. Ag.) Kjellm.)	+	+		+	+	+
<i>Feldmannia caespitula</i> (J. Ag.) Knoep.-Pég. (= <i>F. lebelii</i> (Aresch. ex Crouan) Hamel)				+	+	
<i>F. irregularis</i> (Kütz.) Hamel				+		
<i>Streblonema oligosporum</i> Strömfelt (= <i>Entonema oligosporum</i> (Strömfelt) Kylin)				+	+	
Ralfsiaceae Farlow						
<i>Ralfsia verrucosa</i> (Aresch.) J. Ag.				+	+	+
Chordariales Setchell et Gardner						

Макрофитобентос

Продолжение табл. Б1

Table Б1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Eudesme virescens</i> (Carmich. ex Berk.) J. Ag.			+	+	+	
Corynophlaeaceae Oltmanns						
<i>Corynophlaea flaccida</i> (C. Ag.) Kütz.		+	+	+		
<i>C. umbellata</i> (C. Ag.) Kütz.	+	+	+	+	+	+
<i>Myriactula rivulariae</i> (Suhr) J. Feldm.	+	+	+	+	+	+
Myrionemataceae Nägeli						
<i>Myrionema balticum</i> (Reinke) Foslie			+			
Spermatochneaceae Kjellm.						
<i>Spermatochnus paradoxus</i> (Roth) Kütz.					+	
<i>Stilophora rhizodes</i> (Turn.) J. Ag.	+	+	+	+	+	+
<i>S. tuberculosa</i> (Hornem.) Reinke				+		
Sporochnales Sauv.						
Sporochneaceae Grev.						
<i>Nereia filiformis</i> (J. Ag.) Zanard.	+		+	+		+
Dictiosiphonales Setchell et Gardner						
Arthrocladiaceae Chauv.						
<i>Arthrocladia villosa</i> (Huds.) Duby			+			
Giraudiaceae Hamel ex J. Feldm.						
<i>Giraudia sphaclarioides</i> Derb. et Sol.	+		+	+	+	
Myriotrichiaceae Kjellm.						
<i>Myriotrichia clavaeformis</i> Harv. (= <i>M. repens</i> Hauck)	+					
Punctariaceae (Thur.) Kjellm.						
<i>Asperococcus bullosus</i> Lamour.			+		+	
<i>Punctaria latifolia</i> Grev.						+
<i>P. tenuissima</i> (C. Ag.) Grev. (= <i>Desmotrichum undulatum</i> (J. Ag.) Reinke.)		+		+		
Striariaceae Kjellm.						
<i>Stictyosiphon adriaticus</i> Kütz.			+			
<i>Striaria attenuata</i> (Grev.) Grev.			+		+	
Scytosiphonales Feldm.						
Scytosiphonaceae Farlow						
<i>Scytosiphon simplicissimus</i> (Clemente) Cremades (= <i>S. lomentaria</i> (Lyngb.) Link.)				+		+
Cutleriales Kjellm.						
Cutleriaceae Hauck						
<i>Zanardinia prototypus</i> (Nardo) Nardo	+	+	+	+	+	+
Sphaclariales Oltmanns						
Cladostephaceae Oltmanns						
<i>Cladostephus spongiosus</i> f. <i>verticillatus</i> (Huds.) C. Ag. (= <i>C. verticillatus</i> (Lightf.) C. Ag.)	+	+	+	+	+	+
Sphaclariaceae Decaisne emend. Oltmanns						
<i>Sphaclaria cirrosa</i> (Roth) C. Ag.	+	+	+	+	+	+
<i>S. nana</i> Näg. ex Kütz. (= <i>S. saxatilis</i> (Kuck.) Sauv.)		+		+		
Stypocaulaceae Oltmanns						
<i>Halopteris scoparia</i> (L.) Sauv. (= <i>Stypocaulon scoparium</i> (L.) Kütz.)					+	
Dictyotales Kjellm.						
Dictyotaceae Lamour. ex Dumortier						
<i>Dictyota dichotoma</i> (Huds.) Lamour.	+			+		

Макрофитобентос

Продолжение табл. Б1

Table Б1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Dilophus fasciola</i> (Roth) Howe	+	+	+	+	+	+
<i>D. spiralis</i> (Mont.) Hamel	+					
<i>Padina pavonica</i> (L.) Lamour.	+	+	+	+	+	+
Fucales Kylin						
Cystoseiraceae Kütz.						
<i>Cystoseira barbata</i> C. Ag.						
var. <i>barbata</i>						
f. <i>flaccida</i> (Kütz.) Woronich.	+	+	+	+	+	+
<i>C. crinita</i> (Desf.) Bory	+	+	+	+	+	+
Количество видов Fucophyceae:	16	16	25	24	21	16
RHODOPHYCEAE						
Bangiales Schmitz						
Erythrotrichiaceae (Rosenv.) Smith						
<i>Erythrocladia subintegra</i> Rosenv.						+
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillw.) J. Ag.	+	+		+	+	+
Ceramiales Oltmanns						
Ceramiales S. F. Gray						
<i>Antithamnion cruciatum</i> (Ag.) Näg.	+	+	+	+		+
<i>Callithamnion corymbosum</i> (J. E. Smith.) Lyngb.	+	+		+	+	+
<i>Ceramium ciliatum</i> (Ell.) Ducl.	+	+	+	+	+	+
<i>C. circinatum</i> (Kütz.) J. Ag.				+		
<i>C. deslongchampsii</i> Chauv. ex Duby (= <i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth						
var. <i>strictum</i> (Kütz.) Feldm.-Maz., <i>C. strictum</i> (Kütz.) Rabenh. nom.	+	+	+	+	+	+
illeg.)						
<i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth (= <i>C. tenuissimum</i> (Roth) Aresch. nom.	+	+	+	+	+	+
illeg.)						
<i>C. rubrum auctorum</i> (= <i>C. arborescens</i> J. Ag., <i>C. pedicillatum</i> (J. Ag.)	+	+	+	+	+	+
J. Ag.)						
<i>C. siliquosum</i> (Kütz.) Maggs et Hommers.						
var. <i>elegans</i> (Roth) G. Furnari (= <i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth, var.	+					+
<i>elegans</i> (Roth) Roth, <i>C. elegans</i> (Roth) Ducluz)						
<i>Pterothamnion plumula</i> (J. Ellis) Nägeli						
subsp. <i>plumula</i> (= <i>Antithamnion plumula</i> (J. Ellis) Thur)				+		+
<i>Spermothamnion strictum</i> (Ag.) Ardiss.	+		+		+	+
Dasyaceae Kütz.						
<i>Dasya pedicillata</i> (Ag.) Ag.	+	+		+		
<i>D. arbuscula</i> (Dillw.) Ag.			+		+	
<i>Eupogodon apiculatus</i> (C. Ag.) P. C. Silva (= <i>Dasyopsis apiculata</i>	+					
(C. Ag.) Zinova)						
Delesseriaceae Bory						
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turn.) J. Ag.	+	+	+	+	+	+
<i>Nitophyllum punctatum</i> (Stackh.) Grev.	+					+
Rhodomelaceae Reichb.						
<i>Chondria tenuissima</i> (Good. et Wood.) Ag.	+	+	+	+	+	+
<i>Chondrophyucus papillosum</i> (C. Ag.) Garbary et J. Harper (= <i>Laurencia</i>	+	+		+	+	+
<i>papillosa</i> (C. Ag.) Grev.)						
<i>Laurencia coronopus</i> J. Ag.	+	+	+	+	+	+
<i>L. obtusa</i> (Huds.) Lamour.	+	+	+	+	+	+

Макрофитобентос

Продолжение табл. Б1

Table Б1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>L. reptabunda</i> (Suhr) Kylin			+			
<i>Osmundea truncata</i> (Kütz.) K. W. Nam et Maggs (= <i>L. pinnatifida</i> (Huds.) Lamour., <i>L. truncata</i> Kütz.)	+	+	+	+		+
<i>Polysiphonia denudata</i> (Dillw.) Kütz.		+	+	+		
<i>P. elongata</i> (Huds.) Harv.	+	+	+	+	+	+
<i>P. opaca</i> (Ag.) Zanard.		+	+	+		+
<i>P. subulifera</i> (Ag.) Harv.	+	+	+	+	+	+
<i>P. fucoides</i> (Huds.) Grev. (= <i>P. violacea</i> (Roth) Spreng.)	+					
Cryptonemiales Schmitz						
Corallinaceae Lamour.						
<i>Corallina granifera</i> Ell. et Soland		+	+	+	+	+
<i>C. mediterranea</i> Aresch.	+	+		+	+	+
<i>C. officinalis</i> L.	+		+	+	+	+
<i>Dermatolithon cystoseirae</i> (Hauck) Huvé			+			
<i>Jania rubens</i> (L.) Lamour.	+	+	+	+	+	+
<i>Lithothamnion</i> sp.	+		+			
<i>Fosliella farinosa</i> Lamour. (Howe) (= <i>Melobesia farinosa</i> Lamour.)	+	+	+	+	+	+
<i>Pneophyllum fragile</i> Kütz. (= <i>Melobesia lejolisii</i> Rosanoff)		+	+	+	+	+
<i>P. confervicola</i> (Kütz.) Chamberlain (= <i>Melobesia minutula</i> Foslie)	+	+	+	+	+	+
Grateloupiaceae Schmitz						
<i>Grateloupia dichotoma</i> J. Ag.				+		+
Squamariaceae J. Ag.						
<i>Peyssonnelia dubyi</i> Crouan			+		+	+
<i>P. rubra</i> (Grev.) J. Ag.			+	+		+
Gelidiales Kylin						
Gelidiaceae Kütz.						
<i>Gelidiella antipai</i> Celan			+			
<i>Gelidium crinale</i> (Turn.) Lamour.	+	+	+	+	+	+
<i>G. latifolium</i> (Grev.) Born. et Thur.	+	+	+	+	+	+
Gigartinales Schmitz						
Cruoriaceae Kylin						
<i>Cruoriopsis rosenvingii</i> Bórg.			+	+		
Gracelariaceae (Näg.) J. Ag.						
<i>Gracilaria verrucosa</i> (Huds.) Papenf.	+					+
Phylloporaceae Näg.						
<i>Phyllophora nervosa</i> (DC.) Grev.	+	+	+	+	+	+
<i>P. traillii</i> Holm. ex Batt.	+					+
Nemalionales Schmitz						
Acrochaetiaceae (Hamel) Fritsch						
<i>Acrochaetium thuretii</i> (Born.) Coll. et Herv.	+					+
<i>Audouinella membranacea</i> (Magn.) Papenf.	+		+			
<i>Kylinia parvula</i> (Kylin) Kylin		+				+
<i>K. secundata</i> (Lyngb.) Papenf.					+	+
<i>K. virgatula</i> (Harv.) Papenf.	+	+	+	+	+	+
<i>Rhodochorton penicilliforme</i> (Kjellm.) Rosenv.			+		+	
<i>R. purpureum</i> (Lightf.) Rosenv.			+	+	+	
Helminthocladiaceae J. Ag.						
<i>Nemalion helminthoides</i> (Vell.) Batt.	+	+		+	+	

Макрофитобентос

Продолжение табл. Б1

Table Б1 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
Champiaceae Kütz.						
<i>Chylocladia squarrosa</i> (Kütz.) Le Jolis.			+			
<i>Lomentaria articulata</i> (Huds.) Lyngb.			+			
<i>L. clavellosa</i> (Turn.) Gail.	+					+
Rhodymeniaceae Näg.						
<i>Rhodymenia palmetta</i> (Esp.) Grev.	+					
Количество видов Rhodophyceae:	38	30	39	37	31	41
Всего видов Chlorophyceae, Fucophyceae, Rhodophyceae	76	63	73	77	66	80

* - I – заказник "Бухта Казачья"; II – заказник "Мыс Айя"; III - ПАК у мыса Лукулл; IV - ПАК у мыса Сарыч;
 V - ПАК у мыса Фиолент; VI - ПАК у Херсонесского историко-археологического заповедника.

5. БЕНТОС

5.1. Макрозообентос

5.1.1. Таксономический состав донной фауны крымского побережья Черного моря. На рубеже 1970 – 1980-х годов в бассейне Черного моря отмечено ухудшение экологической обстановки, определившее существенные изменения структуры его биологических ресурсов. Произошло смещение продукционно-деструкционного баланса экосистем в сторону накопления органического вещества [227, 237, 314]. Показательными стали изменения на северо-западном шельфе Черного моря в наиболее консервативном звене экосистем – бентосе. Они проявились в общей трансформации донных сообществ, сокращении видового богатства, изменениях структурно-популяционных характеристик и росте морфологических аномалий отдельных форм бентоса [59, 227, 242].

Ухудшение экологической обстановки произошло и в районе крымского шельфа. Здесь отмечены аналогичные изменения бентоса, однако, меньшие по масштабам и интенсивности проявления. В большей степени они затронули акваторию северо-западного Крыма, включая Каркинитский залив [161], в меньшей – западное и южное побережья полуострова. Для последних характерными оказались локальные изменения и нарушения структуры донных сообществ в импактных акваториях техногенных и муниципальных участков открытого побережья [168, 173, 192] и в бухтах [90, 121], морфологические аномалии в популяциях некоторых массовых видов гидробионтов [160, 170], обеднение макрозообентоса на различных участках аэробной бентали [51, 53, 107, 111]. Тем не менее, по результатам комплексной гидробиологической экспедиции 1999 г. на НИС “Профессор Водяницкий” существенной перестройки и, тем бо-

лее, деградации экосистем бентали у берегов Крыма не обнаружено [66, 296].

К середине 1970-х годов в Черном море было известно 1518 видов бентосных животных [71]. Из 875 видов макрозообентоса, которые регистрировались на украинском шельфе до 1973 г., с 1984 по 1994 гг. у крымского побережья было отмечено только 312 [237]. Несомненно, что факт столь существенного сокращения видового богатства бентоса нуждается в проверке и более детальном анализе ситуации.

В основу данной работы положены литературные источники, где указывается на наличие тех или иных видов зообентоса у крымского побережья Черного моря, материалы экспедиций из базы данных отдела экосистем шельфа ИнБЮМ, в которых автор принимал участие, собственные неопубликованные данные, а также устные сообщения специалистов соответствующих профилей. Временной интервал подразделен на два периода, рубежом которых была взята середина – конец 1970-х. Современные данные обнаружения видов представлены по региональной схеме, предложенной [28]. Полный список черноморских видов макрозообентоса крымского региона помещен в Приложение 5.1¹. На его основе выполнена табл. 5.1, где приводится итоговое количество видов для некоторых основных таксонов. При дальнейшем изложении материалов по развитию основных групп зообентоса на шельфе Крыма мы не будем повторять ссылки на указанные базовые источники.

¹ Автор признателен Е. А. Колесниковой, Н. А. Болтачевой, В. А. Гринцову за консультации по таксономии ракообразных и аннелид, Т. В. Николаенко за регулярную помощь в работе, В. Е. Заике за ценные замечания при обсуждении рукописи.

Бентос

Таблица 5.1. Видовое богатство зообентоса Черного моря и его Крымского побережья
Table 5.1. Species richness of zoobenthos of the Black Sea and along the Crimean coast

Таксон	Черное море, до 1975 г.	Источник	Крымское побережье*		
			до 1975 г.	1980–1990-е годы	за весь период
Porifera	29 (29)**	[64, 126]	12	14	18
Coelenterata	36 (32)		24	32	35
Anthozoa	6 (5)	[58, 134, 163]	5	4	5
Hydrozoa	27 (24)	[134]	16	25	27
Scyphozoa	3 (3)	[134]	3	3	3
Nemertini	31 (31)	[132]	20	3	20
Polychaeta	182 (149)	[71]	131	121	144
Pantopoda	7 (4)	[24]	4	3	5
Crustacea	230 (150)		125	128	142
Cirripedia	5 (5)	[57]	4	5	5
Decapoda	37 (35)	[91]	30	32	33
Mysidacea	19 (11)	[22]	5	5	7
Cumacea	23 (12)	[23]	9	15	15
Anisopoda	6 (4)	[109]	4	3	4
Isopoda	29 (22)	[100]	17	15	20
Amphipoda	111 (61)	[128]	56	54	59
Mollusca	192 (132)		122	141	156
Loricata	3 (3)	[206]	2	2	2
Bivalvia	89 (53)	[200]	43	46	49
Gastropoda	100 (76)	[149]	77	93	105
Bryozoa	16 (16)	[16]	11	13	15
Phoronidea	1 (1)	[70]	1	2 (?)	2 (?)
Echinodermata	14 (5)	[9]	5	5	5
Ophiuroidea	4 (1)	– : –	1	1	1
Holothurioidae	8 (4)	– : –	4	4	4
Echinoidea	1 (0)	– : –	–	–	–
Asteroidea	1 (0)	– : –	–	–	–
Chordata (Tunicata, Acrania)	9 (9)	[89]	8	8	8
ВСЕГО	747 (558)		463	471	551

* – список использованных источников приведен в Приложении 5.1; ** – в скобках указано число форм, обычных для вод с нормальной черноморской соленостью.

Porifera. Фауна губок Черного моря представлена 29 видами, среди которых 5 эндемиков [64, 126]. У крымского побережья отмечено 18 видов губок, 12 из которых найдены до 1970 г. В большинстве современных публикаций по бентосу дается обобщенная ссылка на Porifera g. sp.

Coelenterata. Современная фауна целентерат в Черном море представлена 40 видами, имеющими полипоидную стадию разви-

тия, с доминированием класса Hydrozoa (32 вида) [42, 71, 134, собств. данные]. Классы Scyphozoa и Anthozoa включают соответственно 3 и 6 видов.

До 1970 г. у берегов Крыма были отмечены только 16 видов класса Hydrozoa [8, 58, 72, 86, 87, 163]. Позже этот список пополнился 11 видами [17, 42, 118, 296], из которых 5 оказались новыми для Черного моря. Это –

Coryne pusilla, *Eudendrium annulatum*, *E. capillare*, *Tiaropsis multicirrata* M.Sars. и *Stauridia producta*. При этом авторы [42], обнаружившие первые четыре вида, не имели полной уверенности в правильности своего определения, по крайней мере, двух из них: *E. annulatum* и *E. capillare* (найденные колонии были без гонотек). *T. multicirrata* позже был переопределен Н. Гришичевой как *Opercularella nana* [267]. Колония пятого вида, полипа *S. producta*, была обнаружена Т. В. Николаенко (личн. сообщ.) в пробе, поднятой с глубины 10 м в районе выхода из Севастопольской бухты в сентябре 2000 г. По [133], *S. producta* относится к редким видам фауны морей бывшего СССР. Основными районами ее распространения являются Белое, Охотское, Северное и Средиземное моря. Учет последних находок показывает, что фауна Hydrozoa черноморского побережья Крыма включает 27 видов, что составляет 84 % от общего количества видов этой группы в бассейне Черного моря. В список нами включен гидроид *Rathkea octopunctata*, медузоидная стадия которого является регулярной формой зимне-весеннего планктона [58], однако его полипы пока известны только по экземплярам, выращенным в лабораторных условиях [134].

Из шести видов черноморских Anthozoa только морское перо *Virgularia mirabilis* не отмечено у берегов Крыма. Из пяти видов фауны крымского региона три являются массовыми: актинии *Actinia equina*, *Actinothoe clavata* и мягкий коралл *Pachycerianthus solitarius*. *Edwardsia claparedii* можно отнести к относительно редким формам. Актиния *Synhalcampella ostroumowi* ранее (1901 – 1910 гг.) регистрировалась в районе Севастополя [58], присутствует в сводке по Карадагу 1952 г. [163], но в более поздних публикациях 1980 – 1990-х годов не отмечена.

Класс Scyphozoa как у побережья Крыма, так и в Черном море в целом пред-

ставлен тремя видами. Два вида дискомедуз – *Aurelia aurita* и *Rhizostoma pulmo* – массовые формы мезопланктона; их полипоидная стадия при обычных бентосных съемках не регистрируется. Третий вид – *Lucernaria campanula* – относится к ставромедузам и является крайне редкой для Черного моря формой.

Nemertini. Фауна немертин Черного моря включает 31 вид, из которых у крымского побережья отмечено 20 [132]. К сожалению, эта группа животных осталась вне поля зрения современных исследователей, в имеющихся списках видов в основном присутствует ссылка на *Nemertini* g. sp. Фактически подтверждено обитание у берегов Крыма в 1980 – 1990-е годы только двух видов: *Cerebratulus marginatus* и *Lineus lacteus* [161, 209, 237].

Polychaeta. Последние наиболее полные сведения о фауне полихет Черного моря представлены М. И. Киселевой [83]. По ее данным, в Черном море обитает 195 видов многощетинковых червей. Из них ареал 29 видов ограничен Прибосфорским районом. Принимая это во внимание, к «настоящим» черноморским пока можно отнести 164 вида полихет.

В северо-западном районе Черного моря, включающем побережье Румынии и акваторию от Вилково до м. Тарханкут, обнаружено 88 видов, в районе западного Крыма (м. Тарханкут – м. Херсонесский) – 116, у южного берега Крыма – 99 [83]. Наши расчеты показывают, что у берегов Крыма обитает 144 вида полихет, что составляет 74 % от общего количества или 87 % от «настоящих» черноморских форм.

В 1990-е годы описаны два новых для науки вида полихет: *Nerilla taurica* [201] и *Vigtorniella zaikai* [80, 81]. Первый указан для Севастопольской бухты (глубина 5 м). Взрослые особи вигторниеллы впервые обнаружены в 1994 г. в нижней сублиторали юго-западнее Крыма на глубинах 130 – 150 м [299]. Систе-

матическое положение других новых видов родов *Protodrilus* и *Nerilla*, найденных в нижней сублиторали, еще предстоит уточнить [82].

В 1980 – 1990-е годы фауну прибрежных вод Крыма пополнили такие виды как *Caulleriella caput-esocis* [297] (определение М. И. Киселевой), *Glycera gigantea*, *Nereis rava*, *Notomastus latericeus*, *Euclymene palermiana* [209], *Pectinaria belgica*, *Hypania invalida* [192], *Neanthes fucata* и *Nephtys ciliata* [237]. Последний вид считается вселенцем в Черное море с 1960-х годов [268].

Ареал 25 видов полихет в Черном море пока ограничен акваторией Крыма: *Amphiglena mediterranea*, *Autolytus aurantiacus*, *A. prolifera*, *A. rubrovittatus*, *Ceratonereis costae*, *Ctenodrilus serratus*, *Hesionura coineaui longissima*, *Naineris laevigata*, *Nematonereis unicornis*, *Nerilla taurica*, *Nerilla* sp., *Paranaitis lineata*, *Polycirrus caliendrum*, *P. pallidus*, *Protoarcia capsulifera*, *Protodrilus purpureus*, *Protodrilus* sp., *Pterocirrus limbata*, *Salmacina incrustans*, *Scolecipis fuliginosa*, *Trypanosyllis zebra*, *Trypanosyllis nigrans*, *T. variegata*, *Vigtorniella zaikai*, *Xenosyllides violacea* [83].

Ранее отмечавшийся в Севастопольской бухте вид *Goniada euxina* [222], по-видимому, следует признать не валидным, поскольку его описание не сохранилось (в отчете Севастопольской биологической станции за 1928 г., на который делает ссылку Л. И. Якубова, мы его не нашли). В настоящее время в Черном море известен один вид рода *Goniada* – *G. bobretzkii*.

Наиболее обычными и широко распространенными вдоль крымского побережья являются *Capitella capitata*, *Capitomastus minimus*, *Clymenura clypeata*, *Genetyllis tuberculata*, *Glycera convoluta*, *Harmothoe imbricata*, *Hediste diversicolor*, *Heteromastus filiformis*, *Melinna palmata*, *Neanthes succinea*, *Nephtys hombergii*, *Nereis zonata*, *Paranaitis lineata*, *Per-*

inereis cultrifera, *Pholoe synophthalmica*, *Phylodoce maculata*, *Pomatoceros triqueter*, *Spio filicornis* и *Terebellides stroemi* (отмечены во всех регионах черноморского побережья Крыма).

Класс Crustacea представлен в Азово-Черноморском бассейне более чем 530 видами [125]. Из них в состав донной фауны Черного моря М. И. Киселева [71] включает 507 видов, в том числе Ostracoda (109 видов), Harpacticoida (154), Cirripedia (5), Amphipoda (103), Isopoda (29), Tanaidacea (6), Cumacea (23), Decapoda (32), Acarina (27), Pantopoda (8) и Insecta (11). Остановимся на характеристике некоторых из них.

Cirripedia. Современная фауна усоногих раков Черного моря представлена 6 видами [57], 5 из них отмечены у берегов Крыма. Наиболее обычным и массовым видом является *Balanus improvisus*; другой вид – *B. eburneus* более редок. По наблюдениям в Севастопольской бухте, в последние 10 – 30 лет замечена тенденция к снижению его встречаемости. *Chthamalus stellatus* имеет широкое распространение вдоль всего побережья Крыма и Черного моря в целом [57]. *Verruca spengleri* найдена в Черном море севернее Босфора, на участке Болгарского шельфа [56, 115], в районе Севастополя [56] и Ласпи (устн. сообщ. Т. В. Николаенко). *Chthamalus montagui* включен в список усоногих раков Черного моря в 1995 г. [289]. Информацию о его первом обнаружении у берегов Крыма приводят Г. Б. Зевина и О. П. Полтаруха [57].

Decapoda. Всего у берегов Крыма отмечены 33 вида данной группы, что находится на одном уровне с общим видовым богатством (по разным оценкам, 32 – 37 видов) десятиногих раков бассейна Черного моря. Наиболее обычными и широко распространенными формами являются *Carcinus mediterraneus*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Eriphia verrucosa*, *Diogenes pugilator*, *Pilumnus hirtellus* и *Pisidia*

longimana. В последнее время популяции первых трех существенно сократились из-за неконтролируемого сбора населением и нарушения обычных мест обитания. Все более расширяется ареал недавнего (1930-е годы) вселенца в Черное море – краба *Rhithropanopeus harrisi tridentata*, однако с незначительными темпами и пока только в бухтах близ Севастополя [118, 121, 159]. Как и прежде, сравнительно редок красный отшельник *Clibanarius erythropus*, являющийся, по [58], «вульгарной» формой фауны южного берега Черного моря. У Крыма его отдельные экземпляры отмечены только в северо-западном, западном и юго-западном секторах полуострова.

Самым крупным (более 30 см) представителем фауны декапод Черного моря является омар *Homarus gammarus*. Это – объект промысла у берегов Турции; изредка он встречается на болгарском шельфе; у побережья Кавказа и Крыма известны его единичные и очень редкие находки [91]. Есть только две ссылки на обнаружение омара у берегов Крыма. Первая находка датируется 1924 г. – в Балаклавской бухте (район Севастополя) [49], вторая – сделана в 1984 – 1994-е годы у крымского побережья (без более детального обозначения места и времени вылова) [237].

Из всех ранее зарегистрированных у берегов Крыма декапод в период после 1980 г. пока не отмечен только один вид – *Palaemon serratus*.

Mysidacea. В Понтоазовском бассейне представлены 19 видами, из них 8 – обитатели пресных и слабосоленых вод [22]. У побережья Крыма отмечено 7 видов, из них два (*Gastrosaccus sanctus* и *Mesopodopsis slabberi*) не встречены в ходе бентосных исследований в 1980 – 1990-е годы.

Cumacea. У берегов Крыма встречено 15 видов. Из них *Callinectes sapidus* является недавним (с 1960-х годов) черноморским все-

ленцем [268], обнаруженным у крымских берегов в 1980-х [237].

Отмечено пополнение фауны кумовых раков Крымского региона формами из эстуариев рек и лиманов северо-западного Причерноморья. Так, в районе Ласпи в 1996 г. обнаружены типичные пресноводные и солоноватоводные виды *Schizorhynchus scabriusculus*, *Pseudocuma graciloides* и *P. tenuicauda* [297] (определение выполнено Е. А. Колесниковой). Новыми для фауны Крыма с 1983 г. являются также *Cumopsis goodsiri* [76], ранее известный для района Одессы, берегов Болгарии и Румынии [23, 155], и *Pseudocuma ciliata*, ранее отмеченный у берегов Кавказа, Румынии и Болгарии [23].

Наиболее обычными для побережья Крыма формами являются *Cumella rugmaea euxinica*, *Eudorella truncatula*, *Iphinoe elisae* (встречены во всех регионах, исключая Керченское предпроливье) и *Iphinoe maeotica* (во всех регионах, за исключением участка севернее м. Тарханкут).

Anisopoda. Из 6 видов анизопод Черного моря ареал двух – *Leptochelia mergellinae* Smith, 1900 и *Pontotanaeis borceai* Vacescu, 1960 – ограничен Прибосфорским районом [109]. Четыре других являются настоящими обитателями Черного моря и встречены у берегов Крыма. Три из них (*Apeudopsis ostroumovi*, *Leptochelia savignyi* и *Tanaeis cavolini*) являются обычными формами его прибрежных биоценозов, четвертый – *Heterotanaeis gurneyi*, отмечавшийся ранее в биоценозе кардиума [86], в сборах 1980 – 1990-х годов отсутствует.

Isopoda. Изоподы в фауне Черного моря представлены 29 видами [100], у берегов Крыма – 20. Из них два вида – *Gnathia bacescoi* и *G. oxuurae* – являются новыми для Крыма после 1980-х. Первый до 1969 г. указывался для Прибосфорского района, второй регистрировался на западном участке шельфа Черного моря в районе Варненского залива [100]. Упо-

минание об их обнаружении у берегов Крыма в 1980 – 1990-е годы мы находим в [237]. Еще один прибофорский вид – *Cymodoce erythraea euxinica* в 1989 г. отмечен на шельфе юго-восточного Крыма [192]. Однако есть основание предполагать [100], что к *C. erythraea euxinica* относятся и ранее регистрировавшиеся в Севастопольской бухте неполовозрелые особи *Cymodoce*, определявшиеся как *Sphaeroma tridentulum* [204].

Наиболее обычными и массовыми видами прибрежной зоны Крыма являются *Synisoma capito*, *Idotea baltica basteri*, *Sphaeroma pulchellum* и *S. serratum*. Местами очень многочисленна в супралиторальной зоне *Ligia italica*.

Amphipoda. Одна из самых многочисленных (наряду с Ostracoda и Harpacticoida) групп ракообразных. Из 111 видов амфипод Черного моря [126, 128] типично бентосными формами являются 103 [71]. Из общего списка 43 вида – обитатели пресных или солоноватых вод эстуариев рек северного и северо-западного Причерноморья, 4 вида отмечены только в Прибофорском районе и 3 (*Gammarus zaddachi* Sexton, 1912, *Erichthonius hunteri* (Bate, 1862) и *Microdeutopus stations* Della Valle, 1893) сомнительны для фауны Черного моря [128]. Таким образом, только 61 вид являются типично морскими и с большей вероятностью могут быть встречены в акваториях Крыма с нормальной морской соленостью.

Из 59 видов амфипод, обитающих у побережья Крыма, 57 вошли в список собственно морских форм. Пока нет подтверждения наличия в составе фауны крымского региона только четырех видов амфипод, отмечавшихся здесь ранее – *Megaluropus agilis*, *Microprotopus longimanus*, *M. minutus* и *Chelura terebrans*.

К новым для фауны Крыма 1980 – 1990-х годов следует отнести три вида: *Huale perieri* var. *minor*, *Colomastix pusilla* и *Echinogammarus oliviformis*. Первый из них для

Черного моря впервые указан А. И. Булычевой [19] на основе анализа материалов из Сухумской бухты (кавказское побережье Черного моря). Сведения о его обнаружении у берегов Крыма в 1980 – 1990-е годы приведены в [237]. Ареал второго вида – *C. pusilla* ранее в Черном море был ограничен Прибофорским районом [38], в современных сборах вид указан для северо-западного побережья Крыма [161] и Керченского предпроливья [209]. *E. oliviformis* описан как новый для науки вид в 1985 г. [38]. В Черном море он обнаружен в Севастопольской бухте и у Карадага.

Наиболее обычными и массовыми формами амфипод на рыхлых грунтах являются *Ampelisca diadema* и *Phtisica marina* (отмечены во всех регионах Крыма). Поселения высокой плотности на отдельных участках побережья под влажными выбросами водорослей формируют амфибийные виды рода *Orchestia*.

Pantopoda. В Черном море известно 7 видов морских пауков [24], по другим данным – 8 [71]. Из них 3 отмечены как представители фауны Прибофорского района [24]. У берегов Крыма зарегистрировано 5 видов: *Ammothea echinata*, *Anoplodactylus petiolatus*, *Callipallene phantoma*, *Endeis spinosa* и *Tanystylum conirostre*. Из них *A. petiolatus*, ранее отмечавшийся только в Прибофорском районе, в 1986 г. был впервые встречен у берегов Крыма близ Ялты на глубине 10 – 20 м в сообществе *Chamaelea gallina* [192]. С 1980-х гг. только три вида пантопод были отмечены в составе фауны региона. Наряду с *A. petiolatus*, это – *T. conirostre* (собств. данные, район Карадага, 1998 г.) и *E. spinosa* (устн. сообщ. В. А. Гринцова, район Севастополя, 2001 г.).

При анализе типа Mollusca возникают определённые трудности сопоставления материала, полученного в разные годы и разными авторами. Это связано с отсутствием единства взглядов на видовой состав и систематику группы. В данной работе при рассмотрении

состава фауны моллюсков за основу было взято определение класса *Gastropoda* – по В. Д. Чухчину [149] с дополнениями [2, 3, 5, 312], и класса *Bivalvia* – по О. А. Скарлато и Я. И. Старобогатову [200] с изменениями по [251].

Loricata. Эта группа, согласно [206], в Черном море представлена тремя видами: *Middendorffia capream*, *Lepidochitona cinerea* и *Acanthochitona fascicularis*. У берегов Крыма *L. cintrea* является обычной формой, *A. fascicularis* относительно редок. По мнению Б. И. Сиренко (цит. по [5]), указания на присутствие в Черном море хитона *M. capream* [58, 117, 206], вероятнее всего, ошибочны; ни в одной коллекции в России этот вид не обнаружен. Нет его и в коллекции ИнБЮМ НАН Украины.

Gastropoda. Во взятом нами за основу “Определителе брюхоногих...” Черного моря [149], из 100 видов гастропод 18 указаны исключительно для Прибосфорского района, 6 – обитатели пресных и солоноватых вод лиманов и эстуариев. Настоящими черноморскими являются 76 видов.

Результаты нашего анализа указывают на обитание у берегов Крыма 105 морских видов гастропод. Существенное увеличение списка видов, в сравнении с [149], явилось результатом ревизии отрядов Littoriniformes, Rissoiformes [2], Trochiformes и Cerithiiformes [5], рода *Tritia* [3], с использованием компараторного метода. Такими новыми элементами морской фауны гастропод Крыма стали: *Melaraophe induta* (распространение – Мыс Мартыан, Севастополь), *Thalassobia rausiana* (Севастополь, м. Тарханкут), *Th. coutagnei* (вдоль всех берегов, исключая ЮБК), *Pusillina obscura* (описание сделано по единственному черноморскому экземпляру из района Феодосии), *Mutiturbella cornea* (район ЮБК), *M. inconspicua* (ЮБК, Севастопольская бухта), *Pontiturbella rufostriata* (р-он Гурзуфа),

Truncatella truncatula (ЮБК, Каркинитский залив), *T. desnoyersii* (Каркинитский залив, бухты Севастополя), *Hydrobia procerula* (вдоль всех берегов), *H. aciculina* (ЮБК), *Pseudopaludinella arenarum* (вдоль всех берегов), *P. leneumicra* (р-н Севастополя), *P. cygnea* (р-н пос. Портовое в Крыму), *Turricaspia bogensis* (р-н пос. Оленевка м. Тарханкут), *Tritia modesta* (вдоль всех берегов), *T. nitida* (вдоль всех берегов), *Tricolia tenuis* (Феодосия, Ялта, бухты Севастополя), *T. pulchella* (ЮБК), *T. tricolor* (ЮБК), *T. milaschewitchi* (б. Казачья, Карадаг, Феодосия), *Steromphala crimeana* (ЮБК), *Bittium jadertinum* (Каркинитский залив, побережье Крыма), *Cerithium spinosum* (ЮБК), *C. gracilis* (б. Казачья).

Подобное пополнение фауны гастропод побережья Крыма значительно (25 видов), однако не следует забывать, что многие из указанных выше форм отмечались и ранее, но под другими названиями, или смешивались с иными формами. Укажем, например, что *Tritia nitida*, по [3], является старшим синонимом *T. reticulata* (по [36]). Другой вид – *T. modesta* (по [3]) – в прежнем понимании был вариантом типового вида – *T. reticulata* var. *modesta* (по [117]). Современная же форма *T. reticulata* (по [3]) – в прежнем понимании была другим вариантом типового вида – *T. reticulata* var. *mediterranea* (по [117]). С нашей точки зрения, отсутствие единых и общепризнанных критериев вида определяет условность и искусственность любой из предлагаемых систем классификации.

Недавним настоящим вселенцем в Черное море (впервые обнаружен у берегов Крыма в 1989 г.) является голожаберный моллюск *Doridella obscura*, считавшийся эндемиком атлантического побережья Северной Америки [174].

Гладкая форма *R. parva*, отмечавшаяся ранее [215] в Севастопольской бухте, отнесена

нами к *M. inconspicua*. Этот вид встречен в этой же бухте в ходе бентосной съемки 2001 г.

В 1980 – 1990-е годы не отмечен ряд видов, ранее входивших в состав морской фауны гастропод Крыма. Это – *Cuthona amoena*, *Embletonia pulchra*, *Eulimella scillae*, *Litmarontia capitata*, *Parhedyle tyrtowii*, *Pontoledyle milaschewitschi*, *Pseudovermis paradoxus*, *Stiliger bellulus*, *Tergipes tergipes*, *Trinchesia foliata* и *Turbonilla pusilla*.

Наиболее обычными и массовыми формами в прибрежных биоценозах являются *Bittium reticulatum*, *Calyptrea chinensis*, *Tritia reticulata*, *Rapana venosa*, *Gibbula adriatica*, *Cyclope neritea*, *Hydrobia acuta*, *Rissoa parva*, *R. splendida* и *Tricolia pullus*.

Bivalvia. Двустворчатые моллюски являются одним из основных компонентов прибрежных биоценозов Крыма и Черного моря в целом. На рыхлых грунтах они формируют в качестве руководящих видов 12 из 16 черноморских биоценозов [72]. В зоне крымского шельфа на скальных и рыхлых грунтах такими руководящими видами являются *Mytilus galloprovincialis*, *Mytilaster lineatus*, *Modiolus adriaticus*, *Chamelea gallina*, *Lucinella divaricata*, *Cerastoderma glaucum*, *Gouldia minima*, *Pitar rudis*, *Spisula subtruncata*, *Abra ovata*, *Parvicardium exiguum*, *Plagiocardium papillosum* и *Modiolula phaseolina*.

Всего в Черном море известно 89 видов *Bivalvia*; из них ареал 22-х ограничен Прибосфорским районом и 14 являются обитателями лиманов, эстуариев и прибрежных озер северо-западного Причерноморья [200]. Таким образом, только 53 вида (с учетом синонимии, по [251], данный список сокращается до 48 видов, см. Приложение 5.1) двустворчатых моллюсков могут быть определены как настоящие черноморские.

По результатам нашего анализа, у берегов Крыма обитает 49 видов двустворчатых моллюсков. Здесь встречены практически все

ожидаемые (из списка настоящих черноморских форм) виды, за исключением *Mytilus acrocyrta* (известен из западной части Черного моря), *Teredo pedicellata* (Кавказское побережье) и *Maetra corallina* (известна из района Поти). Дополнение к списку двустворчатых моллюсков составили 3 вида, ранее отмечавшиеся только в Прибосфорском районе и обнаруженные в единичных экземплярах. Это – *Clausinella fasciata* (Карадаг, 1990 г., глубина 11 м, собств. данные), *Hiatella rugosa* (Севастопольская бухта, 2001 г., глубина 4 м, на камне, длина раковины 4 мм, собств. данные) и *Acanthocardia tuberculata* (Керченское предпроливье, биотоп ракуши и илистого песка, глубина 10 – 35 м, по [209]). Единичность находок и отсутствие информации о репродуктивных возможностях в условиях более низкой солености черноморских вод пока не позволяют говорить об освоении акватории Крыма тремя последними видами.

Crassostrea gigas и *Gastrochaena dubia* после 1980 г. встречены у берегов Крыма только в виде пустых свежих створок. Первый вид, с которым связаны определенные надежды в области марикультуры, найден в районе Балаклава – м. Айя (устн. сообщ. В. И. Холодова), второй – в Севастопольской бухте (собств. данные).

Два других недавних черноморских вселенца – *Anadara inaequalvis* и *Mya arenaria* – все более становятся естественным компонентом прибрежных биоценозов Крыма. С момента первого обнаружения в Черном море у берегов Кавказа в 1968 г. [78] к 2003 г. *A. inaequalvis* распространилась вдоль всего побережья Крыма. *M. arenaria* (вселенец в Черное море с 1960-х годов) пока не обнаружена только в западном (II) и юго-западном (III) секторах побережья (рис. 5.1).

Bryozoa. В фауне мшанок водоемов Украины насчитывается 23 вида, 16 из них относятся к типично морским формам [16]. В

период до 1975 г. у берегов Крыма было отмечено 11 видов [15, 17, 58, 150, 163]. Недавними исследованиями в районе Ласпи и Севастопольской бухте (личн. сообщ. Т. В. Николаенко и Г. А. Добротиной) список видов, встреченных после 1980 г., расширен до 13, а общий список фауны мшанок акватории Крыма – до 15 видов. Из них четыре (*Electra crustulenta*, *E. monostachys*, *Schizoporella linearis* и *Victorella pavidia*) оказались новыми для фауны региона. Единственным черноморским видом, пока не отмеченным у берегов Крыма, остается *Callopora aurita* (Hincks, 1877).

Phoronidea. В [70] для Черного моря указан один вид форонид – *Phoronis euxinicola* S.-Long., 1907. Его фотография приводится болгарскими коллегами, но под разными именами: *Ph. euxinicola* [115] и *Ph. muelleri* S.-Long., 1903 [32]. Еще два вида форонид отмечены в зоне румынского шельфа: *Ph. psammophila* Cori, 1889 и *Ph. hippocrepia* Wright, 1856 [229] и в Каркинитском заливе – *Ph. psammophila* [161]. Несомненно, что данная группа организмов нуждается в более детальной систематизации. У берегов Крыма пока отмечены *Ph. euxinicola* и *Ph. psammophila*.

Echinodermata. Иглокожие в фауне Черного моря представлены 14 видами. Среди них 8 видов голотурий, 4 вида офиур и по одному виду морских звезд и ежей [9]. Для большинства из них (8 видов) зона обитания в Черном море ограничена относительно узким участком Прибосфорского района или, как у голотурии *Trachythyone elongata*, простирается чуть далее вдоль турецкого побережья. Только 5 видов можно отнести к типично черноморским формам: голотурии *Leptosynapta inhaerens*, *Oestergrenia digitata*, *Stereoderma kirschbergi*, *Synapta hispida* и офиуру *Amphiura stepanovi*. Они же входят в состав фауны крымского региона. Находка в Черном море *S. hispida* требует подтверждения [9].

Chordata. Данную группу в Черном море формируют 8 видов асцидий [89] и ланцетник *Branchiostoma lanceolatum*. До 1975 г. и сейчас в фауне Крымского побережья отмечены те же 8 видов. Девятый, асцидия *Pandocia singularis* (Gunnerus, 1770) является для Черного моря довольно редкой формой, отмечавшейся на глубине 40 м в биоценозе мидии только у кавказского побережья [72]. Другим относительно редко регистрируемым видом является асцидия *Diplosoma listerianum* (Milne Edwards, 1841). Однако нам она встречалась неоднократно в обрастаниях камней в районе севастопольских бухт (1997 – 1999 гг.).

Основные тенденции в динамике состава фауны крымского региона. Донная фауна черноморской акватории Крымского побережья, в основном, представлена морскими формами, для которых средняя соленость Черного моря в 18 ‰ является нормальной. При рассмотрении данных именно в этом формате оказывается, что до 1975 г. крымская фауна по приведенным выше группам составляла около 83 % от общего списка видов указанных групп, известных на тот период для Черного моря. Если до 1975 г. в бентосе Крымского региона было зарегистрировано 463 вида, то в 1980 – 1990-е гг. – 471. По рассматриваемым группам за весь период наблюдения у берегов Крыма отмечен 551 вид зообентоса (табл. 5.1).

Полученные результаты указывают на отсутствие сокращения видового богатства донной фауны акватории Крыма в последней четверти XX века. Более того, в 1980 – 1990-е годы шел процесс ее обогащения за счет: 1) расширения ареала собственно черноморских видов; 2) проникновения форм, ранее отмечавшихся только в Прибосфорском районе; 3) дальнеморских иммигрантов. Кроме этого, происходило обнаружение и описание новых для науки видов. Так, например, группу гид-

роидов Крыма дополнили 5 новых для фауны Черного моря видов (Приложение 5.1). В классе полихет новыми для фауны Крыма в 1980 – 1990-е гг. стали 13 видов, из них 4 (*Nerilla taurica*, *Nerilla* sp., *Vigtorniella zaikai* и *Protodrilus* sp.) являются новыми для науки. Фауну ракообразных дополнили 13 видов, мшанок – 4, пантопод – один вид. И наиболее многочисленным оказалось пополнение среди моллюсков (6 видов *Bivalvia* и 25 видов *Gastropoda*). Однако в последнем случае (для гастропод) мы имеем по большей части мнимое обогащение фауны региона. Расширение списка видов данной группы произошло в основном в результате изменения ключей диагностики.

Наряду с обогащением фауны Крымских вод отмечено отсутствие в современных сборах ряда ранее зарегистрированных здесь видов (Приложение 5.1). Этот факт мы не трактуем однозначно как исчезновение видов из акватории Крыма. Отсутствие современной информации по отдельным видам может быть связано с ошибками наблюдения. Предпосылки ошибок могут быть заложены в естественной низкой встречаемости отдельных форм, часто классифицируемых как редкие или случайные элементы фауны. Кроме того, имеются проблемы в диагностике некоторых видов и отсутствии специалистов по таксономии отдельных групп, как это было отмечено в отношении *Nemertini* и *Porifera*. При анализе материала необходимо учитывать трудности улова многих подвижных видов обычными дночерпательными орудиями, необходимость специальной консервации для учета отдельных форм бентоса и, возможно, недостаточную полноту обследования различных биотопов. Подтверждение действительного исчезновения любого вида из фауны региона требует специальной доказательной базы. Дальнейшие исследования позволят прояснить ситуацию в отношении статуса многих видов, «исчезнувших» у берегов Крыма.

Приведенные в табл. 5.1 цифры отражают видовую представленность рассмотренных систематических групп. В этом отношении полученные результаты могут являться только некоторым ориентиром оценки общего видового богатства Крымских вод и тенденций его изменения.

5.1.2. Региональные особенности зообентоса. Вопросам районирования Черного моря и акватории Крыма на основе развития зообентоса посвящены работы [28, 223]. По характеру представленности различных групп донных животных Л. И. Якубова [223] разделила акваторию Черного моря на восточный, юго-западный и северо-западный биогеографические районы. Согласно этой классификации, Крым почти полностью включен в восточный район, и только южный берег Каркинитского залива – в северо-западный. Более детальный анализ собственно акватории Крыма с привлечением данных по гидрографии и гидрологии выполнен В. А. Водяницким [28]. Его схема включает пять основных районов: Каркинитский залив (регион I), Евпаторийско-Севастопольский (II), южный берег Крыма (III), Феодосийский (IV) и район Керченского пролива (V) (рис. 5.1). Именно этой схемой мы воспользовались при сборе информации о встречаемости различных групп донных организмов у побережья Крыма (Приложение 5.1).

Полученные результаты дают общее представление о развитии различных групп зообентоса у берегов Крыма и по его отдельным регионам. Однако имеющийся массив данных оказался недостаточным для более детального регионального фаунистического анализа. Причиной тому явилась разная степень изученности регионов, тем более в отношении разных систематических групп. Предварительный же кумулятивный (без учета временного периода) подсчет видов зообентоса позволил определить акваторию западного Крыма (включая севастопольские бухты) как наи-

более богатую видами. Данное заключение выглядит вполне логичным, ибо со времен основания Севастопольской биологической станции в 1871 г. именно прилежащие к Севастополю акватории являлись одним из основных полигонов изучения фауны Черного моря. Еще на ранних этапах исследований было замечено, что «благодаря разнообразным физико-биологическим условиям Севастопольской бухты и вдоль Херсонесского полуострова,

для (Севастопольской биологической) станции добывается здесь и соответственный разнообразный фаунистический и флористический материал», и «глубомерные экспедиции не доставили ни одного прежде неизвестного в Черном море моллюска (исключая приборосфорский участок), напротив все конхилиологические находки последнего времени сделаны именно подле Севастополя» [151].

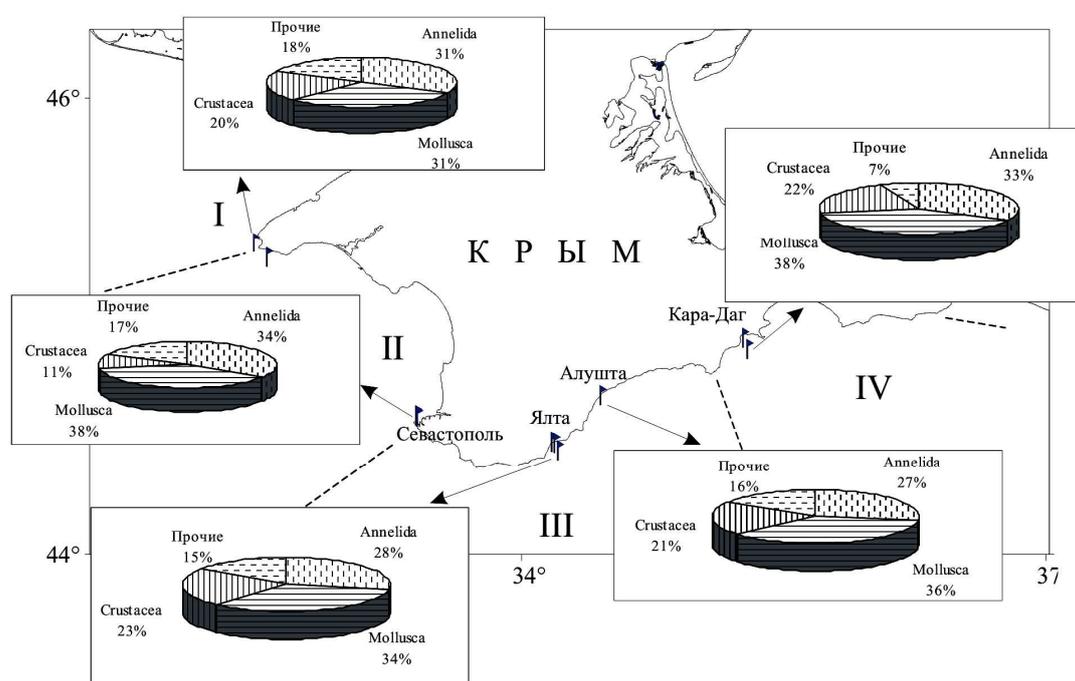


Рис. 5.1. Соотношение количества видов (%) основных групп бентоса по регионам (по [296]): I – IV – регионы Крыма по [28]

Fig. 5.1. Species quantity ratio (%) of the basic zoobenthos groups on regions (from [296]): I – IV – regions of Crimean coast from [28]

Усилия гидробиологов конца XX столетия, как географически, так и в отношении различных систематических групп, также распределились весьма неравномерно. Уже ставший традиционным большой исследовательский интерес к акватории западного Крыма (регион II) выразился в регистрации здесь и наибольшего количества видов макрозообентоса – 383 (81 % от указанных для Крыма в

1980 – 90-е годы). В этом отношении побережье северо-западного (Каркинитский залив, северное побережье м. Тарханкут – регион I), южного (III), юго-восточного Крыма (IV) и Керченского предпроливья (V) существенно проигрывают. Здесь отмечено соответственно 230 (49 %), 268 (57 %), 277 (59 %) и 179 (38 %) видов. Анализ ситуации в наиболее «равномерно» изученной группе *Bivalvia* дает анало-

гичную картину. Наиболее полно фауна двустворчатых моллюсков представлена в районе западного Крыма – 39 видов (85 % от видов данной группы, указанных для Крыма в 1980 – 90-е годы). В районах северо-западного, западного, южного, юго-восточного Крыма и Керченского предпролива отмечено соответственно 30 (65 %), 39 (85 %), 28 (61 %), 30 (65 %) и 28 (61 %) видов группы. Нельзя не отметить, что сравнительно высокая степень

изученности малакофауны определила соответствующие проценты ее региональной представленности (в рамках таксоцена). Они оказались значительно выше, чем в целом для суммарно анализируемых групп бентоса. По мере накопления информации из разных акваторий по разным группам, следует ожидать возрастания общего процента представленности фауны регионов, а, следовательно, снижения региональных фаунистических различий.

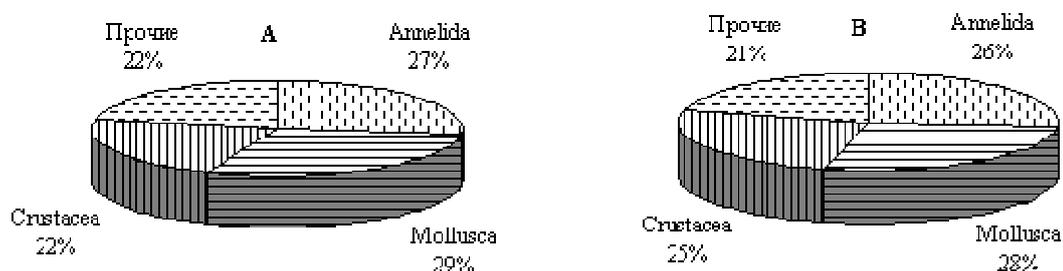


Рис. 5.2. Относительная (число видов, в %) представленность основных групп зообентоса в фауне Крымского побережья Черного моря: А – по [296], В – по результатам анализа общего видового богатства акватории Крыма.

Fig. 5.2. Relative representativeness (species number, in percentage) of the basic zoobenthos groups in fauna of the Crimean coastal zone of the Black Sea: A – from [296], B – by results of general species richness analysis of the Crimean coastal water areas.

Ранее, при сопоставлении меньших, но сходных по объему массивов данных, полученных для различных акваторий Крыма, было показано [296], что лидирующие позиции в бентосе по количеству видов занимают моллюски (31 – 38 %) и аннелиды (27 – 34 %), доля ракообразных и «прочих» видов значительно ниже (соответственно 11 – 23 % и 7 – 18 %) (рис. 5.1.1). При суммарном анализе материалов было отмечено выравнивание долей разных групп бентоса в сравнении с данными по отдельным регионам (рис. 5.2,А). Полученные ранее и в настоящее время данные по относительной представленности основных групп зообентоса в фауне Крымского региона в целом оказались схожими (рис. 5.2). Наибольшее количество видов отмечено в группе моллю-

сков (156), чуть менее многочисленны аннелиды (146) и ракообразные (143), последнюю позицию занимает сборная группа прочих видов (116) (Приложение 5.1).

Заметим, что при бентосной съемке акватории Крыма в 1999 г. мы имели дело с выборкой из 149 видов, против 559 (Приложение 5.1), полученных в ходе настоящего анализа. Первая выборка оказалась вполне репрезентативной для учета наиболее массовых и обычных форм бентоса. Сохранение же пропорций между различными группами, при переходе от уровня «А» фаунистической оценки акватории (рис.5.2,А) к «В» (рис. 5.2,В), явилось результатом их сходного пополнения, в том числе за счет относительно редких форм бентоса. В методическом плане можно говорить о доста-

точной репрезентативности результатов, получаемых при бентосных съемках акватории Крыма аналогичных выполненной в 1999 г. [296], когда общая исследованная дночерпателем площадь составила 6.25 м².

5.1.3. Вертикальное распределение зообентоса. Глубина распределения макрозообентоса у побережья Крыма ограничена в основном 127 – 135-метровой изобатой [145]. Границы вертикального распределения отдельных видов в разных районах Черного моря варьируют. Это обусловлено как гидрологическими и геоморфологическими особенностями акваторий, так и видоспецифической требовательностью к условиям жизни, наличием сезонной [71, 110] и многолетней [123] составляющих динамики распределения.

Ранее было отмечено несовпадение границ вертикального распределения некоторых видов бентосных животных у побережий Крыма и Кавказа [71]. В большинстве случаев зона обитания видов у Крыма располагалась на меньших глубинах (табл. 5.2). Анализ материалов, полученных в 1980 – 1990-е годы, указывает на нивелирование этих различий. Современные глубины обнаружения видов на Крымском шельфе фактически включают ранее регистрировавшиеся соответствующие диапазоны у берегов Кавказа.

По результатам анализа распределения зообентоса на рыхлых грунтах у берегов Крыма в 1980 – 1990-е годы (около 1200 станций) мы выделяем виды с широким и узким диапазонами обитания по глубине. Примерами эврибатных (в пределах обитаемой для макрозообентоса зоны шельфа Крыма) форм являются *Nephtys cirrosa*, *Melinna palmata*, *Ampelisca diadema*, *Amphiura stepanovi* (диапазон глубин 0 – 150 м), *Heteromastus filiformis*, *Aricidea claudiae*, *Terebellides stroemi* (0 – 140 м), *Pholoe synophthalmica*, *Retusa truncatula* (0 – 130 м). Основная же масса – стенобатные виды, имеющие относительно узкие вертикальные границы. Представителями этой группы являются *Glycera alba*, *Euclymene collaris*, *Tharyx marioni*, *Lysidice ninetta*, *Ophelia limacina*, *Polyopthalmus pictus*, *Goniada bobretzkii*, *Eulalia viridis*, *Genetyllis nana*, *Lagisca extenuata*, *Echinogammarus olivii*, *Biancolina algicola*, *Corophium bonelli*, *Hyale pontica*, *Melita palmata*, *Stenothoe monoculoides*, *Hemilepton nitidum*, *Tornus subcarinatus*, *Solen marginatus* (0 – 10 м); *Caecum armoricum*, *Tritaeta gibbosa* (21 – 30 м); *Hypania invalida* (31 – 40 м); *Namanereis pontica* (61 – 90 м); *Pterocirrus limbata* (31 – 50 м); *Aonides oxyccephala* (81 – 90 м).

Таблица 5.2. Диапазоны глубин обнаружения некоторых видов бентосных животных на рыхлых грунтах у побережья Крыма в 1980 – 1990-е годы
Table 5.2. Ranges of depth where some benthos species were detected on soft bottoms around the Crimean coast in 1980 – 1990th

Вид	Глубина, м		
	р-он Крыма		* р-он Кавказа
	* до 1975 г.	после 1980 г.	до 1975 г.
<i>Pachycerianthus solitarius</i>	100 – >100	11 – 150	48 – 100
<i>Syllides longicirrata</i>	0 – 1	0 – 60	45 – 50
<i>Perinereis cultrifera</i>	0 – 30	0 – 90	до 103
<i>Schistomeringos rudolphii</i>	1 – 10	0 – 30	25
<i>Clymenura clypeata</i>	10 – 22	0 – 90	85 – 103
<i>Mytilaster lineatus</i>	1 – 15	0 – 50	1 – 50

* – данные из [71]

С глубиной на рыхлых грунтах общее количество видов макрозообентоса уменьшается (рис. 5.3). Пик видового богатства приходится на прибрежные, относительно мелководные участки: 0 – 10 и 11 – 20 м (соответственно 238 и 242 вида). Фауна моллюсков наиболее разнообразна (81 вид) на глубине 11 – 20 м, ракообразных и аннелид (соответственно 74 и 80 видов) – в диапазоне 0 – 10 м, фауна “прочих” видов (35) – на глубине 21 – 30 м.

За весь период изучения донной фауны у берегов Крыма на глубине 100 и более метров встречено 55 видов макрозообентоса [58, 74, 117, 123, 146, собств. данные]. Это – 19 видов группы Annelida, 18 Mollusca, 7 Arthropoda, 4 Coelenterata, 3 Echinodermata, 2 Ascidiacea и по одному представителю Nemertini и

Porifera. Более половины из них являются «случайными», и только 26 видов могут быть отнесены к «обычным» для глубин 100 и более метров. Это – полихеты *Aricidea claudiae*, *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis*, *Melinna palmata*, *Nephtys cirrosa*, *N. hombergii*, *Notomastus profundus*, *Oriopsis armandi*, *Pholoe synophthalmica*, *Terebellides stroemi*; Oligochaeta g. sp.; моллюски *Abra alba*, *Modiolula phaseolina*, *Plagiocardium papillosum*, *Retusa truncatula*, *Trophon muricatus*; ракообразные *Ampelisca diadema*, *Apseudopsis ostroumovi*, *Eudorella truncatula*; Pantopoda g. sp.; офиура *Amphiura stepanovi*; асцидии *Ciona intestinalis*, *Eugyra adriatica*; Nemertini g. sp.; губка *Suberites carnosus* и мягкий коралл *Pachycrianthus solitarius*.

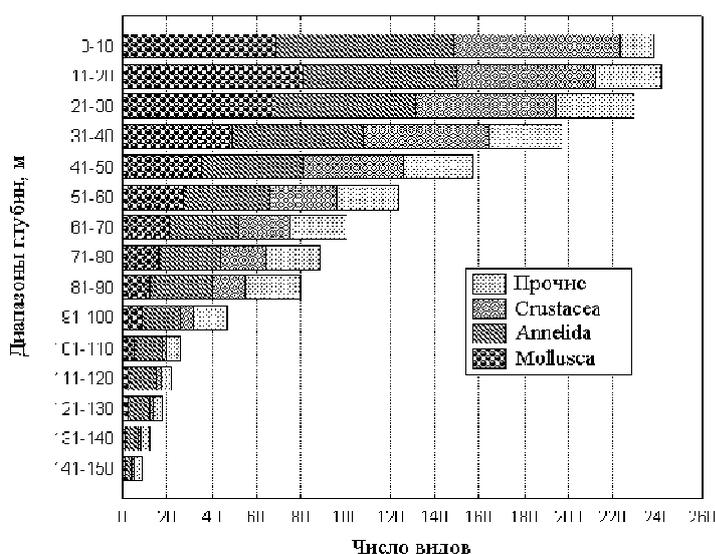


Рис. 5.3. Диаграмма вертикального распределения основных групп зообентоса на рыхлых грунтах у берегов Крыма

Fig. 5.3. Diagram of vertical distribution of the main zoobenthos groups on soft bottoms near coast of Crimea

По данным М. И. Киселевой [83], в районе южного побережья Крыма у нижней границы шельфа на глубине 200 м отмечены единичные экземпляры полихет, относящихся к шести видам: *A. claudiae*, *Nephtys* sp., *M. palmata*, *H. filiformis*, *T. stroemi*, *O. armandi*.

5.1.4. Многолетние изменения зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-западного Крыма. В настоящее время накоплен обширный фактический материал по многолетним качественным и количественным изменениям в составе донной фауны Крымского региона [72, 90, 121, 124, 297]. Разноплановость и разномасштабность полученных

результатов дают многовариантность в оценках изменений, происходящих в донных экосистемах различных акваторий Крыма и в разные периоды исследования. Тем не менее, многие сходятся на том, что на фоне имеющих место структурно-функциональных перестроек донных экосистем эколого-фаунистическая ситуация на шельфе Крыма на рубеже столетий несколько улучшилась (или, по крайней мере, не ухудшилась), в сравнении с периодом 1970-х. Эти выводы не бесспорны, нуждаются в большей доказательной базе и более детальном описании элементарных составляющих наблюдаемых структурно-функциональных перестроек.

Отправной временной точкой выполненного нами сравнительного анализа зообентоса акватории юго-западного Крыма (район Балаклава – м. Сарыч) стали 1930-е годы. Именно в этот период были получены первые количественные данные по фауне данного региона [7].

Материалы 1980 – 1990-х годов представлены результатами бентосных съемок, выполненных сотрудниками отдела экосистем шельфа ИнБЮМ НАН Украины при непосредственном участии автора.

В основу анализа положена схема подразделения бентоса акватории, предложенная Л. В. Арнольди [7] (табл. 5.3).

Таблица 5.3. Схема подразделения зообентоса на полигоне юго-западного Крыма (по [7])
Table 5.3. Scheme of zoobenthos subdivision in sampling site of the southwestern Crimea (from [7])

Группировка	Название	Диапазон глубин, м	Кол-во станций по годам	
			1930-е	1980 - 1990-е
I	Прибрежная песчаная	1–12	9	41
II	Илисто-песчаная	13–25	7	47
III	Мидиевый ил	26–50	6	19
IV	Фазеолиновый ил	51–110	20	73

В рамках выделенных группировок (= комплексов) выполнено сопоставление многолетних изменений бентоса по параметрам плотности (экз./м²), биомассы (г/м²) и индекса функционального обилия (5.1). Последний является прямым оценочным эквивалентом энергетической роли гидробионтов [104, 113].

$$\text{ИФО} = N_i^{0.25} \times B_i^{0.75}, \quad (5.1)$$

где ИФО – индекс функционального обилия, N_i и B_i – соответственно численность (экз./м²) и биомасса (мг/м²) i -го вида.

В многомерном анализе в качестве параметров значимости видов использована не трансформированная матрица их ИФО по станциям. Оценка различий между биоцено-

тическими комплексами и внутрикомплексное сходство, а также определение значимости отдельных видов проводились по значениям статистики Брэя–Куртиса [247] в программе SIMPER пакета PRIMER [244, 246].

Для выделения руководящих видов соответствующих комплексов использована как процедура построения кривых рангового распределения видов по индексу плотности в выражении (5.2), так и многомерная оценка значимости видов соответствующих комплексов в программе SIMPER.

$$\text{ИП} = \text{ИФО} \times p, \quad (5.2)$$

где ИП – индекс плотности, ИФО – индекс функционального обилия, p – встречаемость вида (от 0 до 1).

Изменения параметров численности, биомассы и индекса функционального обилия зообентоса. На кривых средних значений плотности и биомассы бентоса в 1980 – 1990-е годы выделяется один пик, расположенный в диапазоне глубин 13 – 25 м (илисто-песчаная группировка) (рис. 5.4 а, б). Наименьшие средние значения указанных параметров зарегистрированы в группировке фазеолинового

ила на глубине более 50 м. В целом сходная тенденция количественного развития бентоса на рассматриваемом полигоне наблюдалась и в 1930-е годы. Однако кривая плотности имела двуворшинный характер с максимумами в илисто-песчаной (13 – 25 м) и фазеолиновой (51 – 110 м) группировках. Область наибольшего среднего значения биомассы бентоса располагалась в зоне мидиевых илов (26 – 50 м).

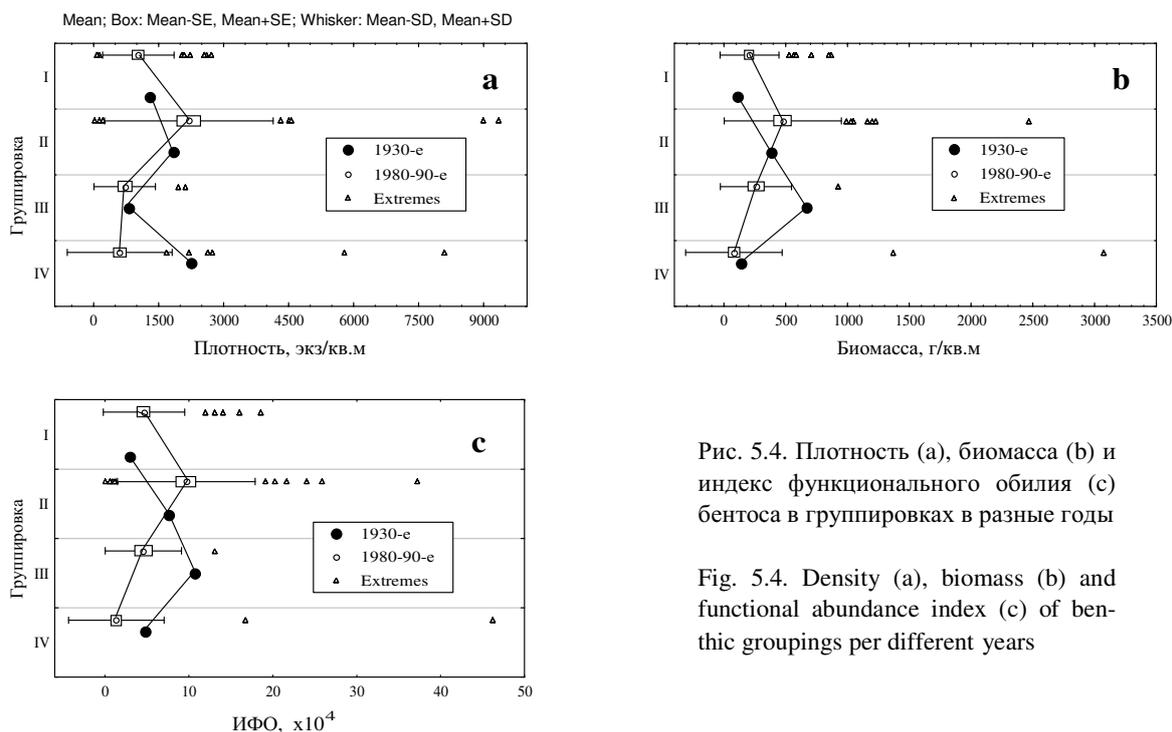


Рис. 5.4. Плотность (а), биомасса (б) и индекс функционального обилия бентоса в группировках в разные годы

Fig. 5.4. Density (a), biomass (b) and functional abundance index (c) of benthic groupings per different years

К сожалению, для периода 30-х годов мы располагаем только средними значениями численности и биомассы зообентоса в соответствующих комплексах. Это затрудняет описание многолетних изменений. Для плотности и биомассы бентоса только в одном из 4-х случаев (по плотности – в группировке фазеолинового ила, по биомассе – в мидиевой группировке) оцениваемый параметр 30-х находится за пределами стандартного отклонения соответствующих средних 80 – 90-х годов (рис. 5.4 а, б). Это дает основание предположить различие указанных параметров. В слу-

чаях, когда средние 30-х годов лежат близко, или (как это отмечено для плотности бентоса в мидиевой группировке) в пределах ошибок соответствующих средних 80 – 90-х годов, говорить о достоверности многолетних изменений средних значений затруднительно. Тем не менее, можно отметить определенные тенденции многолетних изменений. По параметру плотности – рост средних в илисто-песчаной, и снижение на фазеолиновых илах и песчаной группировке; по биомассе – рост в песчаной и илисто-песчаной, и снижение в группировках мидиевых и фазеолиновых илов.

Существенное снижение ИФО, выступающего в качестве интегрального показателя развития бентоса, зарегистрировано только в мидиевой группировке (рис. 5.4 с). При этом, нельзя не заметить разнонаправленность многолетнего дрейфа соответствующих средних в верхних и нижних горизонтах шельфа. Учитывая смысловую нагрузку используемого индекса, выражающуюся в косвенной оценке потока энергии через исследуемые биономиальные единицы, можно оценочно говорить об изменении средних продукционных показателей зообентоса: увеличение в 1.5 и 1.3 раза в верхних (соответственно песчаная и илисто-песчаная зоны) и снижение в 2.3 и 3.6 раза в нижних (соответственно зона мидиевых и фазеолиновых илов) горизонтах обитаемой бентали. Это определило общее смещение на меньшие глубины абсолютного продукционного максимума из зоны мидиевых илов (26 – 50 м), где он находился в 30-е годы, в илисто-песчаную (13 – 25 м). Отмеченные изменения свидетельствуют о наличии многолетних структурно-функциональных перестроек зообентоса на всех горизонтах обитаемой бентали.

В ходе дальнейшего анализа были определены популяционно-видовые составляющие отмеченных интегральных изменений зообентоса. Результаты сравнения группировок бентоса 30-х и 80 – 90-х годов по ИФО наиболее значимых видов представлены в табл. 5.4. Оказывается, что многолетние изменения группировки прибрежного чистого песка связаны с развитием двустворчатых моллюсков *Ch. gallina* и *S. subtruncata*, суммарный вклад которых в различие оценивается в 72.79 %. При этом отмечено усиление развития первого ($\overline{\text{ИФО}}$ повысился в 3 раза) и снижение – второго ($\overline{\text{ИФО}}$ понизился в 9.8 раз). В илисто-песчаной группировке наиболее существенные различия (суммарный вклад в различие 78.34 %) определяются развитием

Ch. gallina и *P. aurea*. Значимость первого вида, как и в первой группировке, возросла ($\overline{\text{ИФО}}$ возрос в 2.3 раза), второго – существенно снизилась ($\overline{\text{ИФО}}$ снизился в 1139 раз!). В группировке мидиевых илов отмечено существенное снижение роли *M. galloprovincialis* и *P. aurea* (суммарный вклад в различие 66.41 %): $\overline{\text{ИФО}}$ первого снизился в 3.5, второго – в 62.2 раза. В группировке фазеолиновых илов наибольшие изменения приходятся на долю *M. phaseolina* (79.94 %), ее $\overline{\text{ИФО}}$ снизился в 23.7 раз.

Таким образом, основной вклад в абсолютный рост интегральных показателей развития бентоса (по ИФО) в песчаной и илисто-песчаной группировках вносит *Ch. gallina*. Снижение же ИФО-показателя развития бентоса в комплексах мидиевого и фазеолинового илов связано с падением значений данного индекса у моллюсков *M. galloprovincialis*, *P. aurea* (мидиевый ил) и *M. phaseolina*, *M. euprocta* (фазеолиновый ил).

По величине вклада в формирование средних значений внутрикомплексного сходства Брэя-Куртиса в первой и второй группировках бентоса явным лидером является *Ch. gallina*, в третьей группировке – *M. galloprovincialis*, в четвертой – *T. stroemi*, *M. phaseolina* и *A. stepanovi* (табл. 5.5). Если принять в качестве значимости видов их вклад во внутрикомплексное сходство (по $\overline{\beta}_i$ %), то изначально выделенным а priori группировкам можно поставить в соответствие определенные биоценоотические структуры. Группировки I и II следует отнести к единому биоценозу *Ch. gallina*, группировку III – биоценозу *M. galloprovincialis* и группировку IV – *T. stroemi* + *M. phaseolina* + *A. stepanovi*.

Из отмеченных форм бентоса, чей вклад в совокупности формирует 90 % внутрикомплексного сходства, наиболее стабильными по параметру ИФО (табл. 5.5,

Бентос

Таблица 5.4. Различия между одноименными группировками бентоса 1930-х и 1980 – 90-х годов
Table 5.4. Distinctions between the same benthic groupings at the 1930th and 1980 – 90th

Вид	ИФО*		$\bar{\alpha}_i$	$\bar{\alpha}_i/SD(\alpha_i)$	$\bar{\alpha}_i \%$
	1930-е гг.	1980 – 1990-е гг.			
Группировка I	Среднее различие 72.52 %				
<i>Chamelea gallina</i>	12848.99	38543.22	37.92	2.22	52.30
<i>Spisula subtruncata</i>	8507.42	864.58	14.86	1.64	20.49
<i>Lucinella divaricata</i>	3880.46	819.35	6.34	1.47	8.75
<i>Donax semistriatus</i>	1594.16	1354.78	3.67	1.32	5.06
<i>Diogenes pugilator</i>	969.52	1331.87	2.32	0.59	3.20
<i>Cyclope neritea</i>	352.43	792.99	1.07	1.49	1.48
Группировка II	Среднее различие 81.60 %				
<i>Paphia aurea</i>	138694.47	121.77	48.26	4.26	59.14
<i>Chamelea gallina</i>	27387.95	63386.38	15.67	1.32	19.20
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	3937.20	10341.91	2.88	0.41	3.53
<i>Modiolus adriaticus</i>	6718.55	3327.04	2.74	1.16	3.36
<i>Spisula subtruncata</i>	8423.97	5860.01	2.74	1.94	3.35
<i>Lucinella divaricata</i>	3597.02	2438.96	1.13	1.25	1.39
<i>Pitar rudis</i>	4045.58	1694.61	1.07	1.98	1.31
Группировка III	Среднее различие 81.17 %				
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	64702.59	18352.41	30.17	2.37	37.17
<i>Paphia aurea</i>	45279.34	728.12	23.73	4.39	29.24
<i>Chamelea gallina</i>	879.79	14239.72	5.99	0.57	7.38
<i>Pitar rudis</i>	10810.24	2187.72	4.65	2.43	5.73
<i>Modiolus adriaticus</i>	8963.31	436.28	4.51	4.13	5.55
<i>Spisula subtruncata</i>	4032.88	4755.66	2.79	1.25	3.43
<i>Modiolula phaseolina</i>	2585.07	489.55	1.42	2.99	1.75
Группировка IV	Среднее различие 90.50 %				
<i>Modiolula phaseolina</i>	40397.83	1704.56	72.35	4.91	79.94
<i>Molgula euprocta</i>	3443.62	161.74	6.09	5.18	6.72
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	559.94	9071.36	4.24	0.32	4.69

* ИФО – среднее значение индекса функционального обилия; $\bar{\alpha}_i$ – абсолютный и $\bar{\alpha}_i \%$ – относительный вклад вида *i* в среднее различие Брэя–Куртиса между комплексами; SD – стандартное отклонение

значение $\bar{\beta}_i/SD(\beta_i)$ в первой и второй группировках является *Ch. gallina*, в третьей – *S. subtruncata* и *P. rudis*, в четвертой – *T. stroemi* и *A. stepanovi*. Это позволяет определить указанные виды как индикаторные для соответствующих группировок бентоса. Совпадение ясно выраженных руководящей и индикаторной функции у *Ch. gallina*, *T. stroemi* и *A. stepanovi* подтверждает значимость указанных видов в рамках выделенных биоценологических комплексов. Из числа руководящих видов биоценозов в разряд видов-индикаторов не попали *M. galloprovincialis* и *M. phaseolina*.

Вероятно, это связано с некоторым несопадением изначально заложенной в анализ вертикальной зональности бентоса и более сложной естественной пространственной организацией поселений этих видов.

По результатам анализа кривых рангового распределения видов по ИП (рис. 5.5 а – д) можно отметить два основных момента:

1) Позиции видов-доминантов соответствующих комплексов в целом сохраняются. Для прибрежного песчаного и илисто-песчаного комплексов таким видом является *Ch. gallina*, для комплекса мидиевых илов –

Таблица 5.5. Руководящие виды (имеют наибольший вклад в среднее сходство станций соответствующих группировок) бентоса в 1980 – 1990-е годы

Table 5.5. The principal benthos species (contributing most to the average similarity of stations within the corresponding groupings) in the 1980 – 1990th

Вид	ИФО*	$\bar{\beta}_i$	$\bar{\beta}_i/SD(\beta_i)$	$\bar{\beta}_i\%$
Группировка I				
<i>Chamelea gallina</i>	38543.22	22.57	0.84	83.15
<i>Diogenes pugilator</i>	1331.87	2.20	0.38	8.12
Группировка II				
<i>Chamelea gallina</i>	63386.38	21.88	0.91	78.43
<i>Spisula subtruncata</i>	5860.01	1.73	0.50	6.22
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	10341.91	0.80	0.33	2.86
<i>Pitar rudis</i>	1694.61	0.65	0.43	2.34
<i>Lucinella divaricata</i>	2438.96	0.61	0.50	2.19
Группировка III				
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	18352.41	3.73	0.31	28.88
<i>Chamelea gallina</i>	14239.72	2.41	0.26	18.69
<i>Spisula subtruncata</i>	4755.66	2.41	0.47	18.69
<i>Pitar rudis</i>	2187.72	2.35	0.43	18.19
<i>Plagiocardium papillosum</i>	919.87	0.59	0.38	4.54
<i>Modiolus adriaticus</i>	436.28	0.25	0.13	1.93
Группировка IV				
<i>Terebellides stroemi</i>	721.89	8.87	0.74	37.54
<i>Modiolula phaseolina</i>	1704.56	5.99	0.47	25.34
<i>Amphiura stepanovi</i>	426.54	4.73	0.72	20.01
<i>Plagiocardium papillosum</i>	326.34	1.46	0.40	6.17
<i>Nephtys hombergii</i>	89.16	1.02	0.47	4.33

* ИФО – среднее значение индекса функционального обилия; $\bar{\beta}_i$ – абсолютный и $\bar{\beta}_i\%$ – относительный вклад вида *i* в среднее сходство Брэя–Куртиса внутри комплекса; SD – стандартное отклонение

M. galloprovincialis, для комплекса фазеолиновых илов – *M. phaseolina* (однако уже теперь практически наравне с другим новым лидером комплекса – *M. galloprovincialis*).

2) В ранжированном по глубине ряду комплексов наблюдаются противоположные тенденции: в относительно мелководных (прибрежный песчаный и илисто-песчаный) – существенное возрастание абсолютного лидерства (роли) видов-доминантов, на мидиевых и фазеолиновых илах – его снижение.

Оценка значимости видов по вкладу во внутрикомплексное сходство и по величине индекса плотности (ИП) дала в целом сходные результаты для группировок I, II и III (рис. 5.5, табл. 5.5). Однако в группировке фазеолиново-

го ила результаты несколько расходятся: по величине ИП первое место занимает мидия (практически наравне с *M. phaseolina*), однако по вкладу во внутрикомплексное сходство она не входит даже в пятерку наиболее значимых видов. В данном случае обнаруживается недостаток метода выделения руководящих видов по ИП, когда лидерство вида (в данном случае мидии) при относительно низкой встречаемости (10%), определяется высокими значениями биомассы ее отдельных крупных форм. В биоценотическом плане подобный результат не является удовлетворительным и мидия не может быть отнесена к руководящим видам рассматриваемой группировки фазеолинового ила.

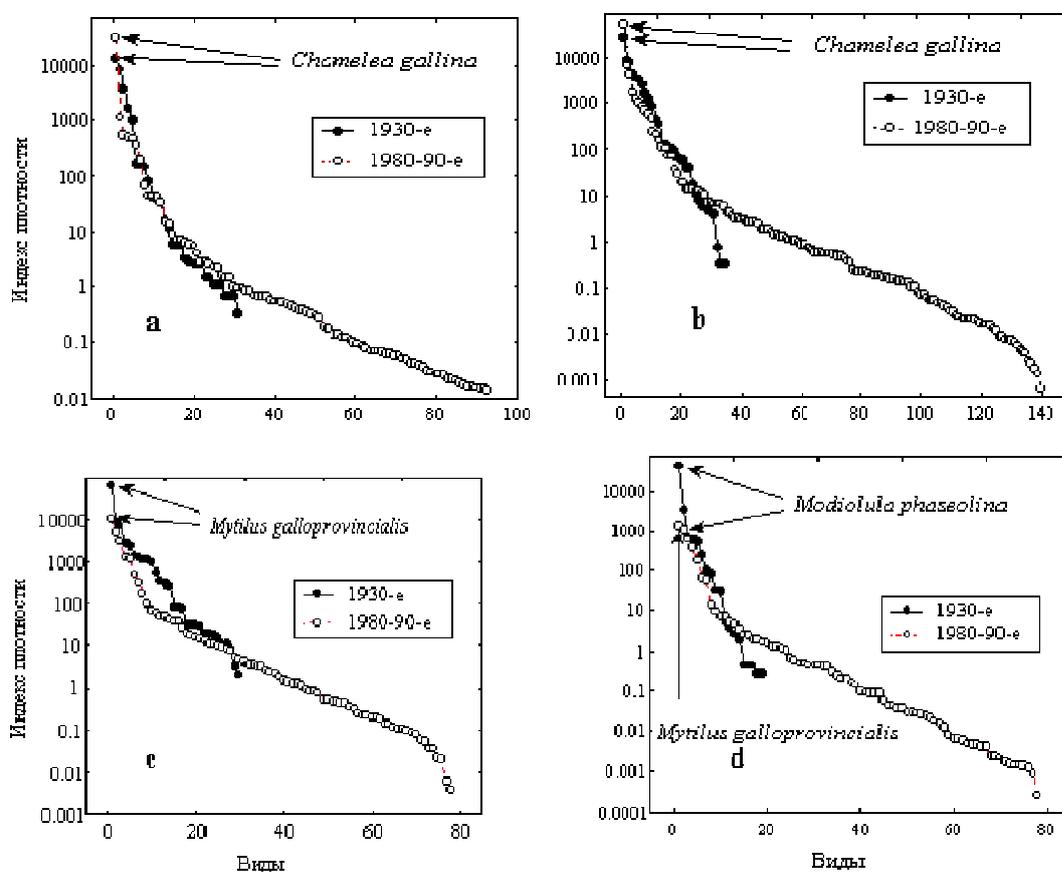


Рис. 5.5. Кривые рангового распределения видов по индексу плотности (ИП) в группировках: прибрежной песчаной (а), илисто-песчаной (б), мидиевого (с) и фазеолинового илов (д)

Fig. 5.5. Species rank distribution curves based on Density Index (DI) for the various benthic groupings: coastal sandy (а), silty-sandy (б), mussel silt (с) and phaseolina silt (д) groupings

Суммируя результаты проведенного анализа можно отметить следующее. В бентосе рыхлых грунтов юго-западного Крыма в период с 1930-х по 1980–1990-е годы произошли структурно-функциональные перестройки. Наиболее значимыми эволюлирующими видами, определившими изменения в бентосе, стали моллюски из группы фильтраторов-сестонофагов. Так, отмечено исключительное усиление развития *Ch. gallina* (песчаная и илисто-песчаная группировки) и снижение развития *S. subtruncata* (песчаная группировка), *P. aurea* (илисто-песчаная и мидиевых илов), *M. galloprovincialis* (мидиевых илов) и *M. phaseolina* (группировка фазеолиновых

илов). Интегрально это определило возрастание средних продукционных показателей зообентоса в верхних (песчаная и илисто-песчаная зоны) и снижение – в нижних (зоны мидиевых и фазеолиновых илов) горизонтах шельфа, а также смещение на меньшие глубины (из зоны мидиевых илов – в илисто-песчаную) наиболее продуктивного пояса бентали юго-западного Крыма.

5.1.5. Изменение разнообразия зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-восточного Крыма (на примере бухты Лисьей). Лисья бухта находится примерно в 3 км к западу от Карадага и является наиболее

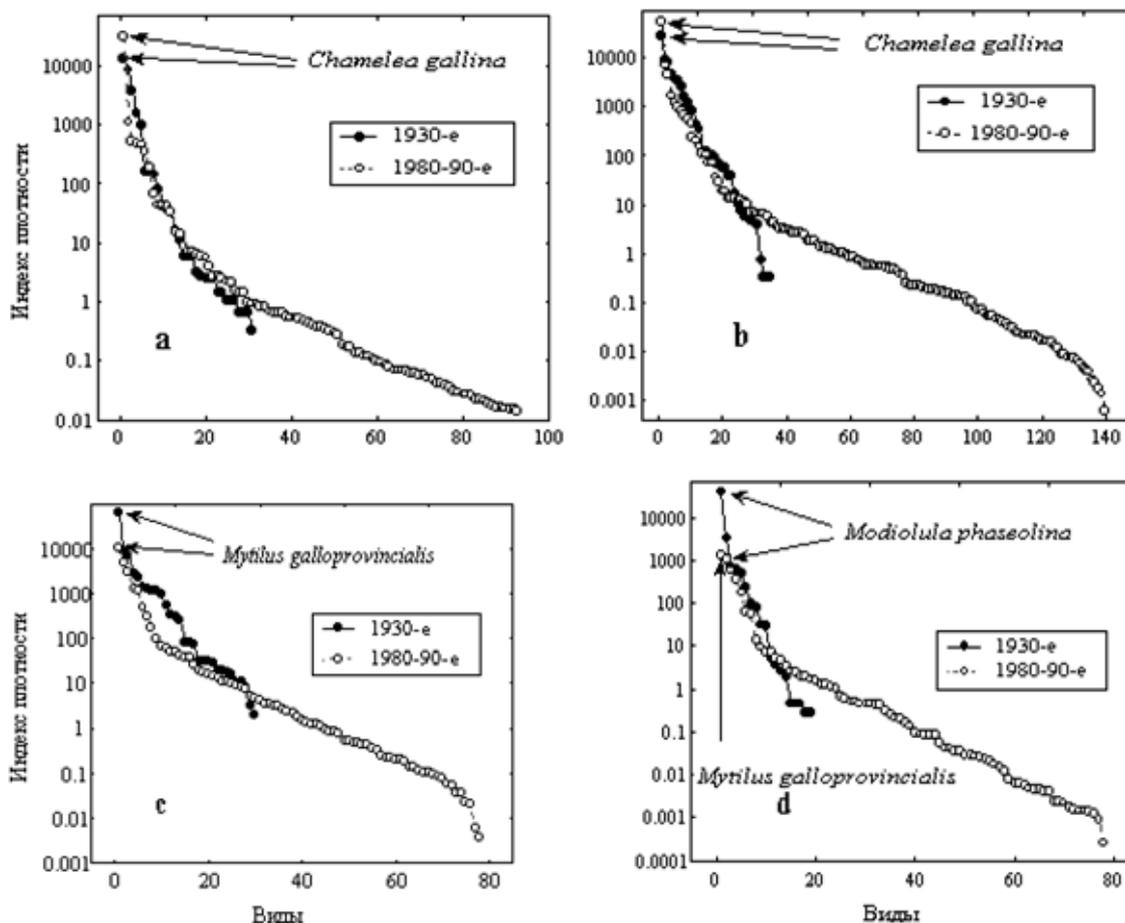


Рис. 5.5. Кривые рангового распределения видов по индексу плотности (ИП) в группировках: прибрежной песчаной (а), илисто-песчаной (б), мидиевого (с) и фазеолинового илов (д)

Fig. 5.5. Species rank distribution curves based on Density Index (DI) for the various benthic groupings: coastal sandy (a), silty-sandy (b), mussel silt (c) and phaseolina silt (d) groupings

Суммируя результаты проведенного анализа можно отметить следующее. В бентосе рыхлых грунтов юго-западного Крыма в период с 1930-х по 1980 – 1990-е годы произошли структурно-функциональные перестройки. Наиболее значимыми эволюирующими видами, определившими изменения в бентосе, стали моллюски из группы фильтраторов-сестонофагов. Так, отмечено исключительное усиление развития *Ch. gallina* (песчаная и илисто-песчаная группировки) и снижение развития *S. subtruncata* (песчаная группировка), *P. aurea* (илисто-песчаная и мидиевых илов), *M. galloprovincialis* (мидиевых илов) и *M. phaseolina* (группировка фазеолиновых

илов). Интегрально это определило возрастание средних продукционных показателей зообентоса в верхних (песчаная и илисто-песчаная зоны) и снижение – в нижних (зоны мидиевых и фазеолиновых илов) горизонтах шельфа, а также смещение на меньшие глубины (из зоны мидиевых илов – в илисто-песчаную) наиболее продуктивного пояса бентали юго-западного Крыма.

5.1.5. Изменение разнообразия зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-восточного Крыма (на примере бухты Лисьей). Лисьья бухта находится примерно в 3 км к западу от Карадага и является наиболее

глубоко вдающейся в сушу частью большой бухты, именованной ранее Чалкинской (в настоящее время официального названия не имеет). Исследования бентоса в этом районе впервые проведены в июле 1973 г., когда побережье и акватория Лисьей бухты были относительно чистыми [79]. За период, прошедший с 1973 г., в биотопе Лисьей бухты наблюдаются значительные изменения [221]. Последующие исследования бентоса предприняты в августе – сентябре 1998 г. В задачу исследований входило проведение сравнительного анализа биоразнообразия бентоса в биотопе песка Лисьей бухты в 1973 и 1998 гг.

Материалом для данной работы послужили сборы, выполненные в Лисьей бухте 7 – 9.07. 1973 и 30.08 – 1.09. 1998. Пробы бентоса отбирали водолазным дночерпателем площадью захвата 0.05 или 0.1 м² на глубинах от 1 до 10 м через каждый метр глубины на трех разрезах (центральном, западном и восточном). Разрезы расположены перпендикулярно берегу на расстоянии 150 м один от другого. В 1973 г. выполнено 26 станций, в 1998 г. – 29. Общая дночерпательная площадь, обследованная в 1973 г. – 2.55 м², в 1998 г. – 2.9 м². Пробы обрабатывали по общепринятым методикам [79].

Для каждого вида бентосного организма определяли среднюю численность - N, экз./м², среднюю биомассу - B, г/м², встречаемость в процентах – P, %. При выделении трофических групп использовали литературные данные [72].

Был проведен анализ изменения числа видов, их встречаемости, средней численности, биомассы, а также количественных показателей доминирующего вида *Chamelea gallina*.

Для сравнения плотности видов на единице площади и выровненности относительного распределения особей среди видов в оба периода исследований строили кривые доминирования – разнообразия, где ось абсцисс представляет ранжированный ряд от наиболее

многочисленного вида к наименее многочисленному, а ось ординат – накопленный процент численности видов [148]. Метод сравнения к-доминантных кривых сочли применимым к нашим исследованиям, так как в оба периода обследованы одни и те же глубины, включающие одну и ту же площадь дна; следовательно, мы сравниваем плотность видов на равных площадях в различные моменты исследования.

Широко применяемым подходом при анализе видового разнообразия является индексный подход. Доминирование изучали с помощью индекса Симпсона [302] и индекса доминирования Бердджер–Паркер [236]. Собственно биоразнообразие (“intrinsic diversity”) [280] в каждый из периодов исследования анализировали по индексу, обратному индексу Симпсона [148], а также по индексу Шеннона, рассчитанному на основании численности и биомассы [301]. Выровненность исследовали с помощью индекса Пиелу [291]. Сходство фаун изучали по Чекановскому – Серенсену:

$$i = \frac{2a}{b+c}, \text{ где } a - \text{ число общих видов, } b \text{ и } c -$$

число видов в сравниваемых списках (1973 и 1998 гг. соответственно). Видовое богатство рассчитывали по индексу Маргалефа [284]. При расчетах индексов для каждой глубины использовали осредненные для трех разрезов количественные данные.

В районе работ в 1973 г. практически на всем полигоне грунт был представлен песком с примесью гальки (глубины 1, 2 м), либо песком с примесью ракушечника. Только на двух станциях отмечено небольшое количество зостеры [79]. В 1998 г. чисто песчаный грунт обнаружен лишь на центральном разрезе. На двух других разрезах песчаный грунт располагался пятнами, между которыми наблюдались выходы коренных пород. На шести станциях восточного и западного разрезов от-

мечены макроводоросли (цистозира, филлофора, ульва), на одной станции – рдест. На западном разрезе на глубине от 3 до 6 м процент покрытия дна ульвой достигал 90 %, далее с увеличением глубины он уменьшался и на глубине 10 м составлял 10 %.

В 1998 г. значительно изменились также состав фауны, встречаемость отдельных видов и показатели их количественного развития. В 1973 г. в исследованном районе отмечено 56 таксонов, а в 1998 г. – 93 (табл. 5.6).

Высокие величины встречаемости в 1998 г. отмечены для *Ch. gallina* – 80 %, *Diogenes pugilator* – 70 %, *Mytilaster lineatus* – 73 %. Эти виды являются доминантными, в группу характерных (обнаруженных на 25 – 50 % станций) вошли 15 видов, в группу редких, с встречаемостью менее 25 % – 75 видов. Таким образом, доминантные виды составляют – 3,2 %, характерные – 16,1 %, а редкие – 80,6 %. Идентифицирован 91 вид: 35 многощетинковых червей, 31 моллюсков, 23 ракообразных, по 1 виду – ланцетников и личинок хирономид (немертины и турбеллярии до вида не определены).

Предварительный анализ сравнимости фаун 1973 г. и 1998 г. был проведен на основании индекса общности Чекановского – Сёрнсена. Индекс общности составил 0.21 в целом по полигону, с диапазоном изменения от 0.06 – 0.51 (табл. 5.7). Произошли значительные изменения в составе таксонов. Из 21 вида полихет, обнаруженных в 1973 г., в 1998 г. найдено 6, хотя в целом встречено 35 видов. Из 12 видов ракообразных, отмеченных в 1973 г., и 23 обнаруженных в 1998 г., лишь 6 видов – общие. В 1973 г. отмечено 20 видов моллюсков, в 1998 г. – 31, среди них 14 – общие виды. Высокую встречаемость из общих для обоих периодов исследований видов имели моллюски *Ch. gallina*, *Nana neritea*, *Caecum elegans*, рак *D. pugilator*, полихета *Protodorvil-*

lea kefersteini. В 1973 г. встречаемость более 50 % имел также моллюск *Lucinella divaricata*.

Существенно отличаются показатели количественного развития макробентоса в исследованные периоды (табл. 5.8).

Значительную разницу в значениях численности бентоса отчасти, видимо, можно объяснить сезонными различиями в сроках сбора материала: в 1973 г. пробы отобраны в начале июля, в 1998 г. – в конце августа. Именно в июле происходит размножение таких массовых видов, как *M. lineatus*, *D. pugilator*, *Ch. gallina*. Однако сезонные колебания биомассы макробентоса на рыхлых грунтах в Черном море не выражены [72].

Для сопоставления приведем данные, полученные для биотопа песка в районе Карадага в 1938 - 1939 гг. [10] и в 1957 г. [105]. Средние значения численности бентоса в эти годы составляли соответственно 955 и 223 экз./м², средние значения биомассы бентоса – соответственно 74 и 27 г/м². Таким образом, если средние значения биомассы бентоса, полученные в Лисьей бухте в 1973 г. вполне укладываются в диапазоны значений, указанных для биотопа песка в районе Карадага в 1938 – 39 гг. и в 1957 г., то средние значения биомассы бентоса в Лисьей бухте в 1998 г. (778.4 г/м²) отличаются от известных перечисленных данных не меньше, чем в 10 раз.

Основную долю в общую биомассу бентоса вносит *Ch. gallina* (табл. 5.8). Этот вид доминирует по биомассе на глубинах 2 – 10 м в 1998 г. и на глубинах 3 – 10 м – в 1973 г. Таким образом, с формальной точки зрения, в исследованные периоды в бухте Лисьей на глубине от 3 до 10 м обитало сообщество *Ch. gallina*.

Сопоставление количественных показателей бентоса, а также числа видов на отдельных глубинах в исследованные периоды показало, что в 1998 г. почти на всех глубинах

Бентос

Таблица 5.6. Видовой состав и количественное развитие бентоса в Лисьей бухте в 1973 и 1998 гг.
Table 5.6. Species composition and quantity of benthos at the Lysia Bay in 1973 and 1998

Систематический состав	1998 г.			1973 г.		
	Р, %	N, экз./м ²	В, г/м ²	Р, %	N, экз./м ²	В, г/м ²
1	2	3	4	5	6	7
PORIFERA	0	0	0	4	1.5	0.9
COELENTERATA						
<i>Actinothoe clavata</i> (Ilmoni)	0	0	0	12	12	0.07
PLATODES (Turbellaria)	27	45	0.014	0	0	0
NEMERTINI	7	2.9	0.004	24	3	0.003
ANNELIDA (Polychaeta)						
<i>Genetyllus tuberculata</i> (Bobr.)	10	1.4	0.001	0	0	0
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linné)	10	4.3	0.005	0	0	0
<i>Eulalia viridis</i> (S.-Jos.)	7	1.4	0.002	0	0	0
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny	0	0	0	8	1	0.05
<i>N. cirrosa</i> Ehlers	3	1.8	0.002	8	1	0.003
<i>Micronephtys stammeri</i> (Augen)	0	0	0	4	0.4	<0.001
<i>Glycera convoluta</i> Keferstein	3	0.7	0.001	28	6	0.02
<i>G. alba</i> (O. F. Müller)	7	0.7	0.015	0	0	0
<i>Goniada bobretzkii</i> Annenkova	3	1.4	0.005	0	0	0
<i>Harmothoe</i> sp.	3	0.7	0.001	0	0	0
<i>Pholoe synophthalmica</i> Claparède	23	35.4	0.091	4	1.5	0.001
<i>Nereis zonata</i> Malmgren	3	27.14	0.013	0	0	0
<i>Nereis</i> sp.	7	1.1	0.002	0	0	0
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube)	3	0.7	0.002	0	0	0
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et M.-Edwards)	27	31.4	0.022	4	0.4	<0.001
<i>Typosyllis hyalina</i> (Grube)	7	1.8	0.003	0	0	0
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern	3	0.7	<0.001	8	7	0.007
<i>S. erinaceus</i> Claparède	13	16.4	0.001	0	0	0
<i>Brania clavata</i> (Claparède)	37	215	0.006	0	0	0
<i>Exogone gemmifera</i> Pagenstecher	47	384	0.012	8	1	0.001
<i>Pionosyllis pulligera</i> (Krohn)	23	58.2	0.003	0	0	0
<i>Microphthalmus fragilis</i> Bobretzky	3	7.1	0.001	0	0	0
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntoch)	33	420	0.079	29	11	0.004
<i>Polygordius neapolitanus</i> Fraipont	0	0	0	8	1	0.004
<i>Protodrilus purpureus</i> (Schneider)	3	1.4	<0.001	0	0	0
<i>Spio filicornis</i> (O.F. Müller)	13	6.4	0.013	20	5	0.003
<i>Scolelepis squamata</i> (O. F. Müller)	0	0	0	4	0.4	<0.001
<i>Pseudomalacoceros tridentata</i> Southern	0	0	0	8	1	0.004
<i>Polydora ciliata</i> (Johnston)	0	0	0	4	1	0.001
<i>Prionospio cirrifera</i> Wiren	20	29	0.011	8	3	0.01
<i>P. malmgreni</i> Claparède	0	0	0	12	1.5	0.005
<i>Microspio mecznikowianus</i> (Claparède)	3	2.5	0.003	0	0	0
<i>Aonides paucibranchiata</i> Southern	0	0	0	4	0.4	<0.001
<i>Magelona rosea</i> Moore	0	0	0	8	1	<0.001
<i>Cirrophorus harpagoneus</i> (Storch)	17	3.2	0.004	0	0	0
<i>Tharyx marioni</i> (Saint-Joseph)	3	0.4	0.001	0	0	0
<i>Aricidea claudiae</i> Laubier	7	1.1	0.001	4	0.4	0.001
<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	7	1.4	0.025	0	0	0

Бентос

Продолжение табл. 5.6

Table 5.6 (Contnd)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin)	10	22	0.002	0	0	0
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius)	17	50	0.005	24	5	0.005
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède)	7	1.4	0.001	0	0	0
<i>Clymenura clypeata</i> (Saint-Joseph)	13	3.2	0.008	0	0	0
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky	20	10	0.015	0	0	0
<i>Melinna palmata</i> Grube	7	1.1	0.007	0	0	0
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède)	3	0.7	<0.001	0	0	0
<i>Pomatoceros triqueter</i> (L.)	0	0	0	4	0	0
CRUSTACEA						
<i>Balanus improvisus</i> Darwin	33	50.7	2.31	4	0.4	0.005
<i>Iphinoe maeotica</i> (Sowinsky)	13	6	0.004	9	1	<0.001
<i>I. elisae</i> Bacescu	10	1.4	<0.001	0	0	0
<i>Cumella pygmaea euxinica</i> Bacescu	3	0.4	<0.001	0	0	0
<i>Bodotria arenosa mediterranea</i> (Stener)	0	0	0	8	8	0.001
<i>Pseudocuma longicornis pontica</i> Bacescu.	0	0	0	24	39	0.04
<i>P. tenuicauda</i> (G. O. Sars)	3	0.7	<0.001	0	0	0
<i>Apsudopsis ostroumovi</i> Bacescu	3	0.7	<0.001	0	0	0
<i>Leptochelia savignyi</i> (Kroyer)	17	24	0.012	0	0	0
<i>Eurydice dollfusi</i> Monod.	0	0	0	4	0.4	0.001
<i>Synisoma capito</i> (Rathke)	17	1.8	0.017	0	0	0
<i>Naesa bidentata</i> (Adams)	7	4.6	0.023	0	0	0
<i>Bathyporeia gulliamsoniane</i> (Bate)	13	6	0.003	32	6	0.006
<i>Atylus guttatus</i> A. Costa	27	21	0.011	4	0.4	<0.001
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> A. Costa	20	4.6	0.010	0	0	0
<i>Microdeutopus</i> sp.	0	0	0	4	1	0.001
<i>Ampelisca diadema</i> A. Costa	7	1.8	0.005	12	2	0.002
<i>Amphithoe vaillanti</i> Lucas	10	96	0.040	0	0	0
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate)	10	15	0.009	0	0	0
<i>Biancolina algicola</i> (Stebbing)	7	5.4	0.001	0	0	0
<i>Caprella acanthifera ferox</i> (Czernjavsky)	30	138	0.060	0	0	0
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu)	13	20	0.005	0	0	0
<i>Erichthonius difformis</i> M.-Edwards	20	165	0.066	0	0	0
<i>Marinogammarus olivii</i> M.-Edwards	7	12	0.023	12	5	0.005
<i>Siphonoecetes dellavallei</i> Stebbing	10	7.5	0.004	0	0	0
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu)	10	44	0.022	0	0	0
<i>Diogenes pugilator</i> Roux	70	201	2.537	64	31	1.05
<i>Carcinus mediterraneus</i> Czernjavsky	0	0	0	8	1	0.002
<i>Chironomus salinarius</i> (Kieffer)	3	2.9	0.002	0	0	0
MOLLUSCA						
<i>Acanthohitona fascicularis</i> (L.)	0	0	0	8	2	0.007
<i>Lepidochitona cinerea</i> (L.)	10	2.1	0.004	0	0	0
<i>Tricolia pulla</i> (L.)	20	248	0.175	0	0	0
<i>Gibbula adriatica</i> (Philippi)	3	0.4	<0.001	0	0	0
<i>Rissoa splendida</i> Eichwald	3	2.1	0.079	4	0.4	<0.001
<i>R. membranacea</i> Adams	17	3.6	0.017	4	1	0.001
<i>R. parva</i> (Da Costa)	13	3.6	0.016	0	0	0
<i>Caecum elegans</i> Perej.	40	188	0.23	24	60	0.135

Бентос

Продолжение табл. 5.6

Table 5.6 (Contnd)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Tritia reticulata</i> (L.)	13	2.9	3.179	24	4	2.02
<i>Nana donovani</i> (Risso)	23	26.4	0.888	0	0	0
<i>N. neritea</i> (Linne)	37	53	3.9	52	12	3.1
<i>Bela nebula</i> (Mont.)	0	0	0	12	3	0.072
<i>Odostomia albella</i> (Loven)	3	0.7	0.003	0	0	0
<i>O. pallida</i> (Montagu)	3	5	0.002	0	0	0
<i>O. plicata</i> (Mont.)	3	0.4	<0.001	0	0	0
<i>Odostomia</i> sp.	3	0.7	<0.001	0	0	0
<i>Parthenina</i> sp.	3	0.4	<0.001	0	0	0
<i>Turbonilla delicata</i> (Monterosato)	3	0.7	0.002	0	0	0
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguiere)	17	3.2	0.005	0	0	0
<i>Cylichnina robagliana</i> (Fisch.)	0	0	0	8	1	0.003
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin)	73	2413	9.055	4	3	0.05
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lmk.	47	81	0.115	0	0	0
<i>Modiolus adriaticus</i> (Lmk.)	0	0	0	8	1	0.001
<i>Loripes lucinalis</i> (Lmk.)	17	6	0.060	0	0	0
<i>Lucinella divaricata</i> (L.)	17	4.3	0.032	69	77	0.405
<i>Mysella bidentata</i> (Montagu)	0	0	0	4	1	0.005
<i>Donax semistriatus</i> Poli	0	0	0	28	6	2.883
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin)	17	17	0.079	0	0	0
<i>Gouldia minima</i> (Montagu)	7	1.8	0.017	12	12	0.42
<i>Pitar rudis</i> (Poli)	7	1.1	0.539	4	2	1.88
<i>Chamelea gallina</i> (L.)	80	907	753.825	52	32	22
<i>Spisula subtruncata</i> (Costa)	23	4.3	0.120	12	2	0.3
<i>Moerella donacina</i> (L.)	7	2.1	0.216	24	7	0.12
<i>M. tenuis</i> (Costa)	30	19	0.081	0	0	0
<i>Fabulina fabula</i> (Gronovius)	17	3.6	0.007	32	8	0.01
<i>Lentidium mediterraneum</i> Costa	30	12.1	0.019	0	0	0
<i>Branchiostoma lanceolatum</i> (Pallas)	7	1.4	0.043	0	0	0

Таблица 5.7. Индекс сходства Чекановского в сообществе *Chamelea gallina* в Лисьей бухте

Table 5.7. Czekanowski Similarity index for *Chamelea gallina* community in the Lysia Bay

Глубина (м)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Индекс сходства 1973 - 1998	0.06	0.14	0.14	0.51	0.26	0.14	0.14	0.3	0.21	0.23

Таблица 5.8. Показатели количественного развития бентоса и *Chamelea gallina* в Лисьей бухте в 1973 и 1998 гг.

Table 5.8. Quantitative indexes of benthos and *Chamelea gallina* at the Lysia Bay in 1973 and 1998

Год	Число видов	N, экз./м ²	B, г/м ²	<i>Ch. gallina</i>		<i>Ch. gallina</i>	
				N, экз./м ²	N, %	B, г/м ²	B, %
1973	56	395	35.66	32	8.1	22.0	61.7
1998	93	7066	778.44	907	12.8	753.83	96.8

наблюдалось значительное увеличение числа видов, средних численности и биомассы бентоса, по сравнению с 1973 г. Особенно возрос-

ла практически на всех глубинах численность и биомасса хамелеи. Изменилась и трофическая структура сообщества (табл. 5.9).

Таблица 5.9. Трофическая структура сообщества бентоса в Лисьей бухте в 1973 г. и 1998 г.
Table 5.9. Trophic structure of benthos community at the Lysia Bay in 1973 and 1998

Пищевая группировка	Количество видов	Количество видов, %	N, экз./м ²	N, %	B, г/м ²	B, %
1973 г.						
Сестонофаги	14	25.45	140	35.41	28.89	81.02
Детритофаги	20	36.36	150	37.84	0.35	0.97
Фитофаги	5	9.09	9	2.38	0.011	0.05
Плотоядные	12	21.82	76	19.21	6.39	17.92
Эврифаги	4	7.27	19	4.91	0.01	0.03
1998 г.						
Сестонофаги	15	16.13	3513	54.59	766.31	98.44
Детритофаги	32	34.41	675	10.49	0.79	0.10
Фитофаги	14	15.05	509	7.90	0.50	0.07
Плотоядные	22	23.66	599	9.31	10.68	1.37
Эврифаги	10	10.75	1133	17.61	0.16	0.02

Увеличилось количество видов всех трофических группировок, кроме сестонофагов. В процентном отношении, как в 1973, так и в 1998 г., по числу видов преобладали детритофаги, однако в 1998 г. уменьшился вклад сестонофагов, но увеличился - фитофагов. В количественном отношении, как по численности, так и по биомассе, в 1998 г. роль сестонофагов существенно возросла. По биомассе в группе сестонофагов в 1973 г. *Chamelea gallina* составляла 76 %, *Donax semistriatus* – 10 %, *Pitar rudis* – 6.5 %, губки – 3 %, *Lucinella divaricata* и *Gouldia minima* по 1.4 %. В 1998 г. вклад хамелеи в биомассу этой группы увеличился до 98.4 %, *D. semistriatus* не встречен вовсе, *P. rudis*, *L. divaricata* и *G. minima* обнаружены в незначительных количествах. Таким образом, возросшая в 1998 г. в количественном отношении роль сестонофагов объясняется как увеличением количественного развития *Ch. gallina*, так и увеличением степени доминирования этого вида.

При исследовании биоразнообразия методом сравнения *k*-доминантных кривых,

построенных по данным о численности видов, оказалось, что на некоторых глубинах кривые доминирования-разнообразия пересекаются. Это свидетельствует о том, что сообщества в данных точках являются несравнимыми в терминах биоразнообразия. На глубинах 4, 6 и 8 м сообщество *Ch. gallina* более разнообразно в 1973 г., на глубинах 2, 9 м – в 1998 г. Так как предварительный анализ показал картину резкого доминирования одного вида в изучаемом сообществе, после анализа распределения по кривым доминирования-разнообразия были проанализированы индексы доминирования. Средняя биомасса доминирующего вида *Ch. gallina* достигает значительного уровня, поэтому представляется целесообразным исследовать доминирование с помощью индекса

Симпсона: $D = \sum_{i=1}^s \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$, где n_i – числен-

ность i -го вида, N – сумма численностей видов от 1 до S . Этот индекс изменяется от 0 до 1 и отражает концентрацию доминирования.

В 1973 г. диапазон изменения индекса D составлял 0.1 – 0.5 и имел два максимума – на 2 м, где отмечено преобладание *Pseudocuma longicornis*, и на 6 м, где доминировал *L. divaricata*. В 1998 г. диапазон индекса 0.2 – 0.3, максимумы наблюдаются на 4, 6 и 8 м. Резкое увеличение численности *Ch. gallina* на этих глубинах соответствуют пиковым значениям индекса D (табл. 5.10).

Таблица 5.10. Индексы доминирования Симпсона (D) и Берджер-Паркер (d) в сообществе *Chamelea gallina* б. Лисья
Table 5.10. Simpson (D) and Berger-Parker (d) Dominance indices for *Chamelea gallina* community at the Lysia Bay

Индексы Глубина (м)	d		D	
	1973 г.	1998 г.	1973 г.	1998 г.
1	0.25	0.39	0.17	0.23
2	0.67	0.48	0.46	0.27
3	0.32	0.54	0.15	0.32
4	0.26	0.75	0.13	0.58
5	0.49	0.41	0.27	0.28
6	0.61	0.62	0.39	0.46
7	0.27	0.31	0.15	0.19
8	0.05	0.03	0.11	0.31
9	0.27	0.23	0.16	0.12
10	0.33	0.3	0.15	0.2

Доминирование по численности изучали также с помощью индекса доминирования Берджер – Паркер: $d = \frac{N_{\max}}{N}$, где N_{\max} – численность наиболее обильного вида, N – общая численность видов от 1 до S. Этот индекс изменяется от 0 до 1, тем самым, чем ближе значение индекса к 1, тем выше доминирование. По индексу Берджер-Паркер в 1973 г. добавляется еще один максимум на 5 м за счет преобладания *L. divaricata* (табл. 5.10). Изменение этого индекса по глубинам в 1998 г. аналогично изменению индекса Симпсона. Необходимо обратить внимание на то, что доминирование

по этим индексам рассмотрено на основе численности видов. В 1973 г. в диапазоне глубин от 4 до 9 м по численности преобладал *L. divaricata*, а в 1998 г. на глубинах 3 - 8 м - *Ch. gallina*. На 9- и 10-метровой глубине доминировал *P. kefersteini*.

В целом, высокий уровень доминирования, как в 1973, так и в 1998 гг., отмечен на глубинах от 1 до 6 м с последующим снижением его от 7 до 10 м. На основании анализа, проведенного по индексам Симпсона и Берджер-Паркер, можно сказать, что уровень доминирования выше в 1998 г.

Продолжая сравнительный анализ биоразнообразия по численности сообщества *Ch. gallina*, логичным представляется перейти к анализу, полученному на основании индекса Симпсона: $(1 - D)$, разность которого представляет собой меру разнообразия, исходя из положения о том, что чем выше доминирование, тем меньше биоразнообразие [148, 280]. По этому индексу более высокое биоразнообразие отличает сообщество в 1973 г. на всех глубинах, за исключением 2 и 9 м, где выше уровень биоразнообразия сообщества в 1998 г. (табл. 5.11).

Анализ биоразнообразия по индексу Шеннона: $H = -\sum \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$ провели не только по численности, но и по биомассе. Рассчитанный по численности, он для сообщества *Ch. gallina* 1973 г. выше на всех глубинах, кроме 2 и 9 м, что полностью согласуется с предыдущими результатами. Индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе, в 1973 г. также выше, чем в 1998 г., за исключением глубины 2 м (табл. 5.11).

Обсуждая биоразнообразие, необходимо осветить такой важный его компонент, как выровненность, что сделано с помощью индекса Пиелу: $e = \frac{H}{\log S}$ ($0 < e < 1$).

Таблица 5.11. Индексы разнообразия: Симпсона (D) и Шеннона (H') в сообществе *Chamelea gallina* б. Лисья
Table 5.11. Simpson (D) and Shannon (H') diversity indices for *Chamelea gallina* community in the Lysia Bay

Индексы Глубина (м)	D		H' (численность)		H' (биомасса)	
	1973 г.	1998 г.	1973 г.	1998 г.	1973 г.	1998 г.
1	0.83	0.77	2.71	2.8	0.67	0.62
2	0.54	0.73	2.06	2.69	1.39	1.74
3	0.85	0.68	3.09	2.61	1.93	1.25
4	0.87	0.42	3.35	1.45	2.47	0.15
5	0.73	0.72	2.78	2.42	0.88	0.6
6	0.61	0.54	2.17	1.57	1.37	0.06
7	0.85	0.81	3.07	3.05	1.01	0.13
8	0.89	0.7	3.68	2.66	2.51	0.44
9	0.84	0.88	3.19	3.89	1.35	0.56
10	0.85	0.8	3.46	2.99	0.96	0.47

Таблица 5.12. Индексы Маргалефа (D_{MG}) и выровненности (e-) Пиелу в сообществе *Chamelea gallina* в б. Лисья
Table 5.12. Margalef Species Richness (D_{MG}) and Pielou Eveness (e) indices for *Chamelea gallina* community in the Lysia Bay

Глубина (м)	Индексы					
	D _{MG}		e (численность)		e (биомасса)	
	1973 г.	1998 г.	1973 г.	1998 г.	1973 г.	1998 г.
1	3.17	1.78	0.85	0.62	0.21	0.14
2	3.14	2.28	0.49	0.56	0.33	0.36
3	5.26	2.48	0.86	0.5	0.54	0.24
4	2.08	1.35	0.82	0.35	0.6	0.04
5	2.37	1.85	0.68	0.56	0.22	0.14
6	2.12	1.38	0.63	0.38	0.39	0.01
7	4.67	3.06	0.83	0.59	0.27	0.02
8	3.6	3.05	0.78	0.52	0.53	0.09
9	6.31	4.91	0.73	0.66	0.31	0.1
10	4.54	3.4	0.75	0.55	0.21	0.09

Поскольку $\log S = H_{\max}$, то e показывает, насколько биоразнообразие, измеренное по индексу Шеннона, отличается от максимально возможного при данном числе видов. Чем e ближе к 1, тем выше выровненность. Результаты, полученные по индексу Пиелу, как по численности, так и по биомассе, выше в 1973 г. (кроме глубины 2 м), причем результат e по численности очень близок к 1 (табл. 5.12).

Аспект видового богатства отражает индекс Маргалефа: $D_{MG} = \frac{S-1}{\log_2 N}$, который рассматривает биоразнообразие относительно видового богатства. Его значения также выше

в 1973 г. (табл. 5.12). Видовое богатство определяется не просто количеством видов, встречающихся на полигоне, но и тем, как эти виды распределены относительно индивидуумов, их представляющих. В связи с этим напомним, что общее число видов, встречающихся в 1998 г., по сравнению с 1973 г., больше (93 против 56), однако количество видов, приходящихся на логарифм общей численности, выше для сообщества в 1973 г.

Таким образом, подводя итоги исследованию всех компонентов биоразнообразия можно констатировать, что сообщество хамелеи в 1998 г. (за исключением горизонтов 2 и 9 м) ме-

нее разнообразно, в нем выше доминирование, следовательно, ниже разнообразие и выровненность [148, 276, 280].

Для выявления изменений, произошедших в биотопе под влиянием факторов среды, о наличии которых у нас имеются лишь косвенные данные, были построены *k*-доминантные кривые пропорций численности и биомассы каждого вида в биотопе в оба периода исследований. По взаимному расположению этих кривых можно сделать выводы о наличии изменений во взаимоотношении *k*- и *r*-стратегов в сообществе. Наличие доминирующих *k*-стратегов в сообществе проявляется в том, что график биомассы расположен выше графика численности. *K*-стратегами являются виды с относительно большой биомассой. Известно, что для ненарушенного сообщества

характерно большее разнообразие численности по сравнению с биомассой. При изменениях в биотопе, связанных с загрязнением, на первое место по численности выходят *r*-стратеги. При этом на *k*-доминантном графике кривая численности располагается выше кривой биомассы [307].

K-доминантные графики, построенные для сообщества хамелеи в оба периода исследований для всех горизонтов, показали, что сообщество более разнообразно по численности, чем по биомассе. Следовательно, в биотопе не наблюдается преобладания *r*-стратегов, и нельзя предположить наличия высокого уровня загрязнения. Об этом же свидетельствует матрица общности, построенная на основании индекса Чекановского-Серенсена (рис. 5.6).

2	0.56								
3	0.55	0.58							
4	0.14	0.5	0.38						
5	0.27	0.46	0.38	0.48					
6	0.2	0.36	0.33	0.32	0.47				
7	0.25	0.38	0.51	0.41	0.41	0.44			
8	0.35	0.48	0.33	0.38	0.54	0.42	0.39		
9	0.36	0.37	0.51	0.33	0.26	0.28	0.5	0.42	
10	0.27	0.29	0.34	0.26	0.31	0.3	0.54	0.31	0.51
	1	2	3	4	5	6	7	8	9

Рис. 5.6. Индекс общности видов между глубинами 1 - 10 м в сообществе *Chamelea gallina* б. Лисья в 1998 г.

Fig. 5.6. Czekanowski Similarity index (at 1-10 m depth) for *Chamelea gallina* community at the Lysia Bay in 1998

В 1998 г. индексы общности менее 0.25 обнаружены в 4 % случаев (13 % в 1973 г.), от 0.25 до 0.50 – 73 % (64 % в 1973 г.), от 0.50 и выше – 22 % (23 % в 1973 г.). Считается, что такое распределение индексов сходства означает, что бентос на исследуемом полигоне достаточно разнороден по глубинам, что не может наблюдаться при очень высоком уровне загрязнения [79].

В последние годы в мелководных районах юго-западного Крыма отмечено существ-

венное увеличение количественного развития бентоса в сообществе *Ch. gallina*, происходящего в значительной степени за счет увеличения плотности популяции самой хамелеи. Это связывают с повышением уровня трофности прибрежных вод вследствие антропогенного воздействия [168]. Вероятно, сходные процессы имеют место и в Лисьей бухте, о чем косвенно может свидетельствовать обнаружение здесь в 1998 г. значительного количества ульвы, относящейся к мезосапробам.

Антропогенное воздействие коснулось также и осадков б. Лисьей. В изученном районе уменьшилась толщина песчаного слоя, появились выходы коренных пород. Возможно, это связано с выборкой песка в прибрежной зоне и с постройкой небольшого берегозащитного волнолома в пос. Курортное (на расстоянии около 0.5 км от места исследований) [221]. Увеличение количества видов в 1998 г. может быть отчасти связано с изменением биотопических условий, а именно, с выходом коренных пород и появлением макрофитов. Из 16 видов ракообразных, зарегистрированных в районе в 1998 г. и не найденных в 1973 г., 13 являются фитофильными. Видимо, понижение биоразнообразия в сообществе связано с изменением свойств биотопа, что подтверждает гипотезу о том, что устойчивость местообитаний – основной фактор, регулирующий видовое разнообразие [148].

Таким образом, в течение 25 лет, разделяющих периоды исследований, в б. Лисья значительно изменился состав макробентоса. Произошли существенные изменения в составе таксонов, увеличилось число видов, средняя численность и биомасса сообщества возросли примерно в 20 раз.

Доминирующим по биомассе видом в 1973. и в 1998 гг. является *Chamelea gallina*. Результаты, полученные на основании расчетов индексов биоразнообразия, свидетельствуют о более высоком разнообразии сообщества в 1973 г. для всех глубин, за исключением 2 и 9 м, где уровень биоразнообразия сообщества выше в 1998 г. Такие же результаты дает сравнение *k*-доминантных кривых.

Несмотря на то, что в 1998 г. в биотопе обнаружено большее, чем в 1973 г. количество видов (93 и 56 видов соответственно), видовое богатство, рассчитанное по индексу Маргалёфа выше в 1973 г.

Следует отметить снижение количественных показателей развития моллюска

Lucinella divaricata, а также исчезновение *Donax semistriatus*, являющихся видами-индикаторами чистых песков. Это, а также появление на полигоне ульвы и значительное увеличение количественного развития *Ch. gallina* могут свидетельствовать о повышении трофности данного района в настоящее время.

По-видимому, понижение биоразнообразия, наряду с повышением уровня доминирования и снижением выровненности сообщества в 1998 г., являются отчасти результатом некоторого повышения уровня эвтрофирования, а отчасти связано с изменением субстрата.

5.1.6. Межгодовые и многолетние изменения разнообразия бентоса прибрежных зарослей цистозеры и особенности структуры вагильного бентоса на различных видах макрофитов. Сообщества бентоса как объект исследования структурных трансформаций имеют ряд преимуществ. В отличие от планктона и нектона, они состоят из малоподвижных и неподвижных форм. Среди макробентоса велик процент долгоживущих видов. Поэтому для количественных характеристик донных сообществ свойственно относительное постоянство, по сравнению с интервалом наблюдения. Изменения в разнообразии бентоса в значительной степени зависят от локализации биотопов (открытый берег, мыс, закрытая бухта.), в которых различны условия водообмена.

Существует устойчивая мировая тенденция использования бентоса в мониторинговых программах [25, 235, 256, 293, 259]. Особенно важно учитывать изменения, происходящие в прибрежных зарослевых сообществах, относящихся к контурным биотопам мирового океана, в которых образуются наибольшие концентрации веществ, загрязняющих морскую среду. Одними из первых на изменения экологических условий реагируют организмы, населяющие прибрежные водоросли. В благоприятных условиях среды фауна зарослей

макрофитов разнообразна и обильна, плотность фитофильных организмов достигает больших величин. Заросли макрофитов являются кормовой базой и нерестилищем многих видов черноморских рыб [110]. Биоразнообразие фитофильного бентоса может являться индикатором состояния среды.

При анализе временных изменений структуры сообщества следует отличать долговременные циклы (long-term), к которым относятся сезонные, годовые, межгодовые (seasonal, yearly, interannual) и короткие циклы (short-term) - недельные, месячные (weekly, monthly) [235]. К последним следует отнести и суточные циклы. Для характеристики сообществ бентоса имеют значение данные о летних максимумах или зимних минимумах, если последние достаточно явно выражены.

Для зарослевого зообентоса б. Круглая прослежены временные изменения разнообразия в межгодовом и долговременном интервале и особенности распределения вагильного зообентоса на различных видах макрофитов. Впервые биоценозы б. Круглая описал С. А. Зернов [58], который отмечал чистоту и прозрачность ее воды и богатую фауну. В настоящее время эта бухта является популярным городским пляжем. Биоценозы рыхлых грунтов, по сравнению с описываемыми [58], здесь в основном не изменились [121]. Сообщества макрофитов открытой части б. Круглая, с точки зрения фитоценологии, также не претерпели значительных изменений по сравнению с данными А. А. Гутник [61]. По-прежнему, доминирует формация *Cystoseira*. У открытого побережья она представлена ассоциацией *Cystoseira crinita* + *C. barbata* - *Cladostephus verticillatus* - *Corallina mediterranea* с эпифитными синузиями: *Laurencia coronopus*, *Sphacelaria cirrosa*, виды *Polysiphonia* и *Ceramium*, *Padina pavonia* – летом. Работ по изучению биоразнообразия фитофильного бентоса в б. Круглая не проводилось в течение

20 лет, прошедших после исследований Е. Б. Маккавеевой (1955 – 1970 гг.) [108, 110].

Рассматривая временные изменения, происходящие в сообществе, необходимо учитывать цикличность структуры: суточную, сезонную, межгодовую. В связи с этим отбор проб в б. Круглая проводился в одно и то же время суток. Исследования выполнялись в трех точках, расположенных: I - у открытого побережья, II - у входа в бухту, III - в глубине бухты - с апреля 1990 по март 1992 гг. В каждой выбранной точке ежемесячно мешком из мельничного газа № 77 отбирались по три пробы на глубине 0.7 м. Дальнейшая обработка проб проводилась по методике [96]. Проведенный *k*-доминантный анализ кривых разнообразия распределения эпифитона в выбранных точках отбора проб [96] позволил установить, что они различаются по уровню разнообразия, следовательно, их можно считать экологически различными [293, 310]. По этой причине, межгодовую динамику изучали в каждой из трех точек отдельно, а полученные результаты сопоставляли. Были рассчитаны средние величины численности для всех таксонов зарослевого мейобентоса в каждой из трех точек наблюдения за оба временных периода, длина которых кратна 12 месяцам. Таким образом, отражена картина межгодовых изменений, характеризующая все основные таксоны.

Основным зарослеобразующим макрофитом исследуемого района является *Cystoseira crinita*. Фитофильные беспозвоночные на талломах цистозеры представлены основными группами макро- и мейобентоса и насчитывают 11 групп: Turbellaria, Nematoda, Polychaeta, Acarina, Ostracoda, Harpacticoida, Isopoda, Amphipoda, Tanaidacea, Bivalvia, Gastropoda.

Количественное и качественное распределение организмов в изучаемом районе неоднородно (рис. 5.7, 5.8).

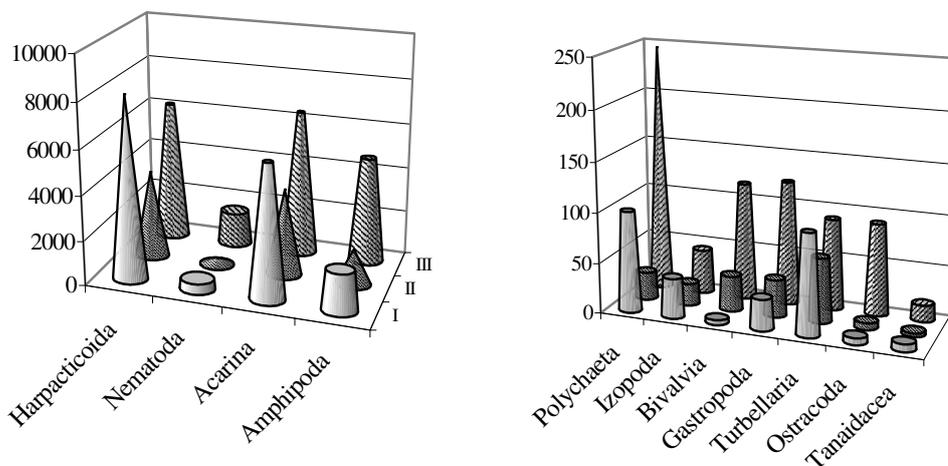


Рис. 5.7. Средние величины численности (экз./кг) основных таксонов зарослевого мейобентоса в б. Круглая в точках I, II, III (май 1990 - май 1991 гг.)

Fig. 5.7. Average abundance (ind.kg⁻¹) for the major meiobenthos taxa in the Kruglaya Bay at points I, II, III (May 1990 - May 1991)

Установлены различные порядки плотности организмов в исследованных участках бухты. В зарослях, расположенных в местах, не подверженных значительному волновому воздействию, плотность животных выше, чем в открытых участках моря. Неравномерно и распределение отдельных таксонов. Нематоды предпочитают наиболее защищенный участок (в бухте), клещи – у входа в бухту, гарпактикоиды одинаково обильно представлены на всех участках. Свообразно распределяются амфиподы: в одной и той же исследуемой точке в некоторых пробах они многочисленны, а в других не обнаруживаются вовсе. Многочисленные амфиподы были отмечены и в планктоне над зарослями. Изоподы, турбеллярии и полихеты в незначительном количестве встречаются круглый год, гастроподы и молодь двустворчатых моллюсков обнаружены только в весенне-летний период.

Анализ структуры изучаемого сообщества показывает, что наиболее многочисленны клещи и гарпактикоиды. Это - подвижные животные, которые могут прочно прикрепляться к макрофитам и находят убежище и пищу на

талломах водорослей. Амфиподы являются третьим по величине среднего обилия таксоном (рис.5.8). Они активно мигрируют, перемещаясь из биотопа в биотоп. Для них характерны как суточные, так и сезонные миграции [37]. Возможно, за счет мигрантов и создаются скопления амфипод в отдельно взятой точке.

Поскольку существует прямая связь между устойчивостью физико-химических условий среды обитания и флуктуациями бентосных популяций, литоральные и мелководные сублиторальные популяции демонстрируют сильные флуктуации численности, так как находятся в более изменчивых условиях среды.

Показатели обилия зарослевого мейобентоса в межгодовом интервале 1991 – 1992 гг. обнаруживают тенденцию к уменьшению у Harpacticoida и Acarina в точках открытого берега, у Nematoda открытого берега и входа в бухту, у Amphipoda во всех точках наблюдения (рис.5.9).

Произошедшие изменения можно объяснить экологической обстановкой предыдущего периода 1990 - 1991 гг. [152].

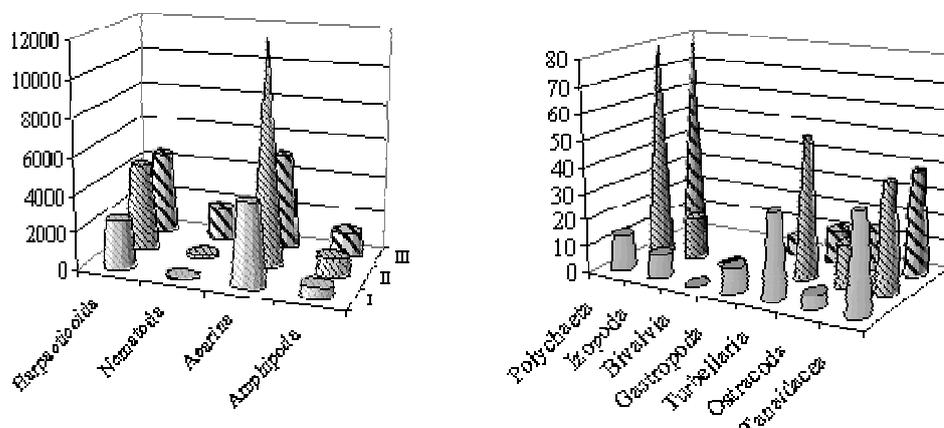


Рис. 5.8. Средние величины численности (экз/кг) основных таксонов зарослевого мейобентоса в б.Круглая в точках I, II, III (март 1991- март 1992 гг.)

Fig. 5.8. Average abundance (ind.kg⁻¹) for the major meiobenthos taxa in the Kruglaya Bay at points I, II, III (March 1990 - March 1991)

Авторы указывают на то, что 1990 г. был наиболее неблагоприятным для экосистемы б. Круглая. Гидрохимические показатели достигали высоких значений в период сгона 25 октября 1990 г.: максимально высокими были концентрации органического фосфора, аммонийного и нитритного азота, восстановленная форма азота преобладала над окисленной в 2 раза. Отмечена более высокая смертность зоопланктонных организмов, по

сравнению с другими годами. Оседание указанных веществ в донные слои, возможно, и вызвало изменения в фауне фитали последующего периода 1991 – 1992 гг.

При анализе межгодовых средних величин бентоса б. Круглая в 1991 - 1992 гг. отмечены низкие величины Gastropoda и отсутствие Bivalvia на талломах макрофитов (табл. 5.13).

Таблица 5.13. Средние величины численности (экз/кг) основных таксонов зарослевого мейобентоса в б. Круглая в точках I, II, III

Table 5.13 Average abundance (ind.kg⁻¹) of the major meiobenthos taxa in the Kruglaya Bay in points I, II, III

Таксоны	Открытый берег (точка I)		Вход в бухту (точка II)		Внутри бухты (точка III)	
	1990 – 1991 гг.	1991 - 1992 гг.	1990 - 1991 гг.	1991 - 1992 гг.	1990 - 1991 гг.	1991 - 1992 гг.
Harpacticoida	8129 ± 737	2514 ± 1365	3887 ± 1669	4692 ± 2511	6223 ± 3534	4467 ± 2789
Nematoda	459 ± 372	57 ± 24.45	252 ± 258	173 ± 170	1527 ± 12000	1783 ± 1882
Acarina	5961 ± 463	4477 ± 2536	3837 ± 1446	11895 ± 945	6464 ± 2584	5151 ± 2304
Amphipoda	1781±1274	614 ± 294	1556 ± 578	982 ± 520	4734 ± 4843	1253 ± 612
Polychaeta	100.±.117.	13 ± 11	28 ± 17	81 ± 1273	246 ± 287	77 ± 88
Isopoda	39 ± 44	9 ± 11	22 ± 29	15 ± 21	44 ± 41	0
Bivalvia	5 ± 4	0	35 ± 4	0	117 ± 190	0
Gastropoda	31 ± 36	9 ± 15	37 ± 54	0	123 ± 142	6 ± 0
Turbellaria	100 ± 93	32 ± 38	64 ± 49	53 ± 42	90 ± 54	12 ± 15
Ostracoda	7 ± 6	5 ± 11	7 ± 9	16 ± 22	91 ± 134	14 ± 19
Tanaidacea	8 ± 7	37 ± 45	3 ± 5	41 ± 44	17 ± 20	39 ± 48

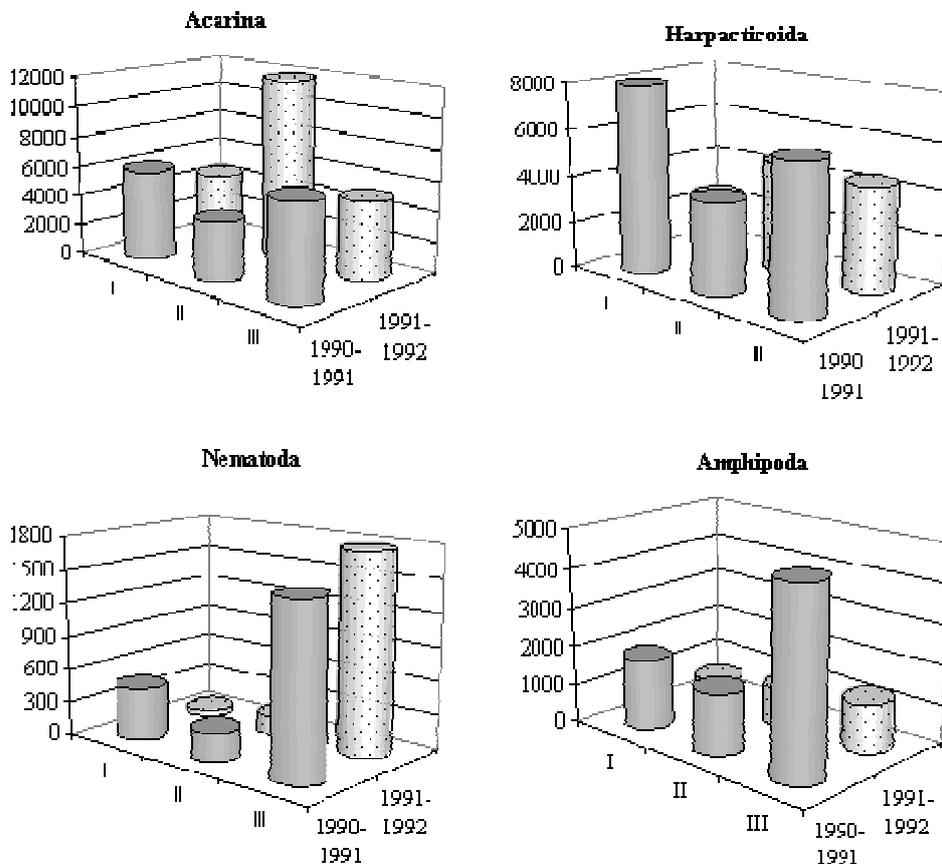


Рис. 5.9. Межгодовая динамика средних величин численности (экз/кг) основных таксонов мейобентоса в б. Круглая в точках I, II, III

Fig. 5.9. Major meiobenthos taxa average abundance (ind.kg⁻¹) interannual variability in the Kruglaya Bay at points I, II, III

Тенденция структурных изменений фитофильного бентоса б. Круглая подтверждается также при сравнении наших данных с данными Е. Б. Маккавеевой за 1955 и 1970 гг., т.е. во временном интервале 35 лет. За этот временной промежуток значительно уменьшилась численность всех основных таксонов фитофильного бентоса и изменилось процентное соотношение таксономических групп (рис.5.10). Таким образом, мы видим, что в межгодовом интервале наблюдения отмечается быстрая реакция бентоса на неблагоприятные условия 1990 г., что характеризует биоразнообразие бентоса фитофилии как уязвимый и динамичный

компонент экосистемы. В экологически различных точках на зарослеобразующих макрофите одного и того же вида *S. crinita* разнообразие фитофильного бентоса значительно различается. В долговременном интервале наблюдения также отмечено значительное уменьшение численности всех основных таксонов фитофильного бентоса и изменение структуры зообентоса сообщества цистозир. В результате антропогенного загрязнения прибрежных акваторий происходит смена фитоценозов. В Черном море сообщества бурых водорослей (*Cystoseira*) заменяются сообществами зеленых водорослей (*Ulva*) [61]. При смене

макрофитов может меняться также разнообразие бентоса зарослевых сообществ. Существенные изменения разнообразия фитофильного бентоса возможны при смене макрофита-субстрата.

Исследования структуры вагильного бентоса проводились на массовых видах водорослей. Отбор проб проводился в июле 1994 г. в районе б. Круглая на глубине 1 - 3 м у открытого побережья для исключения фактора

интенсивного загрязнения. Обследовано 10 видов водорослей: зеленые (*Ulva rigida* Ag.), бурые (*Cystoseira barbata* (Good et Wood.) Ag., *Cystoseira crinita* Borg., *Padina pavonia* (L.) Gaill., *Cladostephus verticillatus* (Lightf.) Ag. И *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) J.Ag.) и красные (*Nemalion helmintoides* (Vell.) Batt., *Phyllophora nrvosae* (DC.) Grev., *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur., *Corallina officinalis* L.).

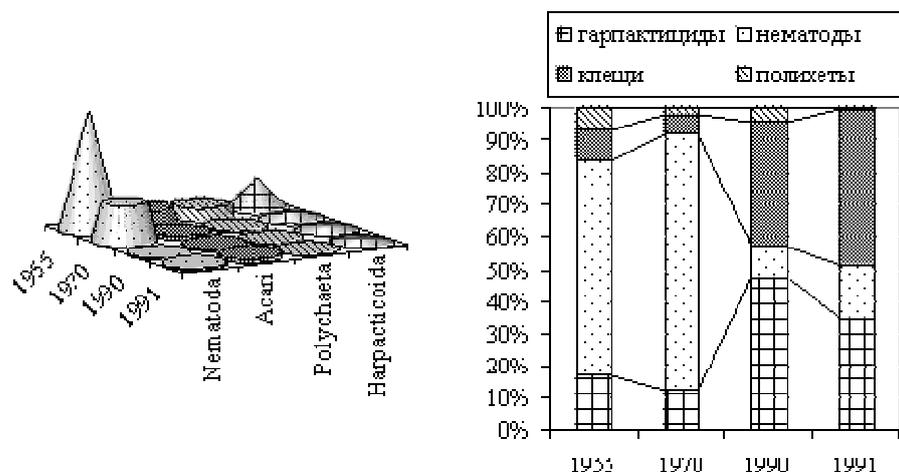


Рис.5.10. Многолетние изменения средних величин численности (экз./кг) основных таксонов мейобентоса в б. Круглая

Fig.5.10 Major meiobenthos taxa average abundance (ind.kg⁻¹) long-term variability in the Kruglaya Bay

Сравнительный анализ обилия животных на макрофитах показывает, что наиболее плотно заселены (более 40 тыс. экз./кг) *G. latifolium*, *Ph. nervosa* и *C. barbata*. Следующую группу составляют макрофиты *S. lomentaria*, *C. verticillatus*, *C. crinita* (более 20 тыс. экз./кг). Сходные порядки численности зарослевого мейобентоса на *C. officinalis* (около 20 тыс. экз./кг). До 10 тыс. экз./кг отмечены на *C. crinita*, *N. helmintoides* и *P. pavonia*. Менее всего заселена *U. rigida*. Разные представители бентосной фауны избирательно распределены по водорослям (рис. 5.11, 5.12).

Гартпактикоиды, остракоды и амфиподы обнаруживают наибольшее обилие на талломах *C. barbata*, клещи, полихеты, танаиды и

хиროномиды предпочитают *N. helmintoides* и *Ph. nervosa*. *G. latifolium* обильно заселен моллюсками и изоподами. Эта избирательность объясняется различной разветвленностью талломов, особенностями их морфологии, специфическими приспособлениями бентосных организмов для прикрепления к водорослям и спектрами питания животных. Исследованные водоросли отличаются разветвленностью таллома и толщиной ветвей. Цистозира имеет разветвленный, плотный таллом, состоящий из стволика и ветвей разного порядка, образующий кустик, к которому обычно прикрепляется много различных видов макро- и микроэпифитов. Стволики и ветви *C. barbata* имеют неровную бугорчатую поверхность, в отличие

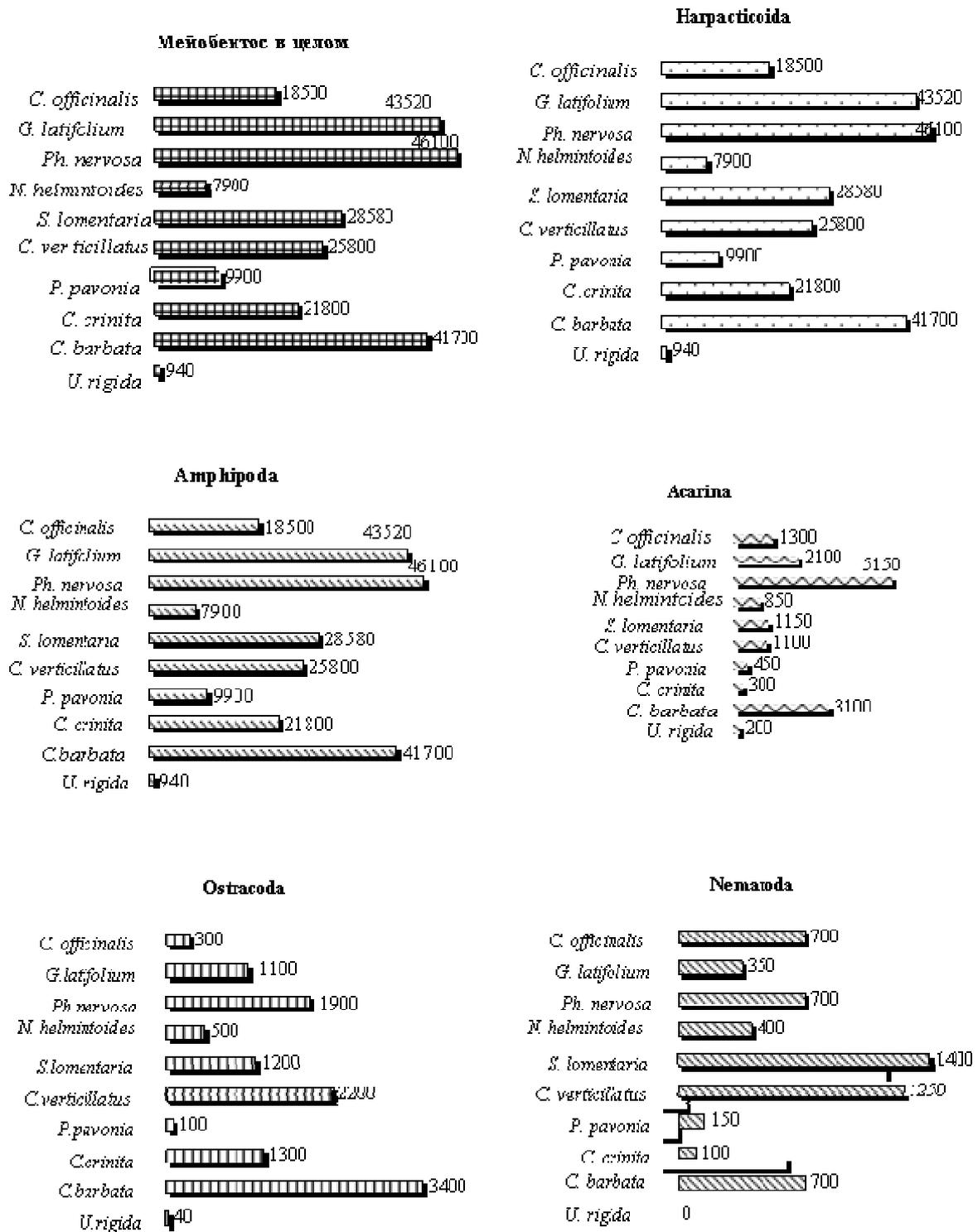


Рис. 5.11. Средние величины численности (экз/кг) основных таксонов зарослевого мейобентоса в б.Круглая
 Fig. 5.11. The major meiobenthos taxa average abundance(ind.kg⁻¹) in the Kruglaya Bay

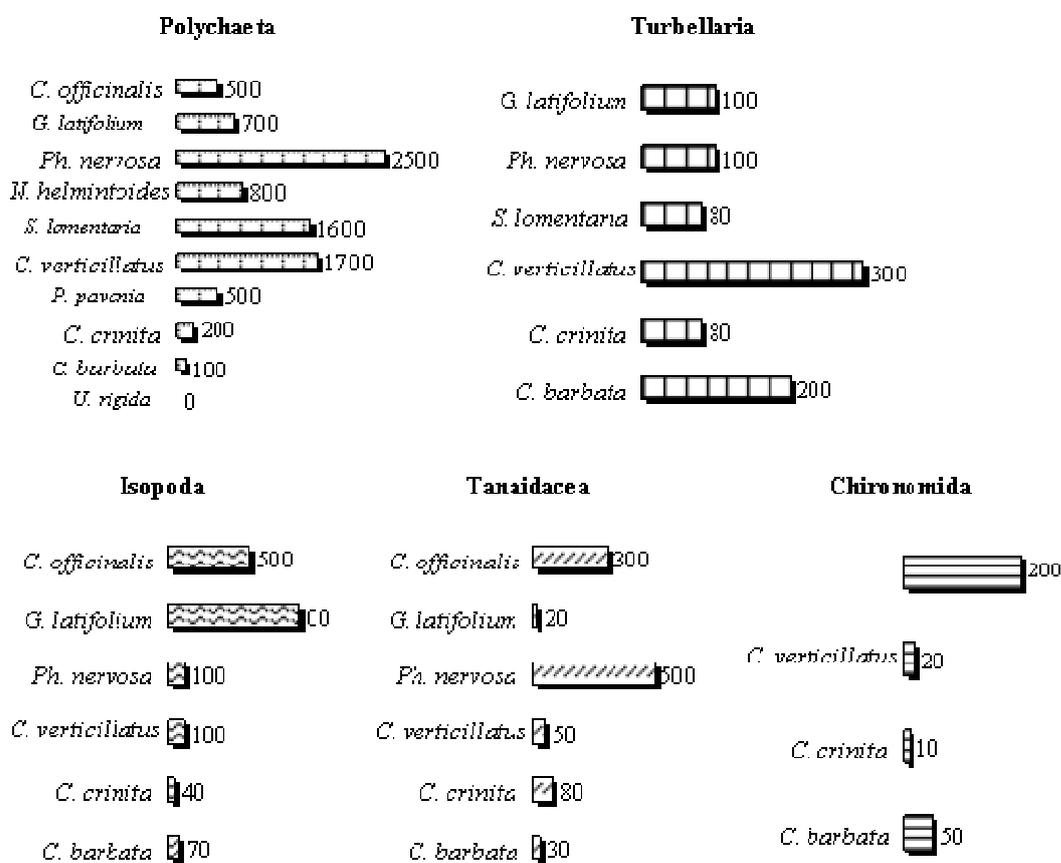


Рис. 5.12. Средние величины численности (экз./кг) таксонов зарослевого мейобентоса в б. Круглая
 Fig.5.12. Meiobenthos taxa average abundance (ind/kg⁻¹) in the Kruglaya Bay

от гладкого таллома *C. crinita*, с чем связано большее обрастание *C. barbata* эпилитами.

Отмечается неравномерное распределение мейобентоса по таллосу цистозеры. Настволе фауна менее обильна и разнообразна по сравнению с ветвями 2-го – 4-го порядков, обросших макроэпилитами. На стволе и ветвях 1-го порядка преобладают клещи и нематоды, численность каждой из этих групп колеблется от 20 до 70 % общей численности. На ветвях высших порядков, обросших кладофорой, преобладают нематоды, дающие 70 – 90 % общей численности. Гарпактикоиды предпочитают ветви 2-го - 4-го порядков, обросших церамиумом и эктокарпусом. Их чис-

ленность составляет 40 – 70 % от общей численности мейобентоса в данном биотопеи 70 – 80 % от общей численности гарпактикоид на таллуме. Подобное распределение гарпактикоид связано, в основном, с их питанием. В кишечниках массовых видов обнаружены клетки и спорангии макроэпилитов: эктокарпуса, сфацеларии, содержимое цистокарпа церамиума, а также диатомовые водоросли. Неоднородное распределение видов гарпактикоид выявлено на разных видах водорослей: *Tegastes longimanus* предпочитает *C. barbata*, *Scutellidium longicauda* - *C. crinita*.

Слоевидное филлофоры пластинчатое, с курчавыми краями, обрастает эпилитами,

мшанками, гидроидами. Полихеты и танаиды строят на нем свои домики, клещи питаются обитателями филлофоры. Остальные бурые и красные водоросли имеют тонкие, более или менее разветвленные талломы, также обрастающие различными организмами. Таллом ульвы пластинчатый, неразветвленный, грубый, почти необрастающий и малонаселен подвижными организмами.

При смене сообществ макрофитов, в частности при замене цистозировых сообществ на ульвовые, значительно уменьшится численность и таксономическое разнообразие фитофильного бентоса, что неблагоприятно скажется на самоочищающей способности акватории, а также на состоянии кормовой базы рыб.

5.2. Мейобентос

5.2.1. Таксономический состав мейобентоса крымского региона. Животные, отнесенные в размерно-экологическую группировку мейобентоса, благодаря огромной численности, видовому и трофическому разнообразию играют важную роль в сохранении равновесия донных экосистем. Через мейобентос может проходить большая часть энергетического потока экосистемы. Количество кислорода, потребленного мейофауной, может составлять 50 – 100 % кислорода, потребленного макрофауной [271, 309], среднее значение метаболизма мейобентоса на единицу массы почти в 15 раз выше, чем макрофауны [264]. Бесспорно, еще более значимо это соотношение в биотопах с дефицитом растворенного кислорода в донных осадках.

Заметную роль играет мейобентос в разложении органического вещества и в изменении физико-химической характеристики грунтов. Многие мейобентосные животные служат кормом для беспозвоночных и рыб.

В мейобентосе выделяют постоянный компонент, или эумейобентос, и временный, или псевдомейобентос. Эумейобентос включает инфузорий, фораминифер, турбеллярий (часть), нематод, киноринх, некоторые виды полихет и олигохет, гарпактикоид, остракод и клещей; псевдомейобентос – полихет, немертин, олигохет, кумацей, танаид, амфипод и хирономид. Количественный и фаунистиче-

ский состав мейобентоса находится в зависимости от условий среды обитания, поэтому анализ структуры мейобентоса позволяет оценить качество акватории.

Важная роль мейобентоса в функционировании донных экосистем Черного моря несомненна. Однако, имеющиеся в отечественной и зарубежной литературе данные касаются только исследований мейобентоса шельфовой зоны и не затрагивают мейобентос донных осадков остального диапазона глубин Черного моря, включая анаэробную зону.

С момента открытия сероводородной зоны в Черном море и до недавнего времени было принято считать, что его большие глубины безжизненны, точнее населены лишь специфическими микроорганизмами.

В зависимости от вертикального распределения размерно-экологических группировок зообентоса, в Черном море выделяли три пояса: 1 – от уреза до глубины 120 – 150 м, населенный организмами макро- (размеры > 1мм), мейо - (от 1 – 2 мм до 0,1 мм) и микробентоса (< 0,1 мм); 2 – от 120 – 150 м до 250 – 300 м, где обитают животные только мейобентоса и микробентоса; 3 – от 250 – 300 м до максимальных глубин, населенный исключительно бактериями [71, 84].

Изучение мейобентоса Черного моря как составной части бентосных сообществ шельфа западного побережья Крыма, Кавказа

и прибухфорского района впервые выполнено М. И. Киселевой [68, 69]. Затем такие исследования получили дальнейшее развитие [30, 31, 93, 114, 192].

Современные данные о биологическом разнообразии и вертикальном распределении мейофауны в Черном море, полученные в Институте биологии южных морей НАН Украины в течение 1985 – 2003 гг., легли в основу новой концепции распределения жизни в Черном море [194, 195].

Суть новой концепции в следующем: распределение жизни в Черном море не ограничивается окислительной зоной. Донные осадки промежуточного слоя и глубинной анаэробной зоны населены разнообразной и отчасти специфической бентосной фауной. В зависимости от встречаемости различных размерно-экологических группировок донных животных в Черном море можно выделить только два пояса. Первый – от уреза воды до глубины 120 – 150 м, населенный организмами макро-, мейо- и микробентоса, второй – от 120 – 150 м и до максимальных глубин, где обитают организмы мейо- и микробентоса.

Структура и вопросы хорологии черноморского мейобентоса в целом и его доминирующих групп в частности в шельфовой зоне Крымского побережья рассмотрены в ряде работ [29, 69, 85, 87, 93, 185, 192, 193]. Из опубликованных данных следует, что мейобентос характеризуется большим таксономическим разнообразием и высокими количественными показателями в различных регионах крымского шельфа. При этом его разнообразие и количественное развитие определяется глубиной обитания, характером биотопа, эдификаторной ролью доминирующих животных макробентоса и др. [85, 185, 190]. В мейобентосе рыхлых грунтов, как правило, доминирующую роль играют свободноживущие нематоды, к субдоминантам относятся гарпактикоиды и фораминиферы [29, 192, 193].

Исследования видового разнообразия мейофауны Черного моря, интенсивно проводившиеся до последнего десятилетия прошлого столетия, значительно дополнили списки видов фораминифер [224 – 226], свободноживущих нематод [181 – 184, 188, 189, 207], гарпактикоид [93, 95], клещей [230 – 234], полихет [80 – 82, 201]. Тем не менее, до сих пор видовое разнообразие мейофауны Черного моря изучено далеко не полностью. Так, в Черном море нами обнаружены мягкораквинные фораминиферы, относящиеся к ранее неизвестным для данного водоема подсемействам *Allogromiinae* и *Saccammininae* [1, 196, 198]. По нашим предварительным данным, фауна подсемейств *Allogromiinae* и *Saccammininae* составляет около 20 новых видов для Черного моря, значительная часть из которых после окончательной идентификации может оказаться новой и для науки. Как будет показано ниже, фауна свободноживущих нематод Черного моря намного богаче, чем следует из опубликованных данных. Только в наших сборах, по меньшей мере, 100 ее представителей требуют дальнейшего изучения по идентификации и описанию в качестве новых видов.

По литературным и собственным данным, в составе мейобентоса (узмейобентоса) черноморского шельфа Крыма отмечено 522 вида. Учитывая временный компонент (ювенильные стадии макрозообентоса), видовой состав мейобентоса значительно богаче. Количество и состав видов, входящих в категорию мейобентоса, по районам акватории крымского шельфа варьируют (Приложение 5.2). Это обусловлено не только спецификой географических районов и характером условий обитания организмов, но в значительной мере определяется различной степенью изученности мейобентоса каждого из регионов Крыма.

Ниже рассмотрена структура мейобентоса рыхлых грунтов и зарослевых сообществ черноморского шельфа Крыма.

5.2.2. Мейобентос рыхлых грунтов шельфа Крыма. Материалом для изучения таксономического состава и количественного распределения мейобентоса по черноморскому участку шельфа Крыма послужили сборы донных осадков во время комплексной научной экспедиции по биоокеанологическому мониторингу на НИС “Профессор Водяницкий” (весна, 1999 г.). Сетка станций охватывала акватории западной, южной и юго-восточной частей Крымского п-ва (от м. Тарханкут до Карадага). Исследование мейобентоса по данной сетке станций проведено одновременно с изучением макробентоса [296].

Анализ видового состава и трофической структуры мейобентоса лиманов и открытой акватории выполнен на модельных полигонах: 1 – лиман Донузлав и 2 – район струйных метановых газовыделений юго-западнее п-ва Крым. Таксономический состав и количественное развитие мейобентоса рыхлых грунтов шельфовой зоны Крыма рассмотрен в соответствии с районированием по [28] (см. 5.1).

В диапазоне исследованных глубин 20 – 260 м в мейобентосе обнаружены представители 14 крупных таксонов: Foraminifera, Nematoda, Oligochaeta, Polychaeta, Turbellaria, Kinorhyncha, Nemertini, Bivalvia, Gastropoda, Harpacticoida, Ostracoda, Cumacea, Amphipoda, Asarina. Кроме перечисленных групп животных, в донных осадках некоторых станций отмечены гидробионты – “Forma 6” и “Forma 11” – которые пока не идентифицированы, но условно отнесены нами к мейобентосу. По [194, 195], эти формы широко распространены в донных осадках анаэробной зоны Черного моря. Состав мейобентоса состоял из постоянного компонента (эумейобентос) и временного (псевдомейобентос).

На исследованных глубинах шельфа Крыма мейобентос включал представителей 6 – 11 крупных таксонов. Следует отметить, что

в составе мейобентоса наряду с фораминиферами, обладающими жесткой (известковой, песчанистой) раковиной, отмечены виды с мягкой протеиновой оболочкой (раковиной), подсем. Allogromiinae и Saccammininae [198]. Причем на представителей упомянутых подсемейств в шельфовой зоне Крыма приходится значительная доля численности всей фауны фораминифер [196]. Наиболее многочисленным из них является *Psammophaga simplora* (Arnold, 1982).

Таксономическое богатство мейобентоса изменялось в зависимости от региональных особенностей, свойств биотопов (тип грунта, глубина, газовый режим, обилие макробентоса и др.). Распределение основных групп мейобентоса по глубинам и регионам Крымского побережья проиллюстрировано рис. 5.13, на котором отчетливо выделяется ядро мейобентоса, состоящее из нематод, фораминифер, гарпактикоид и полихет. Заметная доля в мейобентосе приходилась на сборную группу “прочие”, значительные количественные показатели которой на отдельных станциях, в условиях гипоксии и аноксии донных осадков, определялись высокой численностью “Формы 11”.

В диапазоне глубин 23 – 31 м таксономический состав мейобентоса наиболее разнообразен в районе г. Алушта (11 групп), объединивший в равной степени представителей эв- и псевдомейобентоса. В районах Ялты, Карадага и м. Тарханкут отмечено 7 – 8 групп мейобентоса. Во всех регионах лидирующей по численности группой являлись свободноживущие нематоды. В ранге субдоминантов в районах Алушты, Ялты и м. Тарханкут выступали гарпактикоиды, в районе Карадага – турбеллярии.

На глубинах 44 – 49 м наибольшее разнообразие таксонов (11) отмечено в III и IV районах (Ялта, Карадаг), тогда как в I и II районах (Тарханкут, р-н Севастополя) – 9 и 7 групп соответственно. Доминирующую роль

на данных глубинах сохраняли нематоды, в число субдоминантов в I районе входили киноринхи и гарпактикоиды, во II и III – гарпактикоиды и полихеты, в IV-м – фораминиферы.

На глубине 83 м в районе Ялты (II район) при доминировании нематод, второе место по численности занимали гарпактикоиды, за ними следовали полихеты.

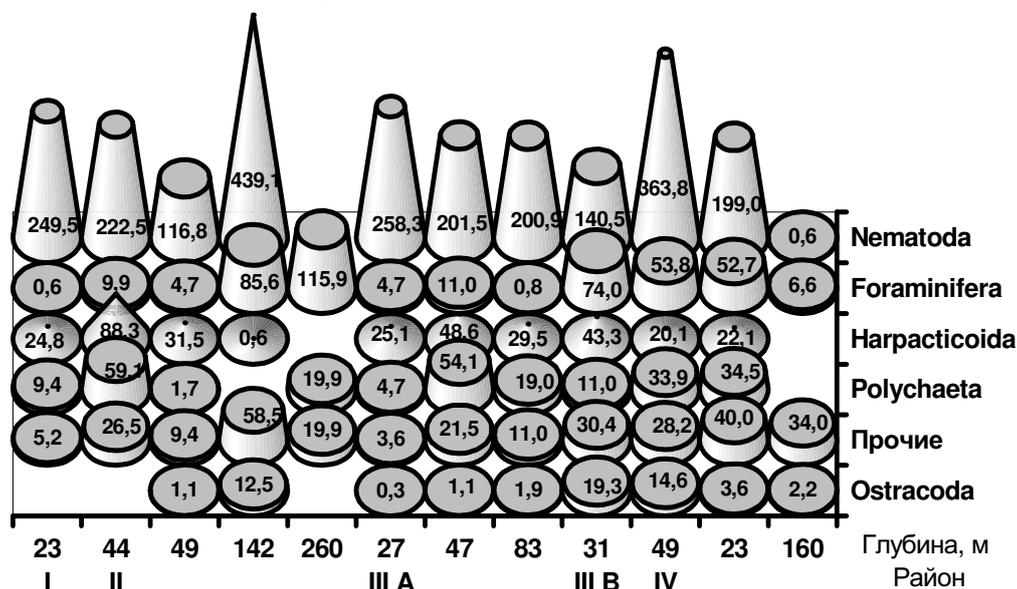


Рис. 5.13. Региональные изменения численности (тыс. экз. · м⁻²) основных таксонов мейобентоса на шельфе-Крыма (весна, 1999)

Fig. 5.13. Regional variations of abundance (th. ind. экз · м⁻²) of the meiobenthos major taxa on the Crimean shelf (Spring, 1999)

Своеобразен таксономический состав мейобентоса на глубинах 142 и 260 м (II район). На первой из глубин (11 групп животных) в мейобентосе доминировали нематоды, субдоминантную роль играли фораминиферы и кишечнорастворимые. На глубине 260 м зарегистрированы 6 групп, в том числе “Форма 11”. Лидирующее положение занимали фораминиферы, представленные только мягкораквинными видами (аллогромиины, саккамминиины). Второе и третье места по численности занимали полихеты и “Форма 11” соответственно. Примечателен факт, что на данной глубине в составе мейобентоса не отмечены нематоды, а доминировали фораминиферы. Здесь заметная доля в фауне фораминифер также приходится на представителей подсем. Allogromiinae, о которых упоминалось выше. При этом именно на данной глубине отмечено

наибольшее значение (115.9 тыс. экз. · м⁻²) плотности поселения мягкораквинных фораминифер.

Средние значения плотности поселений мейобентоса по регионам исследованной акватории варьировали в пределах 43.4 – 596.2 тыс. экз. · м⁻², биомассы – 0.4 – 4.6 г · м⁻².

Абсолютный максимум (930.1 тыс. экз. · м⁻²) количественного развития мейобентоса отмечен во II районе (юго-западная часть побережья Крыма) в одной из проб, взятой на глубине 142 м.

Следует отметить, что приведенные величины суммарной биомассы мейобентоса мы оцениваем как несколько заниженные. Объясняется это тем, что индивидуальные биомассы “Формы- 6” и “Формы-11” нами не установлены, и потому в суммарной биомассе мейобентоса они не учтены.

На рис. 5.14 показано распределение численности и биомассы мейобентоса в зависи-

мости от региональной специфики и изменения глубин исследованной акватории Крыма.

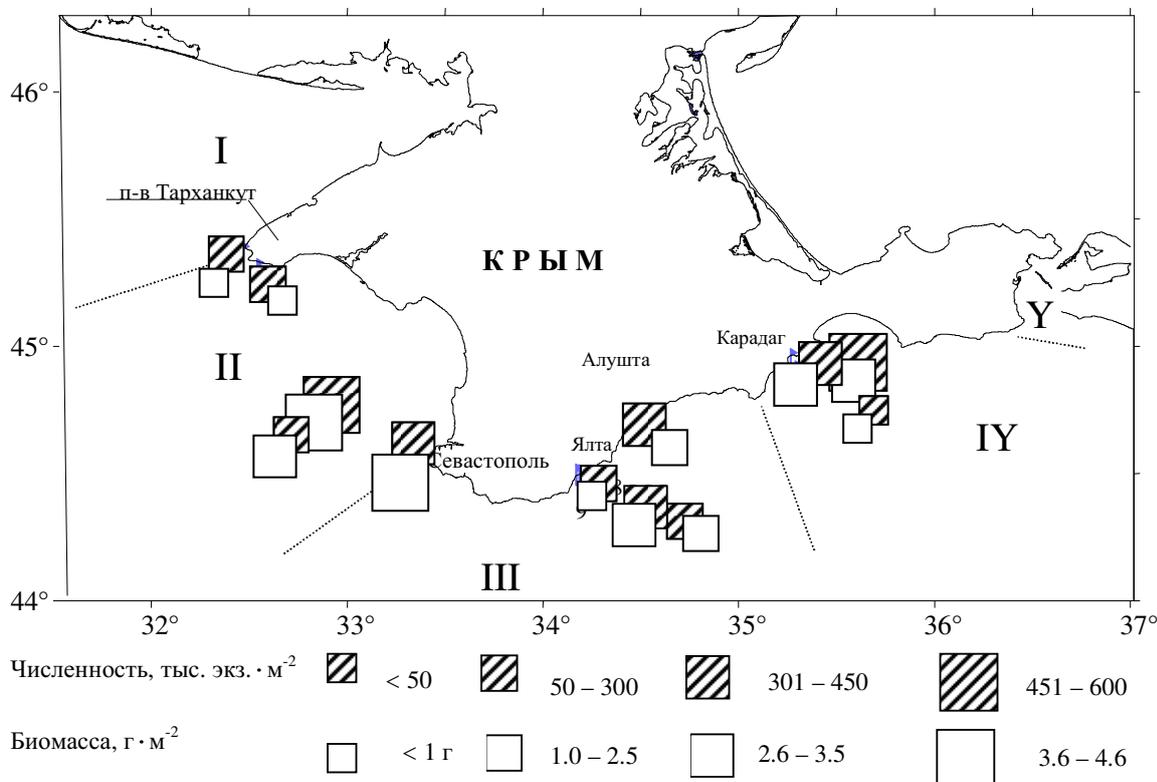


Рис. 5.14. Схема распределения численности и биомассы мейобентоса по районам (I – IV) и глубинам на шельфе Крыма

Fig. 5.14. Scheme of meiobenthos' abundance and biomass distribution on the regions (I – IV) of the Crimean shelf and in depths

Наибольшие величины средней плотности поселений мейобентоса выявлены во II и IV регионах (596.2 тыс. и 514.5 тыс. экз. · м⁻² соответственно). Причем в юго-западной части максимальное развитие приурочено к глубине 142 м, а в районе Карадага – к 49 м. Минимальные показатели количественного развития отмечены в районе Карадага (43.3 тыс. экз. · м⁻²) на глубине 160 м и южнее м. Тарханкут (165.0 тыс. экз. · м⁻²) на глубине 49 м. В основном численность мейобентоса на исследованной акватории варьировала в пределах 300.0 – 450.0 тыс. экз. · м⁻².

Иное распределение биомассы. Самые высокие ее величины зарегистрированы в юго-западной части II района на глубине 142 м (4.6 г · м⁻²) и в акватории г. Севастополя на глубине 44 м (3.9 г · м⁻²). На глубине 142 м 65.2 % биомассы приходится на гидроидных полипов (3.0 г · м⁻²), 24.0 % – на фораминифер. На глубине 44 м 77.2 % биомассы дают полихеты, 18.2 % – гарпактикоиды.

Сопоставимы значения биомассы 2.7–3.1 г · м⁻² в районах IIIА (Ялта, 47 м), IV (Карадаг, 23 – 49 м) и юго-западной части II района (260 м). В районе Ялты от 34.3 до 88.0 % биомассы приходилось на долю полихет, в рай-

оне Карадага на глубине от 23 до 49 м полихеты давали 63.0 – 68.0 % биомассы, а фораминиферы – 23.8 – 24.6 %. В районе ШВ (Алушта) равноценный вклад в биомассу (28.1 %) вносили полихеты и ювенильные особи *Bivalvia*, на гарпактикоид приходилось 17.9 %.

Наименьшие показатели биомассы ($0.4 - 0.8 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) выявлены в районе м. Тарханкут, у Ялты на близбереговой станции (глубина 27 м) и в районе Карадага на глубине 160 м. У оконечности м. Тарханкут на глубине 23 м 59.2 % суммарной биомассы мейобентоса составляли полихеты, 24.6 % – гарпактикоиды,

12 % – нематоды. Южнее, на глубине 49 м, 55.5 % биомассы приходилось на гарпактикоид, 18.9 % – на полихет. В районе Карадага на глубине 160 м основу суммарной биомассы мейобентоса составляли клещи (57.5 %) и фораминиферы (22.5 %).

Соотношение плотности поселений макро- и мейобентоса на исследованной акватории шельфа Крыма представлено на рис. 5.15.

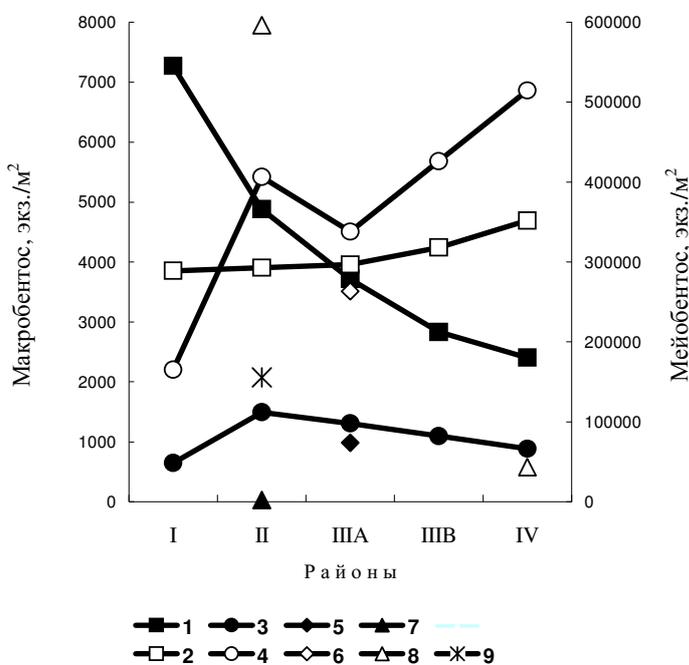


Рис. 5.15. Региональные изменения численности макро- и мейобентоса на шельфе Крыма: 1, 2 – глубина 22 - 31 м; 3, 4 - глубина 44 - 49 м; 5, 6 - глубина 83 м; 7, 8 – 142 - 160 м; 9 – 260 м. 1-й ряд данные по макробентосу [296]

Fig. 5.15. Regional variations of the macro- and meiobenthos density on the Crimean shelf. Range of depths: 1, 2 – 22 - 31 m; 3, 4 – 44 - 49 m; 5, 6 – 83 m; 7, 8 – 142 - 160m; 9 – 260 m. Initial data on macrobenthos by [296].

Если характер формы кривых численности макробентоса по районам определялся доминированием нескольких видов полихет, двустворчатых моллюсков и асцидии [296], то кривые численности мейобентоса обусловлены, главным образом, массовым развитием нематод. При этом зависимость в распределении мейобентоса, в целом, от количественного развития макробентоса не выявляется. Очевидно, величины количественных показателей обусловлены различиями размерных и эколо-

гических свойств данных группировок бентосных гидробионтов.

Следует ожидать, что мейобентос, достигающий сотен тысяч экземпляров на м^2 донной поверхности, играет значительную роль в обеспечении равновесия экосистемы бентали шельфа Крыма.

5.2.3. Мейобентос лимана Донузлав. Донузлав – узкий водоем, вдающийся в западную часть Крымского полуострова на 27 км. Ранее отделенный от моря пересыпью, он

представлял собой ультрагалинное озеро. В 1961 г. в пересыпи прорыли канал, соединивший озеро с морем. С течением времени солесность вод Донузлава понизилась до 18 – 19 ‰, что предопределило развитие здесь типично черноморской фауны.

В лимане Донузлав можно выделить три района (нижний, средний, верхний), отличающиеся геоморфологией и гидрологией. Нижний район расширенный, берега низменные, средний и верхний районы – более узкие, с обрывистыми берегами, сложенными пантичскими известняками. Максимальная глубина лимана – 28 м. Грунты в верхнем и среднем районах илистые, темно-серого или черного цвета, последние с ощутимым запахом сероводорода. Для илистых осадков лимана характерно наличие нефтепродуктов. В самой нижней части к пересыпи примыкает полоса песков, разной степени заиления. На близбереговых мелководных участках простираются песчаные и илисто-песчаные грунты с зарослями макрофитов (хара, zostера и др.). Отсюда растительный детрит, разной степени трансформации, распределяется по всей акватории.

В первой половине 20 столетия в ультрагалинных водоемах Крыма, в число которых входил и Донузлав, мейобентос включал мелких турбеллярий, нематод, инфузорий и гарпактицид. Численность нематод в отдельных озерах составляла 12 – 240 тыс., гарпактицид – 2.3 – 533.0 тыс. экз · м⁻². Моллюски, амфиподы, олигохеты, остракоды и фораминиферы отсутствовали.

Первые исследования сформировавшихся донных биоценозов в лимане Донузлав осуществлены в 1981 г. спустя 20 лет после его соединения с морем [216]. В 1990 г. проведено изучение экосистемы Донузлава с рыбохозяйственной целью [122, 180, 193].

В 1990 г. мейобентос Донузлава включал гидробионтов 13 крупных таксонов (Foraminifera, Turbellaria, Nematoda, Oligochaeta,

Polychaeta, Kinorhyncha, Mollusca, Harpacticoida, Ostracoda, Tanaidacea, Amphipoda, Acarina, Chironomida). Общая плотность поселения и биомасса мейобентоса варьировала в широких пределах (табл. 5.14).

Величина суммарной плотности поселения складывалась в основном многочисленными представителями эумейофауны. В верхней части лимана (I) наибольший вклад в общую биомассу мейобентоса вносил эумейобентос, в средней части (II) – псевдомейобентос (рис. 5.16).

Максимальные значения плотности поселений и биомассы мейобентоса составляли 1.5 – 3.2 млн. экз · м⁻² и 1.0 – 1.68 г · м⁻² соответственно. Представители четырех групп животных (нематоды, полихеты, гарпактикоиды и клещи) распределялись по всей площади лимана.

На нематод, имеющих 100%-ную встречаемость, приходилось 93.8 % суммарной численности и 26.8 % биомассы всего мейобентоса. Средняя плотность поселения нематод – около 300 тыс. экз · м⁻², средняя биомасса – 120.7 мг · м⁻². Плотность поселения данной группы животных в пределах лимана варьировала от 0.5 до 3.164 тыс. экз · м⁻², биомасса – 0.21 – 1.203 г · м⁻². Нематоды превосходили остальные группы организмов не только по плотности поселений, но часто и по биомассе (рис. 5.17).

В лимане Донузлав отмечено 126 видов животных мейобентоса: 111 – в нижней части водоема, 74 и 13 – в средней и верхней соответственно (табл. 5.15). Следует отметить, что последний из названных районов лимана изучен в меньшей степени, поэтому можно ожидать, что состав его мейофауны так же разнообразен, как и в других частях водоема. Характерные и часто встречающиеся нематоды в лимане Донузлав *Terschellingia longicaudata*, *Axonolaimus setosus*, *Sabatieria pulchra* и *Micro-laimus* sp. 1. - обычные виды для Черного моря.

Бентос

Таблица 5.14. Плотность поселения (а, тыс. экз·м⁻²), биомасса (b, мг·м⁻²) и встречаемость (р, %) групп мейобентоса в лимане Донузлав (1990 г.)

Table 5.14. Density (a, th. ind·m⁻²), biomass (b, mg·m⁻²) and occurrence (p, %) of meiobenthic groups in the Donuzlav Bay (1990)

Группа животных	Р а й о н									Лиман в целом		
	верхний			средний			нижний			р	а	b
	р	а	b	р	а	b	р	а	b			
Foraminifera	42	0.8	10.2	16	0,4	4.5	0	0	0.0	28	0,6	7.2
Turbellaria	11	1.7	33.7	21	1,7	33.7	0	0	0.0	15	1.6	32.9
Nematoda	100	463.0	173.1	100	147.2	54.0	100	408.9	155.4	100	292.4	120.7
Oligochaeta	11	0.5	30.5	42	1.1	77.4	0	0	0.0	26	0,8	52.6
Polychaeta	42	2.0	40.9	42	0,9	17.1	100	3.3	69.6	44	1.4	30.0
Kinorhyncha	53	7.2	20.5	42	1,9	5.8	0	0	0.0	46	4.4	13.3
Mollusca	26	0,3	116.3	11	0,3	48.5	0	0	0.0	18	0,3	119.0
Harpacticoida	90	8.3	49.9	79	8.6	9.3	100	14.4	86.2	82	8.6	50.1
Ostracoda	32	1.4	7.4	32	1.5	0.03	0	0	0.0	30.8	1.3	8.1
Tanaidacea	0	0	0.0	5	0.03	0.18	0	0	0.0	3	0.02	0.03
Amphipoda	11	0.1	0.0	11	0,2	8.0	0	0	0.0	10	0.1	0.11
Acarina	37	0.5	10.0	37	0,4	5.2	100	2.2	50.8	39	0.5	10.1
Chironomidae	11	0.4	8.1	16	0.3	391.7	0	0	0.0	13	0.4	6.5
Всего		503.6	501.7		164.2	656,4		428.8	362.0		312.2	450.7

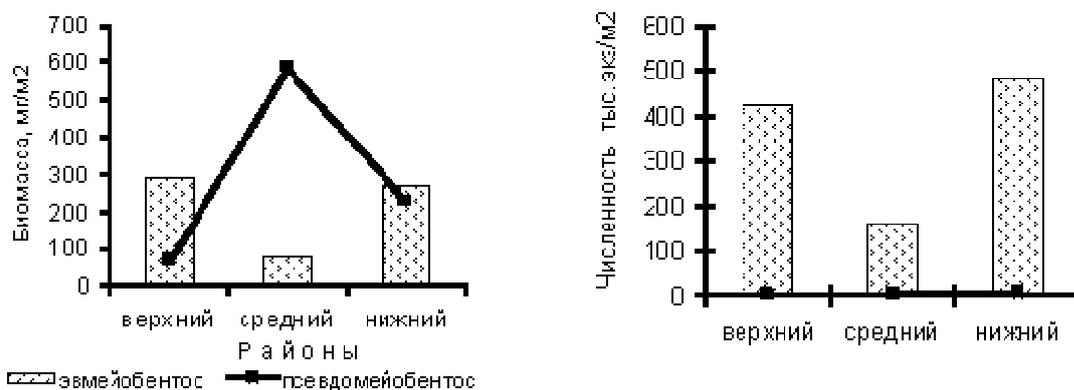


Рис. 5.16. Плотность поселений и биомасса псевдо- и эвмейобентоса лимана Донузлав (1990 г.)

Fig. 5.16. Abundance and biomass of pseudo- and eumeiobenthos in the Donuzlav Bay (1990)

Массовое развитие нематод свидетельствует о большой степени эвтрофикации лимана Донузлав.

На α -мезосапробные условия морской среды указывает и наличие в составе макро- и мейобентоса полихет *Capitella capitata* численностью 233 экз·м⁻² в средней и 494 экз·м⁻² – в нижней частях лимана. Известно, что массовое развитие полихет сем. Capitellidae про-

исходит в местах, подверженных эвтрофикации [75].

Видовая и трофическая структура мейобентоса, а также количественное развитие слагающих его групп организмов в лимане определяются как естественными факторами среды, так и антропогенными (добыча песка, канализационный сброс пос. Мирный, поступление в акваторию эвтрофированных вод из

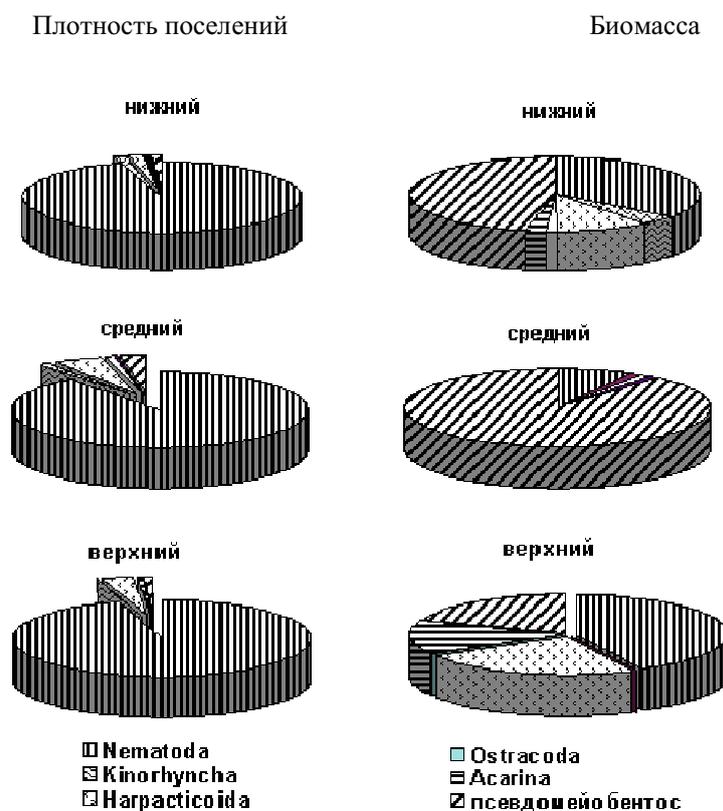


Рис. 5.17. Соотношение (%) плотности поселений и биомассы основных групп мейобентоса в различных районах Донузлава

Fig. 5.17. Ratio (%) of density and biomass of the major meiobenthic groups at different locations of the Donuzlav Bay

прудов рыбоводного хозяйства и загрязняющих веществ от базирующегося здесь флота).

Для примера рассмотрим трофическую структуру таксоцена нематод. По классификации свободноживущих нематод [311], разработанной на основе функционально-морфологических признаков, в Донузлаве представлены все трофические группировки: избирающие детритофаги (“selective deposit feeders”, 1-A), неизбирающие детритофаги (“non-selective deposit feeders”, 1B), соскабливатели (“epistate feeders”, 2A), хищники, или всеядные (“omnivores/predators”, 2B) (рис. 5.18). В направлении от нижнего района лимана к верхнему соотношение трофических группировок

в таксоценах меняется. В нижнем и среднем районах доминирует группа соскабливателей, поедающих в основном микрофитобентос, в верхнем – группы избирающих и неизбирающих детритофагов. Заметная роль всеядных (хищных) форм проявляется только в нижнем районе. Можно полагать, что смену лидерства в трофической структуре определяют микротопографические характеристики биотопов и степень влияния антропогенных факторов. Преобладание форм, питающихся бентосными микроводорослями, свидетельствует о значительном эвтрофировании отдельных районов Донузлава.

Бентос

Таблица 5.15. Таксономический состав мейобентоса, встречаемость видов (%) в лимане Донузлав (1990 г.)
Table 5.15. Taxonomic composition of meiobenthos and species occurrence (%) in the Donuzlav Bay (1990)

Таксон	Район		
	I	II	III
1	2	3	4
FORAMINIFERA			
<i>Ammonia compacta</i> (Hofker)	16	11	0
<i>Criboelphidium</i> sp.	5	16	0
<i>C. bartletti</i> (Cushman)	0	5	0
<i>Elphidium</i> sp.	5	0	0
<i>Nonion depressulum</i> (Walk. et Jacob.)	5	0	0
<i>Porosonion martcobi</i> (Bogdanowich)	5	0	0
<i>Quinqueloculina seminulum</i> (Linné)	0	5	0
TURBELLARIA	+	+	
NEMATODA			
<i>Leptolaimus steineri</i> (Filipjev)	11	0	0
<i>Camacolaimus bathycola</i> Filipjev	5	0	0
<i>Axonolaimus setosus</i> Filipjev	84	68	0
<i>Parodontophora quadristicha</i> Stekhoven	47	37	0
<i>Desmoscolex minutus</i> Clap.	11	0	0
<i>Metalinhomoeus zosterae</i> Filipjev	16	5	0
<i>Prosphaerolaimus eurypharinx</i> Filipjev	5	0	0
<i>Terschellingia</i> sp. 1	5	0	0
<i>T. longicaudata</i> de Man	68	79	100
<i>T. pontica</i> Filipjev	5	0	0
<i>Eleutherolaimus longus</i> Filipjev	42	11	0
<i>Paralinhomoeus tenuicaudatus</i> (Bütschli)	5	0	0
<i>Cobbia triodonta</i> Filipjev	11	5	0
<i>Monhysteridae</i> g. spp.	16	0	0
<i>Monhystera</i> sp.1	32	16	0
<i>M. conica</i> Filipjev	11	0	0
<i>M. ampulocauda</i> Paramonov	5	11	0
<i>M. parva</i> (Bastian)	0	11	0
<i>M. longicapitata</i> Filipjev	11	0	0
<i>M. collaris</i> Filipjev	5	0	0
<i>M. rotundicapitata</i> Filipjev	26	58	0
<i>M. attenuata</i> Filipjev	5	0	0
<i>Paramonhystera elliptica</i> Filipjev	16	0	0
<i>Theristus latissimus</i> Filipjev	0	5	0
<i>Theristus</i> sp.1	11	16	0
<i>Th. littoralis</i> Filipjev	0	16	0
<i>Th. sabulicola</i> (Filipjev)	47	47	100
<i>Cylindrotheristus longicaudatus</i> (Filipjev)	16	5	100
<i>Sphaerolaimus dispar</i> Filipjev	5	0	0
<i>Sph. gracilis</i> de Man	5	0	0
<i>Sph. macrocirculus</i> Filipjev	21	0	0
<i>Microlaimus</i> sp.1	84	47	100
<i>M. kaurii</i> Wieser	11	11	0
<i>Chromaspirina pontica</i> Filipjev	5	0	0
<i>Metachromadora cystoseirae</i> Filipjev	5	0	0

Продолжение табл. 5.15
Table 5.15 (Contnd.)

1	2	3	4
<i>Onyx perfectus</i> Cobb	0	5	0
<i>Spirinia</i> sp.	11	0	0
<i>S. parasitifera</i> (Bastian)	5	0	0
<i>Desmodora longicapitata</i> Allgen	5	0	0
<i>D. pontica</i> Filipjev	5	0	0
<i>Sabatieria pulchra</i> (G. Schneider)	47	47	100
<i>S. abyssalis</i> (Filipjev)	21	11	100
<i>S. longicauda</i> Filipjev	5	0	0
<i>Chromadora nudicapitata</i> Bastian	26	32	100
<i>Neochromadora poecilosomoides</i> (Filipjev)	5	0	0
<i>N. sabulicola</i> (Filipjev)	0	11	0
<i>Dichromadora cephalata</i> (Steiner)	5	5	0
<i>Euchromadora</i> sp.	0	5	0
<i>Chromadorita leuckarti</i> (de Man)	11	0	100
<i>Chromadorella mytilicola</i> Filipjev	0	11	0
<i>Chromadorella</i> sp. 1	0	16	0
<i>Chromadorina obtusa</i> Filipjev	0	5	0
<i>Prochromadorella mediterranea</i> (Micoletzky)	16	47	0
<i>Hypodontolaimus</i> sp.1	5	5	100
<i>Ptycholaimellus ponticus</i> (Filipjev)	26	16	0
<i>Spilophorella paradoxa</i> (de Man)	5	11	0
<i>Spilophorella</i> sp.	0	5	0
<i>Paracanthonus caecus</i> (Bastian)	58	58	0
<i>Cyatholaimus gracilis</i> (Eberth)	5	0	0
<i>Halichoanolaimus dolichurus</i> Saweljev	21	0	0
<i>Bathylaimus australis</i> Cobb	11	0	0
<i>Tripyloides marinus</i> (Bütschli)	5	11	0
<i>Oxystomina clavicauda</i> (Filipjev)	16	21	0
<i>Halalaimus</i> sp.1	5	0	0
<i>H. anne</i> Sergeeva	5	0	0
<i>H. ponticus</i> Filipjev	0	5	0
<i>Anticoma acuminata</i> (Eberth)	16	11	0
<i>Enoploides</i> sp.	5	5	0
<i>Anoplostoma viviparum</i> (Bastian)	11	5	100
<i>Oncholaimellus mediterraneus</i> Stekhoven	5	0	0
<i>Viscosia cobbi</i> Filipjev	16	26	0
<i>V. glabra</i> (Bastian)	32	32	0
<i>Metoncholaimus demani</i> (zur Strassen)	21	21	0
<i>Oncholaimus dujardini</i> de Man	21	32	0
<i>Pontonema</i> sp.1	5	0	0
<i>Eurystomina</i> sp.1	0	5	0
<i>E. assimilis</i> (de Man)	5	0	0
<i>Catalaimus</i> sp.1	5	0	0
<i>Symplocostoma tenuicolle</i> (Eberth)	0	5	0
OLIGOCHAETA	11	42	0
POLYCHAETA			
<i>Syllis prolifera</i> Krohn	5	5	0
<i>Pionosyllis pulligera</i> Krohn	11	0	0

Бентос

Продолжение табл. 5.15
Table 5.15 (Contnd.)

1	2	3	4
<i>Sphaerosyllis hustrix</i> Claparede	5	0	0
<i>Grubea limbata</i> Claparede	11	5	0
<i>G. clavata</i> (Claparede)	5	0	0
<i>Schistomeringas rudolphii</i> (Delle Chiaje)	5	0	0
<i>Polydora ciliata</i> (Jonston)	16	26	100
<i>Notomastus</i> sp.1	5	0	0
<i>Capitella capitata</i> (Fabric.)	16	11	0
<i>Spirorbis pusilla</i> Rhatke	5	0	0
HARPACTICOIDA*			
<i>Harpacticus</i> sp.1	+	+	0
<i>Alteutha typica</i> Czerniav.	+	0	0
<i>Thalestris</i> sp.1	+	0	0
<i>Diarthrodes pygmaeus</i> (T. et A. Scott)	+	+	0
<i>Dactylopodia tisboides</i> (Claus)	+	0	0
<i>Stenchelina</i> sp.1	+	0	0
<i>St reflexa</i> Brady et Rober.	+	0	0
<i>Amphiascoides</i> sp.1	+	+	100
<i>Amphiascus</i> sp.	+	+	0
<i>Paramphiascopsis longirostris</i> (Claus)	+	0	0
<i>Halaschizopera</i> sp.	+	0	0
<i>Metys igned</i> Phillipi	+	0	0
<i>Ameira parvulla</i> (Claus)	+	0	0
<i>Mesochra</i> sp.	+	+	0
<i>Enhydrosoma caeni</i> Raibaut	+	+	100
<i>Laophonte</i> sp.1	+	+	0
KINORHYNCHA			
<i>Pycnophies</i> sp.	37	26	0
<i>P. dentatus</i> (Reinhardt)	26	32	0
AMPHIPODA			
<i>Corophium bonelli</i> (Milne-Edw.)	0	5	0
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock	11	11	0
OSTRACODA			
TANAIDA			
<i>Leptochelia savignyi</i> (Kröyer)	0	5	0
MOLLUSCA			
<i>Bivalvia</i> g.sp., juv.	26	11	0
ACARINA			
<i>Rhombognathus</i> sp.	11	5	0
<i>Halacarus basteri</i> var. <i>affinis</i> Trouess.	21	11	0
<i>Copidognathus ponteuxinus</i> Viets	5	16	100
CHIRONOMIDAE			
<i>Chironomidae</i> g.sp..	11	16	0

+ – отмечено наличие видов; * - определение гарпактикоид выполнено Е. А. Колесниковой

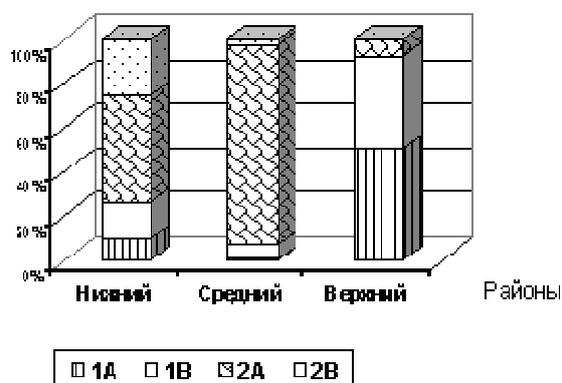


Рис. 5.18. Трофическая структура таксоцены нематод лимана Донузлав

Fig. 5.18. Trophic structure of nematodes taxocen in the Donuzlav Bay

На основании представленных результатов исследования таксономического разнообразия и количественного развития мейобентоса, а также данных по макробентосу [14, 122], фито- и зоопланктону сделан вывод о благополучном экологическом состоянии лимана Донузлав и об устойчивом функционировании сложившихся в биоценозах структур и связей [180]. Рыбохозяйственная ценность лимана достаточно высока, что можно рассматривать в качестве показателя отсутствия чрезмерной антропогенной нагрузки на биологические системы. Однако, регистрация морфологических aberrаций у нематод лимана Донузлав, затрагивающих жизненно важную структуру организма – боковой орган, или амфид, заставляют нас отнестись к высказанному выше заключению осторожно и с долей сомнения. В лимане Донузлав отмечено аномальное развитие ряда видов нематод. В популяциях 6 видов нематод (*Metalinhomoeus zosterae*, *Terschellinia longicaudata*, *Halihoanolaimus dolichurus*, *Axonolaimus setosus*, *Parodontophora quadristicha*, *Microlaimus* sp.1), наряду с нормально развитыми особями, имеются особи уродливые. При этом на некоторых станциях доля aberrантных особей, как правило, достигала 3 – 25 % популяции. На одной из станций лимана обнаружен экземпляр *P. quadristicha*, имеющий очень серьезные нарушения морфо-

логии амфидов, граничащие с изменением его видоспецифичных характеристик [193].

5.2.4. Мейобентос района с метановыми газовыми сипами. Струйные метановые газовыделения (сипы) из дна Черного моря впервые зарегистрированы 10 лет назад [162]. К настоящему времени известны 189 участков дна на глубинах 35 – 785 м с одним или несколькими метановыми сипами [257]. Холодные источники метана широко распространены в морях и океанах. Установлено, что поступление метана в морскую среду может влиять на бентосные сообщества [112, 255, 275]. Сравнительное изучение структуры бентосных сообществ Черного моря в районах с поступлением метана и без такового впервые проведено в 1993 – 1994 гг. [283]. Анализ донных осадков полигонов, отличающихся между собой присутствием или отсутствием метановых сипов, показал, что большинство определенных биогеохимических параметров седиментов очень схожи, но в условиях поступления метана из дна моря наблюдается более низкое содержание органического вещества и пигментов в донных осадках. Неравномерность потенциальной гидролитической активности донных осадков района с газовыми сипами, по [282, 283], может определяться образованием пузырьков метана, что приводит к изменению первоначальной структуры осадка и большему разнообразию среды обитания.

Несмотря на пониженное содержание органического вещества и пигментов, биомасса и биологическая активность донных сообществ в районе газовых сипов имели те же значения, что и в районе без таковых. Вместе с тем, преобладание в составе макробентоса животных, достигающих более крупных размеров, в условиях поступления метана рассматривается [283] как показатель большей стабильности биоценозов, так как гидробионты здесь имеют шанс жить дольше и достигать больших размеров. Кроме того, метан рассматривается как дополнительный источник энергии для зообентоса [283].

Учитывая сказанное выше, в дополнение к имеющимся данным [282, 283], нами изучены особенности структуры мейобентоса, его количественного развития и стратификации в толще осадков на том же полигоне со струйными метановыми выделениями юго-западного района Крымского п-ва вдоль кислородно/сероводородного градиента.

Материалом послужили пробы донных осадков, полученные в 45 рейсе НИС «Профессор Водяницкий» летом 1994 г. Полигон исследования

охватывал 12 станций, приуроченных к району газовых метановых сипов (табл.5.16). Донные осадки отбирали пробоотборниками – мультикорер и бокскорер.

Расположение станций на глубинах, приуроченных к условиям с различным содержанием растворенного кислорода в водной среде (табл. 5.17), позволяет проследить характер размещения и структуру мейобентоса Черного моря вдоль кислородно/сероводородного градиента.

Мейобентосу исследованной акватории свойственны большое разнообразие и огромная плотность поселений. В его составе 13 групп животных: Infusoria, Porifera, Coelenterata, Foraminifera, Nematoda, Kinorhyncha, Oligochaeta, Polychaeta, Turbellaria, Bivalvia, Harpacticoida, Ostracoda, Acarina.

Таксономическое разнообразие и суммарная плотность поселений мейобентоса достигали высоких величин в диапазоне глубин 77 – 151 м, резко снижаясь на глубине 172 – 232 м (табл. 5.18). На станции, выполненной на глубине 607 м, представители мейофауны не обнаружены.

Таблица 5.16. Расположение мейобентосных станций на полигоне газовых сипов (июнь, 1994 г.)
Table 5.16. Location of meiobenthic stations in gas-seeps sampling area (June, 1994)

Станция, №	Глубина, м	Дата	Координаты
5186	78	17.06.94	44°46,112 N - 31°35,342 E
5188	206	18.06.94	44°42,583 N - 31°34,753 E
5189	76	18.06.94	44°46,075 N - 31°35,595 E
5203	172	20.06.94	44°42,230 N - 31°36,594 E
5209	77	21.06.94	44°46,108 N - 31°35,278 E
5210	146	21.06.94	44°43,996 N - 31°34,528 E
5210-bis	134	21.06.94	44°43,186 N - 31°34,563 E
5220	232	23.06.94	44°46,586 N - 31°59,606 E
5223	117	24.06.94	44°43,228 N - 31°33,792 E
5226	195	24.06.94	44°46,878 N - 31°59,140 E
5228	607	25.06.94	44°39,607 N - 31°46,198 E
5234	139	26.06.94	44°42,483 N - 31°36,903 E

Таблица 5.17. Содержание кислорода и сероводорода в воде района метановых сипов (по [282])
Table 5.17. Oxygen and hydrogen sulfide content in water column in places of methane-seeps ([282])

Глубина, м	Концентрация, мл/л	
	O ₂	H ₂ S
72	5,43	0
95	0,97	0
100	0,33	0
108	0,25	0
123	0,14	0
130	0,14	0
150	0,09	0.14
160	0,09	0.15
188	0	0.31

На глубине 130 – 150 м можно выделить специфическое сообщество бентосных организмов, адаптированных к анаэробным условиям. Основные компоненты этого сооб-

щества – фораминиферы (виды подсем. Allogromiinae), нематоды, специфические виды полихет (сем. Chrisopetalidae, Nerillidae, Protodrilidae), гидроидные полипы и турбеллярии.

Фауна фораминифер представлена пятью видами, широко распространенными в Черном море, но имеющими небольшую плотность поселений в районе исследования: *Ammonia compacta* (Hofker), *Eggerella scabra* (William.), *Lagena* sp.1, *L. lateralis* (Cushman), *L. perlucida* (Mont.).

Основная доля суммарной плотности фораминифер в диапазоне глубин (78 – 172 м) приходилась на представителей подсем. Allogromiinae, обладающих мягкой протеиноподобной раковиной. Среди последних видов по численности доминировала *Psammophaga simplora*.

Таблица 5.18. Плотность поселений мейобентоса (тыс. экз · м⁻²) в районе метановых сипов на разных глубинах

Table 5.18. Density of meiobenthos (th. ind. · м⁻²) on depths within locations of methane-seeps

Группы организмов	Г л у б и н а , м								
	77	78	117	134	139	146	151	172	232
Foraminifera	2,4	7,6	0,7	1,0	2,8	1,6	2,7	0,7	0
Coelenterata	0	4,7	2,4	11,3	9,7	3,5	15,1	0,1	0
Nematoda	478,8	291,6	259,3	490,0	18,7	271,0	185,6	10,2	1,0
Turbellaria	2,8	9,4	0,8	4,5	1,3	8,4	1,2	0	0,7
Oligochaeta	1,7	3,5	1,8	1,8	0	4,1	0,8	0	0
Polychaeta	2,5	8,9	0,7	6,7	23,4	1,3	0,9	0	0
Kinorhyncha	0,8	3,1	0,17	0,6	0	0,1	0	0	0
Bivalvia	1,1	3,0	0,5	0,1	0,2	0,4	0,1	0	0
Ostracoda	5,6	3,4	1,8	0	0	0	0,4	0	0,7
Harpacticoida	16,5	5,5	11,7	4,1	2,7	2,9	0,3	0,1	0
Acarina	8,6	5,1	0,1	0,3	0	0	0	0,4	0,7
Прочие	0	0	3,0	0	0,3	0,1	0,6	0	0
Всего	520,8	345,8	282,9	520,4	59,1	293,4	207,7	11,4	3,1

Кишечнополостные заселили донные осадки в диапазоне глубин 78 – 151 м, проявляя максимальную плотность поселений в диапазоне 134 – 151 м (11.3 – 15.1 тыс. экз · м⁻²). Значительное количество Anthozoa отмечено

также в составе макрофауны на данном полигоне в диапазоне глубин 110 – 150 м [283]. Ранее неизвестные для Черного моря представители полихет, *Vigtorniella zaikai* Kiss., *Protodrilus* sp.1, *Nerilla* sp. 1, пока обнаружены толь-

ко в данном районе [82, 197, 314].

С 1951 – 1952 гг. в пробах зоопланктона из центральных районов Черного моря постоянно обнаруживали планктонных личинок *Protodrilus* sp. и полихеты, которую ранее не представлялось возможным идентифицировать из-за отсутствия взрослых стадий. Личинки протодрилюса, а также личинки неидентифицированной полихеты, описанной как трохофора “С” и нектохета “В”, были отнесены к компонентам пограничного с сероводородом слоя [67]. Позднее эти организмы стали предметом пристального внимания исследователей, поскольку они встречаются в планктоне по всей акватории моря над глубинами более 150 м [129, 131].

Являясь факультативными аноксифильными и микроаэрофилами, личинки *V. zaikai* и *Protodrilus* sp. обитают в слое с определенными физико-химическими характеристиками, что обуславливает оседание готовых к метаморфозу особей непосредственно в зоне контакта субкислородного слоя с бенталью. На глубине 110 – 120 м кислород у дна практически отсутствует [283], именно здесь оседают личинки *V. zaikai*, *Protodrilus* sp.1 и *Nerilla* sp.1.

Ранее на трех станциях, выполненных на глубине 150 м вдоль румынского побережья, отмечено большое количество неизвестной полихеты и протодрилюса, определенного как *P. flavocapitatus* [228]. Предполагается, что у румынского побережья найдены именно *V. zaikai* и *Protodrilus* sp.1 [82]. К тому же особенности биологии и экологии *P. flavocapitatus* не подтверждают правильности идентификации вида [228], обитающего на глубине 150 м. Очевидно, представитель рода *Protodrilus*, обитающий в среде с дефицитом кислорода, является другим видом (пока неопределенным окончательно) с характерной экологией [82].

Обнаружение названных видов полихет в диапазоне глубин 117 – 151 м юго-

западнее Крыма [197, 313] и на глубине 150 м у румынского побережья [228] свидетельствует об их приуроченности к пограничной зоне, где среда характеризуется низким температурным режимом (не более 8⁰С), дефицитом кислорода, присутствием сероводорода и метана.

Фауна нематод в исследованном диапазоне глубин насчитывает 143 вида, представляющих все известные отряды. Представительность отрядов нематод проиллюстрирована на рис. 5.19. В основном таксономический состав фауны такой же, как и на меньших глубинах шельфа Черного моря, что свидетельствует об эврибионтности нематод. Однако некоторые представители обнаружены только в районе сипов юго-западнее полуострова Крым на глубинах, где отмечены в среде минимальные концентрации кислорода или полное его отсутствие. Видовое обилие на глубине 150 м заметно больше (69 видов), чем на глубинах 120–140 м (63 – 33 вида).

Для иллюстрации своеобразия видового состава мейофауны района с поступлением метана, в нижеследующую табл. 5.19 включены все зарегистрированные нами представители мейофауны, включая и те, видовая принадлежность которых пока окончательно не установлена.

Из всего списка видов нематод видно, что несколько представителей относятся к неизвестным пока родам. Упомянутые *Allogromiinae* gen. sp. предварительно содержат четыре новых вида фораминифер для Черного моря.

Сульфидную систему, или тиобиос, рассматривают как специфическое сообщество организмов, обитающее в анаэробной среде [238, 260]. Изменение концентрации кислорода определяет характер распределения и состав фауны нематод в различных слоях грунта [34]. Однако известно всего несколько видов нематод (*Daptonema proprium*, *Sabatieria punctata*, *S. longispinosa* и *Theristus anoxibio-*

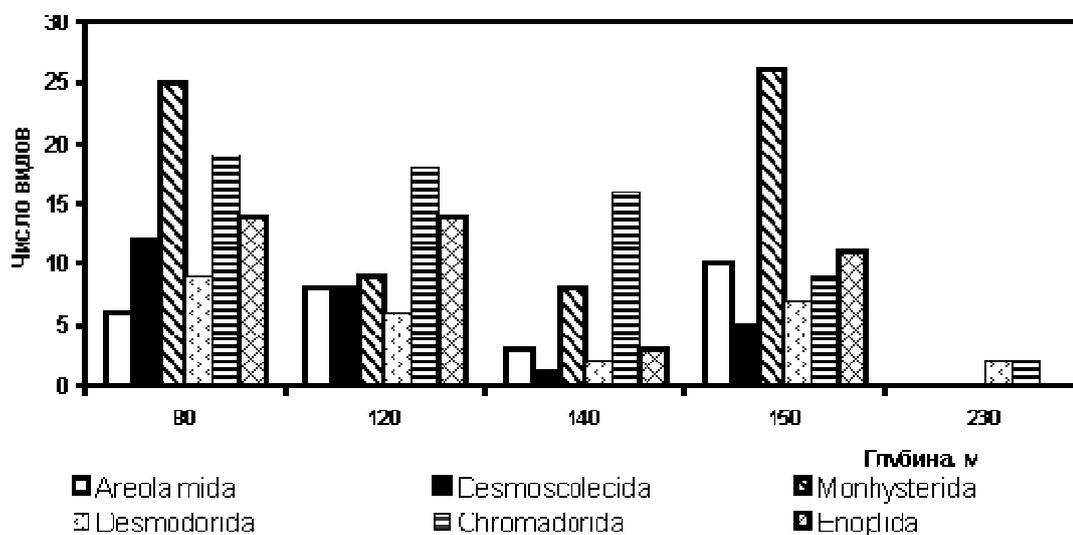


Рис. 5.19. Представленность видами отрядов нематод по глубинам в районе метановых сипов (юго-запад Крыма)

Fig. 5.19. Species representativeness of *Nematoda* orders across depth within locations of methane-seeps (SW Crimea)

ticus), которых с полным основанием рассматривают как облигатных анаэробов [260, 273].

По [29], в прибрежных зонах Черного моря в условиях гипоксии таксономический состав мейобентоса обеднен и включает не более 2 – 3-х групп животных, в их числе нематод и фораминифер. В отличие от локальных площадей морского дна, подверженных периодической гипоксии, в донных осадках переходной зоны Черного моря, согласно выше приведенным данным, наблюдается высокое таксономическое разнообразие мейобентоса (13 групп) и большое видовое богатство доминирующей группы – свободноживущих нематод. Заметную роль играют фораминиферы (виды подсем. *Allogromiinae*) и кишечнополостные. Бесспорно, в таких условиях способны жить только организмы, адаптированные к дефициту кислорода в среде обитания на всех стадиях онтогенеза. Прежде всего, это касается изменения типа дыхания.

Плотности поселений мейобентоса в сипинговом районе переходной зоны Черного моря, характеризующемся дефицитом кисло-

рода или полным его отсутствием, достигают значительных величин, сходных и даже превышающих таковые в верхних и средних ярусах sublittoralis.

Очевидно, массовое развитие мейофауны в субкислородной зоне сипингового района обусловлено благоприятными трофическими условиями в донных осадках и отсутствием пищевых конкурентов. Трофические потребности мейофауны определяются степенью аккумуляции и преобразования поступающего из водной толщи органического вещества в донных осадках и развитием огромной биомассы микрофлоры. Так, Ю. И. Сорокин [205] отмечает максимум общей численности микрофлоры и наибольшую активность отдельных ее групп в донных осадках склонов Черного моря на глубинах 100 – 300 м. Общее число бактерий здесь, по его расчетам, составляет 1 – 5 млрд. на г сырого осадка. Такие величины общей численности и биомассы бактерий близки к аналогичным показателям в верхнем слое донных осадков мезотрофных и даже эвтрофных водоемов.

Бентос

Табл. 5.19. Изменение видового состава таксоцена нематод по глубинам вдоль O₂/H₂S градиента в районе метановых газовых сипов

Table 5.19. Alteration in species composition of nematode taxocen in depth and along O₂/H₂S gradient at the area of methane seeps

Виды	Глубина, м				
	80	120	140	150	230
1	2	3	4	5	6
FORAMINIFERA	+	+			
<i>Ammonia compacta</i> (Hofker)	+	+	+		
<i>Eggerella scabra</i> (William.)	+		+		
<i>Lagena</i> sp. 1	+		+		
<i>L. lateralis</i> (Cushman)	+	+		+	
<i>L. perlucida</i> (Mont.)	+	+	+	+	
<i>Psammophaga simplora</i> (Arnold)	+	+	+	+	
Allogromiinae gen. sp.sp.	+	+	+		
Saccammininae gen. sp.sp.		+	+		
COELENTERATA	+	+	+	+	
NEMATODA					
Araeolaimida					
<i>Leptolaimus steineri</i> (Filipjev)		+	+	+	
<i>Camacolaimus</i> sp. .1	+			+	
<i>C. dolichocercus</i> (Filipjev)	+	+	+	+	
<i>C. zostericola</i> Filipjev	+				
<i>Araeolaimida</i> gen sp. 1				+	
<i>Araeolaimida</i> gen.sp. 2		+			
<i>Araeolaimus ponticus</i> Filipjev	+	+			
<i>Southerniella</i> sp.1				+	
<i>Axonolaimus ponticus</i> Filipjev		+			
<i>Axonolaimus setosus</i> Filipjev			+	+	
<i>Odontophora</i> sp.1					
<i>O. angustilaima</i> (Filipjev)	+	+		+	
<i>Parodontophora quadristica</i> (Stekhoven)		+		+	
<i>Campylaimus</i> sp.				+	
<i>Campylaimus siwaschensis</i> Sergeeva	+	+		+	
Desmoscolecida					
<i>Desmoscolex</i> sp. 1	+				
<i>D. minutus</i> Claparede	+	+	+	+	
<i>D. tenuiseta</i> Filipjev		+		+	
<i>Quadricoma</i> sp. 1	+				
<i>Quadricoma</i> sp. 2	+				
<i>Quadricoma</i> sp. 3	+				
<i>Quadricoma</i> sp. 4	+				
<i>Quadricoma</i> sp. 5				+	
<i>Q. eurycricus</i> (Filipjev)	+	+			
<i>Qu. loricata</i> Filipjev	+	+			
<i>Qu. media</i> (Reinh.)	+				
<i>Qu. pontica</i> Filipjev	+	+		+	
<i>Qu. steineri</i> Filipjev		+		+	
<i>Qu. tenuis</i> (Steiner)	+				
<i>Tricoma</i> sp. 1		+			
<i>Tricoma</i> sp. 2		+			

Продолжение табл. 5.19

Table 5.19 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6
<i>T. platycephala</i> Filipjev	+				
Monhysterida					
<i>Metalinhomoeus zosterae</i> Filipjev	+	+	+	+	
<i>Terschellingia longicaudata</i> de Man	+	+	+	+	
<i>T. pontica</i> Filipjev	+	+	+	+	
<i>Terschellingia</i> sp. 1	+	+			
<i>Eleutherolaimus</i> sp. 1	+			+	
<i>E. longus</i> Filipjev	+	+	+	+	
<i>Linhomoeus</i> sp. 1		+		+	
<i>Paralinhomoeus filiformis</i> (Filipjev)	+			+	
<i>P. tenuicaudatus</i> (Bütschli)	+	+			
<i>Linhomoeus hirsutus</i> Bastian	+				
<i>Sphaerocephalum crassicauda</i> Filipjev	+			+	
<i>Cobbia triodonta</i> Filipjev				+	
<i>Theristus sabulicola</i> (Filipjev)			+	+	
<i>Theristus</i> sp. 1				+	
<i>Monhysterida</i> gen. sp. 1		+		+	
<i>Monhysterida</i> gen. sp. 2				+	
<i>Monhysterida</i> gen. sp. 3				+	
<i>Monhystera ampulocauda</i> Paramonov				+	
<i>M. longicapitata</i> Filipjev				+	
<i>M. conica</i> Filipjev	+			+	
<i>Monhystera</i> sp. 1	+			+	
<i>Monhystera</i> sp. 3				+	
<i>Monhystera</i> sp. 2				+	
<i>Monhystera</i> sp. 4				+	
<i>M. collaris</i> Filipjev	+				
<i>M. attenuata</i> Filipjeva				+	
<i>M. filiformis</i> Bastian	+				
<i>Paramonhystera elliptica</i> Filipjev	+				
<i>Paramonhystera</i> sp.1				+	
<i>M. rotundicapitata</i> Filipjev	+			+	
<i>Steineria pontica</i> G.-Rojancovski	+	+			
<i>Theristus</i> sp. 2	+				
<i>Th. littoralis</i> Filipjev			+	+	
<i>Th. euxinus</i> (Filipjev)				+	
<i>Cylindrotheristus maeoticus</i> (Filipjev)	+				
<i>C. longicaudatus</i> (Filipjev)	+				
<i>Penzancia</i> sp. 1			+		
<i>Sphaerolaimus dispar</i> Filipjev	+				
<i>Sph. macrocirculus</i> Filipjev	+				
<i>Sph. gracilis</i> de Man	+				
<i>Sph. ostreae</i> Filipjev	+		+		
Desmodorida					
<i>Microlaimus globiceps</i> de Man				+	
<i>Microlaimus</i> sp.1	+	+		+	
<i>M. kaurii</i> Wieser	+	+	+	+	
<i>Spirinia</i> sp.1	+				+

Продолжение табл. 5.19

Table 5.19 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6
<i>Spirinia</i> sp. 2	+				
<i>Sp. parasitifera</i> (Bastian)	+	+		+	
<i>Spirinia</i> sp. 3				+	
<i>Desmodora pontica</i> Filipjev	+	+			
<i>D. conica</i> Vitiello		+		+	+
<i>Ceramonema annulata</i> (Filipjev)	+				
<i>Pseudomicrolaimus murune</i> Sergeeva	+	+	+	+	
Desmodorida gen. sp.	+				
Chromadorida					
<i>Sabatieria abyssalis</i> (Filipjev)	+	+	+	+	
<i>S. pulchra</i> (G. Schneider)	+		+	+	
<i>S. longicaudata</i> Filipjev	+	+	+	+	
<i>Cervonema</i> sp. 1		+			
<i>Chromadora cricophana</i> Filipjev		+	+		
<i>Chromadora</i> sp. 1	+	+	+		
<i>Ch. nudicapitata</i> Bastian	+	+	+		
<i>Neochromadora poecilosomoides</i> (Fil.)	+		+		
<i>Chromadorella mytilicola</i> Filipjev	+				
<i>Chromadorella</i> sp. 1	+	+	+		
<i>Prochromadorella</i> cf. <i>pontica</i> Filipjev	+	+	+		
<i>Chromadorina obtusa</i> Filipjev			+		
<i>Ch. gracilis</i> Filipjev	+	+			
<i>Prochromadora megodonta</i> Filipjev	+		+		
<i>Chromadorita leuckarti</i> (de Man)		+	+		
<i>Ch. cf. demaniana</i> Filipjev	+				
<i>Chromadorita</i> sp. 1	+			+	
<i>Ptycholaimellus ponticus</i> (Filipjev)		+			
<i>Spilophorella</i> cf. <i>euxina</i> Filipjev				+	
<i>Spilophorella paradoxa</i> (de Man, 1888)	+	+			
<i>Paracanthonchus caecus</i> (Bastian)	+	+	+	+	
<i>Cyatholaimus gracilis</i> (Eberth)	+	+			
<i>Cyatholaimus</i> sp. 1				+	
<i>Cobbionema acrocerca</i> Filipjev		+	+	+	
<i>Cobbionema</i> sp. 1		+			
<i>Cobbionema</i> sp. 2		+			
<i>Halichoanolaimus dolichurus</i> Saweljev			+		
<i>H. lukjanovae</i> Sergeeva	+			+	
<i>H. robustus</i> (Bastian)	+	+	+	+	
<i>Halichoanolaimus</i> sp. 1	+				
Enoplida					
<i>Trypiloides marinus</i> (Bütschli)		+			
<i>Halanonchus bullatus</i> Gerlach	+	+		+	
<i>Halanonchus</i> sp. 1		+			
<i>T. mediterraneus</i> Vitiello	+		+		
<i>Talassoalaimus</i> sp. 1		+			
<i>H. wodjanizkii</i> Sergeeva	+	+			
<i>Halalaimus</i> sp. 1				+	
<i>Halalaimus</i> sp. 2	+			+	

Продолжение табл. 5.19

Table 5.19 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6
<i>Halalaimus</i> sp.3			+	+	
<i>H. jaltensis</i> Sergeeva	+				
<i>H. ponticus</i> Filipjev	+	+			
<i>H. brevispiculum</i> Sergeeva	+				
<i>Enoplus quadridentatus</i> Berlin	+				
<i>Meacanthion conicum</i> (Filipjev)	+				
<i>Anoplostoma viviparum</i> (Bastian)		+			
<i>Mononcholaimus</i> sp. 1	+			+	
<i>M. separabilis</i> Wieser		+			
<i>Viscosia cobbi</i> Filipjev		+		+	
<i>V. glabra</i> (Bastian)		+			
<i>V. elongata</i> Filipjev	+				
<i>Oncholaimus dujardinii</i> de Man	+	+	+	+	+
<i>O. brevicaudatus</i> Filipjev8					+
<i>O. compylocercoides</i> Con. Et Stekh.	+	+		+	
<i>Symplocostoma tenuicolle</i> (Eberth)				+	
<i>Prooncholaimus banyulensis</i> Inglis		+			
<i>Metapelagonema pontica</i> Sergeeva	+	+			
<i>Oxystomina pulchella</i> Vitiello				+	
<i>Pontonema zernovi</i> (Filipjev)				+	
TURBELLARIA	+	+	+	+	+
OLIGOCHAETA	+	+	+	+	
POLYCHAETA					
<i>Vigtorniella zaikai</i> (Kisseleva)	+	+	+	+	
<i>Nerilla</i> sp. 1	+	+	+	+	
<i>Nerilla antennata</i> O.Schmidt	+				
<i>Protodrilus</i> sp. 1	+	+	+	+	
<i>Exogone gemmifera</i> Pagenstecher	+				
<i>Polycirrus</i> sp.	+				
<i>Micronephthys stammeri</i> (Augener)	+				
<i>Prionospio cirrifera</i> Laubier	+				
<i>Syllides longicirratu</i> s Oersted, 1845	+				
<i>Syllides</i> sp.	+	+			
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern	+	+			
<i>Oriopsis armandi</i> (Claparede)	+	+			
<i>Nephtys cirrosa</i> Ehlers, 1868	+				
<i>Pionosyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)		+			
<i>Sabellida</i> g.sp.		+			
<i>Spionidae</i> sp.				+	
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius)	+				
<i>Aonides poucibranchiata</i> Southern	+	+			
<i>Typosyllis</i> sp.	+				
<i>Terebellides</i> sp.	+				
KINORHYNCHA					
<i>Semnoderes armiger</i> Zelinka	+				
<i>Centroderes spinosus</i> (Reinh.)	+	+			
<i>Echinoderes agigens</i> Bacescu	+				
BIVALVIA juv.	+	+	+		

Продолжение табл. 5.19

Table 5.19 (Contnd.)

1	2	3	4	5	6
HARPACTICOIDA	+	+	+	+	+
OSTRACODA	+	+		+	+
TANAIDACEA					
<i>Apseudopsis</i> cf. <i>ostroumovi</i> Bács. & Cár.		+			
ACARINA					
<i>Thalassorachna agginis</i> (Troussart)	+	+			+
<i>Copidognathus ponteuxinus</i> Viets	+	+			
<i>Halacarellus basteri</i> var. <i>affinis</i> Troues.	+	+			+

По отношению к газовому режиму в составе мейофауны Черного моря можно выделить следующие группировки видов: аноксибионты (типичные анаэробы), живущие только в анаэробной среде, и факультативные аноксибионты и микроаэрофилы, характерные для окислительно-восстановительных и окислительных условий. Разнообразный спектр газового режима среды обитания, благоприятные трофические условия, практически отсутствие конкуренции со стороны макробентоса и адаптивные возможности мейофауны, позволяющие занимать свободные биотопы, неблагоприятные для других донных организмов, стимулирует высокое количественное развитие мейобентоса.

Представленные данные о таксономическом составе мейобентоса, его распределении по глубинам и в толще грунта района газовых сипов позволяют сделать следующее заключение. Во-первых, наличие благоприятных трофических условий в зоне контакта аэробной и анаэробной сред является определяющим фактором для развития богатой и многочисленной эврибионтной мейофауны. Во-вторых, в среде, характеризующейся дефицитом растворенного кислорода и поступлением метана, способны обитать гидробионты, адаптированные к данным условиям обитания. Представители 38 видов и 6 родов нематод (табл. 5.19) ранее в Черном море не отмеча-

лись. Очевидно, при дальнейших исследованиях мейобентоса районов со струйным поступлением метана может оказаться, что эта фауна специфична именно для таких условий.

5.3.3. Изменение видового разнообразия гарпактикоид Крымского побережья Черного моря. Одной из самых многочисленных и фаунистически разнообразных групп мейозообентоса Черного моря являются Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) - более 200 видов из 90 родов и 25 семейств. Большинство черноморских видов гарпактикоид являются средиземноморскими мигрантами. Некоторые из них пришли из северной части Атлантического океана, другие, теплолюбивые виды, - из его южной части [6].

В акватории Крымского побережья отмечено 152 вида Harpacticoida, из них 24 космополита, 70 - североатлантических, 18 - атлантических, 8 средиземноморских видов, есть реликтовый вид, предпочитающий опресненные районы - *Limnocyclus behningi*.

Из 30 видов гарпактикоид - черноморских эндемиков в акватории Крымского побережья обнаружено 18: *Alteutha typica*, *Ameiropsis reducta*, *Diarthrodes dubius*, *Enhydrosoma pontica*, *Heterolaophonte curvata* subsp. *micrarthros*, *Itunella intermedia*, *Leptastacus taurica*, *Pontophonte grigae*, *Pontophonte leuke*, *Rhizothrix pubescens*, *Robertgurneya soyeri*, *Robertsonia monardi*, *Schizotrix*

pontica, *Stenhelia elisabethae*, *Stenocaris pontica*, *Stenocaropsis valkanovi*, *Stenocopia longicaudata* subsp. *pontica*, *Tisbe histriana*. Встречаются также виды, отмеченные только в северных морях Атлантического, Тихого и Северного Ледовитого океанов. К ним относятся виды *Diarthrodes assimilis*, *Eurycletodes latus*, *Halectinosoma brevirostre*, *Heteropsyllus major*, *Idyella pallidula*, *Proameira simplex*, широко распространенные на песчаных и илисто-песчаных грунтах в диапазоне глубин 10 - 150 м у побережья Крыма, Кавказа, берегов Болгарии и Румынии. Самый массовый из них вид - *Heteropsyllus major*. Численность его может достигать 4000 экз./м² в сообществе фазеолины на глубинах 60 - 80 м. *Eurycletodes latus* также предпочитает подобные грунты и глубины, где численность его колеблется от 100 до 2000 экз./м². Остальные виды малочисленны, частота их встречаемости равна 3 - 4 % в районе Ялты. Интересно обнаружение в Черном море у Болгарского и Крымского побережья вида *Praeiptomesochra africana*, известного от побережья Юго-западной Африки (лагуна Люте-риц).

Гарпактикоиды заселяют все биотопы дна, часто встречаются в планктоне. В результате проведенных исследований выявлены существенные различия фаунистического состава Harpacticoida в сообществах рыхлых грунтов и зарослях черноморских макрофитов, а также неравномерность распределения гарпактикоид внутри сообществ.

В зарослях шире представлены виды сем. Laophontidae и (30 % от общего количества видов) и Thalestridae (20 %), на рыхлых грунтах - Diosaccidae (34 %) и Cletodidae (29 %).

На рыхлых грунтах акватории не встречены виды сем. Longipediidae, Peltiidae, Tegastidae, Parasthenelidae и Metiidae, широко представленные в зарослях. Виды этих семейств обладают специальными морфологиче-

скими приспособлениями (форма тела, ротовых и плавательных конечностей, окраска), позволяющими прикрепляться к водорослям и маскироваться среди них. В зарослях не отмечены виды сем. Cletodidae, Cyllindropsyllidae и Arenopontidae, многочисленные на рыхлых грунтах. Они также имеют определенные особенности, связанные с обитанием на илистых и песчаных участках дна. Например, у таких видов как *Arenopontia subterranea*, *Stenocaris pontica*, *Stenocaropsis valkanovi* очень узкое тело, они способны проникать в тонкие интерстициальные пространства грунта.

Количественное и качественное распределение гарпактикоид в зарослях водорослей зависит от фактора прибойности, морфометрических особенностей талломов и метаболической активности черноморских макрофитов [95]. Наблюдаются суточные миграции фитофильных гарпактикоид, имеющие полу-суточный ритм. Среди массовых видов гарпактикоид наиболее активно мигрируют особи *Dactilopusia tisboides*, *Tisbe furcata* и *Scutellidium longicauda*, численность их на талломах цистозир в дневное время в 10 раз выше, чем ночью. Ночью они отмечены в планктоне над зарослями. Плотность гарпактикоид в исследованных сообществах колеблется от 100 тыс. до 1600 тыс. экз./м² дна, биомасса - от 1 до 16 г/м².

Гарпактикоиды являются основным компонентом пищи молоди ряда промысловых рыб планкто-придонного комплекса. По [50], в пищевых комках молоди сингиля, остроноса, атерины, луфаря, зубарика, смариды и других видов рыб гарпактикоиды составляют от 30 до 80 %, а у султанки - 90 % от общего количества организмов. В пищевых комках этих видов рыб обнаружены массовые виды фитофильных гарпактикоид: *Dactilopusia tisboides*, *Harpacticus littoralis* и другие.

Отметим основные факторы, при изменении которых уменьшаются фаунисти-

ческое разнообразие и количественное развитие гарпактикоид.

В зарослевых сообществах это происходит при смене руководящего вида фиточенозов. Наибольшее видовое разнообразие гарпактикоид отмечено на церамиуме, на талломах цистозеры до 90% гарпактикоид обитает на ветках 3-го и 4-го порядка, обросших церамиумом. На зеленых водорослях, особенно пластинчатых, таких как ульва, гарпактикоид гораздо меньше, чем на разветвленных талломах бурых и красных черноморских макрофитов [95].

В результате антропогенного воздействия изменяется структура морских фиточенозов даже в заповедных акваториях. На территории Карадагского природного заповедника (1970 – 2000 гг.) выявлено сокращение зарослей цистозеры в диапазоне глубин от 1 до 10 м, их заменяют ассоциации с преобладанием ульвы [99]. Следовательно, можно предположить, что при продолжении этого тренда разнообразие фитофильных гарпактикоид будет уменьшаться.

На рыхлых грунтах показатели разнообразия гарпактикоид снижаются при заилении грунта и появлении заморных явлений в грунте.

Мейобентос может являться индикатором загрязнения при сильной антропогенной нагрузке. Однако уменьшение плотности мейобентоса может зависеть и от природных условий.

Проводилось изучение распределения таксонов мейобентоса и видов гарпактикоид в одном и том же районе на жестких и рыхлых и грунтах (Мартынова бухта, район г. Севастополя).

Скалистое побережье исследованного района характеризуется обилием митилид и наличием в их поселениях таких водорослей как *Ulva rigida* Ag., *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Jhur, биомасса ко-

торых достигает 1 кг/м², а также *Callithamnion corymbosum* (Y.E.Smith) Lyngb., *Ceramium* sp., *Grateloupia dichotoma* J.Ag., *Cladophora* sp., с незначительной биомассой.

Мейобентос представлен основными таксонами эумейобентоса: Nematoda, Harpacticoida, Acarina, Ostracoda, Turbellaria, Tanaidacea, Cumacea, и псевдомейобентоса: Amphipoda, Izopoda, Bivalvia, Gastropoda, Chironomida. По численности преобладают Nematoda, Harpacticoida и Halacarida, их численность превышает 100 тыс.экз./м².

Отмечено 12 видов Harpacticoida: *Ectinosoma melaniceps*, *Tisbe furcata*, *Scutellidium longicauda*, *Phyllothalestris mysis*, *Metys ignea*, *Harpacticus littoralis*, *Parastenhelia spinosa*, *Dactylopodia tisboides*, *Alteutha tipica*, *Paramphiascopsis longirostris*, *Heterolaophonte stromi*, *Tegastes longimanus*, *Phyllopodopsyllus briani*, *Diosaccus tenuicornis* и *Orthopsyllus linearis* subsp.illigi. По численности и биомассе преобладают *Tisbe furcata*, *Scutellidium longicauda* и *Phyllopodopsyllus briani*. Такое разнообразие макрофитов и фитофильного мейобентоса характерно для мезотрофных районов [61, 94, 110].

Рыхлые грунты в исследованном районе илисто-песчаные, часто с запахом сероводорода и мазута. В них отмечены всего 3 группы мейобентосных организмов: Nematoda, Harpacticoida, Amphipoda, максимальная плотность которых едва достигает 5000 экз./м². По численности преобладают нематоды, которые отмечены на 29 станциях из 30, гарпактикоиды встречены только на 6, а амфиподы – на одной станции. Видовой состав гарпактикоид беден: найдено только 3 вида (*Paramphiascopsis longirostris*, *Haloschisopera pontarchis* и *Enhydrosoma sordidum*) – типичных

представителей илисто-песчаных грунтов [93]. Количественное и качественное распределение мейобентоса характерно для подобных грунтов и глубин (15 – 40 м). Похожее соотношение плотности основных групп мейобентоса (нематод и гарпактикоид) в биоценозах спизулы - абры, плагиокардиума, иловой мидии, фазеолины отмечает [72]. Однако в указанных сообществах наблюдается значительно большая плотность мейобентоса: в биоценозе спизулы - абры средняя численность нематод равна 38550 экз./м², гарпактикоид - 3210 экз./м², в биоценозе плагиокардиума - соответственно 31690 и 1760 экз./м². Выше в этих сообществах и фаунистическое разнообразие мейобентоса, кроме нематод и гарпактикоид здесь в большом количестве встречены киноринхи, остракоды, мейобентосные полихеты [72].

5.3. Микрофитобентос

Микрофитобентос объединяет всю совокупность фотосинтезирующих микроорганизмов, подвижных или прикрепленных, обитающих на любом подводном субстрате, и на 91- 98% состоит из диатомовых водорослей отдела *Bacillariophyta* [13, 165]. Являясь важнейшим продуцентом органических веществ и кислорода, донные диатомовые водоросли служат также кормовой базой и начальным звеном в трофических цепях экосистемы морской сублиторали. В отличие от фитопланктона, исследования микрофитобентоса Черного моря не столь широки и ограничены пока отдельными регионами.

В сводке по альгофлоре Украины указано 4817 видов, представленных 6004 внутривидовыми таксонами (далее – вн. такс.), из которых отдел *Bacillariophyta* составляет 15% (714 видов, 930 вн. такс.) [167], но она в основном акцентирована на пресноводных видах и не охватывает всего массива данных по

На рыхлых грунтах условно чистых районов Южного берега Крыма встречается более 60 видов гарпактикоид [93]. В связи с малым количественным и таксономическим разнообразием мейобентоса рыхлых грунтов, можно предположить, что исследуемый регион подвержен значительному антропогенному воздействию.

Таким образом, в одном и том же регионе наблюдаются значительные различия в состоянии мейобентоса рыхлых и жестких грунтов: при богатстве количественного развития и высоком разнообразии мейофауны скальных субстратов, наблюдается сильно обедненный мейобентос на заиленных грунтах. Особенно угнетается таксоцен гарпактикоид.

морскому микрофитобентосу. В отличие от региональных списков по шельфу Румынии, Болгарии и северо-западной части Черного моря, пока еще нет единого списка видов донных диатомовых черноморского побережья Украины и Черного моря в целом, а существующий список по побережью Крыма [237] далеко не полон.

Наиболее изучена флора бентосных диатомовых водорослей западного и северо-западного регионов Черного моря [13, 44, 208, 237]. Относительно меньший объем данных имеется для прибрежных вод Крыма и Кавказа [103, 140, 141, 143, 144, 164, 165, 176, 177, 179, 213, 237], и практически отсутствует информация о диатомовой флоре юго-восточного и южного участков Черного моря. Большинство работ по Крымскому побережью посвящены исследованиям популяционной динамики и видового состава диатомовых водорослей твердых естественных и искусственных суб-

стратов, и только незначительная часть – особенностям структурной организации и составу поселений диатомовых рыхлых грунтов.

5.3.1. Видовое богатство донных диатомовых водорослей Крымского побережья. В настоящей работе использованы литературные [43, 44, 101 - 103, 164, 165, 176 - 179, 213, 237] и собственные [45, 136 - 138, 141 - 144] материалы по донным диатомовым водорослям черноморского побережья Крыма. Исследованиями охвачены преимущественно прибрежные районы Карадага, Ласпи и Севастополя (бухты Севастопольская, Казачья, Омега, Карантинная, побережье Херсонеса). Описание районов и методика выполнения работ приведена в указанных источниках.

По литературным и собственным данным составлен список видов донных диатомовых водорослей крымского побережья, изложенный по общепринятой в мировой практике системе классификации [298] с последними дополнениями [167, 272]. К настоящему времени диатомовая флора Черноморского побережья Крыма включает 351 вид (409 вн. такс.), принадлежащих к 81 роду, 45 семействам, 24 порядкам, 6 подклассам и трем классам отдела Bacillariophyta (см. Приложение 5.3).

Значительно преобладают представители класса Bacillariophyceae, составляющие 77.5 % общего числа обнаруженных таксонов (рис. 5.20), и насчитывающие 9 порядков, 23 семейства, 42 рода, 271 вид (317 вн. такс.) донных диатомовых. Класс Coscinodiscophyceae (10.8 %) представлен 7 порядками, 13 семействами, 19 родами, 39 видами (44 вн. такс.), класс Fragilariophyceae (11.8 %) – 8 порядками, 9 семействами, 20 родами и 42 видами (48 вн. такс.).

Наиболее представительными семействами по числу обнаруженных родов и видов являются Bacillariaceae (4 рода, 45 видов (58)), Catenulaceae (2 рода, 37 видов (41)) и Naviculaceae (3 рода, 29 видов (35)) (Приложение 5.3).

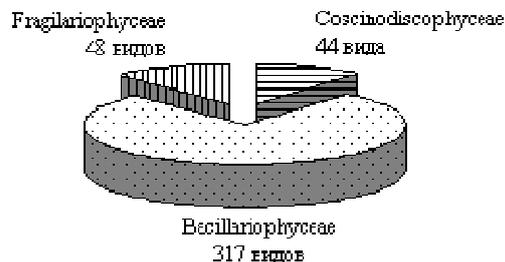


Рис. 5.20. Соотношение числа видов из трех классов отдела Bacillariophyta. 1 - Coscinodiscophyceae, 2 - Fragilariophyceae, 3 - Bacillariophyceae

Fig. 5.20. Ratio of species number from three classes of Bacillariophyta. 1 - Coscinodiscophyceae, 2 - Fragilariophyceae, 3 - Bacillariophyceae

Максимальное разнообразие на родовом таксономическом уровне (отношение Вид / Род = 1,7) отмечается у сем. Fragilariaceae (17 видов, 10 родов) Это происходит за счет развития более древних по эволюционному развитию и примитивных в филогенетическом отношении таксонов, таких, как представители родов *Opephora* и *Martyana*, появившихся в конце палеогена – начале эоцена, *Synedra*, *Tabularia*, *Falcula*, возникших в среднем и верхнем миоцене и др. Минимальным разнообразием родов характеризуются сем. Mastogloiaceae, Diploneidaceae и Catenulaceae (B/P = 20). Наибольшим видовым богатством отличаются десять родов из класса Bacillariophyceae и один род из класса Fragilariophyceae. Рода *Nitzschia* и *Amphora*, достигшие максимума по числу обнаруженных видов и вн. такс. (42 и 40 соответственно), относятся к самым высокоорганизованным систематическим группам отдела Bacillariophyta, отличающимся большим разнообразием на видовом и внутривидовом таксономическом уровнях.

По литературным и собственным данным отмечено 48 новых и 21 редких для черноморского побережья Крыма видов и вн. такс. (см. Приложение 5.3).

Таблица 5.20. Количество видов и вн. такс. (B) и родов (P) наиболее представительных семейств диатомовых

Table 5.20. Quantity of species and subspecies taxa (B) and genera (P) for most representative families of diatoms

Семейство	B	P	B/P
Fragilariaceae	17	10	1.7
Achnantheaceae	15	2	7.5
Pinnulariaceae	13	2	6.5
Pleurosigmaaceae	14	2	7
Lyrellaceae	14	2	7
Naviculaceae	35	3	11.7
Licmophoraceae	14	1	14
Bacillariaceae	57	4	14.25
Cocconeidaceae	28	2	14
Catenulaceae	42	2	21
Diploneidaceae	20	1	20
Mastogloiaaceae	20	1	20

В результате исследований у побережья Крыма впервые обнаружено 5 новых для Черного моря видов: *Achnanthes pseudogroenlandica* Hendeу [44], *Cocconeis britannica* Naegeli, *Navicula finmarchica* Cleve et Grunow [144], *Nitzschia sigmoidea* (Ehrenberg) W. Smith, *Undatella quadrata* (Brebisson) Paddock et Sims [176] и 4 новых для науки вида: *Amphora karajevae* Guslyakov, *Amphora macarovae* Guslyakov, *Gomphonemopsis domniciae* (Guslyakov) Guslyakov, *Cymbella odessana* Guslyakov [44, 237].

Повсеместно у Крымского побережья отмечены 77 видов и вн. такс. (встречаемость 100 % - 1-я группа) (рис. 5.21). Среди этой группы имеются как массовые виды-доминанты, составляющие лидирующий комплекс, так и виды, относящиеся к категории редких и единичных, не достигающие высокого количественного развития, но стабильно присутствующие в исследованных районах. Группу 2 (встречаемость 75 %) формируют 71 вид и вн. такс., обычный и нередкий для диатомовых сообществ Крымского побережья.

Группа 3 (встречаемость 50 %) представлена 83 видами и вн. такс. Наиболее многочисленна 4-я группа (25 %), состоящая из 178 видов и вн. такс., встреченных лишь однократно в исследованных районах сублиторали Крыма. Подавляющее большинство из них – виды-уникумы, однако есть и виды, развивающиеся довольно обильно в отдельных исследованных биотопах, но нигде более не встреченные. Окончательные выводы об эндемичности вышеуказанных видов либо приуроченности к отдельным местообитаниям могут быть сделаны только при расширении общего объема и географии исследований донных диатомовых Черного моря в целом.

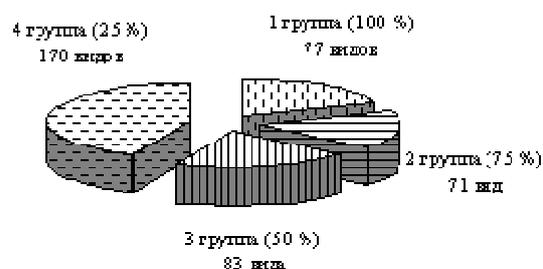


Рис. 5.21. Встречаемость видов донных диатомовых водорослей Крымского побережья по группам
Fig. 5.21. Occurrence of benthic diatom species of the Crimean coast across groups

Видовое богатство диатомовых западного Крыма (район Севастополя). Бентосные диатомовые в прибрежных районах Севастополя изучены наиболее полно, начиная с натуралистических наблюдений конца XIX – начала XX века. Были выполнены эпизодические сезонные сборы поселений диатомовых на разных типах естественного субстрата [101, 102, 140, 141, 164, 165, 177, 178], круглогодичные исследования на стеклянных пластинах [103], на каменистом мелководье [45, 143], на раковинах мидий [179], на бетонном субстрате [120].

Севастопольская бухта – самая значительная в юго-западной части Крыма, ориентирована с запада на восток. Узкая

прибрежная зона каменистого мелководья, покрытая в основном зарослями цистозир, ульвы и церамиума, на глубине 3 - 5 м переходит в рыхлые песчано-илистые грунты серо-черного цвета с примесью битой ракушки, занимающие основную площадь до глубин 30 – 32 м. Вода в бухте прогревается быстрее, чем у побережья, летом достигая 25 - 28°C, зимой – 4 - 8°C. Водообмен в бухте существенно замедлен после постройки мола в самой узкой части ее устья. Интенсивное антропогенное влияние на акваторию обусловлено хозяйственно-бытовыми и промышленными стоками, постоянно поступающими с объектов инфраструктуры города и флота.

Флора донных диатомовых водорослей, обитающих на каменистых, рыхлых, искусственных, растительных и животных субстратах изученной части побережья Севастополя (включающей бухты Казачья, Омега, Карантинная, Севастопольская и Херсонес), к настоящему времени насчитывает 243 вида и вн. такс., относящихся к трем классам, 23 порядкам, 40 семействам, 65 родам отдела Bacillariophyta. Из класса Coscinodiscophyceae встречено 25 видов (что составляет 10 % общего числа), относящихся к 6 порядкам, 11 семействам, 13 родам. Из класса Fragilariophyceae отмечено 36 видов (14.5 %), принадлежащих к 8 порядкам, 8 семействам, 14 родам. Рода *Licmophora* и *Diatoma* представлены 10 и 5 видами соответственно, остальные – 1–3 видами. Доминируют представители класса Bacillariophyceae (75.5 % общего количества видов) – 182 вида и вн. такс., принадлежащих к 9 порядкам, 21 семейству, 37 родам.

Порядок Naviculales наиболее разнообразен по числу обнаруженных таксонов – 4 подпорядка, 8 семейств, 12 родов, 54 вида и вн. такс. Представленность остальных порядков меньшая: Bacillariales – 1 семейство, 4 рода, 34 вида и вн. такс., Achnanthesales – 2 семейства, 3 рода, 27 видов и вн. такс., Thalassiophy-

sales – 1 семейство, 2 рода, 26 видов и вн. такс. Значительный вклад в видовую структуру таксоцены вносят рода *Nitzschia*, *Amphora*, *Navicula*, *Cocconeis* и *Diploneis* (соответственно по 25, 25, 16, 16, 11 видов и вн. такс.).

Большинство диатомовых эпипелона и эпипсаммона Севастопольской бухты представлено одиночными клетками, но в период весеннего подъема обильно развиваются в составе эпифитона и эпилитона колониальные формы *Navicula pennata* var. *pontica*, *N. ramossissima*, *N. grevilleana*, *Berkeleya rutilans*, *Achnanthes brevipes*, *Tabularia tabulata*, *Licmophora ehrenbergii*, *L. abbreviata*, *Melosira moniliformis*. В исследованном районе преимущественно обитают космополиты и бореальные формы (около 70%), доля тепловодных и арктических видов невелика.

В результате исследований в районе Севастополя отмечены 13 редких для Черного моря и 26 новых для берегов Крыма видов, а также зарегистрирован один вид, новый для Черного моря - *Achnanthes pseudogroenlandica* Hendey [44, 46, 47, 141, 143, 165, 179] (см. Приложение 5.3).

Видовое богатство диатомовых юго-западного Крыма (район бухты Ласпи). В итоговом документе программы «Оценка необходимости сохранения биоразнообразия в Крыму» в категорию наивысшей приоритетности, среди обозначенных пятнадцати, включен морской участок южного берега Крыма «Айя – Сарыч» [33]. Здесь расположены два объекта природно-заповедного фонда: заказник государственного значения «Мыс Айя» и прибрежный аквальный комплекс у мыса Сарыч. Среди первоочередных задач по сохранению биоразнообразия прибрежных комплексов района Айя – Сарыч обозначены необходимость усиления контроля состояния морских экосистем и их паспортизация.

Исследования микрофитобентоса в районе юго-западного Крыма ранее не прово-

дились и целью настоящей работы стала оценка видового богатства донных диатомовых центрального участка района – бухты Ласпи. Результаты работы основаны на материалах бентосной съемки акватории Ласпи, выполненной в июне 1996 г.

Акватория бухты Ласпи (площадь зеркала около 1.2 км², протяженность 4 км, глубина до 25 – 30 м) защищена горными массивами от восточных и северо-западных ветров. В летний период отмечаются резкие понижения температуры воды, вызываемые апвеллингом при сгонных ветрах [300]. В узкой прибрежной зоне между урезом воды и глубиной 10–22 м преобладает скальный рельеф дна с доминированием ассоциаций цистозир, в ктовой части они прерываются песчаными грунтами. На рыхлых грунтах, в диапазоне глубин 8 – 14 м, формируются ассоциации зостеры и филлофоры [63]. Рыхлый грунт до глубины 30 – 40 м представлен песками различного гранулометрического состава, чистыми и заиленными, с примесью битой ракуши, на глубине более 40 м – серыми и черными илами.

Нами установлено, что флора диатомовых бентоса изученной части бухты Ласпи представлена 193 видами (208 внутривидовыми таксонами), относящимися к 63 родам, 40 семействам, 22 порядкам, 5 подклассам и 3 классам отдела Bacillariophyta. Из класса Coscinodiscophyceae встречено небольшое количество таксонов: 15 видов (7.2 % общего количества), относящихся к 3 подклассам, 5 порядкам, 8 семействам, 11 родам. Из класса Fragilariophyceae отмечено 27 видов (13 %), принадлежащих к 1 подклассу, 8 порядкам, 9 семействам, 16 родам. Род *Licmophora* представлен 6 видами, остальные – 1–3 видами. Доминируют представители класса Bacillariophyceae (79.8 %) – 151 вид (166 вн. такс.), принадлежащих к 9 порядкам, 23 семействам, 36 родам.

Порядок Naviculales наиболее представлен по числу обнаруженных таксонов – 4 подпорядка, 10 семейств, 14 родов, 55 видов (57 вн. такс.). Остальные порядки менее разнообразны: Bacillariales – 1 семейство, 4 рода, 26 видов (29 вн. такс.), Achnanthales – 2 семейства, 4 рода, 22 вида (27 вн. такс.), Thalassiophyales – 1 семейство, 1 род, 22 вида (24 вн. такс.). Значительный вклад в видовую структуру таксоцены вносят роды *Amphora*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Cocconeis*, *Diploneis*, *Lyrella* (соответственно 24, 21, 19, 17, 14, 10 видов и вн. такс.).

Большинство диатомовых эпипелона и эпипсаммона представлено одиночными формами и лишь в нескольких случаях в составе эпифитона и эпипелона обнаружены небольшие колонии *Navicula pennata* var. *pontica*, *Tabularia tabulata* и *Licmophora gracilis*. В целом в таксоцене диатомовых б. Ласпи преобладают поли- и мезогалобы, с незначительным присутствием галофилов и индифферентов. Большинство видов являются типично бентосными; доля планктонных и бентопланктонных форм в таксоцене невелика.

Наиболее обычными видами таксоцены являются *T. tabulata*, *N. pennata* var. *pontica*, *Amphora proteus*, *Grammatophora marina*, *Cocconeis scutellum* var. *scutellum* (встречаемость 100 – 75 %) и *Diploneis smithii* var. *smithii*, *Fallacia forcipata*, *A. coffeaeformis*, *N. palpebralis* var. *semiplena*, *N. ramosissima*, *C. scutellum* var. *parva*, *Pleurosigma angulatum*, *Caloneis liber*, *Achnanthes longipes* и *Nitzschia panduriformis* (встречаемость 75 – 50 %). Все эти виды отличаются высокими показателями обилия, малым временем генерации и толерантностью к различного рода загрязнениям [44, 103, 139, 142, 165].

В районе Ласпи отмечено 11 редких для Черного моря и 25 новых для берегов Крыма видов (см. Приложение 5.3). Среди новых для Крыма видов два – *Raphoneis amphiceros*

и *Diploneis vetula*, ранее известные только как ископаемые [46], – нами встречены в живом состоянии (встречаемость 11 %). Обнаружены также два новых для Черного моря вида – *Navicula finmarchica* и *Cocconeis britannica* (встречаемость 14 %), обычные для северных морей. Их регистрация указана нами впервые.

Видовое богатство диатомовых юго-восточного Крыма (район Карадага). Морская акватория Карадага составляет около одной трети (904 га) его общей площади и ограничена на северо-востоке м. Киик-Атлама, на юго-западе – м. Меганом. Дугообразная береговая линия протяженностью около 8 км, разделена на небольшие бухты, ограниченные небольшими мысами. Акватория Карадага является открытым участком побережья юго-восточного Крыма, характеризуется своеобразием природно-климатических условий, богатством и разнообразием фауны и флоры и считается относительно чистым районом Черного моря [176]. Это определило создание здесь, на базе Карадагского отделения ИнБЮМ, Карадагского природного заповедника (КаПриЗ). Наряду с акваториями Севастополя, район Карадага является одним из полигонов изучения фауны и флоры Черного моря.

Донные диатомовые водоросли района КаПриЗ (как и других районов Черного моря) изучены в меньшей степени, чем планктонные, исследования которых были начаты на КБС в 1936 - 1938 гг., и продолжаются по настоящее время. В первой сводке по флоре донных диатомовых района Карадага указано всего 8 бентосных и 11 бентопланктонных видов [163]. Исследованиями 1950-х годов список донных диатомовых был расширен до 35 видов [165].

Первые регулярные исследования бентосных диатомовых водорослей (ежемесячно с января 1984 г. по декабрь 1985 г., на каменистом мелководье до глубины 0.2 м) проведены после организации КаПриЗ [175, 213]. Обнаружено 80 видов и вн. такс., 34 из которых не

были указаны для района Карадага ранее, и 2 вида, являющихся новыми для Черного моря: *Undatella quadrata* и *Nitzschia sigmoidea* [176, 213].

Летом 1986 г. нами исследован видовой состав бентосных диатомовых водорослей и их распределение на каменистых грунтах и макрофитах (глубина 0,2 - 10 м) [136, 137]. Из 80 обнаруженных видов и вн. такс. 20 оказались новыми для акватории КаПриЗ. В мае 1988 г. в пресных водоемах КаПриЗ обнаружено 96 видов (104 вн. такс.) диатомовых водорослей [26]. Из них 14 оказались обычными для акватории КаПриЗ, а 42 вида – для шельфа Крыма и северо-западной части Черного моря. Очевидно, поддержание видового разнообразия диатомовой флоры сублиторали Черного моря происходит также и за счет поступления пресноводных видов, обладающих широкой экологической валентностью из береговых и горных источников.

К настоящему времени список донных диатомовых района Карадага включает 125 видов (146 вн. такс.), принадлежащих 48 родам, 34 семействам, 21 порядку, 3 классам отдела Bacillariophyta. В классе Coscinodiscophyceae отмечены представители 5 порядков, 7 семейств, 7 родов, 13 видов (17 вн. такс.), в классе Fragilariophyceae – 8 порядков, 8 семейств, 11 родов, 24 вида (25 вн. такс.), в классе Bacillariophyceae – 9 порядков, 19 семейств, 30 родов, 88 видов (104 вн. такс.). Наибольшее таксономическое разнообразие выявлено у родов *Nitzschia* - 13 видов (16 вн. такс.), *Amphora* - 10 (14), *Licmophora* – 9 (10), *Cocconeis* – 6 (8) и *Navicula*- 7.

Некоторые региональные особенности видового состава диатомовых. К сожалению, флора донных диатомовых черноморского побережья Крыма исследована относительно неравномерно. Мы располагаем достаточной информацией только по трем участкам побережья: акватории Севастополя, Ласпи и Карадага.

Сопоставление данных по таксономическому составу донных диатомовых водорослей б. Ласпи с данными, известными для других акваторий, показало следующее. Общее количество отмеченных нами видов и разновидностей составляет соответственно 59, 61, 67 и 72 % от числа диатомовых, известных для побережья Румынии [13], северо-западной части Черного моря [237] (СЗЧМ), побережья Болгарии [208] и Крыма [237].

Для одноразовой сезонной съемки, в сравнении с многолетними данными, рассчитанный процент является высоким и позволяет нам считать акваторию б. Ласпи флористически богатой. Последнее подтверждается сопоставлением с данными, полученными в ходе аналогичной одноразовой бентосной съемки: видовое богатство донных диатомовых б. Ласпи в 1.5 раза превышает таковое в районе Севастопольской бухты [141], в 1.4 - 2 раза – в районе Карадага [136, 165, 176] и б. Казачьей [179] (ежемесячные наблюдения в течение годового цикла) (табл. 5.21).

Таблица 5.21. Представленность донных диатомовых в различных районах Черного моря
Table 5.21. Representativeness of benthic diatoms in different regions of the Black Sea

Сравниваемые районы	Общее к-во видов и вн. такс.	Источник
Бухта Ласпи	208	[137]
Бухта Казачья	104	[179]
Бухта Севастопольская	137	[141]
Карадаг	146	[136, 165, 176]
Крым	275	[44, 237]
СЗЧМ	341	[44, 237]
Побережье Румынии	353	[13]
Побережье Болгарии	284	[208, 286]

Сопоставление видового сходства микрофитобентоса в различных акваториях выполнено по коэффициенту Чекановского-Серенсена [158].

При сравнительном анализе имеющихся данных по таксономическому составу, выявлено следующее. Наибольшее значение коэффициента сходства ($K_s=62.7\%$) отмечено при сравнении данных по флоре бухт Ласпи и Севастопольской. Несколько более низкие значения коэффициента характеризуют сходство флористического состава диатомовых б. Севастопольской - Карадага ($K_s=56.4\%$) и б. Ласпи - Карадага ($K_s=52.1\%$). Наименьшее сходство ($K_s=50.7\%$) выявлено при сравнении состава диатомовой флоры Крыма (по данным [237] и Карадага. Максимальное сходство состава диатомовых выявлено при сравнении общего списка видов Крымского побережья с данными по Крыму, приведенными из [237] ($K_s=80\%$). Остальные сравниваемые пары списков дали меньшие значения коэффициента сходства: с б. Ласпи – 67.4 %, с б. Севастопольской – 74.9 %, с Карадагом – 52.3 %.

Установленное нами общее видовое богатство диатомовых бентоса для побережья Крыма (409 видов и вн. такс.) составляет соответственно 116, 118.5, 131.5 и 149.8 % числа диатомовых, известных для побережья Румынии [13], северо-западной части Черного моря [237], побережья Болгарии [208, 286] и Крыма [237]. Данный высокий процент позволяет определить прибрежную зону Крыма как флористически богатую.

По нашим предварительным оценкам, общий список видов донных диатомовых водорослей Черного моря (вместе с лиманами его северо-западной части) включает около 750 видов и вн. такс. Диатомовая флора Крыма составляет свыше половины (55%) указанного количества видов, что также свидетельствует о ее высоком видовом богатстве.

Таким образом, проведенная инвентаризация данных позволила получить представление о современном состоянии видового

богатства диатомовых водорослей бентоса шельфовой зоны Черного моря у побережья Крыма (район Севастополя – Ласпи – Карадага). Отмечено значительное увеличение числа видов диатомовых водорослей в последнее десятилетие, что может быть связано как с расширением объема исследований, так и с процессами вселения новых видов. Итоговый список, включающий к настоящему времени 409 видов и вн. такс. диатомовых водорослей бентоса, может быть использован при проведении дальнейших исследований по изучению различных аспектов количественного развития и биоразнообразия Черного моря.

5.3.2. Сезонная динамика диатомовых бентоса на различных типах субстрата.

Диатомовые бентоса имеют сравнительно постоянный состав на протяжении всего года, в отличие от фитопланктона с резко выраженной сезонностью, обусловленной в основном колебаниями температуры, света, наличием биогенных веществ и циклами развития планктонных диатомовых. В сублиторали Крымского побережья наиболее резкие колебания температуры происходят на прибрежном мелководье (от 4 до 27°C), а более стабильные условия сохраняются на глубине 25 - 35 м, где годовая амплитуда колебаний не превышает 2 - 4°C. При этом зимний холодный и летний теплый периоды длительные, а весенний и осенний – короткие. Биогенные вещества в сублиторали имеются в достаточном количестве круглогодично. Бентосные диатомовые не находятся, подобно планктонным, в стадии покоя в виде спор, образование которых преимущественно лимитирует длительность их вегетации. В связи с этим, резкой сезонной смены в микрофитобентосе не наблюдается [13, 103, 165].

Подавляющее большинство диатомовых бентоса относятся к эвритермным видам и развиваются круглогодично, либо в течение всего вегетационного периода. Зимой количе-

ственные показатели и видовое богатство уменьшаются, размножение тормозится, поздниеосенние и зимние популяции мельчают. Весной перезимовавшие формы развиваются интенсивнее, к ним присоединяются весенние и весенне-летние виды, и по мере летнего потепления и усиления инсоляции начинают вегетировать теплолюбивые виды, достигающие максимума летом. С наступлением осенних холодов stenothermные теплолюбивые виды постепенно заканчивают вегетацию и остаются эвритермные и круглогодичные виды. Процесс повышения видового разнообразия от весны к лету и понижения – от осени к зиме происходит медленно и постепенно, что обусловлено сравнительно небольшим количеством stenothermных видов в черноморском микрофитобентосе и стабильностью температурных условий в нижней зоне сублиторали [165].

Анализ литературных [103, 165, 179, 213] и собственных [45, 143] данных показывает, что к массовым круглогодичным формам Черноморского побережья Крыма относятся *Achnanthes brevipes*, *A. longipes*, *Grammatophora marina*, *Cocconeis scutellum*, *Licmophora ehrenbergii*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *N. ramosissima*, *Berkeleya rutilans*, *Bacillaria paxillifera*, *Nitzschia closterium*, *N. hybrida*, *Tabularia tabulata*, *Caloneis liber*, *Trachyneis aspera*, *Pleurosigma angulatum*, *Striatella delicatula*, *Rhabdonema adriaticum*, *Amphora proteus*, *A. coffeaeformis*, *Campylodiscus thuretii*, *Diploneis smithii*.

Сезонные виды интенсивно вегетируют в определенные периоды года, на протяжении 2 - 6 месяцев. Например, весенне-летние *Melosira moniliformis*, *Stauroneis constricta*, *Navicula grevilleana*, *Berkeleya micans*, *Licmophora abbreviata* и др. достигают максимальных показателей плотности поселения с марта по сентябрь, осенне-зимние – *Amphora coffeaeformis*, *Entomoneis paludosa*, *Licmophora dalmatica*, *Striatella intrerrupta*, *Neosynedra delicatissima* – в сентябре - феврале.

Общая численность и биомасса бентосных диатомовых водорослей заметно колеблются в зависимости от сезона, места и глубины обитания. Эти изменения обусловлены колебаниями численности ведущего комплекса видов, среди которых доминируют колониальные формы. Максимальные значения плотности поселения диатомовых отмечены на естественном каменистом субстрате (глубина 0.5 м): в Севастопольской бухте в апреле 1985 г. (490.2×10^5 экз.·см⁻²) и в марте 1986 г. (418.7×10^5 экз.·см⁻²), минимальные - в июле 1985 г. (118.7×10^4 экз.·см⁻²) [143]. В районе Карадага на аналогичном типе субстрата максимум общей численности также отмечен в марте 1985 г. – 186.0×10^5 экз.·см⁻² [213]. На стеклянных пластинах в районе Севастопольской бухты весенний подъем численности в феврале 1970 г. дал значение 11.6×10^4 экз.·см⁻² [103], на створках мидий в районе Казачьей бухты в марте 1996 г. – 83.0×10^4 экз.·см⁻² [179]. Минимальные показатели общей численности диатомовых микрофитобентоса зафиксированы летом, в июле месяце: в 1985 г. - на каменистом субстрате (118.7×10^4 экз.·см⁻²), в 1995 г. – на створках мидий (14.4×10^2 экз.·см⁻²) и в 1969 г. - на стеклянных пластинах (4.0×10^2 экз.·см⁻²) (рис. 5.22).

Ход сезонной динамики биомассы донных диатомовых повторяет динамику их общей численности, часто находясь в прямой зависимости от ее значений.

Наибольшие значения индекса видового разнообразия Шеннона-Вивера для сообщества диатомовых на створках мидий отмечены в апреле 1996 г. ($H' = 3.99$), минимальные – в июне того же года ($H' = 2.39$) [179]. Для микроперифитона искусственных бетонных субстратах индекс видового разнообразия в течение года варьирует от минимума ($H' = 0.3$) в декабре до максимума ($H' = 0.88$) в мае (в среднем 0.63) [120].

Таким образом, в годовых циклах развития донных диатомовых выделяется весенний максимум общей численности и биомассы, а также численности и биомассы отдельных массовых видов, в несколько раз превышающий показатели развития в течение года. Осенью наблюдается второй по величине подъем в развитии диатомовых водорослей, менее значительный по показателям общей численности, но характеризующийся более высоким видовым разнообразием. В сезонном цикле развития диатомовых сообществ процесс смены видов происходит постепенно.

5.3.3. Структура таксоценов диатомовых (на примере бухты Ласпи). До настоящего времени в альгологических исследованиях в основном использовались принципы выделения таксоценологических комплексов по доминирующим видам и показателям плотности поселения. В данной работе, наряду с общепринятыми методами оценки распределения числа видов по глубине и их количественным характеристикам, выполнен анализ структурной организации поселений диатомовых с применением методов многомерной статистики [172].

Количественная оценка развития диатомовых и распределение видов по глубине в б. Ласпи. Плотность поселений микроводорослей колеблется от 15.72×10^4 до 2307.7×10^4 экз.·см⁻², составляя в среднем 398.9×10^4 экз.·см⁻² площади дна, что сопоставимо с аналогичными данными (на рыхлых грунтах, в летний сезон) для других акваторий. Так, в устье Севастопольской бухты (западное побережье Крыма) ее значения колеблются от 94.32 до 901.43×10^4 экз.·см⁻², составляя в среднем 340.64×10^4 экз.·см⁻² [141], в районе открытого побережья юго-западного Крыма – 174.4×10^4 экз.·см⁻², в черте города при умеренном эвтрофировании – 288.0×10^4 экз.·см⁻², во внутренней

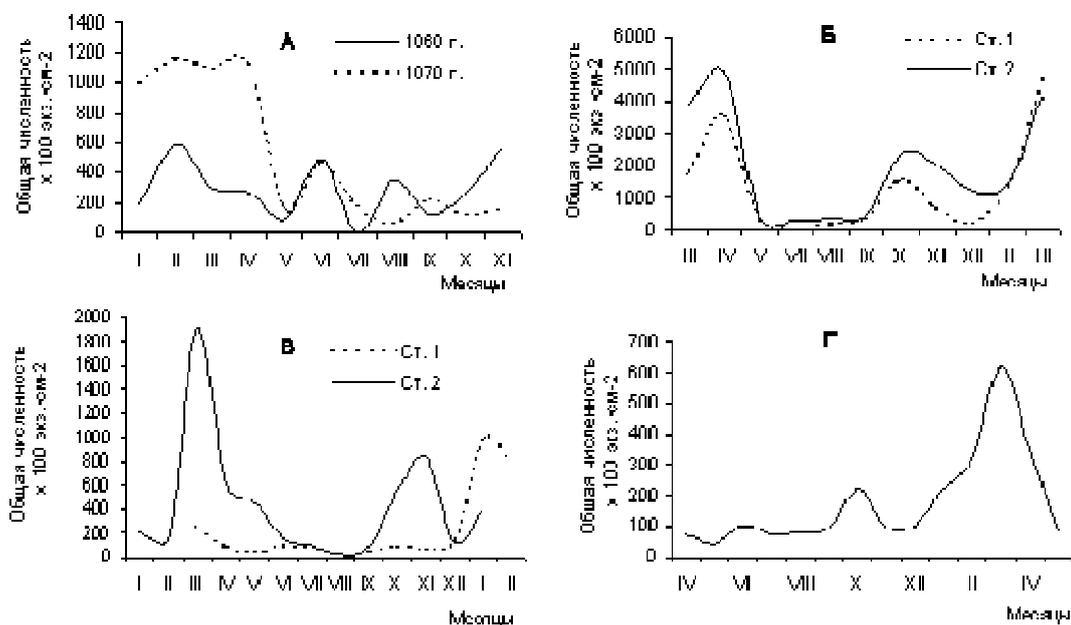


Рис. 5.22. Сезонная динамика общей численности донных диатомовых водорослей в разные годы, на различных типах субстрата, на глубине 0.5 м: А – Севастопольская бухта, стеклянные пластины [103]; Б – Севастопольская бухта, каменный субстрат [143]; В – Карадаг, каменный субстрат [213]; Г - бухта Казачья, створки мидий [179]

Fig.5.22. Seasonal dynamics of a total abundance of benthic diatoms on various substrates at 0.5 m depth and per different years: А – Sevastopol bay, glass plates [103]; Б – Sevastopol bay, stony substrate [143]; В – Kara-Dag, stony substrate [213]; Г - Kazachjya bay, valves of mussels [179]

акватории бухты при значительной степени загрязнения 18.7×10^4 экз. • см⁻² [142].

На шельфе Румынии в предустьевом пространстве р. Дунай отмечено в среднем 26.7×10^4 экз. • см⁻² донных диатомовых с биомассой 23.5 г/м², с максимумом (184×10^4 экз. • см⁻² и 96.5 г/м²) на глубине 20 м [13].

Наиболее массовыми видами, определяющими общую картину количественного развития донных диатомовых б. Ласпи, являются *T. tabulata* и *L. gracilis*, образующие колониальные скопления (средние значения 105.1×10^4 и 58.4×10^4 экз. • см⁻² соответственно). Остальные виды составляют около 61 % средней плотности таксоцены. Ранжированный список первых 20 из них имеет следующий вид (в скобках - % средней плотности поселений вида

от средней плотности таксоцены диатомовых): *T. tabulata* (25 %), *L. gracilis* (14 %), *N. Ramosissima* (9 %), *L. abbreviata* (7 %), *N. pennata* var. *pontica* (6 %), *G. marina* (5 %), *C. scutellum* var. *parva* (5 %), *C. scutellum* var. *scutellum* (3 %), *A. proteus* (2 %), *L. hastata* (2 %), *Nitzschia closterium* (2 %), *N. palpebralis* var. *semiplena* (2 %), *A. coffeaeformis* (2 %), *C. placentula* var. *euglypta* (1 %), *Bacillaria paxillifera* (1 %), *D. smithii* var. *smithii* (1%), *P. angulatum* (1 %), *C. liber* (1 %), *Thalassionema nitzschioides* (1 %), *F. forcipata* (1 %).

При оценке распределения диатомовых на разной глубине учитывали общее число видов и обилие массовых форм. Распределение количества обнаруженных в бухте Ласпи видов донных диатомовых по глубине в исследо-

ванном диапазоне (0.5 – 52 м) имеет куполообразный характер (рис. 5.23).

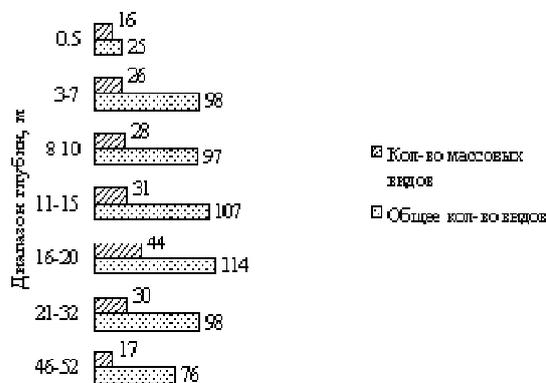


Рис. 5.23. Распределение количества видов донных диатомовых на разной глубине
Fig. 5.23. Distribution of species number of benthic diatoms in different depths

Максимальное видовое богатство (114 видов и вн. такс.) зарегистрировано на глубине 16 – 20 м, минимальное (25 видов и вн. такс.) – на прибрежных станциях с глубиной 0.5 м. Сходная тенденция отмечается и в представленности (44 вида) массовых форм диатомовых. Доля массовых форм диатомовых (от общего количества видов в соответствующих диапазонах глубин) относительно постоянна и колеблется в пределах 22 – 39% на глубине

более 3 м и максимальна – 57 % на глубине 0.5 м. Полученные данные подтверждают высказанное ранее [13, 142, 165] предположение о возрастании с глубиной таксономического разнообразия диатомовых, однако с конкретизацией пика их видового богатства в диапазоне глубин 16 - 20 м.

По результатам кластерного и ординационного анализа [172], все станции полигона на уровне 30 % сходства разделены на две основные пространственные группировки (комплексы). В комплекс I вошли 5 станций, выполненных на глубине 0.5 м на скальном субстрате и талломах макрофитов; в комплекс II – 20 станций на рыхлых грунтах и талломах макрофитов в диапазоне глубин 3 - 52 м. На уровне 54 % сходства комплекс II подразделен на ядро и маргинальные станции. Ядро включает две подобласти (II_a и II_b), расположенные в центральной части полигона в диапазоне глубин 8 – 46 м. К маргинальным (подобласть II_c) отнесены отдельные станции, не вошедшие в ядро. Они расположены как в прибрежной (глубины 3 – 5, 16 м), так и в приглубой (32 – 52 м) зонах бухты. Пространственно станции комплекса II охватывают практически всю акваторию б. Ласпи (рис. 5.24).

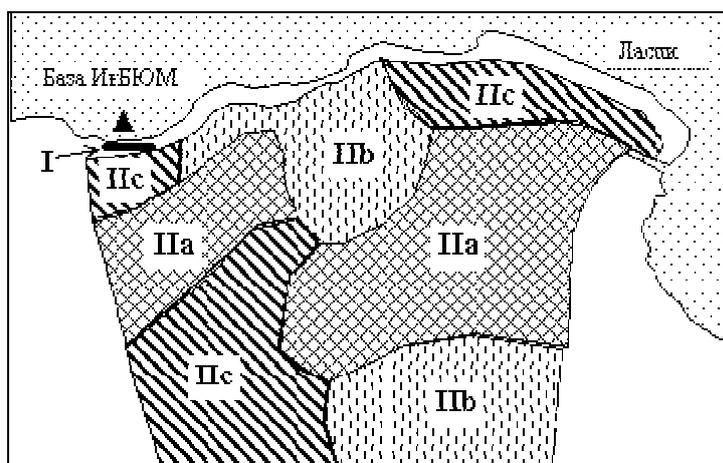


Рис. 5.24. Карта-схема распределения таксоценологических комплексов донных диатомовых в бухте Ласпи (по результатам кластерного и ординационного анализа)

Fig. 5.24. Schematic map of benthic diatom taxocenotic complexes distribution pattern in Laspi bay (by results of the clustering and ordination analysis)

По результатам группирования станций в ходе кластерного анализа и многомерного шкалирования оказалось очевидным флористическое сходство станций, расположенных в соседних точках на сходных глубинах, но на разных типах субстратов – рыхлом и растительном.

Среднее сходство станций внутри первого комплекса, оцененное по коэффициенту Брэй-Куртиса [240], в сравнении со вторым, оказалось выше (62.2 против 40.3%). В комплексе I уже первые пять видов в достаточной степени характеризуют особенности его внутренней организации, определяя в сумме 64 % сходства: *Navicula ramosissima*, *Licmophora gracilis*, *Grammatophora marina*, *Tabularia tabulata* и *N. pennata* var. *pontica*. Во втором комплексе аналогичный кумулятивный процент достигается на уровне 18 видов и наиболее значимым среди них является *T. tabulata*.

Следуя принципу обозначения биоценологических комплексов по доминирующим видам и используя в качестве оценки значимости видов их вклад во внутрикомплексное сходство Брэй-Куртиса, мы определяем комплекс I как *Navicula ramosissima* + *Licmophora gracilis* + *Grammatophora marina*, комплекс II – *Tabularia tabulata*.

В обоих комплексах среди первых 8 видов отмечено 5 общих: *G. marina*, *T. tabulata*, *N. pennata* var. *pontica*, *C. scutellum* и *A. coffeaeformis*. Это указывает на относительное сходство комплексов, однако среднее различие между комплексами по коэффициенту сходства Брэй-Куртиса относительно высокое – 75.1 %. Среди видов, определяющих это различие, нет явных лидеров: вклад каждого из первой десятки колеблется в пределах 1.79 – 2.99 % и в сумме составляет только 29.1 % совокупного вклада всех видов. В первую пятерку таких видов входят *L. gracilis* (вклад в среднее различие между комплексами равен 2.99 и составляет 3.98 % совокупного вклада всех

видов), *N. ramosissima* (2.52 и 3.35 %), *A. proteus* (2.41 и 3.20 %), *L. abbreviata* (2.37 и 3.16 %) и *N. palpebralis* var. *sempilena* (2.21 и 2.94 %). Среди отмеченных выше видов наиболее высокие значения различия имеет *L. gracilis*, что является дополнительным основанием для определения его как вида-дискриминатора рассматриваемых комплексов. Средние значения плотности его популяции во втором и первом комплексах различаются на порядок, равняясь соответственно 8087 и 80680 экз.·см⁻². Относительная неоднородность комплекса II выражается в высоком уровне различия между его ядром и краевой зоной – 64.36%. Наиболее существенный вклад в него вносят такие виды, как *A. proteus* (1.93 и 3.0 %), *T. tabulata* (1.83 и 2.84 %) и *C. scutellum* var. *parva* (1.71 и 2.65 %).

Ранее отмеченная флористическая дистанцированность комплекса I и краевой зоны комплекса II (подобласть II_c) подтверждается и на уровне количественных данных. Станции комплекса I менее сходны со станциями краевой зоны (подобласть II_c), чем со станциями ядра комплекса II (подобласти II_a и II_b): соответствующие значения различий I–II_a, I–II_b и I–II_c по коэффициенту Брэй-Куртиса равны 77.85, 66.70 и 79.54 %.

Ранговое распределение видов является одним из вариантов оценки видового разнообразия [148]. Кривая рангового распределения видов в комплексе II расположена выше, более пологая по форме и представлена большим набором видов, в сравнении с аналогичной кривой комплекса I (рис. 5.25 А). При детальном рассмотрении комплекса II (рис. 5.25 В) отмечается различие в поведении кривых в его центральных (II_a, II_b) и краевой (II_c) подобластях, и близость последней к аналогичной кривой комплекса I.

Как было указано выше, кривая видового богатства и представленности массовых форм бентосных диатомовых б. Ласпи имеет

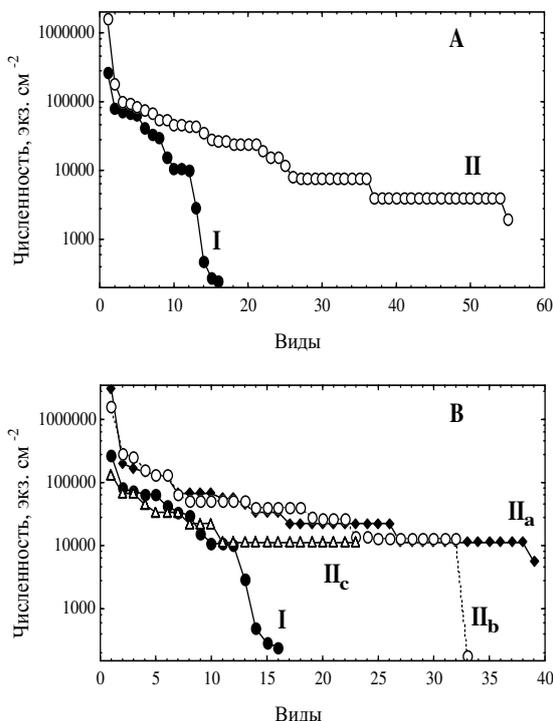


Рис. 5.25. Кривые рангового распределения видов в таксоцено донных диатомовых бухты Ласпи.

А – рассмотрение таксоцена на уровне комплексов I и II, В – показано соотношение кривых рангового распределения видов в комплексе I, центральных подобластях (II_а, II_б) и краевой зоне (II_с) комплекса II.

Fig.5.25. Species rank distribution curves at benthic diatom taxocene in Laspi bay. A – consideration of taxocene at a level of complexes I and II, B – ratio of species rank distribution curves in complex I, in central subareas (II_a, II_b), and in marginal zone (II_c) of a complex II are shown.

куполообразный характер с максимумом в диапазоне глубин 16 – 20 м. В этом отношении указанные глубины и соответствующие им участки акватории являются наиболее оптимальными зонами развития для бентосных диатомовых в сравнении с верхней сублиторалью. Именно им соответствует выделенное ядро таксоценологического комплекса II (средняя глубина станций 17±6 м). Снижение видового богатства диатомовых в направлении к приглубой и прибрежной зонам бухты отража-

ет отклонение экологических условий от условного оптимума при формировании поселений бентосных микроводорослей и выявляется по характеру изменения кривых доминирования-разнообразия в комплексах II_с и I.

По положению кривых доминирования-разнообразия выявлена близость флористического состава подобластей II_а и II_б (в списках из первых 16 видов – 12 являются общими). Это - *T. tabulata* (подобласть II_а – 3122543 экз.·см⁻², подобласть II_б – 1579717 экз.·см⁻²), *A. proteus* (202229, 65603), *N. pennata* var. *pontica* (168473, 250768), *N. palpebralis* var. *semplena* (123690, 52420), *P. angulatum* (67463, 52503), *N. ramosissima* (67459, 157433), *B. paxillifera* (67374, 39820), *A. coffeaeformis* (56164, 52480), *D. smithii* var. *smithii* (44919, 52478), *S. unipunctata* (33701, 39320), *C. liber* (33693, 52572) и *N. reversa* (33690, 39377). Во втором случае, при сравнении комплекса I и подобласти II_с, из первых 16 видов общих 6: *N. pennata* var. *pontica* (I комплекс – 267802 экз.·см⁻², II_с подобласть – 134776), *G. marina* (66480, 67391), *C. scutellum* var. *scutellum* (2870, 44920), *T. tabulata* (71360, 33691), *Auricula insecta* (10000, 33686) и *A. coffeaeformis* (10902, 22460). Последний из вариантов (I и II_с) сопоставления кривых свидетельствует о сходстве ответных реакций различных комплексов бентосных диатомовых в стрессовых условиях обитания (воздействие прилива, высокий уровень инсоляции, амплитуда изменения температуры – для мелководных биотопов и пониженный уровень освещения – для глубоководных).

Полученные результаты указывают на подразделение таксоцена донных диатомовых в б. Ласпи на комплексы. Их развитие обусловлено влиянием снижения градиента оптимальных условий по направлению от центральной части акватории бухты к краевым зонам (мелководной и глубоководной).

5.4. Отклик донной биоты на воздействие некоторых антропогенных факторов

5.4.1. Влияние добычи песка на разнообразие макрозообентоса лимана Донузлав (западное побережье Крыма). Формирование современной фауны лимана Донузлав началось в 1961 г., когда лиман был соединен с морем судоходным каналом. К 1981 г. здесь развились донные сообщества, характерные для заливов и бухт западного побережья Крыма [216]. В лимане находится одно из крупнейших на Украине подводных месторождений строительного песка, и с 1962 г. ведется его добыча методом рефулирования. Карьер расположен в приустьевой мелководной части лимана и разделен глубоководной котловиной с судоходным каналом на два участка – северо-западный и юго-восточный. Задачей данного исследования было сравнительное изучение состояния донной фауны лимана на участках, где производится отбор песка (I), в отработанной зоне, где работы прекращены за 7 лет до момента исследований (II), а также в неразработываемом районе у м. Озерник (III).

Бентосная съемка рыхлых грунтов выполнена летом 1997 г. в западной части лимана (глубина 1.5 – 15 м) на трех отмеченных выше полигонах. Отбор проб проводили ручным дночерпателем с площадью захвата

0.09 м² на 29 станциях в 2 повторностях на каждой станции. Собрано 53 пробы макробентоса. Их промывку вели через систему сит с минимальным диаметром ячеей 1 мм. Определяли видовой состав, численность и массу (фиксация формалином) организмов. Не идентифицированы до вида группы немертины, губки, олигохеты, турбеллярии и голожаберные моллюски. На основании данных по численности и биомассе рассчитывали индекс видового разнообразия Шеннона и индекс доминирования Симпсона.

В целом, в сборах идентифицировано 99 видов макробентоса, относящихся, в основном, к трем крупным таксонам: Polychaeta – 36, Mollusca – 33 (Gastropoda и Bivalvia соответственно 17 и 16 видов) и Crustacea – 28 видов. Полный список видов, обнаруженных в сборах, приведен в [14].

Количество видов, зарегистрированное на отдельных станциях, колеблется от 2 до 46, на одной из станций представители макробентоса не найдены. В широких пределах колеблются также количественные показатели развития макрофауны и индексы видового разнообразия (табл. 5.22).

Таблица. 5.22. Количество видов, численность, биомасса и экологические индексы видового разнообразия бентоса по всему району

Table 5.22. Number of species, abundance, biomass and the species diversity indices of benthos throughout the region

Показатели	Кол-во видов	N, экз./м ²	B, г/м ²	Индекс Шеннона	Индекс Симпсона
Средние	24	1211	372.56	<u>3.6</u> *	<u>0.13</u>
				1.75	0.43
Минимальные	2	19	0.19	<u>0.90</u>	<u>0.07</u>
				0.53	0.01
Максимальные	46	4870	3050	<u>4.48</u>	<u>0.54</u>
				3.10	0.82
Std. Dev.	12.5	-	-	<u>0.68</u>	<u>0.09</u>
				0.73	0.21
Std. Error	2.4	-	-	<u>0.13</u>	<u>0.02</u>
				0.14	0.04

* Над чертой – значения индексов по численности, под чертой – по биомассе

По данным первых исследований бентоса лимана, выполненных в 1981 г. (через 20 лет после его соединения с морем), макрозообентос водоема был представлен 30 видами (группа полихет тогда не была идентифицирована) [216]. Наиболее полно была определена группа Mollusca. Индекс обшности фауны Чекановского, рассчитанный для этой группы по данным за 1981 г. и за 1997 г., составил 0.63. Это означает, что около 40 % видов в этом районе - новые.

В западной части лимана по результатам исследований 1981 г. выделены донные сообщества, распределение которых определяется глубиной и характером грунта. На основной части территории карьера на глубинах 1 - 3 м располагалось сообщество "песка с харой", для которого характерна водоросль *Chara foetida*, среди животных по биомассе доминировали моллюски *Polititapes aurea*, *Mytilaster lineatus*. Небольшие площади на юго-восточном и северо-западном участках занимало сообщество *Chamelea gallina*, в котором доминировал моллюск *Ch. gallina*, субдоминантом являлся *P. aurea*. На более плотных грунтах при увеличении глубины до 5 м эти сообщества сменялись сообществом "ракушечника", где доминирующая роль переходила к моллюскам *Ostrea edulis* и *Mytilus galloprovincialis*, а *Ch. gallina* и *P. aurea* становились субдоминантами. Это сообщество было обнаружено по обе стороны от судоходного канала на северо-западном и юго-восточном участках мелководной части лимана [216].

В 1997 г. на III полигоне (14 станций) обнаружены почти все эти же виды моллюсков, а в целом зарегистрирован 81 вид макробентоса. Доминирование по биомассе сохраняют все перечисленные виды, за исключением устрицы *O. edulis*, которая встречается единично. Распределение сообществ чрезвычайно мозаично. Так, из 14 станций на 4 (28 %) мож-

но выделить сообщество ракушечника с доминированием мидии, на 3-х (21 %) – сообщество хамелеи, на 4-х (28 %) доминирует полититапес, на 1 станции (7 %) – митилястер и на 1 станции (7 %) по биомассе доминирует *Modiolus adriaticus*, занимающий субдоминантное положение в сообществе полититапеса. Средние численность и биомасса бентоса на этом полигоне составляют 1039.4 экз./м² и 273.4 г/м². Эти значения сравнимы с показателями количественного развития бентоса в 1981 г. в сообществе "песка с харой" (186.42 г/м²), но меньше, чем в сообществе венуса (714.4 г/м²) и, особенно, в сообществе "ракушечника" (1026.1 г/м²). Следует отметить, что харовые водоросли на этом полигоне отмечены лишь на одной станции, в то время как морские травы рдест (*Potamogeton pectinatus*) и руппия (*Ruppia spiralis*) - на 8.

В целом, в районе исследований водоросль *Ch. foetida* обнаружена лишь на трех из всех выполненных станций, рдест - на 13 станциях (его биомасса достигала 1567 г/м²). В 1981 г. харовые водоросли доминировали на песчаных грунтах, рдесты встречались гораздо реже, в меньших количествах (максимальная биомасса – 1240 г/м²) лишь на илистых грунтах в сообществе *Abra ovata* [216]. Исследования, проведенные в 1993 г. в районе м. Озерный [119], показали, что доминирующая роль в фитоценозах в этом районе перешла от харовых водорослей к морским травам, в частности – к рдестам. Наши данные подтверждают этот факт.

На двух других полигонах также наблюдается мозаичное распределение бентоса, затрудняющее выделение сообществ. Это объясняется отчасти тем, что условия существования бентоса на этих участках нарушены, а также, возможно, малым количеством выполненных станций. На I полигоне выполнено 9 станций, на II – 6.

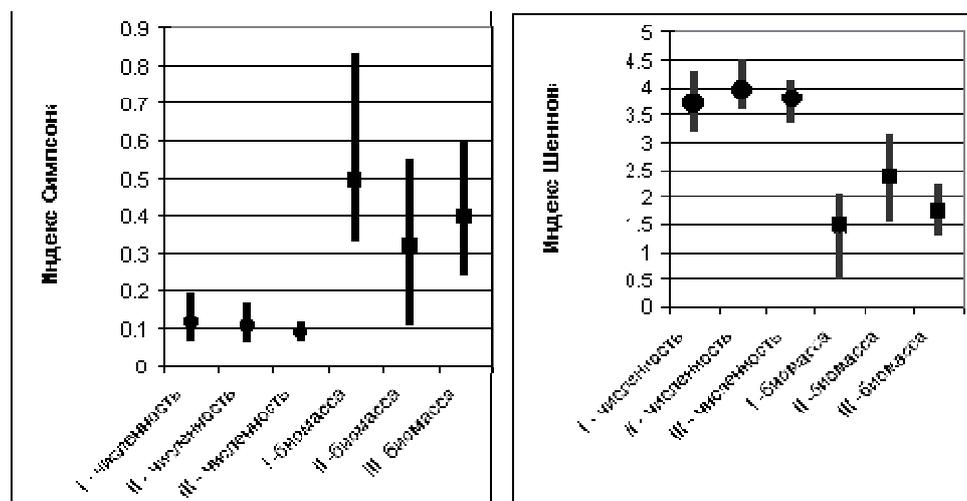


Рис. 5.26. Диапазон изменения индексов Шеннона и Симпсона на трех (I - III) полигонах
 Fig. 5.26. The variation range in the values of Shannon's and Simpson's indices at three (I-III) sampling areas

При добыче песка методом рефулирования происходит взмучивание воды, заиление дна, увеличение глубины и изменение подводного рельефа [60]. Как показали наблюдения водолазов, в грунте образуются воронки, заполненные илом, глубина которых достигает 15 м. В самой воронке и на расстоянии 2 - 3 м от ее края происходит практически полное уничтожение донных сообществ. На I полигоне на глубине 15 м на одной из станций обнаружены только нематоды, на остальных - единичные особи мелких ракообразных и моллюсков. Здесь отмечено 23 вида беспозвоночных макробентоса. Средняя численность и биомасса макробентоса составляют 150.9 экз./м² и 9.9 г/м². Случайно упавшие с рефулера крупные особи хамелеи составляют основную массу бентоса на этой глубине. По численности преобладает брюхоногий моллюск *Rissoa parva*. Вокруг воронок на глубине 5 м отмечено большее количество видов - 44. Много полихет, ракообразных, молоди моллюсков. Особенно велика численность моллюсков *R. parva* (197 экз./м²), *Loripes lucinalis* (185 экз./м²), *Parvicardium exiguum* (113 экз./м²). Из ракообразных особенно многочислен *Leptochelia*

savignyi (64 экз./м²). Большую часть биомассы бентоса на этой глубине составляют моллюски-фильтраторы - хамелея, мидия, политита-пес. Их средняя биомасса соответственно - 327.9 г/м², 308.7 г/м², 77.7 г/м².

Образовавшиеся от действия рефулера воронки со временем затягиваются песком и илом. На II полигоне нами обнаружены углубления рельефа, глубина которых не превышала 8 м. Грунт на этой глубине сильно заилен, по численности и биомассе преобладают *R. parva* и личинки комаров *Chironomus salinarius*. На меньших глубинах на этом полигоне зарегистрировано хорошо развитое сообщество с доминированием либо мидии (695.7 г/м²), либо хамелеи (155.3 г/м²). Велика численность ракообразных *L. savignyi* (346 экз./м²), *Corophium bonelli* (131 экз./м²), моллюсков *L. lucinalis* (314 экз./м²), *R. parva* (248 экз./м²), *Mytilaster lineatus* (281 экз./м²), *P. exiguum* (210 экз./м²), полихет *Platynereis dumerilii* (174 экз./м²), *Prionospio cirrifera* (62 экз./м²), *Lagis neapolitana* (60 экз./м²). На некоторых станциях обнаружена густая растительность, состоящая из морских трав и водорослей, биомасса ее достигала значительных величин - 1831.7 г/м².

В целом на полигоне зарегистрировано 77 видов донных беспозвоночных. Средние численность и биомасса бентоса на этом полигоне самые высокие – 2528.4 экз./м² и 602.8 г/м² соответственно.

Таким образом, распределение бентоса на изученных участках отличается сильной разнородностью. Применение кластерного анализа для выявления закономерностей в распределении не дало результатов. Это может объясняться отчасти тем, что в распределении донных сообществ в лимане основную роль играют глубина, рельеф дна и степень заиления грунтов [216]. Поскольку на I полигоне были обследованы глубины 5 - 15 м, на II – 1.5 – 8 м, на III – 1.5 – 9 м, для сравнения развития бентоса на этих полигонах были проанализированы материалы с 17 станций, выполненных на сходных глубинах (4 - 10 м).

В районе рефулирования (I полигон) обнаружено наименьшее количество видов (табл.5.23), наибольшее число видов отмечено на II полигоне.

Таблица 5.23. Количество видов, средняя численность (N, экз./м²) и биомасса макробентоса (B, г/м²) на разных глубинах в трех районах

Table 5.23. Number of species, average abundance (N, ind./m²) and biomass (B, g/m²) at various depths in three regions

По- лигон	Коли- чество видов	Глубина, м			
		4 - 6		8 - 10	
		N	B	N	B
I	47	1234.5	797.8	313.7	142.2
II	62	1699	96.9	496.5	134.6
III	54	873.7	146.9	734	691.9

По-видимому, это можно объяснить тем, что во втором районе после окончания добычи песка идет активный процесс восстановления донных сообществ. На III полигоне, не подверженном воздействию рефулирования, сообщества находятся в более стабильных условиях. При сравнении индекса видового

разнообразия Шеннона и индекса доминирования Симпсона для разных станций наблюдается определенная закономерность: размах колебаний значений этих индексов на I – II полигоне заметно шире, чем на III (рис 5.26). Это может свидетельствовать о большем однообразии состава макробентоса в стабильном местообитании, по сравнению с нарушенным. Отличия средних для полигонов значений индекса Шеннона, рассчитанных как по численности, так и по биомассе, не очень значительны, однако можно отметить некоторую тенденцию повышения их на II полигоне и понижения - на I, по сравнению с III (рис.5.27). Это свидетельствует о снижении видового разнообразия в районе, где ведется добыча песка, и его повышении на отработанном участке, где идет восстановление сообществ. С этим вполне согласуется тенденция в изменении индекса доминирования Симпсона (см. рис.5.27). Доминирование выше всего в нарушенном сообществе (I полигон); в сообществе, где идет активная сукцессия, доминирование по численности выше, а доминирование по биомассе ниже, чем в стабильном сообществе (III полигон). Различия в количественных показателях развития бентоса на разных полигонах зависят от глубины. Так на глубине 6 - 10 м, значения биомассы на I и II полигонах близки, а на III она существенно выше (рис.5.28). Численность возрастает при переходе от I полигона к III. На глубине 4 - 6 м изменения численности прямо противоположны – наибольшее значение она имеет на I полигоне, а наименьшие - на III. На этой глубине значения биомассы особенно велики на I полигоне. Видимо, на глубине 8 - 10 м на участках, где происходило или происходит рефулирование песка, сообщества находятся в угнетенном состоянии, и не достигают потенциально возможных показателей количественного развития, таких, как на участках, незатронутых добычей песка.

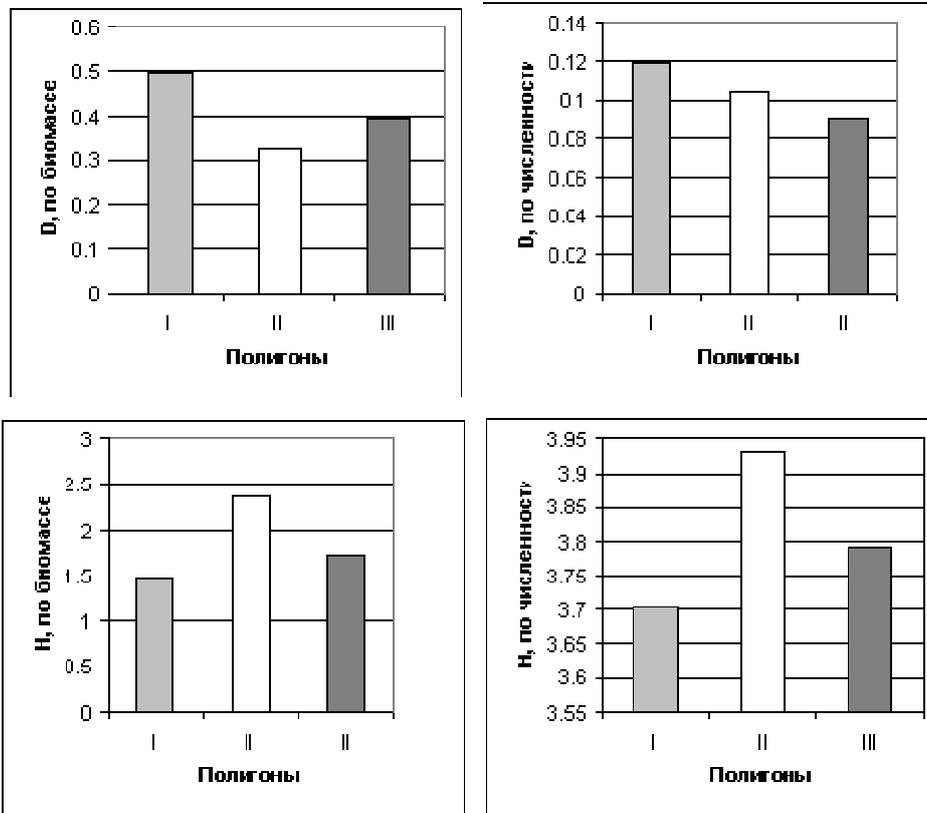


Рис. 5.27. Средние значения индексов Шеннона (H) и Симпсона (D) для разных полигонов (глубины 4 - 10 м).
 Fig. 5.27. Average values of Shannon's (H) and Simpson's (D) indices for different sampling areas (at the depth 4 - 10 m).

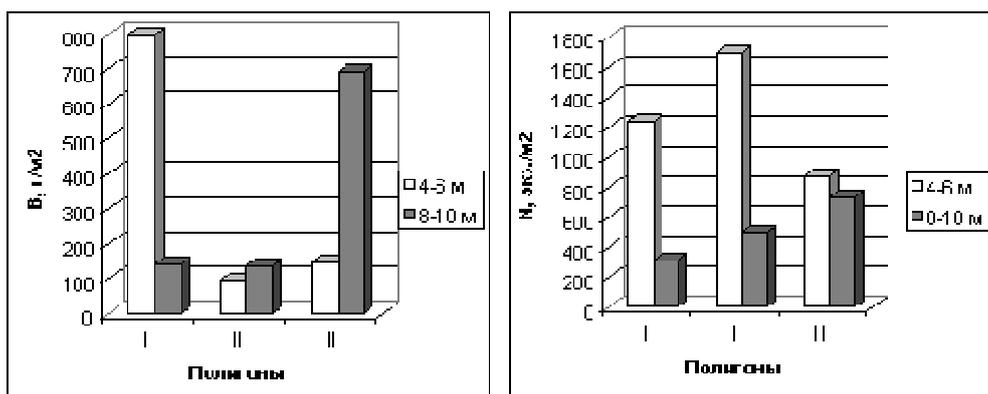


Рис 5.28. Средняя численность (N) и биомасса (B) макробентоса на разных глубинах
 Fig.5.28. Average abundance (N) and biomass (B) of macrobenthos at the different depths

На глубине 4 - 6 м в районе добычи песка вследствие взмучивания воды, вероятно, улучшаются условия питания для ряда организмов, и они дают существенную вспышку количественного развития. То, что в восстанавливаемом районе на этой глубине численность выше, а биомасса ниже, чем в неразработываемом, свидетельствует о преобладании г-стратегов, что характерно для сообществ, находящихся в стадии сукцессии.

Таким образом, подводная добыча песка методом рефулирования в лимане Донузлав приводит к полному разрушению донных сообществ на глубине более 8 - 10 м. На глубинах менее 5 м происходит полная перестройка сообществ, выражающаяся в резком увеличении общей численности и биомассы бентоса за счет ряда видов, на которых, вероятно, благоприятно влияет увеличение количества взвеси в воде. Через 7 лет после прекращения добычи на глубине 8 м сообщества не восстановились, на глубине менее 6 м сукцессия близка к завершению, однако количественные показатели развития бентоса не вышли на исходный уровень. Результатом сукцессии сообществ в западной мелководной части лимана является почти полное исчезновение устрицы *Ostrea edulis* и замещение доминировавших там ранее харовых водорослей рдестами.

Известно, что устрицы крайне плохо переносят заиление. Харовые произрастают на илисто-песчаных грунтах, в то время как рдесты предпочитают илистые. Возможно, указанные процессы являются либо следствием естественных сукцессионных процессов, происходящих в лимане после его соединения с морем, либо результатом заиления больших площадей дна в связи с разработкой песчаного карьера. Во время дополнительного водолазного обследования лимана в 2001 г. живые устрицы на юго-восточном участке не были обнаружены. На северо-западном участке лимана они отмечены в единичных экземплярах

и находились в плохом состоянии. В средней части лимана, далекой от карьера, устрицы были обнаружены в довольно большом количестве. Это свидетельствует о том, что в целом условия в лимане пригодны для обитания устриц, а устричники, существовавшие в западной части лимана до 1981 г., исчезли вследствие разработки песчаного карьера.

5.4.2. Влияние антропогенного прессы на структуру таксоценов бентосных диатомовых водорослей (на примере Севастопольской бухты). Диатомовые бентоса тесно ассоциированы с определенным биотопом и в наибольшей степени подвержены воздействиям со стороны внешней среды, что позволяет рассматривать как индикатор при комплексной оценке последствий антропогенного влияния на экосистемы сублиторали. Вместе с тем, проблема надежности результатов оценки комплексного воздействия антропогенных факторов на структуру таксоценов диатомовых сохраняется актуальной, поскольку влияние отдельных токсикантов ранее исследовалось без единовременного учета максимально широкого ряда экологических переменных.

Остается также открытым вопрос о выделении ведущего набора токсикантов, оказывающих значимое влияние на показатели состояния разных групп бентоса (в том числе диатомовых), обитающих в загрязненных акваториях [114, 220, 241, 247, 252]. Зачастую выраженное воздействие оказывают не абсолютные концентрации тяжелых металлов и других токсикантов, а соотношение этих веществ в морской среде и влияние эффекта синергизма, что затрудняет количественную интерпретацию воздействия загрязнителей. В связи с вышесказанным, была предпринята попытка с применением алгоритмов многомерного (непараметрического) статистического анализа изучить возможные изменения структуры таксоценов диатомовых бентоса в

зависимости от содержания в субстрате загрязняющих веществ различной природы.

Исследование изменений таксоцено донных диатомовых водорослей под воздействием тяжелых металлов и хлорорганических соединений выполнено на участке акватории, охватывающем прибрежную часть Карантинной бухты и устье главной Севастопольской бухты, на материале, собранном в августе 1994 г. на глубине 0,5 - 32 м, на рыхлом и твердом субстратах [140, 141] (рис. 5.29).

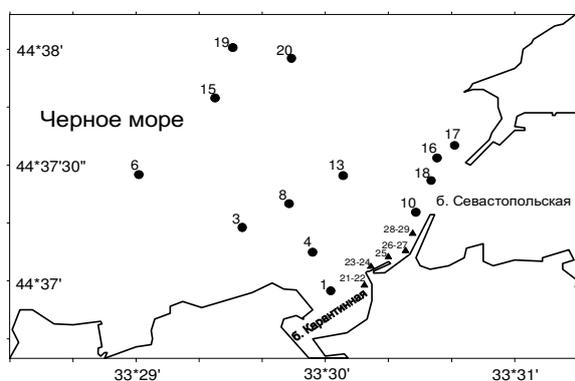


Рис. 5.29. Карта-схема станций, выполненных в районе устья Севастопольской и Карантинной бухт: ● – пробы на рыхлых субстратах; ▲ – пробы на твердых субстратах (камни и мидии)

Fig. 5.29. Schematic map of sampling stations performed nearby mouth of Sevastopol bay and Karantinnaia bay: ● – on soft-bottom grounds; ▲ – on hard substrates (stones and mussel valves).

Антропогенное влияние в этом районе обусловлено хозяйственно-бытовыми и промышленными стоками, постоянно поступающими в акваторию с объектов инфраструктуры города.

В качестве абиотических факторов в анализе использованы данные по содержанию десяти загрязнителей: семи соединений тяжелых металлов (Pb, Cu, Mn, Zn, Cr, Ni, Hg) и трех токсикантов (ДДТ, ГХЦГ, ПХБ) в верхнем слое (2 - 3 см) грунта и в тканях мидий. Оценка флористического сходства станций и выделение комплексов диатомовых, а также выделение групп станций по уровню загрязне-

ния грунтов токсикантами выполнена с использованием пакета PRIMER [244, 246, 249, 303]. Применены методы иерархической кластеризации и ординации: по методу главных компонент (МГК) – для абиотических переменных, по методу многомерного шкалирования (ММШ) – на основе параметра плотности поселения диатомовых. Сходство станций по видовому составу и численности диатомовых оценивали по коэффициенту Брэй-Куртиса [240, 261], с расчетом дальне-групповой связи между станциями; сходство станций по набору абиотических переменных оценивали по нормализованным значениям Эвклидова расстояния (ЭР). Кластеризация станций и ординация по МГК выполнены на основе матрицы трансформированных (в степени $1/4$) и нормализованных абиотических переменных [250]. Ординационный анализ станций по параметру численности проведен на основе матрицы лог-трансформированных ненормализованных данных [247, 279]. Для оценки достоверности различий выделенных групп станций был проведен одно- и двухуровневый анализ сравнения степени вариабельности средних значений ранговых сходств (R-статистика, программа ANOSIM) [247, 249]. Анализ среднего сходства внутри выделенных комплексов диатомовых, усредненных различий между комплексами и оценка вклада отдельных видов во внутрикомплексное сходство и в межкомплексное различие выполнены по значениям функций сходства (S) или отличия (D) (программа SIMPER), на основе лог-трансформированной матрицы численности видов по станциям [249]. Выявление комбинаций абиотических переменных, в наибольшей степени «объясняющих» структурные особенности таксоцено диатомовых, выполнено на основе коэффициента ранговой корреляции Спирмана (ρ_{max}) по результатам сопоставления исходных биотической и абиотической матриц сходства [248, 277, 303]. Для оценки достовер-

ности изменения структуры таксоцено диатомовых при возрастании уровня токсикантов в грунте использован индекс многомерной дисперсии (ИМД) [308].

Определение групп станций в зависимости от уровня загрязнения. Результаты ие-

рархической кластеризации станций на основе всех абиотических переменных (содержание токсикантов) показали, что на уровне около 5 ед. Эвклидова расстояния (ЭР) (63 % несходства) все станции подразделяются на 3 выраженных группы (кластера) (рис. 5.30).

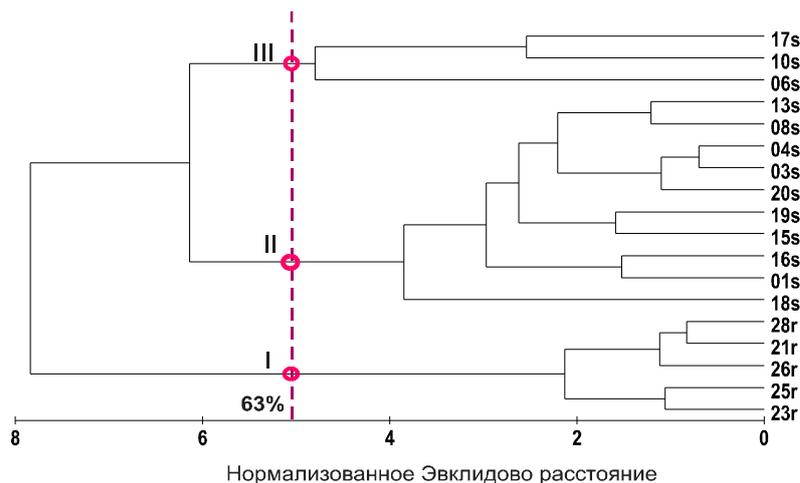


Рис. 5.30. Дендрограмма относительного несходства станций на основе всех абиотических переменных (7 металлов + 3 ХОС + глубина). Пунктиром показан уровень объединения станций в комплексы. Буквенные обозначения при номерах станций: s – пробы на рыхлом субстрате; r – пробы на твердом субстрате (камни, мидии).

Fig. 5.30. Dendrogram of relative dissimilarity of stations based on all abiotic variables (7 metals + 3 Chlorine-organic pesticides + Depth). Integration level of clusters into complexes is indicated by dotted line. Literal notation at the number of station: s – samples from soft substrate; r – samples from hard substrates (stones and mussel valves).

В группу I вошли все мелководные станции (глубина 0.5 м), которые характеризуются более низким (в 10 - 100 раз) уровнем содержания металлов (кроме цинка) и ХОС по сравнению со средними значениями этих переменных для II и III групп станций. В группу II включены станции со средней глубиной 20.3 м. В группу III (средняя глубина 17.0 м) были отнесены только три станции, не образующие в пределах полигона пространственно-компактной группы и характеризующиеся наиболее высоким уровнем содержания ХОС (в 5 - 15 раз выше, чем в группе II), соединений ртути и свинца (в 1.4 - 2.1 раза выше, чем в группе II). Остальные абиотические переменные (соединения тяжелых металлов) пока-

зали очень близкие средние значения при сравнении групп II и III.

Анализ группирования станций по методу ГК показал, что объединенный вклад двух первых ГК в суммарную объясненную дисперсию всех переменных составляет 81 %, что позволяет надежно оценить степень сходства станций по близости положения их проекций на двухмерном ординационном поле ГК. Довольно высокие (0,4 - 0,6) и равнозначные значения коэффициентов в линейной комбинации переменных, формирующих две первые ГК, указывают, что ось первой ГК (58 % дисперсии) отражает градиент изменения содержания тяжелых металлов (Pb, Cu, Mn, Cr и Ni). Ось второй ГК (23 % дисперсии) может быть ин-

терпретирована как градиент изменения ДДТ и ПХБ в гиперпространстве абиотических переменных, причем направленного противоположно по отношению к градиенту изменения глубины и содержания вышеуказанных металлов.

Определение таксоценологических комплексов. По результатам кластерного и ординационного (ММШ) анализов на основе матрицы численности, все станции полигона на

уровне сходства 35% подразделены на 3 пространственно-флористические группы. В первую группу (А) попали все мелководные станции с низким уровнем содержания в пробах токсических веществ. Все станции мористой части полигона разделились на 2 группы: условно более (В) и менее (С) глубоководные (средняя глубина $22,6 \pm 2,9$ м и $17,5 \pm 2,5$ м, соответственно (рис. 5.31).

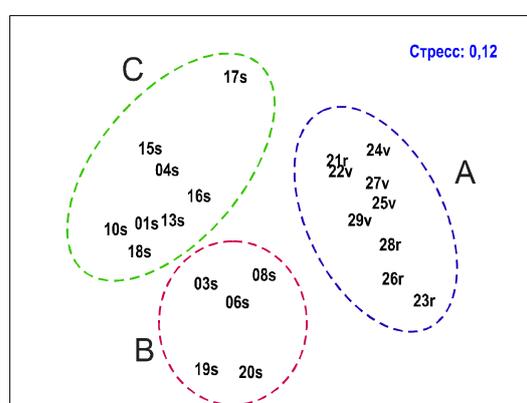


Рис. 5.31. Результаты ординационного анализа (ММШ): выделение групп станций на основе коэффициента Брэй-Куртиса по численности диатомовых. Обозначения буквенных индексов: пробы собраны с песчано-илистого субстрата (s), с камней (r); с мидий (v).

Fig.5.31. Results of ordination (MDS) analysis: grouping of stations into complexes from Bray-Curtis similarity of diatom algae abundance. Literal notation: samples are taken from sandy/silty substrate (s); from rocks (r) and mussel valves (v).

Для станций группы В средние значения концентрации большинства токсикантов (кроме цинка и ПХБ) были выше на 10 - 15 % по сравнению со средними значениями этих

же абиотических переменных для станций группы С. Средние значения показателей разнообразия таксоцены диатомовых представлены в табл. 5.24.

Таблица 5.24. Значения показателей видового богатства и численности диатомовых для трех групп станций
Table 5.24. Average values of diatom algae abundance and species richness indices for three groups of stations

Группа (число станций)	Средняя глубина (м)	Средняя численность (экз.·см ⁻²)	Общее кол-во видов	Кол-во масс. видов	Кол-во редких видов
А (9)	0.5 ± 0.1	290800 ± 59190	58	27	31
В (5)	22.6 ± 3.0	1129430 ± 118970	78	13	65
С (8)	17.5 ± 2.4	4265040 ± 1123840	124	43	81

Невысокие значения функции стресса (0.11 - 0.12), полученные при ординационном (ММШ) анализе, а также результаты расчетов степени вариабельности средних значений ранговых сходств всех пар станций (глобальная R-статистика = 0.88 при уровне значимости 0.1 %; попарные значения $R_{ii} = 0.70 - 0.98$,

уровень значимости 0.1 %) свидетельствуют о достоверной оценке относительных ранговых сходств в ординационном поле и статистически надежном выделении трех комплексов станций на изученном участке акватории.

Заметим, что если выделение прибрежных станций в отдельный комплекс А с

характерным набором видов – обитателей мелководья – можно было бы заранее ожидать, то подразделение на две группы множества станций в мористой части полигона (относительно однородной по глубине и составу субстрата) требует дополнительного анализа причин обособления флористических комплексов В и С.

Результаты расчета коэффициента ранговой корреляции Спирмана (ρ_w) показали, что при учете в анализе всех станций и 11 абиотических переменных (10 токсикантов плюс глубина) наиболее высокая степень соответствия ($\rho_w = 0.73 - 0.75$) при сравнении биотической и абиотической матриц сходства наблюдается для комбинации следующих переменных: “глубина”, “свинец”, “медь”, “марганец” и “ДДТ”.

Без учета параметра глубины, оказывающего значительное влияние на особенности пространственной неоднородности в развитии таксоценоза диатомовых, максимальные значения ρ_w составили 0.71 - 0.72 и соответствуют почти такой же комбинации тяжелых металлов и ДДТ. Результаты сопоставления биотической (численность) и абиотической матриц сходства по коэффициенту ранговой корреляции Спирмана (ρ_w) приведены в табл. 5.25.

Высокая степень соответствия матриц (коэффициент ρ_w) позволяет считать, что именно вышеприведенные комбинации токсикантов и их влияние в наибольшей степени «объясняют» выявленные в структуре таксоценоза диатомовых отличия в пределах градиентов основных токсических веществ на полигоне.

При расчете коэффициента Спирмана отдельно для группы прибрежных (в этом случае глубина не учитывалась) и глубоководных станций, максимальные значения ρ_w оказались ниже, чем при рассмотрении матрицы, объе-

диняющей все станции. В случае учета в анализе только прибрежной группы станций, наибольшие значения ρ_w составили 0.33 – 0.32, что соответствовало комбинации из всех ХОС и меди (либо свинца). В мористой части полигона изменения структуры таксоценоза в наибольшей степени могут быть обусловлены влиянием следующей комбинации переменных: глубина + свинец + марганец + ДДТ. В этом случае наиболее высокая степень соответствия матриц наблюдается при значениях $\rho_w = 0.55$ (табл. 5.25).

Последствия влияния повышенного содержания отдельных токсикантов на таксоценотическое сходство станций (степень близости их взаиморасположения на ординационном поле) представлены на рис. 5.31.

Заметен сходный характер влияния меди, свинца, марганца и никеля на структуру таксоценоза. Так, высокий уровень этих токсикантов на большинстве станций мористой части полигона определяет и сходные изменения показателей разнообразия диатомовых и, как следствие, более компактное пространственное обособление соответствующих станций на ординационном поле. Такие эколого-токсикологические условия могут играть роль одного из ведущих абиотических градиентов, на фоне которого происходят изменения видового состава и численности таксоценоза диатомовых.

Характер влияния ртути и ХОС несколько иной: на ординационном поле, построенном на основе матрицы численности, прослеживается тенденция возрастания содержания этих токсикантов в направлении от прибрежных станций в сторону глубоководной приустьевой части Севастопольской бухты (ст. 10 и 17). Можно допустить, что отличия по численности и видовому богатству на этих станциях обусловлены наиболее высоким уровнем содержания токсикантов во внешней среде.

Таблица 5.25. Сравнительная оценка (по коэффициенту Спирмана) влияния различных комбинаций факторов на структуру таксоцены диатомовых в поле объединенных градиентов ведущих токсикантов
 Table 5.25. Comparative assessment of influence of combinations of the environmental factors upon diatom taxocene structure across the joined gradients of the key toxicants (measured by Spearman rank correlation index)

Наибольшие значения коэф-та Спирмана (ρ_w)	Комбинация переменных	Учитываемое число переменных
<i>Все станции полигона (22), 10 токсикантов и глубина</i>		
0,742*	Глубина, свинец	2
0,736	Глубина, свинец, медь	3
0,735	Глубина, свинец, медь, марганец	4
0,725	Глубина, свинец, медь, марганец, ДДТ	5
<i>Все станции полигона (22) без учета фактора глубины</i>		
0,714	Свинец, медь, марганец	3
0,712	Свинец, медь, марганец, ДДТ	4
0,716	Свинец, медь, марганец, никель, ДДТ	5
<i>Только глубоководные станции (13), 10 токсикантов</i>		
0,547	Глубина, свинец	2
0,487	Глубина, свинец, ДДТ	3
0,491	Глубина, свинец, марганец, ДДТ	4
<i>Только мелководные станции (8), 10 токсикантов</i>		
0,328	Медь, ГХЦГ, ДДТ, ПХБ	4
0,318	Свинец, ГХЦГ, ДДТ	3
0,316	Медь, ГХЦГ, ДДТ	3

* абсолютный максимум из всех возможных сочетаний факторов

ХОС наиболее сильное токсическое влияние оказывают непосредственно вблизи источников их поступления в морскую среду с береговыми стоками. На более удаленных от берега участках акватории токсический эффект данных соединений может ослабляться в процессе их химической и биологической трансформации, и, как следствие, наблюдается снижение значимого влияния ХОС (кроме ДДТ) на структурные показатели таксоцены диатомовых. Тяжелые металлы, напротив, способны оказывать выраженный токсический эффект на биоту лишь при значительном накоплении в донных отложениях, что и отмечено при анализе глубоководных станций полигона. Такие особенности возможного пространственного переноса и трансформации

токсических веществ и определили ту ведущую комбинацию тяжелых металлов и ХОС, которая оказывает выраженное влияние на состояние таксоцены диатомовых водорослей.

Отметим, что важное экологическое влияние ХОС обусловлено тем, что токсиканты этой группы при низких концентрациях в среде оказывают стимулирующий эффект на биоту. Однако, уже при концентрации 1 - 50 мкг•л⁻¹ они способны оказывать ингибирующее действие на ферментные системы клеточных мембран и структуру хлоропластов водорослей, угнетать фотосинтез у диатомовых за счет блокирования хлорофилла «а». Кроме того, у водорослей может наблюдаться подавление роста и клеточного деления [202, 220]. Свинец, медь, марганец и ртуть

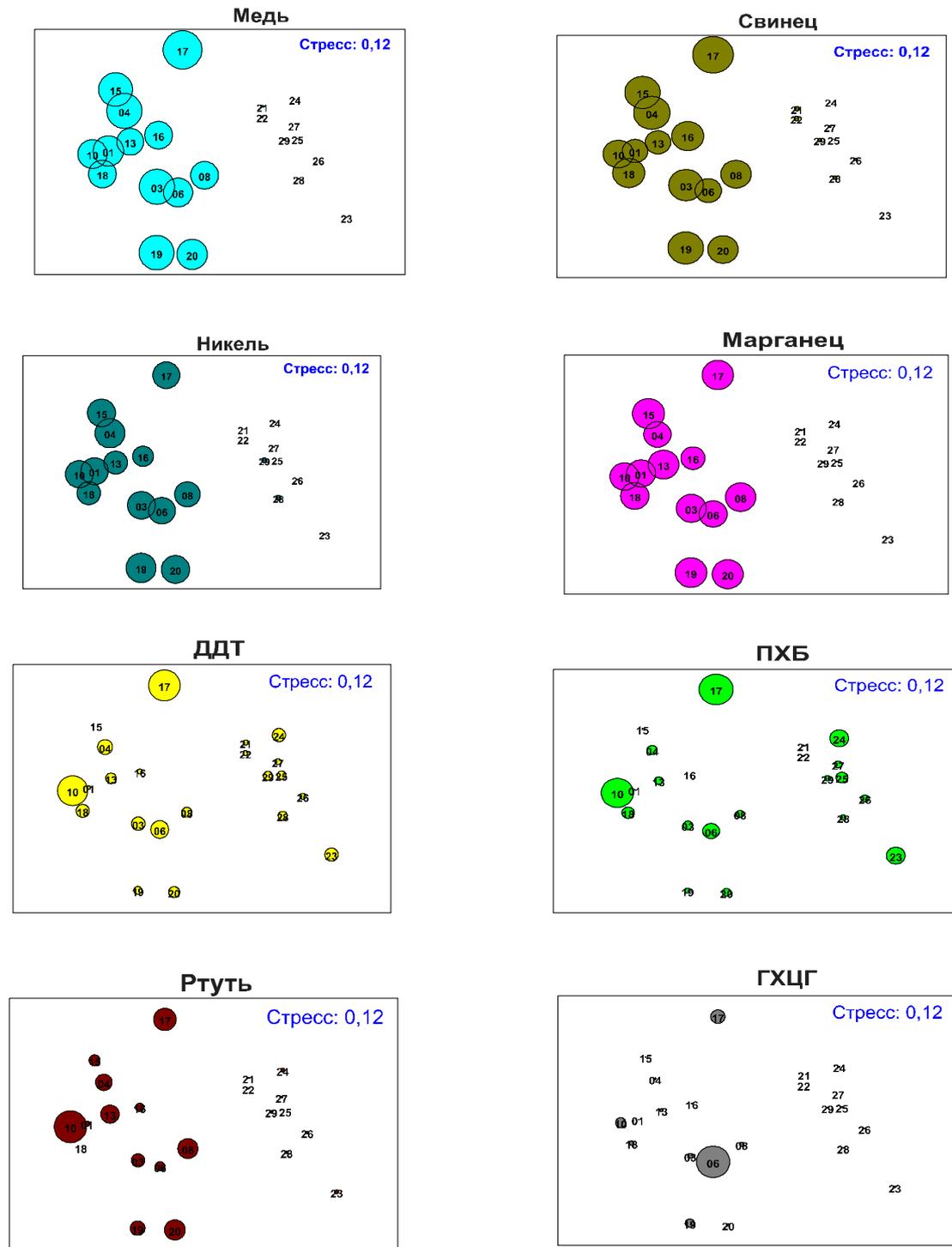


Рис. 5.31. Наложение данных по уровням содержания (разный размер кружков) ключевых токсикантов на ординационную плоскость 22 станций (как на рис. 5.30)
 Fig. 5.31. Ordination plot of 22 stations with superimposed symbols (various size of circles) representing different levels of key toxicants content (it as in the Fig.5.30)

относятся к наиболее токсичным металлам и оказывают негативное действие на разные таксономические группы гидробионтов уже при концентрации $0.1\text{--}5 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ [98, 154]. Токсическое действие данных тяжелых металлов на диатомовые водоросли проявляется в разрушении системы ферментов, участвующих в фосфорелированном дыхании, а также в ингибировании обменных процессов и роста клеток [153]. При содержании в воде меди до $5\text{--}10 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$, а свинца и ртути – до $0.5\text{--}1.0 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$, в структуре таксоценоза происходит замена менее устойчивых видов более резистентными, а при более высоком уровне этих токсикантов наблюдается постепенная полная элиминация большинства видов диатомовых водорослей [116, 241]. В районе исследований содержание в грунтах данных тяжелых металлов превышало установленные ПДК в 1.5 – 3 раза, по ХОС – в 30 – 230 раз [135]. Выявленный эффект влияния на биоту тяжелых металлов и ХОС обусловил выполнение статистического анализа изменений структуры таксоценоза в условиях выраженного интегрального градиента всех исследуемых токсикантов.

Анализ особенностей изменения структуры таксоценозических комплексов под влиянием токсикантов. Внутри всех трех выделенных комплексов среднее сходство станций, оцененное по коэффициенту Брэй-Куртиса, оказалось довольно высоким и близким по значению: в комплексе А – 54.5 %, В – 56.3 % и С – 52.2 %. Сравнение степени вариативности развития вида в пределах определенного комплекса станций оценивалось по показателю S , представляющему отношение значений «вклада» вида в среднее внутрикомплексное сходство (S_i) к стандартному отклонению этого параметра ($SD(S_i)$).

В комплексе А, приуроченном к прибрежному каменистому мелководью, уже первые 4 вида суммарно вносят более 54 % общего вклада в среднее внутрикомплексное сход-

ство. Доминируют здесь 2 вида: *Navicula ramosissima* + *N. pennata* var. *pontica*, причем их относительный вклад (19.09 % и 18.28 %) в 2 - 5 раз превышает значение вкладов остальных значимых видов, образующих лидирующую группу комплекса, виды которой, в основном, и определяют особенности структуры прибрежного таксоценоза диатомовых водорослей (табл. 5.26).

Наибольшие значения показателя S у двух видов-доминантов (5.66 и 4.48) также характеризуют их как виды с наиболее стабильными параметрами развития в таксоценозе донных диатомовых изученной части мелководья. При благоприятных условиях обитания эти два вида способны образовывать колонии, достигая максимальных показателей плотности и биомассы.

Экологические характеристики значимых видов следующие. *Navicula ramosissima*, *N. pennata* var. *pontica*, *Amphora coffeaeformis*, *Cocconeis scutellum* var. *parva* относятся к эвритермным, эврибионтным и светолюбивым видам, обитающим преимущественно в верхней зоне сублиторали (0 - 10 м) и адаптированным к ее стрессовым условиям (прибойное влияние, высокий уровень инсоляции, широкая амплитуда температурных колебаний и др.). *Caloneis liber* – сравнительно индифферентная к силе света форма, обитающая во всех зонах сублиторали.

В комплексе В, куда были отнесены станции в мористой части акватории с высоким уровнем ХОС и меньшим диапазоном концентраций тяжелых металлов, кумулятивный вклад на уровне около 50 % формируют 7 видов, среди которых также доминирует *Navicula pennata* var. *pontica*. Относительный вклад этого вида во внутригрупповое сходство составляет 19.06 % , что в 2 - 5 раз превышает вклады остальных видов, значение показателя S также максимально - 7.42.

Бентос

Таблица 5.26. Вклад наиболее значимых видов в среднее сходство внутри трех таксоценологических комплексов в приустьевом районе Карантинной и Севастопольской бухт

Table 5.26. Contribution from most significant species into average similarity within three taxocenotic complexes of stations around mouth of Sevastopol Bay and Karantinnaya Bay

Вид	N , экз. • см ⁻² *	S_i	S	S_i (%)
Комплекс А - среднее сходство 54.5 %				
<i>Navicula ramosissima</i>	83778	10,10	5,66	19,09
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	68444	9,67	4,48	18,28
<i>Amphora coffeaeformis</i>	23337	4,97	1,61	9,39
<i>Caloneis liber</i>	8227	3,89	1,55	7,35
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>	16781	2,47	0,83	4,67
Комплекс В - среднее сходство 56.3 %				
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	335000	10,01	7,42	19,06
<i>Diploneis smithii</i> var. <i>smithii</i>	25404	4,46	1,05	8,50
<i>Ardissonia crystallina</i>	83606	2,80	0,99	5,32
<i>Tryblionella punctata</i> var. <i>punctata</i>	83606	2,61	1,26	4,97
<i>Tabularia tabulata</i>	41808	1,93	7,32	3,67
<i>Trachyneis aspera</i>	10	1,93	7,32	3,67
<i>Grammatophora marina</i>	10	1,93	7,32	3,67
Комплекс С - среднее сходство 52,2 %				
<i>Nitzschia sigma</i> var. <i>sigma</i>	182876	3,97	2,12	7,83
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	261751	3,97	2,12	7,83
<i>Diploneis smithii</i> var. <i>smithii</i>	235502	3,06	1,53	6,02
<i>Tryblionella punctata</i> var. <i>punctata</i>	130752	3,05	1,51	6,01
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	759754	2,40	1,23	4,74
<i>Tryblionella punctata</i> var. <i>coarctata</i>	130877	1,98	1,01	3,90
<i>Caloneis liber</i>	314255	1,91	1,00	3,77
<i>Grammatophora marina</i>	104505	1,80	1,12	3,54
<i>Pleurosigma angulatum</i>	104504	1,57	0,82	3,09
<i>Tabularia tabulata</i>	104631	1,35	1,26	2,66

* - N , экз. • см⁻² - средняя численность вида в комплексе; S_i - абсолютный и S_i (%) - относительный вклад i -го вида в среднее сходство Брэй-Куртиса внутри комплекса, S - функция сходства

Помимо *N. pennata* var. *pontica*, в группу наиболее значимых видов комплекса входят *Diploneis smithii* var. *smithii*, *Tryblionella punctata* var. *punctata* и *Ardissonia crystallina*. Два первых из них – теневыносливые виды, адаптированные к пониженному уровню освещения, обитатели преимущественно средней и нижней зон сублиторали (10 - 20 и 20 - 30 м), третий – индифферентен к интенсивности инсоляции и встречается во всех зонах. Остальные виды-доминанты из данного списка также относятся к обитателям преимущественно средней и нижней зон сублиторали [164, 165].

В комплексе С, объединяющем в открытой части акватории станции с наиболее широким диапазоном концентраций тяжелых металлов, но меньшим уровнем ХОС, двумя наиболее значимыми видами выступают *Nitzschia sigma* var. *sigma* и *Cocconeis scutellum* var. *scutellum* с одинаковыми значениями относительного вклада во внутрикомплексное сходство (7.83 %) и показателя S (2.12). Кумулятивный вклад на уровне 50 % достигается за счет первых 10 видов. Пять из них - *Diploneis smithii* var. *smithii*, *Tryblionella punctata* var. *punctata*, *Navicula pennata* var. *pontica*,

Grammatophora marina, *Tabularia tabulata* - являются общими со списком наиболее значимых видов из комплекса В, что указывает на относительное эколого-флористическое сходство этих комплексов (см. табл. 5.26). Виды *Tryblionella punctata* var. *coarctata* и *Pleurosigma angulatum* также являются теневыносливыми формами, вегетирующими преимущественно в средней и нижней зонах сублиторали и адаптированными к пониженному уровню инсоляции.

Таким образом, используя принцип выделения биоценологических комплексов по доминирующим видам и основываясь на значении показателя S , можно обозначить комплекс А как *Navicula ramosissima* + *N. pennata* var. *pontica*, комплекс В – как *N. pennata* var. *pontica*, комплекс С – как *Nitzschia sigma* var. *sigma* + *Cocconeis scutellum* var. *scutellum*.

Кроме отмеченных руководящих видов, при выделении пространственных группировок донных диатомовых роль видов-индикаторов могут играть: в комплексе А - *Amphora coffeaeformis* и *Caloneis liber*, в комплексе В - *Tryblionella punctata* var. *punctata*, *Diploneis smithii* var. *smithii* и *Ardissonea crystallina*, в комплексе С – *Diploneis smithii* var. *smithii*, *Tryblionella punctata* var. *punctata*, *Navicula pennata* var. *pontica* и *Grammatophora marina*. Эти виды по значению их вклада во внутрикомплексное сходство характеризуются наиболее стабильными показателями развития в таксоценозе диатомовых исследуемой части акватории Севастопольской бухты.

Вклад отдельных видов в различие между комплексами оценен по значениям функции отличия D (отношение значений абсолютного «вклада» вида в среднее межкомплексное различие (d_i) к стандартному отклонению этого параметра для каждого вида, т.е. $d_i/SD(d_i)$). Наибольшее различие между выделенными таксоценологическими комплексами выявляется

при сравнении комплекса А с комплексами С и В, что вполне объясняется отличиями ведущих абиотических факторов (глубина, субстрат), а также средним уровнем накопления токсикантов в биотопе. Так, на станциях комплекса А содержание тяжелых металлов в 5 – 240 раз (по уровню ХОС в 1.2 – 62 раза) ниже, по сравнению с уровнями аналогичных переменных в комплексах С и В.

При сравнении комплексов В и С среди десяти наиболее значимых видов обнаруживаем семь общих, что наряду со средним значением коэффициента различия Брэй-Куртиса около 58 % свидетельствует о довольно высоком сходстве этих комплексов (табл. 5.27).

Среди видов, вносящих наибольший вклад в межкомплексное различие, нет явных лидеров, – вклад каждого из первых десяти видов (по списку) плавно убывает от 4.3 до 2.5 %, составляя в сумме около 30% совокупного вклада всех видов. Наибольшие значения показателя D (2.32) отмечены у *N. sigma* var. *sigma* и *C. scutellum* var. *scutellum*, показателя d_i (%) – 4.28-4.14 %, что позволяет определить их как виды-дискриминаторы рассматриваемых комплексов.

При сравнении комплексов С и А в списке наиболее значимых видов, составляющих около 60 % общего видового состава, находим всего три общих (*N. pennata* var. *pontica*, *Caloneis liber* и *C. scutellum* var. *parva*), что указывает на сравнительно небольшое сходство между этими комплексами. Об этом же свидетельствует и наивысшее значение среднего межкомплексного различия – около 70 %. Наибольший вклад в различие между комплексами вносит *N. sigma* var. *sigma* ($d_i = 3.15$; $d_i(\%) = 4.53$ %). Относительный вклад остальных видов (из первых десяти) варьирует от 3.64 до 2.38 %, составляя в сумме около 31 %. В первую пятерку таких видов, помимо *N. sigma* var. *sigma*, входят *T. punctata*

Таблица 5.27. Вклад наиболее значимых видов в среднее различие между эколого-таксоценотическими комплексами диатомовых в приустьевой части Севастопольской и Карантинной бухт
Table 5.27. Contribution from most significant species into average dissimilarity between ecological-taxocenotic complexes of diatoms at the mouth of Sevastopol Bay and Karantinnaya Bay

Вид	N , экз.·см ⁻² *		d_i	D	$d_i(\%)$
Комплексы С и В – среднее отличие 57.9 %					
	С	В			
<i>Nitzschia sigma</i> var. <i>sigma</i>	182876	8	2.48	2.32	4.28
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	261751	10	2.40	2.32	4.14
<i>Tryblionella punctata</i> var. <i>coarctata</i>	130877	8	1.77	1.45	3.06
<i>Pleurosigma angulatum</i>	104504	6	1.64	1.13	2.82
<i>Ardissonia crystallina</i>	104627	83606	1.55	1.09	2.68
<i>Tryblionella punctata</i> var. <i>punctata</i>	130752	83606	1.49	1.09	2.57
<i>Caloneis liber</i>	314255	41808	1.48	0.98	2.56
<i>Fallacia forcipata</i>	157131	125604	1.48	1.04	2.56
<i>Pinnularia quadratarea</i>	157130	4	1.48	0.96	2.55
<i>Navicula palpebralis</i> var. <i>semiplena</i>	104629	4	1.46	0.94	2.51
Комплексы С и А – среднее отличие 69.6 %					
	С	А			
<i>Nitzschia sigma</i> var. <i>sigma</i>	182876	0	3.15	2.82	4.53
<i>Tryblionella punctata</i> var. <i>punctata</i>	130752	3	2.53	1.89	3.64
<i>Diploneis smithii</i> var. <i>smithii</i>	235502	4	2.50	1.85	3.59
<i>Navicula ramosissima</i>	52251	83778	2.42	1.78	3.48
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	261751	6783	2.12	1.53	3.04
<i>Tryblionella punctata</i> var. <i>coarctata</i>	130877	7	1.92	1.46	2.76
<i>Pinnularia quadratarea</i>	157130	0	1.76	1.07	2.53
<i>Fallacia forcipata</i>	157131	0	1.76	1.25	2.52
<i>Navicula palpebralis</i> var. <i>palpebralis</i>	104629	0	1.66	0.96	2.39
<i>Navicula palpebralis</i> var. <i>semiplena</i>	104629	0	1.66	0.96	2.38
Комплексы В и А – среднее отличие 64.2 %					
	В	А			
<i>Navicula ramosissima</i>	41802	83778	3.81	1.95	5.94
<i>Diploneis smithii</i> var. <i>smithii</i>	125404	4	3.26	1.36	5.07
<i>Amphora coffeaeformis</i> var. <i>coffeaeformis</i>	41804	23337	2.65	1.47	4.12
<i>Fallacia forcipata</i>	125604	0	2.59	1.02	4.04
<i>Lyrella abrupta</i>	83604	0	2.33	1.14	3.63
<i>Tryblionella punctata</i> var. <i>punctata</i>	83606	3	2.29	1.13	3.56
<i>Ardissonea crystallina</i>	83606	20006	2.22	0.95	3.46
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>	2	16781	2.19	1.17	3.42
<i>Caloneis liber</i>	41808	8227	1.80	1.16	2.81
<i>Pleurosigma angulatum</i>	6	5337	1.72	1.17	2.68

* N , экз.·см⁻² – средняя численность вида в сравниваемых комплексах; d_i – абсолютный и $d_i(\%)$ – относительный вклад вида i в среднее различие Брэй-Куртиса между комплексами, D – функция отличия

var. *punctata*, чей относительный вклад в меж-комплексное отличие составляет 3.64 % совокупного вклада всех видов, *D. smithii* var. *smithii* (3.59 %), *N. ramosissima* (3.48 %) и *C. scutellum* var. *scutellum* (3.04 %).

N. sigma var. *sigma* характеризуется наиболее высоким значением функции разли-

чия ($D = 2.82$), при том, что средний показатель плотности популяции в комплексе С был равен 182876 экз.·см⁻², а в комплексе А этот вид вообще не встречен. Значения показателя D у видов *T. punctata* var. *punctata* и *D. smithii* var. *smithii* составляют соответственно 1.89 и 1.85, а средние значения плотности их популя-

ций различаются на 5 порядков. Все вышеизложенное дает основание для определения *N. sigma* var. *sigma*, *T. punctata* var. *punctata*, *D. smithii* var. *smithii* и *N. ramosissima* как видов-дискриминаторов комплексов С и А.

При рассмотрении структурно-таксономических различий между комплексами В и А обнаруживаем только два общих вида – *N. pennata* var. *pontica* и *Caloneis liber* (при 60 % уровне “отсечения” малозначимых видов). Коэффициент среднего различия также довольно высок – 64.19 %, что позволяет говорить о низкой степени сходства между этими комплексами. Наибольший относительный вклад в межкомплексное различие вносит *N. ramosissima* (5.94 % совокупного вклада всех видов, $d_i = 3.81$). Отметим, что относительные вклады нижеследующих видов равномерно снижаются от 5.07 до 3.46 % (до уровня седьмого по порядку вида), составляя в сумме примерно 30%. На первых пяти позициях находятся также *D. smithii* var. *smithii* ($d_i = 3.26$, $d_i(\%) = 5.07$ %), *Amphora coffeaeformis* (2.65 и 4.12 %), *Fallacia forcipata* (2.59 и 4.04 %) и *Lyrella abrupta* (2.33 и 3.63 %, соответственно). Наибольшее значение функции различия отмечено для *N. ramosissima* ($D = 1.95$), при том, что средняя численность популяции этого вида в рассматриваемых комплексах весьма близка: 41802 экз.·см² в комплексе В и 83778 экз.·см² в комплексе А, также как и у *Amphora coffeaeformis* – 41804 экз.·см² и 23337 экз.·см², соответственно.

Разница показателей плотности популяций *D. smithii* var. *smithii*, *T. punctata* var. *punctata*, *F. forcipata*, *L. abrupta* составляет 4 - 5 порядков, причем первые два вида были встречены в комплексе А единично, а два других вообще отсутствовали. Таким образом, видами-дискриминаторами комплексов В и А могут выступать *N. ramosissima*, *D. smithii* var. *smithii* и *A. coffeaeformis*, что подтверждается и наибо-

лее высокими значениями D – 1.95, 1.36 и 1.47 соответственно.

Итак, при анализе возможных комбинаций попарного сравнения между тремя рассматриваемыми комплексами было выделено 6 видов-дискриминаторов: *D. smithii* var. *smithii*, *N. sigma* var. *sigma*, *T. punctata* var. *punctata*, *N. ramosissima*, *C. scutellum* var. *scutellum* и *A. coffeaeformis*. Все они одновременно являются и видами-индикаторами выделенных таксоценологических комплексов диатомовых бентоса. Интересно отметить, что первые два вида (из 6 упомянутых) являются дискриминаторами в двух случаях из трех: *D. smithii* var. *smithii* – между комплексами А и С и между А и В; *N. sigma* var. *sigma* – между комплексами А и С и между В и С.

Таким образом, различия в структурной организации таксоценоза бентосных диатомовых при сравнении трех эколого-флористических комплексов могут быть обусловлены как присутствием на всех станциях изученной части акватории отдельных эврибионтных видов, так и наличием характерных видов-индикаторов с наиболее высокими показателями развития в пределах определенного комплекса. Основными абиотическими факторами, влияющими на особенности структуры диатомовых бентоса, являются уровни содержания токсических веществ в донных отложениях и глубина, с которой тесно связаны температура и интенсивность инсоляции.

Определение индикаторных видов при различной степени загрязнения донных отложений. Недостаточно разработанным остается процесс выявления индикаторных форм донных диатомовых, проявляющих разную толерантность по отношению к токсическим воздействиям, в первую очередь к присутствию в биотопе тяжелых металлов и ХОС [154, 220]. В результате сравнительного анализа данных, среди глубоководных станций полигона были выделены 2 группы (по три станции в каждой), наиболее отличающиеся между собой по

среднему уровню содержания в грунте всех десяти токсических веществ (максимальные значения в матрице ЭР). В группу 1 вошли условно «чистые» станции, в группу 2 – условно «загрязненные».

По уровню загрязнения грунтов тяжелыми металлами средние значения в группе 2 в 1.2 - 7.7 раз превышают соответствующие показатели для группы 1; по уровню накопления ХОС – в 7 - 10 раз. При сравнении средних значений показателей видового богатства установлено, что общее число видов, число массовых и редких видов, отмеченных на станциях группы 2, было выше, чем для станций группы 1: соответственно 106 и 92; 35 и 23; 71 и 69. Средние значения численности диатомовых на станциях «загрязненной» группы 2 составили 6.61×10^6 экз.·см⁻², что почти в 3 раза выше, чем на станциях группы 1 (2.62×10^6 экз.·см⁻²).

Расчеты коэффициента Спирмана (ρ_w) при сопоставлении биотической и абиотической матриц, включающих только выбранные 6 станций, показали наиболее высокую степень соответствия ($\rho_w = 0.69$) для комбинации следующих переменных: «медь + свинец + марганец + ГХЦГ». Можно считать, что влияние именно этих токсических веществ в основном и определило выявленные отличия в структуре таксоценов диатомовых при сравнении двух эколого-токсикологических групп станций.

Расчеты индекса многомерной дисперсии (ИМД) при сравнении «чистых» (группа 1) и «загрязненных» (группа 2) станций показали, что относительная дисперсия для группы 1 (0.67) была вдвое ниже, чем для группы 2 (1.34); значения ИМД составили 0.778. В целом, результаты анализа подтверждают правомерность разделения исследуемого множества станций на 2 группы по фактору загрязнения и свидетельствуют, что на станциях группы 2 отмечается достоверное возрастание

вариабельности структуры таксоценов в условиях усиленного воздействия токсикантов.

Анализ по выявлению дискриминаторных видов, вносящих наибольшее различие в структуру таксоценологических комплексов (группы 1 и 2) в условиях действия токсических веществ показал следующее: при уровне среднего различия между группами 42.6 % можно выделить 2 комплекса видов-индикаторов чистых/загрязненных биотопов, которые достигают преимущественного развития только на одной из двух групп станций.

Первый комплекс видов – это индикаторы «чистых» биотопов, широкое развитие которых наблюдается почти исключительно на станциях группы 1. Вторым комплексом – индикаторы «загрязненных» биотопов, способные достигать высокой численности на станциях группы 2. Списки таких индикаторных видов с учетом их относительного вклада в межкомплексное различие при сравнении двух групп станций представлены в табл. 5.28.

Несмотря на определенную приближенность результатов данного анализа, полученный список индикаторных видов в целом отражает тенденции изменения структуры комплексов диатомовых в условиях повышенного содержания тяжелых металлов и ХОС в донных отложениях. Уточнение списка индикаторных форм требует проведения более детального исследования с учетом более выраженной дифференциации станций по критерию «чистые - загрязненные» и с увеличением числа сравниваемых станций.

Все вышеприведенные результаты, полученные с применением алгоритмов многомерного статистического анализа, свидетельствуют о выраженном, но не всегда однозначном влиянии тяжелых металлов и ХОС на видовое богатство и структурные особенности таксоценов диатомовых бентоса в приустьевой акватории Севастопольской бухты.

Таблица 5.28. Виды, определяющие наибольшие отличия в структуре комплексов диатомовых на станциях с разным уровнем загрязнения грунтов токсикантами (малозначимые виды «отсечены» на уровне 70% общего вклада видов)

Table 5.28. Species contributing most to the differences in structure of diatom complexes at the stations with different level of toxicant pollution in sediments (the low-important species has been removed at the 70% cutoff level of overall species contribution)

Вид	Средняя численность (экз. • см ⁻²) в различных биотопах		<i>D</i>	<i>d_i</i> (%)
	Чистые	Загрязненные		
<i>Navicula palpebralis</i> var. <i>semitiplena</i>	139367	67	1.35	2.29
<i>N. palpebralis</i> var. <i>palpebralis</i>	139367	67	1.47	2.21
<i>Cocconeis euglipta</i>	69667	100	4.72	1.79
<i>Pleurosigma formosum</i>	69700	33	1.00	1.74
<i>Nitzschia reversa</i>	69667	33	0.91	1.39
<i>Licmophora gracilis</i>	0	69733	1.57	2.42
<i>Nitzschia dissipata</i>	0	69700	0.99	1.97
<i>Diploneis fusca</i>	100	139667	3.25	1.88
<i>Diploneis chersonensis</i>	0	69700	1.07	1.69
<i>Amphora acuta</i>	33	139700	1.06	1.67
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	67	69667	1.51	1.62
<i>Nitzschia vidovichii</i>	33	69667	0.82	1.60
<i>Tryblionella acuminata</i>	100	139367	1.32	1.55
<i>Pinnularia quadratarea</i>	100	279700	1.21	1.50
<i>Striatella unipunctata</i>	0	69667	0.66	1.49
<i>Diploneis smithii</i> var. <i>pumilla</i>	67	69733	0.87	1.43
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	100	209700	1.24	1.42
<i>Diploneis vacillans</i>	67	69700	1.13	1.41
<i>Thalassiosira parva</i>	0	69667	0.66	1.20
<i>Amphora obtusa</i>	0	69667	0.66	1.20

В пределах полигона выявлены 2 основных градиента в гиперпространстве абиотических переменных, связанные с изменением содержания тяжелых металлов (Pb, Cu, Mn, Cr и Ni) и ХОС (ДДТ и ПХБ) и определяющие, соответственно, 58 % и 23 % суммарной объясненной дисперсии всех переменных. В поле объединенных градиентов всех исследуемых токсических переменных выделены 3 группы станций. I – мелководная группа (глубина 0.5 м), которая характеризуется низким уровнем содержания большинства токсикантов (в 10 - 100 раз ниже), по сравнению с двумя другими группами станций. В группы II и III объединены глубоководные (глубина 14 - 32 м) станции, кото-

рые различаются между собой, в основном, по уровню содержания ХОС в донных осадках.

Видовое богатство и структура таксоцены диатомовых на полигоне подвержены колебаниям под влиянием ведущих абиотических факторов. В диапазоне глубин 0.5 – 32 м выделены и описаны 3 следующих таксоценологических комплекса: **A** (средняя глубина 0.5 м) – *Navicula ramosissima* + *N. pennata* var. *pontica*; **B** (средняя глубина 22.6 м) – *N. pennata* var. *pontica*; **C** (средняя глубина 17.0 м) – *Nitzschia sigma* var. *sigma* + *Cocconeis scutellum* var. *scutellum*. Относительный вклад указанных видов во внутриклеточное сходство составляет 8 - 19 %. Выделенные комплексы

видов формируются в различных экологических условиях, где ведущими факторами выступают глубина, уровень и амплитуда изменения содержания в грунтах тяжелых металлов и ХОС. Между комплексами установлены достоверные отличия значений показателей видового богатства и численности диатомовых водорослей: минимальные показатели отмечены для комплекса А, максимальные – для комплекса С.

Сравнительная оценка коэффициента ранговой корреляции Спирмана (ρ_w) установила, что наибольшее влияние на структуру таксоцены диатомовых бентоса оказывает сочетание следующих переменных: «Глубина + Свинец + Марганец + Медь + ДДТ», для которых отмечена наиболее высокая степень соответствия ($\rho_w = 0.73 - 0.75$) биотической и абиотической матриц сходства станций. В пределах только глубоководной части полигона изменения структуры таксоцены в наибольшей степени обусловлены влиянием следующей комбинации факторов: «Глубина + Свинец + Марганец + ДДТ» ($\rho_w = 0.49$), а при рассмотрении только прибрежной части – совместным действием ХОС (ДДТ + ГХЦГ + ПХБ) и меди ($\rho_w = 0.33$).

Выделены 6 видов-дискриминаторов, вносящих наибольший вклад в структурно-таксоценологические различия между комплексами: *Diploneis smithii* var. *smithii*, *Nitzschia sigma* var. *sigma*, *Tryblionella punctata* var. *punctata*, *Navicula ramosissima*, *Cocconeis scutellum* var. *scutellum* и *Amphora coffeaeformis*. Все эти виды одновременно являются и видами-индикаторами в выделенных таксоценологических комплексах.

Сравнительный анализ двух условных групп станций, наиболее различающихся по уровню всех токсикантов, показал, что видовое богатство, число массовых видов и средние значения общей численности диатомовых в биотопах с повышенным уровнем токсикан-

тов оказываются выше, чем при более низком уровне загрязнений. Отмечен эффект достоверного возрастания варибельности видовой структуры таксоцены диатомовых в условиях повышенного содержания токсикантов.

Выявлены виды, определяющие наибольшие отличия в структуре комплексов в пределах групп станций с разным уровнем загрязнения грунтов токсикантами. К видам-«индикаторам» биотопов с пониженным уровнем загрязнений отнесены *Navicula palpebralis* var. *semitiplena*, *N. palpebralis* var. *palpebralis*, *Cocconeis euglipta*, *Pleurosigma formosum* и *Nitzschia reversa*. Индикаторами более загрязненных местообитаний являются *Licmophora gracilis*, *Nitzschia dissipata*, *Diploneis fusca*, *D. chersonensis*, *Amphora acuta*, *Coscinodiscus radiatus*, *Nitzschia vidovichii*, *Pinnularia quadratarea*, *Striatella unipunctata*, *Diploneis smithii* var. *pumilla* и *Rhabdonema adriaticum*.

5.4.3. Морфологические аномалии свободноживущих нематод как показатель состояния среды. В настоящее время практически любой водоем подвержен антропогенному воздействию. Степень техногенной нагрузки на прибрежную зону Черного моря, в первую очередь, определяется объемом поступающих неочищенных вод с сельскохозяйственных угодий и из ливневой канализации, сточными водами от промышленных предприятий, морским транспортом и использованием бухт в качестве военных баз. В последние десятилетия глобальный размах получило загрязнение нефтью, нефтепродуктами и тяжелыми металлами.

Бентосные организмы – обитатели сравнительно константных условий являются непрерывными мониторами качества окружающей среды. Они суммируют эффекты комплекса сложно регистрируемых химическими методами поллютантов, аккумулированных донными осадками, и определенным образом реагируют на изменения жизненных условий.

Реакция на негативное комбинированное воздействие загрязняющих веществ и отдельных химических элементов может проявляться в нарушении структуры донных сообществ, исчезновении видов, угнетении продукционных процессов, появлении различного рода аномалий [160, 170].

Мейобентос – совокупность животных, размером 0.1 - 2.0 мм, постоянный компонент донных сообществ. Мейофауна участвует в минерализации органических веществ донных отложений, способствуя формированию биологического режима водоема, и, в силу своих биологических особенностей, чутко реагирует на изменения условий в среде обитания.

При оценке водной среды используют различные показатели, разработанные на основе таксономического разнообразия и количественных характеристик донных сообществ, наличия или отсутствия индикаторных видов. В частности, предложено определять количественное соотношение свободноживущих нематод и копепод для оценки воздействия загрязнений на донные сообщества [294, 295, 306, 270]. Нематоды и гарпактикоиды - доминирующие группы в мейобентосе. Они присутствуют на всех типах донных субстратов, а сохранность их формы тела при фиксации позволяет без особых трудностей использовать их таксономические характеристики. В большинстве работ, рассматривающих загрязнение и мейофауну, для оценки качества морской среды рассматриваются именно эти две группы мейобентоса. Однако, как показали исследования [199], такой подход для экспертной оценки качества донных осадков Черного моря весьма ограничен.

Обобщенный анализ результатов исследований влияния поллютантов на мейофауну, представленных более чем в 200 работах [253], позволил сгруппировать методы, применяемые при оценке антропогенного пресса на мейофауну, в три направления: 1 -

исследование в природных условиях; 2 - лабораторное тестирование; 3 - наблюдение в мезокосмах.

Однако, в связи с тем, что определение степени воздействия даже одних и тех же загрязняющих веществ на мейофауну проводится с использованием различных методик (природный, лабораторный анализ, разное время экспозиции и пр.), результаты, получаемые исследователями, не всегда согласуются. К примеру, присутствие органического загрязнения, согласно одним работам, вызывает возрастание численности крупных таксонов, тогда как по другим – уменьшение, к тому же сопровождающееся сокращением видового разнообразия.

Результаты исследования влияния нефтепродуктов на мейофауну указывают на меньшую токсичность сырой нефти, чем очищенной. Сырое нефтяное топливо и диспергенты нефти в меньших концентрациях токсичнее для мейофауны при лабораторном тестировании и в мезокосмах, чем в море [253].

Оценка экспресс-методами воздействия металлов на мейофауну также неоднозначна. Отмечено, что показатели плотности поселений и разнообразия мейофауны близки для морских акваторий, загрязненных металлами, и чистых зон [253]. Анализ генетических адаптаций водных организмов различных систематических групп от бактерий до рыб [278] свидетельствует о повышенной резистентности некоторых организмов к загрязнению тяжелыми металлами (Zn, Cd, Cu, Co, Cr, Hg). Однако причины такого явления не всегда очевидны.

Длительное воздействие тяжелых металлов может привести к физиологической акклимации или к изменениям в поведении животных, обусловить естественный отбор особей с повышенной устойчивостью, ведущей к генетической адаптации, которая будет передаваться по наследству [20].

Тенденция к возрастанию резистентности к определенным тяжелым металлам в среде обитания отмечена у водорослей, полихет, олигохет, моллюсков, ракообразных. Причем это свойство сохраняется организмами в контрольных условиях в нескольких генерациях. Результаты экспериментального изучения влияния на мейофауну донных осадков [245], содержащих многоядерные ароматические гидрокарбонаты, обнаружили подобную закономерность.

Для контроля состояния сообществ мейофауны в загрязненных местах обитания предлагается использовать четыре крупных подхода: 1) изучение плотности поселения крупных таксонов, 2) изучение разнообразия, 3) определение видового состава, 4) выявление видов-индикаторов [287]. Но для каждой контролируемой экосистемы важно научиться выявлять виды, которые в первую очередь реагируют на изменения уровня загрязнения среды. Реакция биоты на воздействие токсикантов, в том числе и на тяжелые металлы, определяется методами биомониторинга, основу которого составляют экотоксикологический, физиологический, биохимический и генетический мониторинг [18, 20].

И все же пока нет единых общепринятых критериев, позволяющих оценивать реальное состояние акваторий. Таким образом, в решении проблемы загрязнения окружающей среды значительную актуальность сохраняет поиск унифицированных биологических показателей для оценки качества донных осадков прибрежной зоны, подвергающейся значительной нагрузке.

Поскольку свободноживущие нематоды – обитатели грунтов, они в течение всего жизненного цикла непрерывно испытывают воздействие как отдельных загрязнителей, аккумулярованных донными осадками, так и образующихся в среде обитания их соединений. Растворенные формы поллютантов ус-

ваиваются нематодами непосредственно из поровой воды через покровы тела, а вещества в форме взвешенных частиц и коллоидов поступают в организм в процессе выедания детрита, продуктов жизнедеятельности других организмов (фекалий, псевдофекалий) через пищеварительный тракт, где происходит их усвоение или частичная детоксикация, с последующим депонированием в теле особи.

Результаты предшествующих исследований [106] показали, что устойчивыми видами нематод по отношению к загрязнению хлороформрастворимыми битумоидами в Черном море являются эврибионтные *Metoncholaimus demani* (Strassen, 1894) и *Sabatieria pulchra* (Schneid., 1906). Эти виды резистентны к содержанию нефтепродуктов в среде обитания до 5г/100г осадка. Два другие, *Terschellingia longicaudata* de Man, 1907 и *Theristus sabulicola* (Fil., 1918) в меньшей степени, но также адаптируются к подобным жизненным условиям.

Первые данные о морфологических нарушениях в развитии черноморских нематод получены в 1988 – 1989 гг. при изучении популяций *T. longicaudata* с болгарского шельфа [191]. С этого времени тератологические исследования черноморских нематод проводятся нами постоянно, что позволило установить однотипное аномальное развитие некоторых видов нематод в прибрежных зонах Черного моря, хронически испытывающих повышенную техногенную нагрузку.

У нематод рода *Terschellingia* амфиды, обычно лежащие на латеральной линии, по форме представляют круг с более или менее тонкими стенками. Для *T. longicaudata* характерно латеральное положение амфидов у переднего края головы. Их диаметр (6 – 7 мкм) составляет 33 – 35 % соответствующего диаметра головы (рис. 5.32 А, В). Перечисленные характеристики амфидов входят в ряд основных признаков вида.

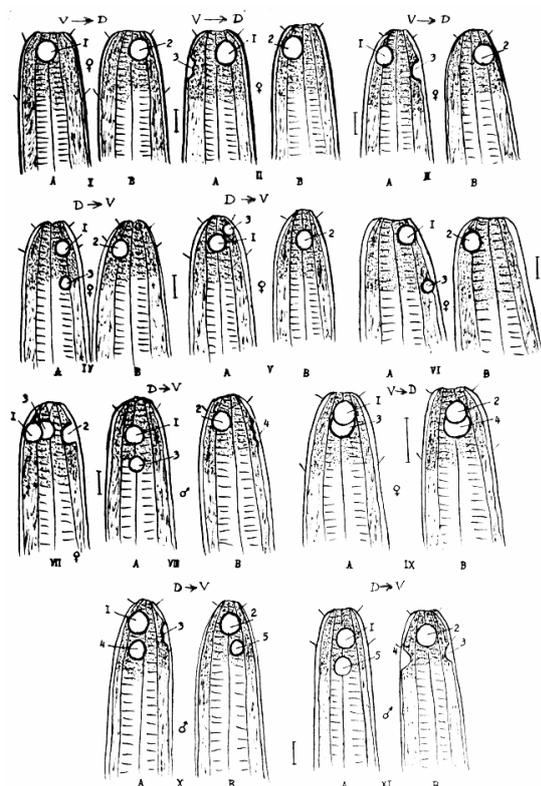


Рис. 5.32. Изменчивость числа и локализации амфидов *T. longicaudata* в районе болгарского шельфа: I – в норме, II – XI – отклонения от нормы (1 – 5 – порядковый номер амфида у особи)

Fig. 5.32. Changeability of number and localization of amphids for *T. longicaudata* on the Burgarian shelf: I – to be normal, II – XI – deviation from the norm (1 – 5 – sequence number of an amphid for specimen)

На болгарском шельфе одна из популяций *T. longicaudata*, в состав которой входили аномальные особи, населяла биотоп алевроитового ила с примесью фазеолиновой ракушки (глубина 77 м). В целом фауна нематод на данной глубине насчитывала 42 вида, доминировал *T. longicaudata*. Особи, относящиеся к другим видам таксоцена, никаких морфологических отклонений не имели, в то время как популяция *T. longicaudata* на 33 % состояла из аномальных особей только по признаку числа амфидов, отклоняющегося от нормы. С учетом топографических нарушений (локализация амфидов по отношению к оси симметрии и

переднему краю тела), такие особи составляли 50 % от числа нормальных особей. Аномальность *T. longicaudata* в Черном море проявилась в количестве амфидов, их компановке и локализации отличных от нормы. Нарушение топографии амфидов по отношению к переднему краю головы и к оси симметрии было представлено 11 вариантами (рис.5.32). При этом нарушения в формировании амфидов зарегистрированы как у половозрелых самок и самцов, так и у ювенильных особей. Число амфидов у вида варьировало от 2 (в норме) до 5 [191].

В целом нематоды морфологически очень изменчивы. Особи одного вида из разных популяций по ряду признаков могут существенно различаться между собой. Наиболее вариабельны абсолютные размеры тела. Однако, особенность положения, форма, размеры и симметрия ямки (fovea) амфидов – видоспецифичные признаки.

Регистрация широкого спектра нарушений в строении амфида указанного вида в условиях повышенного антропогенного загрязнения на болгарском шельфе определила необходимость специальных исследований изменчивости хеморецепторного органа нематод Черного моря, населяющих различные акватории с повышенным техногенным прессом.

Тератологическими исследованиями нематод нами охвачены район г. Севастополя (бухты Инкерман и Балаклавская), лиман Донузлав, а также район с метановыми газовыми сипами юго-западнее п-ова Крыма. В результате в прибрежных акваториях Крыма с высокой техногенной нагрузкой выявлены аналогичные нарушения в развитии амфидов еще у 7 видов нематод. Установлен и более широкий спектр аномалий.

Как отмечено выше, в лимане Донузлав обитает богатый мейобентос, представленный 13 крупными таксонами. Фауна свободноживущих нематод характеризуется

видовым богатством, но на некоторых станциях центральной части залива в ее составе регистрировались тератные особи. Очевидно, это негативный результат сброса неочищенных вод с сельскохозяйственных территорий и пос. Мирный, а также использования акватории лимана в качестве стоянки флота.

В отличие от болгарского шельфа, здесь уродливые особи обнаружены в популяциях шести видов нематод, в том числе *T. longicaudata* (табл. 5.29).

Нарушения в развитии амфидов в основном представлены вариантами, описанными для болгарского шельфа. Но особо следует выделить аномалии у *A. setosus* и *P. quadristica* (рис. 5.33). Одна из особей вида *A. setosus* имеет один амфид видоспецифичной формы, другой недоразвит и имеет форму небольшого овала. У самца *P. quadristica* один амфид – видоспецифичен, а другой имеет форму, не характерную для соответствующего рода.

Таблица 5.29. Соотношение аномальных и нормальных особей в популяциях некоторых видов нематод лимана Донузлав

Table 5.29. Ratio between normal and abnormal specimens in populations of some nematode species in the Donuzlav Bay

В и д	Амфиды (количество)	Ст..8А		Ст..11		Ст.13		Ст.17	
		экз./м ²	%	экз/м ²	%	экз/м ²	%	экз/м ²	%
<i>Metalinhomoeus zosterae</i>	2	552	50	-	-	-	-	-	-
	4	552	50	-	-	-	-	-	-
<i>Terschellingia longicaudata</i>	2	11040	95	-	-	-	-	12144	92
	3 - 4	552	5	-	-	-	-	1104	8
<i>Halichoanolaimus dolichurus</i>	2	1656	75	-	-	-	-	-	-
	4	552	25	-	-	-	-	-	-
<i>Axonolaimus setosus</i>	2	-	-	13248	86	-	-	-	-
	4	-	-	2208	14	-	-	-	-
<i>Parodontophora quadristica</i>	2 измененные	-	-	552	100	-	-	-	-
<i>Microilaimus</i> sp.1	2	-	-	-	-	18768	97	-	-
	4	-	-	-	-	552	3	-	-

Севастопольская бухта представляет собой глубоко врезаемый в сушу залив длиной около 10 км и шириной до 1 км. В верхней части бухты (район Инкермана) сложились условия для накопления донных отложений и связанных с ними различных загрязняющих веществ – пестицидов, нефтепродуктов, тяжелых металлов. Мейобентос б. Инкерман представлен фораминиферами, нематодами, киноринхами, полихетами, турбелляриями, гарпактикоидами, остракодами и моллюсками. Плотность поселения по станциям изменяется от 30 до 765.3 тыс. экз·м⁻², биомасса - 13.3 – 331.8 мг·м⁻². В популяции *T. longicaudata* на аномальные особи приходится 1.3 – 1.5 %.

Число амфидов у данного вида варьирует от одного до 4-х.

В Балаклавской бухте содержание нефтеуглеводородов на порядок выше фонового уровня, а максимальные величины превышают допустимые нормы в десятки раз. Локально отмечается в высоких концентрациях содержание тяжелых металлов (Cd, Pb, Cu). Несмотря на высокий уровень антропогенного загрязнения, мейофауна в бухте Балаклавская включает нематод, полихет, турбеллярий, гарпактикоид, остракод, двустворчатых моллюсков и клещей. Плотность поселения мейобентоса изменяется в пределах 26 тыс. – 1.014 тыс. экз·м⁻², биомасса 129.24 – 3522.8 мг·м⁻².

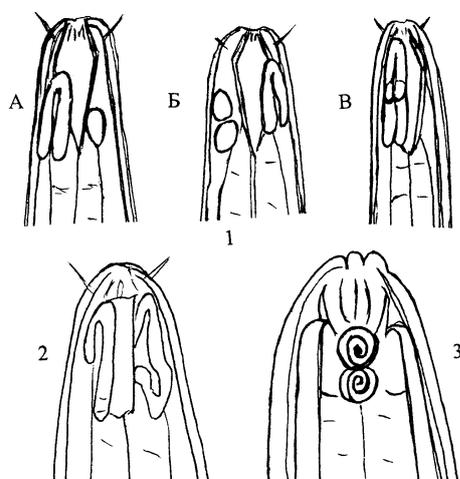


Рис. 5.33. Изменчивость амфидов у некоторых видов нематод крымского побережья. 1 - *Axonolaimus setosus*, 2 - *Parodontophora quadristicha*, 3 - *Hali-choanolaimus dolichurus*

Fig. 5.33. Changeability of amphids for some nematode species of the Crimean coast: 1 - *Axonolaimus setosus*, 2 - *Parodontophora quadristicha*, 3 - *Hali-choanolaimus dolichurus*

Доминируют свободноживущие нематоды, второе место по количественным показателям занимают гарпактикоиды. Остальные группы встречаются локально и имеют небольшую плотность поселения.

В составе фауны нематод отмечены 4 вида с проявлением нарушений в развитии амфидов (табл. 5.30). Причем, в Балаклавской бухте аномалиям подвержены те же виды, что и в акваториях болгарского шельфа и лимана Донузлав.

Очевидно, однотипные нарушения жизненно важного органа у одних и тех же видов нематод – результат хромосомного мутагенеза. К сожалению, пока неизвестно какие вещества вызывают эти мутации. Мы можем говорить лишь о воздействии на нематод многокомпонентного химического загрязнения и о неблагоприятии среды их обитания. Если на болгарском шельфе отмечено нарушение развития амфида только у одного вида, то данные по другим регионам свидетельствуют о подобных уродствах уже у 9 широко распространенных видов черноморских нематод. Описанные нарушения в развитии амфидов у нематод в районе болгарского шельфа не за-

трагивали форму амфидов, тогда как у нематод из Севастопольских бухт и лимана Донузлав обнаружены кардинальные изменения видоспецифичной формы органа.

Большое видовое богатство фауны нематод и высокая плотность поселений в присипинговых местообитаниях Черного моря предполагает благоприятную среду обитания и отсутствие влияния метановых газовыделений на биоту. Однако на некоторых станциях этой зоны нами обнаружены два типа нарушений в строении нематод: проявление описанной выше аномальности амфидов и приобретение четковидности из-за многочисленных в теле крупных полостей “вакуолей” (возможно, газовых). Следует отметить, что в литературе отсутствуют сведения о подобных аномалиях гидробионтов в присипинговых местообитаниях.

В табл. 5.31 показано соотношение особей ряда видов нематод с явными нарушениями амфидов и без них на некоторых станциях сипингового района в Черном море. Отметим, что характер аномалий амфидов нематод в районе метановых выделений такой же, как и в зонах с высокой техногенной нагрузкой.

Бентос

Таблица 5.30. Изменчивость числа амфидов у некоторых видов нематод бухты Балаклавская

Table 5.30. Changeability of amphids number for some nematode species in the Balaklava Bay

Виды	Амфиды число	Ст. 1		Ст. 2		Ст. 3		Ст. 4		Ст. 5	
		экз./м ²	%	экз./м ²	%						
Август, 1992											
<i>Terschellingia</i>	1	-	-	-	-	-	-	552	0.6	-	-
<i>longicaudata</i>	2	-	-	-	-	-	-	86664	99.4	-	-
<i>Eleuterolaimus</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	4968	90
<i>longus</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	552	10
Ноябрь, 1992											
<i>T. longicaudata</i>	1	-	-	-	-	-	-	552	1.2	-	-
	2	-	-	34776	96.9	19872	97.3	44160	98.8	-	-
	4	-	-	1104	3.1	552	2.7	-	-	-	-
<i>Axonolaimus</i>	1	-	-	-	-	-	-	552	6.7	-	-
<i>setosus</i>	2	-	-	-	-	4416	88.9	7176	86.6	-	-
	2 изменен.	-	-	-	-	552	11.1	552	6.7	-	-
<i>Sabatieria pulchra</i>	2	33120	98.4	61824	97.4	-	-	-	-	-	-
	3	552	1.6	1656	2.6	-	-	-	-	-	-
Май, 1993											
<i>A. setosus</i>	2 изменен.	-	-	-	-	-	-	552	12.5	-	-
	2	-	-	-	-	-	-	3864	87.5	-	-

Таблица 5.31. Соотношение аномальных и нормальных особей в популяциях нематод в условиях поступления метана (юго-запад Крыма)

Tabl 5.31. Ratio between normal and abnormal specimens in populations of some nematodes under methane impact (SW Crimea)

В и д	Число амфидов	Ст.5223		Ст.5198		Ст.5212		Ст.5210	
		экз./м ²	%	экз./м ²	%	экз./м ²	%	экз./м ²	%
<i>Sabatieria pulchra</i>	2	2208	80						
	4	552	20						
<i>S. abyssalis</i>	2	5520	91						
	4	552	9						
<i>S. longicaudata</i>	2	2208	80						
	4	552	20						
<i>Halichoanolaimus dolichurus</i>	2	1656	50			-	-		
	4	1656	50			1104	100		
<i>Axonolaimus setosus</i>	2							-	-
	4							552	100
<i>Terschellingia longicaudata</i>	2	7176	93						
	3	552	7						
<i>Paracanthochus caecus</i>	2	1656	75						
	3	552	25						
<i>Desmodora conica</i>	2							1104	75
	4							552	25
<i>Araeolaimus sp.1</i>	2			-	-				
	4			552	100				

Таким образом, спектр аномалий амфидов у черноморских нематод следующий: 1) количество амфидов может быть 1 – 5 вместо

двух – в норме; 2) особь может иметь два амфиды, но разной формы; 3) один из двух амфидов у особи может быть недоразвит; 4) один из

амфидов может быть расчленен на части; 5) расположение амфидов по отношению к переднему краю и оси симметрии тела нарушено.

Литература по тератологии свободноживущих нематод других водоемов невелика, но, вместе с тем, отражает разнообразие возможных отклонений от нормы. Большая часть зарегистрированных аномалий у нематод касается половой системы [11, 12, 54, 210, 211, 288, 305].

Только в двух работах отмечается четырехамфидность нематод [212, 254]. У *Achromadora terricola* присутствовали две пары полноценных спиральных амфидов, одна под другой. У представителя рода *Pseudochromadora* на головном конце описаны 4 крупных хитинизированных круга. Два из них, латеральные, принимались за амфиды, два медиальных – за нечто иное. Все перечисленные факты аномального развития нематод единичны.

Исходя из полученных результатов, можно предположить, что наличие локальных зон экстремальных условий в среде обитания обусловили нарушение процессов формирования боковых органов в онтогенезе. Если интенсивность воздействия окружающей среды, вызвавшей подобные явления, будет достаточно большой и длительной, то в процессе естественного отбора генотипический состав популяции может пойти по пути полимеризации или олигомеризации.

Описанный выше характер нарушений в развитии нематод Черного моря, очевидно, можно рассматривать как результат мутагенного воздействия токсикантов, среди которых особо негативную роль играют тяжелые металлы. Изменчивость хеморецепторных орга-

нов, по-видимому, способна определять адаптивные различия особей популяции. Возникшие отклонения свидетельствуют о пластичности вида и, возможно, о появлении модификаций. Но для выяснения эволюционной перспективности или не перспективности этих различий при видообразовании требуются дальнейшие исследования.

Пока не установлено, какие из химических соединений антропогенного происхождения оказывают повреждающее действие на нематодофауну, но связь с токсичностью донных осадков несомненна. Очевидно, высачивание метана также обладает тератогенным эффектом в определенные периоды онтогенетического развития донных гидробионтов.

Следовательно, можно сделать заключение, что высокий уровень техногенного загрязнения донных осадков не только вызывает изменения не только в структуре сообществ и популяций, но и приводит к существенным нарушениям на организменном уровне.

Регистрация в Черном море однотипных нарушений в развитии боковых органов у нескольких видов нематод, являющихся общими для различных экологически неблагоприятных регионов (Варненский залив, лиман Донузлав, устье Дуная, бухты Севастополя, порты Турции) позволяет рекомендовать их как природные тест-объекты, откликающиеся на техногенное загрязнение несвойственной для организма перестройкой хеморецепторного органа. При этом можно использовать лишь один тест-параметр: отсутствие или наличие нарушений в развитии хеморецепторного органа нематод - амфида.

5.5. Рекомендации по сохранению биологического разнообразия прибрежных акваторий Крыма

Выше приведено систематизированное изложение результатов выполненных в последние годы исследований по морскому биоразнообразию бентоса. Прежде всего, необходимо выделить материалы по общему таксономическому и видовому богатству изученных групп макрозообентоса (см. разд. 5.1). Эти данные особенно ценны тем, что их можно сравнить с аналогичными материалами предыдущих десятилетий, что и было сделано. Такое сравнение позволило однозначно оценить общее состояние основных донных экосистем рыхлых грунтов открытого шельфа как удовлетворительное, поскольку показатели таксономического богатства во всех исследованных районах оказались не хуже, чем были в 1960-70е гг. и в более ранние годы.

Полученные материалы по биоразнообразию мейобентоса (см. разд. 5.2) и микрофитобентоса (см. разд. 5.3), а также результаты количественных оценок с помощью индексов могут оказаться полезными при дальнейших работах по мониторингу биоразнообразия. Кроме того, они дают возможность представить достаточно полную картину общего разнообразия донных сообществ, начиная от мельчайших одноклеточных организмов и до наиболее крупных животных. Лимитирующим фактором является отсутствие специалистов по некоторым группам.

В данной работе не ставилась цель дать обзор имеющихся результатов обследования акваторий с явными антропогенными нарушениями экологического состояния абиотической среды и донных сообществ. Влияние антропогенных факторов обсуждено только на отдельных примерах и для малого числа полигонов (разд. 5.4). Фактически те или иные нарушения и отклонения в характере донных сообществ, в том числе существенные, описа-

ны в работах отдела и института для многих портовых акваторий, мест дампинга грунтов, донных тралений и добычи песка, участков, находящихся под влиянием создаваемых гидросооружений, в зонах факелов выпуска сточных вод, мест аварий судов.

Учитывая эти сведения, нужно подчеркнуть, что общее удовлетворительное состояние сообществ бентали крымских акваторий сочетается с многочисленными локальными нарушениями в наиболее эксплуатируемых человеком точках, обычно вблизи берега, в бухтах и портах.

Заметных по биологическим показателям признаков влияния трансграничного переноса загрязнений на биоту рыхлых грунтов не обнаружено, хотя на скалистой верхней сублиторали описано обеднение фауны, в том числе населения зарослей цистозеры [124]. Среди самих макрофитов известна и показана для разных участков крымского побережья тенденция смены доминирующих в норме бурых водорослей зелеными, при достижении определенной стадии эвтрофикации. Эта тенденция, к счастью, обратима, и на рубеже веков обнаружены признаки некоторого улучшения состояния фитоценозов цистозеры.

Для сообществ рыхлых грунтов явлением, имеющим явно не локальный характер, стало часто регистрируемое усиление количественного развития популяций двустворчатого моллюска хамелеи ([168, 297], подразделы 5.1.4 и 5.1.5). Оно отмечено у всех берегов Крыма и у Кавказа. Поскольку в некоторых сообществах это явление связывают с эвтрофикацией соответствующих горизонтов бентали, возникает вопрос, не является ли усиленное развитие хамелеи признаком тотальной, трансграничной эвтрофикации шельфовых придонных вод. Исследования ближайших лет долж-

ны ответить на этот тревожный вопрос. Требуют детализации сведения о смещении границ обитания и изменения обилия массовых двусторчатых моллюсков фазеолины и иловой мидии.

Специфика Крыма и его морских прибрежных вод, все шире используемых для целей рекреации и, вместе с тем, сохранивших достаточно высокое биоразнообразие, требует принятия повышенных требований к защите от техногенного и других антропогенных воздействий. В этом отношении на пользу природным экосистемам пошла определенная демилитаризация Крыма, а также вынужденное сворачивание крупного промышленного производства и объемов использования удобрений и гербицидов в сельском хозяйстве. Прибрежные морские экосистемы сразу откликнулись на временную передышку заметными позитивными сдвигами.

Наращивание нагрузки на морские экосистемы, если оно будет действительно необходимо в дальнейшем, должно учитывать приоритет стратегии сохранения морских экологических и рекреационных ресурсов в интересах туризма, должно производиться в максимально щадящем режиме, при постоянном контроле биологов и экологов.

Стратегия устойчивого развития для крымских акваторий должна предусматривать нанесение ущерба донным экосистемам на как можно меньшей площади, в течение наименьшего из возможных периодов времени, при наименьшей вероятности случайного расширения зоны поражения или разноса загрязнения. Локальных “нагруженных точек” должно быть как можно меньше, а элементов мониторинга в каждой точке - как можно больше.

Большое значение должно получить дальнейшее развитие заповедного дела - расширение сети заповедников, заказников, национальных парков, законодательное и финансовое обеспечение их работы. Конкретные рекомендации по заповеданию для крымских прибрежных акваторий даны А. Н. Петровым [290].

Серьезный вызов черноморским экосистемам сделан в связи с планируемым наращиванием интенсивности перевозок нефти по трассе Грузия - Украина. В интересах Крыма добиваться максимального удаления предписываемых или рекомендуемых маршрутов от берегов полуострова и организации специальной службы по защите крымских берегов от загрязнения в случае аварий.

При этом приведенные в настоящей работе сведения о видовом богатстве макрозообентоса в разных районах вдоль побережья могут быть положены в основу при разработке документации на основе ГИС-технологий.

Целесообразно детализировать и шире использовать примененный в разных разделах данной работы опыт использования схемы районирования крымских акваторий, предложенной В. А. Водяницким [28]. На картах, в частности, должны быть обозначены участки, наиболее ценные экологически и подлежащие первоочередной защите. Эти же карты можно использовать при решении вопросов передачи участков акваторий в аренду, при подсчете ущербов и платежей и т. д.

1. *Аникеева О. В.* Распределение фораминифер в Севастопольской бухте (Черное море) / Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация: матер. юбил. науч. конф. (28 марта – 1 апреля 2003 г.). – Одесса, 2003. – С. 9.
2. *Анистратенко В. В., Стадниченко А. П.* Моллюски. Литторинообразные, рессонообразные / Фауна Украины. – **29**, вып. 1, кн. 2. Киев: Наук. думка, 1994. 175 с.
3. *Анистратенко В. В., Старобогатов Я. И.* Моллюски родов *Tritia* и *Cyclope* (Gastropoda, Vesciniformes, Nassariidae) Черного и Азовского морей // Вест. зоол. – 1999. – **33** (1 – 2). – С. 23 – 33.
4. *Анистратенко О. Ю., Старобогатов Я. И., Анистратенко В. В.* Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) Азово-Черноморского бассейна // Вест. зоол. – 1999. – **33** (3). – С. 11 – 19.
5. *Анистратенко В. В., Анистратенко О. Ю.* Класс Панцирные или Хитоны. Класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectibranchia / Фауна Украины. Моллюски. – **29**, вып. 1, книга 1. – Киев: Вилес, 2001. – 240 с.
6. *Апостолов А. М., Маринов Т. М.* Soropoda, Naeracticoida (морски харпактикоиди) / Фауна Болгарии **1**. – София: Изд-во Болгар. АН, 1988. – 384 с.
7. *Арнольди Л. В.* Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. – 1941. – **7**, – вып. 2. – С. 94 – 113.
8. *Арнольди Л. В.* Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Тр. Севаст. биол. ст. – 1949. – **7**. – С. 127 – 192.
9. *Баранова З. И., Савельева Т. С.* Echinodermata // Определитель фауны Черного и Азовского морей. – **3**. – Киев: Наук. Думка, 1972. – С. 271 – 291., С. 315.
10. *Бекман М. Ю.* Материалы для количественной характеристики донной фауны Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1952. – **12**. – С. 50 – 67.
11. *Белогуров О. И.* Организация, эволюция, систематика онхоляймин (Nematoda: Enoplida: Oncholaimina) и некоторые общие вопросы морфологии нематод: автореф. дис... докт. биол. наук. – Владивосток, 1982. – 48с.
12. *Белогуров О. И., Белогурова Л. С.* О морфологических аномалиях (уродствах) у нематод и их возможном эволюционном значении // Зоол. журн. – 1979. – **58**, №. II. – С. 1730 – 1733.
13. *Бодяну Н.* Микрофитобентос / Основы биологической продуктивности Черного моря. – К., 1979. – С. 109 – 122.
14. *Болтачева Н. А., Колесникова Е. А., Ревков Н. К.* Фауна макрозообентоса лимана Донузлав (Черное море) // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 10 – 15.
15. *Брайко В. Д.* Мшанки Черного моря // Тр. Севаст. биол. ст. – 1960. – **13**. – С. 128 – 154.
16. *Брайко В. Д.* Мшанки / Фауна Украины. – **24**, вып. 1. – Киев: Наук. думка, 1983. – 120 с.
17. *Брайко В. Д.* Обрастание в Черном море. – Киев: Наук. думка, 1985. – 123 с.
18. *Брень Н. В.* Использование беспозвоночных для мониторинга загрязнения водных экосистем тяжелыми металлами (Обзор) // Гидробиол. журн. – 1999. – **35**, № 4. – С. 75 – 88.
19. *Бульчева А. И.* Морские блохи морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda – Talitroidea) / Определитель по фауне СССР. – М. - Л.: АН СССР, 1957. **65**. – 185 с.
20. *Бурдин К. С.* Основы биологического мониторинга. – М.: МГУ, 1985. – 158 с.
21. *Бухтиярова Л. Н.* Vascillariophyta // Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С. П. Вассера, П. М. Царенко // Альгология. – 2000. – **10**, № 4. – С. 93 – 136.
22. *Бэческу М.* Отряд мизиды – Mysidacea / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев, 1969. – **2**. – С. 363–380.
23. *Бэческу М.* Отряд кумовые – Cumacea / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев, 1969. – **2**. – С. 381 – 402.
24. *Бэческу М.* Класс пантоподы, или морские пауки – Pantopoda / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1972. – **3**. – С. 32 – 40.
25. *Валовая Н. А., Заика В. Е., Мазлумян С. А.* и др. Использование бентоса для оценки состояния

- экосистемы Черного моря. / Проблемы фоновое мониторинга состояния природной среды: Итоги сотрудничества стран-членов СЭВ по проблеме "Глобальная система мониторинга окружающей среды". – Л., 1990. – Вып. 8. – С. 183 – 185.
26. *Вассер С. П., Бухтиярова Л. М.* Прісноводні діатомові водорости (Bacillariophyta) Ялтинського та Карадазького заповідників // Укр. Ботан. журн. – 1990. – **47**. – № 6. – С. 28 – 30.
 27. *Виноградов К. А., Лосовская Г. В.* Класс многощетинковые черви – Polychaeta / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1968. – **1** – С. 251 – 359.
 28. *Водяницкий В. А.* О естественноисторическом районировании Чёрного моря и, в частности, у берегов Крыма // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1949. – **7**. – С. 249 – 255.
 29. *Воробьева Л. В.* Мейобентос украинского шельфа Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1999. – 300 с.
 30. *Воробьева Л. В., Синегуб И. А.* Макро- и мейобентос опресненных районов северо-западной части Черного моря. – Одесса, 1989. – 19 с. – Деп. ВИНТИ, № 739 – В902.
 31. *Воробьева Л. В., Синегуб И. А., Кулакова И. И.* Современное состояние макро- и мейобентоса Сухого лимана северного Причерноморья в условиях антропогенного воздействия // Ин-т биологии юж. Морей НАН Украины, Одес. Фил. – Одесса, 1994. – 18 с. – Деп. ВИНТИ 08.12.1994, № 2840 – В94.
 32. *Вылканов А., Маринов Т.* Беспозвоночные животные / Черное море. Сборник. – Л.: Гидрометеоиздат, 1983. – С. 114 – 132.
 33. Выработка приоритетов: новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму / Результаты программы «Оценка необходимости сохранения биоразнообразия в Крыму», осуществленной при содействии Программы поддержки биоразнообразия BSP. – Вашингтон, США: BSP, 1999. – 257 с.
 34. *Гальцова В. В.* Мейобентос в морских экосистемах на примере свободноживущих нематод. – Л.: ЗИН АН СССР, 1991. – 240 с.
 35. (*Голиков А. Н., Аверинцев В. Г.*) *Golikov A. N., Averincev V. G.* Biocenoses of the upper regions of the shelf of Franz Josef Land Archipelago and some regularities of their distribution / Biocenoses of the shelf Franz Josef Land and the fauna of adjacent waters. Explorations of the fauna of the seas. – 1977. – **4**. – P. 5 – 54.
 36. *Голиков А. Н., Старобогатов Я. И.* Класс брюхоногие моллюски – Gastropoda / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1972. – **3** – С. 65 – 166.
 37. *Грезе И. И.* Амфиподы Черного моря и их биология. – Киев, 1977. – 154 с.
 38. *Грезе И. И.* Высшие ракообразные // Фауна Украины. – **26**, вып. 5. – Киев: Наук. думка, 1985. – 170 с.
 39. *Гринцов В. А.* Уточнения к фауне ракообразных крымского побережья Черного моря // Экология моря. – 2003. (в печ.).
 40. *Гринцов В. А., Иванов В. Н.* Сукцессия в сообществе обрастания на заградительных конструкциях Севастопольского Океанариума // Экология моря. – 2000. – Вып. 53. – С. 5 – 10.
 41. *Гринцов В. А., Мурина В. В.* Некоторые вопросы экологии полихет – обитателей искусственного рифа прибрежного района Севастополя // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 45 – 48.
 42. *Гришичева Н. П., Шадрин Н. В.* Гидроиды как эпibiонты мидии и цистозирры / Акватории и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – С. 229 – 237.
 43. *Гусяков Н. Е.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря и сопредельных водоемов: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – К., 2003. – 36 с
 44. *Гусяков Н. Е., Загордонец О. А., Герасимюк В. П.* Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. – К.: Наук. думка, 1992. – 115 с.
 45. *Гусяков Н. Е., Неврова Е. Л.* Состав диатомовых водорослей на твердых субстратах в районе Севастопольской бухты. – Деп. ВИНТИ 29.04.87, № 3019–В87. – Севастополь, 1987. – 15 с.
 46. *Диатомовый анализ.* – М.: Госгеолитиздат, 1950. – **3**. – 398 с.
 47. *Диатомовые водоросли СССР.* Ископаемые и современные. – Л.: Наука, 1988. – **1**. – 114 с.

48. Долгопольская М. А. Материалы по фенологии личиночных стадий *Decapoda* Севастопольской бухты // Тр. Севаст. биол. ст. – 1948. – 6. – С. 236 – 255.
49. Долгопольская М.А. Омары в Черном море // Тр. Севаст. биол. ст. – 1949. – 7. – С. 236–241.
50. Дука Л. А., Гордина А. Д. Видовой состав и питание молоди рыб Черного моря в зарослях цистозирры // Вопросы экологии рыб южных морей // Биология моря. – 1971. – Вып.23. – С. 133 – 159.
51. Заика В. Е. Изменение количества видов макробентоса в Черном море на глубинах 50–200 м // Докл. АН УССР. – Серия Б. – 1990. – № 11. – С. 68 – 71.
52. Заика В. Е. Морское биологическое разнообразие Черного моря и Восточного Средиземноморья // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 59 – 62.
53. Заика В. Е., Сергеева Н. Г. Макрозообентос нижних горизонтов черноморского шельфа (глубже 40–50 м) по данным последних съемок XX века // Экология моря. – 2001. – Вып. 57. – С. 25 – 30.
54. Захидов М. Т. Случай аномалий у свободноживущих нематод из Куршского залива // Зоол. журн. – 1973. – 52, № 10. – С. 1567 – 1568.
55. Згуровская Л. Н. Сравнение таксономического состава диатомовых водорослей в планктоне и в донных осадках у берегов Кара-Дага // Океанология. – 1979. – 19, вып. 6. – С. 1087 – 1093.
56. Зевина Г. Б., Долгопольская М. А. Подкласс усоногие раки – Cirripedia // Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1969. – 2. – С. 260 – 267.
57. Зевина Г. Б., Полтаруха О. П. Усоногие раки (Cirripedia, Thoracica) Черного моря // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 1999. – 104, вып 1. – С. 30 – 39.
58. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. // Зап. Акад. наук, сер.8, .32, №1. – С. –Петербург, 1913. – 299 с.
59. Золотарев П. Н. Структура биоценозов бентали северо-западной части Черного моря и ее трансформация под воздействием антропогенных факторов: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1994. – 19 с.
60. Зуев Г. В., Болтачев А. Р. Влияние подводной добычи песка на экосистему лимана Донузлав // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 5 – 9.
61. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. – Киев, 1975. – 245 с.
62. Калугина-Гутник А. А. Изменения в донной растительности Севастопольской бухты за период с 1967 по 1977 г. // Экология моря. – 1982. – Вып. 9. – С. 48 – 63.
63. Калугина-Гутник А. А. Изменение видового состава фитобентоса в бухте Ласпи за период 1964–1983 гг. // Экология моря. – 1989. – Вып. 31. – С. 7 – 13.
64. Каминская Л. И. Тип губки – Porifera / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1968. – 1. – С. 35 – 55.
65. Караева Н. И. Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. – Баку: ЭЛМ, 1972. – 258 с
66. Кирюхина Л. Н., Губасарян Л. А. Биогеохимические характеристики черноморских донных осадков шельфовой зоны Крыма // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 18 – 20.
67. Киселева М.И. Распределение личинок многощетинковых червей в планктоне Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1959. – 12. – С. 160 – 167.
68. Киселева М. И. Качественный состав и количественное распределение мейобентоса у западного побережья Крыма / Бентос. – Киев: Наук. думка, 1965. – С. 48 – 61.
69. Киселева М. И. Сравнительная характеристика одноименных донных биоценозов различных районов Черного моря / Донные биоценозы и биология бентосоядных организмов Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 18 – 27.
70. Киселева М. И. Класс форонида – Phoronidea // Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1968. – 1. – С. 418 – 419.
71. Киселева М. И. Зообентос. Состав, размерная характеристика и вертикальное распределение / Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – Киев, 1979. – С. 208 – 211.

72. *Киселева М. И.* Бентос рыхлых грунтов Черного моря. – Киев, 1981. – 166 с.
73. *Киселева М. И.* Видовой состав и количественное развитие различных размерных группировок бентоса в некоторых сообществах Черного моря // *Экология моря*. – 1985. – Вып. 21. – С. 15 – 19.
74. *Киселева М. И.* Распределение бентоса в нижней зоне шельфа у побережий Крыма и Кавказа. – Деп ВИНТИ, №5390. – Севастополь, 1985. – 22 с.
75. *Киселева М. И.* Макрозообентос прибрежной зоны Черного моря после прекращения сброса сточных вод // *Гидробиол. Журн.* – 1987. – **23**, N 1. – С. 40 – 43.
76. *Киселева М. И.* Смена донных сообществ биотопа песка у юго-западного побережья Крыма (район Учкюевки) / Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. Думка, 1992. – С. 62 – 69.
77. *Киселева М. И.* Сравнительная характеристика бентоса рыхлых грунтов района Карадага / Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. Думка, 1992. – С. 70 – 83.
78. *Киселева М. И.* Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа / Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. Думка, 1992. – С. 84 – 99.
79. *Киселева М. И.* Развитие бентоса в биотопе песка в Лисьей бухте (юго-восточное побережье Крыма) // *Экология моря*. – 1992. – Вып. 40. – С. 50 – 55.
80. *Киселева М. И.* Новый род и вид полихеты семейства Chrysopetalidae в Черном море // *Зоол. Журн.* – 1992. – **71**, вып.11. – С. 128 – 132.
81. *Киселева М. И.* О переименовании полихеты рода *Victoriella* (Polychaeta, Chrysopetalidae) // *Зоол. журн.* – 1996. – **75**, вып. 7. – С. 1092.
82. *Киселева М. И.* Особенности вертикального распределения полихет семейств Protodrilidae и Nerillidae в Черном море // *Зоол. журн.* – 1998. – **77**, № 5. – С. 533 – 539.
83. *Киселева М. И.* Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного моря. (В печати).
84. *Киселева М. И., Маккавеева Е. Б.* Изучение зообентоса // *Проблемы морской биологии*. – Киев: Наук. думка. – 1971. – С. 71 – 77.
85. *Киселева М. И., Сергеева Н. Г.* Видовой состав и распределение нематод в некоторых биотопах сублиторали Черного моря // *Экология моря*. – 1986. – Вып. 23. – С. 38 – 42.
86. *Киселева М. И., Славина О. Я.* Донные биоценозы у южного берега Крыма // *Тр. Севаст. Биол. Ст.* – 1963. – **16**. – С. 176 – 191.
87. *Киселева М. И., Славина О. Я.* Донные биоценозы у западного побережья Крыма // *Тр. Севаст. Биол. Ст.* – 1964. – **15**. – С. 152 – 177.
88. *Киселева М. И., Славина О. Я.* Качественный состав и количественное распределение макро- и мейобентоса у северного побережья Кавказа / Бентос. – Киев: Наук. Думка, 1965. – С. 62 – 80.
89. *Киселева М. И., Заика В. Е.* Chordata / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. Думка, 1972. – **3**. – С. 294 – 304.
90. *Киселева М. И., Ревков Н. К., Копытов Ю. П.* Современное состояние и многолетние изменения зообентоса Стрелецкой бухты (район Севастополя) // *Гидробиол. журн.* – 1997. – **33**, № 1. – С. 3 – 13.
91. *Кобякова З. И., Долгопольская М. А.* Отряд десятиногие – Decapoda / Определитель Черного моря. – 1969. – Киев, 1969. – **2**. – С. 270 – 306.
92. *Колесникова Е. А.* Суточные миграции мейобентоса в зарослях цистозеры в Севастопольской бухте // *Биология моря*. Киев. – 1979. – Вып. 48. – С.55 – 60.
93. *Колесникова Е. А.* Гарпактициды в сообществах рыхлых грунтов района Южного берега Крыма // *Экология моря*. – 1983.– Вып. 15. – С. 20 – 26.
94. *Колесникова Е. А.* Распределение мейобентоса по талломам цистозеры / Рациональное использование ресурсов моря – важный вклад в реализацию продовольственной программы: Мат. конф. (Севастополь, 10-11 дек. 1984 г. Севастополь, 1984б.– Ч. 1.– Деп. В ВИНТИ 16.04.85 № 2556. – С. 41 – 63.
95. *Колесникова Е. А.* Мейобентос фитали Черного моря // *Экология моря*. – 1991.– Вып. 39. – С. 765 – 82.

96. Колесникова Е. А., Мазлумян С. А. Динамика распределения эпифитона прибрежных зарослей цистозеры в бухте Омега (район Севастополя) / Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь. – 1999 – С. 221 – 228.
97. Колесникова Е. А., Мазлумян С. А. Сезонная динамика зарослей цистозеры в бухте Круглая / Проблемы устойчивого развития приморских городов. – Севастополь. – 2002. – С. 192 – 203.
98. Константинов А. С. Общая гидробиология. – М.: Высшая школа, 1986. – С. 412 – 415.
99. Костенко Н. С., Дикий Е. А. Изменение донной растительности акватории Карадагского природного заповедника НАН Украины за период 1970 – 2002 гг. / Екологічні проблеми Чорного моря: Мат. до 4-го Міжнар. Симп., 31 жовтня – 1 листопада, 2002 р., Одеса. - Ред. Г. Г. Мінічева, Б. М. Кац. – Одеса: ОЦНТЕІ, 2002. – С. 103 – 108.
100. Кусакин О. Г. Отряд равноногие – Isopoda / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев, 1969. – 2. – С. 408 – 440.
101. Кучерова З. С. Видовой состав и сезонная смена диатомовых обрастаний Севастопольской бухты // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1957. – 9. – С. 22 – 29.
102. Кучерова З. С. Диатомовые обрастания некоторых моллюсков и крабов в Черном море // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1960. – 13. – С. 39 – 48.
103. Кучерова З. С. Диатомовые водоросли и их роль в ценозе обрастания Черного моря : автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1973. – 25 с.
104. Кучерук Н. В., Савилова Т. А. Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего склона района Североперуанского апвеллинга // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1985. – 90, вып. 6. – С. 70 – 79.
105. Лосовская Г. В. Распределение и количественное развитие донной фауны Черного моря в районе Карадага // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1960. – 16. – С. 16 – 29.
106. Мазлумян С. А., Сергеева Н. Г. Структура сообществ бентоса в условиях хронического загрязнения / АН УССР. Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь. – 1988. – Деп. в ВИНТИ 29.07.88. № 6569 – В-88. – 15 с.
107. Макаров Ю. Н., Костылев Э. Ф. Моллюски в эвтрофированных районах Украинского шельфа Черного моря (по результатам наблюдений 1997–1998 гг.) // Вісник Житомир. пед. ун-ту. Биол. науки. – 2002. – Вып. 10. – С. 120 – 122.
108. Маккавеева Е. Б. Морские черви, ракообразные и морские клещи биоценоза цистозеры // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1961. – 14. – С. 147 – 162.
109. Маккавеева Е. Б. Отряд клешненосные ослики, или анизоподы – Anisopoda (Tanaidacea) / Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наук. думка, 1969. – 2. – С. 402 – 408.
110. Маккавеева Е. Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – 228 с.
111. Маккавеева Е. Б. Виды макроэпифитона, исчезающие в районе Севастополя / Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 10.
112. Малахов В. В., Овчинников А. В., Тарасов В. Г. О связи погонофор рода *Siboglinum* с зонами высоких концентраций метана. // Докл. РАН. – 1992. – 325, № 1. – С. 195 – 197.
113. Мальцев В. И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зооценозов // Гидробиол. журн. – 1990. – 26, № 1. – С. 87 – 89.
114. Маринов Т. Качественный состав и количественное распределение на мейобентосе от Българския участък на Черно море // Изв. Ин-т рибни ресурси (Варна). – 1975. – 11. – С. 35 – 47.
115. Маринов Т. М. Зообентосът от българския сектор на Черно море. – София: Изд-во на Българската Академия на науките, 1990. – 195 с.
116. Мартин Дж. Г. Влияние металлов на морскую среду // Человек и биосфера, вып. 3. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – С. 115 – 125.
117. Милашевич К. О. Моллюски Черного и Азовского морей / Фауна России и сопредельных стран. Моллюски русских морей. – 1. – Петроград, 1916. – 312 с.

118. Миловидова Н. Ю. Обрастания гидротехнических сооружений некоторых портовых акваторий крымского побережья Черного моря // Экология моря. – 1986. – Вып. 22. – С. 58 – 63.
119. Мильчакова Н. А., Александров В. В. Донная растительность некоторых районов лимана Донузлав (Черное море) // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 68 – 71.
120. Мильчакова Н. А., Неврова Е. Л., Евстигнеева И. К. Фитоперифитон на бетонных субстратах в Черном море (Украина) // Альгология. – 2002. – 12, № 1. – С. 96 – 110.
121. Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алемов С. В. Санитарно-биологические аспекты экологии севавтопольских бухт в XX веке. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.
122. Михайлова Т. В. Макрозообентос залива Донузлав // Экология моря. – 1991. – Вып. 42. – С. 16 – 20.
123. Михайлова Т. В. Изменения вертикальной зональности зообентоса / Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 18 – 61.
124. Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка. – 1992. – 247 с.
125. Мордохай-Болтовской Ф. Д. Введение / Определитель фауны Черного и Азовского морей – Киев: Наук. думка, 1969. – 2. – С. 7.
126. Мордохай-Болтовской Ф. Д. Дополнение. / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев, 1972. – 3. – С. 306 – 307.
127. Мордохай-Болтовской Ф. Д. Общая характеристика фауны Черного и Азовского морей / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев, 1972. – 3. – С. 316 – 324.
128. Мордохай-Болтовской Ф. Д., Гресе И. И., Василенко С. В. Отряд амфиподы, или разноногие – Amphipoda / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – К., 1969. – 2. – С. 440 – 524.
129. Мурина В. В. О нахождении пелагической полихеты в Черном море // Зоол. журн. – 1986. – 65, № 10. – С. 1575 – 1578.
130. Мурина В. В., Лисицкая Е. В., Аносов С. Е. Видовой состав меропланктона как показатель экологической ситуации Севастопольской бухты / Акватории и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Акватория, 1999. – С. 168 – 175.
- темные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Акватория, 1999. – С. 149 – 158.
131. Мурина В. В., Субботин А. А. Экология и распространение в Черном море загадочной личинки полихеты *Victoriella zaikai* // Океанология. – 1996. – 36, № 3. – С. 418 – 423.
132. Мюллер Г. Тип немертин – Nemertini / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1968. – 1. – С. 84 – 110.
133. Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 626 с.
134. Наумов Д. В. *Coelenterata* / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1968. – 1. – С. 56 – 81.
135. Национальный доклад Украины 1996 - 2000 гг: Состояние окружающей среды Черного моря (Разд. 4 и 5 – Химия и биология). – Одесса, УкрНЦЭМ: Астропринт. – 2002. – С. 35 – 63.
136. Неврова Е. Л. Диатомовые водоросли каменистых грунтов Черного моря у Карадага (Крым) // Биол. науки. – 1991. – № 5. – С. 79 – 86.
137. Неврова Е. Л. Диатомовые обрастания макрофитов у Карадага (Крым) // Экология моря. – 1992. – 41. – С. 45 – 49.
138. Неврова Е. Л. Состав, распределение и динамика развития донных диатомовых водорослей в некоторых районах Черного моря: автореф. дисс... канд. биол. наук. – Севастополь. – 1992. – 19 с.
139. Неврова Е. Л. Суточные ритмы деления клеток донных диатомовых водорослей в культурах // Альгология. – 1994. – 4, № 4. – С. 10 – 16.
140. Неврова Е. Л. Донные диатомовые водоросли на мелководье у Севастополя (Черное море) // Альгология. – 1998. – 8, № 3. – С. 278 – 285.
141. Неврова Е. Л. Донные диатомовые водоросли на рыхлых грунтах в глубоководной части устья Севастопольской бухты // Альгология. – 1999. – 9, № 1. – С. 43 – 54.
142. Неврова Е. Л. Антропогенное влияние на микрофитобентос Севастопольской бухты / Акватории и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Акватория, 1999. – С. 168 – 175.

143. *Неврова Е. Л., Гусяков Н. Е.* Сезонная динамика бентосных диатомовых водорослей на твердых субстратах Севастопольской бухты // Экология моря. – 1988. – **30**. – С. 25 – 28.
144. *Неврова Е. Л., Ревков Н. К.* Видовой состав таксоцена бентосных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) в бухте Ласпи (Черное море, Украина) // Альгология (в печ.).
145. *Никитин В. Н.* Нижняя граница донной фауны и ее распределение в Черном море // Докл. АН СССР. – 1938. – **21**, № 7. – С. 341 – 345.
146. *Никитин В. Н.* Границы вертикального распределения организмов в Черном море / Сборн. памяти Шокальского. – 1950. – Ч. 2. – С. 313 – 357.
147. *Николаенко Т. В., Повчун А. С.* Бентос Керченского предпролива // Экология моря. – 1993. – Вып. 44. – С. 46 – 50.
148. *Одум Ю.* Экология. – М.: Мир, 1986. – **2**. – 376 с
149. Определитель брюхоногих моллюсков *Gastropoda*. Азово-Черноморский бассейн / Бутаков Е. А., Лелеков С. Г., Чухчин В. Д., Черкасова М. Б. / Препринт. – Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 1997. – 127 с.
150. *Остроумов А. А.* Опыт исследования мшанок Севастопольской бухты в систематическом и морфологическом отношении // Тр. о-ва естествоисп. при Казан. ун-те. 1886. – **16**, вып. 2. – С. 113 – 118.
151. *Остроумов А. А.* Отчет о деятельности биологической станции в Севастополе за двухлетие 1892 и 1893. – С.-Петербург, 1893. – 13 с.
152. *Павлова Е. В., Мурина В. В., Куфтаркова Е. А.* Гидрохимические и биологические исследования в бухте Омега / Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное исследование ресурсов шельфа. – Севастополь, 2001. – Вып. 2. – С. 159 – 176.
153. *Патин С. А.* Влияние металлов на морские организмы и сообщества: экологотоксикологические аспекты глобального мониторинга / Человек и биосфера, вып.3. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – С. 160 – 165.
154. *Патин С. А., Айвазова Л. Е., Ткаченко В. Н.* Влияние нефти, ДДТ и тяжелых металлов на некоторые виды фитопланктона солоноватых морей / Мат. симпозиума стран СЭВ по проблемам загрязнения солоноватых морей. – Гдыня, 1976. – С. 319 – 324.
155. *Паули В. Л.* Сипасаея Черного и Азовского морей // Тр. Севаст. биол. ст. – 1949. – **7**. – С. 94 – 126.
156. *Паули В. Л.* Свободноживущие равноногие ракообразные Черного моря. // Тр. Севаст. биол. ст. – 1954. – **8**. – С. 100 – 135.
157. *Паули В. Л.* Tanaidacea Черного моря // Тр. Севаст. биол. ст. – 1954. – **8**. – С. 136 – 146.
158. *Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. – 287 с.
159. *Петров А. Н., Алемов С. В.* Распределение, количественные характеристики и показатели состояния зообентоса в бухтах, различающихся по степени загрязнения / Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. – Киев, 1993. – С. 25 – 45.
160. *Петров А. Н., Заика В. Е.* Патологические изменения структуры раковин *Cerastoderma glaucum* Poiret (Mollusca: Bivalvia) в Севастопольской бухте // Экология моря. – 1993. – Вып.43. – С. 56 – 60.
161. *Повчун А. С.* Изменения донных сообществ Каркинитского залива / Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 105 – 138.
162. *Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н., Нежданов А. И.* и др. Явление активного газовыделения из поднятий на свале глубин западной части Черного моря // Докл. АН УССР. Сер. Б. – 1989. – № 12. – С. 13 – 15.
163. *Прокудина Л. А.* Каталог фауны и флоры Черного моря района Карадагской биологической станции // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1952. – Вып. 12. – С. 116 – 127.
164. *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли планктона Черного моря. – М. - Л., 1955. – 222 с.
165. *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 243 с.
166. *Работнов Т. А.* Фитоценология. – М.: Изд. МГУ, 1983. – 296 с.

167. Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С. П. Вассера, П. М. Царенко // Альгология. – 2000. – **10**, № 4. – С. 6 – 135.
168. Ревков Н. К., Валовая Н. А., Колесникова Е. А. и др. К вопросу о реакции черноморского макрозообентоса на эвтрофирование / Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Сб. науч. тр. – Севастополь, 1999. – С. 199 – 212.
169. Ревков Н. К., Валовая Н. А., Николаенко Т. В., Колесникова Т. В., Безвушко А. И. Зообентос района Карадага / Летопись природы. 1999. – Симферополь: СОНАТ, 2001. – **16**. – С. 65 – 70.
170. Ревков Н. К., Дивавин И. А., Мачкевский В. К., Валовая Н. А. Аномалии мидий в аквакультуре // Гидробиол. журн. – 1999. – **35**, №4. – С. 53 – 62.
171. Ревков Н. К., Колесникова Е. А., Валовая Н. А., Михайлова Т. В., Мазлумян С. А., Шалятин В. К. Бентос прибрежной зоны Южного берега Крыма (Балаклава – м. Айя): состав и состояние // Гидробиол. журн. – 2000. – **36**, №4. – С. 3 – 10.
172. Ревков Н. К., Неврова Е. Л. Структура таксоцена бентосных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*) бухты Ласпи (Черное море, Украина) // Альгология (в печ.).
173. Ревков Н. К., Просвиоров Ю. В., Логачев В. С. Распределение и состояние бентоса под влиянием сброса шламовых вод (район Балаклавы, глубина 25 – 88 м). - ИнБЮМ АН Украины. – Севастополь, 1992. – 16 с. – Деп. в ВИНТИ 20.02.92. N 585 – В92.
174. Рогинская И. С., Гринцов В. А. О размножении и расселении в Черном море голожаберника-иммигранта *Doridella obscura* (Gastropoda, Oristobanchia, Corambidae) // Зоол. Журн. – 1995. – **74**, вып. 7. – С. 28 – 31.
175. Роцин А. М., Чепурнов В. А. Бентосные диатомовые водоросли прибрежного каменистого мелководья района Карадага / Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. Всесоюз. конф. – Черкассы, 23 - 25 сент. 1987 г. – Киев: Наук. думка, 1987. – С. 138 – 139.
176. Роцин А. М., Чепурнов В. А., Кустенко Н. Г. Диатомовые водоросли / Водоросли, грибы, мохообразные Карадагского заповедника // Флора и фауна заповедников СССР. – М.: Изд-во ИЭМЭЖ РАН, 1992. – С. 7 – 17.
177. Рябушко Л. И. Диатомовые водоросли обратных донной растительности Черного моря у мыса Омега // Альгология. – 1994. – **4**, № 1. – С. 62 – 71.
178. Рябушко Л. И., Рябушко В. И. Сообщества диатомовых водорослей на раковинах моллюсков рода *Mytilus* L. // Альгология. – 1998. – **8**, № 3. – С. 254 – 259.
179. Рябушко Л. И., Рябушко В. И. Микрофитобентос бухты Казачья Черного моря (Украина) // Альгология. – 2001. – **11**, № 1. – С. 70 – 82.
180. Самышев Э. З., Сенчикина Л. Г., Георгиева Л. В., Сергеева Н. Г. Состояние экосистемы озера Донузлав в условиях антропогенного загрязнения / II Всес. конф. по рыбохоз. токсикологии, посв. 100-летию проблем качества воды в России: Тез. докл. - СПб. – 1991. – **2**. – С. 141 – 142.
181. Сергеева Н. Г. Новые виды свободноживущих нематод отряда Euplida Черного моря // Зоол. журн. – 1972. – **51**, вып. 7. – С. 1233 – 1237.
182. Сергеева Н. Г. Новые виды свободноживущих нематод Черного моря из отряда Chromadorida // Зоол. журн. – 1973. – **52**, вып. 8. – С. 1238 – 1241.
183. Сергеева Н. Г. Новые виды свободноживущих нематод отряда Euplida. Сообщение 1 // Зоол. журн. – 1973. – **52**, вып. 11. – С. 1710 – 1714.
184. Сергеева Н. Г. Новые виды свободноживущих нематод отряда Euplida из Черного моря. Сообщение 2 // Зоол. журн. – 1974. – **53**, вып. 1. – С. 120 – 125.
185. Сергеева Н. Г. Качественный состав и количественное распределение свободноживущих нематод у южного побережья Крыма // Биология моря. – 1974. – Вып. 32. – С. 22 – 37.
186. Сергеева Н. Г. Сезонные изменения фауны свободноживущих нематод зарослей *Cystoseira barbata* Ag. (Wor) // Биология моря. – 1979. – Вып. 51. С. 12 – 28.
187. Сергеева Н. Г. Сезонные изменения фауны свободноживущих нематод биоценоза *Phyllophora nervosa* (Grev.) // Экология моря. – 1981. – Вып. 7. – С. 46 – 52.

188. *Сергеева Н. Г.* Новый вид свободноживущих нематод Черного моря (*Sphaerolaimidae*, *Monhysterida*) // Зоол. журн. – 1981. – **60**, вып. 10. – С. 1577 – 1579.
189. *Сергеева Н. Г.* Новые виды рода *Camprylaimus* (*Nematoda*, *Araeolaimida*) // Зоол. журн. – 1981. – **60**, вып. 11. – С. 1717 – 1719.
190. *Сергеева Н. Г.* Формирование мейобентосных сообществ в экспериментальных условиях. Сообщение 1 // Экология моря. – 1985. – Вып. 21. – С. 78 – 84.
191. *Сергеева Н. Г.* Морфологическая изменчивость *Terschellingia longicaudata* de Man, 1907 (*Nematoda*, *Monhysterida*) в Черном море / Фауна, морфология и систематика низших червей. – Тр. Ин-та биол. внутр. вод. – 1991. – 64 (67). – С. 117 – 129.
192. *Сергеева Н. Г.* Характеристика донных сообществ Ялтинского залива в условиях антропогенного воздействия // Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 138 – 170.
193. *Сергеева Н. Г.* Мейобентос озера Донузлав // Гидробиол. журн. – 1997. – **33**, № 4. – С. 32 – 34.
194. *Сергеева Н. Г.* К вопросу о биологическом разнообразии глубоководного бентоса Черного моря // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 57 – 62.
195. *Сергеева Н. Г.* Мейобентос глубинной сероводородной зоны Черного моря // Гидробиол. журн. – 2001. – **37**, № 3. – С. 3 – 9.
196. *Сергеева Н. Г., Аникеева О. В.* Распределение фораминифер на шельфе Крыма (Черное море) / Проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна: современное состояние и прогноз. – Севастополь. – 2001. – С. 42 – 44.
197. *Сергеева Н. Г., Заика В. Е.* Экология полихет из пограничных сообществ пелагиали и бентали Черного моря // Доп. НАНУ. – 2000. – **1**. – С. 197 – 201.
198. *Сергеева Н. Г., Колесникова Е. А.* Результаты изучения мейобентоса Черного моря // Экология моря. – 1996. – Вып. 45. – С. 54 – 62.
199. *Сергеева Н. Г., Маздзян С. А.* Исследование изменений структуры сообществ свободноживущих морских нематод в условиях поступления сточных вод / Совершенствование управления развитием рекреационных систем: Мат. Всес. конф. – Севастополь: МГИ АН УССР, 1987. – Ч. 3 – Деп. в ВИНТИ 11.08.87, N 5805 – В-87. – С. 524 – 544.
200. *Скарлато О. А., Старобогатов Я. И.* Класс двустворчатые моллюски – *Bivalvia* / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1972. – **3**. – С. 178 – 242.
201. *Скуляри М. А.* Новый вид полихеты (*Nerillidae*) из Черного моря и некоторые особенности его постэмбрионального развития // Вестн. зоологии. – 1997. – **31** (3). – С. 71 – 74.
202. *Слава Э. Э.* Влияние пестицидов на морскую среду // Человек и биосфера, вып. 3. – М.: изд-во МГУ, 1979. – С. 166 – 173.
203. *Совинский В. К.* Об амфиподах Севастопольской бухты. – Киев, 1880. – 50 с.
204. *Совинский В. К.* О некоторых новых и малоизвестных изоподах Черного моря. – К., 1896. – 5 с.
205. *Сорокин Ю. И.* Черное море. – М, 1982. – 216 с.
206. *Старобогатов Я. И.* Класс панцирные моллюски – *Logicata* / Определитель фауны Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1972. – **3**. – С. 60 – 65.
207. *Стойков С.* Нови свободноживущи нематоди за нашата черноморска фауна // Изв. Ин-т рибни ресурси (Варна). – 1977. – **15**. – С. 107 – 113.
208. *Темнискова-Топалова Д., Петрова-Караджова В., Валева М. Т.* Таксономический состав бентосных водорослей (*Vacillariophyta*) болгарского шельфа Черного моря // Альгология. – 1994. – **4**, № 2. – С. 39 – 47.
209. *Терентьев А. С.* Видовое богатство и руководящие виды макрозообентоса в различных биотопах Керченского предпроливья Черного моря // Тр. ЮГНИРО. – 1998. – **44**. – С. 100 – 110.
210. *Филищев Н. И.* Новые данные о свободноживущих нематодах Черного моря. // Тр. Ставроп. с.-х. ин-та. – 1922. – **1**, № 16. – С. 83 – 184.
211. *Цалолихин С. Я.* Случай бивульварного гермафродитизма у *Tobrilus bekmane* (*Nematoda*, *Euprolida*) // Зоол. журн. – 1975. – **55**, № 7. – С. 1084 – 1085.

212. Цалолыхин С. Я. Четырехамфидная нематода // Свободноживущие почвенные, энтомофильные и фитонематоды. – Л., 1977. – С. 108.
213. Чепурнов В. А. Бентосные диатомовые водоросли и гарпактикоиды черноморского каменистого мелководья района Карадага и их пищевые отношения: автореф. дисс. ...канд. биол. наук. – Севастополь. – 1988. – 25с.
214. Чесунов А. В. Свободноживущие нематоды Краснодарского залива Каспийского моря // Зоол. журн. – 1976. – **55**, № 9. – С. 1934 – 1937.
215. Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. – Киев, 1984. – 175 с.
216. Чухчин В. Д. Формирование донных биоценозов в оз. Донузлав после соединения с морем / Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев, 1992. – С. 217 – 225.
217. Шадрин Н. В., Андрусишина И. Н., Белаиов Е. В. Тяжелые металлы в организмах супралиторали побережья юго-западного Крыма // Акватории и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. – Севастополь: Аквавита, 1999. – С. 194 – 203.
218. Шадрин Н. В., Латушкин А. А. Массовое нахождение раковин *Aporrhais pespelecani* (Linne, 1758) в береговой полосе Крыма // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 44.
219. Шенников А. П. Введение в геоботанику. – М., 1964. – 467 с.
220. Эколого-токсикологические аспекты загрязнения морской среды / Под ред. С. А. Патины, **5**. – Л.: Гидрометеоздат, 1985. – 118 с.
221. Юго-восточный Крым: Лисья бухта – Эчки-Даг / Под ред. А. А. Вронского, Л. П. Мироновой. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1999. – 118 с.
222. Якубова Л. И. Список Archiannelidae и Polychaeta Севастопольской бухты Черного моря // Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. наук. – 1930. – С. 863 – 881.
223. Якубова Л. И. К районированию Черного моря на основе состава бентоса и его распределения у берегов Черного моря // ДАН СССР. – 1935. – **1**, № 4. – С. 61 – 267.
224. Янко В. В., Воробьева Л. В. Современные фораминиферы Азовского моря и Керченского пролива // Экология моря. – 1990. – Вып. 35. – С. 29 – 34.
225. Янко В. В., Троицкая Т. С. Позднечетвертичные фораминиферы Черного моря. – М.: Наука, 1987. – 111 с.
226. Янко В. В., Воробьева Л. В. Фораминиферы Прибосфорского района Черного моря // Экология моря. – 1991. – Вып. 39. – С. 47 – 51.
227. Alexandrov B. G., Zaitsev Yu. P. Black sea biodiversity in eutrophication conditions / Conservation of the Biological Diversity as a Prerequisite for Sustainable Development in the Black Sea Region. – Dordrecht: Kluwer Ac. Publ., 1998. – P.221–234.
228. Bacescu M. Contribution a la biocoenologie de la mer Noire l'etage periazotique et le facies dressifere leurs caracteristiques // Rapp. proc.-verb. reun. C.I.E.S.M. – 1963. – **17**, 2. – P. 107 – 122.
229. Bacescu M., Muller G., Gomoiu M. Ecologia marina. Bucuresti, Acad. Rep. Soc. Rom. – 1971. – **4**. – 357 p.
230. Bartch I. *Actacarus ponticus*, a new marine mite from the Black Sea (Arachnida, Acari, Halacaridae) // Senckenbergiana biologica. – 1999. – **78**, 1/2. – P. 141 – 151.
231. Bartch I. *Agauopsis* (Acari, Halacaridae) of the Sevastopol area; supplementary notes on taxonomy and ecology // Zoologie. – 1996. – **103** (3). – P. 697 – 712.
232. Bartch I. First record of *Isobacetrus* from the Black Sea (Acari, Halacaridae, Rhombognathinae) // Entomol. Mitt. zool. Mus. Hamburg. – 1998. – **12** (157). – P. 269 – 276.
233. Bartch I. Halacarinae (Acari: Halacaroida) from the northwestern Black Sea: A review // Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. – 1998. – **95**. – P. 143 – 178.
234. Bartch I. Rhombognathines (Acari: Halacaridae) of the Black Sea: A survey // Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. – 1996. – **93**. – P. 141 – 160.
235. Bell S. S. Short- and long-term variation in a high marsh meiofauna community // Estuar. Coast. Mar. Sci., 1979. – **9**(3). – P. 331 – 350.
236. Berger W. H., Parker F. L. Diversity of planktonic Foraminifera in deep-sea sediments // Science. – 1970. – **168**. – P. 1345 – 1547.

237. Black Sea Biological Diversity. Ukraine / Compil. by Zaitsev Yu. P., Alexandrov B. G. – N.Y.: U. N. Publ., 1998. – 7. – 351p.
238. *Boaden P. I. S., Platt H. M.* Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community // Thal. Jugoslav. – 1971. – № 7. – P. 1 – 12.
239. *Boesch D., Rosenberg R.* Stress effects on natural ecosystems / Barrett C.W., Rosenberg R. (ed.). Wiley, London, 1981.
240. *Bray J. R., Curtis J. T.* An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin // Ecological Monographs. – 1957. – 27. – P. 325 – 349.
241. *Brayan G.* The effect of heavy metals (other than Hg) on marine and estuarine organisms. – London, 1971. – 134 p.
242. *Bronfman A. M., Vorobyova L. V., Garkavaya G. P.* et al. Main features and tendencies of anthropogenic changes in the ecosystems of the north-western Black sea shelf / Proc. Symp. Ecological problems and economical prospects. - 16–18 Sept. 1991. Istanbul, Turkey. – Istanbul, 1994. – P. 59 – 75.
243. *Bukhtiyarova L. N.* Diatoms of Ukraine. Inland waters. – Kiev, 1999. – 132 p.
244. *Carr M. R.* Primer user manual. Plymouth Routines in Multivariate Ecological research. – Plymouth Mar. Lab., 1997. – 38 p.
245. *Carman K. R., Flegeeger J. W., Means J.C.* et al. Experimental Investigation of the Effects of Polynuclear Aromatic Hydrocarbons on Estuarine Sediment Food Web // Var. Environ. Res. – 1995. – 40, № 3. – P. 289 – 318.
246. *Chatfield C., Collins A. J.* Introduction to multivariate analysis. – London: Chapman & Hill Publ., 1980. – 329 p.
247. *Clarke K. R.* Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. – 1993. – 18. – P. 117 – 143.
248. *Clarke K. R., Ainsworth M.* A method of linking multivariate community structure to environmental variables // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1993. – 92. – P. 205 – 219.
249. *Clarke K. R., Warwick R. M.* Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. – PRIMER-E: Plymouth, 2001. – 154 p.
250. *Clarke K. R., Warwick R. M.* Similarity-based testing for community pattern: the 2nd way layout with no replication // Mar. Biol. – 1994. – 118. – P. 167 – 176.
251. CLEMAM. Chec List of European Marine Mollusca / Taxonomic Database on European Marine Mollusca. Mus. Nat. d'Hist. Natur. Dep.Syst. and Evol. Paris, 2002. (<http://www.somali.asso.fr/clemam/taxis.php>).
252. *Curds C. R.* Pelagic protists and pollution: review of the past decade // Ann. Inst. Oceanogr. – 1982. – 58. – P. 117 – 136.
253. *Coull B. C., Chandler T.* Pollution and Meiofauna: Field, Laboratory, and Mesocosm studies // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. – 1992. – 30. – P. 191 – 271.
254. *Daday E.* Mikroskopische Süßwassertiere aus Deutsch Neu Guinea // Termesz. Fuzetck. – 1901. – 24. – P. 1 – 56.
255. *Dando P. R., Hovland M.* Environmental effects of submarine seeping natural gas // Cont. Shelf Res. – 1992. – 12, № 10. – P. 1197 – 1207.
256. *Donovaro R., Fabiano M., Vincx M.* Meeiofauna response to the Agip Abruzzo oil spill in subtidal sediments of the Ligurian Sea // Mar.Poll. Bul. – 1995. – 30, № 2 – P. 133 – 145.
257. *Egorov V. N., Luth U., Luth C., Gulin M.B.* Gas seeps in the submarine Dnieper Canyon Black Sea: acoustris, video and trawl data // Methane gas seeps exploration in the Black Sea (MEGASEEPS). Project Report / U.Luth, C. Luth and Thiel H. (Eds.). Berl. Zentr. Meeres u. Klimaforsch. Univ. Hamburg. – 1998. – Reihe E, 14. – S. 11 – 21.
258. European Register of Marine Species., Taxonomic hierarchy for Harpacticoida Retrieval performed by HierarchyBrowser version , designed and written by *White, R.J* 1998 – 2000 and last revised on. <http://www.biodiversity.soton.ac.uk/ERMS/lists/> [On-line database: www.erms.biol.soton.ac.uk]
259. *Feller R. J.; Stancyk S. E.; Coull B. C.* et al. Recruitment of polychaetes and bivalves: Long-term assessment of predictability in a soft-bottom habitat // Mar. Ecol.-Prog.-Ser. – 1992. – 87, № 3. – P. 227 – 238.
260. *Fenchel T., Riedl R.* The sulfide system: a new biotic community underneath the oxidized layer of

- marine sand bottoms // *Mar. Biol.* – 1970. – **7**, № 3. – P. 255 – 268.
261. *Field J. G., Clarke K. R., Warwick R. M.* A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1982. – **8**. – P. 37–52.
262. *Fredj G., Bellan-Santini D., Meinardi M.* Etat des connaissances sur la faune marine Mediterranean. // *Bull. Inst. oceanogr. Monaco*, 1992. – n. 9, special. – P. 133 – 145.
263. *Garibaldi L., Caddy J. F.* Biogeographic characterization of Mediterranean and Black Sea faunal provinces using GIS procedures // *Ocean and Coastal Management*, 1998 – **39**. – P. 211 – 227.
264. *Gerlach, S. A.* On the importance of marine meiofauna for benthos communities // *Oecologia (Berl.)* – 1971. – **6**. – P. 176 – 190.
265. *Gerlach S. A., Riemann F.* The Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes // *Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* – 1973. – Suppl. 4, Hf. 1. – 404 p.
266. *Gerlach S. A., Riemann F.* The Bremerhaven Checklist of Aquatic Nematodes // *Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.* – 1974. – Suppl. 4, Hf. 2. – P. 405–735.
267. *Gomoiu M.-T., Alexandrov B., Shadrin N., Zaitsev Yu.* The Black Sea – a recipient, donor and transit area for alien species // *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management / Ed. by: E. Leppakoski, S. Gollasch and S. Olenin.* – Dord. Bost. L.: Kluwer Ac. publ., 2002. – 583 p.
268. *Grigorovich I. A., MacIsaac H. J., Shadrin N. V., Mills E. L.* Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2002. – **59**. – P. 1189 – 1208.
269. *Grime J. P.* Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. // *Science.* – 1997. – **277**. – P. 1260 – 1261.
270. *Heip C.* Meiobenthos as a tool in the assessment of marine environmental quality // *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* – 1980. – **179**. – P. 182 – 187.
271. *Heip C., Herman R., Bisshop G.* et al. Benthic studies of southern bight of the North Sea and its adjacent continental estuaries // *Progress Report 1., ICES CM.* – 1979. – L(9) – P. 133 – 163.
272. *Hasle G. R., Silversen E. E.* Identifying Marine Phytoplankton // *Marine Diatoms. Chap. 2. / Ed. C.R. Tomas.* – Ac. Press, 1997. – P. 5 – 386.
273. *Jensen P.* Meiofauna abundance and vertical zonation in a sublittoral soft bottom, with a test of the Haps corer // *Mar. Biol.* – 1983. – **74**. – P. 319 – 326.
274. *Jensen P.* Life history of the nematode *Theristus anoxibioticus* from sublittoral muddy sediment at methane seepages in the northern Kattegat, Denmark // *Mar. Biol.* – 1995. – **123**. – P. 131 – 136.
275. *Jensen P., Aagaard I., Burke R.A.* et al. “Bubbling reefs” in the Kattegat: Submarine landscapes of carbonate-cemented rocks support a diverse ecosystem at methane seeps // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1992. – **83**. – P. 103 – 112.
276. *John D. M., Lieberman D., Lieberman M., Swaine M. D.* Strategies of data collection and analysis of subtidal vegetation // *The shore environment.* – 1980. – **1**. – P. 265 – 284.
277. *Kendall M. G.* Rank correlation methods. – Griffin, London, 1970. – 43 p.
278. *Klerks P. I., Weis J. S.* Genetic Adaptation to Heavy Metals in Aquatic Organisms: A Review // *Environ. Pollut.* – 1987. – **45**. – P. 173 – 205
279. *Kruskal J. B., Wish M.* Multidimensional scaling. Beverley Hills, California: Sage Publ. – 1978. – 82 p.
280. *Lamshead P. J. D., Platt H. M., Shaw K. M.* The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity // *J. Nat. Hist.* – 1983. – **17**. – P. 859 – 874.
281. *Lee W., Huys R.* *Bathylaophonte* gen. nov. from deep-sea hydrothermal vents and the polyphyly of *Paronychocamptus* (Copepoda: Harpacticoida) // *Cah. Biol. Mar.* – 1999. – **40**. – P. 293 – 328.
282. *Luth U., Luth C.* A benthic approach to determine long-term changes of the oxic/anoxic interface in the water column of the Black Sea / *The Reports of Marine Organisms to Their Environments: Proc. 30th EMBS.* – Southampton. – 1997. – P. 231 – 242.

283. *Luth U., Luth C.* Benthic meiofauna and macrofauna of a methane seep area South-west of the Crimean peninsula, Black Sea / The Reports of the Methane Gas Seep Explorations in the Black Sea. – Hamburg, 1998. – P. 113 – 126.
284. *Margalef R.* Information theory in ecology // General Systems. – 1958. – **3**. – P. 36 – 71.
285. *May R.M.* How many species are there on Earth? // Science. – 1988. – **241**, №. 4872. – P. 1441 – 1449.
286. Microphytobenthos // Black Sea Biological Diversity. Bulgaria / Compil. by Konsulov A. – N. Y.: U. N. Publ., 1998. – **5**. – P. 17 – 18; 70 – 78.
287. *Moore C. G., Bett B. J.* The use of meiofauna in marine pollution impact assesment // Zool. J. Linn. Soc. – 1989. – **96**. – P. 263 – 280.
288. *Mulvey R. H.* Abnormalities in the reproductive organs of a predaceous nematode *Prionchulus muscorum* // Canad. J. Zool. – 1963. – **41**, № 8. – P. 793 – 795.
289. *Pannacciulli F. G.* Population ecology and genetics of European species of intertidal Barnacles // Thes. submitted in accordance with the requirements of the University of Liverpool for the degree of doctor of Philosophy. – 1995. – P. 1 – 143.
290. *Petrov A. N.* Creation of near shore reserve in SW Crimea (the Black Sea). EMECS Newsletter, – 2000. – № 16, – P. 2 – 5.
291. *Pielou E. C.* The mesurements of diversity in different types of biological collections // J. Theoret. Biol. – 1966. – **13**. – P. 131 – 144.
292. *Pimenov N. V., Rusanov I. I., Poglazova M. N.* et al. Bacterial mats on coral-shaped carbonate structures in methane seep areas of the Black Sea / The Reports of the Methane Gas Seep Explorations in the Black Sea. – Hamburg, 1998. – P. 37 – 50.
293. *Platt H.* Classify worms and spot pollution. New Scientist 25 October: 28-29. – 1984.
294. *Raffaelli D.* An assessment of the potential of major meiofauna groups for monitoring organic pollution // Mar. Environ. Res. – 1982. – **7**. – P. 151 – 164
295. *Raffaelli D., Mason C. F.* Pollution monitoring with meiofauna, using the ratio of nematodes to copepods // Mar. Pollut. Bull. – 1981. – **12**. – P. 158 – 163.
296. *Revkov N. K., Boltacheva N. A., Nikolaenko T. V., Kolesnikova E. A.* Zoobenthos biodiversity over the soft bottom in the Crimean coastal zone of the Black Sea // Oceanology. – 2002. – **42** (4). – P 536 – 546.
297. *Revkov N. K., Nikolaenko T. V.* Biodiversity of zoobenthos in the coastal zone of the south coast of Crimea (Laspi Bay) // Russian Journal of Marine Biology. – 2002. – **28** (3). – P. 151 – 162.
298. *Round F. E., Crawford R. M., Mann D .G.* The diatoms. Biology morphology of genera. – Cambridge, N. Y., Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University, 1990. – 747 p.
299. *Sergeeva N. G., Zaika V. E., Kisseleva M. I.* Life Cycle and Ecological Demands of Larval and Adult Vigtorniella zaikai Kisseleva, 1992 (Chrysopetalidae) in the Black Sea // Bull. Mar. Sci.: Fifth Inter. Polychaete Conf. Held. 2-7 July 1995. Qingdao, China. – 1997. – **60**, 7. – P. 622–623.
300. *Shalyapin V. K.* Climatic and physico-geographical conditions for mussel mariculture at the Black Sea // Sevastopol Mar. Res. – Trieste, 1990. – P. 12 – 15.
301. *Shannon C. E., Weaver W.* The mathematical theory of communication. – Urbana: Univ. Illinois Press, 1949. – 125 p.
302. *Simpson E. H.* Measurement of diversity // Nature. – 1949. – **163**. – P. 688.
303. *Somerfield P. J., Gee J. M., Warwick R. M.* Soft sediment meiofaunal community structure in relation to a long-term heavy metal gradient in the Fal estuary system // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1994. – **105**. – P. 79 – 88.
304. *Tagliapietra D, Pavan M., Tagra C., Wagner C.* Seasonal variations of the macrobenthic community in the Pallude Della Rosa // The Venice Lagoon ecosystem. Man and the Biosphere. – 2000. – Ser. 25. – P. 209 – 226.
305. *Timm R. W.* An abnormality of *Oncholaimus marinus* (Nematoda: Oncholaiminae) // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1954. – **21**, № 1. – 36 p.
306. *Vincx M., Heip C.* The use of meiobenthos in pollution monitoring studies. A review // ICES C.M. – 1987. – E/33. – P. 1 – 18.

307. *Warwick R. M.* A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // *Mar. Biol.* – 1986. – **92**. – P. 557 – 562.
308. *Warwick R. M., Clarke K. R.* Increased variability as a symptom of stress in marine communities // *Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol.* – 1993. – **172**. – P. 215–226.
309. *Warwick R. M., Price R.* Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine sand flat // *Fest. Cstl. Mar. Sci.* – 1979. – **9**. – P. 257 – 272.
310. *Warwick R. M., Villano N.* The meiobenthic component of the Pallude Della Rosa, Lagoon of Venice / *The Venice Lagoon ecosystem. Man and the Biosphere.* – 2000. – Ser. 25. – P. 227 – 246.
311. *Wieser W.* Die Beziehung zwiesche Mundholengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden // *Ark. Zool.* – 1953. – **4**, N 5. – P. 439 – 484.
312. *Wilke T.* Annotated check-list of the marine gastropods of the Bulgarian Black Sea coast // *Proc. Inst. Fish.* – Varna, 1996. – **24**. – P. 144 – 166.
313. *Zaika V. E., Sergeeva N. G., Kisseleva M. I.* Two polychaete species bordering deep anoxic waters in the Black Sea // *Таврический медико-биологический вестник.* – 1999. – № 1 – 2. – С. 56 – 60.
314. *Zaitsev Yu., Mamaev V.* Biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline / *Black Sea Environm.* – 1997. – Ser. 3. – 208 p.
315. *Zolotarev V.* The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new Mollusk species // *Mar. Ecol.* – 1996. – **17** (1 – 3). – P. 227 – 236.

Бентос. Приложение 5.1

ПРИЛОЖЕНИЕ 5.1

Таблица. Список видов зообентоса крымского побережья Черного моря
Table. List of macrozoobenthos species along the Crimean coast of the Black Sea

Таксон	Наличие таксона					
	в целом по Крыму до 1975	по регионам Крыма в 1980 – 1990-е гг.				
		I	II	III	IV	V
1	2	3	4	5	6	7
Porifera						
<i>Cliona vastifica</i> Hancock, 1848	+					
<i>Dysidea fragilis</i> (Montagu, 1818)	+	+				+
<i>Halichondria panicea</i> (Pallas, 1766)	+	+				
<i>Haliclona angulata</i> (Bowerbank, 1866)						+
<i>H. ascidia</i> (Schmidt, 1870)		Побережье Крыма				
<i>H. aquaeductus</i> (Schmidt, 1862)	+					
<i>H. cinerea</i> (Grant, 1827)	+					
<i>H. gracilis</i> (Miklucho-Maclay, 1870)						+
<i>H. implexa</i> (Schmidt, 1868)	+	Побережье Крыма				
<i>H. pallida</i> (Bowerbank, 1866)	+					+
<i>Haliclona</i> sp.	+	+				
<i>Haliconissa digitata</i> (Schmidt, 1866)		+				+
<i>Hymeniacidon sanguinea</i> (Grant) Bowerbank, 1826	+	+				
<i>Mycale syrinx</i> (Schmidt, 1862)		+				+
<i>Petrosia dura</i> (Schmidt, 1862)	+					
Porifera gen. sp.	+	+	+	+	+	+
<i>Suberites carnosus</i> Johnston, 1848	+	+		+		+
<i>S. prototipus</i> (Swartschewsky, 1905)		+				+
<i>Sycon ciliatum</i> (Fabricius, 1870)	+			+		+
<i>S. setosum</i> (Schmidt, 1862)	+	Побережье Крыма				
Coelenterata (Anthozoa)						
<i>Actinia equina</i> (Linnaeus, 1766)	+	+	+	+	+	+
<i>Actinothoe clavata</i> (Ilmoni, 1830)	+	+	+	+	+	+
<i>Edwardsia claparedii</i> (Panceri, 1869)	+	+		+	+	+
<i>Synhalcampella ostroumowi</i> Wyragevitch, 1905	+					
<i>Pachycerianthus solitarius</i> (Rapp, 1829)	+		+	+	+	+
Coelenterata (Hydrozoa)						
<i>Aglaophenia pluma</i> (Linnaeus, 1758)	+		+		+	
<i>Blackfordia virginica</i> Mayer, 1910			+			
<i>Bougainvillia megas</i> (Kinne, 1956)			+			
<i>Campanularia integriformis</i> Marktanner-Turneretscher, 1890	+		+			
<i>C. johnstoni</i> (Alder, 1856) (= <i>Clytia johnstoni</i>)	+		+	+		
<i>C. volubilis</i> (Linnaeus, 1758)			+	+		
<i>Campanulina lacerata</i> (Johnston, 1847) (= <i>Campanularia lacerata</i>)	+		+	+		
<i>Cladonema radiatum</i> Dujardin, 1843	+	+	+	+		
<i>Corymorpha nutans</i> M. Sars, 1835	+	+			+	
<i>Coryne pusilla</i> (Gaertner, 1774)			+			
<i>C. tubulosa</i> (M. Sars, 1835)	+		+			
<i>Cordylophora caspia</i> (Pallas, 1770)	+		+			
<i>Eudendrium annulatum</i> Norman, 1864			+			

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>E. capillare</i> Alder, 1857			+			
<i>E. ramosum</i> (Linnaeus, 1758)	+		+			
<i>Hydractinia carnea</i> (M. Sars, 1846)	+		+			+
<i>Obelia angulata</i> (Hincks, 1861)		+	+	+	+	
<i>O. exigua</i> (M. Sars, 1857)		+	+	+		
<i>O. gelatinosa</i> (Pallas, 1766)	+					
<i>O. longissima</i> (Pallas, 1766)	+	+	+	+	+	+
<i>O. loveni</i> (Allman, 1859) (= <i>Gonothyrea loveni</i>)	+		+			
<i>Opercularella nana</i> Hartlaub, 1897			+			
<i>Plumularia linkoi</i> Naumov, 1960	+		+			
<i>Rathkea octopunctata</i> (M.Sars, 1835)	+					
<i>Sertularella polyzonias</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+		
<i>Stauridia producta</i> Wright, 1858			+			
<i>Tubularia</i> sp. (<i>simplex</i> ?)			+			
Coelenterata (Scyphozoa)						
<i>Aurelia aurita</i> (Linnaeus, 1758)	+					
<i>Rhizostoma pulmo</i> (Macri, 1778)	+					
<i>Lucernaria campanula</i> Lamouroux, 1815	+					Побережье Крыма
PLATELMINTES						
<i>Leptoplana tremellaris</i> (O.F.Müller)	+					Побережье Крыма
<i>Leptoplana</i> sp. 1, sp. 2	+					
<i>Turbellaria</i> g. sp.	+	+	+	+		
NEMATHELMINTES						
<i>Nectonema aff agile</i> Verrill, 1879			+	+		
NEMERTINI						
<i>Amphiporus bioculatus</i> McIntosh, 1874	+					
<i>A. lactifloreus</i> Jonston, 1828	+					
<i>Carinina heterosoma</i> G.I.Muller, 1964	+					
<i>Cephalothrix linearis</i> (Rathke, 1799)	+					
<i>Cerebratulus ventrosulcatus</i> Burger, 1892	+					
<i>C. marginatus</i> (Renier, 1804)	+					Побережье Крыма
<i>Emplectonema gracile</i> (Johnston, 1837)	+					
<i>E. neesi</i> (Oersted, 1828)	+					
<i>Lineus lacteus</i> (Rathke, 1843)	+	+				+
<i>L. bilineatus</i> (Renier, 1804)	+					
<i>L. geniculatus</i> (Chiaje, 1828)	+					
<i>L. gesserensis</i> (O.F.Muller)	+					
<i>L. ruber</i> O.F.Muller, 1771	+					
<i>Nemertini</i> g. sp.	+	+	+	+	+	+
<i>Oerstedtia dorsalis</i> (Abildgard, 1806)	+					
<i>Ototyphlonemertes aurita</i> (Uljanin, 1871)	+					
<i>Prostoma clepsinoides</i> Duges, 1828	+					
<i>Prosorchochmus viviparus</i> (Uljanin, 1870)	+					
<i>Tetrastemma vermiculus</i> (Quatrefages, 1846)	+					
<i>T. melanocephalum</i> (Johnston, 1837)	+					
<i>T. schultzei</i> Czerniavsky, 1881	+					

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
ANNELIDA (Oligochaeta)						
<i>Homochaeta naidina</i> Bretscher, 1896	+					
Oligochaeta gen. sp.	+	+	+	+	+	
<i>Pristina papillosa</i> Cernosvitov, 1935			+			
ANNELIDA (Polychaeta)						
<i>Amblyosyllis formosa</i> (Claparède, 1863)	+					
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	+			+(?)	+(?)	
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	+	+	+	+	+	+
<i>Ancistrosyllis tentaculata</i> Treadwell, 1941	+					
<i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862)	+			+		
<i>A. paucibranchiata</i> Southern, 1914	+	+	+	+	+	
<i>Arenicolides branchialis</i> (Audouin et Milne-Edwards, 1834)	+				Побережье Крыма	
<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	+				Побережье Крыма	
<i>Aricidea claudiae</i> Laubier, 1967	+	+	+	+	+	
<i>Autolytus aurantiacus</i> (Claparède, 1868)	+				Побережье Крыма	
<i>A. prolifera</i> (Müller, 1788)	+					
<i>A. rubrovittatus</i> Claparède, 1864	+					
<i>Brania clavata</i> (Claparède, 1863)	+		+	+	+	
<i>B. limbata</i> (Claparède, 1868)	+		+			
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	+	+	+	+	+	+
<i>Capitomastus minimus</i> (Langerhans, 1881)	+	+	+	+	+	+
<i>Caulleriella bioculata</i> (Keferstein, 1862)	+					
<i>C. caput-esocis</i> Saint-Joseph, 1894			+	+		
<i>Caulleriella</i> sp.			+		+	
<i>Ceratonereis costae</i> (Grube, 1840)	+					
<i>Cirriiformia tentaculata</i> (Montagu, 1808)	+					
<i>Cirriiformia</i> sp.				+		
<i>Cirrophorus harpagoneus</i> (Storch, 1967)	+			+	+	
<i>Clymenura clypeata</i> (Saint-Joseph, 1894)	+	+	+	+	+	+
<i>Ctenodrilus serratus</i> (Schmidt, 1857)	+					
<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)	+		+			
<i>Eteone picta</i> Quatrefages, 1865	+	+	+	+	+	
<i>Euclymene collaris</i> (Claparède, 1868)	+	+	+			+
<i>E. palermitana</i> Grube, 1840						+
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	+		+		+	
<i>Eumida sanguinea</i> (Oersted, 1843)	+		+		+	
<i>Eunereis longissima</i> (Johnston, 1840)	+		+	+	+	+
<i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje, 1828)	+		+		+	+
<i>Exogone gemmifera</i> Pagenstecher, 1862	+	+	+	+	+	
<i>Fabricia sabella</i> (Ehrenberg, 1837)	+		+			
<i>Galathowenia</i> sp.	+					
Oweniidae g. sp. (<i>Galathowenia</i> sp.) ?		+				
<i>Genetyllis nana</i> (Saint-Joseph, 1906)	+		+			
<i>G. paretii</i> (Blainville, 1828)	+	+				+
<i>G. tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	+	+	+	+	+	+
<i>Glycera alba</i> (O.F.Müller, 1776)	+		+		+	+
<i>G. capitata</i> Oersted, 1843	+				+	+

Продолжение табл. Table (contnd.)

Бентос. Приложение 5.1

1	2	3	4	5	6	7
<i>G. convoluta</i> Keferstein, 1862	+	+	+	+	+	+
<i>G. gigantea</i> Quatrefages, 1865						+
<i>G. rouxii</i> Audouin et Milne-Edwards, 1833	+					
<i>G. tessellata</i> Grube, 1863	+					
<i>Goniada bobretzkii</i> Annenkova, 1929	+				+	
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)	+					
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	+	+
<i>H. reticulata</i> (Claparède, 1870)	+	+	+		+	+
<i>Hediste diversicolor</i> (Muller, 1776)	+	+	+	+	+	+
<i>Hesionura coineaui</i> (Laubier, 1962)				+		
<i>H. coineaui longissima</i> Minichev, 1982	+		+			
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	+	+	+	+	+	+
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)					+	
<i>Janua pagenstecheri</i> (Quatrefages, 1865)	+		+		+	
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1868)	+	+	+	+	+	+
<i>Lagisca extenuata</i> (Grube, 1840)	+		+			
<i>Laonice cirrata</i> (Sars, 1851)	+					
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin et Milne-Edwards, 1833	+		+			
<i>Magelona rosea</i> Moore, 1907	+			+		
<i>Manayunkia caspica</i> Annenkova, 1929	+					
<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870	+	+	+	+	+	+
<i>Mercierella enigmatica</i> Fauvel, 1923	+		+			+
<i>Micronephtys stammeri</i> (Augener, 1932)	+	+	+		+	+
<i>Microphthalmus fragilis</i> Bobretzky, 1870	+		+		+	
<i>M. similis</i> Bobretzky, 1870	+				+	
<i>Microphthalmus</i> sp.			+	+		
<i>Microspio mecznikowianus</i> (Claparède, 1868)	+	+	+		+	
<i>Mystides limbata limbata</i> Saint-Joseph, 1888	+		Побережье Крыма			
<i>Naineris laevigata</i> (Grube, 1855)	+		Побережье Крыма			
<i>Namanereis pontica</i> (Bobretzky, 1872)	+		+			
<i>Neanthes fucata</i> (Savigny, 1820)			Побережье Крыма			
<i>N. succinea</i> (Frey et Leuckart, 1847)	+	+	+	+	+	+
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840)	+		+			
<i>Neodexiospira pseudocorrugata</i> (Bush, 1904)	+		Побережье Крыма			
<i>Nephtys ciliata</i> (O.F. Muller, 1776)			Побережье Крыма			
<i>N. cirrosa</i> Ehlers, 1868	+		+	+	+	+
<i>N. hombergii</i> Savigny, 1818	+	+	+	+	+	+
<i>Nereis rava</i> Ehlers, 1868						+
<i>N. zonata</i> Malmgren, 1867	+	+	+	+	+	+
<i>Nerilla antennata</i> O.Schmidt, 1848	+		Побережье Крыма			
<i>N. taurica</i> Skulyari, 1997			+			
<i>Nerilla</i> sp. I, sp. II			+			
<i>Notomastus latericeus</i> Sars, 1851						+
<i>N. lineatus</i> Claparède, 1870	+					
<i>N. profundus</i> Eising, 1887	+	+	+	+		+
<i>Ophelia bicornis</i> Savigny, 1818	+					
<i>O. limacina</i> (Rathke, 1843)	+			+	+	
<i>Orbinia latreilli</i> (Audouin et Milne-Edwards, 1834)	+			+		
<i>Oriopsis armandi</i> (Claparède, 1864)	+	+	+	+	+	
<i>Paranaitis lineata</i> (Claparède, 1870)	+	+	+	+	+	+

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Pectinaria belgica</i> (Pallas, 1766)					+	+
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	+	+	+	+	+	+
<i>Petaloproctus terricola</i> Quatrefages, 1865	+					
<i>Pholoe synophthalmica</i> Claparède, 1868	+	+	+	+	+	+
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	+	+
<i>Ph. mucosa</i> Oersted 1843	+	+	+	+		
<i>Pileolaria militaris</i> (Claparède, 1868)	+		+			
<i>Pionosyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)	+		+		+	
<i>Pisione remota</i> (Southern, 1914)	+					
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et Milne-Edwards, 1834)	+	+	+		+	+
<i>Polycirrus caliendrum</i> Claparède, 1868	+	Побережье Крыма				
<i>P. jubatus</i> Bobretzky, 1868	+	+	+	+	+	
<i>P. pallidus</i> (Claparède, 1864)	+					+
<i>Polydora ciliata</i> (Johnston, 1838)	+		+	+	+	
<i>Polygordius neapolitanus ponticus</i> Salensky, 1882	+				+	
<i>Polynoe scolopendrina</i> Savigny, 1820	+					
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	+				+	
<i>Pomatoceros triqueter</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	+	+
<i>Prionospio caspersi</i> Laubier, 1962	+					
<i>P. cirrifera</i> Wiren, 1883	+	+	+	+	+	
<i>P. malmgreni</i> Claparède, 1868	+		+	+		
<i>Protoaricia capsulifera</i> (Bobretzky, 1870)	+					
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	+	+	+	+	+	
<i>Protodrilus flavocapitatus</i> (Uljanin, 1877)	+		+			
<i>P. purpureus</i> (Schneider, 1868)	+		+		+	
<i>Protodrilus</i> sp.			+	+		
<i>Pseudomalacoceros cantabra</i> (Rioja, 1918)	+		+			
<i>P. tridentata</i> (Southern, 1914)	+		+			+
<i>Pterocirrus limbata</i> Claparède, 1868	+				+	
<i>P. macroceros</i> (Grube, 1860)	+		+			
<i>Pygospio elegans</i> Claparède, 1863	+		+		+	
<i>Sabellaria taurica</i> (Rathke, 1837)	+		+			
<i>Saccocirrus papillocercus</i> Bobretzky, 1872	+		+	+		
<i>Salmacina incrustans</i> Claparède, 1868	+					
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	+	+	+	+	+	
<i>Scolecopsis ciliatus</i> (Keferstein, 1862)	+	Побережье Крыма				
<i>S. fuliginosa</i> (Claparède, 1870)	+		+	+		
<i>S. squamata</i> (Muller, 1806)	+		+			
<i>Scolecopsis</i> sp.			+		+	
<i>Sphaerodoridium claparedii</i> (Greeff, 1866)	+					
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914	+	+	+	+	+	
<i>S. erinaceus</i> Claparède, 1868	+				+	
<i>S. hystrix</i> Claparède, 1863	+		+		+	
<i>Spio filicornis</i> (Muller, 1776)	+	+	+	+	+	+
<i>Spirorbidae</i> g. sp.	+		+	+		
<i>Sthenelais boa</i> (Johnston, 1839)	+	Побережье Крыма				
<i>Syllides longocirrata</i> Oersted, 1845	+		+	+	+	

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	+		+			
<i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835	+	+	+	+	+	+
<i>Tharyx marioni</i> Saint-Joseph, 1894	+				+	
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)	+		+			
<i>Typosyllis hyalina</i> (Grube, 1863)	+		+	+	+	
<i>T. nigrans</i> (Bobretzky, 1870)	+					
<i>T. prolifera</i> (Krohn, 1852)	+		+			
<i>T. variegata</i> (Grube, 1860)	+		+			
<i>Vermiliopsis infundibulum</i> (Linnaeus, 1788)	+		+		?	+
<i>Vigtorniella zaikai</i> (Kisseleva, 1992)			+			
<i>Xenosyllides violacea</i> Perejaslavzeva, 1891	+					
ARTHROPODA						
*Cyclopoida g. sp.	+	+	+	+	+	
Cirripedia						
<i>Balanus eburneus</i> Gould, 1841	+		+	+		
<i>B. improvisus</i> Darwin, 1854	+	+	+	+	+	+
<i>Chthamalus montagui</i> Southward, 1976						Литораль Крыма
<i>Ch. stellatus</i> Poli, 1791	+					Везде, где есть каменистый субстрат
<i>Verruca spengleri</i> (Darwin, 1854) (= <i>Metaverruca spengleri</i>)	+		+	+		
Decapoda						
<i>Alpheus dentipes</i> Guerin, 1832	+		+			
<i>Athanas nitescens</i> Leach, 1814	+	+	+			+
<i>Brachynotus sexdentatus</i> Risso, 1827	+	+	+			
<i>Callianassa pestai</i> De-Man, 1929	+	+	+			
<i>C. truncata</i> Giard et Bonnier, 1890	+		+			
<i>Carcinus mediterraneus</i> Czerniavsky, 1884	+	+	+	+	+	+
<i>Clibanarius erythropus</i> Latreille, 1818	+	+	+	+		
<i>Crangon crangon</i> (Linnaeus, 1758)	+		+	+		+
<i>Diogenes pugilator</i> Roux, 1828	+	+	+	+	+	+
<i>Eriphia verrucosa</i> Forskal, 1775	+		+	+	+	?
<i>Homarus gammarus</i> Linnaeus, 1758	+					Побережье Крыма
<i>Hippolyte inermis</i> Leach, 1815	?					Побережье Крыма
<i>H. longirostris</i> (Czerniavsky, 1869)	+		+			
<i>Lysmata seticaudata</i> (Risso, 1816)	+					Побережье Крыма
<i>Macropipus arcuatus</i> (Leach, 1814)	+	+		+	+	+
<i>M. depurator</i> (Linnaeus, 1776)				+	+	
<i>M. holsatus</i> Fabricius, 1798	+		+			
<i>Macropodia longirostris</i> (Fabricius, 1798)	+		+			
<i>M. rostrata</i> (Linnaeus, 1761)	+					Побережье Крыма
<i>Palaemon adspersus</i> Rathke, 1837	+		+			
<i>P. elegans</i> Rathke, 1837	+		+			
<i>P. serratus</i> (Pennant, 1777)	+					
<i>Palaemon</i> sp.				+	+	
<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabricius, 1793)	+		+	+	+	
<i>Pilumnus hirtellus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+
<i>Pirimella ridentate</i> Montagu, 1808	+					Побережье Крыма
<i>Pisidia longimana</i> (Risso, 1815)	+	+	+	+	+	+
<i>Pontophilus fasciatus</i> (Risso, 1816)	+					Побережье Крыма
<i>P. trispinosus</i> Hailstone, 1835	+		+			
<i>Portunus latipes</i> (Pennant, 1777)	+					Побережье Крыма

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Processa edulis</i> Risso, 1816	+		+			
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> \square <i>ridentate</i> (Maitland, 1874)			+			
<i>Upogebia pusilla</i> (Petagna, 1792)	+		+		+	+
<i>Xantho poressa</i> (Olivi, 1792)	+		+		+	+
Mysidacea						
<i>Diamysis bahirensis mecznikowi</i> (Czerniavsky, 1882)			+			
<i>Gastrosaccus sanctus</i> (Van Beneden, 1861)	+					
<i>Hemimysis</i> sp.						+
<i>Leptomysis sardica pontica</i> (Czerniavsky, 1882)	+		Побережье Крыма			
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Van Beneden, 1861)	+					
Mysidae gen. sp.			+	+	+	
<i>Paramysis pontica</i> Bacescu, 1940	+	+		+		
<i>Siriella jaltensis jaltensis</i> Czerniavsky, 1868	+	+				
Cumacea						
<i>Bodotria arenosa mediterranea</i> (Stener, 1938)	+			+	+	
<i>Callinectes sapidus</i> Rathbun, 1896			Побережье Крыма			
<i>Cumella limicola</i> G.O. Sars, 1879	+		+		+	
<i>C. pygmaea euxinica</i> Bacescu, 1950	+	+	+	+	+	
<i>Cumopsis goodsiri</i> (Van Beneden, 1868)			+			
<i>Eudorella truncatula</i> (Bate, 1856)	+	+	+	+	+	
<i>Iphinoe elisae</i> Bacescu, 1950	+	+	+	+	+	
<i>I. maeotica</i> (Sowinskyi, 1893)	+		+	+	+	+
<i>I. tenella</i> G.O. Sars, 1873	+		+			
<i>Nannastacus euxinicus</i> Bacescu, 1951	+		Побережье Крыма			
<i>Pseudocuma ciliata</i> G.O. Sars, 1879			+	+		
<i>P. graciloides</i> G.O. Sars, 1894				+		
<i>P. longicornis pontica</i> Bacescu, 1950	+		+		+	
<i>P. tenuicauda</i> (G.O. Sars, 1893)				+	+	
<i>Schizorhynchus scabriusculus</i> (G.O. Sars, 1894)				+		
Anisopoda						
<i>Apseudopsis ostroumovi</i> Bacescu et Carausu, 1947	+	+	+	+	+	+
<i>Heterotanaïs gurneyi</i> Norman, 1906	+					
<i>Leptochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842)	+	+	+	+	+	
<i>Tanaïs cavolini</i> Milne-Edwards, 1829	+	+	+	+		
Isopoda						
<i>Cymodoce erythraea euxinica</i> Bacescu, 1959	+					+
<i>Eurydice dollfusi</i> Monod, 1930	+		Побережье Крыма			
<i>E. pontica</i> (Czerniavsky, 1868)	+					
<i>E. racovitzai</i> Bacescu, 1949	+		Побережье Крыма			
<i>E. spinigera</i> Hansen, 1890	?		+	+		
<i>Gnathia bacescoi</i> Kusakin, 1969			Побережье Крыма			
<i>G. oxyurae</i> (Lilljeborg, 1855)			+			
<i>Halophiloscia fucorum</i> Verhoeff, 1930	+		+			
<i>Idotea baltica basteri</i> Audouin, 1827	+		+	+	+	
<i>I. ostroumovi</i> Sowinskyi, 1895	+		+			
<i>Jaera hopeana</i> Costa, 1853	+					
<i>J. nordmanni</i> (Rathke, 1837)	+		+		+	
<i>Ligia italica</i> Fabricius, 1798	+		+	+		
<i>Limnoria tuberculata</i> Sowinsky, 1884	+					
<i>Lironeca</i> sp.	+					

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Naesa bidentata</i> (Adams, 1800)	+		+		+	
<i>Sphaeroma pulchellum</i> (Colosi, 1921)	+	+	+		+	+
<i>S. serratum</i> (Fabricius, 1787)	+		+		+	+
<i>Synisoma capito</i> (Rathke, 1837)	+	+	+	+	+	+
<i>Tylos ponticus</i> Grebnitzky, 1874	+					
Amphipoda						
<i>Ampelisca diadema</i> Costa, 1853	+	+	+	+	+	+
<i>Amphithoe gammaroides</i> (Bate, 1857)	+	Побережье Крыма				
<i>A. ramondi</i> Audouin, 1826	+		+	+	+	
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	+	+	+	+	+	
<i>Atylus guttatus</i> (Costa, 1851)	+		+	+	+	
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (Bate, 1856)	+			+	+	
<i>Bialgicola cuniculus</i> (Stebbing, 1874)	+		+		+	
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	+	+	+	+	+	
<i>C. danilevskyi</i> Czernjavski, 1868	+		+	+	+	
<i>C. liparotensis</i> Haller, 1879	+	Побережье Крыма				
<i>C. mitis</i> Mayer, 1890	+	Побережье Крыма				
<i>Cardiophilus baeri</i> Sars, 1896	+	+	+	+	+	
<i>Chelura terebrans</i> Philippi, 1839	+					
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861		+				+
<i>Corophium acherusicum</i> Costa, 1857	+		+			
<i>C. bonelli</i> (Milne-Edwards, 1830)	+		+			
<i>C. crassicorne</i> Bruzelius, 1859	+				+	
<i>C. runcicorne</i> Della Valle, 1893	+			+	+	
<i>C. volutator</i> (Pallas, 1766)	+	+	+	+	+	
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1857)	+		+	+		
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	+	+	+	+	+	
<i>Echinogammarus olivii</i> (Milne-Edwards, 1830)	+				+	
<i>E. oliviiiformis</i> (Greze, 1985)					+	
<i>Erichthonius difformis</i> Milne-Edwards, 1830	+		+	+	+	
<i>Gammarellus carinatus</i> (Rathke, 1837)	+	+	+	+	+	
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)	+		+			
<i>G. insensibilis</i> Stock, 1966	+		+			
<i>G. subtypicus</i> Stock, 1966	+	+				+
<i>Gammarus</i> sp.				+		
<i>Gmelina costata</i> G.O. Sars, 1894	+					+
<i>Hyale dollfusi</i> Chevreux, 1911	+	Побережье Крыма				
<i>H. perieri</i> (Lucas, 1846)		Побережье Крыма				
<i>H. pontica</i> Rathke, 1837	+		+			
<i>H. prevostii</i> (Milne-Edwards, 1830)	+		+	+	+	
<i>Jassa falcata</i> (Montagu, 1808)	+			+		
<i>J. ocia</i> (Bate, 1862)	+		+			
<i>Megaluropus agilis</i> Hoek, 1889	+					
<i>Megamphorus cornutus</i> Norman, 1869	+	+				
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	+		+			
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke, 1843)	+	+	+	+	+	
<i>M. damnoniensis</i> (Bate, 1856)	+	+				+

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>M. gryllotalpa</i> Costa, 1853	+	+	+	+	+	
<i>M. versiculatus</i> (Bate, 1856)	+		+	+	+	
<i>Microprotopus longimanus</i> Chevreux, 1886	+					
<i>M. minutus</i> Sowinsky, 1893	+					
<i>Monoculodes gibbosus</i> Chevreux, 1888	+			+		
<i>Nannonyx goesi reductus</i> Greze, 1975	+		+			
<i>Orchestia bottae</i> Milne-Edwards, 1840	+		+			
<i>O. gammarella</i> (Pallas, 1766)	+					
<i>O. mediterranea</i> A. Costa, 1857	+	+	+			
<i>O. montagui</i> Audouin, 1826	+		+			
<i>Orchestia</i> sp.			+	+		
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)	+	+		+		
<i>Perioculodes longimanus</i> (Bate and Westwood, 1868)	+	+	+	+		
<i>Phthisica marina</i> Slabber, 1778	+	+	+	+	+	+
<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)	+		Побережье Крыма			
<i>Siphonoecetes dellavallei</i> Stebbing, 1899	+			+	+	
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)	+		+		+	
<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	+			+		
<i>Talorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)	+	+				
<i>Tritaeata gibbosa</i> (Bate, 1862)	+	+	+			
Insecta						
<i>Chironomus salinarius</i> Kieffer, 1921	+		+	+	+	
<i>Clunio marinus</i> (Haliday, 1855)	+					
<i>Cricotopus vitripennis</i> (Meigen, 1818)	+					
Pantopoda						
<i>Ammothea echinata</i> (Hodge, 1864)	+					
<i>Anoplodactylus petiolatus</i> (Kroyer, 1844)				+		
<i>Callipallene phantoma</i> (Dohrn, 1881)	+					
<i>Endeis spinosa</i> (Montagu, 1808)	+		+			
<i>Tanystylum conirostre</i> (Dohri, 1881)	+		+		+	
MOLLUSCA						
Loricata						
<i>Acanthochitona fascicularis</i> (Linnaeus, 1767)	+		+	+	+	
<i>Lepidochitona cinerea</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	+	+
Bivalvia						
<i>Abra alba</i> (Wood W., 1802) (= <i>A. renieri</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>A. nitida milachewichi</i> Neveeskaja, 1963	+	+	+	+	+	+
<i>A. ovata</i> (Philippi, 1836)	+	+	+	+		+
<i>Acanthocardia paucicostata</i> (Sowerby, 1841)	+	+	+	+	+	+
<i>A. tuberculata</i> Linnaeus, 1758						+
<i>Anadara inaequalvis</i> (Bruguiere, 1789) (= <i>Scapharca inaequalvis</i>)		+	+	+	+	+
<i>Barnea candida</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+			
<i>Cerastoderma glaucum</i> Poirer, 1789	+	+	+	+	+	+
<i>C. lamarcki</i> (Reeve, 1844)	+	+	+			
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+
<i>Chlamys glabra</i> (Linnaeus, 1758) (= <i>Flexopecten ponticus</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>Clausinella fasciata</i> (Costa, 1778)						+
<i>Crassostrea gigas</i> Thunberg, 1793	+			+		
<i>Donacilla cornea</i> (Poli, 1795)	+		+			

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Donax semistriatus</i> Poli, 1791	+		+	+	+	+
<i>D. trunculus</i> Linnaeus, 1758	+				+	
<i>Gastrana fragilis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+			+
<i>Gastrochaena dubia</i> (Pennant, 1777)	+		+			
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	+	+	+	+	+	+
<i>Hemilepton nitidum</i> (Turton, 1822) (= <i>Erycina nitida</i> , <i>Kellya compressa</i>)	+		+			
<i>Hiatella rugosa</i> (Linnaeus, 1758)			+			
<i>Irus irus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+		
<i>Lentidium mediterraneum</i> (Costa, 1829)	+	+	+	+	+	
<i>Loripes lacteus</i> Linnaeus, 1758 (= <i>L. lucinalis</i>)	+	+	+		+	+
<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758) (= <i>Divaricella divaricata</i>)	+	+	+	+	+	
<i>Macra stultorum</i> (Linnaeus, 1758)						+
<i>Modiolula phaseolina</i> (Philippi, 1844)	+	+	+	+	+	+
<i>Modiolus adriaticus</i> (Lamarck, 1819)	+	+	+	+	+	+
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758		+			+	+
<i>Mysella bidentata</i> (Montagu, 1803)	+	+	+	+	+	+
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	+	+	+	+	+	+
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	+	+	+	+	+	+
<i>Ostrea edulis</i> Linnaeus, 1758	+		+		+	+
<i>O. lamellosa</i> Brocchi, 1814	+					
<i>Paphia aurea</i> (Gmelin, 1791) (= <i>Politiitapes aurea</i> , <i>P. petalina</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	+	+	+	+	+	+
<i>Petricola lithophaga</i> (Retzius, 1786)	+		+			
<i>Pholas dactylus</i> Linnaeus, 1758	+		+			
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795) (= <i>P. mediterranea</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>Plagiocardium papillosum</i> (Poli, 1795) (= <i>P. simile</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>Solen marginatus</i> Pulteney, 1799	+	+	+			
<i>Spisula subtruncata</i> (Costa, 1778) (= <i>S. triangula</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>Striarca lactea</i> (Linnaeus, 1758) (= <i>Galactella lactea</i>)	+		+			
<i>Tellina donacina</i> Linnaeus, 1758 (= <i>Moerella donacina</i>)	+			+	+	+
<i>T. tenuis</i> (Costa, 1778) (= <i>Moerella tenuis</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>T. fabula</i> (Gmelin, 1791) (= <i>Fabulina fabula</i>)	+		+	+	+	
<i>Teredo navalis</i> Linnaeus, 1758	+					
<i>T. utriculus</i> Gmelin, 1790	+					
<i>Thracia papyracea</i> (Poli, 1791)	+	+	+	+	+	
Gastropoda						
<i>Anisocyclus pointeli</i> (de Folin, 1868)	+		+	+		
<i>Aporrhais pespelicani</i> (Linnaeus, 1758)					+	
<i>Bela nebula</i> (Montagu, 1803)	+	+	+			+
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa, 1778)	+	+	+	+	+	+
<i>B. jadertinum</i> (Brusina, 1865)	?	+	Прибрежье Крыма			
<i>Caecum armoricum</i> (de Folin, 1869) (= <i>Brochina tenuis</i>)	+		+			
<i>C. trachea</i> (Montagu, 1803) (= <i>C. elegans</i>)	+	+	+	+	+	
<i>Calyptraea chinensis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+
<i>Cerithidium submamillatum</i> (Rayneval & Ponzi, 1854)	+	+				+
<i>Cerithiopsis subulata</i> (Wood, 1850)	+	+	+			
<i>C. minima</i> (Brusina, 1865)	+		Побережье Крыма			
<i>C. tubercularis</i> (Montagu, 1803)	+	+	+	+	+	

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Cerithium vulgatum</i> Bruguiere, 1789	+		+	ЮБК		+
<i>C. spinosum</i> Philippi, 1836	?			ЮБК		
<i>C. gracilis</i> Philippi, 1836	?		+			
<i>Chrysallida emaciata</i> (Brusina, 1865) (= <i>Parthenina emaciata</i>)	+		+		+	
<i>Ch. indistincta</i> (Montagu, 1808) (= <i>Parthenina indistincta</i>)	+		+	+		
<i>Ch. terebellum</i> (Philippi, 1844) (= <i>Parthenina terebellum</i>)	+		+	+		
<i>Ch. fenestrata</i> (Jeffreys, 1848) (= <i>Tragula fenestrata</i>)	+	+	+		+	
<i>Ch. incerta</i> (Milashevitch, 1916)	+		+			
<i>Ch. obtusa</i> (T. Brown, 1827) (= <i>Parthenina interstincta</i>)	+		+	+		
<i>Cuthona amoena</i> (Alder et Hancock, 1842)	+					
<i>Cyclope neritea</i> (Linnaeus, 1758) (= <i>Nana neritea</i>)	+		+	+	+	
<i>C. donovani</i> Risso, 1826 (= <i>Nana donovani</i>)	+	+	+	+	+	
<i>Cylichnina robagliana</i> (Fischer, 1867)	+		+			
<i>C. strigella</i> (Loven, 1846)	+	+	+		+	
<i>C. variabilis</i> (Montagu, 1803)	+		+		+	
<i>Doridella obscura</i> Verrill, 1870	+		+	+		+
<i>Doris ocelligera</i> (Bergh, 1881)	+					
<i>Doto coronata</i> (Gmelin, 1790)	+					
<i>Embletonia pulchra</i> (Alder et Hancock, 1844)	+					
<i>Epitonium turtoni</i> (Turton, 1819) (= <i>Clathrus turtonis</i>)	+		+			
<i>E. commune</i> (Lamarck, 1822) (= <i>Clathrus annulatus</i>)	+		+			
<i>Eulimella acicula</i> (Philippi, 1836) (= <i>Belonidium acicula</i>)	+			+		
<i>E. scillae</i> (Scachi, 1835)	+					
<i>Facelina auriculata</i> (Muller, 1786)	+		+			
<i>Gibbula adriatica</i> (Philippi, 1844)	+	+	+	+	+	
<i>G. albida</i> (Gmelin, 1791)	+	+	+	+	+	+
<i>G. divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	
<i>Steromphala crimeana</i> Anistratenco et Starobogatov, 1991	?		+	+	+	
<i>Haminoea navicula</i> (Costa, 1778)	+		+	+		
<i>Hydrobia aciculina</i> (Bourguignat, 1876)	+			ЮБК		
<i>H. acuta</i> (Draparnaud, 1805)	+	+	+	+	+	
<i>H. procerula</i> Paladilhe, 1869	+					
<i>H. ventrosa</i> (Montagu, 1803) (сборный вид)	+		+			
<i>Limapontia capitata</i> (Muller, 1773)	+					
<i>Mangelia costata</i> (Pennant, 1767) (= <i>Cythereella costata</i>)	+	+	+	+	+	
<i>Marshallora adversa</i> (Montagu, 1803) (= <i>Triphora parva</i> , <i>T. perversa</i> (?), <i>T. obesula</i>)	+	+	+		+	
<i>Massotia lactea</i> (Michaud, 1832)	+		+			
<i>Melaraphe induta</i> (Westerlund, 1898)	+		+	+		
<i>M. neritoides</i> (Linnaeus, 1758)	+				+	
<i>Mutiturbocella cornea</i> (Loven, 1846)	+			ЮБК		
<i>M. inconspicua</i> (Alder, 1844) (= <i>Rissoa parva</i> гладкая форма)	+		+	ЮБК		
<i>Tritia reticulata</i> (Linnaeus, 1758) (= <i>Nassarius reticulata</i> , <i>T. reticulata</i> var. <i>mediterranea</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>T. modesta</i> (Milaschewitsch, 1909) (= <i>T. reticulata</i> var. <i>modesta</i>)	+	+	+	+	+	+
<i>T. nitida</i> (Jeffreys, 1867) (= <i>T. reticulata</i> по [36])	+	+	+	+	+	+
<i>Odostomia acuta</i> Jeffreys, 1848	+		+		+	
<i>O. eulimoides</i> Hanley, 1844	+	+	+	+	+	
<i>O. plicata</i> (Montagu, 1803)	+	+	+		+	
<i>O. scalaris</i> MacGillivray, 1843	+		+		+	
<i>Omalogyra atomus</i> (Philippi, 1841)	+			+		

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Ovatella myosotis</i> (Draparnaud, 1801)	+	+				
<i>Parhedyle tyrtowii</i> (Kowalewski, 1900)	+					
<i>Patella ulyssiponensis</i> Gmelin in Linnaeus, 1791 (= <i>P. tarentina</i>)	+		+	+	+	
<i>Pontohedyle milaschewitschi</i> (Kowalewski, 1901)	+					
<i>Pontiturboella rufostrigata</i> (Hesse, 1916)				+		
<i>Pseudopaludinella arenarum</i> (Bourguignat, 1876) (= <i>Hydrobia arenarum</i> part., <i>H. maritima</i> part.)		+	+	+	+	+
<i>P. cygnea</i> Anistratenco, 1992		+				
<i>P. leneumicra</i> (Bourguignat, 1876) (= <i>Hydrobia maritima</i> part., <i>H. leneumicra</i> part.)			+			
<i>P. maritima</i> (Milaschewitch, 1916) (= <i>Hydrobia maritima</i> part.)	+		+			
<i>Pseudovermis paradoxus</i> Perejaslawtzeva, 1890	+					
<i>Pusillina dolium</i> (Nyst, 1843)	+					
<i>P. obscura</i> (Philippi, 1844)					+	
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	+	+	+	+	+	+
<i>Retusa mammillata</i> (Philippi, 1836)	+				+	
<i>R. truncatula</i> (Bruguere, 1792)	+	+	+	+	+	
<i>Rissoa benzi</i> (Aradas et Maggiore, 1844) (= <i>R. euxinica</i> var. <i>devexa</i> ; <i>R. lineolata</i>)	+	+	+			
<i>R. euxinica</i> Milaschewitch, 1909 (по [2])	+		+	+		
<i>R. labiosa</i> (Montagu, 1803) (= <i>R. membranacea</i>)	+		+	+	+	
<i>R. parva</i> (Da Costa, 1779) (= <i>Mohrensternia parva</i>)	+	+	+	+	+	
<i>R. rufilabrum</i> Alder, 1815 (= <i>R. venusta</i>)	+	+	+			
<i>R. splendida</i> Eichwald, 1830	+	+	+	+	+	
<i>R. vicina</i> Milaschewitch, 1916 (= <i>R. venusta</i>)				+		
<i>Setia turriculata</i> Monterosato, 1884 (= <i>S. valvatooides</i>)	+	+	+			
<i>Stiliger bellulus</i> (Orbigny, 1837)	+					
<i>Tenellia adspersa</i> (Nordman, 1845)						
<i>Tergipes tergipes</i> (Forsk., 1775)	+					
<i>Thalassobia moitessieri</i> (Bourguignat, 1876) (= <i>Semisalsa dalmatica</i>)	+	+	+			
<i>Th. rausiana</i> (Radoman, 1974) (= <i>Semisalsa rausiana</i>)		+	+		+	
<i>Th. coutagnei</i> (Bourguignat in Coutagne, 1881) (= <i>Semisalsa graeca</i>)		+	+			
<i>Tornus subcarinatus</i> (Montagu, 1803)	+		+			
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	
<i>T. milaschewitschi</i> Anistratenko et Starobogatov, 1991				+	+	+
<i>T. tenuis</i> (Michaud, 1829)				+	+	+
<i>T. pulchella</i> (Recluz, 1843)				+	+	+
<i>T. tricolor</i> (Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, 1884)				+	+	+
<i>Trinchesia foliata</i> (Forbes et Goodsir, 1839)	+					
<i>Trophon muricatus</i> (Montagu, 1803) (= <i>Trophonopsis breviata</i>)	+	+	+	+		+
<i>Truncatella desnoyersii</i> (Payraudeau, 1826)		+	+			
<i>T. subcylindrica</i> (Linnaeus, 1758)	+	+		+	+	
<i>T. truncatula</i> (Draparnaud, 1805)	?	+		+	+	
<i>Turbonilla delicata</i> Monterosato, 1874	+	+	+		+	
<i>T. pusilla</i> (Philippi, 1844)	+					
<i>Turricaspia bogensis</i> (Kuster, 1852)		+				
<i>Vitreolina incurva</i> (B.D.D., 1883) (= <i>Balcis incurva</i>)	+	+	+		+	
BRYOZOA						
<i>Aetea recta</i> Hincks, 1880	+					
<i>Bowerbankia caudata</i> (Hincks, 1877)	+					
<i>B. gracilis</i> Leidy, 1855	+				+	

Побережье Крыма

Бентос. Приложение 5.1

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5	6	7
<i>B. imbricata</i> (Adams, 1800)	+		+			
<i>Conopeum seurati</i> (Canu, 1928)	+		+		+	
<i>Electra crustulenta</i> Borg, 1931			+	+	+	
<i>E. monostachys</i> (Busk, 1854)			+		+	
<i>E. pilosa</i> (Linnaeus, 1767)	+		+			
<i>E. zostericola</i> (Nordmann, 1840)	+		+			
<i>Lepralia pallasiana</i> Moll, 1803	+	+	+	+	+	
<i>L. turgenewi</i> (Ostroumow, 1886)	+	+	+			
<i>Schizoporella auriculata</i> (Hassall, 1842)	+	+	+		+	
<i>S. linearis</i> (Hassall, 1841)			+			
<i>Scrupocellaria bertholletii</i> aud. var. <i>capreolus</i> Heller, 1867	+		+			
<i>Victorella pavida</i> Kent, 1870			+			
ENTOPROCTA						
<i>Barentsia benedeni</i> (Foettinger, 1887)	+		+			
TENTACULATA						
<i>Phoronis euxinicola</i> Saint-Long, 1907	+		+			
<i>Ph. psammophila</i> Cori, 1889		+				+
<i>Phoronis</i> sp.	+	+	+	+	+	
ECHINODERMATA						
<i>Amphiura stepanovi</i> Djakonov, 1954	+	+	+	+	+	+
<i>Leptosynapta inhaerens</i> (O. Muller, 1776)	+	+				+
<i>Oestergrenia digitata</i> (Montagu, 1830)	+					
<i>Oestergrenia</i> sp.			+	+		
<i>Stereoderma kirschbergi</i> (Heller, 1868)	+		+	+	+	+
<i>Synapta hispida</i> Heller, 1868	+			+	+	
CHORDATA						
<i>Asciidiella aspersa</i> (Muller, 1776)	+	+	+	+	+	+
<i>Botryllus schlosseri</i> (Pallas, 1766)	+	+	+			+
<i>Branchiostoma lanceolatum</i> (Pallas)	+			+	+	
<i>Ciona intestinalis</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	+	+
<i>Ctenicella appendiculata</i> (Heller, 1877)	+	+	+	+	+	+
<i>Diplosoma listerianum</i> (Milne Edwards, 1841)	+		+			
<i>Eugyra adriatica</i> Drasche, 1884	+	+	+	+	+	+
<i>Molgula euprocta</i> Drasche, 1884	+		+	+		+

Примечания: * – обнаружены в полости асцидий; ссылка на «Побережье Крыма» или иное указание дается при отсутствии информации о более точном месте обнаружения вида.

При составлении таблицы использованы следующие источники:

данные до 1975 г. [8, 15, 17, 22 – 24, 27, 36 – 38, 48, 56, 58, 64, 72, 86, 87, 91, 100, 110, 117, 132, 134, 151, 156, 163, 200, 203, 204];

данные за 1980 – 1990-е годы [2, 3, 5, 14, 39 – 42, 57, 76, 77, 82, 83, 118, 123, 130, 147, 149, 159, 161, 169, 171, 173, 174, 192, 193, 201, 209, 216 – 218, 237, 251, 267, 296, 297, 315];

раздел 5.1.5 настоящей монографии;

собственные неопубликованные данные и личные сообщения В. И. Холодова, Н. Г. Сергеевой, В. А. Гринцова, Т. В. Николаенко, М. В. Макарова и А. А. Латушкина.

ПРИЛОЖЕНИЕ 5.2

Таблица. Состав мейобентоса различных районов крымского побережья Черного моря (I – северо-западное; II - западное; III – южное; IV – юго-восточное)

Table. Composition of meiobenthos in different regions of the Crimean coast, the Black Sea (I – North-Western part; II – Western; III – Southern; IV – South-Western)

В И Д 1	Р а й о н			
	I 2	II 3	III 4	IV 5
FORAMINIFERA				
<i>Ammonia compacta</i> (Hofker, 1969)	+	+	+	+
<i>A. parazovica</i> Stsched. et Mayer, 1975				+
<i>A. tepida</i> Cushman, 1928				+
<i>Aubignyna perlucida</i> (Heron-Allen et Earland, 1913)	+	+	+	+
<i>Criboelphidium bartletti</i> (Cushman, 1933)	+			
<i>Eggerella scabra</i> (Williamson, 1858)	+	+	+	+
<i>Elphidium caspicum azovicum</i> Janko, 1979				+
<i>E. ponticum</i> (Dolgopol. et Pauli, 1931)	+			+
<i>Haynesina anglica</i> (Murray, 1965)				+
<i>Lagena. lateralis</i> (Cushman) var. <i>pontica</i> Mikhalevich, 1968	+	+	+	
<i>L. perlucida</i> (Montagu) var. <i>basispiculata</i> Mikhalevich, 1968	+	+	+	+
<i>L. vulgaris</i> Williamson, 1858	+			+
<i>Laryngosigma williamsoni</i> (Terquem, 1878)		+		
<i>Massilina secans</i> (d'Orbigny, 1826)	+			+
<i>Nonion depressulus</i> (Walk. et Jacob. 1784)	+	+	+	+
<i>Porosonion martcobi</i> (Bogdanowicz, 1947)	+	+	+	+
<i>P. martcobi ponticum</i> Janko, 1979				+
<i>P. subgranosus</i> Egger, 1857				+
<i>Psammophaga simplora</i> (Arnold, 1982)		+	+	+
<i>Quinqueloculina seminulum</i> (Linné, 1767)	+	+	+	+
<i>Quinqueloculina ex. gr. bicornis</i> (Walker et Jacob, 1826)	+			
<i>Vellaria</i> sp.		+	+	+
TURBELLARIA				
<i>Cercira hastate</i> O. Schm., 1861 juv.	+			
<i>Procerodes lobata</i> O. Schm., 1861 juv.	+			
<i>Pseudomonacelus ophiocephala</i> O. Schm., 1861 juv.	+			
NEMATODA				
Araeolaimida Coninck. and Stekh., 1933				
<i>Syringolaimus caspersi</i> Gerlach, 1951		+	+	
<i>Leptolaimus steineri</i> (Filipjev, 1922)	+	+	+	+
<i>Camacolaimus bathycola</i> Filipjev, 1922	+	+	+	+
<i>C. dolichocercus</i> Filipjev, 1922		+	+	+
<i>C. zostericola</i> Filipjev, 1918		+	+	
<i>Araeolaimus ponticus</i> Filipjev, 1922	+	+	+	+
<i>A. zosteriae</i> (Filipjev, 1918)		+	+	+
<i>Araeolaimoides zosteriae</i> Filipjev, 1918		+		+
<i>Diplopeltis cirrhatus</i> (Eberth, 1863)		+		
<i>Acmaeolaimus diplopeltoides</i> Filipjev, 1918			+	
<i>Southerniella conicauda</i> (Stekhoven, 1950)		+		
<i>Axonolaimus arcuatus</i> (Stekhoven, 1950)		+	+	
<i>A. ponticus</i> Filipjev, 1918		+		+

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5
<i>A. setosus</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>Odonthophora angustilaimus</i> (Filipjev, 1918)		+	+	+
<i>Parodontophora quadristica</i> (Stekhoven, 1950)	+	+	+	+
<i>Campylaimus ponticus</i> Sergeeva, 1981		+	+	+
<i>C. siwaschensis</i> Sergeeva, 1981		+		+
<i>Diplopetula onusta</i> (Wieser, 1956)			+	+
Desmoscolecida Filipjev, 1929			+	
<i>Desmoscolex minutus</i> Claparede, 1863	+	+	+	+
<i>Desmoscolex tenuiseta</i> Filipjev, 1922	+	+	+	
<i>Quadricoma eurycricus</i> (Filipjev, 1922)		+	+	+
<i>Qu. loricata</i> Filipjev, 1922		+	+	+
<i>Qu. media</i> (Reinhard, 1881)		+	+	
<i>Qu. pontica</i> Filipjev, 1922		+	+	
<i>Qu. steineri</i> Filipjev, 1922		+	+	
<i>Qu. suecica</i> (Allgen, 1930)		+	+	+
<i>Qu. tenuis</i> (Steiner, 1916)		+		
<i>Tricoma bacescui</i> (Pal. et Andriescu, 1963)			+	
<i>T. nematoides</i> (Greeff, 1869)		+	+	+
<i>T. platycephala</i> Filipjev, 1922		+	+	
Monhysterida Filipjev, 1929				
<i>Metalinhomoeus filiformis</i> (De Man, 1907)		+	+	+
<i>M. typicus</i> De Man, 1907			+	
<i>M. zosteræ</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>Prosphaerolaimus eurypharynx</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>Terschellingia longicaudata</i> De Man, 1907	+	+	+	+
<i>T. pontica</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>Eleutherolaimus longus</i> Filipjev, 1922	+	+	+	+
<i>Antycyclus iniquus</i> (Wieser, 1959)			+	+
<i>Disconema alaima</i> Filipjev, 1918		+		
<i>Linhomoeus hirsutus</i> Bastian, 1865		+	+	+
<i>Paralinhomoeus deconincki</i> Groza-Rojancovski, 1972				+
<i>P. filiformis</i> (Filipjev, 1918)		+	+	+
<i>P. tenuicaudatus</i> (Bütschli 1874)	+	+	+	+
<i>Sphaerocephalum crassicauda</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>Cobbia triodonta</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>Cylindrotheristus maeoticus</i> (Filipjev, 1922)	+	+		+
<i>C. longicaudatus</i> (Filipjev, 1922)		+	+	+
<i>C. oxycercus</i> (De Man, 1888)		+		+
<i>Mesotheristus setosus</i> (Bütschli, 1874)	+		+	+
<i>Monhystera ampulocauda</i> Paramonov, 1926	+	+		
<i>M. attenuata</i> Filipjev, 1922	+	+	+	+
<i>M. collaris</i> Filipjev, 1922	+	+	+	+
<i>M. conica</i> Filipjev, 1922	+	+	+	+
<i>M. filiformis</i> Bastian, 1865		+	+	+
<i>M. longicapitata</i> Filipjev, 1922	+	+	+	
<i>M. parva</i> (Bastian, 1865)	+			+
<i>M. rotundicapitata</i> Filipjev, 1922		+	+	
<i>Paramonhystera elliptica</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>Steineria pontica</i> Groza-Rojancovski, 1972		+	+	+

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5
<i>Theristus acer</i> Bastian, 1865			+	
<i>Th. latissimus</i> Filipjev, 1922		+	+	
<i>Th. littoralis</i> Filipjev, 1922				+
<i>Th. sabulicola</i> (Filipjev, 1918)		+	+	
<i>Th. euxinus</i> (Filipjev, 1918)	+	+	+	+
<i>Sphaerolaimus dispar</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>Sph. gracilis</i> De Man, 1976	+	+	+	+
<i>Sph. horrendus</i> Sergeeva, 981			+	
<i>Sph. macrocirculus</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>Sph. megamphis</i> Wieser, 1956			+	
<i>Sph. minutus</i> Vitiello, 1971			+	
<i>Sph. ostreae</i> Filipjev, 1918		+	+	+
Desmodorida De Coninck, 965				+
<i>Microlaimus kaurii</i> Wieser, 1954	+	+	+	+
<i>M. globiceps</i> de Man, 1880		+		
<i>M. ponticus</i> Sergeeva, 1976	+	+	+	
<i>Pseudomicrolaimus murinae</i> Sergeeva, 1976	+		+	+
<i>Chromaspirina pontica</i> Filipjev, 1918		+	+	+
<i>Metachromadora cystoseira</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>M. macroutera</i> Filipjev, 1918	+	+	+	
<i>Onyx perfectus</i> Cobb, 1891		+	+	+
<i>Spirinia sabulicola</i> Filipjev, 1918		+		+
<i>S. parasitifera</i> (Bastian, 1865)	+	+		
<i>Desmodora conica</i> Vitiello, 1971	+	+	+	+
<i>D. longicaudata</i> Allgen, 1959	+	+		+
<i>D. pontica</i> Filipjev, 1922	+		+	
<i>Ceramonema annulata</i> (Filipjev, 1922)	+	+	+	+
<i>Monoposthia costata</i> (Bastian, 1865)		+		
<i>Draconema ponticum</i> Filipjev, 1918			+	
<i>D. cephalatum</i> Cobb, 1913			+	
Chromadorida Filipjev, 1929				
<i>Comesoma stenocephalum</i> Filipjev, 1918		+	+	
<i>Paracomesoma dubium</i> (Filipjev, 1918)		+	+	
<i>Sabatieria abyssalis</i> (Filipjev, 1918)	+	+	+	+
<i>S. longicaudata</i> Filipjev, 1922	+	+	+	
<i>S. quadripapillata</i> Filipjev, 1922		+	+	
<i>S. pulchra</i> (G.Schneider, 1906)	+	+	+	+
<i>Chromadora cricophana</i> Filipjev, 1922			+	+
<i>Ch. nudicapitata</i> Bastian, 1865	+	+	+	+
<i>Chromadorella mytilicola</i> Filipjev, 1918			+	
<i>Chromadorina obtusa</i> Filipjev, 1918		+	+	+
<i>Prochromadora megodonta</i> Filipjev, 1922	+	+	+	+
<i>Ch. gracilis</i> Filipjev, 1922			+	+
<i>Ch. laeta</i> (De Man, 1870)	+			
<i>Euchromadora striata</i> (Eberth, 1863)	+	+		
<i>Euchromadora</i> sp.1 – <i>Euchromadora</i> . aff. <i>striata</i> (Eberth, 1863)		+	+	
<i>Chromadorita demaniana</i> Filipjev, 1922		+	+	+
<i>Chromadorita</i> sp. 1 - <i>Ch.</i> aff. <i>demaniana</i> Filipjev, 1922	+			+

Продолжение табл. Table (contnd.)

1	2	3	4	5
<i>Ch. gracilis</i> (Filipjev, 1922)		+		+
<i>Ch. leuckarti</i> (De Man, 1876)		+	+	+
<i>Dichromadora cephalata</i> (Steiner, 1916)	+		+	+
<i>Ptycholaimellus ponticus</i> (Filipjev, 1922)	+	+	+	+
<i>Neochromadora poecilosomoides</i> (Filipjev, 1918)		+	+	+
<i>N. sabulicola</i> (Filipjev, 1918)		+	+	+
<i>Pomponema multipapillatum</i> (Filipjev, 1922)	+			+
<i>Spilophorella euxina</i> Filipjev, 1918		+	+	
<i>Spilophorella</i> aff. sp. <i>euxina</i> Filipjev, 1918		+	+	+
<i>Sp. paradoxa</i> (De Man, 1888)		+		
<i>Prochromadorella brachyura</i> Stekhoven, 1950			+	+
<i>P. mediterranea</i> (Micoletzky, 1922)	+	+	+	+
<i>Neotonchus corcundus</i> (Gerlach, 1956)		+	+	
<i>Neotonchus</i> sp.1 – <i>N. aff. corcundus</i> (Gerlach, 1956)	+		+	+
<i>Cervonema</i> sp.1 - <i>.C. aff. tenuicaudatum</i> (Stekh., 1950)		+	+	
<i>Paracanthonchus caecus</i> (Bastian, 1865)	+	+	+	+
<i>Cyatholaimus gracilis</i> (Eberth, 1863)	+	+	+	+
<i>Longicyatholaimus</i> sp.1		+	+	
<i>Cobbionema acrocerca</i> Filipjev, 1922		+	+	+
<i>C. cylindrolaimoides</i> Stekhoven, 1950			+	+
<i>Halichoanolaimus dolichurus</i> Saweljev, 1912		+	+	
<i>H. lukjanovae</i> Sergeeva, 1973		+	+	+
<i>H. robustus</i> (Bastian, 1865)		+	+	+
<i>Cheironchus vorax</i> Cobb, 1917		+		
<i>Latronema</i> sp. – <i>Latronema aff. piraticum</i> Wieser, 1959	+	+		+
Enoplida Filipjev, 1929		+	+	+
<i>Bathylaimus australis</i> Cobb, 1894	+	+		+
<i>B. cobbi</i> Filipjev, 1922		+	+	+
<i>Tripyloides marinus</i> (Bütschli., 1874)	+	+	+	+
<i>Halanonchus bullatus</i> Gerlach, 1964		+		+
<i>Nemanema filiformis</i> (Filipjev, 1918)				+
<i>Oxystomina elongata</i> (Bütschli, 1874)	+	+		
<i>O. clavicauda</i> (Filipjev, 1918)		+	+	+
<i>O. cf. nidrosiensis</i> Allgen, 1933				+
<i>O. propria</i> Sergeeva, 1973			+	
<i>O. unguiculata</i> Stekhoven, 1935		+	+	
<i>O. breviceps</i> Sergeeva, 1973	+	+	+	+
<i>O. pulchella</i> Vitiello, 1970		+	+	+
<i>Thalassoalaimus mediterraneus</i> Vitiello, 1970			+	+
<i>Halalaimus ponticus</i> Filipjev, 1922		+		+
<i>H. anne</i> Sergeeva, 1972		+	+	
<i>H. wodjanizkii</i> Sergeeva, 1972		+	+	
<i>H. brevispiculum</i> Sergeeva, 1973		+	+	+
<i>H. jaltensis</i> Sergeeva, 1973	+	+	+	+
<i>Leptosomatides euxinus</i> Filipjev, 1918	+		+	+
<i>Leptosomatium punctatum</i> (Eberth, 1863)		+	+	
<i>L. bacillatum</i> (Eberth, 1863)	+	+	+	+
<i>L. elongatum</i> Bastian, 1865				+
<i>Anticoma acuminata</i> (Eberth, 1863)				+

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>A. platonovae</i> Sergeeva, 1972		+	+	+
<i>Crenopharinx brevicaudatus</i> (Sch.-Stekh., 1950)			+	
<i>Phanoderma albidum</i> Bastian, 1865		+		
<i>Ph. cocksi</i> Bastian, 1865	+	+	+	
<i>Ph. laticolle</i> (Marion, 1870)	+			+
<i>Oxyonchus dubius</i> (Filipjev, 1918)				+
<i>Mesacanthion conicum</i> (Filipjev, 1918)		+	+	+
<i>M. heterospiculum</i> Sergeeva, 1974		+	+	+
<i>Paramesacanthion truncus</i> Vitiello, 1971		+	+	+
<i>Enoploides disparilis</i> Sergeeva, 1974		+	+	+
<i>E. hirsutus</i> Filipjev, 1918		+		+
<i>E. brevis</i> Filipjev, 1918		+		+
<i>E. cirrhatus</i> Filipjev, 1918		+	+	+
<i>E. amphioxi</i> Filipjev, 1918		+		+
<i>E. ponticus</i> Sergeeva, 1974	+	+	+	+
<i>Epacanthion najdjae</i> Sergeeva, 1974		+	+	
<i>Enoplus quadridentatus</i> Berlin, 1853		+	+	+
<i>E. maeoticus</i> Filipjev, 1916				+
<i>E. littoralis</i> Filipjev, 1918		+		
<i>Rhabdodemia pontica</i> Platonova, 1965		+		
<i>Anoplostoma viviparum</i> (Bastian, 1865)			+	+
<i>A. brevispiculum</i> Sergeeva, 1974	+	+	+	
<i>Pontonema zernovi</i> (Filipjev, 1916)	+	+	+	+
<i>Oncholaimellus mediterraneus</i> Stekhoven, 1942		+		+
<i>Pelagonema obtusicauda</i> Filipjev, 1918		+	+	+
<i>Mononcholaimus separabilis</i> Wieser, 1953		+		
<i>Oncholaimellus mediterraneus</i> Sch.-Stekh., 1942			+	+
<i>Viscosia glabra</i> (Bastian, 1865)	+	+	+	+
<i>V. minor</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>V. cobbi</i> Filipjev, 1918	+	+	+	+
<i>V. elongata</i> Filipjev, 1922		+	+	+
<i>V. minudonta</i> Vitiello, 1970				+
<i>Metoncholaimus demani</i> (Zuz Strassen, 1894)	+	+	+	+
<i>Oncholaimus dujardinii</i> De Man, 1876	+	+	+	+
<i>O. brevicaudatus</i> Filipjev, 1918		+		+
<i>O. campyloceroides</i> Con. et Stekhoven, 1933	+	+	+	+
<i>Prooncholaimus eberthi</i> (Filipjev, 1918)		+	+	+
<i>P. banyulensis</i> Inglis, 1962		+	+	+
<i>Pontonema zernovi</i> (Filipjev, 1916)		+	+	
<i>Eurystomina assimilis</i> (De Man, 1876)	+	+	+	
<i>E. filispiculum</i> Gerlach, 1954			+	+
<i>Catalaimus sabulicola</i> (Filipjev, 1918)		+	+	+
<i>C. longicaudatus</i> Sergeeva, 1974		+	+	+
<i>Calyptronema sabulicola</i> (Filipjev, 1918)			+	
<i>C. acuminatum</i> (Eberth, 1863)			+	
<i>Polygastrophora hexabulba</i> (Filipjev, 1918)			+	+
<i>P. pentabulba</i> Sergeeva, 1974			+	
<i>Symplocostoma ponticum</i> Filipjev, 1918		+	+	+
<i>S. tenuicolle</i> (Eberth, 1863)	+			+

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>Metapelagonema pontica</i> Sergeeva, 1972			+	+
Dorylaimida Pearse, 1942				
<i>Dorylaimus filipjevi</i> Gerlach, 1951			+	+
KINORHYNCHA				
<i>Centroderes spinosus</i> (Reinh., 1881)		+		
<i>Echinoderes agigens</i> Bacescu, 1968		+		
<i>Echinoderes dubius</i> Reinh.		+		
<i>E. setigere</i> Greeff.		+		
<i>Pycnophyes dentatus</i> (Reinh., 1887)	+	+		
<i>P. ponticus</i> (Reinh., 1887)		+		
<i>Semnoderes armiger</i> Zelinka, 1894		+		
OLIGOCHAETA	+	+	+	
POLYCHAETA				
<i>Aonides poucibranchiata</i> Southern, 1914		+		
<i>Capitella capitata</i> (Fabric., 1780)	+			
<i>Exogone gemmifera</i> Pagenst., 1884		+		
<i>Grubea clavata</i> (Claparede, 1863)	+	+		
<i>G. limbata</i> Claparede, 1863	+			
<i>Micronephthys stammeri</i> Augener, 1932		+		
<i>Nephtys cirrosa</i> Ehlers, 1868		+		
<i>Nerilla taurica</i> Skulyari, 1996		+		
<i>Notomastus</i> sp. 1	+			
<i>Oriopsis armandi</i> (Claparede, 1864)		+		
<i>Pionosyllis pulligera</i> Krohn, 1852	+			
<i>Polydora ciliata</i> (Jonston, 1838)	+			
<i>Prionospio cirrifera</i> Laubier, 1962		+		
<i>Schistomeringas rudolphii</i> (Delle Chiaje, 1841)	+			
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914		+		
<i>Sph. hustrix</i> Claparede, 1863	+			
<i>Spirorbis pussilla</i> Rhatke, 1837	+			
<i>Syllides longicerrathus</i> Oersted, 1845		+		
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	+			
<i>Terebellides</i> sp.		+		
<i>Typasyllis</i> sp.		+		
<i>Vigtorniella zaikai</i> (Kisseleva, 1992)		+		
HARPACTICOIDA				
Ameiridae				
<i>Ameira parvula</i> subsp. <i>parvula</i> (Claus, 1866)	+	+	+	+
<i>A. scotti</i> Sars, 1911		+	+	
<i>A. scotti</i> var. <i>brevicornis</i> Monard, 1926		+	+	
<i>Nitokra hibernica</i> subsp. <i>hibernica</i> (Brady, 1880)	+		+	+
<i>N. lacustris</i> subsp. <i>lacustris</i> (Shmankevich, 1875)	+			
<i>N. pontica</i> Jakubisiak, 1938		+		
<i>N. spinipes</i> Boeck, 1865	+	+	+	+
<i>Praeiptomesochra africana</i> (Kunz, 1951)			+	
<i>Proameira simplex</i> (Norman & T. Scott, 1905)			+	
<i>Psyllocamptus propinquus</i> (T. Scott, 1896)			+	
<i>Stenocopia longicaudata</i> subsp. <i>pontica</i> Griga, 1962	+		+	+

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
Argestidae				
<i>Eurycletodes latus</i> (T. Scott, 1892)	+	+	+	+
<i>E. parasimilis</i> Por, 1959	+	+	+	+
<i>E. similis</i> (T. Scott, 1895)	+	+	+	+
Canthocamptidae				
<i>Cathocamptus staphylinus</i> (Jurine, 1820)		+		
<i>Heteropsyllus major</i> (Sars, 1920)	+	+	+	+
<i>Mesochra pygmaea</i> (Claus, 1863)	+	+	+	+
<i>M. xenopoda</i> Monard, 1935			+	+
<i>Nannomesochra arupinensis</i> (Brian, 1925)			+	
Canuellidae				
<i>Canuella furcigera</i> Sars, 1903	+	+	+	+
<i>C. perplexa</i> T. & A. Scott, 1893	+	+	+	+
<i>Sunaristes paguri</i> Hesse, 1867			+	+
Cletodidae				
<i>Cletodes limicola</i> Brady, 1872	+	+	+	+
<i>C. longicaudatus</i> (Boeck, 1873)	+	+	+	+
<i>C. tenuipes</i> T. Scott, 1897	+	+	+	+
<i>Enhydrosoma caeni</i> Raibaut, 1965			+	
<i>E. curvirostre</i> (T. Scott, 1894)			+	
<i>E. gariene</i> Gurney, 1930	+		+	
<i>E. longifurcatum</i> Sars, 1909			+	+
<i>E. pontica</i> Jakubisiak, 1938			+	+
<i>E. propinquum</i> (Brady & Robertson in Brady, 1880)	+	+	+	+
<i>E. sarsi</i> (T. Scott, 1905)	+	+	+	+
<i>E. sordidum</i> Monard, 1926	+	+	+	+
<i>Limnocletodes behningi</i> Borutzky, 1926		+		
<i>Stylicletodes longicaudatus</i> (Brady & Robertson in Brady, 1880)	+	+	+	+
Cylindropsyllidae				
<i>Stenocaris pontica</i> Chappuis & Serban, 1953			+	
<i>Stenocaropsis valkanovi</i> (Marinov, 1974)			+	
Darcythompsoniidae				
<i>Horsiella brevicornis</i> Douwe, 1904	+			
Diosaccidae				
<i>Amonardia normani</i> (Brady, 1872)		+	+	+
<i>A. similis</i> (Claus, 1866)		+	+	+
<i>Amphiascoides brevifurca</i> (Czerniavski, 1868)		+	+	+
<i>A. debilis</i> (Giesbrecht, 1881)		+	+	+
<i>A. neglecta</i> (Norman & T. Scott, 1905)		+	+	+
<i>A. subdebilis</i> (Willey, 1935)	+	+	+	+
<i>Amphiascopsis cinctus</i> (Claus, 1866)		+	+	+
<i>A.s thalestroides</i> (Sars, 1911)		+	+	+
<i>Amphiascus tenuiremis</i> (Brady & Robertson in Brady, 1880)			+	
<i>A. sinuatus</i> Sars, 1906			+	
<i>Bulbamphiascus imus</i> (Brady, 1872)	+	+	+	+
<i>Diosaccus tenuicornis</i> (Claus, 1863)	+	+	+	+
<i>Haloschizopera junodi</i> (Monard, 1935)			+	
<i>H. mathoi</i> (Monard, 1935)			+	
<i>H. pontarchis</i> Por, 1959	+	+	+	+

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>Paramphiascella vararensis</i> (T. Scott, 1903)			+	
<i>Paramphiascopsis longirostris</i> (Claus, 1863)	+	+	+	+
<i>Robertgurneya oligochaeta</i> Noodt, 1955				+
<i>R. rostrata</i> (Gurney, 1927)			+	
<i>R. similis</i> subsp. <i>similis</i> (A. Scott, 1896)			+	+
<i>R. soyeri</i> Apostolov, 1974			+	
<i>R. spinulosa</i> (Sars, 1911)			+	
<i>Robertsonia knoxi</i> subsp. <i>knoxii</i> (Thompson & A. Scott, 1903)			+	
<i>R. monardi</i> (Klie, 1937)		+	+	+
<i>Schizopera chaetosa</i> (Petkovski, 1954)		+		
<i>Stenhelia elisabethae</i> Por, 1960	+	+	+	+
<i>S. normani</i> subsp. <i>normani</i> (T. Scott, 1905)	+	+	+	+
<i>S. reflexa</i> (Brady & Robertson in Brady, 1880)	+	+	+	+
<i>S. tethysensis</i> Monard, 1928	+	+	+	+
<i>Typhlamphiascus confusus</i> (T. Scott, 1902)	+	+	+	+
<i>T. typhlops</i> (Sars, 1906)	+	+	+	+
Ectinosomatidae				
<i>Ectinosoma melaniceps</i> Boeck, 1865	+	+	+	+
<i>E. normani</i> T. & A. Scott, 1896		+		+
<i>Halectinosoma abrau</i> (Krichagin, 1877)		+		+
<i>H. brevirostre</i> (Sars, 1904)		+	+	+
<i>H. curticorne</i> (Boeck, 1873)		+	+	+
<i>H. elongatum</i> (Sars, 1904)	+	+	+	+
<i>H. herdmani</i> (T. & A. Scott, 1896)	+	+	+	+
<i>Pseudobradya minor</i> (T. & A. Scott, 1896)	+	+	+	+
Harpacticidae				
<i>Harpacticus compsonyx</i> Monard, 1926	+	+	+	+
<i>H. flexus</i> Brady & Robertson, 1873	+	+	+	+
<i>H. gracilis</i> Claus, 1863	+	+	+	+
<i>H. littoralis</i> Sars, 1910	+	+	+	+
<i>H. nicaeensis</i> Claus, 1866	+	+	+	+
<i>H. obscurus</i> T. Scott, 1895	+	+	+	+
<i>H. uniremis</i> subsp. <i>uniremis</i> (Kröyer in Gaimard (1842-1845?))	+	+	+	+
Huntemanniidae				
<i>Nannopus palustris</i> Brady, 1880	+	+		
Laophontidae				
<i>Asellopsis bacescui</i> Por, 1959	+	+		
<i>A. sarmatica</i> Jakubisiak, 1938	+	+		
<i>Esola typhlops</i> (Sars) subsp. <i>pontica</i> Por, 1959	+	+	+	
<i>Heterolaophonte curvata</i> subsp. <i>curvata</i> (Douwe, 1929)	+	+	+	+
<i>H. curvata</i> subsp. <i>micrarthros</i> Marcus & Por, 1960	+	+	+	+
<i>H. minuta</i> (Boeck, 1873)		+		
<i>H. stroemii</i> subsp. <i>brevicaudata</i> (Monard, 1928)	+	+	+	+
<i>H. stroemii</i> subsp. <i>paraminuta</i> Noodt, 1955	+	+	+	+
<i>H. stroemii</i> subsp. <i>stroemii</i> (Baird, 1837)	+	+	+	+
<i>H. uncinata</i> (Czerniavski, 1868)	+	+	+	+
<i>Laophonte brevifurca</i> Sars, 1920	+	+	+	+
<i>L. elongata</i> subsp. <i>elongata</i> Boeck, 1873	+	+	+	+
<i>L. longicaudata</i> Boeck, 1865	+	+	+	+

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>L. setosa</i> Boeck, 1865	+	+	+	+
<i>L. thoracica</i> Boeck, 1865	+		+	+
<i>Onychocamptus mohammed</i> (Blanchard & Richard, 1891)		+		
<i>Paralaophonte brevisrostris</i> (Claus, 1863)		+	+	
<i>Paronychocamptus nanus</i> (Sars, 1908)			+	
<i>Pontophonte grigae</i> Lee & Huys, 1999	+	+	+	+
<i>P. leuke</i> (Por, 1959)			+	
Leptastacidae				
<i>Leptastacus macronyx</i> (T. Scott, 1892)		+	+	+
<i>L. taurica</i> (Marinov, 1973)			+	
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T. & A. Scott, 1895)			+	
<i>Schizothrix pontica</i> (Griga, 1964)	+	+	+	+
Longipediidae				
<i>Longipedia minor</i> T. & A. Scott, 1893	+	+	+	+
Metidae				
<i>Metis ignea</i> subsp. <i>ignea</i> Philippi, 1843	+	+	+	+
Normanellidae				
<i>Normanella minuta</i> (Boeck, 1873)	+	+	+	+
<i>N. mucronata</i> Sars, 1909	+	+	+	+
<i>N. serrata</i> Por, 1959		+	+	+
Orthopsyllidae				
<i>Orthopsyllus linearis</i> subsp. <i>illgi</i> (Chappuis, 1958)		+	+	
<i>O. linearis</i> subsp. <i>linearis</i> (Claus, 1866)		+	+	
Parastenheliidae				
<i>Parastenhelia spinosa</i> subsp. <i>spinosa</i> (Fischer, 1860)	+	+	+	+
Parastenocarididae				
<i>Parastenocaris chappuisi</i> Serban, 1960			+	
Peltidiidae				
<i>Alteutha typica</i> Czerniavski, 1868	+	+	+	+
Porcellidiidae				
<i>Porcellidium viride</i> (Philippi, 1840)	+	+	+	+
Pseudotachidiidae				
<i>Dactylopodella flava</i> (Claus, 1866)		+	+	+
Rhizothricidae				
<i>Rhizothrix curvata</i> (Brady & Robertson in Brady (1880)		+	+	+
<i>Rh. pubescens</i> Por, 1959		+	+	+
Tachidiidae				
<i>Microarthridion fallax</i> Perkins, 1956	+	+	+	
Tegastidae				
<i>Parategastes sphaericus</i> (Claus, 1863)		+	+	+
<i>Tegastes longimanus</i> (Claus, 1863)		+	+	+
Tetragonicipitidae				
<i>Phyllopodopsyllus bradyi</i> (T. Scott, 1892)		+	+	+
<i>Ph. pauli</i> Crisafi, 1960		+	+	+
Thalestridae				
<i>Dactylopusia tisboides</i> (Claus, 1863)	+	+	+	+
<i>Diarthrodes assimilis</i> (Sars, 1906)		+	+	
<i>D. dubius</i> (Brian, 1921)		+		+
<i>D. minutus</i> (Claus, 1863)			+	

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>D. nobilis</i> (Baird, 1845)			+	+
<i>D. ponticus</i> subsp. <i>ponticus</i> (Kricagin, 1877)		+	+	+
<i>D. pygmaeus</i> (T. & A. Scott, 1895)	+	+	+	+
<i>Eudactylopus spectabilis</i> (Brian, 1923)		+	+	
<i>Paradactylopodia brevicornis</i> (Claus, 1866)		+	+	+
<i>P. latipes</i> (Boeck, 1865)		+	+	+
<i>Parathalestris clausi</i> (Norman, 1868)		+	+	+
<i>P. harpactoides</i> (Claus, 1863)		+	+	+
<i>Phyllothalestris mysis</i> (Claus, 1863)	+	+	+	+
<i>Rhynchothalestris rufocincta</i> (Brady, 1880)		+	+	+
<i>Thalestris longimana</i> Claus, 1863		+	+	+
<i>Th. rufoviolasces</i> Claus, 1866	+	+	+	+
Tisbidae				
<i>Idyella pallidula</i> Sars, 1905			+	
<i>Scutellidium longicauda</i> subsp. <i>Longicauda</i> (Philippi, 1840)	+	+	+	+
<i>Tisbe dilatata</i> Klie, 1949		+	+	+
<i>T. furcata</i> subsp. <i>furcata</i> (Baird, 1837)	+	+	+	+
<i>T. histriana</i> Marcus & Por, 1961			+	
OSTRACODA				
<i>Aglaioocypris companata</i> (Brady et Robertson, 1869)		+		
<i>Bairdia raripila</i> G.W.Muller, 1894		+		
<i>Bythocythere turgida</i> G.O.Sars, 1866		+		
<i>Callistocythere abjecta</i> Schornikov, 1966		+		
<i>C. erispata</i> (Brady, 1866)		+		
<i>C. flavidofusca</i> (Ruggieri, 1950)		+		
<i>C. diffusa</i> (G. W. Müller, 1894)		+		
<i>C. mediterranea</i> (G. W. Müller, 1894)		+		
<i>Candona .angulata f.meridionalis</i> Petkovski, 1958		+		
<i>C. schweyeri</i> Schornicov, 1964		+		
<i>Candonopsis kingsleii</i> (Brady et Robertson, 1870)				+
<i>Carinocythereis carinata</i> (Roemer, 1838)		+		
<i>C. rubra</i> (G. W. Muller, 1894)		+		
<i>C. pallida</i> G. W. Müller, 1894		+		
<i>Cyprideis torosa</i> var. <i>littoralis</i> Brady, 1864		+		
<i>C. torosa</i> var. <i>torosa</i> (Jones, 1850)		+		
<i>Cypridopsis aculeata</i> (Costa, 1847)		+		
<i>Cyprinotus salina</i> (Brady, 1868)			+	
<i>Cyschmanidea bacescoi</i> Caraion, 1963		+		
<i>C. tschernjavskyi</i> (Dub., 1939)		+		
<i>Cytheridea acuminata</i> (Bosquet, 1852)				
<i>C. mülleri</i> (Münst.)		+		
<i>Cytherois cepa</i> Klie, 1937		+		
<i>C. pseudovitrea pseudovitrea</i> Dubowsky, 1939		+		
<i>C. planus</i> Schornikov, 1965		+		
<i>C. valcanovi</i> Klie, 1937		+		
<i>C. succinoides</i> Dubowsky, 1939		+		
<i>C. niger</i> Schornikov, 1965		+		
<i>C. succinea</i> G. W. Müller, 1894		+		
<i>C. frequens</i> G. W. Müller, 1894		+		

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>Cytheroma variabilis</i> G. W. Muller, 1894		+		
<i>C. karadagienis</i> Dubowsky, 1939		+		
<i>Cytheromorpha fuscata</i> (Brady, 1868)				
<i>Cytherura ventriangulata</i> Schornikov, 1965				
<i>Darvinula stevensoni</i> (Brady et Robertson, 1870)		+		
<i>Eucypris inflata</i> (G. O. Sars, 1903)		+		
<i>Hemicytherura bulgarica</i> (Klie, 1937)		+		
<i>H. videns</i> (G.W. Muller, 1894)		+		
<i>Leptocythere longa</i> (Negadaev, 1955)		+		
<i>L. cymbula</i> (Livental, 1929)				
<i>L. pediformis</i> Schornicov, 1966				
<i>L. gracilloides</i> Schornicov, 1964				
<i>L. relictata</i> Schornicov, 1964				
<i>L. ramosa</i> (Rome, 1942)		+		
<i>L. multipunctata</i> (Seguenza, 1942)		+		
<i>L. devexa</i> Schornicov, 1966		+		
<i>L. macallana</i> (Brady & Robertson, 1869)		+		
<i>L. nitida</i> Schornikov, 1966		+		
<i>L. histriana</i> Caraion, 1964		+		
<i>L. rara</i> (G. W. Muller, 1894)				
<i>L. lopatici</i> Schornikov, 1964		+		
<i>L. quinquetuberculata</i> (Schweyer, 1949)		+		
<i>L. bacuana</i> (Livental, 1929)		+		
<i>L. diffusa</i> (G. W. Müll, 1984)		+		
<i>Levocytherura pontica</i> (Marinov, 1962)				
<i>L. remanei</i> (Marinov, 1964)		+		
<i>Loxocauda mulleri</i> Schornikov, 1965		+		
<i>Loxococoncha rhomboidea</i> (Fischer, 1855)		+		
<i>L. bulgarica</i> Caraion, 1961		+		
<i>L. pontica</i> Klie, 1937		+		
<i>L. elliptica</i> Brady, 1868		+		
<i>L. lepida</i> Stepanaitys, 1962		+		
<i>L. littoralis</i> G. W. Müller		+		
<i>L. granulata</i> G. O. Sars, 1866		+		
<i>L. aestuarii</i> Marinov, 1963		+		
<i>L. globosa</i> Schornikov, 1965		+		
<i>L. nana</i> Marinov, 1962		+		
<i>L. rennata</i> Schornikov, 1965		+		
<i>L. immodulata</i> Stepanaitys, 1962		+		
<i>Microcythere longiantennata</i> Marinov, 1962		+	+	
<i>Microcytherura nigrescens</i> G. W. Muller, 1894		+		
<i>M. fulvoides</i> Dubowsky, 1939		+		
<i>Paracytheridea paulii</i> Dubowsky, 1939		+		
<i>P. bovetensis</i> Dub.		+		
<i>Paracytherois agigensis</i> Caraion, 1963		+		
<i>Paradoxostoma intermedium</i> G. W. Muller, 1894		+		
<i>P. naviculum</i> Schornikov, 1965		+		
<i>P. ponticum</i> Klie, 1942		+		
<i>P. simile</i> G. W. Muller, 1894		+		

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>P. variabile</i> (Baird, 1835)		+		
<i>P. tauricum</i> Schornikov, 1965		+		
<i>P. convexum</i> Schornikov, 1965		+		
<i>P. guttatum</i> Schornikov, 1965		+		
<i>Parvocythere hartmanni</i> Marinov, 1962				
<i>Polycopse frequens</i> G. W. Muller, 1894		+		
<i>Pontocythere tchernjawskaia</i> Dubowsky, 1939		+		
<i>P. bacescoi</i> (Caraion, 1960)		+		
<i>Pontocytheroma arenaria</i> Marinov, 1963		+		
<i>Potamocypris steuari</i> Klie, 1935		+		
<i>Pseudocytherura pontica</i> Dubowsky, 1939		+		
<i>Sclerochilus dubowskyi</i> Merinov, 1962		+	+	
<i>S. gewemulleri</i> Dubowsky, 1939		+		
<i>Semicytherura virgata</i> Schornikov, 1965		+		
<i>S. euxinica</i> (Caraion, 1967)		+		
<i>Tyrrhenocythere amnicola donetziensis</i> Dubowsky, 1926		+		
<i>Urocythereis margaritifera</i> (G. W. Muller, 1894)		+		
<i>Xestoleberis decipiens</i> G. W. Muller, 1894		+		
<i>X. cornelii</i> Caraion, 1963		+		
<i>X. acutipennis</i> Caraion, 1963		+		
<i>X. aurantia</i> (Baird, 1838)		+		
<i>X. labiata</i> Brady & Robertson, 1874		+		
ACARINA				
<i>Agaue chevrenxi</i> (Trouessart, 1889)		+		
<i>Agauopsis brevivalpus</i> (Trouessart, 1889)		+		
<i>A. ibssi</i> Bartsch, 1996		+		
<i>A. marinovi</i> Petrova, 1976		+		
<i>Arhodeoporus gracilipes</i> (Trouessart, 1889)		+		
<i>Copidognathus ponteuxinus</i> Viets, 1928	+			
<i>C. tectiporus</i> (Viets, 1935)		+		
<i>Halacarellus basteri var. affinis</i> Trouess., 1896	+			
<i>H. chersonesus</i> Bartsch, 1998		+		
<i>H. micropectinatus</i> Bartsch, 1972		+		
<i>Halacarus basteri var. affinis</i> Trouess., 1896	+			
<i>Pontarachna punctulum</i> Philippi, 1840	+	+	+	
<i>P. pontica</i> Viets, 1928	+	+	+	
<i>Rhombognathus karlvietsi</i> Bartsch, 1975		+		
<i>Rh. magnirostris</i> Traussart, 1889		+		
<i>Rh. paranotops</i> Bartsch, 1986		+		
<i>Rh. pascens</i> (Lohmann, 1889).	+	+		+
<i>Rh. peltatus</i> Viets, 1939		+		
<i>Rh. ponticus</i> Motas & Sares, 1940		+		
<i>Rh. tonops</i> Bartsch, 1996		+		
<i>Rhombognathus</i> sp.	+			
<i>Thalassarachna agginis</i> (Trouessart, 1896)		+		
CHIRONOMIDAE				
Chironomidae g.sp.,	+			
<i>Clunio marinus</i> (Halyday, 1855)	+	+		

Примечание. При составлении списка фауны фораминифер использована классификация [225], свободноживущих нематод - [265, 266], гарпактикоид - [258], клещей - [230 - 234].

Бентос. Приложение 5.3

ПРИЛОЖЕНИЕ 5.3

Таблица. Видовой состав бентосных диатомовых водорослей Крымского побережья Черного моря
Table. Benthic diatom algae composition at the Crimean coast of the Black Sea

Таксон	Район			
	1	2	3	4
1	2	3	4	5
<u>COSCINODISCOPHYCEAE</u>				
THALASSIOSIROPHYCIDAE				
THALASSIOSIRALES Gleser et Makarova 1986				
Thalassiosiraceae Lebour 1930				
<i>Thalassiosira baltica</i> (Grunow) Ostenfeld	+	-	-	-
<i>Th. excentrica</i> var. <i>excentrica</i> (Ehrenberg) Cleve	-	+	+	-
<i>Th. excentrica</i> (Ehrenberg) Cleve var. <i>fasciculata</i> Hustedt	-	+	-	-
<i>Th. inserta</i> Makarova	+	-	+	-
<i>Th. oestrupii</i> (Ostenfeld) Hasle	-	+	-	-
<i>Th. parva</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	+	+
Stephanodiscaceae Glezer et Makarova 1986				
<i>Cyclotella caspia</i> Grunow	-	+	-	-
<i>C. kuetzingiana</i> Thwaites	+	-	+	+
<i>C. menenghiniana</i> Kutzing	+	-	-	-
<i>Cyclotella</i> sp.	-	-	+	-
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow	+	-	-	+
COSCINODISCOPHYCIDAE				
MELOSIRALES Crawford 1990				
Melosiraceae Kutzing 1844				
<i>Melosira juergensii</i> Agardh	-	-	-	+
<i>M. moniliformis</i> (O. Muller) Agardh var. <i>moniliformis</i>	+	+	-	+
<i>M. moniliformis</i> (O. Muller) Agardh var. <i>octogona</i> (Grunow) Hustedt	+	+	-	-
<i>M. moniliformis</i> (O. Muller) Agardh var. <i>subglobosa</i> Grunow	+	+	-	+
<i>M. nummuloides</i> (Dillwyn) Agardh	-	-	-	+
Endictyaceae Crawford 1990				
<i>Endictya oceanica</i> Ehrenberg	-	-	-	+
Hyalodiscaceae Crawford 1990				
<i>Hyalodiscus ambiguus</i> Grunow	+	+	-	+
<i>H. scoticus</i> (Kutzing) Grunow	+	-	+	+
<i>Podosira hormoides</i> (Montagne) Kutzing	-	-	-	+
PARALIALES Crawford 1990				
Paraliaceae Crawford 1988				
<i>Paralia sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve	+	+	+	+
COSCINODISCALES Round et Crawford 1990				
Coscinodiscaceae Kutzing 1844				
<i>Coscinodiscus concinnus</i> W. Smith	-	+	-	+
<i>C. gigas</i> Ehrenberg	-	+	-	-
<i>C. granii</i> Gough	+	+	-	+
<i>C. janischii</i> A. Schmidt	+	+	+	+
<i>C. jonesianus</i> (Greville) Ostenfeld	+	-	-	-
<i>C. lineatus</i> Ehrenberg	-	-	-	+
<i>C. radiatus</i> Ehrenberg	+	+	+	+
Hemidiscaceae Hendey 1937 emend Simonsen 1975				
<i>Actinocyclus ehrenbergii</i> Ralfs	+	-	+	+

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>A. octonarius</i> Ehrenberg var. <i>octonarius</i>	-	+	-	-
<i>A. octonarius</i> Ehrenberg var. <i>ralfsii</i> (W. Schmidt) Hustedt	-	+	-	-
Heliopeltaceae H.L. Smith 1872				
<i>Actinoptychus undulatus</i> (Bailey) Ralfs	+	-	-	-
BIDDULPHIOPHYCIDAE				
TRICERATIALES Round et Crawford 1990				
Triceratiaceae (Shutt) Lemmermann 1899				
<i>Triceratium antediluvianum</i> (Ehrenberg) Grunow**	+	-	+	+
<i>Pleurosira aurita</i> (Lyngbye) Brebisson et Godey var. <i>aurita</i>	+	-	-	+
<i>P. aurita</i> (Lyngbye) Brebisson et Godey var. <i>obtusata</i> (Kutzing) Hustedt	+	-	-	+
<i>P. laevis</i> (Ehrenberg) Compere	+	-	-	-
<i>P. rostrata</i> Hustedt var. <i>rostrata</i>	+	-	-	-
<i>Auliscus sculptus</i> (W. Smith) Ralfs**	+	-	+	-
Plagiogrammaceae De Toni 1890				
<i>Plagiogramma staurophorum</i> (Gregory) Heiberg*	-	-	+	-
<i>Glyphodesmis distans</i> (Gregory) Grunow*	-	-	+	-
<i>Dimerogramma fulvum</i> (Gregory) Ralfs**	+	-	-	+
<i>D. minor</i> (Gregory) Ralfs	+	-	+	+
ANAULALES Round et Crawford 1990				
Anaulaceae (Schutt) Lemmermann 1899				
<i>Anaulus minutus</i> Grunow*	-	-	-	+
CHAETOCEROTOPHYCIDAE				
CHAETOCEROTALES Round et Crawford 1990				
Chaetocerotaceae Ralfs 1861				
<i>Bacteriastrum hyalinum</i> Lauder	+	-	-	-
FRAGILARIOPHYCEAE				
FRAGILARIOPHYCIDAE				
FRAGILARIALES Silva 1962				
Fragilariaceae Greville 1833				
<i>Staurosirella pinnata</i> (Ehrenberg) Williams et Round	+	-	-	-
<i>Martyana martyi</i> (Heribaud) Round	+	-	+	+
<i>Diatoma hiemale</i> (Roth) Heiberg**	+	-	-	+
<i>D. tenue</i> Agardh	+	+	-	+
<i>D. vulgare</i> Bory f. <i>breve</i> (Grunow) Bukhtiyarova	+	-	-	+
<i>D. vulgare</i> Bory f. <i>lineare</i> (Grunow) Bukhtiyarova*	+	-	-	+
<i>D. vulgare</i> Bory f. <i>productum</i> (Grunow) Bukhtiyarova*	-	-	-	+
<i>D. vulgare</i> Bory f. <i>vulgare</i>	+	-	-	-
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehrenberg	+	-	-	+
<i>Neosynedra delicatissima</i> (Proshkina-Lavrenko) Guslyakov	+	+	+	+
<i>Tabularia curvata</i> (Proshkina-Lavrenko) Guslyakov	-	+	-	+
<i>T. gaillonii</i> (Bory) Bukhtiyarova	+	-	+	+
<i>T. tabulata</i> (Agardh) Snoeijjs	+	+	+	+
<i>Ophephora marina</i> (Gregory) Petit	+	-	+	-
<i>Falcula media</i> Voigt var. <i>subsalina</i> Proshkina-Lavrenko**	-	-	+	+
<i>Pteroncola hyalina</i> (Kutzing) Guslyakov	+	-	-	-
<i>Podocystis adriatica</i> Kutzing**	-	-	+	-
LICMOPHORALES Round 1990				
Licmophoraceae Kutzing 1844				
<i>Licmophora abbreviata</i> Agardh var. <i>abbreviata</i>	+	+	+	+

Бентос. Приложение 5.3

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>L. abbreviata</i> Agardh var. <i>abbreviata</i> f. <i>rostrata</i> (Mereschkowsky) Proshkina-Lavrenko	-	+	-	-
<i>L. communis</i> (Heiberg) Grunow*	+	+	-	+
<i>L. dalmatica</i> (Kutzing) Grunow	+	+	-	+
<i>L. ehrenbergii</i> (Kutzing) Grunow	+	+	+	+
<i>L. flabellata</i> Agardh	-	+	+	+
<i>L. gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow var. <i>gracilis</i>	+	+	+	+
<i>L. gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow var. <i>anglica</i> (Kutzing) Peragallo	-	-	-	+
<i>L. grandis</i> (Kutzing) Grunow*	+	-	-	+
<i>L. hastata</i> Mereschkowsky**	+	+	+	+
<i>L. nubecula</i> (Kutzing) Grunow	-	+	-	-
<i>L. ovulum</i> Mereschkowsky**	+	-	-	+
<i>Licmophora paradoxa</i> (Lynbbye) Agardh var. <i>paradoxa</i>	-	+	+	+
<i>Licmophora paradoxa</i> (Lynbbye) Agardh var. <i>tincta</i> (Agardh) Hustedt	+	-	-	-
RHAPHONEIDALES Round 1990				
Rhaphoneidaceae Forti 1912				
<i>Rhaphoneis ampiceros</i> Ehrenberg*	-	-	+	-
<i>Rhaphoneis</i> sp.	-	-	+	-
<i>Delphineis surirella</i> (Ehrenberg) G.W. Andrews**	-	-	+	-
Psammodiscaceae Round et Mann 1990				
<i>Psammodiscus nitidus</i> (Gregory) Round et Mann**	+	+	+	+
ARDISSONEALES Round 1990				
Ardissoneaceae Round 1990				
<i>Ardissonea baculus</i> (Gregory) Grunow	+	-	+	+
<i>A. crystallina</i> (Agardh) Grunow	+	+	+	+
TOXARIALES Round 1990				
Toxariaceae Round 1990				
<i>Toxarium undulatum</i> Bailey	+	+	+	+
THALASSIONEMATALES Round 1990				
Thalassionemataceae Round 1990				
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky	+	+	+	+
RHABDONEMATALES Round et Mann 1990				
Rhabdonemataceae Round et Crawford 1990				
<i>Rhabdonema adriaticum</i> Kutzing	+	+	+	+
<i>R. arcuatum</i> (Lyngbye) Kutzing	+	-	-	-
STRIATELLALES Round 1990				
Striatellaceae Kutzing 1844				
<i>Striatella delicatula</i> (Kutzing) Grunow	+	+	+	+
<i>S. interrupta</i> (Ehrenberg) Heiberg	+	+	+	+
<i>S. unipunctata</i> (Lyngbye) Agardh	+	+	+	+
<i>Grammatophora angulosa</i> Ehrenberg	-	-	-	+
<i>G. marina</i> (Lyngbye) Kutzing	+	+	+	+
<i>G. oceanica</i> (Ehrenberg) Grunow	-	+	-	+
<i>G. serpentina</i> (Ralfs) Ehrenberg	+	+	+	+
BACILLARIOPHYCEAE				
BACILLARIOPHYCIDAE				
LYRELLALES Mann 1990				
Lyrellaceae Mann 1990				
<i>Lyrella abrupta</i> (Donkin) Guslyakov et Karaeva	+	+	+	+

Бентос. Приложение 5.3

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>L. dissipata</i> (Hustedt) Guslyakov et Karaeva*	+	-	+	-
<i>L. hennedyi</i> (W. Smith) Guslyakov et Karaeva var. <i>hennedyi</i>	+	+	+	+
<i>L. hennedyi</i> (W. Smith) Guslyakov et Karaeva var. <i>nebulosa</i> Gregory	-	-	+	-
<i>L. lyra</i> (Ehrenberg) Karaeva var. <i>atlantica</i> (A. Schmidt) Guslyakov et Karaeva	+	-	+	+
<i>L. lyra</i> (Ehrenberg) Karaeva var. <i>ehrenbergii</i> (Cleve) Guslyakov et Karaeva	-	-	+	-
<i>L. lyra</i> (Ehrenberg) Karaeva var. <i>elliptica</i> (A. Schmidt) Guslyakov et Karaeva	+	-	+	-
<i>L. lyra</i> (Ehrenberg) Karaeva var. <i>lyra</i>	+	+	-	+
<i>L. pygmaea</i> (Kutzing) Makarova et Karaeva	+	-	-	-
<i>L. rudiformis</i> (Hustedt) Guslyakov et Karaeva*	+	-	+	+
<i>Lyrella</i> sp.	-	-	+	-
<i>L. spectabilis</i> (Gregory) Karaeva	+	+	+	+
<i>L. subforcipata</i> (Hustedt) Guslyakov et Makarova	+	-	-	-
<i>Petroneis humerosa</i> (Brebisson) Stick et Mann*	-	+	+	+
MASTOGLOIALES Mann 1990				
Mastogloiaceae Mereschkowsky 1903				
<i>Mastogloia angulata</i> Lewis	+	-	-	+
<i>M. baldjikiana</i> Grunow	+	-	-	-
<i>M. binotata</i> (Grunow) Cleve	+	-	-	+
<i>M. braunii</i> Grunow	+	-	-	+
<i>M. crucicula</i> (Grunow) Cleve	+	-	-	-
<i>M. erythraea</i> Grunow var. <i>biocellata</i> Grunow	+	-	-	-
<i>M. erythraea</i> Grunow var. <i>erythraea</i>	+	-	-	-
<i>M. ignorata</i> Hustedt	+	+	-	-
<i>M. labuensis</i> Cleve	+	-	-	-
<i>M. lanceolata</i> Thwaites var. <i>lanceolata</i>	+	-	-	-
<i>M. lineata</i> (Dillwyn) Agardh	-	+	-	-
<i>M. ovulum</i> Hustedt	+	-	-	-
<i>M. paradoxa</i> Grunow var. <i>paradoxa</i>	+	-	-	-
<i>M. paradoxa</i> Grunow var. <i>tenera</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	-	+
<i>M. pumila</i> (Cleve et Moller) Cleve	+	+	-	+
<i>M. pusilla</i> Grunow var. <i>pusilla</i>	+	-	-	+
<i>M. pusilla</i> Grunow var. <i>subrhombica</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	-	-
<i>M. rostrata</i> (Wallich) Hustedt	-	+	-	-
<i>M. smithii</i> Thwaites var. <i>smithii</i>	+	+	+	-
<i>M. tenera</i> Hustedt	+	-	-	-
CYMBELLALES Mann 1990				
Rhoicospheniaceae Chen et Zhu 1983				
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (Agardh) Lange-Bertalot	+	+	+	+
<i>Gomphonemopsis domniciae</i> (Guslyakov) Guslyakov****	+	-	-	-
Cymbellaceae Greville 1833				
<i>Cymbella angusta</i> (Gregory) Guslyakov var. <i>angusta</i>	+	+	+	+
<i>C. angustata</i> (W. Smith) Cleve	-	-	-	+
<i>C. arcus</i> (Gregory) Guslyakov	+	+	+	+
<i>C. cistula</i> (Hemprisch) Kirchner*	-	-	-	+
<i>C. cymbelloides</i> (Gregory) Guslyakov	+	-	-	-
<i>C. helvetica</i> Kutzing*	-	+	+	+
<i>C. odessana</i> Guslyakov****	+	-	-	-
<i>C. pusilla</i> Grunow	+	-	-	+
<i>C. tumida</i> (Brebisson) Van Heurck*	-	-	+	-

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>Brebissonia boeckii</i> (Ehrenberg) O'Meara	+	-	-	-
<i>Encyonema caespitosa</i> Kutzing*	-	-	-	+
Gomphonemataceae Kutzing 1844				
<i>Gomphonema angustatum</i> Kutzing	-	-	+	-
<i>G. productum</i> (Grunow) Lange-Bertalot et Reich.	-	-	-	+
<i>G. truncatum</i> Ehrenberg	-	-	-	+
<i>Gomphoneis olivaceum</i> (Hornemann) Daw. ex Ross et Sims var. <i>olivaceum</i> *	-	+	+	+
ACHNANTHALES Silva 1962				
Achnanthaceae Kutzing 1844				
<i>Achnanthes brevipes</i> Agardh var. <i>brevipes</i>	+	+	+	+
<i>A. brevipes</i> Agardh var. <i>intermedia</i> (Kutzing) Cleve	-	+	+	+
<i>A. brevipes</i> Agardh var. <i>parvula</i> (Kutzing) Cleve	-	-	-	+
<i>A. dispar</i> Cleve*	+	-	+	-
<i>A. longipes</i> Agardh	+	+	+	+
<i>A. lyrata</i> Proshkina-Lavrenko**	-	-	+	+
<i>A. manifera</i> Brun.*	+	-	+	+
<i>A. mirabilis</i> Proshkina-Lavrenko	-	-	-	+
<i>A. pinnata</i> Hustedt	+	-	-	-
<i>A. pseudogroenlandica</i> Hende***	-	-	+	+
<i>Achnanthes</i> sp.	-	-	-	+
<i>A. taeniata</i> Grunow*	-	-	-	+
<i>A. triconfusa</i> Van Landingham	+	-	-	-
<i>Planothidium delicatulum</i> (Kutzing) Round et Bukhtiyarova	-	-	+	+
<i>P. lanceolatum</i> (Brebisson) Bukhtiyarova	-	-	+	-
Cocconeidaceae Kutzing 1844				
<i>Cocconeis britannica</i> Naegeli***	-	-	+	-
<i>C. costata</i> Gregory	+	-	-	+
<i>C. dirupta</i> Gregory var. <i>flexella</i> (Janisch et Rabenhorst) Grunow*	-	-	+	+
<i>C. dirupta</i> Gregory var. <i>sigma</i> Pantocsek	-	-	+	-
<i>C. disculus</i> (Schumann) Cleve	+	-	-	-
<i>C. distans</i> Gregory	+	+	+	+
<i>C. euglipta</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>C. maxima</i> (Grunow) Peragallo	+	-	+	+
<i>C. molesta</i> Kutzing var. <i>crucifera</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	-	-
<i>C. molesta</i> Kutzing var. <i>molesta</i>	+	-	+	+
<i>C. notata</i> Petit	+	+	-	+
<i>C. pediculus</i> Ehrenberg	+	-	+	+
<i>C. pellucida</i> Grunow	+	-	-	-
<i>C. placentula</i> Ehrenberg var. <i>intermedia</i> (Heribaud et Peragallo) Cleve	+	-	+	+
<i>C. placentula</i> Ehrenberg var. <i>placentula</i>	+	+	+	+
<i>C. pseudodebesii</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	-	-
<i>C. pseudomarginata</i> Gregory	+	-	+	+
<i>Cocconeis quarnerensis</i> Grunow**	+	-	+	+
<i>C. scutellum</i> Ehrenberg var. <i>adjuncta</i> A. Schmidt	-	-	+	+
<i>C. scutellum</i> Ehrenberg var. <i>minutissima</i> Grunow	-	+	-	-
<i>C. scutellum</i> Ehrenberg var. <i>parva</i> Grunow	-	+	+	+
<i>C. scutellum</i> Ehrenberg var. <i>scutellum</i>	+	+	+	+
<i>Cocconeis</i> sp.	-	-	+	-

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>C. stauroneiformis</i> (Van Heurck) Okuno	+	+	-	-
<i>C. speciosa</i> Gregory	-	-	-	+
<i>Anorthoneis excentrica</i> (Donkin) Grunow	+	-	-	-
<i>A. hummii</i> Hustedt*	-	-	+	-
<i>Anorthoneis</i> sp.	-	-	+	-
NAVICULALES Bessey 1907,				
NEIDIINEAE Mann 1990				
Berkeleyaceae Mann 1990				
<i>Berkeleya micans</i> (Lyngbye) Grunow emend Cox	+	+	-	+
<i>B. rutilans</i> (Trentepohl) Grunow	+	+	+	+
<i>B. scopulorum</i> (Brebisson et Kutzing) Cox	+	+	-	+
Cosmioneidaceae Mann 1990				
<i>Cosmioneis pusilla</i> (W. Smith) Mann et Stick*	-	-	+	-
Scoliotropidaceae Mereschkowsky 1903				
<i>Biremis ambigua</i> (Cleve) Mann*	+	-	+	-
SELLAPHORINEAE Mann 1990				
Sellaphoraceae Mereschkowsky 1902				
<i>Fallacia forcipata</i> (Greville) Stick. et Mann	+	-	+	+
<i>F. pygmaea</i> (Kutzing) Stick. et Mann	-	-	+	+
Pinnulariaceae Mann 1990				
<i>Pinnularia cruciformis</i> Donkin*	-	-	+	-
<i>P. gibba</i> Ehrenberg*	-	-	+	-
<i>P. interrupta</i> W. Smith var. <i>crassior</i> Grunow	+	-	-	-
<i>P. quadratarea</i> (A. Schmidt) Cleve*	-	-	+	+
<i>P. tabellaria</i> Ehrenberg var. <i>stauroneiformis</i> Tempere et Peragallo*	-	-	+	-
<i>Caloneis amphisbaena</i> (Bory) Cleve var. <i>amphisbaena</i>	+	-	-	-
<i>C. densestriata</i> (Proshkina-Lavrenko) Guslyakov*	+	+	+	+
<i>C. liber</i> (W. Smith) Cleve var. <i>bicuneata</i> (Grunow) Cleve	-	+	-	-
<i>C. liber</i> (W. Smith) Cleve var. <i>liber</i>	+	+	+	+
<i>C. probabilis</i> (A. Schmidt) Cleve var. <i>pinnularioides</i> Proshkina-Lavrenko	-	+	-	-
<i>C. probabilis</i> (A. Schmidt) Cleve var. <i>probabilis</i>	+	-	-	-
<i>C. subsalina</i> (Donkin) Hendey*	+	-	-	+
<i>C. westii</i> (W. Smith) Hendey	-	-	+	+
DIPLONEIDINEAE Mann 1990				
Diploneidaceae Mann 1990				
<i>Diploneis bombus</i> (Ehrenberg) Cleve	+	-	+	+
<i>D. chersonensis</i> (Grunow) Cleve	+	+	+	+
<i>D. crabro</i> Ehrenberg var. <i>crabro</i>	+	-	+	+
<i>D. didyma</i> Ehrenberg	+	-	-	-
<i>D. fusca</i> (Gregory) Cleve var. <i>fusca</i>	-	-	+	+
<i>D. gemmata</i> (Greville) Cleve var. <i>pristiophora</i> (Janisch) Cleve	+	-	-	-
<i>D. litoralis</i> (Donkin) Cleve	-	-	+	-
<i>Diploneis notabilis</i> (Greville) Cleve var. <i>notabilis</i> **	+	+	+	+
<i>D. notabilis</i> (Greville) Cleve var. <i>tenera</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	-	-
<i>D. oblongella</i> (Nageli) A. Cleve-Euler	-	-	+	-
<i>D. oculata</i> (Brebisson) Cleve	+	-	-	-
<i>D. papula</i> (A. Schmidt) Cleve	+	-	+	+
<i>D. smithii</i> (Brebisson) Cleve var. <i>pumilla</i> (Grunow) Hustedt	+	+	+	+
<i>D. smithii</i> (Brebisson) Cleve var. <i>smithii</i>	+	+	+	+

Бентос. Приложение 5.3

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>D. splendida</i> (Gregory) Cleve	+	-	+	-
<i>D. subadvena</i> Hustedt	+	-	-	+
<i>D. subcincta</i> (A. Schmidt) Cleve	-	-	-	+
<i>D. suborbicularis</i> (Gregory) Cleve*	-	-	+	-
<i>D. vacillans</i> (A. Schmidt) Cleve	+	-	+	+
<i>D. vetula</i> (A. Schmidt) Cleve*	-	-	+	-
NAVICULINEAE Hendey 1937				
Naviculaceae Kutzing 1844				
<i>Navicula ammophila</i> Grunow var. <i>intermedia</i> Grunow	-	-	-	+
<i>N. cancellata</i> Donkin	-	-	-	+
<i>N. cincta</i> (Ehrenberg) Ralfs	+	-	-	-
<i>N. cryptocephala</i> Kutzing	+	-	+	+
<i>N. delognei</i> Van Heurck	-	-	-	+
<i>N. digitoradiata</i> (Gregory) Ralfs var. <i>cyprinus</i> (Ehrenberg) W. Smith	+	-	-	-
<i>N. digitoradiata</i> (Gregory) Ralfs var. <i>digitoradiata</i>	+	-	+	+
<i>N. directa</i> W. Smith	+	+	+	+
<i>N. distans</i> (W. Smith) Ralfs	-	+	+	-
<i>N. finmarchica</i> Cleve et Grunow***	-	-	+	-
<i>N. glabriuscula</i> Hustedt var. <i>elipsoidales</i> Proshkina-Lavrenko**	+	-	+	-
<i>N. gottlandica</i> Grunow	+	-	-	-
<i>N. grevilleana</i> Hendey var. <i>grevilleana</i>	-	+	+	+
<i>N. grevilleana</i> Hendey var. <i>remotiva</i> (Proshkina-Lavrenko) Guslyakov et Gerasimuk*	-	-	-	+
<i>N. hamulifera</i> Grunow var. <i>plicata</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	+	+
<i>N. menisculus</i> Schumann	+	-	+	-
<i>N. ostrearia</i> Tinpin	+	-	-	-
<i>N. palpebralis</i> Brebisson var. <i>palpebralis</i>	+	-	+	+
<i>N. palpebralis</i> Brebisson var. <i>sempierna</i> (Gregory) Cleve	+	-	+	+
<i>N. pennata</i> A. Schmidt var. <i>pontica</i> Mereschkowsky	+	+	+	+
<i>N. peregrina</i> (Ehrenberg) Kutzing var. <i>peregrina</i>	+	-	-	-
<i>N. pi</i> Cleve**	+	+	+	+
<i>N. radiosa</i> Kutzing	+	-	-	-
<i>N. ramosissima</i> Agardh	+	+	+	+
<i>N. rhombica</i> Gregory	+	-	-	+
<i>Navicula salinarum</i> Grunow	+	+	+	+
<i>Navicula</i> sp.	-	-	+	-
<i>N. subinflata</i> Grunow*	-	-	+	-
<i>N. subrostellata</i> Hustedt*	+	-	+	-
<i>Navicula versicolor</i> (Grunow) Cleve	+	-	-	-
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenberg) Cleve var. <i>aspera</i>	+	+	+	+
<i>T. aspera</i> (Ehrenberg) Cleve var. <i>pulchella</i> (W. Smith) Cleve	-	+	-	+
<i>T. aspera</i> (Ehrenberg) Cleve var. <i>intermedia</i> Grunow	-	-	-	+
<i>Haslea crusigera</i> (W. Smith) Simonsen	+	-	-	+
<i>H. subagnita</i> (Proshkina-Lavrenko) Makarova et Karaeva	+	+	+	+
Pleurosigmataceae Mereschkowsky 1903				
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Queckett) W. Smith var. <i>angulatum</i>	+	+	+	+
<i>P. cuspidatum</i> Cleve var. <i>cuspidatum</i> *	-	-	+	-
<i>P. elongatum</i> W. Smith	+	+	+	+
<i>P. formosum</i> W. Smith var. <i>formosum</i>	+	-	+	+
<i>P. rigidum</i> W. Smith	+	+	+	+

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>Gyrosigma attenuatum</i> (Kutzing) Cleve	+	-	+	-
<i>G. balticum</i> (Ehrenberg) Rabenhorst f. <i>maeoticum</i> (Pantocsek) Proshkina-Lavrenko	-	+	-	-
<i>G. balticum</i> (Ehrenberg) Rabenhorst var. <i>balticum</i>	+	-	-	+
<i>G. eximium</i> (Thwaites) Boyer	+	-	-	-
<i>G. fasciola</i> (Ehrenberg) Griffith et Henfrey var. <i>fasciola</i>	+	-	+	+
<i>G. prolongatum</i> (W. Smith) Griffith et Henfrey	+	-	-	+
<i>G. recta</i> Donkin var. <i>minuta</i> (Donkin) Cleve	-	+	-	+
<i>G. spenceri</i> (Queck) Griffith et Henfrey	+	-	+	-
<i>G. tenuissimum</i> (W. Smith) Cleve	-	-	-	+
Plagiotropidaceae Mann 1990				
<i>Plagiotropis elegans</i> (W. Smith) Reimer	+	-	-	-
<i>P. lepidoptera</i> (Gregory) Kuntze	+	-	+	+
Stauroneidaceae Mann 1990				
<i>Stauroneis constricta</i> (Ehrenberg) Cleve	+	+	+	+
<i>S. salina</i> W. Smith var. <i>salina</i>	-	-	+	-
<i>S. salina</i> W. Smith f. <i>maeotica</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	-	-
<i>Craticula cuspidata</i> (Kutzing) Mann	+	-	-	-
<i>C. halophila</i> (Grunow) Mann	-	+	-	+
THALASSIOPHYSALES Mann 1990				
Catenulaceae Mereschkowsky 1902				
<i>Amphora acuta</i> Gregory var. <i>acuta</i> *	+	-	+	+
<i>A. aspera</i> Petit	+	-	+	-
<i>A. angularis</i> Gregory	+	-	+	+
<i>A. bigibba</i> Grunow**	+	+	+	+
<i>A. caroliniana</i> Giffen*	+	+	+	+
<i>A. coffeaeformis</i> (Agardh) Kutzing var. <i>acutiuscula</i> (Kutzing) Rabenhorst	-	+	+	+
<i>A. coffeaeformis</i> (Agardh) Kutzing var. <i>angularis</i> (Van Heurck) Cleve	+	+	+	+
<i>A. coffeaeformis</i> (Agardh) Kutzing var. <i>coffeaeformis</i>	+	+	+	+
<i>A. commutata</i> Grunow	+	-	+	-
<i>A. costata</i> W. Smith	+	+	+	+
<i>A. crassa</i> Gregory	+	+	+	+
<i>A. cuneata</i> Cleve*	+	-	+	-
<i>A. delicatissima</i> Krasske	+	-	-	-
<i>A. dubia</i> Gregory	+	-	-	-
<i>A. eunotia</i> Cleve	+	+	+	+
<i>A. exigua</i> Gregory	+	-	+	+
<i>A. graeffeana</i> Hendey*	+	-	+	+
<i>A. hyalina</i> Kutzing var. <i>delicatula</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	-	-
<i>A. hyalina</i> Kutzing var. <i>hyalina</i>	+	+	+	+
<i>A. inconspicua</i> Proshkina-Lavrenko	-	-	-	+
<i>A. inflexa</i> (Brebisson) H.L. Smith	-	+	-	+
<i>Amphora karajevae</i> Guslyakov****	+	-	-	-
<i>A. laevis</i> Gregory	+	-	-	+
<i>A. lineolata</i> Ehrenberg	+	+	-	-
<i>A. lybica</i> Ehrenberg	+	-	-	-
<i>A. macarovae</i> Guslyakov****	+	-	-	-
<i>A. macilenta</i> Gregory var. <i>maeotica</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	-	-
<i>A. obtusa</i> Gregory var. <i>obtusa</i>	+	-	+	+
<i>A. obtusa</i> Gregory f. <i>distinguenda</i> Proshkina-Lavrenko	-	-	-	+

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>A. ocellata</i> Donkin**	+	-	+	+
<i>A. ostrearia</i> Brebisson var. <i>ostrearia</i>	+	-	+	+
<i>A. ostrearia</i> Brebisson var. <i>vitrea</i> Cleve	+	-	+	-
<i>A. ovalis</i> (Kutzing) Kutzing	+	+	-	+
<i>A. parvula</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	-	+
<i>A. pediculus</i> (Kutzing) Grunow	-	-	+	+
<i>A. proteus</i> Gregory	+	-	+	+
<i>A. proteoides</i> Hustedt var. <i>proteoides</i> f. <i>varians</i> Proshkina-Lavrenko	-	-	-	+
<i>A. robusta</i> Gregory	+	-	+	-
<i>Amphora</i> sp.*	-	-	+	-
<i>A. terroris</i> Ehrenberg	+	+	-	+
<i>A. truncata</i> (Gregory) Cleve	+	-	+	-
<i>Undatella quadrata</i> (Brebisson) Paddock et Sims***	-	+	-	+
BACILLARIALES Hendey 1937				
Bacillariaceae Ehrenberg 1831				
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O. Muller) Hendey	+	+	+	+
<i>B. socialis</i> (Gregory) Grunow var. <i>baltica</i> Grunow	-	-	-	+
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow**	-	+	+	+
<i>H. crassa</i> Pantocsek var. <i>crassa</i>	+	-	-	-
<i>H. crassa</i> Pantocsek var. <i>obtusa</i> Wislouch et Poretzsky	+	-	-	-
<i>H. virgata</i> (Roper) Grunow var. <i>virgata</i>	+	-	-	-
<i>Tryblionella acuminata</i> W. Smith	+	+	+	+
<i>T. angustata</i> W. Smith var. <i>angustata</i>	+	-	-	-
<i>T. apiculata</i> Gregory	+	+	+	+
<i>T. circumscuta</i> (Bailey) Ralfs*	+	-	+	-
<i>T. hungarica</i> (Grunow) Mann	+	-	+	+
<i>T. levidensis</i> W. Smith	+	-	-	-
<i>T. punctata</i> W. Smith var. <i>coarctata</i> Grunow	+	+	+	+
<i>T. punctata</i> W. Smith var. <i>elongata</i> Grunow+	-	+	-	-
<i>T. punctata</i> W. Smith var. <i>minutissima</i> Poretzsky	+	-	-	+
<i>T. punctata</i> W. Smith var. <i>punctata</i>	+	+	+	+
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	+	+	+	+
<i>N. angularis</i> W. Smith var. <i>affinis</i> Grunow	+	-	+	+
<i>N. closterium</i> (Ehrenberg) Reimer et Lewis	+	+	+	+
<i>N. communis</i> Rabenhorst var. <i>communis</i>	+	-	-	-
<i>N. delicatissima</i> Cleve	+	-	-	+
<i>N. dissipata</i> (Kutzing) Grunow	+	+	+	+
<i>N. frustulum</i> (Kutzing) Grunow var. <i>frustulum</i>	-	-	+	-
<i>N. gracilis</i> Hantzsch	-	-	+	-
<i>N. hybrida</i> Grunow f. <i>hyalina</i> Proshkina-Lavrenko	-	+	-	+
<i>N. hybrida</i> Grunow var. <i>hybrida</i>	+	+	+	+
<i>N. distans</i> Gregory*	-	-	-	+
<i>N. insignis</i> Gregory var. <i>insignis</i> *	-	-	+	-
<i>N. insignis</i> Gregory var. <i>sphatulifera</i> Grunow*	-	-	+	+
<i>N. laevis</i> Grunow	-	-	+	-
<i>N. lanceolata</i> W. Smith var. <i>lanceolata</i>	+	+	-	+
<i>N. lanceolata</i> W. Smith var. <i>minima</i> Van Heurck	+	-	-	-
<i>N. lanceolata</i> W. Smith var. <i>minor</i> Van Heurck**	+	-	+	+

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>N. lanceolata</i> W. Smith var. <i>pygmaea</i> Cleve	-	+	-	-
<i>N. lorenziana</i> Grunow*	-	-	-	+
<i>N. marginulata</i> Grunow	-	-	-	+
<i>N. microcephala</i> Grunow	+	-	-	-
<i>N. obtusa</i> W. Smith var. <i>obtusa</i>	+	-	-	-
<i>N. obtusa</i> W. Smith var. <i>scalpeliformis</i> Grunow	+	-	-	-
<i>N. ovalis</i> Arnott	-	+	-	+
<i>N. panduriformis</i> Gregory var. <i>panduriformis</i>	+	+	+	+
<i>N. pusilla</i> Grunow*	+	-	+	+
<i>N. reversa</i> W. Smith	+	+	+	+
<i>N. rupestris</i> Proshkina-Lavrenko	-	-	-	+
<i>N. sigma</i> (Kutzing) W. Smith var. <i>intercedens</i> Grunow	-	+	-	-
<i>N. sigma</i> var. <i>sigma</i> (Kutzing) W. Smith	+	+	+	+
<i>N. sigmatiformis</i> Hustedt var. <i>sigmatiformis</i>	+	-	-	-
<i>N. sigmoidea</i> (Ehrenberg) W. Smith***	-	+	-	-
<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	+	+
<i>N. spathulata</i> Brebisson var. <i>hyalina</i> Gregory	-	-	+	-
<i>N. spathulata</i> Brebisson var. <i>spathulata</i> **	-	-	+	+
<i>N. spectabilis</i> (Ehrenberg) Ralfs	-	-	+	-
<i>N. sphaerophora</i> Cleve var. <i>acephala</i> Proshkina-Lavrenko	-	+	-	-
<i>N. umbonata</i> (Ehrenberg) Lange-Bertalot	-	-	-	+
<i>N. vidovichii</i> (Grunow) Peragallo	+	+	+	+
<i>N. vitrea</i> Normann	+	+	+	+
<i>N. vivax</i> W. Smith*	-	-	-	+
RHOPALODIALES Mann 1990				
Rhopalodiaceae (Karsten) Topachevskyi et Oksiyuk 1960				
<i>Epithemia turgida</i> (Ehrenberg) Kutzing*	-	-	+	+
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) O. Muller	+	-	-	+
<i>Rh. gibberula</i> (Ehrenberg) O. Muller var. <i>gibberula</i>	+	-	-	-
<i>Rh. musculus</i> (Kutzing) O. Muller var. <i>musculus</i>	+	+	+	+
SURIRELLALES Mann 1990				
Entomoneidaceae Reimer in Patrick et Reimer 1975				
<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	+	-	+	+
<i>E. gigantea</i> (Grunow) Guslyakov var. <i>gigantea</i>	-	-	+	-
<i>E. paludosa</i> (W. Smith) Reimer var. <i>duplex</i> (Donkin) Czarnecki et Reimer	+	+	-	-
<i>E. paludosa</i> (W. Smith) Reimer var. <i>paludosa</i>	+	+	+	+
Auriculaceae Hendey 1964				
<i>Auricula insecta</i> (Grunow) Cleve	+	+	+	+
<i>A. intermedia</i> (Lewis) Cleve**	+	+	+	+
Suriellaceae Kutzing 1844				
<i>Petrodictyon gemma</i> (Ehrenberg) Mann var. <i>gemma</i>	+	+	-	+
<i>P. gemma</i> (Ehrenberg) Mann var. <i>reniformis</i> Proshkina-Lavrenko	-	-	-	+
<i>Surirella brebissonii</i> Krammer et Lange-Bertalot var. <i>kuetzingii</i> Krammer et Lange-Bertalot	+	-	-	+
<i>S. brebissonii</i> Krammer et Lange-Bertalot var. <i>punctata</i> Krammer	-	-	-	+
<i>S. fastuosa</i> Ehrenberg	+	+	+	+
<i>S. fluminensis</i> Grunow	-	-	-	+
<i>S. ovalis</i> Brebisson	+	+	+	-
<i>S. pandura</i> Peragallo	+	+	-	-
<i>S. subtilis</i> Proshkina-Lavrenko	+	-	-	-

Бентос. Приложение 5.3

Продолжение табл. Table (Contnd.)

1	2	3	4	5
<i>Campylodiscus daemelianus</i> Grunow	+	-	-	-
<i>C. decorus</i> Brebisson	+	-	-	+
<i>C. echeneis</i> Ehrenberg	+	-	-	-
<i>C. eximius</i> Gregory	+	-	-	-
<i>C. impressus</i> Grunow	+	-	-	-
<i>C. noricus</i> Ehrenberg	-	-	-	+
<i>C. ralfsii</i> W. Smith	+	-	-	-
<i>C. thuretii</i> Brebisson var. <i>lineolatus</i> Proshkina-Lavrenko	+	+	-	+
<i>C. thuretii</i> Brebisson var. <i>thuretii</i>	+	+	+	+
Общее количество видов и внутривидовых таксонов:	409	273	146	208 247

Примечание: 1 – Крым [239]; 2 – Карадагский природный заповедник [136, 138, 165, 176, 213]; 3 – бухта Ласпи [144]; 4 – Севастопольская бухта [101-103, 141, 143, 164, 165, 177-179].

* - вид, новый для Крыма; ** - вид, редкий для Черного моря; *** - вид, новый для Черного моря; **** - вид, новый для науки.

6. ИХТИОФАУНА ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

Начало исследований ихтиофауны Черного моря связано с именем известного русского зоолога академика П. С. Палласа, который в 1793 - 1794 гг. во время посещения Крыма и Кавказа изучал фауну рыб. В середине XIX века профессор Киевского университета К. Ф. Кеслер первым высказал мысль о самобытности ихтиофауны этого бассейна и сделал важные выводы о происхождении Черного и Азовского морей и их фауны, которые легли в основу всех дальнейших исследований [73]. Его идеи послужили мощным стимулом стремительного развития гидробиологических исследований в этом регионе. В дальнейшем фундаментальные и прикладные исследования рыб Черного моря проводили такие выдающиеся ученые как А. А. Остроумов, С. А. Зернов, К. А. Киселевич, Н. М. Книпович, В. А. Водяницкий, И. И. Пузанов, Ф. С. Замбриборщ, А. Н. Световидов, Т. С. Расс, Ю. П. Зайцев и многие другие.

Определяющую роль в комплексном изучении жизни Черного моря сыграла организация в 1871 г. первой морской биологической станции в Севастополе (ныне Институт биологии южных морей Национальной Академии Наук Украины), а впоследствии целой сети подобных учреждений - биологической станции Одесского университета (Одесский филиал ИнБЮМ) - в 1902 г., Карадагской биологической станции (Карадагский природный заповедник) - в 1914 г., Новороссийской биологической станции - в 1921 г., Керченской рыбохозяйственной станции (ЮгНИРО) - в 1922 г. и ряда других [34, 49].

Ихтиологические работы, осуществляемые на базе академических и отраслевых институтов Украины, России, Болгарии, Румынии, Турции и некоторых других стран, определяют высокую степень изученности видового состава, особенностей биологии и эколо-

гии рыб Черного моря, состояния запасов промысловых видов и, как правило, носят мониторинговый характер. В качестве примера можно привести последние ихтиологические сводки [128, 147, 148], в составлении которых участвовали авторские коллективы из разных стран. Так, в написании обзора ихтиофауны Северо-Восточной Атлантики и Средиземноморского региона приняли участие ихтиологи 17 стран. Однако актуальность продолжения этих исследований остается достаточно высокой, что связано с естественными процессами жизни моря, с одной стороны, и с усилением антропогенного пресса на его экосистему - с другой.

К естественным факторам можно отнести продолжающийся процесс вселения средиземноморских видов, который был отмечен еще на начальном этапе изучения жизни моря, а также долговременные климатические изменения. Как известно, Черное море характеризуется весьма низкой экологической емкостью среды, что определяется рядом его геоморфологических особенностей - преобладанием водосборной площади над площадью моря - 5.6 : 1, наличием сероводородной зоны, занимающей 9/10 объема морских вод, длительным периодом полного обмена вод - около 1400 лет [74].

Черное и Азовское моря первыми из морей бывшего СССР испытали весь негативный комплекс антропогенного воздействия на водные экосистемы: загрязнение, подрыв запасов в результате перелова, физическое разрушение биотопов и интродукция агрессивных видов гидробионтов. Под влиянием искусственных негативных факторов происходят резкие изменения качественного и количественного состава рыб, а в ряде случаев эти процессы носят необратимый характер.

6.1. Таксономическое разнообразие

Ихтиофауна Черного моря, согласно последним данным, насчитывает около 200 видов и подвидов, включая случайных пресноводных репатриантов и морских рыб, известных по единичным находкам [103, 104, 112, 147, 148]. Это примерно в три раза меньше, чем в Средиземном море, что связано с различиями в климатических, физических и гидролого-гидрохимических условиях, а также геологической историей этих водоемов [31, 49, 51, 73, 100]. Процесс формирования современной ихтиофауны Черного моря продолжается на протяжении последних 5 – 8 тыс. лет после очередного соединения Черного моря с Мировым океаном.

К настоящему времени по своему генезису, экологии и продолжительности обитания в бассейне моря выделяют четыре основные группы рыб.

Основу ихтиофауны - около 140 видов и подвидов - составляют собственно морские рыбы, которые, в свою очередь, содержат две подгруппы: средиземноморские иммигранты, представленные субтропическими и тропическими эвригаллиными видами, и бореально-атлантические реликты. Средиземноморские виды населяют преимущественно верхний прогреваемый слой. Среди них более 60 видов полностью натурализовались вплоть до образования эндемичных подвидов, все стадии жизненного цикла которых связаны с Черным морем [31, 50, 51]. Другие регулярно мигрируют сюда в теплое время года из морей Средиземноморского бассейна, третьи известны по единичному числу находок. Бореально-атлантическая подгруппа представлена 13 видами, обитающими в теплое время года, главным образом, в охлажденном подповерхностном слое и проникающими в поверхностный слой в зимний период [103, 112]. Эта группа –

самая молодая, сформировавшаяся в результате вселения рыб через Босфор и представляющая обедненный дериват средиземноморской ихтиофауны. Именно за счет процесса "медитерранизации" в последнее время, как правило, увеличивается список видов рыб Черного моря, а некоторых из них можно рассматривать как потенциальных вселенцев [28, 51, 87, 98, 103].

Группа солоноватоводных рыб насчитывает 22 эндемичных либо общих с Каспийским морем видов и подвидов, являющихся автохтонными реликтами солоноватоводного нижнеплиоценового Понтического озера-моря [51, 100]. Многие из них распространены в распресненных прибрежных водах и эстуариях рек преимущественно в северо-западной части моря и у Керченского пролива.

Анадромные проходные и полупроходные рыбы представлены 25 видами. Все они имеют довольно древнее происхождение – не менее 1.5 - 2 млн. лет. Особенности жизненных циклов рыб этой группы исторически связаны с их нагульными миграциями из северных рек в бассейн распресненного Понтического озера и возвратом на нерест в реки [49, 73, 103].

Последнюю группу формируют типичные пресноводные виды (14 - 16), случайно выходящие из рек в предустьевые акватории, как правило, в период половодья [100, 101, 103].

В дополнение к вышеуказанным группам отдельно следует выделить пиленгаса (*Mugil so-iuy*) – дальневосточный вид, искусственно интродуцированного в Азово-Черноморский бассейн и к настоящему времени полностью здесь натурализовавшегося.

Уже на первых этапах изучения фауны Черного моря рядом исследователей отмечалось большее видовое обилие флоры и фауны

прибрежной зоны Крыма, по сравнению с другими районами бассейна [73]. Это связано с географическим положением полуострова, простирающегося в южном направлении примерно до середины моря, различием абиотических, биоценологических факторов, шириной шельфа, антропогенной нагрузкой и т.д. При сравнительно небольшой протяженности полуострова с севера на юг (около 180 км) прослеживаются существенные различия гидрологических характеристик отдельных участков его прибрежной зоны. У северных и северо-западных берегов Крыма зимой вода замерзает, а летом прогревается до 27°C, соленость воды в Каркинитском заливе на поверхности уменьшается до 1.6 ‰, в то время как у южного побережья межсезонные изменения температуры наименьшие для региона - от 7°C зимой до 26°C летом, а колебания солености незначительны и ее средние значения находятся в пределах 18 ‰.

В табл. 6.1 приведен, согласно последним литературным и нашим данным, список видов рыб, зарегистрированных преимущественно у западных и южных берегов Крыма, который насчитывает 122 вида, принадлежащих к 80 родам, из 47 семейств [24, 100, 101, 103, 108, 112, 147, 148].

Приведенный список видов не может претендовать на полноту и, прежде всего, из-за отсутствия в нем большинства собственно пресноводных, некоторых проходных и полупроходных видов, встречающихся в Каркинитском заливе, у Керченского п-ва и изредка в других местах прибрежной зоны Крыма. В него не включены шип (*Acipenser nudiventris*) и атлантический осетр (*A. sturio*), которые с начала 60-х годов 20-го столетия не встречались у берегов не только Крыма, но и Украины [133]. Исключение сделано для судака - полупроходного вида, регулярно встречающегося у Южного берега Крыма, включая Балаклавскую бухту, и двух пресноводных видов: серебряно-

го карася, выловленного у Карадага [108], и солнечной рыбы, которая, по сообщениям рыбаков, встречается в Каркинитском заливе. Вид достоверно отмечен нами в рыбоводных водоемах Северного Крыма, которые, в свою очередь, соединены с этим заливом водосбросными каналами. Проблема, возникшая в результате интродукции солнечной рыбы в водосборный бассейн северо-западной части Черного моря, будет обсуждена ниже.

Основу ихтиофауны черноморского шельфа Крыма составляют собственно морские рыбы, насчитывающие 100 видов и подвидов. Преобладают средиземноморские иммигранты, составляющие 71.3 % ихтиофауны, далее следуют бореально-атлантические реликты - 9.9 %, к морским видам также относятся пиленгас. Солоноватоводные реликты составляют 9 %, проходные и полупроходные - 7.4 % и пресноводные - 1.6 %.

В последние годы основные ихтиологические исследования проводились нами в районе юго-западного Крыма от м. Лукулл до м. Сарыч, включая Севастопольские бухты, и в лимане Донузлав.

6.1.1. Таксономическое разнообразие прибрежной ихтиофауны юго-западного Крыма. Ихтиофауна юго-западного побережья Крыма отличается повышенным разнообразием, в первую очередь, за счет средиземноморских видов, отдельные представители которых севернее не встречаются, и представлена всеми вышеуказанными экологическими группами, за исключением собственно пресноводных форм [6, 28, 32]. Здесь отмечено подавляющее большинство (около 85 %) всех видов рыб, указанных в табл. 6.1.

Этому способствуют благоприятные гидрологические условия, меньшая, по сравнению с северо-западной частью Черного моря, загрязненность вод, наличие защищенных от волнения многочисленных (около 30) сева-стопольских бухт.

Таблица 6.1. Список видов рыб черноморского побережья Крыма
 Table 6.1. List of fish in the Black Sea Crimean coastal zone

Семейство, вид 1	Группа* 2
Squalidae - катрановые	
<i>Squalus acanthias</i> L. – катран	1б
Rajidae – ромбовые скаты	
<i>Raja clavata</i> L. - скат, морская лисица	1б
Dasyatidae – хвостоколовые	
<i>Dasyatis pastinaca</i> (L.) - морской кот	1а
Acipenseridae – осетровые	
<i>Acipenser gueldenstaedti colchicus</i> V.Marti – черноморский осетр	3
<i>A. stellatus</i> Pallas – севрюга	3
<i>Huso huso</i> (L.) – белуга**	3
Clupeidae – сельдевые	
<i>Alosa caspia nordmanni</i> Antipa – черноморский пузанок	3
<i>A. caspia tanaica</i> (Grimm) – азовский пузанок	3
<i>A. kessleri pontica</i> (Eichwald) - черноморская сельдь	3
<i>A. caspia paleostomi</i> (Sadowsky) - палестинский пузанок	3
<i>A. fallax nilotica</i> (Geoffroy Saint-Hilaire) – финта	1а
<i>Clupeonella cultriventris cultriventris</i> (Nordmann) – тюлька	2
<i>Sardina pilchardus</i> (Walbaum) - сардина	1а
<i>Sardinella aurita</i> Valenciennes – круглая сардинелла	1а
<i>Sprattus sprattus phalericus</i> (Risso) - черноморский шпрот	1б
Engraulidae – анчоусовые	
<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> Aleksandrov – черноморская хамса	1а
<i>E. encrasicolus maeoticus</i> Pusanov - азовская хамса	1а
Salmonidae – лососевые	
<i>Salmo trutta labrax</i> Pallas – черноморский лосось**	3
Anguillidae – угревые	
<i>Anguilla anguilla</i> (L.) - речной угорь	1а
Cyprinidae – карповые	
<i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch) – серебряный карась	4
Gadidae – тресковые	
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (L.) – средиземноморский налим	1б
<i>Merlangius merlangus euxinus</i> (Nordmann) - черноморский мерланг	1б
<i>Micromesistius poutassou</i> (Risso) – северная путассу	1б
Ophidiidae – ошибневые	
<i>Ophidion rochei</i> Miiller – ошибень	1а
Atherinidae – атериновые	
<i>Atherina boyeri bonapartii</i> Boulenger -коричневая атерина	1а
<i>A. mochon pontica</i> Eichwald - черноморская атерина	1а
<i>Atherina hepsetus</i> L. – средиземноморская атерина	1а
Belonidae – саргановые	
<i>Belone belone euxini</i> Gunther – сарган	1а
Gasterosteidae – колюшковые	
<i>Gasterosteus aculeatus</i> L. - трехиглая колюшка	1б
Syngnathidae – игловые	
<i>Nerophis ophidion teres</i> (Rathke) – черноморская змеевидная игла-рыба	1а
<i>Syngnathus abaster</i> Risso – пухлощекая игла-рыба	1а
<i>S. schmidti</i> Попов - шиповая игла-рыба	1а
<i>S. tenuirostris</i> Rathke - тонкорылая игла-рыба	1а
<i>S. typhle argentatus</i> Pallas - черноморская высокорылая игла-рыба	1а
<i>S. variegates</i> Pallas - толсторылая игла-рыба	1а
<i>Hippocampus ramulosus</i> Leach - длинорылый морской конек**	1а

Продолжение табл. 6.1

Tabl 6.1 (contnd)

1	2
Sphyraenidae – сфиреновые	
<i>Sphyraena obtusata</i> Cuvier - тупорылая барракуда	1a
<i>Sphyraena sphyraena</i> (L.) – сфирена	1a
Mugilidae – кефалевые	
<i>Chelon labrosus</i> (Risso) – губач	1a
<i>Liza aurata</i> (Risso) - сингиль	1a
<i>L. ramada</i> (Risso) - головач	1a
<i>L. saliens</i> (Risso) - остронос	1a
<i>Mugil cephalus</i> L. – лобан	1a
<i>M. so-iuy</i> Basilevsky – пиленгас	И
Serranidae – серрановые	
<i>Serranus scriba</i> (L.) – каменный окунь-зебра,	1a
Moronidae – лавраковые	
<i>Dicentrarchus labrax</i> (L.) – лаврак**	1a
Centrarchidae – центрарховые	
<i>Lepomis macrochirus</i> (L.) - солнечная рыба	4
Percidae – окуневые	
<i>Stizostedion lucioperca</i> (L.) – судак	3
Pomatomidae – луфаревые	
<i>Pomatomus saltatrix</i> (L.) – луфарь	1a
Carangidae – ставридовые	
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> Aleev – черноморская ставрида	1a
<i>T. trachurus trachurus</i> (L.) - атлантическая ставрида	1a
Centranchidae – смаридовые	
<i>Spicara flexuosa</i> Rafinesque – спикара	1a
<i>S. maena</i> (L.) – мэнола	1a
Sparidae – спаровые	
<i>Boops boops</i> (L.) – бопс	1a
<i>Diplodus annularis</i> (L.) - ласкирь	1a
<i>Puntazzo puntazzo</i> (Gmelin) – обычный зубарик**	1a
<i>Pagellus erythrinus</i> (L.) - красный пагр	1a
<i>Sarpa salpa</i> (L.) - сальпа	1a
<i>Sparus aurata</i> L. – золотистый спар	1a
Sciaenidae – горбылевые	
<i>Sciaena umbra</i> L. – темный горбыль	1a
<i>Umbrina cirrosa</i> L. – светлый горбыль**	1a
Mullidae – султанковые	
<i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov - султанка	1a
Pomacentridae – помацентровые	
<i>Chromis chromis</i> (L.) – ласточка	1a
Labridae – губановые	
<i>Ctenolabrus rupestris</i> (L.) – лапина	1a
<i>Labrus viridis</i> L. – петропсаро**	1a
<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre) – рябчик	1a
<i>S. ocellatus</i> Forsskal – глазчатая зеленушка	1a
<i>S. roissali</i> (Risso) – перепелка	1a
<i>S. tinca</i> (L.) - рулена	1a
<i>S. rostratus</i> (Bloch) – носатый губан	1a
Ammodytidae – песчанковые	
<i>Gymnamodytes cicerellus</i> (Rafinesque) - песчанка	1б
Trachinidae – драконовые	
<i>Trachinus draco</i> L. – морской дракон	1a
Uranoscopidae – звездочетовые	

Продолжение табл. 6.1

Tabl 6.1 (contnd)

1	2
<i>Uranoscopus scaber</i> L. – звездочет	1a
Scombridae – скумбриевые	
<i>Scomber scombrus</i> L. - атлантическая скумбрия	1a
<i>S. japonicus colias</i> Gmelin - восточная скумбрия	1a
<i>Sarda sarda</i> (Bloch) – пелагида	1a
<i>Thunnus thynnus</i> (L.) - синий тунец	1a
Xiphiidae – мечерылые	
<i>Xiphas gladius</i> L. - меч-рыба	1a
Gobiidae – бычковые	
<i>Aphia minuta mediterranea</i> (Risso) – бланкет	1a
<i>Benthophiloides stellatus</i> (Sauvage) – звездчатая пуголовка	2
<i>Gobius auratus</i> Risso - золотистый бычок**	1a
<i>G. buccichi</i> Steindachner - бурый бычок	1a
<i>G. cobitis</i> Pallas – бычок-кругляш	1a
<i>G. niger jazo</i> L. (<i>G. jazo</i> L.) - бычок-черныш	1a
<i>G. ophiocephalus</i> Pallas - бычок-травяник	1a
<i>G. paganellus</i> L. – бычок-паганель	1a
<i>Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus</i> (Pallas) -бычок-кнут	2
<i>Neogobius cephalargoides</i> Pinchuk - бычок-сурман	2
<i>N. eurycephalus</i> (Kessler) - бычок-рыжик	2
<i>N. fluviatilis fluviatilis</i> (Pallas) - бычок-песочник	2
<i>N. melanostomus</i> (Pallas) - бычок-круляк	2
<i>N. platyrostris</i> (Pallas) - бычок-губан**	2
<i>N. ratan rattan</i> (Nordmann) - бычок-ротан	2
<i>N. syrman</i> (Nordmann) - ширман	2
<i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas) - бычок-цуцик	2
<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso) - бубырь мраморный	1a
<i>P. minutus elongatus</i> (Canestrini) – бубырь малый	1a
Callionymidae - лировые	
<i>Callionymus pusillus</i> Delaroche - морская мышь**	1a
<i>C. risso</i> Le Sueur - малая морская мышь**	1a
Blenniidae – собачковые	
<i>Aidablennius sphynx</i> (Valenciennes) - собачка-сфинкс	1a
<i>Blennius ocellaris</i> L. – глазчатая собачка	1a
<i>Coryphoblennius galerita</i> (L.) - хохлатая морская собачка	1a
<i>Lipophrus adriaticus</i> (Steindachner et Kolombatovic) – короткоперая собачка	1a
<i>L. pavo</i> (Risso) - собачка-павлин	1a
<i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas) - пятнистая морская собачка	1a
<i>P. tentacularis</i> (Brunnich) - длиннощупальцевая морская собачка	1a
<i>P. zvonimiri</i> (Kolombatovic) - бурая морская собачка	1a
Tripterygiidae – троеперовые	
<i>Tripterygion tripteronotus</i> (Risso) – троепер	1a
Scorpaenidae – скорпеновые	
<i>Scorpaena porcus</i> L. - морской ерш	1a
Triglidae – тригловые	
<i>Trigla lucerna</i> L. – морской петух**	1a
<i>T. pini</i> Bloch – красная тригла	1a
Bothidae – ботусовые	
<i>Arnoglossus kessleri</i> Schmidt - арногрос**	1a
Scophthalmidae – ромбовые	
<i>Psetta maxima maeotica</i> (Pallas) – черноморская камбала калкан	1б
<i>P. maxima torosa</i> (Rathke) - азовская камбала калкан	1б
<i>Scophthalmus rhombus</i> (L.) - камбала-ромб	1б

Продолжение табл. 6.1

Table 6.1 (contnd)

1	2
Pleuronectidae – камбаловые	
<i>Platichthys flesus luscus</i> (Pallas) – глосса	1б
Soleidae – солеевые	
<i>Solea lascaris nasuta</i> (Pallas) – морской язык	1а
Balistidae – спинороговые	
<i>Balistes carolinensis</i> Gmelin – спинорог	1а
Gobiesocidae – уточковые	
<i>Diplecogaster bimaculata euxinica</i> Murgoci – пятнистая присоска	1а
<i>Lepadogaster candollei</i> Risso – уточка	1а
<i>L. lepadogaster lepadogaster</i> (Bonnaterre) – присоска	1а
Lophiidae – удильщиковые	
<i>Lophius piscatorius</i> L. – удильщик**	1а

* - 1а - средиземноморские иммигранты; 1б – бореально-атлантические реликты; 2 – солоноватоводные реликты; 3 - анадромные проходные и полупроходные виды; 4 – собственно пресноводные рыбы; И – интродуценты; ** - виды, занесенные в «Красную книгу Украины» [133].

Очевидно, немаловажное значение имеет и сравнительно небольшая удаленность этого региона от южного берега моря: так от м. Сарыч до Анатолии всего 258 км, и именно на этом участке наблюдается сезонное меридиональное поверхностное течение от турецкого побережья к Крыму, которое у Фороса отклоняется в западном направлении вдоль юго-западного побережья полуострова [37].

Первые признаки негативных изменений разнообразия ихтиофауны и состояния запасов промысловых видов в Черном море и, в частности, у Крыма отмечены в конце 60-х годов, а к началу 90-х общее состояние экосистемы оценивалось как катастрофическое. По [104], она вошла в фазу коллапса. Это связано с общеизвестным влиянием ряда антропогенных факторов (загрязнение, зарегулирование водосбора, эвтрофикация, перелов, уничтожение нагульных и нерестовых акваторий, перекрытие традиционных миграционных путей, вселение агрессивных чужеродных видов и т.д.). Согласно данным мониторинговых ихтиологических съемок, число видов рыб в прибрежной зоне Ласпи – Севастополь и севастопольских бухтах к 1990 г., по сравнению с 1980 г., сократилось почти в два раза - с 84 до 45 [88]. Большинство массовых ценных видов

рыб утратили свое промысловое значение. В первую очередь это коснулось осетровых, пеламиды, скумбрии, луфаря, калкана, кефалей, некоторых сельдевых и др. К середине 90-х годов из числа промысловых видов исчезла мелкая форма черноморской ставриды и существенно уменьшился вылов хамсы. Некоторые виды, например шип, белуга, лаврак, петропсаро, морской конек и др., оказались на грани исчезновения и были занесены в Красную книгу Украины (табл. 6.1).

Согласно полученным нами данным, с 1998 г. по настоящее время прослеживается устойчивая тенденция восстановления численности и видового разнообразия ихтиофауны юго-западного побережья Крыма, как за счет аборигенных, так и новых для региона Черного моря рыб.

В последние три - четыре года у Южного берега Крыма вплоть до Севастополя зимуют черноморский и азовский подвиды хамсы, молодь луфаря, в севастопольских бухтах - молодь сингиля, остроноса, взрослые особи лобана. Взрослые особи луфаря, наряду с пеламидой, в теплое время года встречаются в уловах траулеров. Происходит увеличение численности саргана. В весенний и осенний сезоны он отмечен в большинстве севасто-

польских бухт. В 2002 г. с февраля по март плотные скопления саргана зарегистрированы в Евпаторийском заливе, а в августе – сентябре он облавливался в Азовском море от Керчи до Бердянска (Сац М. И., Изергин Л. В., устн. сообщ.). Наблюдается восстановление запасов черноморской ставриды. У Южного берега Крыма от м. Фиолент до Алушты с ноября 2002 г. по февраль 2003 г. ставрида образовывала плотные зимовальные скопления. В 2003 г. она постоянно наблюдается в прибрежной зоне и бухтах Севастополя, где активно нагуливается и нерестится. В это же время отдельные косяки крупной формы ставриды размером более 25 - 30 см визуально наблюдались у Балаклавы, м. Фиолент и Лукулл.

Одним из важных аргументов, подтверждающего процесс восстановления экосистемы пелагиали Черного моря, является увеличение численности дельфинов. Весной 2003 г. впервые за последние годы азовка (*Phocoena phocoena*) и афалина (*Tursiops truncatus*) в большом количестве наблюдались в прибрежной зоне юго-западного берега Крыма, отмечены их постоянные заходы в Балаклавскую, Стрелецкую и другие бухты Севастополя, где они активно питались рыбой. Таким образом, можно констатировать количественное увеличение гидробионтов на всех трофических уровнях.

Относительно новым для ихтиофауны района видом является пиленгас, первые подходы которого к берегам Севастополя зарегистрированы в 1996 г. К настоящему времени он встречается в прибрежной зоне, бухтах города, в низовьях рек Кача и Черная; в устье последней отмечена его зимовка.

Для оценки современного состояния ихтиофауны юго-западного побережья Крыма определенный интерес представляет появление редких для побережья Крыма видов (рис. 6.1). Одним из таковых является лаврак, известный в северной части моря и, в частности,

у берегов Севастополя по единичным находкам. Осенью 2001 г. в районе м. Фиолент непосредственно у берега на глубине около 2 м были встречены три особи лаврака. Пойманный экземпляр имел общую длину 87 см, массу 9750 г и оказался текучей самкой, что свидетельствует о возможности нереста вида в этом районе в конце осени. В январе 2002 г. у м. Фиолент выловлены еще три лаврака и у западного побережья Севастополя в районе устья реки Кача - один. Как правило, это были крупные взрослые особи [28].

После длительного перерыва несколько экземпляров европейской сардины отмечены в уловах донного ставника в Карантинной бухте в конце ноября 2002 г. и весной 2003 г., а также в уловах промысловых траулеров на траверзе устья реки Кача и у Алупки. В районе м. Айя и у Балаклавы зарегистрированы неоднократные случаи поимки на крючковую снасть обыкновенной мены. Возле Балаклавы, Фиолента, а также в Тибеньковой бухте над скалистыми грунтами нами отмечен петропсаро, занесенный в Красную книгу Украины, и каменный окунь-зебра. Из “краснокнижных” видов в последние годы в бухтах встречены малая морская мышь (в б. Казачьей), светлый горбыль (в б. Карантинной), морской петух (в Балаклавской бухте) (последний уже более семи месяцев содержится в Севастопольском демонстрационном аквариуме). От м. Сарыч до м. Херсонес наблюдается увеличение численности зубарика, а длиннорылый морской конек, практически исчезнувший в середине 90-х годов, дал вспышку численности в 2002 г. как в севастопольских бухтах, так и в прибрежной мелководной зоне и лиманах Западного Крыма. На участках каменистых и скальных грунтов вновь появилась рыба-ласточка, а в Балаклавской бухте поймана круглая сардинелла, известная по единичным находкам у берегов Крыма [27, 108].

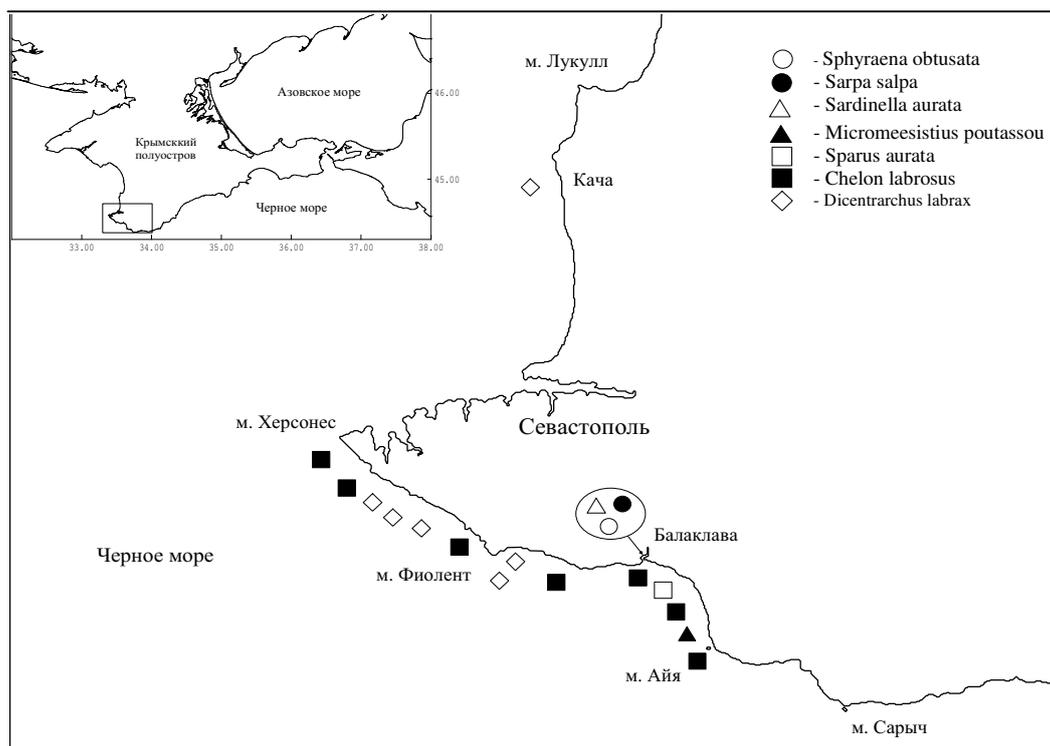


Рис. 6.1. Места обнаружения редких видов рыб

Fig. 6.1. Sampling sites of rare fish species

До настоящего времени существование в Черном море кефали губача либо подвергалось сомнению, либо вовсе исключалось, несмотря на имеющиеся сведения о ее находках в начале 80-х годов у берегов Крыма [103, 108, 111, 148]. Губач - эвригалинный вид, обитающий в прибрежных водах и эстуариях морей Средиземноморского бассейна, в Восточной Атлантике от южной Норвегии до о-вов Зеленого мыса и в Северной Атлантике в западном направлении до южной Исландии. Совершает сезонные миграции, перемещаясь в более высокие широты по мере прогревания воды [148].

Согласно нашим наблюдениям, у берегов Севастополя губач начал регулярно встречаться с 1999 г. Его подход к крымским берегам приурочен к маю и уже в начале лета губача можно встретить от м. Айя до м. Херсонес не только единично, но и в стаях по 40 - 50

особей. Во второй половине лета он встречается в смешанных скоплениях с аборигенными видами кефалей. Обычно доминирует в таких стаях сингиль, до 10 - 20 % особей составляет губач и единично встречается лобан. Как правило, эти стаи встречаются на глубинах в среднем от 3 до 6 м над каменистым дном - галькой и крупным валунником, поросшими водорослями, преимущественно цистозирой. Преобладают особи средних промысловых размеров 30 - 40 см, массой 1000 - 1300 г [28]. К ноябрю численность вида снижается, и в зимние месяцы он у Крыма не встречается. Таким образом, анализируя полученные данные, можно предположить, что вид активно заселяет Черное море и его можно отнести к экологической группе средиземноморских мигрантов, нагул которых проходит в Черном море в теплое время года, а нерест - зимой в Средиземном.

Другим видом, являющимся, вероятно, новым постоянным элементом местной ихтиофауны, является золотистый спар. Вид распространен в Восточной Атлантике от Британии до о-вов Зеленого Мыса, а также обычен для большинства морей Средиземноморского бассейна, но более часто встречается в восточной и юго-восточной части Средиземного. В Черном море ранее отмечены редкие находки вида у берегов Турции, Болгарии, Румынии и Грузии [112, 148]. Согласно литературным данным, спар у берегов Крыма ранее не встречался. Однако, в марте 1987 г. в верхней части Севастопольской бухты был выловлен довольно крупный экземпляр золотистого спара (SL 377 мм, P₁ 1400 г) (устн. сообщ. Л. П. Салеховой). Начиная с 1999 г., небольшие стаи и одиночные особи этого вида регулярно встречаются в теплое время года в Балаклавской бухте и прилежащем взморье [28].

За обзорный период три вида впервые обнаружены у побережья Крыма – это сальпа, тупорылая барракуда и северная путассу, причем последние два вида ранее в Черном море не встречались (рис. 6.1). Сальпа выловлена в сентябре 1999 г. ставным неводом в Балаклавской бухте. В живом виде она была доставлена в Севастопольский демонстрационный аквариум, где находилась почти 17 мес. За период содержания в аквариуме ее стандартная длина увеличилась от 11 до 20,9 см. Сальпа достигает максимальной длины в 46 см, но обычно встречаются особи до 30 см [148]. Демерсальный вид, населяет прибрежные, преимущественно теплые, воды до глубины 70 м. Придерживается скал, покрытых водорослями, но встречается и над илистыми песками. Стайный вид, имеет промысловое значение. Распространена в морях Средиземноморского бассейна и в Восточной Атлантике, где обитает в шельфовой зоне материков и островов от Северного моря (52° с.ш.) до Южной Африки. В Черном море очень редок и ранее известен по

единичным находкам у берегов Турции, Грузии (Батуми), Болгарии (Варненский залив) и у Румынии (Констанца) [36, 112, 146].

Два экземпляра тупорылой барракуды были пойманы донным неводом в Балаклавской бухте в августе 1999 г. Длина от вершины рыла до начала средних лучей хвостового плавника первого экземпляра составляла 114,6 мм, второго – 116,6 мм. Тупорылая барракуда относится к группе мелких видов сем. *Sphyrænidae*. Обычно встречаются особи длиной от 20 до 30 см, редко – 40 см [151]. Как типично индо-вест-пацифический вид в пределах нативного ареала распространена вдоль шельфа Восточной Африки от Красного моря до ЮАР и на восток через Индийский океан до Филиппинских о-вов и в Западной Пацифике от Японии до Австралии. Через Суэцкий канал тупорылая барракуда проникла в восточную часть Средиземного моря (Лессепсов мигрант) и распространилась вдоль берегов Египта, Израиля, Ливана и Турции и, по-видимому, полностью акклиматизировался в этом регионе [144, 148, 149]. В прибрежных водах Эгейского моря этот вид известен более 20 последних лет: в настоящее время стал достаточно многочисленным и представляет определенное промысловое значение [144, 149, 152]. Тупорылая барракуда населяет преимущественно шельфовую зону, где встречается от поверхности до придонных слоев пелагиали [145, 151]. Активный хищник, питается преимущественно мелкими пелагическими рыбами (сардинелла, анчоус). В дневное время образует небольшие стаи. Ранее в Черном море и, в частности, у Балаклавы крайне редко встречался только один представитель сем. *Sphyrænidae* – европейская сфирена (*Sphyræna sphyræna*), который весьма обычен для южных морей Средиземноморского бассейна [112, 148]. Однако, ареал этого вида охватывает тропические и субтропические воды Восточной Атлантики от Бискайского залива до Анголы.

Северная путассу является другой уникальной фаунистической находкой. Она поймана у м. Айя в январе 1999 г. рыболовом-любителем на крючковую снасть у дна на глубине около 60 м [22]. Экземпляр имел общую длину 175 мм, стандартную - 157 мм и массу 26.8 г. Типичный атлантическо-бореальный вид, распространен от Шпицбергена до Канарских о-вов вдоль берегов Европы, Северо-Западной Африки до м. Бохадор, и с востока на запад от Баренцова моря до Исландии, Гренландии и далее вдоль Новой Шотландии до северо-восточного побережья США. В открытых океанических водах вид концентрируется вблизи банок, в частности, многочисленен у подводных возвышенностей Срединно-Атлантического хребта [16, 110, 112, 146]. Обитает в большинстве морей Средиземноморского бассейна, включая Эгейское и Мраморное моря, однако более обычен в западной части Средиземного [147].

В отличие от других представителей сем. Gadidae, виды рода *Micromesistius* ведут пелагический образ жизни и населяет мезо- и мезобентопелагический океанические биотопы. Северная путассу обитает над глубинами до 3000 м, преимущественно в слое 280 - 500 м, но встречается и в эпипелагиали, а также образует скопления в придонном слое на глубинах 180 - 400 м [110]. Молодь часто встречается у берегов. Путассу наиболее приспособлена к плаванию в пелагиали и совершает длительные нерестовые, нагульные и зимовальные миграции. По сложившемуся мнению, вид эвритермен, но стеногалинен и обитает в океанических водах, соленость которых не ниже 33 ‰, [16, 112]. Это определяет уникальность обнаружения путассу в черноморских водах, связанную с аномально низкой для нее соленостью воды, которая в районе м. Айя составляет около 18.0 ‰. При такой солености вид ранее не встречался. Учитывая удаленность места обнаружения от Мраморного мо-

ря, пойманная особь находилась в распресненных водах довольно продолжительное время, оставаясь в удовлетворительном физиологическом состоянии. Полученные данные позволяют расширить представления об экологической валентности путассу по отношению к солености воды, при которой она или, по крайней мере, ее молодь может обитать.

Отметим, что существуют два предположения о путях проникновения тупорылой барракуды и северной путассу к берегам Крыма: либо это результат их переноса течениями, либо, учитывая небольшие размеры выловленных особей, с балластными водами торговых судов [23, 153].

6.1.2. Таксономическое разнообразие ихтиофауны лимана Донузлав. По сравнению с прибрежной зоной юго-западного Крыма, ихтиофауна одного из самых крупных лиманов полуострова Донузлав до недавнего времени была малоизученной. Формирование современной экосистемы лимана продолжается с 1961 г., после соединения второго по величине и самого глубокого соленого озера Крыма с Черным морем. Благодаря уникальной исторической судьбе лимана, представляется возможным проследить процесс становления его флоры и фауны, изучить особенности структуры и функционирования новых биотопических комплексов.

Ихтиологические исследования в лимане выполнены в 1981 и 1997 гг., на основании которых были изучены структурные характеристики и особенности организации ихтиоцены лимана [24, 65]. В 1997 г. ихтиологический материал собран в четырех экспедициях, выполненных в мае, июне, августе и октябре. Сбор ихтиопланктона осуществлялся сетью Богорова-Расса, лов взрослых рыб и молоди – сетями и крючьевыми снастями.

Лиман Донузлав расположен на западном побережье Крымского п-ва и, согласно геологической истории Черного моря, его об-

разование произошло в результате опускания северной части Азово-Черноморского побережья в начале новоэвксинской эпохи под воздействием ледника [18]. По своему происхождению - это морской водоем устьевоего типа, образовавшийся в результате затопления низовьев древней реки или балки морскими водами [44]. Относительно продолжительности начального (морского) периода в истории Донузлава существуют разные точки зрения. Согласно одной из них, постоянная или периодическая связь лимана с морем продолжала сохраняться вплоть до конца 19 века, когда произошла его полная изоляция в результате образования сплошной песчаной пересыпи [17]. После полной изоляции от моря Донузлав превратился в озеро с соленостью на большей части акватории 90 – 95 ‰. Сведения о наличии рыб в озере в этот период отсутствуют. Имеются лишь данные о весьма обедненном качественном и количественном составе бентоса и планктона [129].

В 1961 г. в восточной части пересыпи был прорыт канал шириной около 400 м с узким судоходным фарватером глубиной в среднем 12 м. Через канал возобновился активный водообмен между озером и морем. Таким образом, Донузлав вновь стал морским лиманом и современный период в его истории следует рассматривать как вторично морской.

Первые сведения о составе и количественном развитии флоры и фауны в лимане относятся к 1981 г., когда в Донузлаве проводились комплексные изыскания (включая гидробиологические) с целью организации промышленной разработки подводного месторождения строительного песка. К этому времени уже сформировались донные биоценозы: венуса, песка с харой, хары, абры, зостеры и ракушечника, видовой состав и общая картина вертикального распределения которых обычны для мелководных районов Черного моря, в частности, Тарханкутского залива [134]. В со-

ставе ихтиофауны были обнаружены 39 видов рыб из 25 семейств, из которых 19 видов отнесены к числу оседлых, т.е. постоянно живущих в лимане, и 20 - мигрирующих в лиман из моря в теплый период года. Наиболее массовыми были бычки (кругляк, травяник) и кефали (сингиль, лобан) [65]. Исследования планктонного сообщества лимана, выполненные в 1990 г., показали, что оно представлено, главным образом, черноморской флорой и фауной, но несколько обедненной по составу [65].

Согласно нашим и литературным данным, современная ихтиофауна Донузлава включает 52 вида рыб из 30 семейств. Это составляет более 1/4 части всех видов, встречающихся в Черноморско-Азовском бассейне [24].

Наиболее полно в Донузлаве представлены сем. *Gobiidae* (7 видов), *Syngnathidae* (6), *Labridae* и *Blenniidae* (по 5 каждое), *Mugilidae* (3), *Gadidae* (2), остальные 24 семейства - одним видом каждое (табл. 6.2). Полученные сведения о видовом составе икры, личинок, взрослых рыб, а также состоянии репродуктивной системы взрослых особей, особенностях их образа жизни и поведения позволили восстановить годовой биологический цикл отдельных видов и уточнить экологическую структуру ихтиофауны лимана в целом. Так, в группу оседлых рыб могут быть отнесены такие виды, ранее считавшиеся мигрантами, как морской ерш, морской налим и морской язык, которые представлены в лимане от икры до взрослых особей, а также ошибень - малоподвижный донный прибрежный вид. В свою очередь, к мигрантам должна быть отнесена атерина, которая плохо переносит понижение температуры воды менее 4°C [112] и в холодное время года мигрирует из лимана в море. В 1981 г. в Донузлаве количество оседлых видов было 22 (56.4 %), мигрантов - 17 (43.6 %). В настоящее время в лимане обитают 30 оседлых видов из 12 семейств доля которых составляет

57.8 %, и 22 вида мигрантов из 20 семейств, составляющих 42.2 %. Основой группы оседлых видов являются представители 4 семейств

- 7 видов бычков и по 5 видов морских игл, морских собачек и зеленушек (табл. 6.2).

Табл. 6.2. Список видов рыб лимана Донузлав
Table 6.2. List of fish in the Donuzlav bay

Семейство, вид	Оседлые	Мигранты
1	2	3
Rajidae – ромбовые скаты		
<i>Raja clavata</i> L. - морская лисица		+
Dasyatidae – хвостоколовые		
<i>Dasyatis pastinaca</i> (L.) - морской кот		+
Acipenseridae – осетровые		
<i>Acipenser stellatus</i> Pallas – севрюга		+
Clupeidae – сельдевые		
<i>Alosa kessleri pontica</i> (Eichwald) - черноморская сельдь		+
Engraulidae – анчоусовые		
<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> Aleksandrov – черноморская хамса		+
Anguillidae – угревые		
<i>Anguilla anguilla</i> (L.) - речной угорь		+
Gadidae – тресковые		
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (L.) – средиземноморский налим	+	
<i>Merlangius merlangus euxinus</i> (Nordmann) - черноморский мерланг		+
Ophidiidae – ошибневые		
<i>Ophidion rochei</i> Muller – ошибень	+	
Atherinidae – атериновые		
<i>Atherina mochon pontica</i> Eichwald - черноморская атерина		+
Belonidae – саргановые		
<i>Belone belone euxini</i> Gunther – сарган		+
Gasterosteidae – колюшковые		
<i>Gasterosteus aculeatus</i> L. - трехиглая колюшка	+	
Syngnathidae – игловые		
<i>Nerophis ophidion teres</i> (Rathke) – черноморская змеевидная игла-рыба	+	
<i>Syngnathus abaster</i> Risso - пухлощекая игла-рыба	+	
<i>S. schmidti</i> Попов - шиповая игла-рыба		+
<i>S. typhle argentatus</i> Pallas - черноморская высокорылая игла-рыба	+	
<i>S. variegates</i> Pallas - толсторылая игла-рыба	+	
<i>Hippocampus ramulosus</i> Leach - длинорылый морской конек	+	
Mugilidae – кефалевые		
<i>Liza aurata</i> (Risso) - сингиль		+
<i>Mugil cephalus</i> L. – лобан		+
<i>M. so-iuy</i> Basilevsky – пиленгас	+	+
Pomatomidae – луфаревые		
<i>Pomatomus saltatrix</i> (L.) – луфарь		+
Carangidae – ставридовые		
<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> Aleev – черноморская ставрида		+
Centranchidae – смаридовые		
<i>Spicara flexuosa Rafinesque</i> – спикара		+
Sparidae – спаровые		
<i>Diplodus annularis</i> (L.) - ласкирь		+

Продолжение табл. 6.2

Tabl 6.2 (contnd)

1	2	3
<i>Sciaena umbra</i> L. – темный горбыль		+
Mullidae – султанковые		
<i>Mullus barbatus ponticus</i> Essipov - султанка		+
Labridae – губановые		
<i>Ctenolabrus rupestris</i> (L.) – лапина	+	
<i>Symphodus cinereus</i> (Bonnaterre) – рябчик	+	
<i>S. ocellatus</i> Forsskal – глазчатая зеленушка	+	
<i>S. roissali</i> (Risso) – перепелка	+	
<i>S. tinca</i> (L.) - рулена	+	
Ammodytidae – песчанковые		
<i>Gymnamodytes cicerellus</i> (Rafinesque) - песчанка		+
Scombridae – скумбриевые		+
<i>Sarda sarda</i> (Bloch) – пелагида		
Gobiidae – бычковые		
<i>Gobius niger jozo</i> L. (G. jozo L.) - бычок-черныш	+	
<i>G. ophiocephalus</i> Pallas - бычок-травяник	+	
<i>Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus</i> (Pallas) - бычок-кнут	+	
<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas) - бычок-кругляк	+	
<i>N. syrman</i> (Nordmann) - ширман	+	
<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso) - бубырь мраморный	+	
<i>P. minutus elongatus</i> (Canestrini) – бубырь малый	+	
Callionymidae - лировые		
<i>Callionymus pusillus</i> Delaroche - морская мышь	+	
Blenniidae – собачковые		
<i>Aidablennius sphynx</i> (Valenciennes) - собачка-сфинкс	+	
<i>Lipophrys pavo</i> (Risso) - собачка-павлин	+	
<i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas) - пятнистая морская собачка	+	
<i>P. zvonimiri</i> (Kolombatovic) - бурая морская собачка	+	
Scorpaenidae – скорпеновые		
<i>Scorpaena porcus</i> L. - морской ерш	+	
Scophthalmidae – ромбовые		
<i>Psetta maxima maeotica</i> (Pallas) – черноморская камбала калкан		+
Pleuronectidae – камбаловые		
<i>Platichthys flesus luscus</i> (Pallas) – глосса	+	
Soleidae – солеевые		
<i>Solea lascaris nasuta</i> (Pallas) - морской язык	+	
Gobiesocidae – уточковые		
<i>Lepadogaster candollei</i> Risso - уточка	+	

Большинство оседлых видов имеют небольшие размеры - до 15 - 20 см и являются донными и придонными прибрежными формами, обитающими на песчаных и илисто-песчаных грунтах (бычки, глосса, морской язык) или в зарослях макрофитов (иглы-рыбы, морской конек, зеленушки, морские собачки, бычок-травяник и др.). Все они относительно

малоактивны, а их сезонные миграции чаще имеют локальный характер и ориентированы перпендикулярно к берегу. По характеру питания это преимущественно бентофаги, донные хищники и фитофаги. Согласно эколого-морфологической классификации нектонных организмов [5], большинство из них являются бентонектонными формами. Наибольшей чис-

ленности среди этой группы рыб, как и прежде, достигают бычок-кругляк и бычок-травяник.

Среди мигрантов только сем. Mugilidae представлено 3 видами, все остальные - одним видом каждое. Большое видовое разнообразие кефалевых, возможно, связано с обильной кормовой базой (детритом) для них. Помимо пиленгаса, впервые в лимане встречены пелагида, черный горбыль, севрюга и молодь шиповатой иглы-рыбы. Большинство мигрантов ведет активный образ жизни, обладая хорошо выраженной способностью к плаванию, и относятся к эуэктонным формам. В свою очередь, по своим биоэкологическим особенностям группа мигрантов неоднородна и может быть разделена, как минимум, на три подгруппы. Представители наиболее многочисленной подгруппы используют лиман только для нагула молоди и взрослой части популяции, а размножаются в море (скаты, лобан, сингиль, луфарь и т.д.) либо в реках (черноморская сельдь) [112]. Другие виды заходят в лиман в теплое время года и там размножаются. Это - атерина, хамса, шиповатая игла-рыба, ставрида, султанка. Последняя подгруппа представлена пиленгасом, впервые отмеченным в Донузлаве в начале 90-х годов. В массовом количестве этот вид заходит в лиман поздней осенью и зимует в его верховьях, придерживаясь распресненных участков. Весной активно питается и в конце мая – начале июня выходит на нерест в море. Согласно полученным данным, наряду с мигрирующей группировкой пиленгаса, в Донузлаве сформировалась оседлая группировка, населяющая его верхнюю и среднюю часть. По экстерьеру оседлая форма отличается более прогонистой формой тела и меньшими размерами. Косвенным подтверждением этому может служить обнаружение в лимане икры пиленгаса в мае и июне, при ее отсутствии в прибрежной зоне, а также обилие молоди на его отмелях.

Наиболее многочисленны среди мигрантов атерина, пиленгас и султанка. В 1997 г. в лимане по сравнению с 1981 г., отмечено резкое сокращение численности видов-мигрантов. В первую очередь, это относилось к таким прежде массовым промысловым видам, как сингиль, лобан, ставрида, сельдь, луфарь и другим, что отражало общую тенденцию снижения биомассы этих рыб в конце 80-х и 90-х годах в Черном море. В настоящее время в районе Донузлава отмечается положительная тенденция восстановления запасов многих видов рыб.

Анализ изменений видового состава и экологической структуры ихтиофауны, произошедших за обзорный период, дает возможность восстановить в общих чертах ход и темпы заселения лимана представителями разных экологических групп. Увеличение общего числа видов рыб с 39 в 1981 г. до 52 в 1997 г. убедительно свидетельствует о том, что процесс формирования ихтиофауны не завершен и продолжается в настоящее время [24]. При сравнении средних темпов вселения в лиман представителей разных экологических групп очевидно, что они неодинаковы. На первом этапе (1961 - 1981 гг.) у оседлых видов они в 1.3 раза, а на втором (1981 - 1997 гг.) - в 1.6 раза выше, чем у мигрантов. В свою очередь, в обеих группах имеет место последовательное снижение темпов вселения между первым и вторым этапами: у оседлых рыб - в 2.2, у мигрантов - в 2.7 и в целом для ихтиофауны - в 2.4 раза. Однако, в конечном результате соотношение между представителями этих экологических групп сохраняется примерно постоянным на протяжении последних 16 лет: около 57 % видового состава составляют оседлые рыбы и 43 % - мигранты. Более низкие темпы заселения лимана мигрирующими видами, с учетом их более высокой двигательной активности и, соответственно, способности к пространственной экспансии, по сравнению с

оседлыми, дают основание предполагать, что к настоящему времени они практически завершили процесс колонизации Донузлава, освоив все доступные экологические ниши и вероятность обнаружения среди них новых видов, по нашему мнению, невелика.

6.1.3. Интродукция солнечной рыбы.

Новым для распресненных вод северо-западной части Крыма и внутренних водоемов полуострова является солнечная рыба *Lepomis macrochirus* Rafinesque, [syn. *L. gibbosus* (L.)] из сем. Centrarchidae. Нативный ареал вида охватывает пресные водоемы Северной Америки - от Великих озер, Южной и Северной Дакоты до Флориды [112]. В конце XVIII в. она была завезена в Западную Европу как аквариумная рыба [128]. Из прудов, в которых ее акклиматизировали, солнечная рыба проникла в бассейны Рейна, Одера, Дуная и в связанные с ними внутренние водоемы. В дельте Дуная она впервые отмечена в 1949 г., откуда в последние годы постепенно расселилась вдоль прилегающих берегов Черного моря к югу в прибрежные озера Румынии и Болгарии, и к северо-востоку в отдельные водоемы Дунайско-Днепровского межречья [84, 112]. К настоящему времени солнечная рыба обитает в бассейнах рек Тисса, Буг, в низовьях Дуная, Днестра и Днепра, в Одесском заливе, Березанском лимане, единично встречается в значительно распресненных участках Черного моря. Весьма обычна она в многочисленных протоках Днепра, в Каховском водохранилище, в прудах Цурюпинского нерестово-выростного хозяйства, Днепро-Бугском лимане, откуда в последние годы проникла в низовья Ю. Буга [112, 128]. В среднюю часть Днепра и прилежащие водоемы вид мог поступить из прудов научно-исследовательской базы «Пуца Водиця», где проводились эксперименты по его разведению. Свидетельством расширения ареала солнечной рыбы в этом районе являются ее находки в середине 90-х

годов в реке Мокрая Сура и даже в затопленных карьерах в Днепропетровской области [86].

В конце сентября 2002 г. в рыбоводном пруду, расположенном в Северном Крыму, были выловлены и доставлены в ИнБЮМ в живом виде более 200 экз. солнечной рыбы. Это - первая регистрация вида в Крыму, куда он, очевидно, проник из Каховского водохранилища по Северо-Крымскому каналу с днепровскими водами. Канал проложен вдоль всей северо-восточной части Крыма от его перешейка до Керченского п-ва. От него берет начало разветвленная сеть второстепенных каналов, охватывающая значительную часть равнинной территории Крыма, что может способствовать широкому расселению солнечной рыбы на полуострове. По устному сообщению рыбаков, этот вид также отмечен в верхней части Каркинитского залива.

Стандартная длина исследованных нами особей колебалась от 69.5 до 95.0 мм (средняя 81.0 мм), что соответствует обычным размерам вида в южных водоемах Украины. Окраска тела пестрая, яркая, спина зеленоватая, бока зеленовато-оливковые с многочисленными темно-золотыми и голубыми прерывающимися полосами, передняя часть брюха оранжевая, на краю жаберной крышки черное пятно, обрамленное сзади ярко-красной полосой, у самок оно менее выражено. Меристические признаки исследованных нами особей из Северного Крыма и из низовий Дуная, были следующими: D X-XI 10 - 12 (IX-XI 10 - 12); A III 9 - 11 (III 9 - 11); P 10 - 12 (11 - 12); VI 5 (I 5); l.l. 34 - 40 (33 - 39); sp.br. 7 - 10 (7 - 9); pilor. 6 - 7 (6 - 8). Как видно, между этими группировками имеются небольшие различия в количестве лучей в грудных плавниках, чешуй в боковой линии, жаберных тычинок и пилорических придатков. Однако при сравнении пластических признаков между одноразмерными рыбами установлены существенные отличия

по пяти из шестнадцати показателей, что свидетельствует о наличии пространственной внутривидовой дифференциации у солнечной рыбы.

Проанализированные особи принадлежали к трем возрастным группам. Двухгодовики составляли 20 %, и их размеры колебались от 69.5 до 76.0 мм (в среднем 71.9), трехгодовики преобладали (52 %), их длина изменялась от 76.0 до 86.0 мм (81.4), остальные особи были четырехгодовиками длиной 78.0 - 95.0 мм (87.1). В придунайских водоемах солнечная рыба при достижении аналогичного возраста имеет меньшие размеры: двухгодовики – 34 – 60 мм (41.8), трехгодовики – 45 - 70 мм (57.6) и четырехгодовики – 61 - 75 мм (68.8). Возможно, сравнительно высокий темп роста вида в рыбоводных прудах Крыма связан с более благоприятными условиями обитания. Гонады всех проанализированных особей находились на второй стадии развития, соотношение полов было равным (1/1). Самцы солнечной рыбы достигают половой зрелости в двухлетнем возрасте, самки – в трехлетнем. Нерест солнечной рыбы происходит с мая по август. В связи с этим можно предположить, что основу исследованной группы составили половозрелые, отнерестившиеся особи.

Следует отметить высокую экологическую пластичность солнечной рыбы. Она хорошо переносит как высокую летнюю температуру воды, так и зимовку подо льдом даже в небольших лужах, обитает преимущественно в пресных водоемах, но встречается и в солоноватых прибрежных водах, может выдерживать значительный дефицит кислорода [112, 128]. Предпочитает места со стоячей либо слабо текущей водой, песчаным или илистым дном с густой подводной растительностью. Вид проявляет заботу о потомстве, что увеличивает потенциальную выживаемость молоди. Нерест порционный. Икра откладывается в гнезда и охраняется самцом. Молодь солнечной рыбы

питается ракообразными, взрослые - насекомыми и мелкой рыбой. О высокой жизнестойкости вида свидетельствует тот факт, что доставленные в ИнБЮМ особи быстро адаптировались к условиям аквариумного содержания и уже более полугодия содержатся в демонстрационном бассейне Севастопольского аквариума. Солнечная рыба всеядна, в естественных и искусственных водоемах наносит ущерб рыбному хозяйству, выедая икру, личинок и мальков ценных видов рыб, а также как пищевой конкурент некоторых из них. По нашим наблюдениям, помещенные в аквариум гуппии длиной 20 - 30 мм мгновенно выедались солнечной рыбой. В свою очередь, этот вид весьма тугорослый и, согласно рыбоводной классификации, относится к сорным рыбам.

Процесс интродукции солнечной рыбы во внутренние водоемы Украины и, в частности, Крыма происходит как вследствие самопроизвольного расширения ареала, так и в результате случайного перемещения из рыбопитомников вместе с молодь хозяйственных видов рыб. Анализ тенденций распространения позволяет прогнозировать ее проникновение в ближайшие годы в восточном направлении в бассейны рек Азовского моря (Дона, Кубани), связанные с ними искусственные и естественные водоемы, с дальнейшей перспективой расширения ареала до Волги. Учитывая особенности экологии и биологии солнечной рыбы, а также благоприятные для нее условия юга Украины и России, можно предположить, что уже в ближайшие годы она способна оказать негативное влияние на экосистемы внутренних водоемов региона и причинить экономический ущерб рыбному хозяйству.

Таким образом, мы имеем дело с агрессивным видом-вселенцем, что определяет актуальность незамедлительной организации контроля его распространения и разработки мероприятий по сокращения его численности.

6.2. Экологическое (внутривидовое) разнообразие ихтиофауны

Существенный вклад в разнообразие природных сообществ и экосистем привносит внутренняя гетерогенность видового населения, его дифференциация (разделение) на разного рода группировки – подвиды, популяции, субпопуляции и другие образования, которые как правило, занимают разные местообитания и экологические ниши. Одни из них представляют собой самостоятельные генетические системы, поддерживающие генотипическую гетерозиготность, полиморфизм и другие виды генотипической изменчивости, способные к длительному и независимому существованию, другие же – это временные, ненаследственные образования (в частности, различные сезонные формы), продолжительность существования которых целиком определяется условиями среды. В этой связи изучение внутривидовой дифференциации (популяционные исследования) приобретают исключительно важное значение как ключ для понимания механизмов сохранения и поддержания биологического разнообразия природных сообществ и экосистем в целом.

К сожалению, в отношении большинства видов популяционные исследования находятся в зачаточном состоянии или вовсе не проводились, что связано, прежде всего, с серьезными методическими трудностями. Как известно [139], основополагающим методом в изучении внутривидовой (популяционной) структуры является генетический подход, выясняющий статику и динамику частот тех или иных аллелей и генетического состава группировок особей разного ранга. Вместе с тем, для предварительного выделения популяций и других ненаследственных группировок, как показывает практика, нередко с успехом могут быть использованы различного рода сведения, касающиеся особенностей жизненного цикла

особей, распространения разных онтогенетических стадий и характера их распределения, пространственной и временной изменчивости различных морфо-физиологических, биологических и экологических характеристик [10]. Особенно важно это применительно к тем видам, которые являются объектами хозяйственной деятельности, у которых популяция является не только элементарной эволюционной единицей, но и самостоятельной продукционной единицей, или «единицей запаса». Даже самая грубая и предварительная схема популяционной структуры для них, которая нередко может быть определена уже на начальных этапах исследования, приобретает чрезвычайно важное значение, так как позволяет в ряде случаев правильно и рационально организовать дальнейшее комплексное изучение и использование [82].

Таким образом, изучение внутривидовой неоднородности, выделение отдельных группировок и установление их таксономического ранга является одним из необходимых элементов оценки экологического разнообразия природных сообществ и экосистем.

6.2.1. Черноморский шпрот. Черноморский шпрот *Sprattus sprattus phalericus* (Risso) относится к одному из двух (наряду с хамсой) наиболее массовых видов рыб Азово-Черноморского бассейна, занимая важное место в его экосистеме. В последние 25 лет наблюдается устойчивое увеличение объемов его вылова, что обусловлено, с одной стороны, совершенствованием способа лова (использование донных и пелагических тралов), а с другой – резким сокращением численности его врагов – крупных хищных рыб и дельфинов. Только на юго-западном шельфе Крыма за последнее десятилетие вылов шпрота увеличился более чем в 10 раз (с 2000 т в 1994 г. до 30.5 тыс. т в

1999 г.), а его доля в общем вылове превышает 90 %.

Черноморский шпрот является одним из двух (наряду с балтийским шпротом) подвидов *Sprattus sprattus* (L.), населяющего субтропические и умеренные воды Атлантического океана у берегов Европы. В пределах Черного моря встречается повсеместно, хотя тяготеет к зоне шельфа и склона, в теплое время года проникает в лиманы северо-западной части, а также в предпроливные районы Азовского моря.

По [112], вид распадается на несколько форм (не установленного таксономического ранга), не имеющих четких различий по меристическим и пластическим признакам, однако никакими конкретными данными эта точка зрения не аргументируется. Пожалуй, более определено в пользу неоднородности населения черноморского шпрота могут служить, по нашему мнению, сведения ряда авторов о том, что шпрот не совершает больших миграций, перемещаясь в разные сезоны года лишь ближе или дальше от берега, а также о неоднородности (пятнистости) его пространственного распределения, способности к образованию в разных районах моря устойчивых во времени скоплений.

Один из наиболее авторитетных исследователей черноморского шпрота Ст. Стоянов [116, 117, 118] пришел к выводу о наличии в Черном море двух популяций (стад) шпрота – западно- и восточночерноморского. Более многочисленное из них западное стадо населяет западную и северо-западную части моря, прибрежные воды Крымского п-ва, тогда как восточное приурочено к кавказскому побережью. В свою очередь, западночерноморская популяция шпрота неоднородна и состоит из множества более мелких популяций, различающихся по своим морфологическим, биологическим и экологическим характеристикам. В частности, это касается числа позвонков, ско-

рости роста и созревания особей, предельных размеров их тела, сроков и глубин размножения и т.д. Данные различия носят устойчивый характер и связаны с биотопическими различиями. Одна из них постоянно населяет более мористые районы, другая обитает ближе к берегу. Электрофоретический анализ мышечных белков шпрота из болгарских вод подтвердил его неоднородность [45]. Были выделены две формы шпрота – прибрежная, обитающая до глубины 100 м, условно названная “местной”, и “морская”, мигрирующая из других районов. Предположительно между ними существуют какие-то изолирующие механизмы, поддерживающие их самостоятельность. С данными Ст. Стоянова о наличии локальных биологически-специфичных группировок (стад) шпрота, обнаруженных им у болгарского побережья, полностью согласуются результаты наших исследований, выполненных на юго-западном шельфе Крыма [60].

О внутривидовой неоднородности черноморского шпрота в пределах его ареала косвенно свидетельствует и тот факт, что по своим биологическим характеристикам шпрот от анатолийского побережья заметно отличается от шпрота северной половины моря. Эти различия касаются, в частности, размерно-возрастной структуры населения, темпов роста и предельных размеров особей, соотношения полов в популяции, зараженности гельминтами и др. [140, 141, 143]. И, наконец, в середине 90-х годов появились сообщения об устойчивом снижении запаса шпрота у берегов Турции и Болгарии в результате перелова [142], что на фоне внушительной величины общей численности шпрота и относительно незначительном вылове позволяет рассматривать этот факт, как свидетельство пространственной расчлененности вида на отдельные относительно самостоятельные репродуктивные единицы.

Особый интерес представляют результаты многолетних (1981 - 1992 гг.) исследований региональной изменчивости жирности шпрота [83]. В частности, по уровню жиронакопления, отражающему условия нагула рыб, были выделены три крупномасштабные области (региона) – западный, крымский и кавказский. В свою очередь, внутри каждого из них показатели жирности шпрота также были неодинаковы, варьируя в довольно значительных пределах.

Вместе с тем, нельзя не упомянуть о существовании противоположной точки зрения относительно внутривидовой организации этого вида [85]. На основании изучения зараженности шпрота личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum* в разных районах Черного был сделан вывод об отсутствии различий по этому признаку, и тем самым косвенно признавалась биологическая однородность шпрота. Следуя популяционно-биологической концепции вида, с этим заключением трудно согласиться. И, действительно, анализируя результаты паразитологического анализа шпрота [85], можно предположить, что одним из оснований для подобного заключения послужила экологическая неадекватность выбранного автором пространственного масштаба усреднения данных, который оказался слишком большим. Каждый из выделенных районов занимает многие сотни квадратных миль, и потому здесь одновременно могли встречаться группировки, объединение которых экологически неправомерно, а потому неизбежны и ошибки в интерпретации результатов. Кроме того, объемы исследованных выборок были настолько малыми (в ряде случаев за сезон в выборке было всего 4 рыбы), что едва ли можно говорить о репрезентативности полученных результатов.

Попытка популяционно-генетического анализа черноморского шпрота с помощью метода электрофореза была предпринята в на-

чале 80-х годов прошлого столетия [68, 70]. Авторам не удалось выявить наличия каких-либо постоянных генетически различающихся пространственно обособленных группировок, что, однако, по их мнению, вовсе не означало отсутствия таковых. Скорее всего, это связано, как они считают, с рядом серьезных методических погрешностей. К их числу относятся недостаточная репрезентативность материала, собранного в нагульный период, когда происходит смешение разных группировок, а также возможность селективной значимости локуса малатдегидрогеназы, подверженного, в силу этого, действию балансирующего отбора. К сожалению, последующего развития эти исследования не получили.

Итак, популяционная структура черноморского шпрота все еще остается неясной. В этой связи с целью создания рабочей гипотезы популяционной структуры данного вида был предложен эколого-географический подход [58, 59]. В его основу были положены сведения о пространственной организации вида; структурно-функциональных характеристиках особей и особенностях экологии. Сведения о пространственной организации вида включают данные о функциональной структуре его ареала с выделением репродуктивной и нагульной областей, характере распределения разных онтогенетических стадий (икры, личинок, мальков и молоди, взрослых представителей), а также о наличии реальных и потенциально возможных механизмов интеграции и изоляции видового населения. Сведения о структурно-функциональных характеристиках включают данные об изменчивости морфологических, биологических, физиологических и других параметров (рост, размножение, смертность, численность), особенностях размерно-возрастной и половой структуры. Сведения, касающиеся экологических условий среды, включают данные о чувствительности видового населения к воздействию различных факто-

ров (абиотических и биотических), влияния этих факторов на состояние жизнедеятельности разных стадий жизненного цикла и внутривидовых групп, способность разных возрастных групп к миграциям.

Наши исследования внутривидовой дифференциации черноморского шпрота касались западной половины моря, включая прибрежные районы Болгарии и Румынии, северо-западную часть моря (СЗЧМ), а также западное и юго-западное побережье Крыма. Наряду с собственными данными, были использованы сведения, собранные в этом регионе разными авторами [19, 38].

Пространственная организация шпрота. В качестве показателей пространственной структуры шпрота использовали:

- ∞ распределение взрослого населения в репродуктивный период;
- ∞ распределение икры;
- ∞ распределение личинок и мальков;
- ∞ распределение взрослого населения в нагульный период.

Распределение взрослого шпрота в репродуктивный период. Анализируя результаты многолетних (1974 - 1983 гг.) исследований пространственного распределения шпрота в западной части моря [20], можно видеть, что основная часть взрослого населения в репродуктивный период, который продолжается в этом регионе с конца октября - начала ноября до конца марта - начала апреля, сосредоточена на акватории, ограниченной изобатами 50 и 500 - 1000 м, т.е. занимает область нижнего шельфа и материкового склона.

Общая картина распределения шпрота в пределах этой довольно обширной акватории характеризуется достаточной сложностью (рис. 6.2). На относительно однородном фоне выделяется ряд чередующихся между собой локальных участков (пятен) с разной плотностью населения. С известной долей условности все их можно объединить в три относи-

тельно крупномасштабные пространственные группировки (скопления), четко разделенные между собой довольно обширными пространствами. Одно из них находится вблизи побережья Болгарии к югу от м. Калиакра, второе – в открытой части моря южнее о. Змеиный, третье – у западного побережья Крымского п-ва. В дальнейшем данные крупномасштабные скопления шпрота будем именовать соответственно как «болгарское», «румынское» и «западно-крымское».

Распределение икры шпрота полностью повторяет распределение взрослого населения (рис. 6.3). Отчетливо выделяются два пятна максимальных концентраций икры, пространственное положение которых совпадает с положением «румынского» и «западнокрымского» нерестовых скоплений. Однако, в целом область повышенных (по сравнению с фоновыми) концентраций икры, сохраняя свою приуроченность к зоне нижнего шельфа и склона, более размыта и несколько сдвинута в сторону открытого моря. Очевидно, это результат пассивного переноса икры течениями, возникающими в процессе поперечной циркуляции Основного Черноморского течения (ОЧТ). По положению «пятен» повышенных концентраций икры над большими глубинами можно сделать заключение, что из мест массового размножения икра может переноситься на десятки миль. Отсутствие скопления икры в районе болгарского побережья связано, по нашему мнению, с ее выносом в более южные районы, оставшиеся за пределами исследований.

Распределение личинок и мальков шпрота. Для изучения использованы картированные данные АзЧерНИРО, полученные по результатам весенних (апрель - май) ихтиопланктонных съемок в северо-западной части Черного моря в 1981 - 1987 гг. [19].

Согласно этим данным,

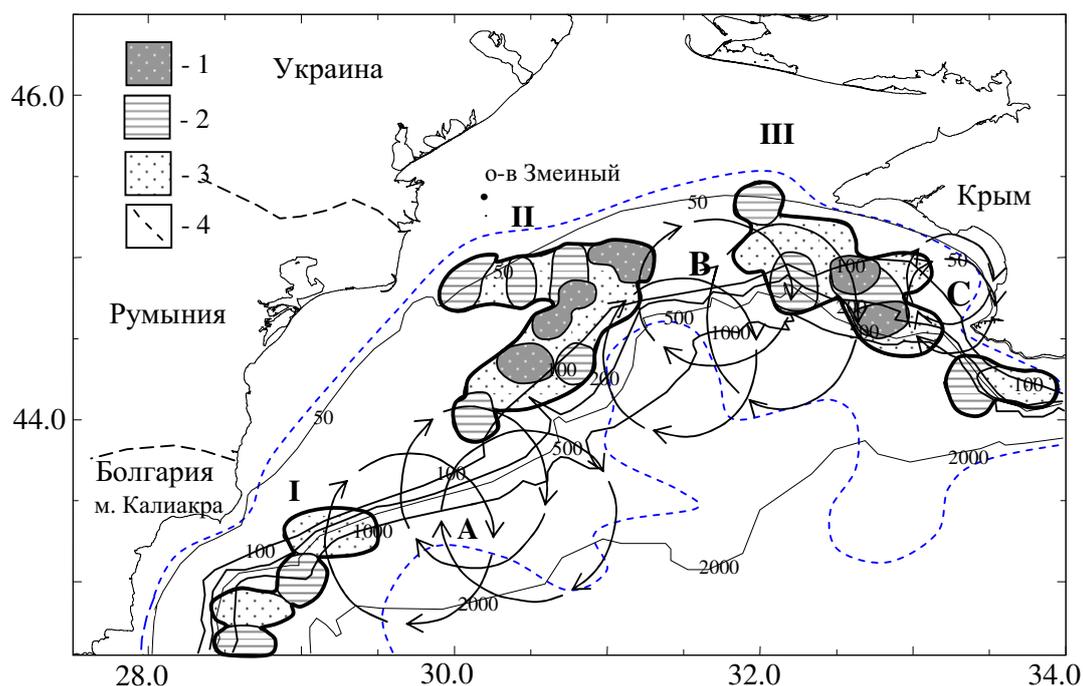


Рис. 6.2. Распределение взрослого шпрота в северо-западной части Черного моря (СЗЧМ) в репродуктивный период 1974 - 1983 гг. 1 - 4 - условные концентрации. А, В, С - антициклонические вихри. I - «болгарское» нерестовое скопление, II - «румынское», III - «западнокрымское» [38, 64]

Fig. 6.2. Distribution of adult sprat in the northwestern part of the Black Sea (NWBS) at the reproductive period 1974 - 1983. 1 - 4 - conditional concentrations. A, B, C - anticyclonic eddies. I - "Bulgarian" spawning concentration, II - "Romanian", III - "West-Crimean" [38, 64]

пространственная картина распределения молоди шпрота за этот период претерпевала заметные межгодовые изменения. Тем не менее, на фоне этой межгодовой изменчивости выделяются участки акватории моря, на которых постоянно сохранялись высокие концентрации молоди. С помощью графической аппликации (последовательного наложения друг на друга ежегодных карт) нами были околочены области максимальных концентраций молоди шпрота, которые повторно регистрировались на протяжении пяти лет из семи (повторяемость 71.4 %) (рис. 6.4). Как видно, одна из этих квазистационарных областей максимальных концентраций личинок и мальков пространственно совпадает с акваторией, занятой «румынской» нерестовой группировкой шпрота (на западе), другая - с «западнокрымской»

(на востоке).

Распределение взрослого шпрота в нагульный период. Общая картина распространения взрослого шпрота в нагульный период, который продолжается в СЗЧМ с апреля до сентября - октября, не претерпевает принципиальных изменений, по сравнению с зимними месяцами. Отличие лишь в том, что шпрот в это время распространяется на большей акватории, повсеместно приближаясь к берегу, что напрямую связано с более высокой кормностью прибрежных мелководных районов.

Что касается характера количественного распределения шпрота, то по-прежнему сохраняются две крупномасштабные пространственно обособленные области высоких концентраций его биомассы: одна - в западной половине моря, другая - в восточной (рис. 6.5),

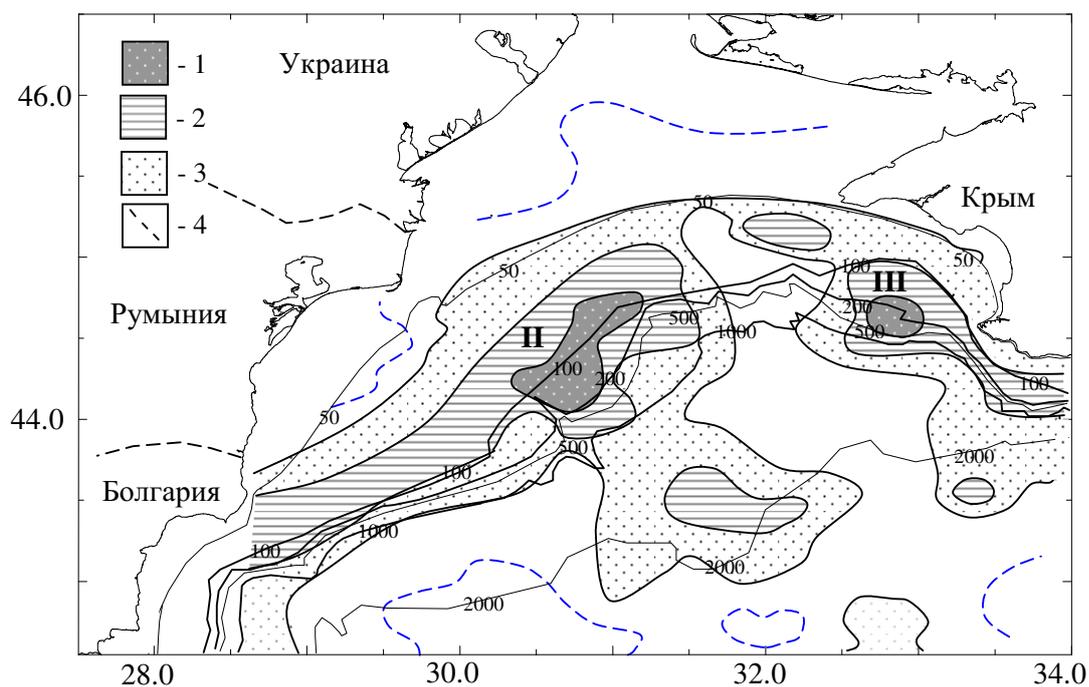


Рис. 6.3. Распределение икры шпрота в СЗЧМ в 1978 - 1984 гг. 1 - 4 – условные концентрации [38]
 Fig. 6.3. Distribution of sprat eggs in NWBS in 1978 – 1984. 1 – 4 – conditional concentrations [38]

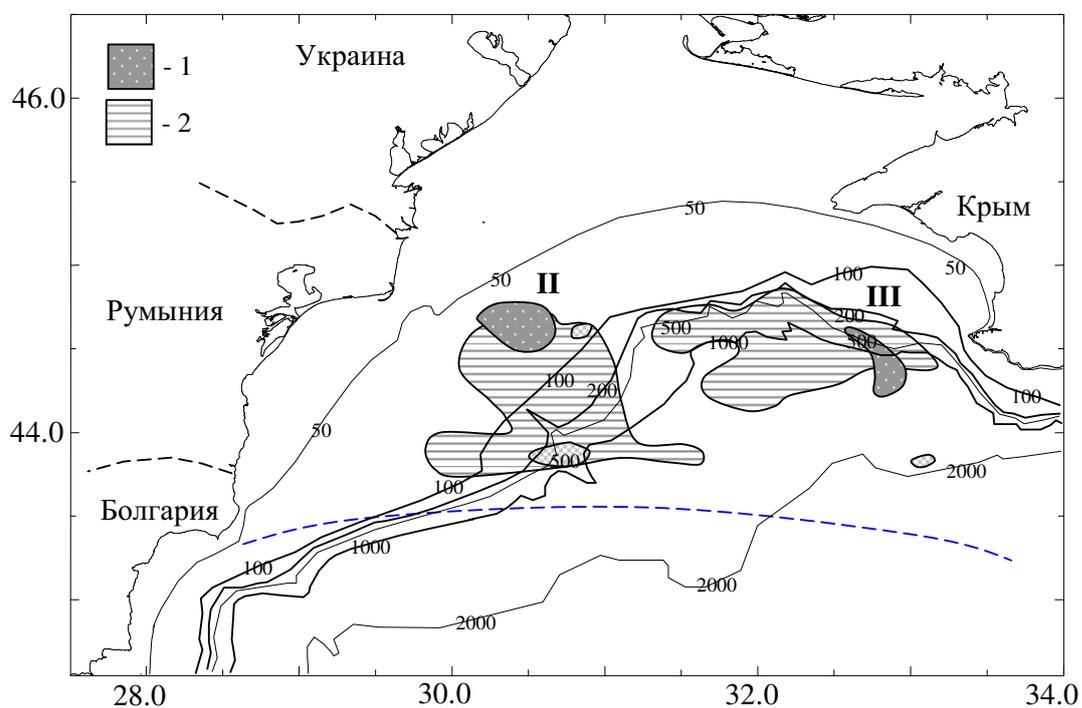


Рис. 6.4. Квазистационарные районы максимальных концентраций личинок и мальков шпрота в СЗЧМ в 1981 - 1987 гг. 1 - 2 – условные концентрации [19]
 Fig. 6.4. Quasistationary regions of maximum concentrations of the sprat larvae and fry in NWBS in 1981 – 1987. 1 – 2 – conditional concentrations [19]

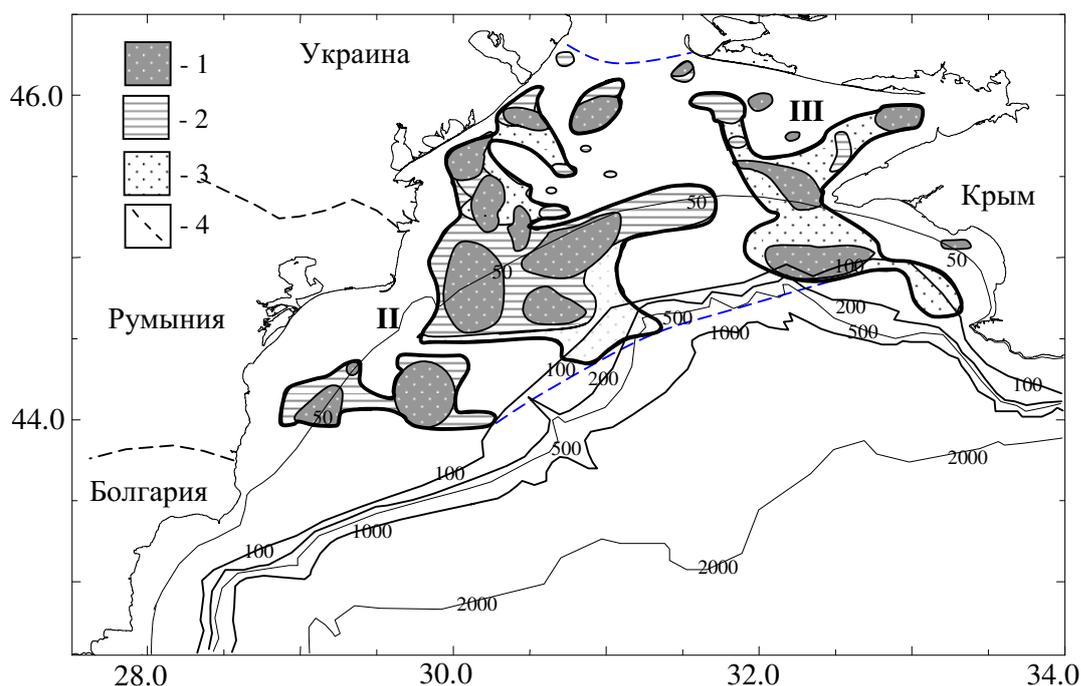


Рис. 6.5. Распределение взрослого шпрота в СЗЧМ в нагульный период в 1974 - 1983 гг. 1 - 4 – условные концентрации [38]

Fig. 6.5. Distribution of adult sprat in NWBS at the fattening period in 1974 – 1983. 1 – 4 – conditional concentrations [38]

пространственно совпадающие с акваториями, занимаемыми соответственно «румынской» и «западнокрымской» нерестовыми группировками.

Сходство в распределении разных возрастных стадий шпрота, сохраняющееся на протяжении многих лет (1974 - 1987 гг.), по нашему мнению, едва ли можно считать случайным. Скорее, оно должно свидетельствовать о наличии постоянно существующих крупномасштабных, прост-ранственно обособленных группировок (скоплений), включающих в свой состав представителей всех онтогенетических стадий. В случае справедливости такого заключения, можно предполагать репродуктивную самостоятельность каждой из этих группировок. Другими словами, выделенные выше «румынскую», «западнокрымскую» и «болгарскую» группировки следует рассматривать в качестве популяций как эле-

ментарных эволюционных единиц.

В связи с этим возникают следующие вопросы. Первый - каковы причины «пятнистого» распределения шпрота, и второй – какие экологические механизмы обеспечивают сохранения его устойчивости во времени? Попробуем на них ответить. Как известно [20], применительно к пелагическим видам, в том числе к черноморскому шпроту, определяющим фактором при формировании биотопических условий существования в подвижной водной среде является циркуляция водных масс. В условиях подвижности водной среды для длительного и устойчивого существования пелагического населения (популяций, отдельных видов, сообществ) обязательным является наличие круговоротов, т.е. замкнутой системы циркуляции вод. Только в этом случае можно сохранить постоянными границы ареала в условиях пелагиали.

В связи с этим рассмотрим схему циркуляции вод в СЗЧМ. Согласно [15, 64, 71], в Черном море на границе материкового склона с мелководьем в результате меандрирования и бокового трения Основного Черноморского течения о материковый склон образуется антициклоническая завихренность, представленная системой квазистационарных вихрей (КАВ). Наибольшего развития эти вихри достигают в СЗЧМ. Основные, наиболее крупные из них – это Севастопольский антициклонический вихрь, развивающийся к юго-западу от Крымского п-ва, и вихрь Калиакра, формирующийся в западной части моря напротив болгарского побережья. Каждый из них может состоять из нескольких ядер (рис. 6.2). В частности, одно из ядер Севастопольского вихря формируется в Каламитском заливе в пределах шельфовой зоны.

При сопоставлении карт распределения разных онтогенетических стадий развития шпрота (рис. 6.2, 6.5) со схемой мезомасштабной циркуляции вод в СЗЧМ отчетливо видно, что места массовых скоплений шпрота располагаются за пределами вод, занятых КАВ. Другими словами, участки вод с антициклонической завихренностью как бы служат естественными барьерами, разделяющими разные группировки шпрота. Так, граница между «болгарским» и «румынским» скоплениями совпадает с положением вихря Калиакра, а граница между «румынским» и «западно-крымским» – с положением западного ядра Севастопольского вихря. Принимая во внимание тот факт, что сведения о распределении шпрота относятся к 1974 - 1983 гг., а сведения о положении КАВ – к 1987 - 1992 гг., следует признать высокую степень устойчивости данной системы. Итак, ответ на первый вопрос можно считать найденным. Это - система мезомасштабной циркуляции вод.

Теперь попробуем разобраться, почему шпрот избегает районов с антициклонической

завихренностью вод и концентрируется за их пределами. С этой целью воспользуемся данными [90] о наличии тесной зависимости между циркуляцией водных масс в СЗЧМ и количественным распределением шпрота. В летний период в условиях традиционной циркуляции вод в этом районе, поддерживаемой преобладающими над Черным морем восточными ветрами, основная часть акватории шельфа СЗЧМ охвачена циклоническим движением вод. Антициклонические образования, размеры которых не превышают 20 - 25 миль, развиваются лишь в сравнительно узкой прибрежной полосе на западе района (т. н. днестродунайский гидрофронт). Биомасса шпрота на шельфе в этом случае велика, промысел его эффективен.

В условиях западной атмосферной циркуляции происходит резкая трансформация традиционных течений и развивается антициклонический перенос вод, охватывающий практически весь северо-западный шельф. Размеры антициклонических круговоротов увеличиваются до 55 - 110 миль. Биомасса шпрота в этом случае резко сокращается, и промысел становится неэффективным.

Однако данная зависимость отражает лишь внешнюю сторону явления. Непосредственный механизм влияния разнонаправленных циркуляционных процессов на распределение шпрота остается неясным.

Обратимся к рассмотрению функционального состояния популяции.

В соответствии с особенностями годового биологического цикла шпрота, его летняя миграция на шельф и прибрежное мелководье функционально связана с периодом интенсивного откорма. Отсюда логично предположить, что ключевым экологическим фактором или, по меньшей мере, одним из таковых, может оказаться трофический, характеризующий условия обеспеченности популяции пищей.

Для проверки этого предположения мы воспользовались картой-схемой количественного распределения в СЗЧМ биомассы кормового зоопланктона в зимний период 1979 - 1984 гг. [38] и результатами спутниковых наблюдений антициклонических вихрей у свала глубин в зимне-весенний период 1993 и 1994 гг. [150]. При наложении их друг на друга, как видно из рис. 6.6, прослеживается вполне определенная зависимость: все наиболее плотные концентрации (пятна) зоопланктона находятся, в основном, за пределами или на периферийных участках вод, занятых квазистационарными антициклоническими вихрями.

Поскольку сведения о распределении биомассы зоопланктона и пространственных границах антициклонических круговоротов базируются на результатах многолетних наблюдений, полученная картина, несмотря на сопоставление результатов разных лет, не оставляет сомнений в их достоверности, достаточно адекватно отражая, по нашему мнению, реальную ситуацию.

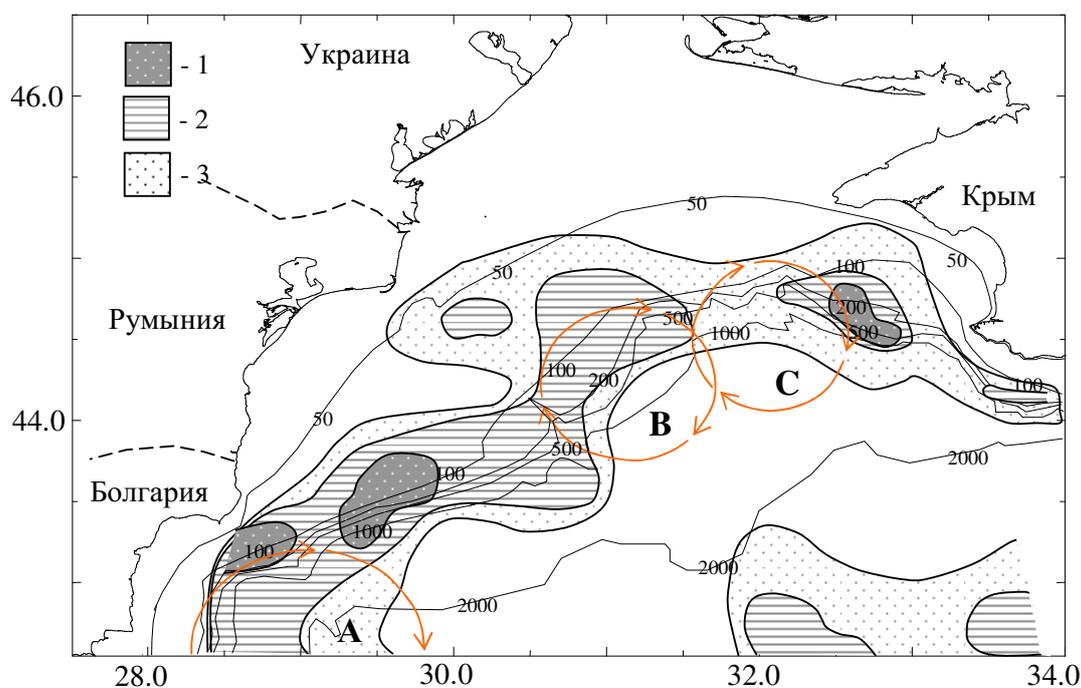


Рис. 6.6. Распределение биомассы кормового зоопланктона в 1979 - 1984 гг. и положение антициклонических вихрей в 1993 - 1994 гг. 1 - 3 - условные концентрации; А, В, С - вихри [38, 150]

Fig. 6.6. Distribution of feed zooplankton biomass in 1979 - 1984 and location of anticyclonic eddies in 1993 - 1994. 1 - 3 - conditional concentrations; А, В, С - eddies [38, 150]

В соответствии с классической схемой гидродинамической модели формирования биологической продуктивности вод, механизм влияния циркуляционных процессов на особенности пространственной организации

шпрота можно объяснить следующим образом. В центре антициклонических круговоротов происходят процессы схождения поверхностных, как правило, малопродуктивных вод (конвергенция) и их опускание на глубину,

в то время как на периферии этих круговоротов и прилегающих участках развивается компенсационный подъем обогащенных биогенами глубинных вод, сопровождающийся развитием фито- и зоопланктонных организмов и их потребителей – рыб-плактофагов. В данном случае одним из основных потребителей зоопланктона является шпрот, тесная связь между концентрациями которого и скоплениями зоопланктона общеизвестна [38]. Одновременно в местах подъема вод пищевая ценность зоопланктонных организмов, характеризующаяся уровнем накопления в их теле резервных липидов, более высока по сравнению с районами с выраженной антициклонической завихренностью, что делает условия питания шпрота здесь более комфортными [138].

Таким образом, согласно полученным результатам, непосредственной причиной, определяющей количественное распределение шпрота на северо-западном шельфе, и, в частности, образование промысловых скоплений, следует считать биотические условия его существования, а именно, его обеспеченность пищей. Таков ответ на второй вопрос. Влияние же циркуляции вод на условия распределения вида осуществляются лишь опосредованно [57].

Структурно-функциональные характеристики шпрота. Лишь в относительно немногих работах можно встретить упоминания о региональных (географических) различиях черноморского шпрота по отдельным признакам или свойствам. Что касается шпрота из СЗЧМ, то у побережья Болгарии, как было отмечено выше [45, 116], по ряду морфо-экологических и биохимических признаков были выделены две формы. В свою очередь [88], было установлено существование различий в средних размерах (длине и массе) тела у шпрота из района Болгарии, о-ва Змеиный, южного побережья Крыма и кавказского побережья.

Нами исследованы структурно-функциональные характеристики шпрота, населяющего юго-западный шельф Крымского п-ва между м. Лукулл и м. Сарыч [60]. В качестве таковых были выбраны: размерно-возрастной состав населения; половой состав (соотношение полов взрослой части популяции); степень накормленности рыб (в баллах наполнения желудков); зараженность гельминтами.

Согласно результатам изучения размерного состава, шпрот в этом относительно небольшом по масштабу (по сравнению с размером всего ареала) районе представлен двумя формами, одна из которых была обнаружена на его южном участке (между мысами Херсонес и Сарыч), другая - на северо-западном, (между мысами Херсонес и Лукулл). Кривая размерного состава шпрота, населяющего южный участок (р-н Балаклавы), одновершинная, с резко выраженным пиком численности особей, принадлежащих к размерному классу 8.5 - 9.0 см, доля которых составляет не менее трети общей численности (рис. 6.7). В целом же, 75 % общей численности - это особи длиной 8.0 - 9.5 см. Предельная длина (стандартная) 11.0 см, средняя – 8.7 см.

Кривая размерного состава шпрота из района Севастополя, в отличие от балаклавской, двувершинная (бимодальная). Первая модальная размерная группа представлена особями, относящимися к размерному классу 6.0 - 6.5 см, вторая - 8.0 - 8.5 см. Относительная численность представителей каждого из этих размерных классов составляет соответственно 8.5 и 33.0 %. Предельный размер рыб 10.7 см, средний – 7.9 см. Кривая размерного состава шпрота из района м. Лукулл имеет сходную форму и близкие по значению параметры.

Изучение возрастного состава шпрота показало, что обнаруженные различия размерного состава рыб из р-на Балаклавы, с одной

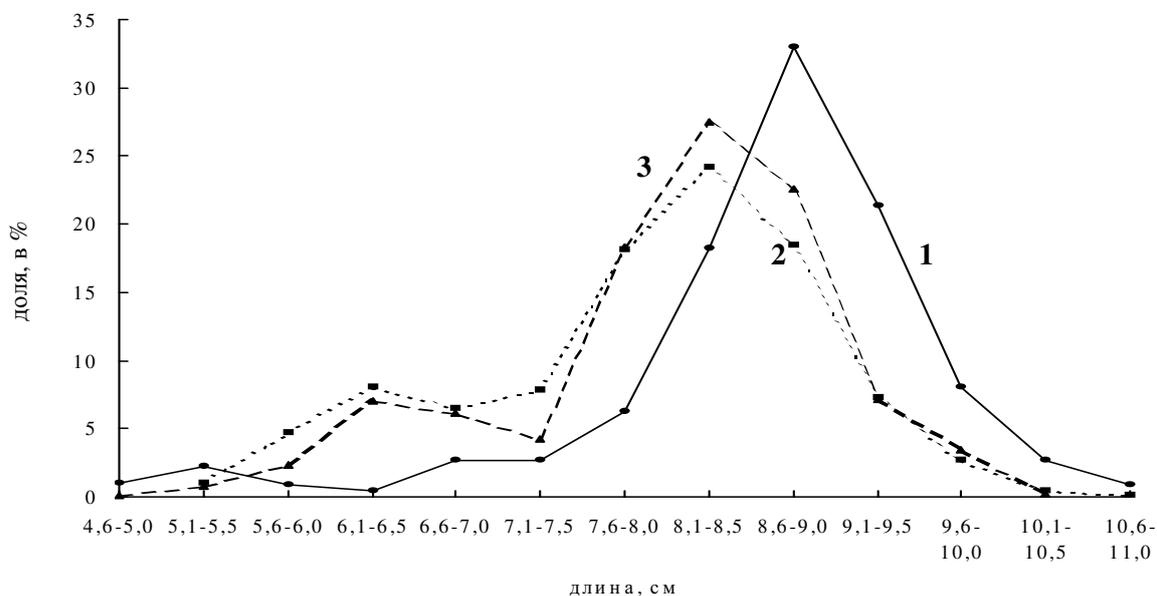


Рис. 6.7. Размерная структура уловов шпрота на юго-западном шельфе Крыма зимой 1998 - 1999 гг.: 1 – Балаклава, 2 – Севастополь, 3 – м. Лукулл [60]

Fig 6.7. Size structure of sprat catches at the southwestern Crimean shelf in winter 1998 – 1999: 1 – Balaklava, 2 – Sevastopol, 3 – cape Lukull [60]

стороны, и Севастополя - м. Лукулл, с другой, обусловлены различиями в темпах их роста. В районе Балаклавы шпрот растет быстрее, благодаря чему при одинаковой возрастной структуре населения его предельные и средние размеры крупнее.

Что касается результатов изучения половой структуры шпрота, то в соответствии с величиной показателя третичного соотношения полов (отношения количества взрослых половозрелых самцов к количеству взрослых самок) население шпрота в пределах исследованного района неоднородно. У шпрота из р-на Балаклавы значение этого показателя равно 0.35 : 1, из р-на Севастополя – 0.30 : 1 и из р-на м. Лукулл – 0.40 : 2.

В соответствии с концепцией эволюционной дифференциации полов [35], согласно которой главной задачей женского пола является сохранение накопленной в процессе филогенеза генетической информации, а мужского пола - связь со средой, получение и

передача новой информации от среды к популяции, т. е. изменение генетической информации, в благоприятных экологических условиях количество самок в популяции должно возрастать и, наоборот, в нестабильных, экстремальных условиях должно возрастать количество самцов. В этой связи обнаруженные различия в третичном соотношении полов у шпрота из разных районов можно, по-видимому, рассматривать как свидетельство его биологической неоднородности, разделения на отдельные локальные группировки, живущие в разных условиях.

В свою очередь, изучение условий питания шпрота обнаружило также заметные различия в количественном составе его пищи в разных районах. Средний балл наполнения желудков шпрота из района м. Лукулл был почти вдвое выше такового у шпрота из района Севастополя (2.36 и 1.86 соответственно).

Существенные различия также обнаружены в экстенсивности и интенсивности

зараженности шпрота личинками нематоды *Hysterothylacium aduncum*, попадающих в рыб пассивно, с пищевыми объектами. Было установлено, что эти личинки во всех трех районах неизменно поражали шпрота на 100 %, однако значения их индекса обилия существенно различались. Так, у шпрота из р-на м. Лукулл среднее значение индекса обилия составило 46.3 экз./ особь, причем различий в зараженности самцов и самок не выявлено. Близкое значение индекса обилия (45.0 экз./особь) обнаружено у шпрота из р-на Балаклавы. В то же время шпрот из р-на Севастополя резко выделяется более высоким индексом обилия нематод (80.2 экз./ особь).

На основе полученных результатов можно сделать вывод, что популяция шпрота на юго-западном шельфе Крыма неоднородна и состоит из локальных биологически специфичных группировок (стад) субпопуляционного уровня. Каковы принципы формирования этих стад, остается неясным. Можно только предполагать, что одним из них может быть объединение рыб по размерно-возрастному принципу.

6.2.2. Азово-черноморский анчоус.

Интерес к изучению внутривидовой структуры анчоуса (хамсы), населяющего Азово-Черноморский бассейн, имеет многолетнюю историю, и напрямую связан с тем важным хозяйственным значением, которое этот вид издавна имеет для всех причерноморских государств. Впервые в научной литературе на неоднородность хамсы в Черном море обратил внимание С. А. Зернов [55]. По его словам, балаклавские рыбаки издавна различают две формы хамсы по внешнему виду – черноморскую и азовскую. Черноморская, или «черная хамса», появляется у Севастополя осенью (в октябре - ноябре), иногда даже в сентябре при понижении температуры воды до 14°C и держится здесь, пока она не опустится до 9°C, что чаще всего происходит в декабре. При даль-

нейшем понижении температуры хамса уходит из прибрежной зоны в более глубоководные районы. В годы с преобладанием южных ветров она, однако, может возвращаться к берегу в феврале - марте.

Азовская хамса, в отличие от черноморской, имеет более светлую окраску. У Севастополя она появляется, как правило, лишь в конце зимы (январь - февраль) при повышении температуры воды до 7°C и исчезает, как только она превысит 9°C. Обычно это случается в конце марта – начале апреля.

Н. Е. Максимов [79] пишет, что «почти с уверенностью можно сказать, что в Черном море водятся две расы хамсы – азовская и черноморская». В качестве основных различий между ними он указывает на размеры особей (черноморская хамса крупнее) и их окраску. В свою очередь, М. И. Тихий [126] рассматривал азовскую и черноморскую расы как представителей разных возрастных групп хамсы. Черноморская хамса, по его мнению, - это двухлетки, азовская – годовики и полуторогодовики, чем и объясняются различия в размерах.

Согласно [7, 99], населяющий Азово-Черноморский бассейн европейский анчоус *Engraulis encrasicolus* L. представлен здесь двумя подвидами (географическими расами) – черноморским (*E. encrasicolus ponticus* Aleksandrov) и азовским (*E. encrasicolus ponticus* Pusanov). Многочисленные эколого-географические и биологические различия между этими двумя подвидами выражены достаточно хорошо и касаются, прежде всего, функциональной структуры их ареала, морфофизиологических характеристик и особенностей жизненного цикла, отношения к различным факторам среды (температуре, солености и т. д.). Черноморская хамса размножается и постоянно живет в Черном море, тогда как азовская размножается в Азовском море и только мигрирует на зимовку в Черное.

В 60-х годах XX столетия были проведены популяционно-генетические исследования азово-черноморской хамсы, основанные на изучении распределения в природных группировках рыб частот групп крови [13, 14]. В результате были выявлены три группы крови (фенотипа): позитивный, негативный и промежуточный. При этом для азовского анчоуса оказалось характерным наличие всех трех групп, а для черноморского – только двух: позитивной и промежуточной. Кроме обнаруженных качественных различий между азовской и черноморской хамсой, были установлены также и количественные различия в частотах одних и тех же фенотипов. Тем самым внутривидовая дифференциация азово-черноморского анчоуса на две самостоятельные географические расы (подвиды) получила иммуногенетическое подтверждение. Одновременно было установлено, что жесткой географической изоляции между ними нет. Периодически черноморский анчоус проникает в Азовское море, где и обменивается генами с азовской расой. Предположительно генный обмен между расами может происходить и в Черном море. Кроме того, как следствие этого и из-за отсутствия физиологической изоляции между расами обнаружена еще одна – так называемая смешанная раса.

Вместе с тем, разные авторы отмечали внутреннюю неоднородность обеих рас хамсы. Впервые на неоднородность черноморской хамсы по морфологическим признакам указала А. А. Майорова [77]. На основании обнаруженных различий, преимущественно в пропорциях длины головы хамсы, размножающейся у побережья Грузии, и хамсы из северо-западной части моря и р-на Севастополя, она пришла к выводу о существовании в акватории Черного моря двух группировок, одну из которых она назвала *natio orientalis*, другую – *natio occidentalis*. В дальнейшем, используя дополнительные сведения о пространственном

распределении хамсы на разных этапах жизненного цикла и ее сезонных миграциях, были выделены два самостоятельных стада – восточное и западное [78]. Основа репродуктивного ареала хамсы, принадлежащей к восточному стаду, занимает северо-восточную часть моря и зону вдоль кавказского побережья, тогда как основной репродуктивный ареал западного стада занимает северо-западную мелководную часть Черного моря. Районы нагула и зимовки обоих стад также в значительной степени разобщены. Так, хамса восточного стада зимует у берегов Грузии и анатолийского побережья Турции восточнее м. Синоп, куда она мигрирует из районов летнего нагула в восточной и северо-восточной частях моря вдоль кавказского побережья. Основной же район нагула хамсы западного стада находится в СЗЧМ, являющимся наиболее высокопродуктивным районом моря. Зимует западная хамса, в основном, у южного берега Крыма и лишь часть ее мигрирует на зимовку к турецким берегам, следуя вдоль западного (румынского и болгарского) побережья. В отдельные годы миграции могут осуществляться также через центральную часть моря. Кроме того, восточная хамса отличается от западной более ранними сроками начала и окончания нереста. И в дополнение ко всему, она медленнее растет и достигает меньших средних размеров.

И. И. Пузанов [96] выразил сомнение в правомочности выделения А. А. Майоровой западной и восточной форм, хотя и подтвердил, по результатам тщательной проверки полученных ею результатов, существование определенных морфологических различий между хамсой, размножающейся у побережья Грузии (батумской хамсой), с одной стороны, и хамсой, зимующей в этом районе, с другой. Однако, спустя двадцать лет на основе сравнения экземпляров хамсы из Одесского залива с экземплярами от Севастополя и Батуми, прежде исследованных А. А. Майоровой,

И. И. Пузанов выделил «одесскую» форму черноморской хамсы, которую назвал *natio odessicus* [97], тем самым признавая ее широкое внутривидовое разнообразие.

На биологическую неоднородность азовской хамсы впервые обратил внимание Н. Д. Лебедев [76], выделивший по результатам многолетних исследований в пределах Азовского моря в нерестовый период более двух десятков внутривидовых группировок, различавшихся между собой по таким важным морфо-физиологическим признакам, как линейные размеры особей, соотношение самцов и самок, их упитанность, степень половой зрелости, интенсивность питания, содержание гемоглобина в крови и др. Данные группировки были названы им «элементарными популяциями». Учитывая значительную однородность экологических условий, в частности, температурный режим, соленость, обеспеченность пищей и др., автор высказал предположение относительно того, что образование этих устойчивых биологически специфичных группировок должно быть обусловлено внутренними (генетическими) причинами, однако привести серьезные доказательства этого он не смог.

На основе анализа распределения частот групп крови было установлено полное соответствие между морфо-физиологическими характеристиками выделенных элементарных популяций и их генетической гомогенностью [13, 14]. Тем самым был показан наследственный характер этих биологически специфичных локальных группировок. Эволюционное значение разделения азовского подвида хамсы на полуизолированные субпопуляции, по мнению авторов, состоит в следующем. С одной стороны, этим достигается дифференциация генофонда более крупных образований (рас), с другой – их интеграция, поддержание целостности, что имеет особенно важное значение в местах соприкосновения ареалов разных рас

или же более или менее значительных локальных нарушениях репродуктивной изоляции между ними.

Изучению генетической дифференциации азовской и черноморской рас хамсы посвящен ряд исследований [66, 67, 68]. На основе анализа распределения частот аллелей полиморфных локусов (изоцитратдегидрогеназы, эстеразы, лактатдегидрогеназы и аспаратаминотрансферазы) были выявлены существенные генетические отличия между черноморской и азовской расами, а также внутренняя гетерогенность каждой из них. На основании полученных результатов цитированные авторы предположили существование в северо-западном районе Черного моря обособленной популяции азовской хамсы, которая здесь размножается.

С помощью специально разработанного показателя, характеризующего расовую принадлежность хамсы, был изучен расовый состав европейского анчоуса, населяющего Черноморский бассейн [67]. Он оказался крайне неоднородным и весьма сложным. Были выделены, по меньшей мере, четыре расы – азовская, черноморская, черноморская с механической, или генетической, примесью предполагаемой средиземноморской хамсы, гибриды азовской и черноморской рас.

Схема географического распространения различных по расовому составу группировок хамсы в нерестовый период (май - июнь) представлена на рис. 6.8. Выделяются две области распространения азовской хамсы: – одна в северо-западном районе моря, другая – в юго-западном. Если существование азовской хамсы в первом районе вполне согласуется с тем фактом, что этот район по своим экологическим условиям (температурным, соленостным и др.) сходен с Азовским морем, то обнаружение ее в юго-западной части моря объяснить трудно.

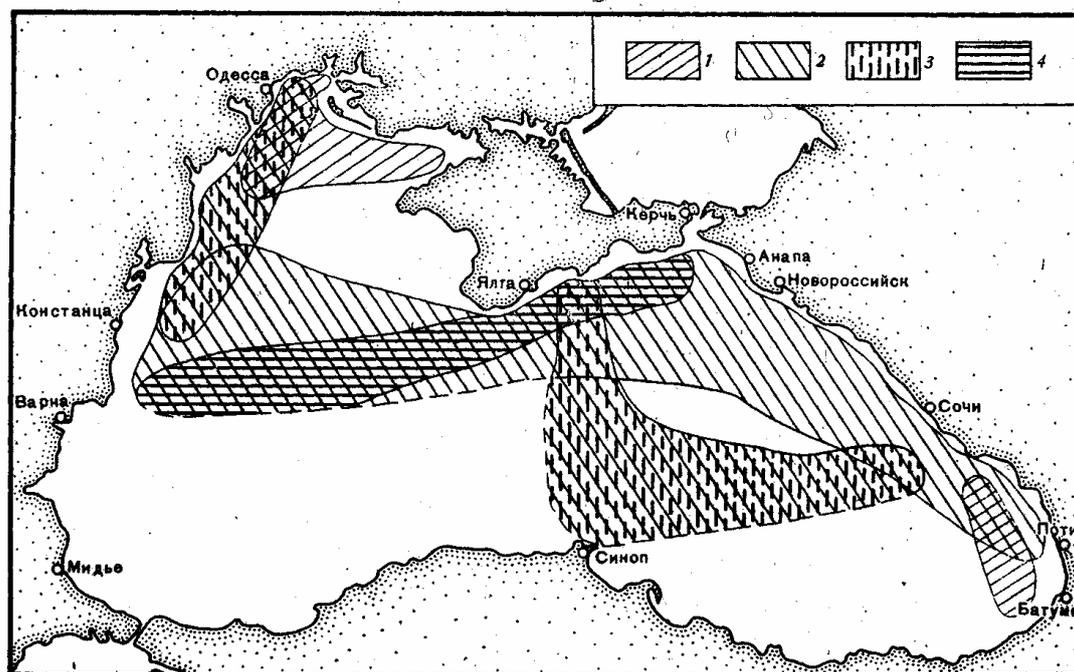


Рис. 6.8. Распределение различных по расовому составу нерестовых группировок анчоуса в 1980 - 1981 гг.. 1 – азовская раса; 2 – черноморская; 3 – азово-черноморские гибриды; 4 – черноморская раса с примесью средиземноморской [67]

Fig. 6.8. Distribution of different spawning groups of anchovy in 1980 – 1981. 1 – Azov race; 2 – Black Sea race; 3 – Azov – Black sea hybrids; 4 – Black Sea race with an admixture of the Mediterranean one [67]

Интересно, что по генетическим параметрам (значению аллеля эстеразы) хамса из СЗЧМ является «более азовской», чем выборки из Азовского моря. Предположительно, ее «реликтовый характер» связан с тем, что СЗЧМ в последние несколько десятилетий претерпела гораздо меньшие по масштабам экологические изменения, по сравнению с теми, которые произошли за этот же период в Азовском море в связи с уменьшением и регулированием стока рек Дона и Кубани.

Черноморская раса хамсы относительно широко распространена как в западной, так и в восточной частях моря, тогда как распространение азово-черноморских гибридов приурочено к зонам симпатрии азовской и черноморской рас в западной и восточной половинах моря.

Распространение группировок черноморской хамсы с примесью средиземноморской ограничивается в основном западной половиной моря и районами, прилегающими к южному побережью Крыма. Кроме того, предполагается существование обособленной популяции хамсы черноморской расы в юго-восточной части моря, размножение которой происходит у Анатолийского побережья Турции, а зимовка – у берегов южной Грузии (область ее распространения на рис. 6.8 не показана).

Сопоставляя результаты популяционно-генетических исследований азово-черноморской хамсы за почти 20-летний период (от начала 60-х годов до начала 80-х) авторы отмечают существенные генетические изменения, произошедшие за это время. По их мнению, эти изменения вызваны, в основном, ин-

прогрессивной гибридизацией двух рас (подвидов) – азовской и черноморской, которая происходила как в Азовском, так и в Черном морях. Этот вывод подтверждается уменьшением различий между подвидами по группам крови [130, 131]. При этом произошло смещение генетических параметров азовской расы в сторону значений, характерных для черноморской хамсы. Усиление процесса гибридизации связывают с нарушением географической изоляции между расами в период размножения под воздействием хозяйственной деятельности человека (осолонением Азовского моря и переловом азовской хамсы). Если ситуация не изменится, следует ожидать постепенного разрушения генофонда более древней и менее многочисленной азовской расы в результате ее «генетического поглощения» более молодой и прогрессивной черноморской расой. В то же время, похоже, что черноморская раса испытывает достаточно постоянный приток генов средиземноморской расы, что свидетельствует о непрекращающемся процессе «медитерранизации» Черного моря.

В свете изложенных выше популяционно-генетических представлений о расовом составе хамсы в Черном море, выделенные А. А. Майоровой и И. И. Пузановым морфологические формы можно интерпретировать следующим образом.

Обнаруженная у побережья Грузии *natio oreintalis* А. А. Майоровой вполне могла быть представителем той предполагаемой обособленной популяции хамсы черноморской расы, размножение которой происходит у азиатского побережья Турции, а зимовка - у берегов южной Грузии, а *natio occidentalis* - либо черноморской расой, либо черноморской с примесью средиземноморской. В свою очередь, *natio odessicus* И. И. Пузанова вполне могла оказаться как представителем черноморской расы, так и гибридом азовской и черноморской хамсы.

6.2.3. Черноморская ставрида. Традиционно в Черном море ставрида являлась одним из основных промысловых объектов, отсюда и интерес к познанию ее внутривидовой структуры, продиктованной, прежде всего, запросами практики. Как известно, для организации рационального использования любого вида живого ресурса необходимо знать его внутреннюю структуру.

Таксономическое положение ставриды, населяющей Черное море, было установлено Ю. Г. Алеевым [2, 3], который выделил ее в подвид *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev – ставрида черноморская. Он же впервые обратил внимание на ее внутреннюю неоднородность, выделив три местные стада – юго-западное, северное (или крымское) и восточное на основе географической локализации их мест размножения, миграционных путей, а также нагула и зимовки, существенных различий между ними по возрастному составу, темпам роста, характеру питания, сроками размножения и т.д. (рис. 6.9).

Юго-западное стадо ставриды приурочено к западному побережью Черного моря, Босфору и Мраморному морю. Основной район размножения и нагула - у побережья Болгарии и Румынии и в северо-западной части моря, где ставрида юго-западного стада смешивается со ставридой северного стада. Места зимовки находятся в основном в Мраморном море, а также в прибосфорском районе Черного моря и у северо-западных берегов Малой Азии. Представители этого стада достигают восьмилетнего возраста и длины около 30 см.

Нерестовый ареал ставриды северного стада занимает СЗЧМ и акваторию моря, прилегающую к побережью Крыма, включая Керченский предпроливный район, а также западную часть Азовского моря. В этих районах происходит и летний нагул. На зимовку северное стадо мигрирует в район Южного Берега Крыма.

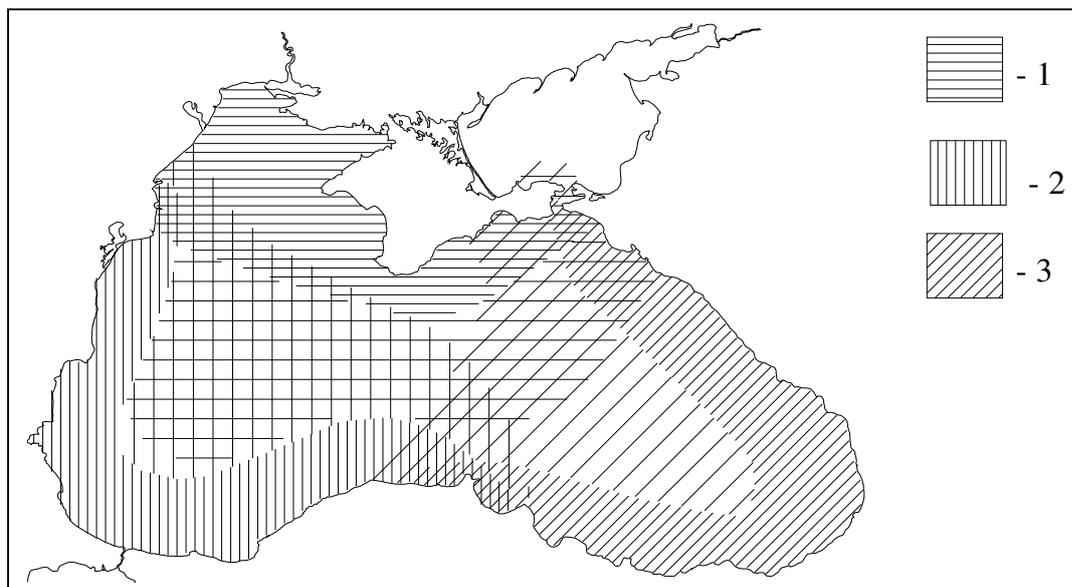


Рис. 6.9. Распространение разных популяций (стад) черноморской ставриды. 1 – северное стадо; 2 – юго-западное стадо; 3 – восточное стадо. Интенсивность штриховки соответствует частоте встречаемости [3]

Fig. 6.9. Distribution of different schools of the Black Sea horse-mackerel. 1 – northern school. 2 – south-western school; 3 – eastern school. Intensity of shading corresponds to a frequency of occurrence [3]

Основные места зимовки располагаются к западу от м. Аю-Даг. От ставриды юго-западного стада она отличается более коротким жизненным циклом, не превышающим 4 - 5 лет, более мелкими размерами, не превышающими 20 - 25 см.

Нерестовый ареал ставриды восточного стада занимает восточную часть моря и распространяется от Керченского предпроливного района вдоль кавказского побережья до Анатолийского побережья восточной Турции. Предположительно, часть стада размножается также в Азовском море.

В отличие от северного стада, район ее зимовки находится в юго-восточной части Черного моря у побережья южной Грузии и Турции. По темпам роста, предельным размерам тела и продолжительности жизни ставриды северного и восточного стад практически неразличимы.

Одним из наиболее существенных отличий между ними служат сроки размножения: ставрида северного стада нерестится главным образом в июле, тогда как ставрида восточного стада – в июне. Разница в сроках их нереста объясняется [3] тем, что ставрида восточного стада, зимующая в юго-восточном районе моря при более высоких температурах вод, находится зимой в менее депрессивном состоянии, чем та, которая проводит зиму у крымских берегов. Благодаря этому, ставрида восточного стада отличается от крымской более ранними сроками созревания.

В начале 40-х годов прошлого столетия в Черном море в массовом количестве появилась крупная форма ставриды (КС), по своим внешним признакам неотличимая от типичной черноморской. Ее появление с самого начала вызвало противоречивые, вплоть до взаимоисключающих, мнения относительно ее таксономической принадлежности и происхожде-

ния. Ю. Г. Алеев на основании сходства КС и ставриды из Средиземного моря по форме тела и близким темпам роста высказал суждение о том, что КС является выходцем из Средиземноморского бассейна, предложив именовать ее "средиземноморской ставридой" [1].

Однако в дальнейшем на основе детальных исследований ставрид рода *Trachurus* он изменил первоначальную точку зрения и пришел к заключению, что КС представляет собой локальное, географически обособленное стадо черноморского подвида ставриды *T. trachurus ponticus*, наряду с остальными тремя (юго-западным, северным и южным), выделенными им ранее, которые отличаются от КС лишь своими более мелкими размерами. Это стадо он назвал «южным», а причину более быстрого роста его представителей он связывал с более благоприятными температурными условиями вод у анатолийского побережья и хорошими кормовыми условиями этого региона [4].

Согласно другой версии [127], крупная ставрида - это совершенно особая внутривидовая форма черноморской ставриды, имеющая таксономический ранг более высокого порядка, чем остальные стада. Данную точку зрения вслед разделяли и другие авторы [105].

На основе цитофизиологических (теплоустойчивости изолированных мышц) и серологических (реакция кольцепреципитации тканевых белков) методов исследования был сделан вывод о видовой самостоятельности черноморской (мелкой) и крупной ставриды [11, 12]. Однако происхождение и причины массового появления КС в Черном море авторы объяснить не смогли. В свою очередь, в результате изучения белкового состава крови методом электрофореза ставрид родов *Trachurus* и *Decapterus* из разных географических районов был установлен внутривидовой ранг различий между мелкой и крупной ставридой [75]. И, наконец, на основании сравнительного

изучения электрофоретических спектров неспецифических мышечных эстераз черноморского подвида ставриды *T. trachurus ponticus*, средиземноморского подвида *T. trachurus mediterraneus* и крупной ставриды была выдвинута гипотеза о гибридном происхождении КС [45, 46]. В соответствии с ней, крупная ставрида представляет собой результат внутривидового скрещивания между средиземноморским и черноморским подвидами. Своими поистине гигантскими размерами (50 - 55 см), более быстрыми темпами роста, огромной численностью и прочими экологическими преимуществами перед мелкой черноморской ставридой она обязана эффекту гетерозиса, который наиболее ярко проявился среди гибридов первого поколения, и очень быстро затух в последующих.

Для выяснения таксономического положения КС, ее происхождения и причин внезапного массового появления в Черном море и последующего за этим скорого исчезновения, а также степени ее родственных отношений с мелкой черноморской ставридой нами был использован эколого-географический подход, включающий совокупность сведений о пространственных, структурно-функциональных и экологических характеристиках КС [61]. Согласно полученным результатам, крупная ставрида представляет собой гибрид, который возник в результате вторичного скрещивания черноморского и средиземноморского подвигов *T. mediterraneus*, генетическая изоляция между которыми произошла около 30 - 50 тыс. лет назад. Процесс скрещивания происходил в пределах акватории Черного моря, на что указывает наличие здесь всех стадий онтогенетического развития КС.

6.2.4. Черноморские кефали. Азово-Черноморский бассейн населяют пять аборигенных видов кефалей – сингиль *Liza aurata* (Risso), остронос *Liza saliens* (Risso), лобан *Mugil cephalus* L., губач *Chelon labrosus* Risso,

головач *Liza ramada* (Risso) и интродуцированный в 70-х годах прошлого столетия из Японского моря пиленгас *Liza haematochila* (Temminck and Schlegel) (syn. *Mugil so-iiu*). Из аборигенных видов только первые три – сингиль, лобан и остронос – являются многочисленными. Впервые упоминание о внутривидовой неоднородности черноморских кефалей, их подразделенности на отдельные пространственные группировки (локальные стада) встречаются в работах [21, 63]. Согласно этим источникам, в Черном море (исключая необследованную часть у азиатского побережья) имеются три смешанных стада кефалей – восточное (кавказское), северное (крымское) и западное (балканское), в каждом из которых соотношение разных видов, их численность и возрастной состав неодинаковы. Основанием для выделения этих стад послужили, прежде всего, обнаруженные между ними различия в местах зимовки, весенне-летнего нагула молоди и взрослого населения, миграционных путей.

Восточное стадо кефалей зимует у кавказского побережья в бухтах и заливах от Новороссийска – Туапсе до Батуми. С наступлением весны его ареал расширяется в северном направлении до Керченского пролива и Таманского залива. При этом часть особей проникает в Азовское море, однако основным районом нагула остается северо-восточная часть Черного моря и Керченский предпроливный район.

Зимовка северного стада происходит у южных берегов Крымского п-ова от Севастопольских бухт до м. Меганом. Наиболее многочисленные и плотные зимовальные скопления известны под Алушкой и в Ялтинском заливе до м. Аю-Даг. Весной основная часть стада мигрирует вдоль западного побережья Крыма на нагул в Каркинитский, Джарылгачский и Тендровский заливы, заходя по пути во все доступные бухты и лиманы. Другая его

часть мигрирует на восток в район Керченского предпроливья, а также проникает в Азовское море, где основными районами его нагула являются Сиваш, Утлюкский и Молочный лиманы.

Район зимовки западного стада кефали находится в западной и юго-западной частях Черного моря – у побережья Болгарии (Варненский и Бургасский заливы) и в приБосфорском районе. Часть кефали зимует в проливе Босфор и в Мраморном море. В нагульный период представители этого стада вдоль западного побережья моря распространяются на север до Одесского залива и, возможно, даже достигают Каркинитского залива. Таким образом, на протяжении значительной части годового цикла сохраняются пространственная самостоятельность и обособленность разных стад вплоть до полной изоляции между ними в зимний период.

Результаты более поздних исследований с использованием массового мечения кефалей и других методов [8, 9, 107, 115, 119, 122, 123, 124] позволили уточнить пространственные взаимоотношения разных стад и их видовой состав. Так, с помощью авиаразведки у кавказского побережья были обнаружены два постоянных района зимних концентраций кефалей – южный (от Адлера до Батуми) и северный (между м. Утриш (Анапа) и Геленджиком) [123]. Ранее считалось, что кавказское стадо зимует узкой непрерывной полосой вдоль всего восточного побережья моря от Анапы – Новороссийска до Поти – Батуми.

В свою очередь, у побережья Крыма распределение зимующей здесь кефали также оказалось крайне неравномерным. Были выделены два района образования зимовальных скоплений – один у юго-западного побережья (бухты Севастопольско-Балаклавского района), другой вдоль южного побережья от Алушки до Алушты.

В результате вторичной поимки в Днепровско-Бугском лимане и Севастопольской бухте двух лобанов, которые были помечены вблизи Одессы, было показано, что имеются случаи, когда представители этого вида мигрируют из северо-западного района моря на зимовку к берегам Крыма. Предположительно, это происходит только в теплые зимы, постоянным же местом зимовки лобана, принадлежащего к западному стаду, является болгарское побережье. Согласно результатам мечения, сингиль и остронос, нагуливающиеся в Кизилташских лиманах и Керченском предпроливном районе (оз. Тобечик), вторично были обнаружены как у северокавказского побережья между Анапой и Геленджиком (Туапсе), так и у берегов восточного Крыма от Феодосийского залива до Судака и даже (в одном случае) у м. Аю-Даг. Остается неясным, были ли это представители разных стад (кавказского и крымского), которые смешиваются между собой в районах летнего нагула и расходятся в период зимовки, мигрируя соответственно к кавказским и крымским берегам, либо это были представители одного и того же локального стада, часть которых мигрирует на зимовку в сторону кавказского побережья, другая же часть – в сторону крымского. Ответить на этот вопрос однозначно возможно лишь после того, как будут известны места размножения этих особей.

На основе мечения было высказано мнение, что кефаль, зимующая у побережья Северного Кавказа, и кефаль, зимующая южнее, у берегов Грузии, принадлежат к разным стадам. Возможно, южное (грузинское) стадо ведет оседлый образ жизни, постоянно обитая в данном районе, что представляется вполне вероятным, учитывая благоприятные гидрометеорологические и гидрологические условия этого региона. Кстати, согласно [81], лобан постоянно обитает в этом районе, здесь происходят и его размножение, и его нагул. Вместе

с тем, не исключается, что какая-то часть этого стада нагуливается и в других местах. Представляется вполне вероятным, по аналогии с миграционным поведением кефалей западного стада [8, 9], что таким районом нагула может быть кавказское побережье между Анапой и Геленджиком, т. е. район зимовки северокавказского стада, которое в этот сезон смещается в более северные районы. Для ответа на этот вопрос необходимо провести мечение кефалей в данном районе. Тем не менее, исходя из сравнительной оценки экологических условий восточного (грузинского) и западного (болгарского) районов, «грузинское» стадо кефалей, скорее всего, является оседлым. Дополнительную убежденность в этом для себя мы усматриваем в выводах Ю. М. Розенвассера и Р. В. Микодиной [106], которые считают, что сингиль из района Тамани и из района Сочи принадлежит к разным локальным стадам.

К сожалению, общая картина пространственной организации ареала черноморских кефалей, включая сведения о путях их сезонных миграций, местах нагула и образования зимовальных скоплений, недостаточна для ответа на вопрос о их внутривидовой неоднородности (локальности).

Согласно популяционной концепции вида, при изучении внутривидовой неоднородности и выделения различных внутривидовых образований (популяций, локальных стад и др.) важное значение имеет знание пространственной структуры видовой репродуктивного ареала, включая распределение в его пределах производителей и представителей ранних онтогенетических стадий (в данном случае икры и личинок).

До настоящего времени пространственная структура репродуктивного ареала кефалей в Черном море остается практически не изученной, несмотря на важное хозяйственное значение этих ценных видов рыб. Существуют разные мнения относительно районов их

размножения. Одни авторы считают, что кефали нерестятся преимущественно у берегов, другие полагают, что их размножение происходит только в открытых районах моря на удалении десятков миль от берега. Ряд авторов придерживается мнения о повсеместном размножении кефалей по всей акватории моря, от прибрежного мелководья до центральных районов. Эти различия во мнениях, по нашему убеждению, во многом связаны как с межвидовыми этолого-экологическими различиями лобана, сингиля и остроноса, так и внутривидовыми различиями рыб в разных географических районах моря, и, кроме того, с особенностями горизонтального переноса и вертикальной циркуляции вод. Как известно, динамика вод относится к числу основных факторов, определяющих выживание ранних пелагических стадий развития гидробионтов (включая икру и личинок рыб), осуществляя их пассивный перенос с течениями и перемешивание по вертикали.

Отсутствие достоверных сведений о распределении взрослых кефалей в период размножения, которые могли бы указать на места их массового размножения, объясняются крайним несовершенством орудий и способов промышленного лова, которые базируются, в основном, на использовании пассивных орудий - прибрежных ставных неводов и ловушек. Таким образом, единственно объективную картину пространственной структуры нерестового ареала кефалей в Черном море можно получить лишь в результате изучения распределения икры и личинок.

К сожалению, несмотря на довольно многочисленные упоминания разных авторов о находках икры и личинок кефалей в разных районах моря (в большинстве случаев, крайне фрагментарных), общую картину количественного распределения ранних возрастных стадий черноморских кефалей и, тем более, их связь с какими-либо факторами среды, пред-

ставить весьма затруднительно. К числу наиболее информативных данных подобного рода, которые нам удалось найти в литературе, относятся сведения о распределении икры лобана, сингиля и остроноса в 1948 – 1951 гг., полученные Черноморской научно-промысловой экспедицией ВНИРО [41, 43], сведения о распределении икры и ранней молоди в 1960 - 1961 гг. [48] и, наконец, сведения о распределении икры кефалей в 1963 - 1968, 1973 и 1975 гг. [125]. При сопоставлении этих данных мы попытались воссоздать общую картину пространственной структуры репродуктивного ареала черноморских кефалей. Согласно картированным данным [43], охватывающим практически всю северную половину моря, в пределах этой акватории распределение икры кефалей характеризуется явно выраженной неравномерностью, или пятнистостью (рис. 6.10). Выделяются три основные района наиболее плотных концентраций икры. Первые два находятся в восточной половине моря (один – у побережья Грузии, второй – у побережья Северного Кавказа), а третий - южнее и юго-западнее Крымского п-ова. Наряду с ними можно также выделить северо-западную часть моря (СЗЧМ) и Каркинитский залив, однако концентрации икры здесь явно ниже, чем в трех предыдущих. В первых двух (кавказских) районах основное количество икры сосредоточено в относительно узкой прибрежной зоне шириной не более 10 - 20 миль, тогда как в районе, прилегающем к Крыму, икра относительно равномерно распределяется от побережья до открытых районов, удаленных от берега на 50 - 60 миль. В северо-западной части моря икра чаще всего встречается вдали от берегов. Общую картину пространственной структуры репродуктивного ареала черноморских кефалей дополняют данные о распределении икры и ранних мальков сингиля, лобана и остроноса в 1960 - 1961 гг. в разных районах моря [48].

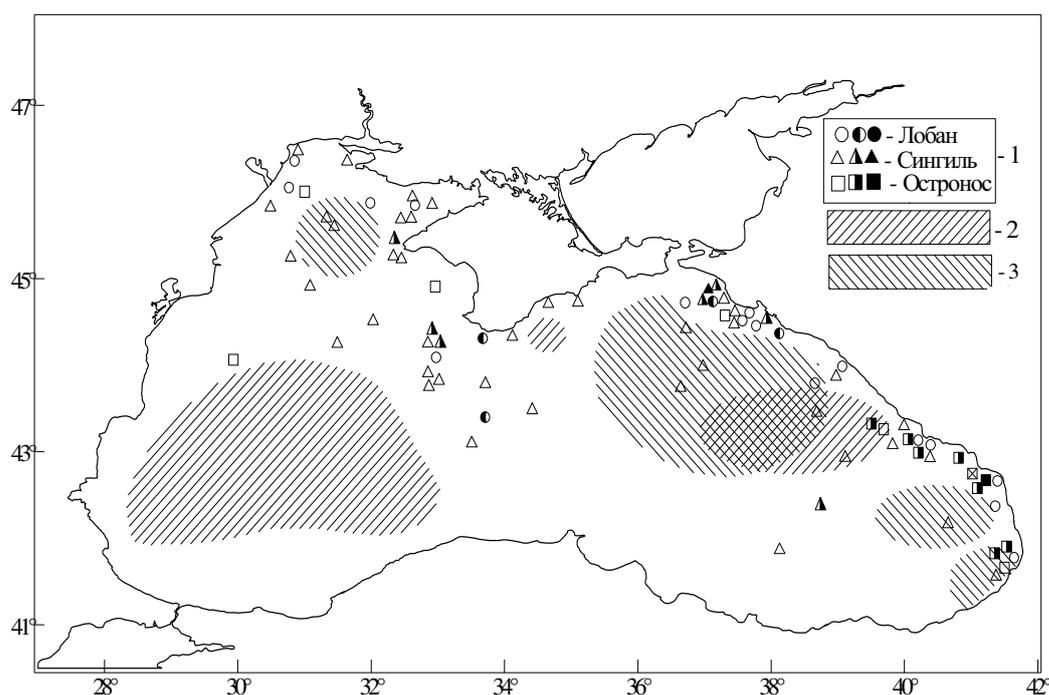


Рис. 6.10. Распределение икры кефалей в поверхностном слое в разные годы: 1 – по [41]; 2 – по [48]; 3 – по [125]

Fig. 6.10. Distribution of mugilids eggs in the surface layer in different years: 1 - [41]; 2 - [48]; 3 - [125]

Наиболее полные сведения были получены в отношении сингиля. В соответствии с особенностями распределения икры этого вида, выделяются три района массового размножения (рис. 6.10). Наиболее обширный из них занимает юго-западную часть моря между 42° - 44° с. ш. и 29° - 32° в. д. вдали от побережья.

Наибольшее количество икры было обнаружено в 100 милях от ближайшей суши над глубиной более 2000 м вблизи места с координатами 43° с.ш. и 30° в.д. Второй по своим масштабам район размножения сингиля находится в восточной части моря вблизи кавказского побережья между Туапсе и м. Пицунда, с центром 43.5° с.ш. и 38.5° в.д., распространяясь в сторону открытого моря почти на сотню миль. И, наконец, третий район, по своим размерам значительно уступающий двум предыдущим, отмечен у южного побережья Крыма в зоне свала глубин. Распределение ранних мальков сингиля и двух других видов менее показательны ввиду их относительно большей

рассосредоточенности, однако, очевидно, что они тяготеют к прибрежным районам моря.

Карты распределения икры кефалей, которые приводятся в [125], также свидетельствуют о ее неравномерном распределении по акватории моря. При этом прослеживается довольно существенная межгодовая изменчивость в местоположении районов массового размножения и степени их развития. Тем не менее, следует отметить постоянное существование в восточной половине моря обширного района скопления икры к югу от Керченского пролива (между 43° - 44° с.ш. и 36° - 39° в.д.). Довольно обширный район находится в юго-восточном углу моря между 41° - 43° с.ш. и 40° - 42° в.д. Третий район, где более или менее постоянно встречается икра кефалей, приурочен в северо-западной части моря.

При сопоставлении данных разных авторов можно видеть, что на фоне существенных межгодовых изменений общая картина

пространственного распределения икры на протяжении более чем 25-летнего периода, в целом, сохраняет очевидные черты сходства. Это дает основание считать, что основные районы массового размножения кефалей сохраняют свое пространственное положение и обособленность. К числу основных относительно постоянных (квазистационарных) репродуктивных районов относятся юго-западный, восточный (возможно, распадающийся на два – восточный и северо-восточный), северо-западный и крымский – в открытом море, северокавказский и южнокавказский – вблизи восточного побережья.

Для объяснения возможных причин образования и устойчивого существования пространственной структуры репродуктивного ареала черноморских кефалей, учитывая определяющую роль в выживании пелагической икры и личинок рыб таких общепризнанных факторов как динамика вод и обеспеченность пищей, особый интерес представляет система течений в поверхностном слое Черного моря. Как известно [15], поверхностная циркуляция вод в Черном море представляет собой систему замкнутых, преимущественно циклонических круговоротов. Главный поток – Основное Черноморское течение (ОЧТ), - направленное против часовой стрелки, проходит по периферии моря в полосе материкового склона параллельно берегу, охватывая море кольцом. Справа, по ходу ОЧТ в результате его трения о берег и материковый склон развивается мезомасштабная антициклоническая завихренность, которая приводит к формированию квазистационарной зоны конвергенции и опускания вод. Слева от главного потока ОЧТ в центральной части моря развиваются крупномасштабные циклонические круговороты, образующие обширные халистазы. В западной половине моря чаще всего развивается один циклонический круговорот, в восточной – два. Правда, в зависимости от метеорологических

условий их общее число может увеличиваться до четырех. В течение года положение и размеры этих круговоротов изменяются в относительно небольших пределах. Через их центры проходит зона дивергенции и подъема вод.

При сопоставлении схемы циркуляции ОЧТ с особенностями пространственного распределения икры и ранних мальков видно, что основные места массового размножения кефалей находятся в открытых районах моря, занятых циклоническими движениями вод. Так, юго-западный репродуктивный район совпадает с областью распространения западного крупномасштабного циклонического круговорота, северо-восточный район – с областью развития крупномасштабных восточных циклонических круговоротов и, наконец, крымский репродуктивный район совпадает с областью развития локального квазистационарного циклонического круговорота в переходной зоне между основными круговоротами западной и восточной половин моря. Что же касается положения прибрежных репродуктивных районов (у кавказского побережья), то, по видимому, их формирование обязано, главным образом, постоянному подъему вод у материкового склона (так называемому динамическому апвеллингу), который развивается здесь как механизм, компенсирующий отток прибрежных вод в зону их сходимости в районе конвергенции [15].

Наличие тесной связи между пространственной структурой репродуктивного ареала кефалей и процессами горизонтального переноса и вертикальной циркуляции вполне объяснима. Замкнутый характер циркуляции вод внутри циклонических круговоротов, сопровождающийся подъемом в поверхностный слой богатых биогенными веществами глубинных вод, не только создает благоприятные условия для выживания икры и личинок, но и поддерживает постоянную пространственную разобщенность (изолированность) между от-

дельными репродуктивными группировками (локальными стадами), тем самым способствуя сохранению генетической гетерогенности видов.

Итак, на основании результатов изучения пространственной структуры репродуктивных ареалов черноморских кефалей можно сделать вывод, что все три вида – сингиля, остронос и лобан – распадаются на ряд территориальных репродуктивных группировок, сохраняющих свою самостоятельность на протяжении длительного периода времени, что предполагает биологическую неоднородность этих видов, их дифференциацию на отдельные внутривидовые структурные единицы. Для установления таксономического ранга выделенных группировок необходимы специальные популяционно-генетические исследования.

На основе генетико-биохимических (электрофоретических) исследований сингиля от западного побережья Крыма (лиманы Донузлав, Севастопольская и Балаклавская бухты) и побережья Северного Кавказа (Кизилташские лиманы, м. Большой Утриш) [113] была показана их дифференциация по биохимическим (встречаемость НАДФ-зависимой малатдегидрогеназы и неспецифической эстеразы) и биологическим (размерно-весовые показатели) признакам. Это дает серьезное основание говорить о наличии внутривидовой дифференциации сингиля, его расчлененности на генетически разнородные образования. Кроме того, среди сингиля, ежегодно мигрирующего на нерест из Азовского моря в Черное, в свою очередь, выделены две одновременно мигрирующие группировки, которые различаются по своему физиологическому состоянию и частоте встречаемости гомо- и гетерозиготных фенотипов неспецифической эстеразы, что может предполагать существование внутривидовой популяционной генетической неоднородности.

6.2.5. Султанка. В Азово-Черноморском бассейне султанка представле-

на подвидом *Mullus barbatus ponticus* Esipov [47]. Это - придонный вид, пространственная структура ареала которого тесно связана с рельефом дна и грунтовыми условиями. Населяет шельф, главным образом, участки с мягкими грунтами (илистый песок, песок) вдоль всех берегов Черного моря, однако может встречаться и на твердых, каменистых участках. В Азовское море совершает сезонные миграции. Основа ареала, включая его репродуктивную часть, занимает районы, характеризующиеся широкими шельфами. В западной половине моря – это побережья Болгарии и Румынии, обширный северо-западный район, Каркинитский и Каламитский заливы, в восточной половине моря – юго-восточное побережье Крыма, Керченский предпроливный район, мелководные участки вдоль кавказского побережья. Размножается султанка в относительно узкой (до 5 - 10 миль) прибрежной зоне, выметывая пелагическую икру. Личинки и пелагическая молодежь встречаются на расстоянии 50 – 70 миль и более от берега.

На основе морфометрического анализа султанки из Керченского района были выделены две формы – керченская (*natio panticaeensis*) и кавказская (*natio caucasica*), различающиеся между собой по ряду пластических признаков [47]. Особи, относящиеся к кавказской форме, имеют более крупную голову с вытянутым рылом, более длинные первый спинной, грудные и брюшные плавники, более длинные усики и т.д. В свою очередь, при сравнении каждой из этих форм с султанкой из районов Севастополя и Анапы также были обнаружены различия между ними по указанным признакам. Небезынтересно, что султанка из этих обоих районов оказалась ближе к керченской форме. Лишь недостаточный объем материала, использованного для сравнения, не позволил автору выделить, наряду с керченской и кавказской, севастопольскую (крымскую) и анапскую формы.

Основываясь не только на изучении морфологических признаков, но и привлекая биологические и экологические характеристики (размерно-возрастной состав, темпы роста, сроки размножения и др.), среди черноморской султанки были выделены четыре экологические группы, – султанка твердых грунтов, кавказская жилая, керченская и севастопольская. Кроме того, была выделена так называемая «ходовая» султанка, которая представляет собой временную, сезонную группировку, состоящую из первых трех вышеуказанных форм [39].

Более или менее подробные сведения о распространении, поведении и особенностях годового жизненного цикла имеются в отношении султанки из восточной половины моря. Так, у южного и восточного побережья Крыма и вдоль кавказского берега распространена керченская форма султанки. Основным районом ее размножения является Керченское предпроливное пространство и воды пролива, куда она мигрирует с наступлением весны из более южных районов.

По своим эколого-биологическим показателям и особенностям жизненного цикла керченская форма неоднородна. Внутри нее выделяются ранне- и поздненерестующая группировки особей, представители которых по своему образу жизни совершенно несхожи. Часть молоди ранненерестующей группировки в середине лета переходит к придонному образу жизни и мигрирует на нагул в более продуктивные воды Азовского моря, где быстро растет. Уже осенью эти сеголетки облавливаются у кавказского побережья вместе с более крупными представителями старших возрастных групп во время их осенней миграции на места зимовки, причем в отдельные годы они составляют основу промыслового запаса и, соответственно, уловов. Их отличительной особенностью является очень высокая жирность (9 – 13 %) [40].

Сеголетки ранненерестующих особей, нагуливающиеся в Черном море, в отличие от азовских мигрантов, растут заметно медленнее последних и значительно уступают им по степени упитанности. Их жирность обычно не превышает 3 – 5 %. Молодь поздненерестующей части генерации, пелагическая стадия развития которой заканчивается в сентябре – октябре, не успевает зайти в Азовское море в результате начинающегося осеннего охлаждения воды. Только следующей весной вместе с представителями более старших возрастных классов они смогут совершить эту миграцию. Именно благодаря своим миграциям через Керченский пролив, совершаемым дважды в год, эта экологическая форма султанки и получила свое название.

Кавказская жилая форма султанки встречается вдоль всего кавказского побережья. Она не совершает сколь-нибудь протяженных сезонных миграций вдоль берега, ограничиваясь, главным образом, сезонными перемещениями в течение года с одних глубин на другие. Отличительным признаком этой формы от керченской является ее низкая жирность, особенно у мелких экземпляров (0.5 – 3 %).

Султанка твердых грунтов встречается, главным образом, у берегов Грузии в районе Поти и Батуми [39]. Она характеризуется заметно более быстрым ростом, достигает более крупных размеров и имеет большую продолжительность жизни. Ее нерест происходит позднее, чем у керченской и жилой кавказской форм. Кроме того, султанка твердых грунтов хорошо отличается от обеих этих форм морфологическими признаками.

Косвенным свидетельством внутривидовой неоднородности черноморской султанки, ее дифференциации на более мелкие группировки могут служить сведения о пространственном распределении икры, полученные в Черноморской научно-промысловой экспеди-

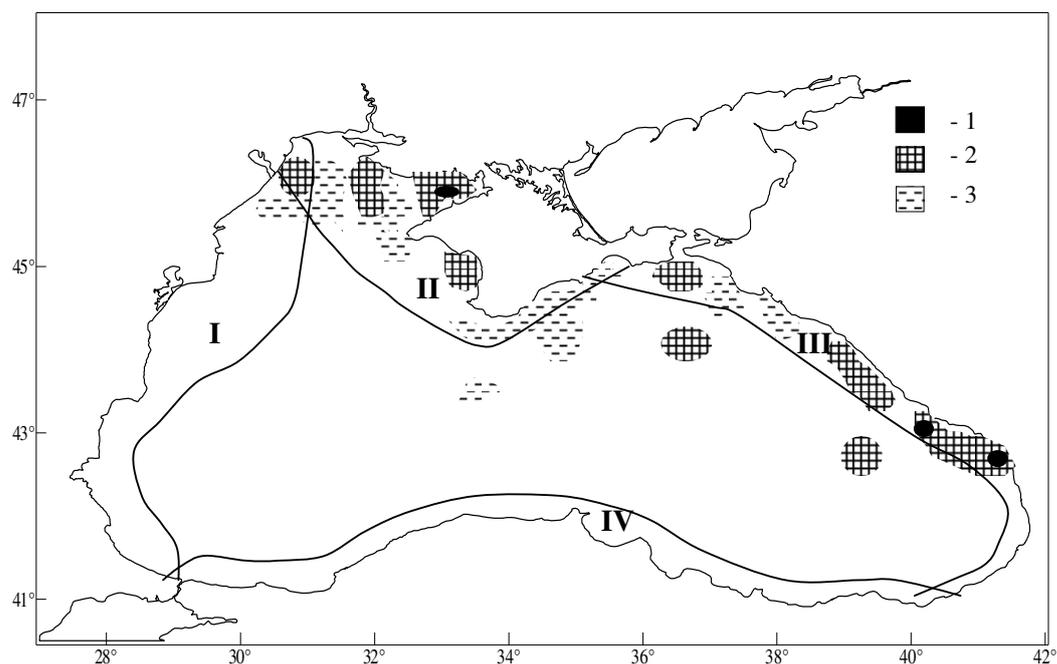


Рис. 6.11. Распределение икры султанки в поверхностном слое в 1948 - 1949 гг. и популяционные ареалы: 1 - 3 – условные концентрации; I – балканская популяция; II – крымская; III – кавказская; IV – турецкая [62, 89]

Fig. 6.11. Distribution of red mullet eggs in the surface layer in 1948 – 1949 and populational areas: 1 – 3 – relative concentrations; I – Balkan population, II – Crimean, III – Caucasus, IV – Turkish [62, 89]

ции ВНИРО [43, 89]. По результатам двухгодичных исследований (1948 - 1949 гг.) было установлено, что вдоль северного побережья моря икра султанки распределяется весьма неравномерно, образуя ряд локальных районов (пятен) повышенной плотности (рис. 6.11). Большинство из этих районов приурочены к мелководным участкам шельфа – Каркинитскому заливу и Тендоровской косе, Одесскому району, Керченскому предпроливью и т.д. Обнаруженные в открытых районах моря два продуктивных пятна, скорее всего, являются результатом выноса икры течениями из прибрежной зоны. Общие размеры (протяженность вдоль береговой линии) большинства районов скоплений икры не превышают 40 - 60 миль.

При условии, что пятнистый характер распределения икры объективно отражает

пространственную неравномерность в распределении взрослого населения в период его размножения, это должно свидетельствовать о внутренней неоднородности вида, его разделении на отдельные репродуктивно обособленные группировки с разной степенью изоляции между ними.

По [62], в пределах Черного моря султанка образует четыре географических популяции – кавказскую, крымскую, балканскую и турецкую (анадолскую), поддерживающих, благодаря своей пространственной обособленности, репродуктивную самостоятельность. Кавказская популяция размножается в северо-восточной части моря, куда мигрирует из более южных районов. Район размножения крымской популяции находится у западного побережья Крыма, в Каркинитском заливе и вдоль северного побережья северо-западной

части моря. Балканская популяция занимает пространство вдоль западного побережья от Босфора до Днестровского залива, где происходит ее основной нерест. Турецкая популяция постоянно обитает у анатолийского побережья. Одновременно внутри балканской популяции выделяются группировки, различающиеся между собой по срокам размножения, темпам роста и полового созревания особей.

Независимо от того, насколько выделенные разными авторами различные внутривидовые группировки отражают истинную внутривидовую структуру черноморской султанки, неоспоримо, что последняя характеризуется значительной сложностью, включая в свой состав формы, различающиеся по своим размерно-возрастным и половым характеристикам, темпам роста и полового созревания, продолжительности жизни, сроком и условиями размножения и т.д., и имеющие, по видимому, разный таксономический ранг.

6.2.6. Черноморская камбала-калкан. Черноморский калкан *Psetta maxima maeotica* (Pallas) относится к числу донных видов рыб, населяет шельфовую зону моря вдоль всех берегов. Основа его ареала, в соответствии с топографией дна, занимает обширную северо-западную мелководную часть моря, прибрежные районы Румынии, Болгарии и западной Турции, имеющие наиболее широкие шельфы, а также Керченский предпроливный район, включающий восточнокрымский и северокавказский участки шельфа. В общей сложности здесь сосредоточено около 90 % всего запаса калкана. Во всех остальных географических регионах, в частности, у кавказского побережья, где шельф представлен весьма ограниченными по площади участками, численность калкана незначительна. Такие участки, например, известны в районе Нового Афона, Гудаут, Очамчире, Поти и Батуми.

В свою очередь, в пределах шельфовой зоны благоприятные для жизни калкана био-

топические условия существуют далеко не везде. Как известно [80, 92], калкан предпочитает участки дна с ровным рельефом, покрытые песчаными или илисто-песчаными грунтами, свободные от сероводородного загрязнения. Так, в северо-западной части моря участки, благоприятные для обитания калкана, составляют немногим более половины общей площади шельфа. В северо-восточной части моря их доля примерно та же.

В результате ареал калкана в Черном море не является непрерывным (сплошным), а представлен рядом различных по протяженности (площади), в разной степени обособленных друг от друга участков. В соответствии с прерывистым типом ареала, население калкана распадается на ряд территориальных (локальных) группировок, или стад [91]. Сведения о иерархической соподчиненности, структурно-функциональных характеристиках, размерах, а также пространственно-временной изменчивости, морфологических, биологических и экологических признаках этих локальных образований, однако, не приводятся.

Предположительно, в северной половине Черного моря калкан образует, по меньшей мере, два самостоятельно существующих географических стада, одно из которых населяет северо-западную часть моря, другое – северо-восточную. Основанием для такого заключения могут служить произошедшие в начале 50-х годов прошлого столетия заметные изменения в качественном и количественном составе уловов калкана в северо-восточном районе, (смещение соотношения половозрелых и неполовозрелых особей в сторону увеличения относительной численности последних, уменьшение средних размеров и массы особей, а также их среднего возраста) [93]. Одновременно произошло сокращение величины общего вылова (в 2 с лишним раза) и вылова на промысловое усилие.

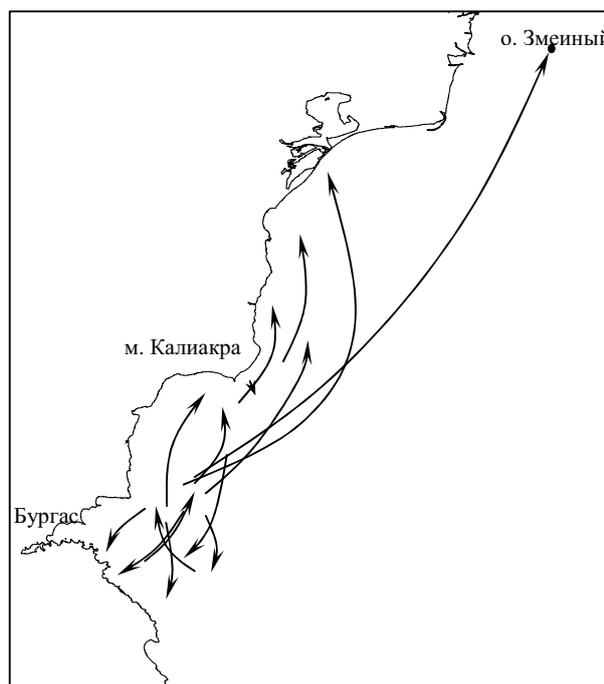


Рис. 6.12. Миграции калкана у западного побережья Черного моря [72]

Fig. 6.12. Turbot migrations near the Black Sea western coast [72]

Вместе с тем, интенсификация промысла никак не отразилась на состоянии промыслового стада калкана северо-западного района.

Кроме того, согласно результатам изучения сезонной и межгодовой динамики жирности калкана [94], рыбы из северо-западного и северо-восточного районов различаются между собой по содержанию количества жира в печени, мышцах и гонадах, что связывают с различными условиями их обитания. Общий уровень жировых запасов у особей из северо-западного района, выше вследствие, как считают более суровых климатических (температурных) условий последнего. Из этого следует, что калкан в каждом из этих районов представлен самостоятельными, биологически специфическими совокупностями.

Согласно биологической концепции вида [121, 139], в соответствии с характером обнаруженных различий между северо-запад-

ным и северо-восточным географическими стадами, последние, предположительно, можно рассматривать в качестве самостоятельных популяций. Однако на примере изучения распределения и миграций калкана у болгарского побережья очевидно, что население калкана в северо-западной части моря, в свою очередь, также неоднородно и распадается на ряд более мелкомасштабных пространственных группировок, сохраняющих свою самостоятельность на протяжении длительного периода времени. Согласно результатам массового мечения [72], проводившегося в течение 1956 - 1960 гг. у болгарского побережья, было установлено, что калкан в этом районе образует оседлую группировку, которая совершает в основном сезонные миграции, направленные перпендикулярно берегу. Весенняя нерестовая миграция характеризуется подходом взрослых особей на глубины 20 - 40 м, зимняя – отходом на глубины 70 - 90 м и больше, что напрямую связано с распределением и концентрацией кормовых объектов.

Вместе с тем, наряду с сезонными миграциями установлены перемещения калкана вдоль берега, имеющие, по-видимому, необратимый характер. В них принимает участие около 25 % населения, включая представителей разных возрастных классов. Более половины мигрирующих особей перемещаются в северном направлении, при этом часть из них удаляется на расстояние до 180 миль, достигая устья Дуная и о. Змеинового. В общей сложности в миграциях на север принимают участие около 15 % населения. Другая часть особей мигрирует от побережья Болгарии в южном направлении, однако протяженность этих миграций весьма незначительна, как правило, она не превышает 20 - 30 миль (рис. 6.12). Основная же часть населения (почти 75 %) ведет оседлый образ жизни. Существует мнение [118], что северная миграция взрослого калкана носит так называемый «компенсационный»

характер, направленный на сохранение репродуктивной самостоятельности данной локальной (болгарской) группировки. Компенсационный эффект в данном случае достигается в результате пассивного переноса основным Черноморским течением пелагической икры и личинок из более северных районов, в которых отнерестились мигранты, к традиционным местам их обитания у побережья Болгарии.

Следует заметить, что существование пространственно-обособленных локальных группировок (стад) калкана, совершающих лишь незначительные сезонные перемещения с одних глубин на другие, хорошо известно в северо-восточном районе [92].

6.2.7. Черноморский мерланг. Черноморский мерланг *Merlangius merlangus euxinus* (Nordmann) - один из двух подвидов *M. merlangus* L., обитающего у атлантических и средиземноморских берегов Европы. Его ареал ограничен черноморским бассейном. Взрослый мерланг населяет придонные слои в зоне шельфа. Икра и личинки пелагические, встречаются, в основном, в прибрежной зоне. Молодь около года обитает в пелагиали, встречаясь практически на всей акватории моря.

Относительно внутривидовой дифференциации мерланга существует две противоположные точки зрения. Согласно одной из них [137], в пределах северной половины моря мерланг представлен одним стадом, т.е. единой популяцией. Этот вывод был получен на основе сравнительного изучения ряда морфологических характеристик, размерно-возрастного состава, темпов роста и размножения особей из восточной (м. Малый Утриш - Кобулет) и западной (м. Тарханкут - м. Калиакра) половин моря.

Однако данный вывод был подвергнут сомнению [33, 135] на том основании, что для сравнения использовали «смешанные» (неоднородные по внутреннему составу) выборки, что методически неправомерно. При таком

подходе различия между ними по тем или иным признакам можно выявить лишь в том случае, если выборки действительно взяты из двух однородных (восточной и западной) совокупностей. Если же мерланг представлен несколькими (более чем двумя) внутривидовыми группировками, достоверные различия между «смешанными» выборками действительно будут отсутствовать.

В свою очередь, С. В. Володин [33], выступающий в данном случае в качестве оппонента, на основе собственных результатов исследований морфологических признаков и ряда биологических (размерно-возрастного состава, темпов роста, соотношения полов и др.) характеристик черноморского мерланга пришел к заключению о существовании у него сложной внутривидовой структуры. В северной половине моря им выделено, по меньшей мере, шесть популяций мерланга: по одной в северо-западной части моря (м. Тендра - м. Тарханкут), у южного побережья Крыма (м. Аю-Даг), в Керченском предпроливном районе и три у кавказского побережья - у Геленджика, Сочи и Очамчире. В качестве основных механизмов, поддерживающих репродуктивную изоляцию между популяциями, указываются наличие пространственно разобщенных нерестилищ, возможный эффект хоминга, который заключается в возвращении рыб к «родным» нерестилищам на этапе перехода пелагической молоди к придонному образу жизни, и система циркуляции вод.

Комментируя эти результаты, следует, прежде всего, выразить сомнение относительно правомерности использования по отношению к выделенным внутривидовым группировкам определения «популяция», исходя из тех общепринятых требований [121], которым она должна соответствовать. В частности одно из них - это высокая степень изолированности от других аналогичных групп особей, на протяжении большого числа поколений, благода-

ря чему обеспечивается ее репродуктивная (генетическая) самостоятельность и независимость.

Что касается мерланга, то наличие определенных «пространственно разобщенных территорий, в пределах которых протекает нерест», о которых упоминает С. В. Володин, никем не подтверждено. Напротив, все авторы говорят о повсеместном размножении мерланга по всей периферии моря [30, 42, 112]. Кроме того, молодь черноморского мерланга в течение первого года жизни ведет, как известно, пелагический образ жизни, широко распространяясь по акватории моря от прибрежного

мелководья до глубоководных, центральных районов, что, в свою очередь, должно существенно осложнять существование репродуктивно обособленных (изолированных) внутривидовых группировок – популяций.

Скорее всего, выделенные внутривидовые группировки мерланга являются ненаследственными образованиями, которые формируются на основе физиологического сходства особей, как это имеет место у хамсы и других видов рыб [76], а их многочисленность может служить указанием на ограниченность пространственных размеров.

6.3. Разнообразие промысловой ихтиофауны

Рыбный промысел в Крыму известен с античных времен, и приурочен он к морской прибрежной зоне, что связано с отсутствием на полуострове крупных внутренних водоемов и бесперспективностью ведения лова за пределами шельфа. По своим гидролого-гидрохимическим факторам, наличию благоприятных условий для нагула, нереста и зимовки рыб, а, следовательно, по промысловым характеристикам вдоль побережья Крыма выделяются три района: Западный (Каламитский залив – Севастополь), Южный (Севастополь – Керчь) и Восточный (азовское побережье), с основными центрами наиболее интенсивного рыболовства, приуроченными к выступающим полуостровам - Тарханкутскому, Гераклеюскому и Керченскому, и второстепенными – район Евпатории, Ялты и Феодосии (рис. 6.13) [6, 52, 53, 54].

Для прибрежного промысла Крыма всегда были характерны значительные сезонные изменения качественного и количественного состава уловов, связанные с миграциями промысловых видов. В начале двадцатого века промысловая ихтиофауна была довольно разнообразна и насчитывала около 50 видов [6].

Наибольшее значение имели кефали (4 вида), скумбрия, сельди (3 вида) хамса, белуга и осетр, доля которых в общем вылове достигала примерно 60 %. Более 20 % уловов составляли камбала, султанка, ставрида, севрюга, тюлька и бычки. Остальные виды имели менее существенное значение (рис 6.14). К концу первого десятилетия XX века общий вылов у берегов Крыма, по разным оценкам, составлял от 18.8 до 27.3 тыс. т. [6], при этом около 75 % зарегистрированного улова приходилось на Керченский участок, 12 % - на Севастопольско-Балаклавский.

В водах Севастополя промысел велся круглый год, что связано с повышенной, по сравнению с остальными промысловыми участками полуострова, температурой воды в зимний период и наличием бухт, в которых нагуливались, зимовали и нерестились многие виды. Для района было характерно наибольшее видовое разнообразие промысловых видов рыб. С октября по апрель добывали зимующих здесь белугу и осетра. На весенние месяцы приходился максимальный вылов камбалы, которая, впрочем, облавливалась круглый год, но в меньшем количестве.

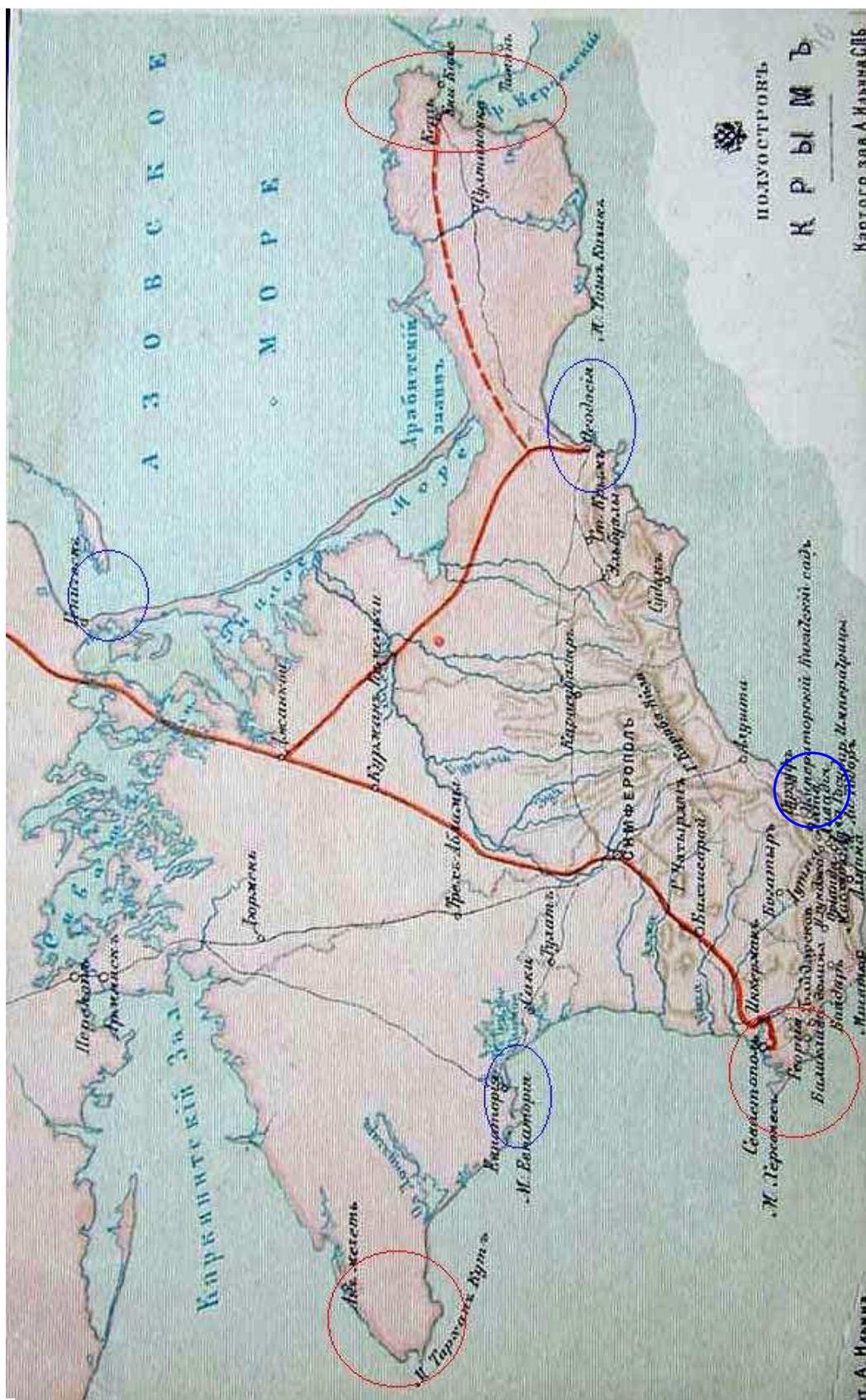


Рис. 6.13. Центры прибрежного рыболовства Крыма в начале XX века
Fig. 6.13. Centers of artisanal fishery in Crimea at the beginning of XX century

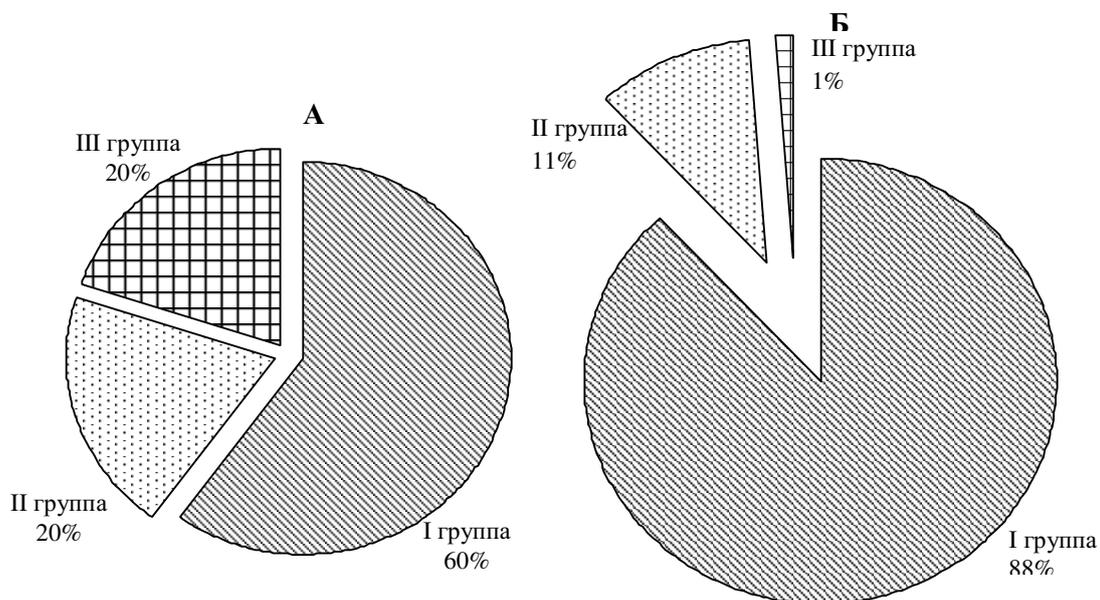


Рис. 6.14. Количественное соотношение промысловых видов рыб в уловах в прибрежной зоне Крыма.

А - начало XX века. I группа: белуга, осетр, кефали (4 вида), сельди (3 вида), скумбрия, хамса; II группа: камбала калкан, султанка, ставрида, севрюга, тюлька, бычки (несколько видов); III группа: глосса, атерина (2 вида), горбыль, сарган, пелагида, луфарь и др

Б - 2000 г. I группа: шпрот; II группа: хамса (2 подвида); III группа: султанка, катран, камбала калкан, кефали (4 вида), осетровые (2 вида), мерланг и др.

Fig. 6.14. Quantitative diversity of food fish species in the catches along the Crimean coastal zone.

A – the beginning of XX century. I group: russian sturgeon, sturgeon, mullets (4 species), shads (3 species), mackerel, anchovy; II group: black sea turbot, red mullet, horse-mackerel, sevruga, azov kilka, gobies (several species); III group: flounder, atherina (2 species), drum, atlantic needlefish, bonito, bluefish etc.

B – 2000. I group: sprat; II group: anchovy (2 subspecies); III group: red mullet, spiny dogfish, black sea turbot, mullets (4 species) sturgeons (2 species), whiting etc.

В марте – апреле к Севастополю подходила хамса, мигрировавшая затем в северо-западную часть моря. Осенний промысел хамсы велся с октября по декабрь. В весенние и осенние месяцы облавливались султанка, скумбрия, сельдь, ставрида, кефали. В мягкие зимы в Балаклавской бухте зимовала мелкая кефаль (чуларка). В теплое время года в Севастопольском районе велся активный промысел морских южно-средиземноморских видов - морских карасей, саргана, пелагида, луфаря и др., некоторые из них, например, смарида, в других участках крымского побережья вообще не облавливались [6, 32].

От балаклавских рыбаков берет начало

зимний крючный промысел осетровых, который к зиме 1886 - 1887 гг. распространился от Севастополя до Феодосии [54]. Основным объектом лова была белуга, средний вылов которой в начале XX века составлял около 820 т, причем его пятая часть приходилась на Севастопольский участок. Чаще облавливались особи массой от 115 до 210 кг, хотя встречались и более крупные – до 740 кг. Осетр по численности составлял примерно 10 % уловов, а средняя масса особей составляла 12 - 15 кг, наибольшая - до двух пудов. Ловили белугу ставками, представлявшими собою бечевку длиной около 1000 - 1300 м, к которой на поводках крепилось в среднем 300 английских

крючков. Крючья ставили на глубинах от 65 до 210 м, чаще 105 - 170 м, причем старались придерживать края «вонючей канавы», т.е. границы сероводородной зоны, где уловы были выше. С начала 90-х годов XIX века у крымских берегов начал развиваться прибрежный лов хамсы, и уже через 20 лет по объемам вылова этот вид вышел на первое место, которое он удерживал почти все прошедшее столетие. Перед Первой мировой войной среднегодовой вылов хамсы в Крыму составлял 7.4 - 8.2 тыс. т; 50 - 60 % уловов приходилось на керченский район и 25 - 30 % - на севастопольский [6]. Второе место занимали сельди - 3.3 тыс. т; основной объем вылова (75 - 80 %) также приходился на Керчь, а остальной более или менее равномерно распределялся между другими районами. Из 1.3 тыс. т кефалей около половины добывали у Тарханкута и четвертую часть - у Севастополя. Столько же вылавливали султанки, в основном в керченском и севастопольском районах, а также у Феодосии. До 1.2 тыс. т скумбрии и 650 т камбалы калкана ежегодно ловили у западных и южных берегов полуострова. На Севастопольский район, западное и южное побережье Крыма приходился основной вылов ставриды, ласкиря, саргана, пелакиды, горбыля, луфаря и прочих видов - всего до 650 - 820 т. У берегов Крыма ежегодно добывали 4.5 - 5 млн штук устрицы, часть из которых выращивали на Севастопольском и Каркинитском устричных заводах [53].

Коренные изменения, произошедшие к концу XX века в экосистемах Азово-Черноморского бассейна, о чем говорилось ранее, негативно отразились на состоянии его промысловых ресурсов. Согласно годовым отчетам рыбодобывающих организаций Севастополя и Автономной Республики Крым, на черноморском шельфе Крыма в 2000 г. выловлено 23.2 тыс. т рыбы, что примерно соответствует 1913 г., причем на первое место вышел

Севастопольский регион - 11.8 тыс. т. Однако в видовом составе уловов произошли коренные изменения. Так, 88.3 % вылова составил черноморский шпрот, 10.7 % - азовская и черноморская хамса и 1 % - остальные виды (рис. 6.14). Из числа некоторых, так называемых «остальных», в прошлом столь важных объектов, поймано 4.7 т осетра, 1.2 т севрюги, 18.8 т трех аборигенных видов кефалей, 67 т камбалы калкана, 7.2 т султанки, 11.3 т атерины, 67.7 т катрана, 0.6 т ставриды. Таким образом, в прибрежной зоне Крыма, по сравнению с началом прошлого века, большинство указанных ранее видов потеряли хозяйственное значение, их вылов либо сократился на 1 - 3 порядка, либо отсутствовал вовсе (рис. 6.15). Природные популяции черноморской устрицы находятся в угнетенном состоянии, хозяйства по ее выращиванию отсутствуют. В то же время необходимо отметить появление двух новых промысловых видов - дальневосточной кефали пиленгаса, интродуцированной в Азово-Черноморский бассейн, и случайного вселенца - рапаны, вылов которых у Крыма в 2000 г. составил 16.8 и 914.0 т соответственно. Кроме того, добыто 94 т мидии естественных поселений. Морские фермы по культивированию мидий, которые активно организовывались в конце 80-х годов, в настоящее время либо не функционируют, либо находятся в начальной стадии восстановления. Например, в Керченском проливе в 1996 г. было получено 172 т культивируемой мидии, а в 2000 г. в целом по Украине - всего 3.6 т. Следует еще раз подчеркнуть, что в последние годы прослеживается положительная тенденция увеличения объемов добычи рыбы. Так, только у черноморских берегов Крыма в 2002 г. вылов рыбы составил 39.2 тыс. т., что почти в 1.7 раза выше по сравнению с 2000 г. (табл. 6.3), и, прежде всего, за счет шпрота, вылов которого за два года возрос на 12.6 тыс. т, а также некоторых других промысловых видов.

В последние 25 лет наблюдается устойчивое увеличение вылова шпрота, на котором в последние два десятилетия, собственно говоря, и базируется местный промысел. До 50 - 60-х годов прошлого века шпрот в сравнительно небольшом количестве облавливался ставными неводами в прибрежной зоне северо-западной части Черного моря и его максимальный вылов достигал 4.7 тыс. т. [132]. С середины 70-х годов с развитием тралового лова и вплоть до 1990 г. вылов шпрота рыболовным флотом СССР находился в среднем на уровне 50 тыс. т, достигая в отдельные годы 90 тыс. т [120]. Снижение объема добычи шпрота странами СНГ в последующие 5 лет (9.8 - 16.8, в том числе вылов Украины 9.1 - 15.2 тыс. т.) было вызвано исключительно экономическими причинами, т.к. промысловый запас шпрота оставался на высоком уровне - от 225 до 800 тыс. т [132]. Начиная с 1996 г., ежегодный вылов этого вида Украи-

ной постоянно увеличивается и в последние два года, в среднем, составляет 47.2 тыс. т, причем основная часть (341 тыс. т) добывается у черноморских берегов Крыма.

Особую роль в прибрежном промысле Крыма в двадцатом веке играла хамса, которая периодически, в осенние и весенние месяцы, в массе подходила к южным и западным берегам полуострова. О плотности ее скоплений в бухтах Севастополя можно судить по величине уловов наметной сетью, которые достигали более 800 кг хамсы за зачет при площади снасти в среднем 25 м^2 [6]. В трудные в продовольственном отношении 1919 - 1922 гг. хамса буквально спасла жителей Крыма от голода, и ее появления у берегов ожидали с таким же нетерпением, «как в Норвегии подхода сельди» [95]. Средний вылов СССР хамсы с 1936 по 1938 гг. составил 10.3 тыс. т. (примерно 1/3 от общего, включая полупроходные виды) [100]. В послевоенные годы уловы хамсы по-

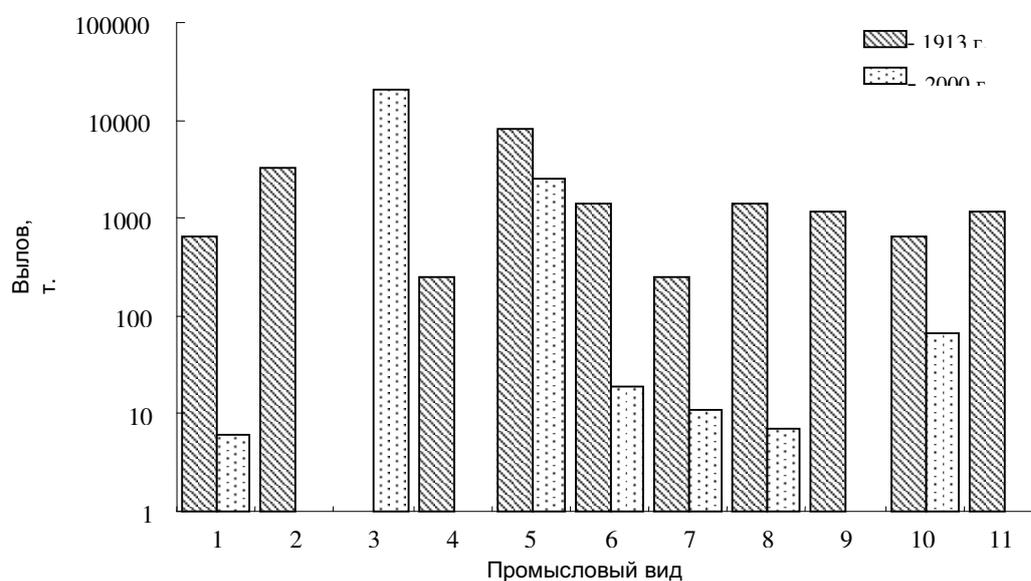


Рис. 6.15. Величина уловов основных промысловых видов рыб в прибрежной зоне Крыма в начале и конце XX века: 1 - осетровые, 2 - сельди, 3 - шпрот, 4 - тюлька, 5 - хамса, 6 - кефали, 7 - атерина, 8 - султанка, 9 - скумбрия, 10 - камбала калкан, 11 - бычки
 Fig. 6.15. Catches volumes of the main food fish species in the Crimean coastal zone at the beginning and the end of XX century: 1 - sturgeons, 2 - shad, 3 - sprat, 4 - azov kilka, 5 - anchovy, 6 - mullet, 7 - atherine, 8 - red mullet, 9 - mackerel, 10 - black sea turbot, 11 - goby

стоянно возрастали и достигли максимума в 70 - 80-х годах, при этом средний вылов флотом СССР в Черном море с 1975 по 1989 гг. составил 138.9 тыс. т, максимальный – 214.7 тыс. т, причем основная его часть приходилась на Украину. В отдельные годы вылов хамсы всеми черноморскими странами превышал 0.5 млн. т. [102, 132]. Чрезмерное промысловое изъятие, жесткая конкуренция со стороны агрессивного вселенца гребневика мнемнописиса и неблагоприятная экологическая ситуация вызвали резкое сокращение численности и затяжную депрессию запаса подвидов хамсы в 90-е годы. В 1996 г. украинскими рыбаками в Черном море было добыто всего 2.9 тыс. т хамсы, а средний многолетний вылов азовского и черноморского подвидов хамсы в 1993 -

1997 гг. у черноморских и азовских берегов Крыма составил только 4.7 тыс. т. В 2002 г. уловы хамсы у черноморского побережья несколько возросли - до 5.7 тыс. т (табл. 6.3).

С 2001 г. наблюдается стремительное увеличение численности черноморской ставриды, и в 2003 г. она вновь включена в состав промысловых объектов. По устному сообщению Ю. Н. Донца и капитанов промысловых судов, у берегов Крыма от м. Фиолент до Алушты с ноября 2002 по февраль 2003 гг. мелкая форма ставриды образовывала плотные зимовальные скопления. Уловы среднетоннажных траулеров достигали 10 - 15 т за траление. Уже в первой половине 2003 г. ее вылов составил 600 т и на вторую половину года была выделена квота в 800 т, т.е. после многих

Таблица 6.3. Объем вылова водных живых ресурсов (ВЖР) в Черном море у Крыма в 2002 г (в тоннах)
Table 6.3. Catches volumes of the living water resources (LWR) in the Black Sea near Crimea in 2002

Вид ВЖР	Вылов (т)	Вид ВЖР	Вылов (т)
Хамса азовская	3356.22	Осетр	0.15
Хамса черноморская	2370.83	Севрюга	0.19
Тюлька	8.67	Кефаль	10.72
Шпрот	33065.15	Пиленгас	80.41
Мерланг	7.39	Ставрида	30.05
Атерина	28.17	Смарида	0.04
Бычки	0.86	Сарган	0.07
Султанка	40.14	Луфарь	0.07
Сельди	2.64	Прочие виды	1.68
Камбала калкан	74.80	Рыба всего	39243.70
Глосса	0.10	Креветки	0.38
Катран	87.40	Мидия	33.90
Скаты	77.95	Рапана	91.01
		Цистозира	36.36
Общий вылов ВЖР	39405.35		

лет этот вид вновь приобретает существенное хозяйственное значение. Десятками тонн исчисляется добыча султанки, катрана, скатов, кефалей. Вновь в отчетах по вылову водных живых ресурсов появились бычки, сарган, смарида и др. (табл. 6.3).

На этом фоне серьезную озабоченность

вызывают состояние запасов и ухудшение популяционных характеристик камбалы калкана, во всяком случае, на шельфе юго-западного Крыма (снижение уловов, практическое отсутствие икры в ихтиопланктонных пробах в нерестовый период, уменьшение размеров облавливаемых особей, преобладание самцов и

т.д.). Основными причинами этого, по нашему мнению, являются интенсивный траловый промысел и браконьерство. Следует особенно подчеркнуть, что официальная статистика не отражает подлинных объемов изъятия этого вида.

Как указывалось ранее, лов основного промыслового вида - шпрота осуществляется траулерами в диапазоне глубин от 20 до 120 м, в основном 40 - 100 метровыми пелагическими тралами обычно в светлое время суток. Следует отметить, что использование донных тралов на Черном море запрещено с середины 70-х годов. Днем косяки шпрота концентрируются преимущественно в придонном слое и для их успешного облова промысловикам приходится выполнять траления в касание с грунтом. При этом облавливаются не только типично пелагический шпрот, но и рыбы донно-придонного экологического комплекса. В 2002 г. только у черноморских берегов Крыма выловлено 33065 т шпрота, причем примерно 2/3 его приходится на долю севастопольских рыбаков. Особую промысловую нагрузку несет район Севастополя от м. Лукулл до м. Сарыч, где в 2002 г. выполнено около 7.4 тыс. тралений. Как правило, продолжительность траления составляет примерно два часа и за это время судно проходит в среднем около 10 - 12 км, причем промысел ведется над песчаными и илисто-песчаными грунтами, т.е. в местах, наиболее благоприятных для нагула калкана и осетровых. Очевидно, именно в результате интенсивного тралового промысла под Севастополем местная популяция калкана находится в критическом состоянии.

Существенный урон общим запасам калкана и осетровым наносят турецкие, а непосредственно вблизи берега и местные браконьеры. Начиная с февраля по май, турецкие суда ведут промысел нерестовых скоплений камбалы калкан от о. Змеиный до м Тарханкут – Каламитский залив, а также от Феодосии до

Анапской банки. В отдельные периоды в экономзоне Украины одновременно работали десятки (до 150) турецких судов. Вместе они выставляют сотни и тысячи километров камбальных сетей. Оснащенные спутниковой навигационной аппаратурой, суда точно выходят в координаты нахождения притопленных концевых буюв сетей, всплывающих на поверхность при получении с судна гидроакустического сигнала. Встречаются траулеры, ведущие лов запрещенными рыболовными правилами донными тралами. О масштабах изъятия ценных видов рыб можно судить по результатам анализа уловов нескольких турецких шхун, арестованных пограничниками. Так, в феврале 1999 г. на одном судне было обнаружено 225 камбал и 3 белуги; в марте 2000 г. на двух шхунах найдено соответственно 431 (общей массой 1422 кг) и более 600 экз. калкана, а на последней, к тому же, 3 белуги.

Наиболее радикальной мерой увеличения численности калкана и получения дополнительной товарной продукции должно стать его искусственное воспроизводство с последующим выпуском жизнестойкой молоди в море, а также выращивание вида до товарной кондиции. В ИнБЮМ на протяжении более 15 лет разрабатывалась технология разведения камбалы калкана, которая в 1992 г была защищена патентом. В результате выполненных научно-практических работ сформирована методология всего цикла выращивания от стадии получения и оплодотворения икры до жизнестойкой молоди и товарной продукции. Разработаны уникальные методики выращивания живых кормов для питания личинок и молоди калкана. К сожалению, эта биотехнология до настоящего времени остается невостребованной.

Особенности изменений в структуре прибрежного рыболовства Крыма за последние два десятилетия можно проследить на примере Севастопольского района, располо-

женного между мысами Лукулл и Сарыч (табл. 6.4). До конца 80-х годов основная часть морепродуктов добывалась севастопольскими рыбаками в океанических водах, и местному промыслу уделялось сравнительно небольшое внимание. Годовой вылов составлял несколько тысяч тонн, а видовой состав уловов был разнообразнее по сравнению с сегодняшним. Наряду с преобладавшей хамсой, существенную роль играли шпрот, ставрида, катран, султанка и некоторые другие виды. Конец 80-х – начало 90-х годов характеризуются критической экологической ситуацией в Черном море на фоне общего экономического кризиса в Украине. Уловы упали примерно на порядок. Среднегодовой вылов за шесть лет с 1988 по 1993 гг. составил 382 т, наименьший – всего 160 т. Начиная с 1994 г., местный промысел начал выходить из кризиса. С этого времени не только фактический, но и относительный вылов рыбы севастопольскими рыбаками стремительно увеличиваются. Если в 1993 г. объем добычи рыбы в Севастопольском районе составлял лишь 1.5 % от общекрымского, то в 1995 г. он возрос до 31.8 %, в 1997 г. – до 41.5 %, а с 2000 г. превышает 50 %. С 1994 г. абсолютно доминирующим видом в районе становится черноморский шпрот, занимающий от 86.1 до 98.3 % общего ежегодного вылова. Далее следуют хамса (от 0.7 до 12.3 %) и султанка (0.1 – 0.4 %), доля остальных видов, за редким исключением, не выше 0.1 %. Помимо рыбы, в прибрежной зоне с 1996 г., согласно выделенным квотам, добываются рапана (30.6 - 172.5 т) и цистозира (3.0 - 36.4 т).

Изменение видовой структуры уловов определяется также особенностями современного промысла. В настоящее время более 99 % рыбы добывается траулерами и сейнерами, ведущими лов на шельфе Севастополя. Суда, имеющие морозильные камеры и рефрижера-

торные трюмы, могут, к тому же, вести промысел в других районах Крыма и Кавказа. В 2002 г. в Севастополе зарегистрировано около 40 рыбопромысловых судов до десяти различных типов, водоизмещением от 150 до 1200 т. Для облова рыбы используют, в основном, разноглубинные пелагические тралы, реже, в основном при промысле хамсы, кошельковые неводы, которыми оснащены 1 - 2 судна.

Традиционный прибрежный промысел развит слабо, но есть обоснованное мнение о возможности и необходимости его восстановления.

До 1987 г. весь вылов приходился на государственные предприятия и рыбколхоз «Путь Ильича». Примерно через 10 лет доля вылова госпредприятиями сократилась до 20 %. В 2002 г. в Севастополе ловом морепродуктов занимались 28 организаций, из которых 2 частных предприятия добывали рапана, одно – цистозиру, а остальные – рыбу. Основная часть вылова рыбы приходилась на частные фирмы (91.7 %), далее следуют Научно-технический центр "Шельф" (7.0 %), рыбколхоз (1.3 %) и госпредприятие "Атлантика", которые выловило всего около 6 т шпрота.

Очевидно, развитие частного рыболовства на фоне общего улучшения экологической ситуации у берегов Крыма и восстановления запасов некоторых промысловых видов рыб способствовали быстрым темпам роста объемов добычи в прибрежных полуострова в последние годы.

Благодарности. Авторы выражают глубокую благодарность заместителю начальника Крымазчеррыбвода В. А. Решетникову, начальнику контрольно-наблюдательного поста Севастопольской рыбинспекции Д. К. Гуцалу за предоставленную информацию о вылове рыбы промысловыми организациями Крыма и Севастополя, а также И. Ю. Тамойкину и В. Н. Тюпа за образцы редких видов рыб.

Таблица 6.4. Динамика вылова водных живых ресурсов в районе Севастополя с 1986 по 2002 гг. (в тоннах)
 Table 6.4. Dynamics of the living water resources catches near Sevastopol from 1986 to 2002 (in tons)

Вид	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
Шпрот	420	1520	22.2	249.9	518.8	80.9	296.5	143.1	2288.2	4236.2	5807.3	5816.5	9516.5	11099	10338.2	19476.0	21320.6
Хамса	956	1748	209	2.6	0.5	4.1	0.5	-	68	164	117.8	228.5	69.4	263	1456.9	961.3	1888.2
Кефаль	11	8.6	18.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.4	0.5	0.2
Ставрида	341	148	6.5	2.8	2.2	0.6	0.2	0.5	-	0.8	0.8	2.2	0.5	1.0	-	10.8	-
Султанка	33	4.2	7.2	61.9	25.7	39.8	22.4	7.8	12.5	16.5	8	15.3	22.9	24.5	4.7	15.3	36.8
Мерланг	6.8	2	5.3	1	-	0.22	12	5	3.4	-	1.4	12.8	7.3	4	3.7	3.4	5.8
Капран	284	129	127.5	105.5	154.5	56.4	70.8	1	24	9.5	3.1	2.9	10.5	6.9	14.1	11.2	5.2
Луфарь	-	-	-	1.2	-	-	-	0.1	0.5	1.9	0.4	-	-	-	-	-	-
Смарида	-	-	10.5	1.6	0.1	0.3	-	0.2	-	-	1	-	-	-	-	-	-
Камбала кал- кан	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.4	5.4	5.4	3.4	2.2	3.8	2.9
Атерина	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.9	6.6	21.5
Скаты	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.6	1.2	2.4
Рапана	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30.6	96.8	53.1	172.5	143.4	82.0	38.9
Цистозира	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	14.2	4.4	3	35.1	-	36.4
Прочие	122	1	1.4	-	0.1	0.6	9.6	1.8	1.3	3.4	0.8	1.4	2.9	3.5	8.4	3.7	18.1
Всего:	2173.8	3560.8	408.2	426.5	701.9	182.92	412	159.5	2397.9	4432.3	6006.6	6195.9	9692.9	11580.8	12007.1	20576.6	23377.0

1. *Алеев Ю. Г.* Ставрида Черного моря, // Симферополь: Крымиздат., 1952. – 24 с.
2. *Алеев Ю. Г.* О систематическом положении ставриды Черного моря // *Вопр. ихтиологии.* – 1956. – Вып. 7. – С. 174 – 184.
3. *Алеев Ю. Г.* Ставриды (*Trachurus*) морей СССР // *Тр. Севастоп. биол. ст.* – 1957. – **9**. – С. 167 – 242.
4. *Алеев Ю. Г.* О размножении черноморской ставриды южного стада в северных районах Черного моря // *Тр. Севастоп. биол. ст.* – 1959. – **12**. – С. 271 – 284.
5. *Алеев Ю. Г.* – Нектон. Киев: Наук. думка, 1976. – 391 с.
6. *Александров А.* Крымское рыболовство (Краткий очерк) // *Рыбное хозяйство. Книга II.* 1923. – С. 133 – 162.
7. *Александров А. И.* Анчоусы Азовско-Черноморского бассейна, их происхождение и таксономические обозначения // *Тр. Керч. науч. рыбохоз. ст.* – 1927. – **1**. – Вып. 2 – 3. – С. 3 – 99.
8. *Александрова К.* Миграции на кефаловите риби по нашего крайбрежие // *Рибно стопанство.* – 1957. – № 6 – 7. – С. 13 – 16.
9. *Александрова К.* Разпределение и миграции на кефаловите риби (*Mugilidae*) по българского крайбрежие // *Тр. центр. науч. исслед. ин-та по рибовъдство и риболов.* Варна. – 1961. – **1**. – С. 117 – 132.
10. *Алексеев Ф. Е.* О теоретических предпосылках и методиках рыбохозяйственных популяционных исследований // *Внутривидовая дифференциация морских промысловых рыб и беспозвоночных:* Тр. АтлантНИРО. – Калининград, 1984. – С. 5 – 19.
11. *Алтухов Ю. П.* Исследование теплоустойчивости изолированных мышц и серологический анализ «крупной» и «мелкой» ставриды Черного моря // *Тр. Карадаг. биол. ст.* – 1962. – Вып. 18. – С. 3 – 17.
12. *Алтухов Ю. П., Апекин В. С.* Серологический анализ родственных взаимоотношений “крупной” и “мелкой” ставриды Черного моря // *Вопр. ихтиологии.* – 1963. – **3**, вып. 1 (26). – С. 39 – 50.
13. *Алтухов Ю. П., Лиманский В. В., Паюсова А. Н., Трувеллер К. А.* Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях (сообщение 1). Группы крови анчоуса и возможный механизм генного контроля. Гетерогенность азовской расы // *Генетика.* – 1969. – **5**, № 4. – С. 50 – 64.
14. *Алтухов Ю. П., Лиманский В. В., Паюсова А. Н., Трувеллер К. А.* Иммуногенетический анализ внутривидовой дифференцировки европейского анчоуса, обитающего в Черном и Азовском морях (сообщение 2). Элементарные популяции анчоуса и их место в генетико-популяционной структуре вида // *Генетика.* – 1969. – **5**, № 5. – С. 81 – 94.
15. *Альтман Э. Н., Безбородов А. А., Богатова Ю. И.* и др. Практическая экология морских регионов. Черное море / Под ред. В. П. Кеонджяна, А. М. Кудина, Ю. В. Терехина. – Киев: Наук. думка, 1990. – 252 с.
16. *Андряшиев А. П.* Рыбы северных морей СССР. – М. –Л.: Изд. АН СССР, 1954. – 566 с.
17. *Артамонов М. И.* Скифское царство в Крыму // *Уч. Зап. ЛГУ.* – 1949. – № 13. – С. 3 – 12.
18. *Архангельский А. Д., Страхов Н. М.* Геологическое строение и история развития Черного моря. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1938. – 226 с.
19. *Архипов А. Г., Ровнина О. А.* Сезонная и межгодовая изменчивость ихтиопланктона в Черном море // *Биол. ресурсы Черного моря: Сб. научн. тр. ВНИРО.* – М., 1990. – С. 64 – 80.
20. *Беклемишев К. В.* Экология и биогеография пелагиали. – М.: Наука, 1969. – 291 с.
21. *Березин Н. Т., Миндлер Е. А., Печеник Л. Н., Тараненко Н. Ф.* Черноморская кефаль // Симферополь: Крымиздат. – 1950. – 54 с.
22. *Болтачев А. Р., Гаевская А. В., Зуев Г. В., Юрахно В. М.* Северная путассу *Micromesistius roulei* (Risso, 1826) (Pisces: Gadidae) – новый для фауны Черного моря вид // *Экология моря.* – 1999. – Вып. 48. – С. 79 – 82.
23. *Болтачев А. Р., Загородняя Ю. А., Болтачева Н. А., Колесникова Е. А., Романов А. С.* Балластные воды как основной антропогенный фактор биологического загрязнения Черного моря

- // Рибне господарство України. – 2003. – Вып. 1. – С. 11 – 15.
24. Болтачев А. Р., Зуев Г. В. Состав и экологическая структура ихтиофауны лимана Донузлав (Северо-Западный Крым) // Вопр. ихтиологии. – 1999. – **39**, № 1. – С. 57 – 63.
 25. Болтачев А. Р., Зуев Г. В., Гуцал Д. К. К столетию отчета С. А. Зернова по исследованию рыболовства в Таврической губернии // Экология моря. – 2001. – Вып. 57. – С. 19 – 24.
 26. Болтачев А. Р., Зуев Г. В., Гуцал Д. К. Сравнительная характеристика прибрежного рыболовства Крыма в начале XX и XXI веков / Некоторые экологические проблемы Западно-Крымского региона и возможные пути их решения. – Евпатория, 2002. – С.14 – 21
 27. Болтачев А. Р., Зуев Г. В., Корнийчук Ю. М., Гуцал Д. К. О находке круглой сардинеллы *Sardinella aurita* (Clupeidae) в Черном море у берегов Крыма // Вопр. ихтиологии. – 2000 – **40**, № 2. – С.275 – 276.
 28. Болтачев А. Р., Юрахно В. М. Новые свидетельства продолжающейся медитерранизации ихтиофауны Черного моря // Вопр. ихтиологии. – 2002. – **42**, № 6. – С. 744 – 750.
 29. Болтачев О. Кримське рибальство на початку та в кінці XX століття // Морська держава. – 2003. - № 1. – С. 60 – 63.
 30. Бурдак В. Д. Биология черноморского мерланга (*Odontogadus merlangus euxinus* (Nordmann)) // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1964. – **15**. – С. 196 – 278.
 31. Водяницкий В. А. К вопросу о происхождении фауны рыб Черного моря // Раб. Новорос. биол. ст. – 1930. – Вып. 4. – С. 3 – 34.
 32. Водяницкий В. А. О естественноисторическом районировании Черного моря и в частности у берегов Крыма // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1949. – **7**. – С. 249 – 255.
 33. Володин С. В. Популяционная структура и некоторые особенности биологии черноморского мерланга. *Merlangius merlangus euxinus* Nordmann (Teleostei: Gadidae): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1995. – 24 с.
 34. Вьлканов А., Данов Х., Маринов Х., Владев П. Черное море. – Л.: Гидрометиздат, 1983. – 407 с.
 35. Геодакян В. А. Эволюционная логика дифференциации полов / Математич. методы в биологии. – Киев, 1977. – С. 84 – 106.
 36. Георгиев Ж. М. Нов вид нашата черноморска ихтиофауна (*Boops salpa* L.) – Златоредица // Известия на Зоол. ин-т. – 1954. - Книга 3. – С. 245 – 248.
 37. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР: в 4 т // СПб.: Гидрометиздат, 1991. - **4**: Черное море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. – 430 с.
 38. Гусар А. Г., Гетманцев В. А. Черноморский шпрот. - М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1985. – 229 с.
 39. Данилевский Н. Н. Биология черноморской султанки (*Mullus barbatus* L.) // Тр. науч. биол. ст. Грузии. – 1939. – **2**. – С. 77 – 152.
 40. Данилевский Н. Н., Выскребенцева Л. И. Динамика численности барабули // Тр. АзЧерНИРО. – 1966. - Вып. 24. – С. 71 – 81.
 41. Дехник Т. В. Размножение хамсы и кефали в Черном море // Тр. ВНИРО. – 1954. – Вып. 28. – С. 34 – 48.
 42. Дехник Т. В. Ихтиопланктон Черного моря. - Киев: Наук думка, 1973. – 235 с.
 43. Дехник Т. В., Павловская Р. М. Распределение икры и личинок некоторых рыб Черного моря // Тр. АзЧерНИРО. – 1950. – Вып. 14 – С. 151 – 176.
 44. Дзенс-Литовский А.И. Пересыпки и лиманы Азово-Черноморского побережья и степного Крыма // Природа. – 1938. - № 6. – С. 22 – 36.
 45. Доброволов И. Ст. Биохимични и популяционно-генетични изследвания на промишлени видове риби от водите на България и Световния океан.; автореф. дисс. ... докт. биол. наук. - София, Институт по Зоология при БАН, 1988. – 63 с.
 46. Доброволов И. Ст., Манолов Ж. Едрият черноморски сафрид продукт ли е на хетерозисния ефект ? // Рибно стопанство. – 1983., № 1. – С. 11 – 14.

47. *Есинов В. К.* Султанка (*Mullus barbatus* L.) в Керченском районе. Ч 1. Систематика // Тр. Керченск. науч. рыб. хоз. ст. – 1927. – **1**, вып. 2 – 3. – С. 101 – 143.
48. *Зайцев Ю. П.* О распределении и биологии ранних стадий развития кефалей (*Mugilidae*) в Черном море // Вопр. ихтиологии. – 1964. – **4**, вып. 3. – С. 512 – 522.
49. *Зайцев Ю. П.* Это удивительное море. – Одесса: Маяк, 1978. – 159 с.
50. *Зайцев Ю. П.* Черное море: состояние экосистемы и пути его улучшения. – Одесса: Изд. Молодеж. Эколог. центр им. В.И. Вернадского, 2000. – 48 с.
51. *Зенкевич Л. А.* Биология морей СССР. – М.: Ан СССР, 1963 – 739 с.
52. *Зернов С. А.* Первый (предварительный) отчет по исследованию рыболовства Таврической Губернии. – Симферополь: Типография Спири, 1902. – 25 с.
53. *Зернов С. А.* Второй (предварительный) отчет по исследованию рыболовства Таврической Губернии. – Севастополь: Типография Спири, 1903. – 39 с.
54. *Зернов С. А.* Крючной лов белуги в Черном море по южному берегу Крыма. Третий отчет по исследованию рыболовства Таврической Губернии. – Симферополь: Типография Таврич. Губерн. Земства, 1904. – 29 с.
55. *Зернов С. А.* К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Акад. Наук. – 1913. – **32**., № 1. – С. 252 – 254.
56. *Золотницкий А. П., Орленко А. Н., Вижевский В. И.* Репродуктивный цикл черноморской мидии в оз. Донузлав // Рыбное хозяйство. – 1989. – № 7. – С. 62 – 64.
57. *Зуев Г. В.* О структуре и динамике промыслового запаса шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* Risso) в северо-западной части Черного моря // Экология моря. – 2000. – Вып. 53. – С. 11 – 14.
58. *Зуев Г. В., Болтачев А. Р., Гуцал Д. К.* Эколого-географический подход к изучению внутривидовой структуры шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) в северо-западной части Черного моря // Экология моря. – 2000. – Вып. 50. – С. 8 – 14.
59. *Зуев Г. В., Болтачев А. Р., Чесалин М. В., Мельникова Е. Б.* Внутривидовая дифференциация черноморских рыб – новое направление исследований ИнБЮМ // Наук. зап. Тернопільск. пед. ун-ту. Сер. Біологія, 2001. – № 4 (15). С. 170 – 171.
60. *Зуев Г. В., Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М., Болтачев А. Р.* О внутривидовой дифференциации черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*) у побережья Крыма (предварительное сообщение) // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 10 – 16.
61. *Зуев Г. В., Мельникова Е. Б.* Эколого-географическая гипотеза происхождения крупной черноморской ставриды (*Pisces, Sargangidae*) // Морск. экол. журн. – 2003. – **2**, № 1. – С. 59 – 73.
62. *Иванов Л. С.* Биологична характеристика на барабунята (*Mullus barbatus ponticus* Essipov), ловена по българското крайбрежие // Тр. центр. науч. исслед. ин-та по рибовъдство и риболов. Варна. – 1960. – **3**. – С. 41 – 90.
63. *Ильин Б. С., Тараненко Н. Ф.* Черноморская кефаль (предварительное сообщение) // Тр. АзЧерНИРО. – 1950. – Вып. 14. – С. 35 – 62.
64. *Ильин Ю. П.* Антициклонические вихри у свала глубин северо-западной части Черного моря: формирование поверхностных образований и спутниковые ИК-наблюдения в весенне-летний сезон // Исслед. шельфовой зоны Азово-Черн. бассейна: Сб. науч. тр. МГИ НАНУ. – Севастополь, 1995. – С. 22 – 31.
65. *Калинина Э. М.* Ихтиофауна озера Донузлав / Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологической системы прибрежной части Крыма: Тез. докл. науч.-практ. конф., посвящ. 200-летию Севастополя. – Севастополь. – 1983. – С. 155 – 156.
66. *Калнин В. В., Калнина О. В.* Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса (сообщение 2). Генетические отличия и внутренняя гетерогенность азовской и черноморской рас анчоуса // Генетика. – 1984. – **20**, № 2. – С. 309 – 313.
67. *Калнин В. В., Калнина О. В.* Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европей

- ского анчоуса (сообщение 3). Интрогрессивная гибридизация рас и популяционная структура анчоуса Черного моря // Генетика. - 1985. - **21**, № 8. - С. 1352 - 1360.
68. *Калнин В. В., Калнина О. В., Дашкова М. Б.* Генетическая дифференциация и репродуктивные взаимоотношения азовской и черноморской рас европейского анчоуса (сообщение 1). Биохимический полиморфизм // Генетика. - 1984. - **20**, № 2. - С. 303 - 308.
69. *Калнина О. В., Калнин В. В.* Полиморфизм малатдегидрогеназы у черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*, Risso). Частоты аллелей на ареале // Генетика. - 1988. - **24**, № 12. - С. 2187 - 2196.
70. *Калнина О. В., Калнин В. В.* Полиморфизм малатдегидрогеназы у черноморского шпрота (*Sprattus sprattus phalericus*, Risso). Закономерности изменчивости // Генетика. - 1989. - **25**, № 2. - С. 351 - 359.
71. *Каминский С. Т., Ковешников Л. А., Чигогидзе Ю. Ш.* Квазистационарный вихрь в северо-западной части Черного моря // Процессы формирования и внутригодовой изменчивости гидрофизических и гидрохимических полей Черного моря: Сб. научн. тр. МГИ АН УССР. - Севастополь, 1988. - С. 29 - 36.
72. *Каранеткова М.* Разпределение и миграции на калкана по болгарского крайбрежие на Черно море // Изв. на Зоол. ин-т с Музеи, кн 16, - София, 1964. - С. 61 - 81.
73. *Киселевич К. А.* Жизнь южнорусских морей (зоо-географический очерк) // Рыбное хозяйство. Книга I. 1922 - С. 25 - 57.
74. *Коновалов С. М.* (отв. ред.) Современное состояние ихтиофауны Черного моря. - Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1995. - 214 с.
75. *Куликова Н. И.* Особенности белкового состава крови ставрид южных морей / Биол. моря. - Киев: Наук. думка, 1968. - Вып. 15. - С. 147 - 158.
76. *Лебедев Н. В.* Элементарные популяции рыб // Зоол. журн. - 1946. - **25**. - Вып. 2. - С. 121 - 135.
77. *Майорова А. А.* Таксономическое положение хамсы, ловимой у берегов Грузии // Тр. науч. рыбохоз. и биол. ст. Грузии. - 1934. - 1. - С. 18 - 26.
78. *Майорова А. А., Чугунова Н. И.* Биология, распределение и оценка запаса черноморской хамсы // Тр. ВНИРО. - 1954. - Вып. 28. - С. 5 - 33.
79. *Максимов Н. Е.* Обзор жизни промысловых рыб и их лов у берегов Болгарии и Румынии в западной части Черного моря // Ежег. зоол. муз. А. Н. - 1913. - Вып. 18. - 52 с.
80. *Марти Ю. Ю.* Материалы к биологии черноморской камбалы - калкана / Сборник, посвященный деятельности Н. М. Книповича. - М, 1939. - С. 232 - 254.
81. *Месхидзе Д. Х.* К биологии лобана у берегов Грузии. - Батуми: Госиздат, 1960. - 83 с.
82. *Мина М. В., Савваитова К. А., Новиков Г. Г.* Выявление специфики популяционной структуры при комплексном исследовании у рыб / Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. - Вильнюс, 1976. - Ч. 2. - С. 1 - 142.
83. *Минюк Г. С., Шульман Г. Е., Щепкин В. Я., Юнева Т. В.* Черноморский шпрот. - Севастополь, 1997. - 137 с.
84. *Мовчан Ю. В.* Первая находка солнечной рыбы, *Lepomis macrochirus* (Pisces, Centrarchidae), в р. Южный Буг // Вестник зоологи. - 2002. - **36**, №5. - С. 84.
85. *Николаева В. М.* Паразитофауна локальных стад некоторых пелагических рыб Черного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. - 1963. - **16**. - С. 387 - 438.
86. *Новицкий Р. А., Кочет В. Н., Христов О. А., Уцаповский И. П.* Экзотические рыбы в водоемах Днепропетровской области // Рыбное хозяйство Украины. - 2002. - № 6. - С. 16.
87. *Овен Л. С., Салехова Л. П.* К вопросу о медетерризации ихтиофауны Черного моря // Гидробиол. журн. - 1969. - **5**, № 4. - С. 124 - 127.
88. *Овен Л. С., Шевченко Н. Ф., Гиригосов В. Е.* Размерно-возрастной состав, питание и размножение шпрота (*Sprattus sprattus phalericus* (Clupeidae) в разных районах Черного моря // Вопр. ихтиологии. - 1997. - **37**, № 6. - С. 806 - 815.

89. Павловская Р. М. Размножение шпрота, ставриды и барабули в Черном море // Тр. ВНИРО. – 1954. – **28**. – С. 126 – 135.
90. Панов Б. Н., Троценко Б. Г., Коршунов Г. П., Хлопушина С. И., Белозерский В. О. Абиотические условия миграции шпрота в северо-западной части Черноморья и результаты их моделирования // Океанология. – 1993. – **33**, № 1. – С. 73 - 78.
91. Попова В. М. Распределение камбалы В Черном море // Тр. ВНИРО. – 1954. – **28**. – С. 151 – 159.
92. Попова В. М., Винарик Т. В. Камбала – калкан / Сырьевые ресурсы Черного моря. – М.: Пищ. промышленность. – 1979. – С. 166 – 175.
93. Попова В. П. Влияние тралового лова на состав стада камбалы – калкана в северо-восточной части Черного моря // Тр. АзчерНИРО. – 1955. – Вып. 16. – С. 455 – 459.
94. Попова В. П. Некоторые особенности динамики жирности камбалы – калкана Черного и Азовского морей // Тр. АзчерНИРО. – 1969. – Вып. 26. – С. 69 – 79.
95. Пузанов И. Материалы по промысловой ихтиологии Крыма. 1. Наблюдения по рыболовству Ялтинского побережья в сезон 1922 г // Рыбное хозяйство. Кн. II. – 1923. – С. 114 - 132.
96. Пузанов И. И. Анчоус. Опыт научно-промысловой монографии // Уч. зап. Горьковского гос. ун-та. – 1936. – Вып. 5. – С. 3 – 64.
97. Пузанов И. И. О местных популяциях черноморского анчоуса // Науч. ежегод. Одесск. гос. ун-та. (1956). – 1957. – С. 245 – 256.
98. Пузанов И. И. Медитерранизация фауны Черного моря и перспективы ее усиления // Зоол. журн. – 1967. – **46**, вып. 9. – С. 1287 - 1297.
99. Пузанов И. И., Цееб Я. И. О расах анчоуса, водящихся в Черном и Азовском морях // Тр. Крым. науч. исслед. ин-та. – 1926. – **1**. – С. 86 – 95.
100. Расс Т. С. Ихтиофауна Черного моря и ее использование // Тр. ин-та океанол. – 1949. – № 4. – С. 103 – 123.
101. Расс Т. С. Современные представления о составе ихтиофауны Черного моря и его изменениях // Вопр. ихтиологии. – 1987. – 27, вып. 2. – С. 179 - 187.
102. Расс Т. С. Рыбные ресурсы Черного моря и их изменения // Океанология. – 1992. – **32**, вып. 2. – С. 293 – 302.
103. Расс Т. С. Ихтиофауна Черного моря и некоторые этапы ее истории / Ихтиофауна Черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. – Киев: Наук. думка, 1993. – С. 6 - 16.
104. Расс Т. С. Регион Черного моря и его продуктивность // Вопр. ихтиологии. – 2001. – **41**, № 6. – С. 742 - 749.
105. Ревина Н. И., Сафьянова Т. Е. Линейный рост и созревание черноморской ставриды (*Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev) // Тр. АзчерНИРО. – 1966. – Вып. 24. – С. 63 – 70.
106. Розенвассер Ю. М., Микодина Р. В. К характеристике сингиля *Mugil auratus* Risso, зимующего в Черном море и мигрирующего весной в Азовское море // Вопр. ихтиологии. – 1981. – **21**, вып. 1. – С. 165 - 168.
107. Савчук М. Я. О миграциях и размещении молоди кефали у берегов северо-западной части Черного моря // Зоол. журн. – 1967. – **46**, вып. 5. – С. 737 – 740.
108. Салехова Л. П., Костенко Н. С., Богачик Т. А., Минибаева О. Н. Состав ихтиофауны в районе Карадагского государственного заповедника (Черное море) // Вопр. ихтиологии. – 1987. – **27**, вып. 6. – С. 898 - 905.
109. Самышев Э. З., Бучакчийская А. М., Георгиева Л. В. и др. Состояние экосистемы озера Догузлав в условиях антропогенного загрязнения // Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по работе токсикологии, посвящ. 100-летию проблемы качества воды в России. СПб. – 1991. – **2** - С. 141 - 142.
110. Саускан В. И. Промысловые рыбы Атлантического океана. – М.: ВО Агропромиздат, 1988. – 360 с
111. Световидов А. Н. Трескообразные / Фауна СССР. Рыбы. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1948. – **9**, вып. 4 - 222 с.
112. Световидов А. Н. Рыбы Черного моря. – М.-Л.: Наука, 1964. – 551 с.

113. Семенова С. К., Слынько В. И., Куликова Н. И. Генетико-биохимическая характеристика промысловых стад сингиля // Тез. докл. III всесоюз. совещания по генетике, селекции и гибридизации рыб. - М., 1986. - С. 203 - 205.
114. Состояние биологических ресурсов Черного и Азовского морей (Справочное пособие). - Керчь: Изд. Центр ЮгНИРО, 1995. - 64 с.
115. Старушенко Л. И., Тихонов О. И. О результатах мечения черноморских кефалей // Рыбн. хоз-во. - 1964. - № 12. - С. 14 - 17.
116. Стоянов Ст. А. Черноморский шпрот *Sprattus sprattus sulinus* (Antipa) // Българска Академия на науките: Тр. на Ин-та по зоол. - 1953. - № 3. - 90 с.
117. Стоянов Ст. А. Състояние на запаса на черноморската трициона, ловена по българското крайбрежие през периодите 1945 - 1950 и 1955 - 1959 г // Тр. на централния научноизслед. институт по рибовъдство и рибол. - Варна, 1960. - № 3. - С. 1 - 40.
118. Стоянов Ст. Особенности на черноморския нириболов през 1961 г // Рибно стопанство. - 1962. - № 5. - С. 15 - 25.
119. Суханова Е. Р., Стрелова А. И., Старушенко Л. И. Результаты мечения черно-морских кефалей // Тр. АзЧерНИРО. - 1966. - 24. - С. 115 - 132.
120. Танкевич П. Б., Негода С. А. Современное состояние популяции черноморского шпрота и ее использование промыслом // Естественные-биологические и экологические проблемы Восточного Крыма - Симферополь: Таврич. нац. ун-т, 2001. - С.95 - 98.
121. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глозов Н. В. Очерк учения о популяции: - М.: Наука, 1973. - 227 с.
122. Тимошек Н. Г. Состояние запасов кефалей Крымского и Кавказского стада // Тр. АзЧерНИРО. - 1966. - Вып. 24 - С. 97 - 104.
123. Тимошек Н. Г. Распределение и миграции кефалевых в Черном море // Тр. ВНИРО. - 1973. - 93. - С. 163 - 177.
124. Тимошек Н. Г., Лушникова В. П. Некоторые аспекты закономерностей распределения и миграций кефалей в Черном море Биол. ресурсы Черного моря: Сб. науч. тр. ВНИРО. - М.: ВНИРО, 1980. - С. 102 - 113.
125. Тимошек Н. Г., Павловская Р. М. Кефали // В кн.: Сырьевые ресурсы Черного моря. - М.: Пищ. промышленность, 1979. - С. 175 - 207.
126. Тихий М. И. Несколько слов об анчоусе // Вестник рыбопромышленности. - 1914. - № 1 - 2. - С. 15 - 21.
127. Тихонов В. Н., Паракецов И. А. Материалы к познанию образа жизни крупной ставриды Черного моря // Тр. АзЧерНИРО. - 1955. - Вып. 16. - С. 39 - 59.
128. Фауна України. - Київ.: Наук. думка, 1982. - 8, вип.4. - 182 с.
129. Цеев Я. Я. Состав и количественное развитие фауны микробентоса низовьев Днепра и водоемов Крыма // Зоол. журнал. - 1958. - 37, вып. 1. - С. 3 - 13.
130. Чащин А. К. Соотношение групп крови в популяциях анчоуса Азово-Черноморского бассейна. В кн. V всесоюз. конф. по экол. физиол. и биохимии рыб. Тез. докл. - Киев: Наук. думка, 1982. - с 36.
131. Чащин А. К. Дифференциация промысловых стад анчоуса, оценка их запасов и перспективы использования в Черном море: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - М., 1990. - 20 с.
132. Чащин А. К. Основные результаты исследований пелагических ресурсов Азово-Черноморского бассейна // Основные результаты комплексных исследований ЮгНИРО в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане (юбилейный выпуск) : Тр. ЮгНИРО:- 1997.- Вып. 43 - С. 60 - 67
133. Червона книга України. Тваринний світ. - Київ.: Українська енциклопедія, 1994. - 462 с.
134. Чухчин В. Д. Формирование донных биоценозов в оз. Донузлав после соединения с морем / Многолетние изменения зообентоса Черного моря. Гл. 5. Изменения структуры и границ донных сообществ в заливах и бухтах. - Киев: Наук. думка, 1992.- С. 217 - 225.
135. Шанин А. Ю., Володин С. В. О пространственной структуре черноморского мерланга. - / Ин-т биол. южных морей АН Украины - Севасто

- поль, 1992. – Рук. деп. в ВИНТИ 28.04.92. № 1428в – 24 с.
136. Шевченко Н. Ф. Видовой состав и количественное распределение рыб в бухтах и районе Севастополя / Ихтиофауна Черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. - Киев: Наук. думка, 1993. - С. 77 - 86.
137. Шляхов В. А. Состояние запаса и перспективы промысла мерланга в Черном море: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – М, 1986. – 23 с.
138. Юнева Т. В., Юнев О. А., Бингел Ф. и др. О связи между содержанием липидов у черноморского калянуса *Calanus euxinus* и динамической активностью водной среды его обитания // Докл. РАН - 1999. – № 5. – С. 715 - 717.
139. Яблоков А. В. Популяционная биология. - М.: Высшая школа, 1987. - 303 с.
140. Avsar D. A. Stock differentiation study of the sprat (*Sprattus sprattus phalericus* Risso) of the southern coast of the Black Sea // Fish. Research. – 1994. – № 19. – С. 363 - 378.
141. Avsar D. Population parameters of sprat (*Sprattus sprattus phalericus* Risso) from the Turkish Black Sea coast // Fish. Research. - 1995. – № 21. - P. 437 - 453.
142. Avsar D. Possible reasons for the abundance of Black Sea sprat (*Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1826)) in relation to anchovy (*Engraulis encrasicolus* L., 1758) and a lobate ctenophora (*Mnemiopsis leidyi* (Agassiz, 1865)) // Cercetăre marine. - 1996/1997. - № 29 - 30. - P. 275 - 285.
143. Avsar D. Parasitic fauna of sprat (*Sprattus sprattus phalericus* Risso, 1826) from the Turkish Black Sea coast // Acta Adriatica. – 1997. - № 38 (1). – P. 71 - 76.
144. Ben-Tuvia A. Red Sea fishes recently found in the Mediterranean // Copeia. - 1966. - № 2. - P. 254 - 275.
145. De Sylva Donald P. Barracudas (Pisces: Sphyraenida) of the Indian Ocean and adjacent seas – a preliminary review of their systematics and ecology // J. Mar. Biol. Ass. India. – 1973. – 15, № 1. - P. 74 - 94.
146. FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes. Eastern Central Atlantic. Fishing area 34 and part of 47. VI-VII. - Ottawa: Dept. Fish. Oceans Canada, 1981 Pag. var.
147. FAO. Fiches; d'identification des especes pour les besoides de la peche. Mediterranee et Mer Noire. Vol. 2. Vertebres. Rome: - FAO; CEE; Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture, 1987. - P. 763 - 1529.
148. FNAM. Fishes of the North-Eastern Atlantic and Mediterranean. Paris: - UNESCO, 1984. - 1 – 3. - 1474 p.
149. Golani D. The marine ichthyofauna of the Eastern Levant history, inventory and characterization // Israel J. Zool. – 1995. - № 42. - P. 15 - 55.
150. Ilyin Yu. P., Besiktepe S., Ivanov V. A. et al. Western Black Sea Currents by the Ship Measurements and Satellite Imagery // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. – 1998. – № 2. – P. 119-129.
151. Rose J.M. Sphyraenidae// FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes. Western Indian Ocean. Fishing area 51. Rome. – 1983. - 4.
152. Torcu H, Mater S. Lessepsian fishes spreading along the coasts of the Mediterranean and the Southern Aegean Sea of Turkey // Turk. J. Zool. – 2000. - № 24. - P. 139 - 148.
153. Zaitsev Yu, B. Ozturk. (eds). Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. - Istanbul, Turkey : Turkish Marine Research Foundation. - 2001. – 265 p.

7. ПАЗАРИТИЧЕСКИЕ ОРГАНИЗМЫ КАК СОСТАВЛЯЮЩАЯ ЭКОСИСТЕМ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

Количество существующих в биосфере видов паразитических организмов огромно и, по некоторым оценкам [68, 125], значительно превосходит количество видов свободноживущих растений и животных. Примечательно, что большинство паразитов имеет сложные жизненные циклы, в которые могут быть вовлечены многие виды хозяев самого разного систематического положения (как сухопутные, так и водные). Эта особенность паразитических организмов наглядно иллюстрирует тезис о неотъемлемости паразитарной составляющей любых экосистем, в том числе и морских.

Как утверждает общая теория систем, устойчивость любой системы к возмущающим воздействиям определяется сложностью ее компонентного состава и внутрисистемных связей. Влияние паразитических видов на устойчивость биоценологических систем, впервые подмеченное во второй половине прошлого века, велико и многообразно. Определяется оно тем обстоятельством, что каждый из паразитических видов, будучи равноправным компонентом экосистемы, связывает в функционально единое целое (паразитарную систему) множество популяций других организмов – хозяев и/или потребителей различных стадий его развития, что неизбежно приводит к значительному усложнению экосистемных связей [1¹, 1121. Имеются также данные о том, что при наличии видов-паразитов в экосистемах соответственно перераспределяются объемы и значительно увеличивается скорость потоков вещества и энергии [68, 86, 111], что дает еще

одно основание признать несомненную экосистемную ценность этой специфической группы организмов.

В целом, данные современной паразитологии полностью подтверждают справедливость известного тезиса В. Н. Беклемишева, датированного 1945 годом: “Паразиты являются нормальными сочленами биоценозов и вызываемые ими болезни и даже эпидемии (эпизоотии) большей частью принадлежат к числу нормальных жизненных отклонений биоценоза, поддерживающих качественное и количественное постоянство его состава” [1].

К большому сожалению, вклад паразитов в видовое разнообразие черноморских сообществ (несомненно, весомый, как будет показано ниже) при составлении комплексных сводок, посвященных этой тематике, донныне совершенно не учитывался [см., например, 43, 46, 119]. В лучшем случае об их присутствии в Черном море просто упоминалось [45]. Такое игнорирование видов-паразитов не только искажает сведения о биологическом разнообразии Черного моря, но и не позволяет составить, в перспективе, целостное представление о характере биоценологических связей в его экосистеме. Настоящая публикация в сборнике, посвященном современному состоянию биоразнообразия прибрежной зоны Крыма, призвана, в известной мере, восполнить этот пробел.

Изучение фауны черноморских паразитов было начато в конце XIX века с небольшой статьи, опубликованной В. Н. Ульяниным [109]. Однако в ней содержался только список найденных паразитов без их описания или промеров. Эта работа была продолжена рядом исследователей, в результате чего сведения о

¹ Здесь и далее приводятся ссылки на статьи разных лет, объединенные в изданном в 1970 г. сборнике работ В. Н. Беклемишева «Биоценологические основы сравнительной паразитологии»

паразитофауне черноморских гидробионтов постоянно расширялись, однако в сводные каталоги флоры и фауны отдельных регионов Черного моря списки паразитических организмов были включены лишь дважды [82, 95] (обе работы посвящены фауне прибрежной зоны района Карадага). «Этапные» итоги деятельности нескольких поколений паразитологов подвел вышедший в свет в 1975 г. «Определитель фауны паразитов позвоночных Черного и Азовского морей» [87]. В этой специализированной сводке, наиболее полной и обстоятельной из всех увидевших свет на тот момент, приведены весьма представительные списки черноморских паразитов, среди которых 167 видов гельминтов рыб, 46 вид простейших и 17 видов паразитических ракообразных, жизненные циклы которых реализуются в прибрежных водах Крыма.

Безусловно, нельзя составить полное представление о характере черноморской паразитофауны, известной к началу 70-х годов прошлого века, только лишь по «Определителю...» [87], поскольку без должного внимания остались бы разнообразные паразиты беспозвоночных животных, зарегистрированные к тому времени в Черном море. Так, в результате обследования фауны трематод моллюсков черноморского побережья Крыма, выполненного с интервалом в 50 лет Д. Ф. Синицыным [99] (в Севастопольской бухте) и А. В. Долгих (Гаевской) [39] (на участке побережья от Евпатории до Керчи), у этих хозяев были отмечены церкарии и метацеркарии 47 видов трематод. В начале XX века В. Соколов [105] описал 10 видов грегарин из морских беспозвоночных, обитающих у севастопольских берегов. Из партенит гаплопоридных трематод, поражающих моллюсков *Rissoa splendida* в районе Севастополя, был описан новый для науки вид гиперпаразитических простейших – гаплоспоридия *Urosporidium tauricum* [44]. К сожалению, сведения о паразитофауне черно-

морских беспозвоночных и донные разрознены по отдельным работам (исключение составляет монографическая сводка по паразитам и комменсалам мидии *Mytilus galloprovincialis* [17], являющаяся результатом коммерческого интереса к этому объекту). Очевидно, однако, что издание подобной книги, дополненной результатами современных исследований, представляло бы большой интерес для специалистов самого различного профиля и, не в последнюю очередь, для практических работников марикультуры.

В течение двух последних десятилетий экспедиционная работа сотрудников отдела экологической паразитологии ИнБЮМ была ограничена, в силу известных причин, побережьем Крыма (в частности, районом мысов Тарханкут и Лукулл, лиманом Донузлав, внутренними бухтами Севастополя и Балаклавской бухтой, акваторией Карадагского природного заповедника, побережьем Керчи). Постоянный и тщательный мониторинг фауны паразитов этой области Черного моря позволил существенно уточнить сведения о видовом составе паразитов (прежде всего, миксоспоридий, моногеней и трематод), а также проанализировать долговременные изменения численности ряда видов.

Так, исследование гельминтофауны высших ракообразных крымского побережья Черного моря, выполненное Т. Н. Мордвиновой [77], обогатило список черноморских гельминтов 22 видами (среди которых – 1 новый вид трематод), а 5 видов гельминтов были впервые отмечены в Черном море. В 90-х годах XX в. выполнен ряд работ, существенно скорректировавших данные о фауне гельминтов рыб и беспозвоночных крымского побережья. В частности, от рыб было описано 13 новых видов миксоспоридий [49, 113 – 115], 5 новых видов моногеней [31, 37, 38], 2 вида трематод [56, 57]; от крабов – 3 новых вида

грегарин [3]. Кроме того, новыми для черноморской фауны оказались 1 род и 6 видов моногеней [36], 1 род и 6 видов миксоспоридий [116], 3 рода и 3 вида трематод [22, 58, 63], а также 2 рода и 1 вид скребней [7, 9] и 1 вид паразитических инфузорий [108]. У моллюсков, обитающих на шельфе Крыма, найдено 2 вида паразитических турбеллярий, ранее вообще не отмечавшихся в Черном море [6], а также описан один новый для науки вид грегарин [2].

Детальное переисследование ряда видов черноморских трематод [18, 19] позволило не только подтвердить видовую самостоятельность отдельных видов, но и уточнить систематическую принадлежность некоторых из них.

Тщательное паразитологическое обследование черноморских рыб, не имеющих коммерческой ценности и, возможно, по этой причине редко попадавших ранее в поле зрения паразитологов, также приносит свои плоды. Так, получены первые сведения о фауне гельминтов 7 видов непромысловых черноморских рыб (у них были найдены трематоды) [53]; от одной из таких рыб, собачки-павлина, описан новый для науки вид нематод [71]. В целом, за последние 20 лет черноморские непромысловые рыбы были зарегистрированы в качестве новых хозяев для более чем 30 видов гельминтов [50, 51, 54, 60, 64; наст. сообщ.].

В этой связи следует отметить, что в результате интенсивных фаунистических исследований непрерывно появляются новые сведения о характере гостальной специфичности паразитов черноморских гидробионтов. Так, только в течение последнего десятилетия у новых для них хозяев в Черном море зарегистрированы пять видов моногеней [35], 18 видов трематод [16, 50 – 55], 15 видов миксоспоридий [116, 118], три вида скребней [7] и два вида нематод [96].

Новые данные о закономерностях формирования паразитофауны черноморских гидробионтов принесли анализ структуры паразитофауны рыб как отдельных семейств [50, 51], так и разных экологических группировок [18, 117].

Непрерывно изменяются и наши знания в области таксономического разнообразия черноморских паразитов. За 30 лет, истекших с момента подготовки к печати «Определителя...» [87], систематика некоторых групп паразитов, чаще всего тех, что, помимо Черного моря, встречаются и в других регионах Мирового океана, претерпела существенные изменения. Это привело к необходимости пересмотра таксономического статуса ряда черноморских паразитов, что неизбежно влечет за собой изменения в списке видов паразитов, а также номенклатуры их надвидовых единиц. Так, за последние годы опубликован ряд работ, посвященных уточнению систематического положения многих видов черноморских миксоспоридий, моногеней, цестод, трематод, жизненные циклы которых осуществляются, в том числе, и на шельфе Крыма [8, 13, 15, 26, 28, 59, 80, 84, 104, 120]. Таким образом, данные о видовом и таксономическом разнообразии паразитов черноморских гидробионтов, в том числе и у берегов Крыма, а также сведения о распределении паразитов по их хозяевам постоянно пополняются и изменяются.

В целом, резюмируя вышеизложенное, можно сделать вывод о том, что фаунистические и таксономические исследования черноморских паразитов по-прежнему не потеряли своей актуальности, однако предварительные итоги многолетней работы по изучению разнообразия паразитов в прибрежной зоне Крыма подвести все же необходимо.

7.1. Обзор видового и таксономического разнообразия паразитических организмов у черноморского побережья Крыма¹

Грегарины. К настоящему времени перечень видов грегариин, жизненные циклы которых осуществляются в прибрежной зоне Крыма, невелик: с уверенностью можно говорить о наличии только 7 видов, относящихся к 2 родам из 2 семейств [2, 3, 4, 105] (табл. 7.1).

Обращает на себя внимание узкая специфичность этих протопаразитов к окончательным хозяевам, среди которых имеются редкие и малочисленные виды крабов, что позволяет предположительно отнести к категории редких также и паразитирующих у них грегариин.

Таблица 7.1. Грегарины беспозвоночных черноморского побережья Крыма
Table 7.1. Gregarines species registered along Crimean coasts of the Black Sea

Таксон	Распространение*	Хозяева
Сем. Cephaloidophoridae		
<i>Cephaloidophora communis</i> Mavrodiadi, 1908	ЮЗ	<i>Balanus improvirus</i> , <i>B. eburneus</i>
<i>C. conformis</i> (Diesing, 1851)	ЮЗ	<i>Pachigrapsus marmoratus</i>
<i>C. rhitropanopei</i> Belofastova, 1996	ЮЗ	<i>Rhithropanopeus harrisi tridentata</i>
Сем. Porosporidae		
<i>Nematopsis auriticum</i> Belofastova, 1996	ЮЗ	<i>Eriphia verrucosa</i>
<i>N. incognito</i> Belofastova, 1996 (споры)	ЮЗ	<i>Cerastoderma lamarcki</i> , <i>Chamelea gallina</i> , <i>Spisula subtruncata</i>
<i>N. legeri</i> (de Beachamp, 1910) Hatt, 1931	ЮЗ	<i>Eriphia verrucosa</i>
<i>N. legeri</i> (споры)	З, ЮЗ, Ю, В, К	<i>Mytilus galloprovincialis</i> , <i>Ostrea edulis</i> , <i>Rissoa splendida</i> , <i>Chamelea gallina</i> , <i>Gibbula divaricata</i> , <i>Modiolus adriaticus</i> , <i>Polititapes aurea</i> , <i>P. petalina</i>
<i>N.portunidarum</i> (Frencel, 1885) Hatt, 1931	ЮЗ	<i>Carcinus mediterraneus</i> , <i>Macropipus arcuatus</i>
<i>N.portunidarum</i> (споры)	ЮЗ	<i>Abra ovata</i> , <i>Cerastoderma lamarcki</i> , <i>Chamelea gallina</i> , <i>Donax trunculus</i>

* - в этой и последующих таблицах принята следующая система обозначений районов черноморского побережья Крыма: З – северо-западное и западное (Каламитский залив, мыс Тарханкут, лиман Донузлав, Евпатория); ЮЗ – юго-западное (мыс Лукулл, Севастополь, Инкерман, Балаклава, мыс Фиолент); Ю – южное (Алушта, Аю-Даг, Ялта); В – восточное (Карадаг, Судак, Новый Свет); К – Керчь и Керченский пролив

Следует заметить, что в табл. 7.1 не значатся виды *Urospora nemertinis*, *Doliocystis pellucida*, *D. heterocephala*, *Gonospora sparsa*, *Monocystis enchytrae* и *M. foliacea*, найденные в

1910 г. у ряда беспозвоночных юго-западного побережья Крыма В.Ф. Соколовым [105]. За без малого вековой период, истекший со времени его исследований, систематика грегариин

¹ Здесь и далее при анализе видового и таксономического состава паразитов мы принимаем во внимание только формы, определенные до вида. В частности, по этой причине вообще исключены из рассмотрения жгутиконосцы, представленные у черноморских рыб только двумя представителями рода *Cryptobia*, видовая идентификация которых не выполнена.

претерпела значительные изменения. По этой причине видовая принадлежность черноморских грегариин нуждается в уточнении, пока еще не выполненном.

Без учета видов, описанных в [105], черноморских грегариин можно подразделить на три зоогеографические группировки. Три вида - *Cephaloidophora rhitropanopei*, *Nematopsis auriticum* и *N. incognito*, описанные из Черного моря сравнительно недавно [2, 3], можно, очевидно, считать черноморскими эндемиками. *Nematopsis portunidarum* и *N. legeri* известны не только из Черного, но и из Средиземного моря, а ареал *Cephaloidophora communis* простирается также и в умеренные широты Атлантики. Тем не менее, следует еще раз отметить необходимость тщательного переисследования этой группы паразитических простейших в Черном море, до получения первых

результатов которого нельзя сделать окончательных выводов о составе и характере фауны черноморских грегариин.

Кокцидии. Не только видовое, но и таксономическое разнообразие этой группы простейших у черноморских рыб, населяющих прибрежные воды Крыма, можно оценить как низкое: зарегистрировано всего три вида, принадлежащих к двум родам из двух семейств [87] (табл. 7.2). Один из видов, *Eimeria scorpenae*, – эндемик Черного моря, два других – космополиты. Степень специфичности, проявляемой черноморскими кокцидиями к хозяевам, довольно высока (2 вида моногостальны, а *Eimeria sardinae* известна от 2-х видов хозяев), однако хозяева (мерланг, шпрот, хамса, морской ерш) этих кокцидий многочисленны, что обеспечивает довольно высокую численность и самих паразитов.

Таблица 7.2. Кокцидии рыб черноморского побережья Крыма

Table 7.2. Coccidian species registered near Crimean coast of the Black Sea

Таксон	Распространение*	Хозяева
Сем. Eimeriidae		
<i>Eimeria sardinae</i> (Thélohan, 1892)	К, В	<i>Engraulis encrasicolus</i> , <i>Sprattus sprattus phalericus</i>
<i>E. scorpenae</i> Zaika, 1966	ЮЗ, В	<i>Scorpaena porcus</i>
Сем. Calyptosporidae		
<i>Goussia clupearum</i> (Thélohan, 1894)	ЮЗ, К	<i>Merlangius merlangus euxini</i>

* - обозначения см. в табл. 7.1

Микроспоридии. От рыб и беспозвоночных крымского побережья известно 5 видов [87] этих простейших (табл. 7.3). Все виды, найденные у рыб, относятся к единственному роду *Glugea*; микроспоридии же беспозвоночных представлены единственным видом рода *Steinhausia*. Уровень видового богатства семейств и родов сравнительно невысок – 2.5.

Черноморские микроспоридии узкоспецифичны к хозяевам: 4 вида отмечены только у одного хозяина, 1 вид известен от двух представителей семейства бычковых.

Данные о распространении вдоль крымских берегов микроспоридии *S. mytilovum*, паразитирующей у мидии, приводятся на основании паразитологических вскрытий, главным образом, моллюсков средних размерных групп. Имеются данные о том, что стейнгаузия, будучи паразитом яйцеклеток, появляется у мидий только по достижении ими половой зрелости, при длине моллюсков не менее 20 мм; у особей же с длиной раковины свыше 70 мм, вступающих в климактерический период, *S. mytilovum* диагностируется крайне тяжело [17].

S. mytilovum – средиземноморский вид; *G. gigantea* также известна в Средиземном море, а три других представителя рода *Glugea*

имеют бореально-атлантическое распространение. Эндемики Черного моря среди микроспоридий не зарегистрированы.

Таблица 7.3. Микроспоридии, зарегистрированные у гидробионтов крымского побережья Черного моря
Table 7.3. Microsporidian species registered near Crimean coast of the Black Sea

Таксон	Распространение*	Хозяева
Сем. Nosematidae		
<i>Glugea anomala</i> (Moniez, 1887) Gurley, 1893	В, К	<i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
<i>G. stephani</i> (Hagenmüller, 1899) Woodcock, 1904	ЮЗ, К	<i>Platichthys flesus luscus</i>
<i>G. destruens</i> Thélohan, 1892	В	<i>Atherina hepsetus</i>
<i>G. gigantea</i> Thélohan, 1895	К	<i>Symphodus ocellatus</i>
Сем. Chitridiopsidae		
<i>Steinhausia mytilovum</i> (Field, 1924)	З, ЮЗ, Ю, В	<i>Mytilus galloprovincialis</i>

* - обозначения см. в табл. 7.1

Микроспоридии. Как видовой, так и таксономический состав микроспоридий, зарегистрированных у рыб черноморского побережья Крыма, достаточно представительен. Всего здесь отмечено 49 видов слизистых спориков, относящихся к 16 родам из 12 семейств [87, 113 – 118] (табл. 7.4).

Средний показатель уровня видового богатства семейств составляет 4.08, видового богатства родов – 3.06. Только два семейства микроспоридий – Sinuolineidae и Fabesporidae – представлены у черноморского побережья Крыма одним видом каждое; наиболее богаты видами сем. Ceratomyxidae (13 видов из 3 родов) и Мухидиидае (10 видов из 2 родов).

Подавляющая часть видов обнаруженных микроспоридий – морские формы, пресноводное происхождение имеют только 12 % видов. С зоогеографической точки зрения, фауна микроспоридий рыб, обитающих у крымского побережья Черного моря, представляет собой обедненный вариант средиземноморской: распространение 49 % видов ограничено Средиземноморской провинцией.

Степень эндемизма, наблюдаемого в пределах этой группы паразитов, исключительно высока: черноморские эндемики (*Zschokkella admiranda*, *Myxidium cochleatum*, *M. parvum*, *Sphaerospora mugili*, *Pseudalataspora pontica*, *Davisia ophidioni*, *Fabesporina*, *Ceratomyxa merlangi*, *C. peculiaria*, *Chloromyxum partistriatus*, *Ch. psetti*, *Myxobolus najdenovae*, *Myxobilatus convexum*, *Kudoa stellula*) составляют почти 29 % от общего числа видов микроспоридий. В составе сем. Ceratomyxidae и Мухидиидае отмечено наибольшее количество эндемиков Черного моря (3 и 4 вида соответственно). На долю понто-каспийских реликтов (всего один вид – *Sphaerospora caspialosae*) приходится 2 %, эндемики Понто-Азова (*Myxidium melanostomi*, *Ortholinea gobiusi*, *Sphaeromyxa sevastopoli*) составляют 6 % фауны черноморских микроспоридий. Отметим, что сем. Sinuolineidae и Fabesporidae представлены только эндемичными видами микроспоридий, тогда как в составе сем. Ortholineidae, Мухосоматиде и Sphaeratomyxidae эндемики Черного моря отсутствуют.

Таблица 7.4. Миксоспоридии рыб черноморского побережья Крыма
Table 7.4. Myxosporidian species registered near Crimean coast of the Black Sea

Таксон	Распростра- нение*	Хозяева
1	2	3
Сем. Myxidiidae		
<i>Zschokkella admiranda</i> V. Yurachno, 1993	ЮЗ	<i>Mugil cephalus</i>
<i>Z. nova</i> Klöckacëva, 1914	В, К	<i>Liza aurata</i> , <i>Mugil cephalus</i>
<i>Z. iskovi</i> Kovaljova, Donetc & Kolesnikova, 1989	ЮЗ	<i>Diplodus annularis</i> , <i>Uranoscopus scaber</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>Myxidium sphaericum</i> (Thélohan, 1895)	ЮЗ, В	<i>Belone belone euxini</i>
<i>M. incurvatum</i> Thélohan, 1892	В	<i>Scorpaena porcus</i> , <i>Merlangius merlangus euxinus</i> , <i>Syngnathus abaster</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. zvonimiri</i>
<i>M. melanostomi</i> Najdenova, 1970	ЮЗ	<i>Neogobius melanostomus</i>
<i>M. cochleatum</i> V. Yurachno, 1991	ЮЗ	<i>Psetta maxima maeotica</i>
<i>M. parvum</i> V. Yurachno, 1991	Ю	<i>Parablennius tentacularis</i>
<i>M. pulchrum</i> V. Yurachno, 1991	ЮЗ, Ю	<i>Lepadogaster candollei</i> , <i>Diplectogaster bimaculata euxinica</i> , <i>Syngnathus abaster</i>
<i>M. gadi</i> Georgevitch, 1916	ЮЗ, Ю	<i>Merlangius merlangus euxinus</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i>
Сем. Sphaerosporidae		
<i>Sphaerospora migili</i> V. Yurachno & Maltsev, 2002	К	<i>Mugil cephalus</i>
<i>S. caudata</i> (Parisi, 1910)	В	<i>Alosa fallax nilotica</i> , <i>Engraulis encrasicolus ponticus</i>
<i>S. caspialosae</i> (Dogiel, 1939)	В	<i>Alosa kaspia tanaica</i> , <i>A. kessleri pontica</i>
Сем. Alatosporidae		
<i>Alatospora solomoni</i> V. Yurachno, 1988	ЮЗ	<i>Trachurus mediterraneus</i>
<i>Pseudalataspora pontica</i> Kovaljova, Donec, Kolesnikova, 1989	ЮЗ	<i>Liza aurata</i>
Сем. Sinuolineidae		
<i>Davisia ophidioni</i> Zaika, 1966	ЮЗ	<i>Ophidion rochei</i>
Сем. Fabesporidae		
<i>Fabespora nana</i> Najdenova & Zaika, 1969	ЮЗ	<i>Scorpaena porcus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Ophidion rochei</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Proterorichinus marmoratus</i>
Сем. Ortholineidae		
<i>Ortholinea divergens</i> Thélohan, 1985	ЮЗ	<i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>Diplodus annularis</i>
<i>O. gobiusi</i> Najdenova, 1968	ЮЗ	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
Сем. Ceratomyxidae		
<i>Leptothecha agilis</i> (Thélohan, 1892)	ЮЗ	<i>Dasyatis pastinaca</i> , <i>Scorpaena porcus</i>
<i>L. hepseti</i> (Thélohan, 1895)	В, К	<i>Atherina hepsetus</i>
<i>Ceratomyxa arcuata</i> Thélohan, 1892	ЮЗ	<i>Uranoscopus scaber</i>
<i>C. parva</i> (Thélohan, 1895)	В	<i>Scomber scombrus</i>

Продолжение табл. 7.4

Table 4 (Contnd)

1	2	3
<i>C. reticularis</i> Thélohan, 1895	B	<i>Trachinus draco</i>
<i>C. merlangi</i> Zaika, 1966	Ю3, Ю	<i>Merlangius merlangus euxinus</i>
<i>C. inaequalis</i> Doflein, 1898	Ю3	<i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Ctenolabrus rupestris</i>
<i>C. peculiaria</i> V. Yurachno, 1991	Ю3	<i>Spicara flexuosa</i>
<i>C. elegans</i> Jameson, 1929	Ю3	<i>Scorpaena porcus</i>
<i>Chloromyxum leydigi</i> Mingazzini, 1890	3, Ю3	<i>Raja clavata</i> , <i>Squalus acanthias</i>
<i>Ch. partistriatus</i>	Ю3	<i>Raja clavata</i>
Kovaljova, Donec, Kolesnikova, 1989	3, Ю3, Ю	<i>Raja clavata</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i>
<i>Ch. psetti</i>	3, Ю3	<i>Squalus acanthias</i>
<i>Ch. ovatum</i> Jameson, 1929	Ю3, Ю, B	<i>Atherina boyeri pontica</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. platyrostris</i> , <i>Pomatoschistus microps leopardinus</i> , <i>Proterorhynchus marmoratus</i> , <i>Sprattus sprattus phalericus</i>
Сем. Myxosomatidae	Ю3, B	<i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i> , <i>Solea nasuta</i>
<i>Myxosoma asymmetrica</i> Parisi, 1912	Ю3	<i>Symphodus</i> spp.
<i>M. circulus</i> (Achmerov, 1960)	Ю3	<i>Mugil cephalus</i>
Сем. Sphaeromyxidae	Ю3, Ю, B	<i>Mugil cephalus</i>
<i>Spaeromyxa sevastopoli</i> Najdenova, 1970	Ю3, Ю, B	<i>Liza aurata</i> , <i>L. haematoheila</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i>
<i>S. incurvata</i> Doflein, 1898	B	<i>Liza aurata</i> , <i>L. ramada</i> <i>Mugil cephalus</i>
<i>S. balbiani</i> Thelohan, 1892	Ю3	<i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i>
<i>S. sabrazesi</i> Laveran et Mesnil, 1900	Ю3	<i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i>
Сем. Myxobolidae	Ю3, Ю, K	<i>Parablennius tentacularis</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Liza aurata</i>
<i>Myxobolus bramae</i> Reuss, 1906	K	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
<i>M. parvus</i> Schulman, 1962	Ю3, K	<i>Parablennius tentacularis</i>
<i>M. exiguous</i> Thélohan, 1885	B, K	<i>Platichthys flesus luscus</i>
<i>M. müelleri</i> Butschli, 1882	B	<i>Parablennius zvonimiri</i> , <i>Trachurus mediterraneus</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>Syngnathus abaster</i>
<i>M. improvisus</i>	Ю3, Ю, K	<i>Atherina hepsetus</i>
Isjumova in: Schulman, 1966	Ю3	
<i>M. najdenovae</i> Schulman, 1984	Ю3	
Сем. Myxobolidae	Ю	
<i>Myxobolus convexum</i> V. Yurachno, 1991	Ю	
<i>M. platessae</i> (Basikalova, 1932)	Ю3	
Сем. Kudoidae		
<i>K. quadratum</i> (Thélohan, 1895)	B	
<i>K. stellula</i> V. Yurachno, 1991	Ю3	

Продолжение табл. 7.4
Table 7.4 (Contnd)

1	2	3
<i>Kudoa nova</i> Najdenova, 1965	ЮЗ, К	<i>Gobius cobitis</i> , <i>G. niger jozo</i> , <i>Neogobius cephalargoides</i> , <i>N. fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus N. platyrostris</i> , <i>N. ratan ratan</i> , <i>N. syrman</i> , <i>Pomatoschistus microps leopardinus</i> , <i>P. minutus elongates</i> , <i>Proterorchinus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>

*обозначения см. в табл.7.1

Инфузории. На рыбах, обитающих у черноморских берегов Крыма, отмечено 16 видов паразитических инфузорий (табл. 7.5; в этом списке мы не учитываем комменсальные виды инфузорий), принадлежащих к четырем родам из четырех семейств [87]. Кроме рыб, паразитические инфузории (один вид – *Terebrospira lenticularis*) были найдены на черноморских ракообразных – креветках *Palaemon elegans*.

Рыбы, на которых найдены инфузории, ведут исключительно придонно-пелагический и придонный образ жизни (табл. 7.5). Очевидно, эти хозяева более предпочитаемы данными паразитами из-за их относительно более низкой подвижности.

Показатель видового богатства этой группы паразитов составляет 4.00, однако данная усредненная цифра не дает представления о реальной картине распределения видов инфузорий по их семействам: практически все они относятся к сем. Urceolariidae, представленному 12 видами из рода *Trichodina* (один из которых, в свою очередь, подразделен на 2 подвида). Таким образом, именно триходины составляют львиную долю (более 70 %) видов паразитических инфузорий, отмеченных в прибрежных водах Крыма.

Эндемики Черного моря – *Clausophria oblida* и *Trichodina puytoraci* – составляют 12.5 % от фауны черноморских паразитических инфузорий, 1 вид (*Trichodina caspialosae*) – понто-каспийский реликт.

Необходимо отметить, что сем. Scyphidiidae представлено одним эндемичным видом (*Clausophria oblida*), который был зарегистрирован у довольно редко встречающегося хозяина – бычка-цуцика и, к тому же, только в одном районе [81]. Скорее всего, инфузории данного вида в природе малочисленны, поскольку находка оказалась однократной, несмотря на интенсивные исследования паразитофауны бычков, выполняемые сотрудниками отдела паразитологии вдоль черноморского побережья Крыма [79].

Три вида и один подвид (*Trichodina rectuncinata*, *T. ovonucleata*, *T. jadratica*, *T. domerguei gobbii*) паразитических инфузорий Черного моря, что составляет 25 % от общего их количества в этом водоеме, известны также из морей Средиземноморского бассейна. Два вида триходин – амфибореальные (*Trichodina borealis* и *T. inversa*), прочие же инфузории имеют широкое географическое распространение. В частности, *Tetrahymena pyriformis*, отмеченная на черноморской кефали-остроносе, является видом, обычным для пресных водоемов, что согласуется и со специфичностью тетрахимены к кефалевым рыбам, имеющим пресноводное происхождение. Отметим, что широкое распространение этого вида во многом обусловлено его полисапробностью, вообще характерной для представителей рода *Tetrahymena*.

Таблица 7.5. Паразитические инфузории, отмеченные у крымского побережья
Table 7.5. Parasitic infusorians species registered near Crimean coast of the Black Sea

Таксон	Распространение*	Хозяева
1	2	3
Сем. Scyphidiidae		
<i>Clausophria oblida</i> Najdenova & Zaika, 1969	ЮЗ	<i>Proterorichinus marmoratus</i>
Сем. Trichodinidae		
<i>Trichodina borealis</i> (Dogiel, 1940)	ЮЗ, К	<i>Platichthys flesus luscus, Solea nasuta, Psetta maxima maeotica</i>
<i>T. caspialosae</i> (Dogiel, 1940)	ЮЗ	<i>Alosa kessleri pontica</i>
<i>T. domerguei domerguei</i> Haider, 1964	3, ЮЗ, К	<i>Merlangius merlangus euxini, Gobius cobitis, Mesogobius batrachocephalus barachocephalus, Neogobius melanostomus, N. fluviatilis fluviatilis, Zosterisessor ophiocephalus, Trachurus mediterraneus ponticus, Diplodus annularis, Uranoscopus scaber</i>
<i>T. domerguei gobii</i> Raabe, 1959	ЮЗ, К	<i>Merlangius merlangus euxini, Neogobius melanostomus, N. cephalarges, Mesogobius batrachocephalus, Proterorichinus marmoratus, Mullus barbatus ponticus, Psetta maxima maeotica, Mugil cephalus, Sciaena umbra, Symphodus tinca, Raja clavata, Squalus acanthias, Scorpaena porcus, Liza aurata, L. saliens Gaisropsarus mediterraneus, Diplodus annularis, Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus, Neogobius melanostomus, Symphodus tinca, Squalis acanthias, Uranoscopus scaber</i>
<i>T. fultoni</i> Davis, 1947	ЮЗ	<i>Liza saliens, Mullus barbatus ponticus, Trachurus mediterraneus ponticus, Engraulis encrasicholus ponticus, Symphodus cinereus, S. tinca, Gobius cobitis, Neogobius melanostomus, Zosterisessor ophiocephalus, Platichthys flesus luscus, Sciaena umbra, Scorpaena porcus, Solea nasuta, Spicara smarits</i>
<i>T. inversa</i> Dogiel, 1948	ЮЗ, 3, К	<i>Mullus barbatus ponticus, Psetta maxima maeotica</i>
<i>T. jadratica</i> Raabe, 1958	ЮЗ	<i>Mugil cephalus, Liza aurata, L. saliens</i>
<i>T. lepsii</i> Lom, 1962	ЮЗ, К	<i>Trachurus mediterraneus ponticus, Gobius cobitis, Mullus barbatus ponticus, Mugil cephalus, Symphodus tinca, Psetta maxima maeotica, Scorpaena porcus, Sciaena umbra, Syngnathus typhle</i>
<i>T. micromaculata</i> G. Stein	ЮЗ	<i>Parablennius sanguinolentus, P. tentacularis, Gaidropsarus mediterraneus, Merlangius merlangus euxinus, Lisa saliens, Trachurus mediterraneus ponticus, Spicara smarits, Diplodus annularis, Gobius cobitis, G. niger, Mullus barbatus ponticus, Symphodus cinereus, S. tinca, S. roissali, Ophidion rochei, Psetta maxima maeotica, Sciaena umbra, Serranus scriba, Scorpaena porcus, Syngnathus typhle, S. abaster, Solea nasuta</i>
<i>T. partidisci</i> (Lom, 1962)	ЮЗ	<i>L. saliens, Syngnathus abaster, S. typhle, S. variegatus</i>
<i>T. puytoraci</i> Lom, 1962	ЮЗ, К	<i>Mugil cephalus, Lisa aurata, L. saliens</i>
<i>T. rectuncinata</i> Raabe, 1958	3, ЮЗ, В, К	<i>Blennius ocellaris, Lipophrys pavo, Parablennius sanguinolentus, P. tentacularis, Gaidropsarus mediterraneus, Merlangius merlangus euxinus, Gobius cobitis, G. niger, Neogobius melanostomus, Zosterisessor ophiocephalus, Symphodus cinereus, S. roissali, S. scina, S. tinca, Mullus barbatus ponticus, Serranus scriba, Sciaena umbra, Scorpaena porcus, Syngnathus abaster, S. variegates, S. typhle</i>
Сем. Tetrahymenidae		

Продолжение табл. 7.5

Table 7.5 (Contnd)

1	2	3
<i>Tetrahymena pyriformis</i> (Ehrenberg, 1830) Сем. Apostomatidae	Ю3, В, К	<i>Liza saliens</i>
<i>Terebrospira lenticularis</i> Debaisieux, 1960	Ю3	<i>Palaemon elegans</i>

* - обозначения см. в табл. 7.1

В заключение обзора фауны паразитических простейших крымского побережья необходимо отметить, что в последние три десятилетия целенаправленные исследования триходин, кокцидий и микроспориций черноморских гидробионтов паразитологи не проводили, что обусловило отсутствие современных данных о видовом составе и распространении этих паразитических организмов у берегов Крыма.

Моногенеи. Моногенетические сосальщики, паразитирующие у черноморских рыб в районе крымского побережья Черного

моря, представлены 35 видами, относящимися к 20 родам из 14 семейств [18, 33, 35 – 38, 87] (табл. 7.6). Наиболее богаты видами сем. Ancyurocephalidae и Gyrodactylidae (по 8 видов в каждом), а также Diplectanidae (4 вида). Шесть семейств (Calceostomatidae, Tetraonchoididae, Bothitrematidae, Hexabothriidae, Plectanocotylidae, Axinidae), что составляет почти 43 % от общего их количества у берегов Крыма, представлены всего одним видом каждое. Средний показатель уровня видового богатства семейств моногеней сравнительно невысок и составляет 2.50, родов – 1.75.

Таблица 7.6. Моногенеи, зарегистрированные у побережья Крыма

Table 7.6. Monogeneans species registered near Crimean coast of the Black Sea

Таксон	Распространение*	Хозяева
1	2	3
Сем. Ancyrocephalidae		
<i>Ligophorus acuminatus</i> Euzet et Suriano, 1977	Ю3	<i>Liza saliens</i>
<i>L. chabaudi</i> Euzet et Suriano, 1977	Ю3	<i>Liza haematothila</i> , <i>Mugil cephalus</i>
<i>L. euzeti</i> Dmitrieva et Gerasev, 1996	Ю3	<i>Liza saliens</i>
<i>L. kaohsianghsieni</i> (Gussev, 1962)	Ю3	<i>Liza aurata</i> , <i>L. haematothila</i>
<i>L. macrocolpos</i> Euzet et Suriano, 1977	Ю3	<i>Liza aurata</i>
<i>L. szidati</i> Euzet et Suriano, 1977	Ю3	<i>L. aurata</i>
<i>L. vanbenedenii</i> (Parona et Perugia, 1890)	Ю3, В	<i>Liza aurata</i> , <i>Mugil cephalus</i>
<i>Paradiplectanotrema trachuri</i> (Kovaleva, 1970)	Ю3	<i>Trachurus mediterraneus</i>
Сем. Diplectanidae		
<i>Diplectanum aculeatum</i> Parona et Perugia, 1889	Ю3, В	<i>Sciaena umbra</i> , <i>Umbrina cirrosa</i>
<i>D. similis</i> Bychowsky, 1957	Ю3, В	<i>S. umbra</i> , <i>U. cirrosa</i>
<i>Lamellodiscus elegans</i> Bychowsky, 1957	Ю3, В	<i>Diplodus annularis</i>
<i>L. fraternus</i> Bychowsky, 1957	Ю3, В	<i>D. annularis</i>

Продолжение табл. 7.6

Table 7.6 (Contnd)

1	2	3
Сем. Calceostomatidae		
<i>Calceostomella inerme</i> (Parona et Perugia, 1889)	Ю3, B	<i>Sciaena umbra</i> , <i>Umbrina cirrosa</i>
Сем. Monocotylidae		
<i>Calicotyle kröyeri</i> Diesing, 1850	Ю3	<i>Raja clavata</i>
Сем. Capsalidae		
<i>Capsala pelamydis</i> Taschenberg, 1878	B	<i>Sarda sarda</i>
<i>Nitzschia sturionis</i> (Abildgaard, 1794)	Ю3	<i>Acipenser stellatus</i> , <i>Acipenser sturio</i> , <i>A. güldenstadti colchicus</i> , <i>Huso huso</i>
Сем. Tetraonchoiidae		
<i>Tetraonchoides paradoxus</i> Bychowsky, 1951	Ю3	<i>Uranoscopus scaber</i>
Сем. Bothitrematidae		
<i>Bothitrema bothi</i> (MacCallum, 1913)	B	<i>Psetta maxima maeotica</i>
Сем. Gyrodactylidae		
<i>Gyrodactylus crenilabri</i> Zaika, 1966	Ю3	<i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. tinca</i>
<i>G. flesi</i> Malmberg, 1957	Ю3	<i>Gobius niger jozo</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Pomatomus saltatrix</i> , <i>Spicara flexuosa</i> , <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Raja clavata</i> , <i>Uranoscopus scaber</i>
<i>G. harengi</i> Malmberg, 1957	Ю3	<i>Sprattus sprattus phalericus</i>
<i>G. proterorhini</i> (Najdenova, 1966) Ergens, 1967	Ю3	<i>Gobius cobitis</i> , <i>G. niger</i> , <i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Proterorhinus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
<i>Gyrodactylus alviga</i> Dmitrieva et Gerasev, 2000	Ю3	<i>Atherina boyeri</i> , <i>Merlangius merlangus euxinus</i> , <i>Alosa pontica pontica</i> , <i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> , <i>Salmo trutta labrax</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>Pomatomus saltatrix</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Boops salpa</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Ophidion rochei</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Raja clavata</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Uranoscopus scaber</i> ,
<i>Gyrodactylus sphinx</i> Dmitrieva et Gerasev, 2000	Ю3	<i>Aidablennius spyinx</i>
<i>Polyclithrum mugilini</i> Rogers, 1967	Ю3	<i>Mugil cephalus</i>
<i>P. ponticum</i> Gerasev, Dmitrieva et Gaevskaya, 2002	Ю3	<i>M. cephalus</i>
Сем. Dicybothriidae		
<i>Dicybothrium armatum</i> Leuckart, 1835		<i>Acipenser guldenstadti colchicus</i> , <i>A. stellatus</i> , <i>A. sturio</i> , <i>Huso huso</i>
Сем. Hexabothriidae		
<i>Squanchocotyle squali</i> MacCallum, 1931	3	<i>Squalus acanthias</i>
Сем. Mazocraeidae		
<i>Mazocraes alosae</i> Hermann, 1782	Ю3	<i>Alosa caspia bulgarica</i> , <i>A. fallax nilotica</i> , <i>A. kessleri pontica</i> , <i>A. caspia tanaica</i> ,
<i>Pseudoantocotyle markewitschi</i> Nicolaeva et Pogorelzeva, 1965	Ю3, B	<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> , <i>Atherina boyeri pontica</i>

Продолжение табл. 7.6

Table 7.6 (Contnd)

1	2	3
<i>Kuhnia scombri</i> (Kuhn, 1829) Сем. Plectanocotylidae	В	<i>Scomber scombrus</i>
<i>Plectanocotyle gurnardi</i> (van Beneden et Hesse, 1863) Сем. Microcotylidae	ЮЗ, В	<i>Trigla lucerna</i>
<i>Microcotyle mugilis</i> Vogt, 1878	ЮЗ, В	<i>Liza aurata</i> , <i>L. haematothila</i> , <i>L. saliens</i> ,
<i>M. pomatomi</i> Goto, 1899 Сем. Axinidae	ЮЗ	<i>Mugil cephalus</i> <i>Pomatomus saltatrix</i>
<i>Axine belones</i> Abildgaard, 1794	ЮЗ, В	<i>Belone belone euxini</i>

* - обозначения см. в табл. 7.1

В составе фауны черноморских моногеней, паразитирующих на рыбах в районе крымского побережья, можно выделить несколько зоогеографических группировок [35].

Наиболее широко представлены моногенетические сосальщики, относящиеся к бореально-атлантическому (10 видов) и средиземноморскому (9) комплексам.

Средиземноморские иммигранты, принадлежащие к двум семействам – Аncyrocephalidae и Diplectanidae – проникли в Черное море вместе со своими хозяевами (ставридовыми, кефалевыми, горбылевыми и спаровыми), к которым они проявляют специфичность на уровне родов или семейства рыб.

Что касается бореально-атлантических видов, то большинство из них встречается не только в Средиземном море, но и в Атлантическом океане, вплоть до Ла-Манша. Два вида, принадлежащие к этой группировке (*Gyrodactylus harengi* и *G. flesi*), имеют разорванный ареал: помимо Черного моря, они зарегистрированы только в Балтийском и Белом морях, а *G. harengi*, к тому же, еще и у атлантического побережья Канады. Особенности гостальной специфичности этих двух видов моногеней, проявляемой ими в Черном, Белом и Балтийском морях, позволяют предположить проникновение их в Черное море из Балтийского

во время геологически недавнего подъема уровня вод Балтики в антропогене [35, 36]. Дальнейшее расширение ареала этих моногеней (распространение их в открытые воды Атлантического океана и в Средиземном море, где также обитают их хозяева), очевидно, было ограничено их повышенной соленостью [12].

Четыре вида черноморских моногеней (*Diplectanum aculeatum*, *Calceostomella inerme*, *Capsala pelamydis*, *Tetraonchoides paradoxus*) из четырех разных семейств, встречающиеся, помимо Средиземного моря, также в тропических водах Атлантического океана, входят в состав немногочисленной тропико-атлантической зоогеографической группировки.

Три вида моногеней-космополитов (*Kuhnia scombri*, *Microcotyle mugilis*, *M. pomatomi*) обладают исключительно широкой экологической пластичностью, позволяющей им паразитировать на родственных хозяевах. Так, *K. scombri* обнаружена у атлантической скумбрии по всей Северо-Восточной Атлантике вплоть до южных границ ареала этого хозяина, где она переходит на восточную скумбрию и встречается на ней в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах. Вместе с тем, несмотря на то, что скумбрия заходит в западную часть Балтийского моря, в Балтике этого вида нет,

что связано с исключительно низкой (15 %) соленостью ее вод, критической для этих гаулофильных моногеней [12].

Таким образом, данные о зоогеографическом распространении черноморских моногеней предоставляют еще одно свидетельство «медитерранизации» фауны Черного моря: более 70 % от общего количества видов этих паразитов встречается также и в Средиземном море [54].

Наибольший интерес, с точки зрения видового своеобразия черноморской фауны, представляет группа из 9 видов моногеней.

Два из них, *Gyrodactylus proterorchini* и *Diclybothrium armatum*, являются реликтами Древнеэвксинского моря, встречающимися также в Каспии. *D. armatum* – вид пресноводного происхождения – проник в древний Понто-Каспийский водоем из северных рек в одних из межледниковых периодов, вместе со своими хозяевами – осетровыми рыбами [100]. *G. proterorchini*, напротив, является аборигенным видом, как и его хозяева, представители сем. Gobiidae – черноморские реликты ихтиофауны океана Тетис [97].

Семь видов моногеней (*Ligophorus euzeti*, *Gyrodactylus alviga*, *G. crenilabri*, *G. sphinx*, *Polyclithrum mugilini*, *P. ponticum*, *Pseudoantocotyle markewitschi*) относятся к числу черноморских эндемиков [35]. Большая их часть входит в сем. Gyrodactylidae (это семейство содержит 71 % всех эндемичных видов черноморских моногеней), по одному виду черноморских эндемиков относятся к сем. Ancycrocephalidae и Mazocraeidae; сем. Diclybothriidae представлено единственным видом *Diclybothrium armatum* – реликтом Понто-Каспийского бассейна. Ареалы видов, представляющих прочие семейства черноморских моногеней, выходят за пределы Понто-Азова. Таким образом, фауна моногеней рыб Черного моря характеризуется умеренными (20 %) показателями эндемизма.

Поскольку 4 из перечисленных видов-эндемиков были описаны сравнительно недавно [31, 37, 38], нельзя исключить, что при тщательном переисследовании фауны моногеней Средиземного моря они будут обнаружены и в нем, а возможно, и в Атлантическом океане. По [35], весьма вероятно обнаружение в Средиземном море и двух видов рода *Polyclithrum* – *P. mugilini* и *P. ponticum*. Представители этого рода, специфичного к кефалевым рыбам, известны также из солоноватоводных озер Северной Америки; это обстоятельство заставляет усомниться в том, что род *Polyclithrum* имеет разорванный ареал, и его виды не встречаются на кефалях, обитающих в Средиземном море и Атлантическом океане.

В заключение следует отметить, что процесс формирования фауны паразитов, как и любой другой, непрерывен и может иметь весьма неожиданные результаты. Свидетельством тому является недавнее обогащение фауны черноморских моногеней видом, известным ранее только на Дальнем Востоке. Речь идет о *Ligophorus kaohsianghsieni*, занесенном в Черное море вместе с интродуцированной в этот водоем дальневосточной кефалью-пиленгасом [33]. Таким образом, интродукция пиленгаса значительно видоизменила ареал этой моногенеи, который стал разорванным двухчастным.

Трематоды. Таксоцен дигенетических сосальщиков, представленный у черноморского побережья Крыма, насчитывает 102 вида, относящихся к 75 родам из 30 семейств; кроме того, два семейства (Bunoderidae и Diplostomidae) представлены исключительно формами, определенными только до уровня семейства [22, 50 – 58, 87] (табл. 7.7). Таким образом, степень разнообразия как видов, так и надвидовых таксонов трематод наиболее высокая среди всех групп паразитов, отмеченных у крымского побережья Черного моря.

Таблица 7.7. Трематоды, отмеченные у черноморского побережья Крыма
Table 7.7. Trematode species registered near Crimean coasts of the Black Sea

Таксон	Распространение*	Хозяева
1	2	3
Fasciolida fam. gen. sp. Najdenova, 1974 met.	3	<i>Gobius cobitis</i>
Fasciolata gen. sp. met. Сем. Acanthostomidae	ЮЗ	<i>Aidablennius spxynx</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius tentacularis</i>
<i>Acanthostomum spiniceps</i> (Looss, 1896)	К	<i>Mullus barbatus ponticus</i>
<i>A. imbutiforme</i> (Molin, 1859)	3, ЮЗ, К	<i>Neogobius fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Syngnathus typhle</i>
<i>A. imbutiforme</i> met.	3, ЮЗ	<i>Atherina boyeri pontica</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Syngnathus typhle</i>
<i>Acanthostomum</i> sp.	3	<i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i>
<i>Acanthostomum</i> sp. met.	ЮЗ	<i>Diplodus annularis</i>
<i>Acanthostomum</i> sp. Najdenova, 1974 larvae	ЮЗ	<i>Gobius cobitis</i> , <i>G. niger jozo</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
Acanthostomatidae gen. sp. II Najdenova, 1974 met.	ЮЗ	<i>Proterorhinus marmoratus</i>
Acanthostomatidae gen. sp. met. Сем. Acanthocolpidae	ЮЗ	<i>Liza saliens</i>
<i>Stephanostomum bicoronatum</i> (Stosssich, 1883) Manter, 1940	ЮЗ, В	<i>Sciaena umbra</i> , <i>Uranoscopus scaber</i>
<i>S. bicoronatum</i> met.	ЮЗ, Ю, В, К	<i>Aidablennius sphinx**</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Gobius cobitis</i> , <i>G. niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Proterorhinus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Spicara flexuosa</i> , <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Solea nasuta</i> , <i>Syngnathus abaster</i> , <i>Trachinus draco</i>
<i>S. cesticillum</i> (Molin, 1858)	ЮЗ	<i>Lophius piscatorius</i>
<i>S. cesticillum</i> met.	В	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>
<i>S. pristis</i> (Deslongchamps, 1824) Looss, 1901	Ю, В	<i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>Merlangius merlangus euxinus</i>
<i>S. pristis</i> met.	ЮЗ, Ю, К	<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> , <i>Sprattus sprattus phalericus</i>
<i>S. minutum</i> (Looss, 1901)	ЮЗ, В	<i>Uranoscopus scaber</i>
<i>Stephanostomum</i> sp.	ЮЗ, В	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Trachinus draco</i> <i>Belone belone euxini</i> , <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> , <i>Spicara smaris</i> , <i>Engraulis encrasicolus maeoticus</i> , <i>Trachinus draco</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus</i> , <i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Scophthalmus rhombus</i> ,
Сем. Bunocotylidae <i>Anahemiurus trachuri</i> Kuraschvili, 1958	Ю	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>

Продолжение табл. 7.7
Table 7.7 (Contnd)

1	2	3
<i>Aphanurus stossichi</i> (Monticelli, 1891) Looss, 1907 <i>A. stossichi</i> met. <i>Saturnius papernai</i> Overstreet, 1977 <i>S. mugilis</i> (Yamaguti, 1970) Overstreet, 1977	B, K Ю3 Ю3, K Ю3, K	<i>Mugil cephalus</i> , <i>Engraulis encrasicholus ponticus</i> , <i>Alosa kessleri pontica</i> , <i>Neogobius platyrostris</i> <i>Acartia clausi</i> <i>Liza aurata</i> , <i>Mugil soiyu</i> <i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i>
Сем. Didymozoidae		
<i>Nematobothrium scombri</i> (Taschenberg, 1879) <i>Nematobothrium</i> sp. <i>Nematobothrium</i> sp. met. <i>Unitubulotestis pelamydis</i> (Taschenberg, 1879)	Ю3 Ю3 Ю3 Ю3, B	<i>Scomber scombrus</i> <i>Symphodus tinca</i> <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> <i>Sarda sarda</i>
Сем. Hemiuridae		
<i>Hemiurus appendiculatus</i> (Rud., 1802) Looss, 1899 <i>H. ocreatus</i> (Rud., 1802) Looss, 1899 <i>H. communis</i> Odhner, 1905	3, Ю3, K Ю3, K 3	<i>Alosa kessleri pontica</i> , <i>Spicara smaris</i> , <i>Sciaena umbra</i> <i>Pomatomus saltatrix</i> , <i>Ophidion rochei</i> <i>Engraulis encrasicholus ponticus</i> <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Arnoglossus kessleri</i> , <i>Ophidion rochei</i> , <i>Gobius cobitis</i> , <i>Proterorochinus mar-</i> <i>moratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Psetta maxima</i> <i>maeotica</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Serranus scriba</i> , <i>Sciaena</i> <i>umbra</i> , <i>Trachinus draco</i>
<i>Lecithochirium musculus</i> (Looss, 1907) Nasir & Diaz, 1971	3, Ю3, B, K	<i>Acipenser stellatus</i> <i>Gobius cobitis</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> <i>Gobius niger jozo</i> <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> <i>Scomber scombrus</i> <i>Gymnammodytes cicerellus</i> <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> <i>Engraulis encrasicholus ponticus</i> <i>Engraulis encrasicholus ponticus</i> , <i>Gobius niger</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> <i>Engraulis encrasicholus ponticus</i> , <i>Trachurus mediter-</i> <i>raneus ponticus</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i>
<i>L. rufoviride</i> (Rud., 1819) Luhe, 1901 <i>L. floridense</i> (Manter, 1934) Crowcroft, 1946 <i>L. branchialis</i> (Stunkard et Nigrelli, 1934) Manter, 1934 <i>Lecithochirium</i> sp. larvae <i>Lecithocladium excisum</i> (Rud., 1819) Luhe, 1901 <i>L. excisum</i> met. <i>Ectenurus lepidus</i> Looss, 1907 <i>Synaphobothrium caudiporum</i> (Rud., 1819) Linstow, 1904 <i>Lecithochiriidae</i> gen. sp. juv. <i>Lecithochiriidae</i> gen. sp. met. <i>Hemiuridae</i> gen. sp. <i>Hemiuridae</i> gen. sp. juv.	Ю3 3, Ю3, B Ю3 Ю3 3, Ю3, K B Ю3, Ю, B, K Ю3 Ю3 Ю3 Ю3, B	<i>Acipenser stellatus</i> <i>Gobius cobitis</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> <i>Gobius niger jozo</i> <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> <i>Scomber scombrus</i> <i>Gymnammodytes cicerellus</i> <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> <i>Engraulis encrasicholus ponticus</i> <i>Engraulis encrasicholus ponticus</i> , <i>Gobius niger</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> <i>Engraulis encrasicholus ponticus</i> , <i>Trachurus mediter-</i> <i>raneus ponticus</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i>
Сем. Faustulidae		
<i>Bacciger bacciger</i> (Rud., 1802) <i>B. bacciger</i> – партениты <i>B. minutus</i> Gaevskaja et Najdenova, 1996 <i>Pseudobacciger harengulae</i> (Yamaguti, 1938) Nahhas & Cable, 1964	Ю3, Ю, B, K Ю3 B Ю3	<i>Atherina boyeri bonapartei</i> , <i>A. boyeri pontica</i> , <i>A. hepsetus</i> , <i>Alosa kessleri pontica</i> , <i>Mullus barbatus</i> <i>ponticus</i> , <i>Gobius niger jozo</i> <i>Chamelea gallina</i> <i>Engraulis encrasicholus ponticus</i> <i>Sardinella aurita</i>

Продолжение табл. 7.7
Table 7.7 (Contnd)

1	2	3
<i>Monascus filiformis</i> (Rud., 1819) Looss, 1907	Ю3, В	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>
<i>Pronoprymna ventricosa</i> (Rud., 1891) Poche, 1926	3, В, К	<i>Alosa caspia nordmanni</i> , <i>A. kessleri pontica</i> , <i>Atherina boyeri pontica</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Neogobius fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Proterorhinus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Symphodus roissali</i> , <i>Sciaena umbra</i>
<i>P. petrowi</i> (Layman, 1930)	3, Ю3	<i>Atherina boyeri pontica</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Neogobius fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Proterorhinus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> ,
<i>Proctoeces maculatus</i> (Looss, 1901) Odhner, 1911	3, Ю3, В	<i>Lipophrys pavo</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Solea nasuta</i>
<i>P. maculatus</i> met.	3	<i>Rissoa splendida</i> , <i>Tricolia pulla</i> , <i>Mytilus galloprovincialis</i> , <i>Nereis diversicolor</i> , <i>N. succinea</i>
<i>P. maculatus</i> – партениты	3	<i>Mytilus galloprovincialis</i>
<i>Stringotrema divergens</i> (Rud., 1809) Odhner, 1911	Ю, В	<i>Parablennius sanguinolentus</i>
<i>Tergestia laticollis</i> (Rud., 1819)	Ю3, Ю, В	<i>Trachurus trachurus</i>
<i>Theledera skrjabini</i> (Koval, Zarichkova, 1964)	Ю3, В	<i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>S. tinca</i>
Fellodistomidae gen. sp. Najdenova, 1970 met.	3, Ю3, В	<i>Gobius cobitis</i> , <i>G. niger</i> , <i>Neogobius cephalargoides</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. platyrostris</i> , <i>Proterorhinus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
Сем. Cryptogonimidae		
<i>Anisocoelium capitellatum</i> (Rud., 1819) Luhe, 1900	Ю3, В	<i>Uranoscopus scaber</i>
<i>A. capitellatum</i> met.	Ю3	<i>Gobius niger jozo</i>
<i>Anisocladium gracilis</i> (Looss, 1901)	Ю3, В	<i>Uranoscopus scaber</i>
<i>A. fallax</i> (Rud., 1819) Looss, 1901	Ю3, В	<i>Uranoscopus scaber</i>
<i>Aphallus tubarium</i> (Rud., 1819) Poche, 1926	Ю3	<i>Syngnathus typhle</i>
<i>Metadena pauli</i> (Vlassenko, 1931)	Ю3, В, К	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Symphodus tinca</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Umbrina cirrosa</i>
<i>M. pauli</i> met.	Ю3, В	<i>Aidablennius sphinx</i> , <i>Coryphoblennius galerita</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. scina</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Solea nasuta</i>
Сем. Heterophyidae		
<i>Aphalloides coelomicola</i> Dollfus, Chaubad et Golvan, 1957	3	<i>Pomatoschistus microps leopardinus</i>
<i>Ciureana cryptocotyloides</i> Issaicchikov, 1923 met.	3	<i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
<i>Cryptocotyle concavum</i> (Creplin, 1825) met.	3, Ю3	<i>Atherina boyeri pontica</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. platyrostris</i> , <i>Proterorhinus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. tinca</i>
<i>C. lingua</i> (Creplin, 1825) met.	3	<i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i>

Продолжение табл. 7.7
Table 7.7 (Contnd)

1	2	3
<i>Pygidiopsis genata</i> Looss, 1907 met. Сем. Lecithasteridae	Ю3	<i>Lipophrys pavo</i> , <i>Platichthys flesus luscis</i>
<i>Aponurus lagunculus</i> Looss, 1907	Ю3	<i>Belone belone euxini</i> <i>Mesogobius batrachocephalus</i> ,
<i>A. tschugunovi</i> Issaitchikov, 1927	Ю3, В, К	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Sciaena umbra</i>
<i>Lecithaster confusus</i> Odhner, 1905 Сем. Opecoelidae	Ю3, К	<i>Alosa caspia tanaica</i> , <i>A. kessleri pontica</i>
<i>Apopodocotyle atherinae</i> (Nicoll, 1914) Pritchard, 1966	В, К	<i>Atherina boyeri pontica</i>
<i>Cainocreadium labracis</i> (Dujardin, 1876)	Ю	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Scorpaena porcus</i>
<i>C. flesi</i> Korniychuk et Gaevskaya, 2000	Ю3	<i>Platichthys flesus luscus</i>
<i>Cainocreadium</i> sp.	Ю3	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>Gaevskajatrema perezii</i> (Mathias, 1926) Gibson & Bray, 1982	Ю3, Ю, В	<i>Gobius cobitis</i> , <i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Scorpaena porcus</i> <i>Aidablennius sphinx</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i> , <i>Lepadogaster candollei</i> , <i>Labrus viridis</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. griseus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. scina</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> , <i>Trachinus draco</i> , <i>Gobius cobitis</i> , <i>G. niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius cephalargoides</i> , <i>N. euricephalus</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. platyrostris</i> , <i>N. ratan ratan</i> , <i>Proterorhynchus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Solea nasuta</i> , <i>Tripterygion tripteronotus</i> <i>Palaemon elegans</i> , <i>P. adspersus</i> <i>Gibbula adriatica</i>
<i>Helicometra fasciata</i> Rud., 1819	3, Ю3, Ю, В	<i>Gobius cobitis</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i> <i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>Symphodus tinca</i> , <i>Scorpaena porcus</i> <i>Diplodus annularis</i> <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. tinca</i> , <i>S. roissali</i> , <i>Trachurus trachurus</i> <i>Diplodus annularis</i> <i>Symphodus tinca</i> <i>Diplodus puntazzo</i> <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Aidablennius sanguinolentus</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i>
<i>H. fasciata</i> met.	Ю3	
<i>H. fasciata</i> – партениты	Ю3	
<i>H. pulchella</i> (Rud., 1819) Odhner, 1902	3, Ю3, Ю	
<i>Macvicaria alacris</i> (Looss, 1901) Gibson, Bray, 1982	Ю3, Ю, В	
<i>Plagioporus dogieli</i> Pogorelzeva, 1952	Ю3, Ю, В	
<i>P. trachuri</i> Pogorelzeva, 1954	Ю3, Ю, В	
<i>P. neopercius</i>	Ю	
<i>Plagioporus</i> sp. I Pogorelzeva, 1952	В	
<i>Peracreadium gibsoni</i> Korniychuk & Gaevskaya, 2001	Ю3	
Opecoelidae gen. sp. met.	Ю3, Ю	
Сем. Deroegenidae		
<i>Arnola microcirrus</i> (Vlasenko, 1931) Stand, 1942	Ю3, В	<i>Diplodus annularis</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i>
<i>Derogenes varicus</i> (Muller, 1784) Looss, 1901	Ю3	<i>Serranus scriba</i> , <i>Solea nasuta</i>
<i>Derogenoides ovacutus</i> Nicoll, 1913	Крым	<i>Trachinus draco</i>
<i>D. sargi</i> Pogorelzeva, 1954	Ю3	<i>Diplodus annularis</i>

Продолжение табл. 7.7
Table 7.7 (Contnd)

1	2	3
<i>Monorchis monorchis</i> (Stossich, 1890) Looss, 1902	3, Ю3, Ю, В, К	<i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i> , <i>Spicara smarar</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Lepadogaster candollei</i> , <i>Symphodus tinca</i>
<i>Paratimonia gobii</i> Prevot et Bartoli, 1968 forme <i>pontica</i>	Ю3	<i>Pomatoschistus microps leopardinus</i>
<i>Proctotrema bacilliovatum</i> Odhner, 1911	3, Ю3, Ю, В, К	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Scorpaena porcus</i>
Monorchidae gen. sp. Luschina, 1985 met.	Ю3	<i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i>
Сем. Deropristidae		
<i>Deropristis hispida</i> (Rud., 1819)	Ю3, В	<i>Acipenser stellatus</i>
Сем. Zoogonidae		
<i>Diptherostomum brusinae</i> (Stossich, 1889) Stossich, 1904	Ю3, В	<i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius tentacularis</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Gobius niger</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
<i>D. brusinae</i> – партениты	Ю3	<i>Nana donovani</i> , <i>Tritia reticulata</i>
<i>D. brusinae</i> met.	Ю3	<i>Branchiostoma lanceolatum</i>
Сем. Allocreadiidae		
<i>Skrjabinopsolus semiarmatus</i> (Molin, 1858)	3, Ю3	<i>Acipenser guldenstadti colchicus</i> , <i>A. stellatus</i> , <i>Huso huso</i>
Сем. Lepocreadiidae		
<i>Lepidapedon cambrensis</i> Srivastava, 1966	Ю3	<i>Diplodus annularis</i>
<i>Lepocreadium floridanus</i> Sogandares-Bernal et Hutton, 1959	3, Ю3, Ю, В	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>
<i>Lepocreadium</i> sp.	В	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>
<i>Prodistomum polonii</i> (Molin, 1859)	3, Ю3, В, К	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> , <i>Spicara smarar</i> , <i>Engraulis encrasicolus ponticus</i>
<i>P. polonii</i> met.	Ю3	<i>Carcinus mediterraneus</i>
<i>Opechona bacillaris</i> (Molin, 1859)	3, Ю3, К	<i>Scomber scombrus</i>
Сем. Azygiidae		
<i>Otodistomum veliporum</i> (Creplin, 1837) Stafford, 1904	Ю3, Ю	<i>Raja clavata</i>
Сем. Gorgoderidae		
<i>Petalodistomum yorkei</i> (Nagaty, 1930)	3, Ю3	<i>Dasyatis pastinaca</i>
<i>Phyllodistomum acceptum</i> Looss, 1901	Ю3, В	<i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Sparus aurata</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i>
<i>P. unicum</i> Odhner, 1902	В	<i>Serranus scriba</i>
<i>P. crenilabri</i> Dolgikch & Najdenova, 1968	Ю3	<i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>S. tinca</i>
Сем. Bucephalidae		
<i>Bucephalus marinum</i> Vlasenko, 1931	Ю3, В	<i>Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>B. marinum</i> met.	Ю3, Ю, В	<i>Aidablennius sphinx</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i> , <i>P. zvonimiri</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Ctenolabris rupestris</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Solea nasuta</i>
<i>B. marinum</i> – партениты	Ю3	<i>Mytilaster lineatus</i>
<i>Bucephalus</i> sp. met.	Ю3	<i>Symphodus ocellatus</i>
<i>Prosorhynchoides gracilescens</i> (Rud., 1819)	Ю3, Ю, В	<i>Sarda sarda</i> , <i>Lophius piscatorius</i>
<i>P. gracilescens</i> met.	Ю3	<i>Belone belone euxini</i> , <i>Merlangius merlangus euxini</i>
<i>Rhipidocotyle illense</i> (Ziegler, 1883) met.	Ю3	<i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. ocellatus</i>

Продолжение табл. 7.7
Table 7.7 (Contnd)

1	2	3
<i>S. tensus</i> Looss, 1902	3, IO3, B, K	<i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>M. soiyu</i>
<i>Wlassenkotrema longicollum</i> (Vlasenko, 1931) Skrjabin, 1956 Сем. Haploplanchnidae	IO3, B, K	<i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i>
<i>Schikhobalotrema sparisoma</i> (Manter, 1937) Skrjabin et Guschanskaja, 1955	3, IO3	<i>Liza aurata</i> , <i>Mugil cephalus</i>
<i>Haploplanchnus pachysomus</i> (Eysenhardt, 1829) Looss, 1902 Сем. Galactosomatidae	IO3, B, K	<i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i>
<i>Galactosomum lacteum</i> (Jagerskiöld, 1896) met.	3, IO3, IO, B, K	<i>Aidablennius sphinx</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i> , <i>Trachurus mediterraneus ponticus</i> , <i>Gobius bucchichi</i> , <i>G. cobitis</i> , <i>G. niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius cephalargoides</i> , <i>N. fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. platyrostris</i> , <i>N. ratan ratan</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. griseus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Uranoscopus scaber</i> , <i>Spicara flexuosa</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Chromis chromis</i> , <i>Trachinus draco</i> , <i>Tripterygion tripteronotus</i>
<i>G. phalacrocoracis</i> Yamaguti, 1939 met.	3, IO3, B	<i>Parablennius tentacularis</i> , <i>Gobius cobitis</i> , <i>Neogobius platyrostris</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Solea nasuta</i>
<i>Galactosomum</i> sp. met.	IO3, B	<i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Symphodus tinca</i>
<i>Knipowitchetrema nicolai</i> Issaitchikov, 1927 met. Сем. Strigeidae	IO3, B	<i>Belone belone euxini</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>Cardiocephaloides longicollis</i> (Rud., 1819) Dubois, 1892 met.	3, IO3, IO, B, K	<i>Aidablennius sphinx</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i> , <i>Spicara flexuosa</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Gobius bucchichi</i> , <i>G. cobitis</i> , <i>G. niger jozo</i> , <i>G. ophiocephalus</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>N. ratan ratan</i> , <i>Ctenolabris rupestris</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Umbrina cirrosa</i> , <i>Solea nasuta</i> , <i>Tripterygion tripteronotus</i> , <i>Uranoscopus scaber</i>
Strigeidae gen. sp. met.	IO3	<i>Liza saliens</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Uranoscopus scaber</i>
Strigeidae gen. sp. Najdenova, 1970 met. Сем. Microphallidae	IO3	<i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus</i> , <i>Neogobius cephalargoides</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>Proterorhynchus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
<i>Gynaecotyle longiintestina</i> Leonov, 1958 met.	IO3, B	<i>Carcinus mediterraneus</i> , <i>Macropipus holsatus</i>
<i>Maritrema subdolum</i> Jägerskiöld, 1909 met.	3, IO3	<i>Gammarus aequicauda</i> , <i>G. insensibilis</i> , <i>G. subtypicus</i> , <i>Idotea baltica basteri</i> , <i>Orchestia gammarella</i>
<i>Microphallus claviformis</i> (Brandes, 1888) met.	3	<i>Idotea baltica basteri</i>
<i>M. papillorobustus</i> (Rankin, 1940) met.	3, IO3	<i>Gammarus aequicauda</i> , <i>G. subtypicus</i>
<i>M. hoffmani</i> met.	3, IO3	<i>Gammarus aequicauda</i> , <i>G. insensibilis</i> , <i>G. subtypicus</i>
<i>Levinseniella bucephalae</i> Yamaguti, 1935) met.	3, IO3	<i>Gammarus aequicauda</i> , <i>G. subtypicus</i> , <i>Orchestia gammarella</i>

Продолжение табл. 7.7
Table 7.7 (Contnd)

1	2	3
<i>Parvatrema duboisi</i> Bartoli, 1974 met. Сем. Echinostomidae	3, ЮЗ, В, К	<i>Mytilus galloprovincialis</i>
<i>Echinostoma sudanense</i> met. Сем. Campulidae	3	<i>Mytilus galloprovincialis</i>
<i>Campula palliata</i> (Looss, 1885) Looss, 1901 <i>Synthesium tursionis</i> (Marchi, 1872) Сем. Pholeteridae	Крым Крым	<i>Delphinus delphis</i> <i>Delphinus delphis</i> , <i>Tursiops truncatus</i>
<i>Pholeter gastrophylus</i> (Kossack, 1911) Odhner, 1914 Сем. Brauninidae	Крым	<i>Delphinus delphis</i> , <i>Phocaena phocaena</i> , <i>Tursiops truncatus</i>
<i>Braunia cordiformis</i> Wolf, 1903 Сем. Bunoderidae	Крым	<i>Tursiops truncatus</i>
Bunoderidae gen. sp. met. Сем. Diplostomidae	3	<i>Symphodus cinereus</i>
Diplostomidae gen. sp. met.	ЮЗ	<i>Aidablennius sphynx</i>

* - обозначения см. в табл.7.1; ** - подчеркнуты хозяева, у которых данный вид трематод указывается впервые

Средний показатель уровня видового богатства семейств трематод составляет 3.40; уровень богатства родов существенно ниже (1.36). Ведущими семействами являются четыре: Оресоелидае, в составе которого насчитывается 11 видов из 7 родов; Немииуридае, представленное у крымских берегов Черного моря 10 видами из 5 родов; а также Феллодистомиде (8 видов из 7 родов) и Микрофаллидае (6 видов из 4 родов). Десять семейств трематод (что составляет примерно 1/10 от общего их количества) представлены одним видом каждое.

Абсолютное большинство трематод в этом районе – типично морские виды, что обусловлено отсутствием здесь сколько-нибудь значительного речного стока, определяющего состав фауны моллюсков – обязательных первых промежуточных хозяев трематод. Из числа трематод, метацеркарии которых найдены у черноморских рыб, к пресноводным формам можно отнести только два вида – *Rhipidocotyle illense* и *Pygidiopsis genata*, а также личинок не

определенных до вида диплостоматидных трематод от собачки-сфинкс.

Среди почти ста видов трематод, жизненные циклы которых реализуются в прибрежной зоне Крыма, 30 видов из 12 семейств зарегистрированы у обитателей этой области моря на стадии метацеркарии. Из их числа трематоды 20 видов, относящихся к 7 семействам, заканчивают развитие в околородных птицах, 10 видов из 5 семейств – в черноморских рыбах.

У рыб черноморского побережья Крыма насчитывается 90 видов этих гельминтов, объединенных в 65 родов и 24 семейства (из них метацеркарии представлены 19 видами из 13 родов 8 семейств). Млекопитающие (дельфины) являются хозяевами 4 видов трематод, принадлежащих к 4 родам из 3 семейств. Особо внимания заслуживает находка метацеркарий зоогонидных трематод *Diptherostomum brusinae* у низших хордовых (ланцетника *Branchiostoma lanceolatum*), обитающих в прибрежной зоне Крыма [42]. От ракообразных

этой области моря известны метацеркарии 8 видов трематод из 6 родов 4 семейств. Черноморские моллюски известны как хозяева метацеркарий 3 видов трематод из 3 семейств, а также партеногенетических поколений трематод из 11 семейств, партенит одного вида, определенного до надсемейства, и 2-х – до отряда. Следует отметить, что среди всего многообразия форм спороцист и редий трематод, найденных в черноморских моллюсках, до вида определены партениты и церкарии только четырех видов: *Bucephalus marinum*, *Diphterostomum brusinae*, *Helicometra fasciata*, *Proctoeces maculatus*. Прочим присвоены, в соответствии с общепринятыми в паразитологии правилами, условные видовые названия [39, 99]. Такое положение дел обусловлено, прежде всего, трудностью экспериментальной расшифровки жизненных циклов морских трематод, что отмечается многими исследователями. По современным данным, 14 семейств трематод представлено исключительно мариатами², 5 – метацеркариями.

Трематод прибрежной зоны Крыма можно подразделить на несколько зоогеографических групп.

Узколокальных (эндемичных) черноморских трематод насчитывается 13 видов (*Theledera skrjabini*, *Aponurus tschugunovi*, *Cainocreadium flesi*, *Plagioporus dogieli*, *P. trachuri*, *Peracreadium gibsoni*, *Arnola microcirrus*, *Derogenoides sargi*, *Magnibursatus skrjabini*, *Phyllodistomum crenilabri*, *Bucephalus marinum*, *Wlassenkotrema longicollum*, *Knipowitchetrema nicolai*) и 1 подвидом (*Paratimonia gobii pontica*). Эндемики составляют сравнительно небольшую (15 %) долю от общего

² Без учета не определенных до вида метацеркарий рода *Nematobothrium*, паразитирующих в 10 видах рыб крымского побережья: это исключило бы из списка таких семейств Didymozoidae.

числа видов трематод. В этой связи отметим также, что находки двух эндемичных видов – *D. sargi* и *P. gibsoni* – однократны, что позволяет предположить низкую их численность. Трематода *Ciureana cryptocotyloides* относится к числу видов, эндемичных для Понто-Азовского бассейна.

Черноморские эндемики довольно равномерно распределены по 10 семействам: по одному эндемичному виду трематод (в составе сем. Monorchiiidae имеется эндемичный подвид – *Paratimonia gobii pontica*) зарегистрировано в 8 из них; в то же время, сем. Opereoelidae содержит 4 вида-эндемика (36 % от числа видов в нем), сем. Derogenidae – 3 (соответственно 60 %).

26 видов трематод, зарегистрированных у черноморского побережья Крыма, проникли сюда из Средиземного моря. В частности, исключительно средиземноморскими видами представлены сем. Cryptogonimidae и Gymnophallidae. 11 видов трематод, отмеченных у крымского побережья Черного моря, зарегистрированы также в Средиземном море и Атлантике (в частности, только такими видами представлены сем. Deropristidae, Zoogonidae и Brauninidae). В целом, средиземноморские и средиземноморско-атлантические виды составляют «ядро» (почти 40 %) трематодофауны черноморского побережья Крыма. 17 видов трематод известны, помимо Черного моря, из различных районов Атлантического океана, а 31 вид этих гельминтов имеет еще более широкое географическое распространение. Вид *Petalodistomum yorkei* зарегистрирован, помимо Черного моря, только в Индийском океане.

К приведенному в табл. 7.7 видовому составу трематод необходимо сделать некоторые пояснения.

Так, сомнительна находка [63] у берегов Крыма трематоды *Anahemiurus trachuri*,

поскольку имеющееся ее описание не согласуется с диагнозом рода *Anahemiurus*; кроме того, данное сообщение не сопровождается рисунком этого гельминта. Вызывает определенные сомнения и правильность определения вида *Cainocreadium labracis* от морского ерша [63] (в доступной литературе эта находка не описана, рисунок также отсутствует). В Средиземном море обычными дефинитивными хозяевами *C. labracis* являются представители сем. Moronidae и Sparidae, известна также однократная находка этой трематоды в средиземноморской камбале *Platichthys flesus* (Pleuronectidae). Черноморские представители рода *Cainocreadium*, паразитирующие у глоссы *Platichthys flesus luscus*, выделены в отдельный вид – *C. flesi* [56]; систематическое положение трематод этого рода от черноморского морского налима (Gadidae) пока что остается неясным. Тем не менее, представители сем. Scorpaenidae, к которому относится морской ерш, никогда не были зарегистрированы в качестве хозяев трематод рода *Cainocreadium*.

Близкородственные виды опецелидных трематод, *Plagioporus dogieli* и *P. neopercius*, отмечены у одного и того же хозяина – морского карася. Не исключено, что в данном случае речь идет об одном и том же виде трематод, однако затруднительно определить, о каком именно, поскольку детальное описание черноморской находки *P. neopercius* в доступной литературе отсутствует. Кроме того, морфологические особенности обнаруженных в Черном море марит *P. dogieli* (см. [87]) не позволяют отнести их к роду *Plagioporus*, в связи с чем этот вид признан, до исследования материала из типового района, *sp. inquirenda* [28].

К числу сомнительных относится, возможно, также однократная находка у ската морского кота трематоды *Petalodistomum yorkei* [93], ранее известной только из Индийского океана.

Трематоды *Lepocreadium retrusum*, зарегистрированные у черноморской ставриды [87], в результате детального их изучения [29] были определены как *Lepocreadium floridanus*. Тем не менее, последующие систематические ревизии дают основания полагать, что на самом деле этот вид является *Prodistomum polonii* или же *Opechona bacillaris*, однако до завершения начатых нами соответствующих исследований этот вопрос остается открытым.

Вероятно, неверно и определение метацеркарий от черноморских зеленушек из района Севастополя как *Rhipidocotyle illense*. Эта трематода относится к типично пресноводным формам, ее первыми промежуточными хозяевами служат пресноводные моллюски – беззубки рода *Anodonta*, нехарактерные для указанного района.

В завершение необходимо отметить, что среди трематод, отмеченных у черноморского побережья Крыма, немногим менее ¼ составляют неопределенные до вида формы (табл. 7.7). При условии завершения этой работы (т.е. видового определения этих форм) к списку таксонов трематод прибрежной зоны Крыма можно будет с полным основанием добавить, по крайней мере, 2 семейства. Более половины из числа не определенных до вида трематод составляют личиночные формы (метацеркарии). Их видовая идентификация особенно важна, поскольку в результате могут быть получены данные об особенностях жизненных циклов трематод у побережья Крыма. Важность этой задачи очевидна, если упомянуть о том, что к настоящему моменту полностью расшифрованы жизненные циклы всего лишь ~3% видов черноморских трематод.

Таким образом, будущие паразитологические исследования черноморских гидробионтов могут значительно изменить как видовой, так и таксономический состав трематод, известных у крымских берегов.

Нечленистые ленточные черви. Эта группа гельминтов представлена у берегов Крыма единственным видом – *Amphilina foliaceae* (Rud., 1819), который был отмечен у выловленной в районе Севастополя севрюги *Acipenser stellatus* [87]. Помимо Черного моря, этот вид известен также из Каспийского моря, озера Байкал и рек Сибири [100].

Цестоды. Гидробионты, населяющие прибрежную зону черноморского побережья Крыма, являются хозяевами цестод 25 видов (личинок и половозрелых форм), относящихся

к 17 родам из 11 семейств [59, 87, 94]. Кроме того, у 17 видов рыб и краба *Clibanarius erythropius*, также обитающих в этой области моря, зарегистрированы личинки тетрафилидных цестод, объединяемые в сборную группу под условным названием *Scolex pleuronectis* (табл. 7.8). К этому списку могут быть позднее добавлены, как минимум, 4 рода и 1 семейство (Proteocephalidae), представленные не определенными до вида личиночными формами, не учитываемыми в настоящем анализе.

Таблица 7.8. Цестоды, отмеченные у черноморского побережья Крыма
Table 7.8. Cestodes species registered along Crimean coast of the Black Sea

Таксон	Распространение*	Хозяева
1	2	3
Сем. Caryophyllaeidae		
<i>Khawia rossittensis</i> Szidat, 1937	3	<i>Pomatoschistus microps leopardinus</i>
Сем. Bothriocephalidae		
<i>Bothriocephalus atherinae</i> Tschernyschenko, 1949	В	<i>Atherina mochon pontica</i>
<i>B. gregarius</i> Renaud, Cabrion et Romestand, 1984	ЮЗ	<i>Psetta maxima maeotica</i>
<i>B. scorpii</i> (Müller, 1779)	ЮЗ, Ю, В, К	<i>Scorpaena porcus</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Pomatoschistus microps leopardinus</i>
Сем. Echinobothriidae		
<i>Echinobothrium typus</i> Beneden, 1849	В, 3, ЮЗ	хрящевые рыбы
Сем. Tentaculariidae		
<i>Nybelinia lingualis</i> (Cuvier, 1817) larvae	В	<i>Sarda sarda</i>
<i>Tentacularia</i> sp. larvae	ЮЗ, В	ряд видов костистых рыб <i>Merlangius merlangus euxini</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i> , <i>Solea nasuta</i> , <i>Trigla lucerna</i>
<i>Tetrarhynchobothrium</i> sp. larvae	ЮЗ	
Сем. Hepatoxylidae		
<i>Hepatoxylon trichiuri</i> (Holten, 1802) larvae	В	<i>Trachinus draco</i>
Сем. Eutetrarhynchidae		
<i>Christianella minuta</i> (van Beneden, 1849)	ЮЗ, Ю, В, К	<i>Raja clavata</i> , <i>Dasyatis pastinaca</i> , <i>Squalus acanthias</i>
<i>Ch. minuta</i> larvae	ЮЗ, В	<i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Ophidion rochei</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Solea nasuta</i> , <i>Pilumnus hirtellus</i>

Продолжение табл. 7.8

Table 7.8 (Contnd)

1	2	3
<i>Progrillotia louiseuzeti</i> Dollfus, 1969	ЮЗ	<i>Dasyatis pastinaca</i> , <i>Raja clavata</i>
<i>Eutetrarchynchus</i> sp. larvae	ЮЗ, Ю	<i>Belone belone euxini</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Scomber scombrus</i> , <i>Solea nasuta</i> , <i>Trigla lucerna</i> , <i>Trachinus draco</i>
Сем. Lacistorhynchidae		
<i>Grillotia erinaceus</i> (Beneden, 1858)	ЮЗ, В	<i>Raja clavata</i> , <i>Dasyatis pastinaca</i>
<i>Grillotia</i> sp. (<i>erinaceus</i> ?) Najdenova, 1974 larvae	ЮЗ	<i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> <i>batrachocephalus</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Pro-</i> <i>terorichinus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor ophio-</i> <i>cephalus</i>
Сем. Phyllobothriidae		
<i>Phyllobothrium gracilis</i> Wedl, 1855	ЮЗ, В, Ю, К	<i>Raja clavata</i> , <i>Dasyatis pastinaca</i>
<i>Ph. lactuca</i> van Beneden, 1850	3, ЮЗ, В, Ю, К	<i>Raja clavata</i> , <i>Scorpaena porcus</i>
<i>Phyllobothrium</i> sp. larvae	3	<i>Pomatoschistus microps leopardinus</i>
<i>Anthobothrium auriculatum</i> (Rud., 1819)	3, ЮЗ, Ю, В,	хрящевые рыбы
<i>A. cornucopia</i> (Rud, 1819)	3, ЮЗ, Ю, В, К	<i>Dasyatis pastinaca</i>
<i>Rhinebothrium minimum</i> (van Beneden, 1850)	ЮЗ,	хрящевые рыбы
<i>Echeneibothrium variabile</i> van Beneden, 1850	ЮЗ, В	хрящевые рыбы
<i>Echeneibothrium</i> sp. larvae	В	<i>Pomatoschistus microps leopardinus</i>
Сем. Oncobothriidae		
<i>Acanthobothrium coronatum</i> (Rud., 1819)	3, ЮЗ, Ю, В	<i>Raja clavata</i>
<i>A. dujardini</i> van Beneden, 1850	3, ЮЗ, Ю, В	<i>Raja clavata</i>
<i>A. ponticum</i> Borcea, 1934	3, ЮЗ, В	хрящевые рыбы
<i>Acanthobothrium</i> sp. larvae	3, ЮЗ, В	хрящевые рыбы
Сем. Trioculariidae		
<i>Trilocularia gracilis</i> Olsson, 1869	3, ЮЗ, В	хрящевые рыбы
Сем. Proteocephalidae		
<i>Proteocephalus</i> sp. larvae	3	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
Сем. Diphyllbothriidae		
<i>Diphyllbothrium stemmacephalum</i> Cobbold, 1858	Крым	<i>Delphinus delphinus</i> , <i>Phocaena phocaena</i> , <i>Thur-</i> <i>siops truncatus</i>
<i>D. latum</i>	Крым	<i>Phocaena phocaena</i> ,
<i>D. ponticum</i> Delamure, 1971	Крым	<i>Phocaena phocaena</i>
Отр. Tetrphyllidea		
<i>Scolex pleuronectis</i> Müller, 1778 larvae	В, 3, ЮЗ,	<i>Arnoglossus kessleri</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>Gymnammodytes cicerellus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Pomatoshistus microps</i> <i>leopardinus</i> , <i>P. minutus</i> , <i>Symphodus tinca</i> , <i>Sciaena umbra</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Uranoscopus scaber</i> , <i>Clibanarius erythropius</i>

* - обозначения см. в табл. 7.1

Более половины семейств цестод (60 %), отмеченных у берегов Крыма, насчитывает всего по одному виду. Наиболее богаты видами сем. *Phyllobothriidae* (6 видов из 4 родов) и *Eutetrarhynchidae* (4 вида из 3 родов), в составе *Bothriocephalidae*, *Diphyllobothriidae* и *Oncobothriidae* – по 3 вида, относящихся к одному роду. Средний уровень видового богатства семейств цестод равен 2.27, родов – 1.56 (без учета вклада личинок *S. pleuronectis*, поскольку эта сборная группа может быть представлена разными видами и даже родами).

Цестоды черноморского побережья Крыма относятся к нескольким зоогеографическим группам.

Абсолютное большинство этих паразитов, отмеченных у крымского побережья Черного моря, – типично морские виды. К числу пресноводных относятся 2 вида: *Khawia rossitensis*, найденная у бычка-поматошистуса единственный раз и только в лимане Донузлав, фауна которого вообще отличается повышенной долей пресно- и солоноватоводных видов, а также *Diphyllobothrium latum*, которым его хозяин (фоцена) заражается, очевидно, в распресненных областях моря.

Черноморские эндемики немногочисленны³ (3 вида – *Bothriocephalus atherinae*, *Diphyllobothrium ponticum* и *Acanthobothrium ponticum*); 1 вид (*Progrillotia louiseuzeti*) – средиземноморский; 2 – атлантические (*Rhinebothrium minimum* и *Diphyllobothrium stemmacephalum*). Ареал 6 видов (*Bothriocephalus gregarius*, *Christianella minuta*, *Ch. tenuicolle*, *Phyllobothrium gracilis*, *Anthobothrium auriculatum*, *Trilocularia gracilis*) выходит за пределы Средиземного моря и простирается в северные моря. Наконец, 11 видов морских цестод распространено, помимо Атлантического, также в Тихом и/или Индийском океанах и морях Се-

верного Ледовитого океана – эти виды мы относим к группе космополитных.

Отметим, что личинок *Nybelinia lingualis* обычно регистрируют у рыб, населяющих открытые воды Атлантики и Тихого океана. Встречается эта цестода и в Средиземном море. Очевидно, однократное обнаружение этого вида в Черном море явилось результатом заноса этих личинок ее хозяином (пеламидой) из Средиземного.

6 семейств цестод представлено у крымских берегов исключительно половозрелыми формами, 2 семейства (*Tentaculariidae* и *Heratoxylidae*) – только личинками. Очевидно, тщательное исследование жизненных циклов цестод у берегов Крыма может расширить список форм, известных от хозяев из этой области моря. Необходимость подобных работ диктуется также крайне слабой изученностью жизненных циклов черноморских цестод вообще: так, полностью цикл развития расшифрован только у *B. gregarius* [104].

Нематоды. У крымского побережья Черного моря осуществляются жизненные циклы 33 видов нематод, относящихся к 18 родам 10 семейств [71, 87, 96] (табл. 7.9).

Половина семейств нематод представлена всего одним видом, 3 семейства – 3 – 4 видами. На этом фоне резко выделяется богатый видовой состав анизакидных нематод (11 видов из 4 родов). В среднем на одно семейство приходится 3,30 вида, уровень видового богатства родов равен 1,83.

Черноморские эндемики довольно широко представлены среди нематод в прибрежье Крыма. Это – 7 видов (*Spinitectus tamari*, *Ascarophis prosper*, *Ascarophis pontica*, *Hysterothylacium osmanovi*, *Goezia tricirata*, *Johnstonmawsonia campana-rougetae*, *Philometra tauridica*), что составляет 21 % нематодофауны этой области Черного моря.

³ Отнесены к эндемикам условно, т.к. после первоописания более никто эти виды не находил

Таблица 7.9. Паразитические нематоды, отмеченные у берегов Крыма
Table 7.9. Parasitic nematodes species registered near Crimean coasts of the Black Sea

Таксон	Распространение*	Хозяева
1	2	3
Сем. Capillariidae		
<i>Thominx gracilis</i> (Bellingham, 1844)	Ю3, В	<i>Gaidropsarus mediterraneus, Gobiuss cobitis</i>
Сем. Physalopteridae		
<i>Proleptus robustus</i> (Beneden, 1871)	Ю3, Ю, К	<i>Raja clavata</i>
Сем. Cystidicolidae		
<i>Cyclozone acipencerina</i> Dogiel, 1932	К	<i>Acipenser gueldenstaedti colchicus, A. sturio</i>
<i>Spinitectus tamari</i> Najdenova, 1966	Ю3	<i>Mesogobius batrachocephalus, Gaidropsarus mediterraneus</i>
<i>Ascarophis prosper</i> Najdenova, Dolgikh et Nicolaeva, 1970	Ю3, Ю, В	<i>Gaidropsarus mediterraneus, Trachurus mediterraneus ponticus, Mesogobius batrachocephalus</i>
<i>A. pontica</i> Nikolaeva, 1970	Ю3, Ю, В	<i>Scorpaena porcus, Sciaena umbra</i>
<i>A. pontica</i> larvae	Ю3, В	<i>Scorpaena porcus, Sciaena umbra</i>
<i>Ascarophis</i> sp. Najdenova, 1973 larvae	3, Ю3, В	<i>Gobius cobitis, G. niger jozo, G. ophiocephalus, G. paganellus, Neogobius cephalarges, N. melanostomus, N. platyrostris, Symphodus ocellatus, S. roissali, S. tinca</i>
Сем. Gnathostomatidae		
<i>Echinocephalus spinosissimus</i> (Linstow, 1905)	3, Ю3, В	<i>Dasyatis pastinaca</i>
Сем. Anisakidae		
<i>Pseudanisakis tricupola</i> Gibson, 1973	Ю	<i>Raja clavata, Dasyatis pastinaca, Squalus acanthias Acipenser stellatus, Belone belone euxini, Mullus barbatus, Salmo trutta labrax, Pomatomus saltatrix, Trachurus mediterraneus ponticus, Atherina boyeri bonapartii, A. boyeri pontica, A. hepsetus, Engraulis encrasicolus ponticus, Diplodus annularis, Ophidion rochei, Gaidropsarus mediterraneus, Merlangius merlangus euxini, Micromesistius poutassou, Gobiuss niger, Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus, Neogobius melanostomus, Zosterisessor ophiocephalus, Symphodus ocellatus, S. roissali, S. tinca, Liza haematothila, Scorpaena porcus, Sciaena umbra, Trachinus draco, Psetta maxima maeotica, Dasyatis pastinaca, Raja clavata</i>
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rud., 1802) Deardorf & Overstreet, 1980	3, Ю3, Ю, В, К	<i>Atherina boyeri pontica, Belone belone euxini, Trachurus mediterraneus ponticus, Merlangius merlangus euxini, Engraulis encrasicolus ponticus, Symphodus ocellatus, S. roissali, S. tinca, Zosterisessor ophiocephalus, Psetta maxima maeotica, Scorpaena porcus, Sciaena umbra, Trachinus draco, Carcinus mediterraneus</i>
<i>H. aduncum</i> larvae	Ю3, В	<i>Atherina hepsetus, Dasyatis pastinaca, Mesogobius batrachocephalus batrachocephalus, Gaidropsarus mediterraneus, Sciaena umbra, Uranoscopus scaber Gaidropsarus mediterraneus, Neogobius platyrostris, Symphodus cinereus, S. roissali, S. tinca, Trachurus mediterraneus ponticus, Sciaena umbra, Scorpaena porcus, Uranoscopus scaber; Carcinus mediterraneus</i>
<i>H. filiforme</i> (Stossich, 1904)	Ю3, Ю, В	
<i>H. filiforme</i> larvae	Ю3, В	

Продолжение табл. 7.9

Table 7.9 (Contnd)

1	2	3
<i>H. mulli</i> (Wedl, 1855) larvae	Ю, В	<i>Mullus barbatus ponticus</i>
<i>H. osmanovi</i> Mosgowoy, 1951	Ю3, В	<i>Uranoscopus scaber</i>
<i>Hysterothylacium</i> sp. larvae	Ю3	<i>Liza aurata, Symphodus ocellatus, S. roissali, S. tinca</i>
<i>Contracaecum collarae</i> (Cobb, 1929) Mosgovoy, 1951	Ю3, В	<i>Symphodus roissali, S. tinca</i>
<i>C. collarae</i> larvae	Ю3, Ю, В	<i>Symphodus ocellatus, S. roissali, S. tinca, Diplodus annularis, Spicara smaris</i>
<i>C. microcephalum</i> (Rud., 1809) Baylis, 1920 larvae	Ю	<i>Diplodus annularis, Spicara smaris, Syngnathus typhle</i>
<i>Contracaecum ovale</i> (Linstow, 1907) Baylis, 1920 larvae	Ю	<i>Gobius cobitis</i>
<i>C. rudolphi</i> Hartwich, 1964 larvae	Ю, В	<i>Belone belone euxini, Scorpaena porcus, Trachurus mediterraneus, Uranoscopus scaber</i>
<i>Goezia sigalasi</i> Stefanski, 1938	Ю3	<i>Trachinus draco</i>
<i>G. tricirata</i> Osmanov, 1940	Ю3	<i>Gaidropsarus mediterraneus, Trigla lucerna, Trachinus draco</i>
<i>Anisakis simplex</i> (Rud., 1809) Baylis, 1820 Сем. Philometridae	Крым	<i>Phocaena phocaena</i>
<i>Philometra globiceps</i> (Rud., 1819)	Ю3, Ю, В	<i>Pomatomus saltatrix, Diplodus annularis, Spicara smaris, Trachinus draco, Uranoscopus scaber</i>
<i>Ph. scomberesoxis</i> Nikolaeva & Najdenova, 1964	К	<i>Pomatomus saltatrix</i>
<i>Ph. tauridica</i> Ivaschkin, Kovaleva, Khmorova, 1971	Ю3, В, К	<i>Atherina boyeri pontica, Liza aurata, Trachurus mediterraneus ponticus</i>
<i>Philometra</i> sp. Сем. Cucullanidae	Ю3, В	<i>A. hepsetus, Trachurus mediterraneus ponticus, Dasyatis pastinaca, Mullus barbatus ponticus, Symphodus ocellatus, Pomatomus saltatrix, Scorpaena porcus</i>
<i>Cucullanus heterochrous</i> Rud., 1802	3, Ю3, Ю, В	<i>Trachurus mediterraneus ponticus, Gobius niger jozo, G. ophiocephalus, Neogobius fluviatilis fluviatilis, N. melanostomus, Symphodus cinereus, Platicthys flesus luscus</i>
<i>C. micropapillatus</i> Törnquist, 1931	Ю3, Ю, В	<i>Aidablennius sphinx, Lipophrys pavo, Parablennius sanguinolentus, P. tentacularis, Symphodus cinereus, S. ocellatus, S. roissali, S. rostratus, S. tinca</i>
<i>C. sphaerocephalus</i> (Rud., 1809)	3	<i>Acipenser stellatus, A. sturio, Huso huso</i>
<i>Dichelyne minutus</i> (Rud., 1819) Сем. Rhabdochonidae	3, Ю3, В, К	<i>Platicthys flesus luscus, Diplodus annularis, Trachurus mediterraneus ponticus, Merlangius merlangus euxini, Gobius cobitis, G. niger jozo, Mesogobius batrachocephalus, Neogobius cephalarges, N. fluviatilis, N. melanostomus, Pomatoschistus microps leopardinus, Proterorhinus marmoratus, Zosterisessor ophiocephalus, Symphodus cinereus, Liza haematoheila, Syngnathus typhle</i>
<i>Johnstonmawsonia campana-rougetae</i> Matschkevsky et Paruchin, 1979	Ю3	<i>Lipophrys pavo, Parablennius sanguinolentus, P. tentacularis</i>

Продолжение табл. 7.9

Table 7.9 (Contnd)

1	2	3
Сем. Pseudaliidae		
<i>Stenurus minor</i> (Kühn, 1829) Baylis & Daubney, 1925	Крым	<i>Phocaena phocaena</i>
<i>S. ovatus</i> (Linstow, 1910) Baylis & Daubney, 1925	Крым	<i>Tursiops truncatus</i>
<i>Halocercus kleinenbergi</i> Delamure, 1951	Крым	<i>Phocaena phocaena</i>
<i>H. taurica</i> Delamure, 1942	Крым	<i>Delphinus delphis</i>
<i>H. ponticus</i> Delamure, 1946	Крым	<i>Phocaena phocaena</i>
<i>Skrjabinalius cryptocephalus</i> Delamure, 1942	Крым	<i>Delphinus delphis</i>
Pseudaliidae gen. sp.	Крым	<i>Phocaena phocaena</i>
Сем. Acuariidae		
Acuariidae gen. sp. Luschina, 1985 larvae	Ю	<i>Coryphoblennius galerita</i>
Сем. Schistorophidae		
Schistorophidae gen. sp. Luschina, 1985 larvae	ЮЗ	<i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i>

* - обозначения см. в табл. 7.1.

Наиболее представительная группа эндемиков (3 вида) принадлежит к сем. Cystidicolidae. Один вид, *Cyclozone acipencerina*, можно отнести к эндемикам Понто-Каспийского бассейна.

Фауна нематод крымского побережья довольно близка к таковой Средиземного моря: насчитывается 8 видов этих паразитов, общих со средиземноморскими (*Thominx gracilis*, *Hysterothylacium filiforme*, *H. mulli*, *Contra-coecum collarae*, *Goezia sigalasi*, *Philometra scomberesoxis*, *Cucullanus micropapillatus*, *Stenurus ovatus*) и 3 вида, ареал которых выходит также и в Атлантику (*Proleptus robustus*, *Pseudanisakis tricupola*, *Philometra globiceps*). Восемь оставшихся видов нематод можно отнести к распространенным еще более широко. В этой связи необходимо отметить, что представители сем. Cucullanidae эвригалинны, они встречаются не только в морях, но также в эстуарных зонах и даже проникают в реки.

Известно, что понто-каспийский эндемик *Cyclozone acipencerina* также встречается у речных рыб. Однако тот факт, что осетровые заражаются этой нематодой исключительно в морской период их жизни [100], позволяет считать этот вид морским, а к кругу его предполагаемых (цикл развития вида не изучен) промежуточных хозяев причислить мелких бентосных ракообразных. Случаи же находок этой нематоды у речных рыб объясняются возможностью захода тех в эстуарные зоны, где и происходит их заражение.

К списку, приведенному в табл. 7.9, необходимо сделать некоторые пояснения.

Во-первых, как видовое, так и таксономическое разнообразие этой группы может в дальнейшем расширяться (см. примечание в начале данного раздела) за счет определения до вида целого ряда находок, идентификация которых не завершена. Так, по выполнении этой работы к списку семейств нематод могло

бы добавиться, по крайней мере, два – Aсuariidae и Schistorophidae.

Во-вторых, заметим, что видовое определение некоторых нематод вызывает сомнение. Так, например, известно, что типичным хозяином нематоды *Dichelyne minutus* является глосса *Platichthys flesus luscus*, несколько менее редко заражается этим паразитом *Pleuronectes platessa*. В Черном море этот гельминт отмечен, помимо глоссы, у широкого круга хозяев, однако настораживает тот факт, что несмотря на близость состава ихтиофауны Черного и Средиземного морей, все средиземноморские находки этого гельминта сделаны только от этих камбал. Это обстоятельство и заставляет усомниться в правильности видового определения нематод, описанных под названием *D. minutus* от иных, кроме камбал, черноморских рыб (как, впрочем, и от каспийских гобиид [123]). Вероятно, прояснить ситуацию могла бы расшифровка жизненного цикла этой черноморской нематоды.

Подобное примечание необходимо сделать и в отношении *Cucullanus heterochrous*. Этот эвригалинный вид широко распространен в Северном полушарии, будучи приурочен преимущественно к северным водоемам (в частности, отмечен в Северном и Белом морях, водоемах русской Арктики). Находки *C. heterochrous* известны и из Средиземного моря, откуда, вероятнее всего, эта нематода и проникла в Черное море. Поскольку во всех местообитаниях эта нематода отмечена исключительно у хозяев из сем. Soleidae и Pleuronectidae, находки этого вида от черноморской глоссы сомнения не вызывают, однако правильность определения нематод от прочих черноморских хозяев (6 видов рыб из сем. Gobiidae, Labridae и Carangidae) как *C. heterochrous* нуждается в подтверждении. Вероятно, именно эти сомнения побудили [123] исключить Черное море из списка регионов, где обнаружен *C. heterochrous*.

Echinocephalus spinosissimus, зарегистрированный единственный раз в Черном море у морского кота, отсутствует в Средиземном море, но известен в Атлантическом и Индийском океанах. Поэтому не исключена возможность неправильной видовой идентификации черноморской находки.

Сомнительно и видовое определение личинок нематод от смариды, морской иглы и ласкиря как *Contracaecum microcephalum*, поскольку в качестве вторых промежуточных хозяев гельминтов этого вида ранее были зарегистрированы только пресноводные рыбы (колюшка, лещ, рыбец, карась), первые же промежуточные хозяева паразита – копеподы родов *Cyclops* и *Macrocyclus* [75] – также пресноводные организмы. Окончательные хозяева этой нематоды – птицы родов *Ardea*, *Nycticorax*, *Pelicanus*, *Ciconia*, питающиеся пресноводной рыбой.

Аналогична ситуация и с личинками *Contracaecum ovale* из бычка-змеи. Первый промежуточный хозяин этой нематоды – пресноводные копеподы рода *Macrocyclus*, в качестве вторых промежуточных хозяев зарегистрированы пресноводные рыбы (колюшка, лещ, рыбец); заканчивается развитие этой нематоды в рыбоядных птицах рода *Podiceps*, встретить среди пищевых объектов которых бычка-змею все же маловероятно.

Такие же соображения можно высказать и в отношении находок личинок *C. rudolphii*. В качестве окончательных хозяев нематоды фигурируют бакланы и пеликаны, соответственно морские рыбы могут быть вероятным звеном в цепи передачи инвазии этим птицам. Тем не менее, первыми промежуточными хозяевами *C. rudolphii* (= *C. spiculigerum*) являются, согласно экспериментам [76], копеподы из родов *Cyclops*, *Macrocyclus*, *Tigriopus* – типично пресноводные виды, отсутствующие в водах Черного моря.

Вероятно, во всех этих случаях в Черном море были зарегистрированы другие виды родов *Contracoecum* (или же рода *Hysterothylacium*, личинок которых некоторые исследователи достаточно часто путают).

Что касается нематоды *Contracoecum collarae*, то она, очевидно, должна быть переведена в род *Hysterothylacium*, поскольку окончательными хозяевами этого вида служат рыбы. Тем не менее, соответствующая работа до сих пор еще не выполнена, что дает нам основания до ее завершения временно оставить этот вид в составе рода *Contracoecum*.

Скребни. Фауна скребней крымского побережья немногочисленна: 10 видов из 7 родов 7 семейств [7 – 9, 87] (табл. 7.10). Практически каждое из семейств этих гельминтов представлено всего одним видом; исключение составляет только сем. Arhythmacanthidae, представители которого относятся к 4 видам одного рода – *Acanthocephaloides*. Соответственно этому невысок и индекс видового богатства – 1.4. Доля моновидовых семейств среди скребней, по сравнению с прочими группами паразитов, наиболее высокая – 83%.

Таблица 7.10. Скребни, обнаруженные у гидробионтов черноморского побережья Крыма
Table 7.10. Acanthocephalans species registered near Crimean coasts of the Black Sea

Таксон	Распространение*	Хозяева
1	2	3
Сем. Neoechinorhynchidae		
<i>Neoechinorhynchus agilis</i> (Rud., 1819)	ЮЗ, В	<i>Mugil cephalus</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i>
Сем. Arhythmacanthidae		
<i>Acanthocephaloides propinquus</i> (Dujardin, 1845) Meyer, 1933	3, ЮЗ, В, К	<i>Clupeonella delicatula</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Spicara smaris</i> , <i>Gobius cobitis</i> , <i>G. niger jozo</i> , <i>G. paganellus</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius cephalarges</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. platyrostris</i> , <i>N. ratan ratan</i> , <i>Pomatoschistus microps leopardinus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>Scophthalmus maeoticus torosus</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Solea nasuta</i> , <i>Trachurus trachurus</i> , <i>Uranoscopus scaber</i>
<i>A. incrassatus</i> (Molin, 1858) Meyer, 1933	3, ЮЗ, В	<i>Aidablennius sphinx</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Gobius cobitis</i> , <i>Scorpaena porcus</i> , <i>Trigla lucerna</i>
<i>A. kostylewi</i> (Meyer, 1933)	ЮЗ	<i>Sarda sarda</i> , <i>Solea nasuta</i> , <i>Platichthys flesus luscus</i>
<i>A. rhytidotes</i> (Monticelli, 1904)	ЮЗ, В	<i>Solea nasuta</i>
Сем. Pomphorhynchidae		
<i>Pomphorhynchus laevis</i> (Müller, 1776)	ЮЗ, К	<i>Platichthys flesus luscus</i> , <i>Salmo trutta labrax</i>
Сем. Iliosentidae		
<i>Telosentis exiguus</i> (Linstow, 1901) Van Cleave, 1923	3, ЮЗ, В	<i>Atherina hepsetus</i> , <i>Atherina boyeri</i> , <i>Belone belone euxini</i> , <i>Aidablennius sphinx</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Gobius paganellus</i> , <i>G. cobitis</i> , <i>Neogobius cephalargoides</i> , <i>N. fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. platyrostris</i> , <i>N. ratan</i> , <i>Serranus scriba</i> , <i>Symphodus ocellatus</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>Hippocampus guttulatus microstephanus</i> , <i>Pomatomus saltatrix</i> , <i>Trachinus draco</i>
<i>T. exiguus</i> larvae	ЮЗ	<i>Gammarus aequicauda</i> , <i>G. insensibilis</i>

Продолжение табл. 7.9

Table 7.9 (Contnd)

1	2	3
<i>Golvanacanthus blennii</i> Paggi & Oreccia, 1972 <i>G. blennii</i> larvae Сем. Echinorhynchidae	ЮЗ, В ЮЗ	<i>Aidablennius spynx</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius tentacularis</i> , <i>Lepadogaster lepadogaster</i> , <i>Gobius cobitis</i> <i>Gammarus (Marinogammarus) olivii</i>
<i>Metechinorhynchus truttae</i> (Schrank, 1788) larvae Сем. Acanthosentidae	3	<i>Gammarus subtypicus</i>
<i>Acanthosentis lizae</i>	ЮЗ	<i>Liza aurata</i>

* - обозначения см. в табл. 7.1

Существует мнение [5], что *Acanthocephaloides kostylewi* от морского языка следует отнести к *A. rhytidotes*, а *A. incrassatus* синонимичен виду *A. propinquus*, однако детальное обоснование этого перевода пока не опубликовано. Неясно также, к какому виду нужно будет отнести, в случае такой синонимизации, скребней от пелагиды и глоссы, описанных как *A. kostylewi*. Тем не менее, если в результате последующей таксономической ревизии в составе сем. Arhythmacanthidae останется всего два вида, то индекс видового богатства семейств скребней снизится до 1.1 и достигнет минимума среди всех групп паразитов, регистрируемых у крымского побережья.

Показатели зараженности большинства видов рыб скребнями, как правило, не очень высоки, но, пожалуй, наименьшую численность имеет *A. rhytidotes*, поскольку его окончательного хозяина – морского языка – нельзя отнести к массовым видам.

Практически все черноморские скребни, зарегистрированные у берегов Крыма, относятся к типично морским формам. Исключение составляет *Pomphorhynchus laevis*, имеющий пресноводное происхождение. Очевидно, это обстоятельство обусловлено особенностями жизненных циклов скребней: эти гельминты используют в качестве первого промежуточного хозяина придонных беспозвоночных, распространение которых в гораз-

до большей степени, чем рыб, подвержено влиянию абиотических факторов (в частности, солености).

К числу скребней, имеющих широкое географическое распространение, можно отнести два вида: *Neoechinorhynchus agilis*, сопровождающего кефалевых рыб, к которым он проявляет специфичность, и *Metechinorhynchus truttae*, приуроченного к лососевым и встречающегося у этих рыб по всему их ареалу [100]. Прочие скребни, известные от крымского побережья Черного моря, принадлежат к средиземноморским формам.

Ракообразные. Паразитические ракообразные представлены у черноморских берегов Крыма 18 видами из 12 родов 7 семейств [77, 78, 87] (табл. 7.11). Уровни видового богатства семейств (2.57) и родов (1.50) этой группы паразитов сравнительно невысоки. Максимальным разнообразием видов характеризуются сем. Ergasilidae (5 видов из 3 родов) и Caligidae (5 видов из 2 родов), 3 семейства (43 %) представлены 1 видом каждое.

Среди паразитических раков, обитающих в прибрежной зоне Крыма, насчитывается 2 эндемичных для Черного моря вида (*Ergasilus ponticus*, *Caligopsis ponticus*), представляющих 2 семейства. *Parergrasilus rylovi* найден также в Северном Каспии и, очевидно, представляет собой остаток фауны древнего Понто-Касийского водоема.

Таблица 7.11. Паразитические ракообразные, отмеченные у берегов Крыма
Table 7.11. Parasitic crustaceans species registered near Crimean coasts of the Black Sea

Таксон	Распространение *	Хозяева
Сем. Bomolochidae		
<i>Anchirostos gobii</i> Brian, 1906	З	<i>Gobius cobitis</i> , <i>Neogobius euricephalus</i>
Сем. Ergasilidae		
<i>Ergasilus nanus</i> van Beneden, 1870	ЮЗ, К	<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>L. saliens</i> , <i>Mullis barbatus ponticus</i> , <i>Gobius niger</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius euricephalus</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. ratan ratan</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
<i>E. ponticus</i> Markewitch, 1940	ЮЗ	<i>Syngnathus abaster</i> , <i>S. typhle</i>
<i>E. sieboldi</i> Nordmann, 1832	В	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>
<i>Parergrasilus rylovi</i> Markewitch, 1937	ЮЗ	<i>Gobius niger jozo</i> , <i>Neogobius melanostomus</i> , <i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
<i>Thersitina gasterostei</i> (Pagenstecher, 1861)	ЮЗ	<i>Atherina hepsetus</i> , <i>Neogobius cephalarges</i> , <i>N. fluviatilis fluviatilis</i>
Сем. Caligidae		
<i>Caligus belones</i> Kroyer, 1863	ЮЗ	<i>Belone belone euxini</i>
<i>C. bonito</i> Wilson, 1905	В	<i>Sarda sarda</i>
<i>C. pelamydis</i> Kroyer, 1863	В	<i>Sarda sarda</i>
<i>C. centrodoni</i> Baird, 1850	ЮЗ, В	<i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. cinereus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. tinca</i>
<i>Caligopsis ponticus</i> Markewitch, 1940	ЮЗ	<i>Atherina boyeri pontica</i>
Сем. Lernaecidae		
<i>Lernaenicus encrasicoli</i> (Turton, 1807)	Ю	<i>Alosa kessleri pontica</i> , <i>Engraulis encrasicolus ponticus</i>
Сем. Lernaepodidae		
<i>Charopinus dalmanni</i> (Retzius, 1829)	ЮЗ	<i>Raja clavata</i>
<i>Schistobranchia ramose</i> (Kroyer, 1863)	ЮЗ	<i>Raja clavata</i>
<i>Clavellisa emarginata</i> (Kroyer, 1837)	ЮЗ	<i>Alosa kessleri pontica</i> , <i>Atherina boyeri pontica</i>
Сем. Rhizocephalidae		
<i>Sacculina carcini</i> Thompson, 1835	В	<i>Pachygrapsus marmoratus</i>
<i>S. benedeni</i> Hossman, 1872	В	<i>Pachygrapsus marmoratus</i>
Сем. Vopyridae		
<i>Vopyrus squillarum</i>	З, ЮЗ	<i>Palaemon adspersus</i>

* - обозначения см. в табл. 7.1.

Эргазииды *Thersitina gasterostei* и *Ergasilus sieboldi* относятся к группе солоноватоводных; эти виды отмечены, помимо Черного моря, также в Каспийском и Балтийском морях, умеренно соленых и пресных водоемах Скандинавского п-ва и Гренландии. Очевидно, находка обоих видов в Черном море представляет собой еще одно свидетельство исторически недавней связи между этим водоемом и водами Балтики.

Два вида, *Anchirostros gobii* и *Vopyrus squillarum*, встречаются также и в Средиземном море. Ареал остальных 9 видов (кроме саккулин) еще более широк и выходит в восточную часть Атлантического океана; *Caligus bonito* и *C. pelamydis* отмечены также и у атлантического побережья Северной Америки.

Подводя итоги анализу фауны паразитических ракообразных, зарегистрированных у побережья Крыма, заметим, что уже почти 30

лет изучением этой интересной группы черноморских организмов никто не занимался. Следовательно, можно ожидать уточнения списка, приведенного в табл. 7.11.

Паразитические турбеллярии. По [6], в Черном море известны два вида паразитических турбеллярий, относящихся к сем. Graffillidae: *Paravortex cardii* Hallez, 1909 и *P. scrobiculariae* (Villot, 1897) Wahl, 1906. Первый из них найден в двустворчатом моллюске *Cerastoderma lamarcki*, второй – в *Abra ovata*. Оба вида встречаются, кроме Черного моря, также в Средиземном море и Атлантике. Оба вида отмечены в районе юго-западного побережья Крыма.

Итак, выполненный нами анализ видового состава паразитов разного систематического положения показал, что у крымского побережья Черного моря зарегистрировано 305 видов паразитов из 176 родов, относящихся к 102 семействам. Если принять число известных к 2000 г. свободноживущих черноморских видов равным 2000, как это сделано в [42], то доля паразитических видов составляет примерно 15 % от этого количества. Эта цифра должна возрасти, если принять во внимание те виды паразитов, которые известны только у берегов Кавказа, или побережий Болгарии, Румынии, Турции и не учитываются в настоящем сообщении, что определяется его более узкой направленностью. Кроме того, довольно большое количество форм паразитов не определено до вида (см. табл. 7.7 – 7.9), следовательно, их вклад в видовое разнообразие пока учесть нельзя. По нашему мнению, недооценка вклада паразитических организмов в видовое разнообразие Черного моря может снизить реальное количество видов в этом водоеме, имеющем и без того не очень богатую фауну, почти на 20 %.

Средний уровень видового богатства семейств паразитов в указанном районе Черного моря равен 2.99, уровень богатства родов

– 1,73. Наивысшие показатели отмечены в группе миксоспоридий (4.08 и 3.06 соответственно). Доля моновидовых семейств максимальна среди скребней (83 %) и цестод (63 %), минимальна среди миксоспоридий (17 %). В целом, 42 % семейств паразитов представлены у черноморских берегов Крыма всего 1 видом каждое.

Среди обитающих в прибрежной зоне Крыма паразитов насчитывается 28 эндемичных и реликтовых (для Черного моря, а также Понто-Азова и Понто-Каспийского бассейна) видов простейших, 40 – гельминтов и 3 вида ракообразных. Наиболее высока доля таких видов среди простейших (35 %). Эндемики Черного моря составляют 18 % крымской паразитофауны, эндемики Понто-Азова – почти 3 %, понто-каспийские реликты – ~2 %.

В целом, эндемики разного уровня составляют почти четверть (23 %) фауны паразитов черноморского побережья Крыма. Это немалая цифра, однако, она сопоставима с вкладом в паразитофауну космополитных и/или относительно широко распространенных видов (21 %).

Фауна паразитических организмов черноморского побережья Крыма, как и фауна свободноживущих форм, обнаруживает умеренное сходство со средиземноморской. Так, примерно 36 % отмеченных здесь видов паразитов обнаружены также и в Средиземноморском бассейне. Остальные виды (около 21 % от их общей численности), помимо Черного моря, встречаются только в Атлантике, имеют амфибореальное распространение, зарегистрированы в опресненных или пресноводных водоемах ряда регионов Северного полушария.

Итак, паразитофауна черноморского побережья Крыма характеризуется, в целом, невысокой степенью оригинальности, однако вклад ее в общее видовое и таксономическое разнообразие прибрежной зоны Крыма существенен.

7.2. Сравнительная характеристика фауны паразитов отдельных районов черноморского побережья Крыма

Как известно, выработка рекомендаций по сохранению видового разнообразия любой группы организмов немыслима без знания региональных особенностей их фауны.

Черное море характеризуется исключительным своеобразием физико-географических, гидрологических и гидрохимических условий, что, естественно, находит отражение в особенностях распределения в нем как свободноживущих, так и паразитических организмов.

Биотопы Крымского побережья по совокупности характерных признаков можно подразделить на два крупных типа, определяющих специфические черты формируемых на их основе сообществ. Первый представляет собой мелководные, хорошо прогреваемые и глубоко вдающиеся в сушу заливы и бухты с песчаным или покрытым ракушечником, нередко заиленным дном и слабо выраженной динамикой вод; доминирующими макрофитами здесь являются морские травы. Второй тип биотических условий присущ открытому побережью со скалистыми обрывистыми берегами, перемежающимися галечными пляжами с валунами, обросшими водорослями (преимущественно цистозирой). Большие глубины начинаются сразу у берега. Частые штормы и мощные прибрежные течения обеспечивают высокую подвижность водных масс и периодические резкие (в 1,5 – 2 раза) понижения температуры воды в теплое время года из-за подъема холодных глубинных вод.

К первому типу относятся, в частности, отдельные участки западного берега Крыма (Каркинитский залив, лиман Донузлав) и некоторые севастопольские бухты, а также отдельные участки Керченского пролива, ко второму – юго-восточное, южное и восточное побережье Крыма (от Севастополя до Феодосии).

Соответственно различиям биотопов в них формируются и различные биоценозы, что находит отражение и в качественном составе приуроченных к этим биоценозам паразитов.

7.2.1. Региональные особенности фауны паразитов у черноморского побережья Крыма. Без учета сведений о 14 видах паразитов млекопитающих, хозяева которых способны совершать протяженные миграции вдоль всего побережья Крыма в другие районы Черного моря, можно считать, что на черноморском шельфе Крыма осуществляются жизненные циклы 289 видов паразитических организмов, представляющих 96 семейств.

Районом, наиболее богатым всеми группами паразитов, является юго-западное побережье Крымского п-ва: здесь отмечен 240 видов паразитических беспозвоночных, относящихся к 76 семействам, что составляет более 80 % от общего числа видов и семейств паразитов, зарегистрированных на черноморском шельфе Крыма (табл. 7.12).

Так, только на этом участке крымского побережья известны находки грегаринов, паразитических турбеллярий и нечленистых цестод; здесь зарегистрированы все известные на крымском побережье Черного моря паразитические инфузории. У юго-западного побережья Крыма осуществляются жизненные циклы большинства видов трематод, представляющих практически все их семейства, известные у крымских берегов Черного моря; здесь же обнаружены преобладающая часть видов кокцидий, микоспоридий, моногеней, нематод и цестод, паразитических ракообразных и практически все виды скребней.

Второй по уровню видового богатства паразитов район - восточный: здесь отмечено 133 вида паразитов (т. е. почти половина их общего количества) из 65 семейств.

Таблица 7.12. Представленность видов паразитов в различных районах черноморского побережья Крыма
Table 7.12. Parasite species in different regions of the Crimean coast of the Black Sea

Таксономическая группа паразитов	Доля (%) видов/семейств таксона, известных из районов прибрежной зоны Крыма:				
	западного	юго-западного	южного	восточного	керченского
Грегарины	не изучали	100 / 100	не изучали	не изучали	не изучали
Кокцидии	не найдены	75 / 100	не найдены	75 / 50	75 / 100
Микроспоридии	20 / 50	40 / 100	20 / 50	60 / 100	60 / 50
Миксоспоридии	6 / 8	86 / 16	16 / 42	29 / 58	14 / 33
Инфузории	19 / 25	100 / 100	не найдены	13 / 75	56 / 50
Моногенеи	3 / 7	86 / 79	не найдены	37 / 64	6 / 14
Трематоды	36 / 61	85 / 96	24 / 46	56 / 79	28 / 61
Цестоды	39 / 50%	82 / 70%	32 / 40	77 / 90	23 / 30
Нечленистые лентецы	не найдены	100 / 100	не найдены	не найдены	не найдены
Нематоды	23 / 38	73 / 100	54 / 63	58 / 75	23 / 50
Скребни	40 / 43	90 / 86	не найдены	60 / 57	20 / 27
Ракообразные	11 / 29	61 / 57	6 / 14	33 / 43	6 / 14
Турбеллярии	не изучали	100 / 100	не изучали	не изучали	не изучали
Всего:	22 / 35	79 / 78	19 / 29	46 / 68	22 / 40

Как следует из рис. 7.1, видовой состав паразитов юго-западного и восточного районов наиболее сходен. Паразитофауна южно-бережного шельфа по своему составу более близка к комплексу «западное побережье + Керченский пролив».

Нет, однако, полной ясности в том, чем можно объяснить сравнительно бедный видовой и таксономический состав паразитов на шельфе южного берега Крыма (всего 55 видов из 28 семейств) – недостаточной ли интенсивностью паразитологических исследований в этом районе или же особенностями структуры биоценозов данной области моря.

На наш взгляд, более верно все же первое предположение. Так, из 240 видов паразитов, найденных у юго-западного побережья Крыма, 96 видов встречаются также и в прибрежной зоне Восточного Крыма. Из числа видов, общих для юго-западного и восточного побережий, 68 % не зарегистрировано в районе Южного берега Крыма. Маловероятно, чтобы ареал этих видов прерывался подобным образом, поскольку, как отмечалось выше, на всем участке побережья от юго-западной оконечности Крыма до Карадага сходны характер

абиотических условий, специфика формирующихся под их влиянием биоценозов и, следовательно, их население.

Вероятно, выявленный «разрыв» ареалов у 65 видов является лишь следствием недостаточной изученности фауны паразитов южнобережного региона, в котором никогда не проводилось планомерных паразитологических исследований. В то же время, богатый видовой состав паразитов юго-западной части крымского шельфа установлен именно благодаря тому обстоятельству, что здесь в течение многих лет сотрудниками отдела экологической паразитологии ИнБИОМ выполнялись мониторинговые исследования. Что же касается состава фауны паразитов восточного побережья Крыма (133 вида из 65 семейств), то он был выяснен в ходе неоднократных экспедиций на Карадагскую биологическую станцию (ныне Карадагский природный заповедник).

Видовой и таксономический состав паразитов, обнаруженных как у западного побережья Крыма, так и в районе Керченского пролива, менее разнообразен, чем в других районах побережья – по 64 вида из 34 и 36 семейств соответственно.

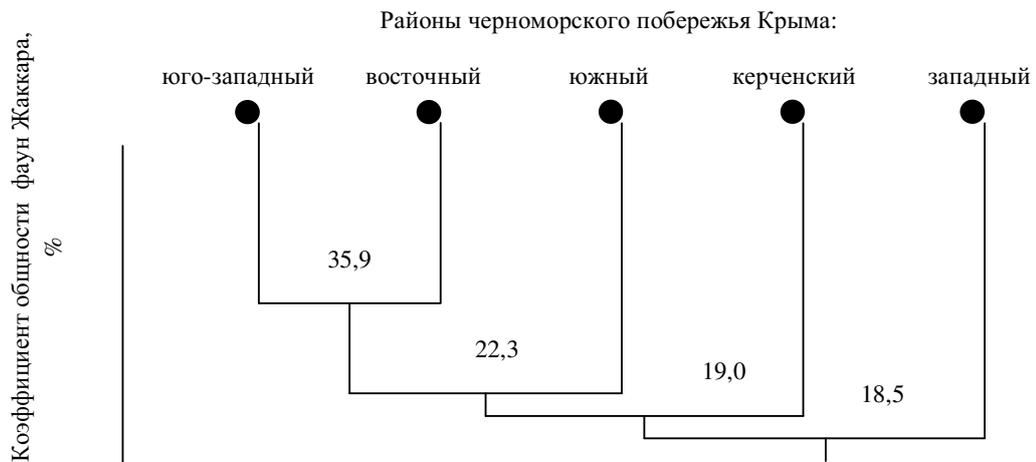


Рис. 7.1. Дендрограмма сходства паразитофаун в различных районах крымского побережья Черного моря
Table 7.1. Dendrogramm of resemblance of parasite fauna in different regions of the Black Sea coast of Crimea

Сходство абиотических условий этих двух областей крымского шельфа, подчеркнутое выше, обуславливает и значительное сходство их паразитофаун (22 общих вида) что наглядно видно на дендрограмме; к этому комплексу примыкает и паразитофауна южного побережья Крыма (рис. 7.1). Тем не менее, весьма вероятно, что при более тщательном исследовании паразитофауны южного побережья Крыма ее состав окажется в большей степени сходным с таковым юго-западного и восточного побережий.

Итак, на черноморском шельфе Крыма выделяются два крупных фаунистических комплекса паразитических организмов: один – приуроченный к участку побережья от юго-западной оконечности Крыма до Карадага – Судака, другой – на западном побережье Крыма и в районе Керченского пролива.

Анализ особенностей распределения паразитических видов-эндемиков разного уровня вдоль прибрежной зоны Крыма, показывает, что преобладающая их часть (91 %) зарегистрирована у юго-западного побережья полуострова, 24 % – у южного, 30 % – у восточного побережья, 19 % – в районе Керчи и Керченского пролива и только 13 % эндемич-

ных видов представлено у западных берегов Крыма. Тем не менее, в большинстве случаев трудно судить о том, насколько те или иные эндемичные виды узколокальны, поскольку наиболее интенсивные исследования охватывали именно зону юго-западного шельфа Крыма, в то время как данные о составе фауны паразитов других районов Черного моря представлены значительно слабее.

Без сомнения, состав паразитофауны отдельных регионов зависит не только от их абиотических характеристик, но и от региональных особенностей видового состава потенциальных хозяев. Поэтому представляет интерес проследить особенности состава паразитофауны на примере хозяина, широко распространенного во всех биоценозах черноморского побережья Крыма и наиболее изученного в паразитологическом отношении. К числу подобных хозяев, прежде всего, относится черноморская мидия.

7.2.2. Особенности фауны паразитов и комменсалов мидии *Mytilus galloprovincialis* Lmk в отдельных районах черноморского побережья Крыма. Мидия *M. galloprovincialis* является, пожалуй, единственным черноморским моллюском, в

отношении которого на протяжении двух десятилетий осуществляется долговременный паразитологический мониторинг. Именно поэтому фауна ее паразитов и комменсалов¹ изучена достаточно обстоятельно [17], что позволяет представить обзор соответствующих данных в географическом аспекте.

В Каркинитском заливе (исследования выполнялись в его восточной, более мелководной части) у мидии обнаружено 4 вида паразитов и комменсалов (табл. 7.13). Из них наиболее часто встречается инфузория *A. mytili*. Патогенные для мидии организмы – микроспоридия *S. mytilovum* и трематода *P. maculatus* – в этом районе очень редки.

В районе Черноморска (северный берег п-ова Тарханкут; западное побережье Крыма) у мидии зарегистрировано 6 видов паразитов и комменсалов, среди которых наиболее обычны *A. mytili* и *C. vastifica*.

Примечателен факт низкой зараженности мидий грегариной *N. legeri*: экстенсивность инвазии составляла 5 %, а интенсивность инвазии не превышала 20 ооцист в одном моллюске. Учитывая высокую встречаемость *N. legeri* у мидий в южных районах Крымского побережья, а также в Средиземном море [17], можно предположить, что северное побережье Тарханкутского п-ова является северной границей ареала этого вида в Черном море. Распространение *N. legeri* в северо-западную часть моря, по всей вероятности, ограничивает пониженная соленость воды этого района.

Мидии лимана Донузлав поселяются в узкой прибрежной полосе на подводной части

береговых скал и валунах. У моллюсков естественных поселений в лимане отмечено 5 видов паразитов и комменсалов (табл. 7.13). Наиболее примечательной особенностью является высокая встречаемость у мидий в этом водоеме полихеты *P. ciliata* и единственное известное в Черном море обнаружение у этих моллюсков метацеркарий птичьей трематоды *Echinostoma sudanense* (видовая принадлежность паразита установлена в результате экспериментального скармливания цыплятам метацеркарий из мидии).

Весьма любопытно, что у мидий Донузлава крайне редко и, к тому же, локально [17] встречаются партениты трематоды *P. maculatus*, тогда как метацеркарии и мариты этого вида широко представлены у обитающих здесь же гастропод и рыб [17, 70]. Тем не менее, в кутовой части лимана находится устойчивый очаг заражения мидий проктэкозисом [17], что обеспечивает стабильное функционирование паразитарной системы трематоды *P. maculatus* в этом водоеме.

Характерно, что в Донузлаве у мидии не обнаружены некоторые виды симбионтов, обычные для этих моллюсков в северо-западной части моря [17]. Вероятно, это объясняется относительно недавним временем соединения озера Донузлав с морем и превращения его в водоем типично лиманного типа, в связи с чем многие паразитарные системы в нем в настоящее время все еще находятся в стадии становления.

У мидий из Севастопольских бухт известно 9 видов паразитов и комменсалов (табл. 7.13). Наиболее обычны среди них инфузории *A. mytili*, сверлящая губка *C. vastifica* и трематода *P. duboisi*. В распространении большинства паразитов и комменсалов мидии по Севастопольским бухтам наблюдается определенная очаговость, обусловленная как биотическими, так и абиотическими факторами.

¹ В данном подразделе приведена полезная для работников марикультуры информация о встречающихся у мидии комменсальных инфузориях, а также о губках и полихетах, не являющихся собственно паразитами, но могущих при определенных обстоятельствах становиться патогенными для этих моллюсков.

Таблица 7.13. Частота встречаемости (экстенсивность инвазии, в %) паразитов и комменсалов у мидии *Mytilus galloprovincialis* из природных популяций различных районов Крымского побережья Черного моря (по [17, 27])

Table 7.13. Parasites and commensals in native populations of mussel *Mytilus galloprovincialis* from different regions of the Crimean coast of the Black Sea (prevalence, %) [17, 27]

Виды паразитов и комменсалов	Районы крымского побережья:							
	Каркинитский залив	побережье Черноморска	лиман Донузлав	бухты Севастополя	Ласпи – Батилиман	Новый Свет	Карадаг	Керченский пролив
<i>Hexamita nelsoni</i>	4,6	0	–*	1,0	–	–	0	–
<i>Nematopsis legeri</i>	0	5,0	0	20,0–25,0	до 100	до 100	100,0	0
<i>Steinhausia mytilovum</i>	2,4	10,0	0	3,0	1,2	1,5	1,5	0
<i>Ancistrum mytili</i>	42,9	85,0	38,0	100,0	100,0	80,0	82,6	100,0
<i>Peniculistoma mytili</i>	0	0	0	20,0–49,0	22,5	20,0	25,0	50,0
<i>Cliona vastifica</i>	0	80,0	0 – 100	0–100	0–100	0–100	0 – 89,7	25,0
<i>Urastoma cyprinae</i>	0	15,0	0	5,0	12,5	15,0	12,2	0
<i>Proctoeces maculatus</i>	2,4	0	25,0	0	0	0	0	1,0
<i>Parvatrema duboisi</i>	0	0	0	0–100,0	0	0	0	0
<i>Echinostoma sudanense</i> met.	0	0	0 – 62,0	0	0	0	0	0
<i>Polydora ciliata</i>	0	10,0	0–55,5	5,0	5,0	0,25	4,5	3,0

* - прочерк означает «не исследовали»

Наиболее наглядно она прослеживается на примере одного из самых распространенных в этом районе паразитов мидии – трематоды *P. duboisi*.

Метацеркарии этого вида встречаются в мидиях на участке побережья от Качи до м. Айя, а также во внутренних севастопольских бухтах. Мидии, обитающие на этой акватории, заражены парватремой крайне неравномерно [70]. Так, на периферии указанной области (Кача, м. Айя, б. Инкерманская и кут б. Южная) экстенсивность инвазии метацеркариями *P. duboisi* относительно невелика (от 25 до 70 %), индекс обилия паразита не превышает 10 экз./ос. Напротив, район устья Севастопольской бухты можно считать основным очагом парватремной инвазии: численность гемипопуляции метацеркарий *P. duboisi* здесь самая высокая (экстенсивность инвазии мидий дости-

гает 100 %, а максимальная интенсивность инвазии – свыше 3 000 экз./особь хозяина).

По [70], заражение мидий метацеркариями *P. duboisi* начинается в первые месяцы жизни осевших моллюсков, по достижении ими длины 4 мм. С ростом мидий степень их инвазии парватремой непрерывно увеличивается (вероятно, за счет возрастания с возрастом фильтрационной способности моллюсков растет риск попадания в них инвазионного начала), в результате основная часть гемипопуляции метацеркарий локализована в мидиях старших размерно-возрастных групп [70].

Примечательно, что у мидий севастопольских бухт не найдены партениты трематоды *P. maculatus*. В то же время метацеркарии этого вида, по [66], встречаются у гастропод, обитающих в одних с мидиями биотопах: *Rissoa splendida* (у 0.5 % моллюсков) и *Tricolia pulla* (1.5 %), а мариты *P. maculatus*

поражают значительную часть популяций окончательных хозяев-рыб, обитающих в бухтах Севастополя: 26 % рулен *Symphodus tinca*, 22 % перепелок *S. roissali*, почти 10 % рябчиков *S. cinereus* и 5 % глазчатых губанов *S. ocellatus* [51]. Описанная ситуация сходна с таковой, отмеченной в лимане Донузлав.

Характер распределения паразитов и комменсалов мидии по севастопольским бухтам в немалой степени зависит также и от антропогенного воздействия. Так, частота встречаемости *C. vastifica* варьирует в зависимости от степени загрязнения бухт: в центре Севастопольского рейда, где отмечено наивысшее загрязнение хлороформными битумоидами (1,19 – 2,10 г на 100 г осадка, по данным [73], сверлящая губка клиона не обнаружена [17], в кутовой части бухты (0,29 – 0,38 г) эта губка отмечена у 50 % мидий, а на выходе из бухты (0,08 – 0,98 г) – у 78 %. В сравнительно чистой бухте Казачья клионой поражено 100 % мидий, между реками Бельбек и Кача – в среднем 78 %.

Фауна паразитов и комменсалов мидий в районе Ласпи – Батилимана (западная часть Южного берега Крыма) насчитывает 7 видов (табл. 7.13); ее наиболее примечательная особенность – гораздо более высокая, по сравнению с западным и особенно северо-западным побережьем Крыма, встречаемость грегарины *N. legeri*. Этому в немалой степени способствует обилие в прибрежной зоне Ласпи – Батилимана ракообразных – окончательных хозяев данного паразита. В 1985 г. здесь была отмечена вспышка нематодпсозиса, что указывает на существование в данном участке прибрежной зоны Крыма устойчивого природного очага инвазии грегариной *N. legeri*.

Благоприятные абиотические условия (отсутствие заиления, хорошая аэрация и сравнительно низкие температуры воды) способствуют распространению в этом районе сверлящей губки *C. vastifica*, поражающей до

30,9 % моллюсков, а также турбеллярии *U. suprinae*, частота встречаемости которой у мидии, в сравнении с севастопольскими бухтами, увеличивается здесь в 3 раза. Однако эти же факторы – относительно низкие температуры воды в сочетании со значительным гидродинамизмом – препятствуют широкому распространению здесь микроспоридии *S. mytilovum*, которая обнаружена всего у 1.2 % моллюсков.

Чрезвычайно редкая встречаемость у мидий метацеркарий *P. duboisi* может быть (предположительно) связана с низкой численностью в этом районе первого промежуточного хозяина этой трематоды, пока еще не найденного. В немалой степени снижению численности этих метацеркарий способствуют большие глубины и интенсивный гидродинамизм, что затрудняет эффективную дисперсию инвазионного начала.

У мидий, обитающих в районе Нового Света (к юго-западу от г. Судак), обнаружено 7 видов паразитов и комменсалов (табл. 7.13) – фактически те же, что и у мидий в районе Ласпи – Батилимана. Тем не менее, в районе Нового Света наиболее редка полихета *P. ciliata*, которая отмечена всего у 0.6 % мидий. По [17], обитающие в этом районе мидии длиной менее 1/2 см свободны от паразитов и комменсалов, у моллюсков длиной 2.0 – 3.7 см обнаружено 5 видов симбионтов, а у более крупных мидий уже 8.

Видовой состав паразитов и комменсалов мидии в районе Карадага, а также показатели их встречаемости существенно не отличаются от тех, что известны для двух предыдущих районов. В то же время, в распределении отдельных видов паразитов и комменсалов в популяции карадагских мидий наблюдается мозаичность, обусловленная особенностями их экологии. Так, полихета *P. ciliata* обнаружена только у мидий с ракушечника, а частота ее встречаемости у моллюсков достигает 12 %. Грегарины *N. legeri* встречается на

глубинах не более 3 м, на больших же показатели зараженности мидий ею уменьшаются. Турбеллярия *U. suprinae* чаще встречается у мидий с ила (21 %), чем у моллюсков со скал (12 %). Экстенсивность заселения мидий клионной варьирует от 15.3 % (бухта Лисья, с заиленными грунтами) до 89.7 % (в районах скально-каменистых грунтов, на небольших глубинах), что наглядно отражает приуроченность этой сверлящей губки к приповерхностной зоне моря над каменистым субстратом [27]. Снижение численности губки отмечено также по мере удаления от берега.

У мидий Керченского пролива обнаружены партениты трематоды *P. maculatus*, однако встречаемость ее очень низка – всего у 1 % мидий [40]. У скаловых мидий из района пос. Заветное отмечено 4 вида комменсалов; наиболее широко распространена инфузория *A. mytili*, отмеченная у 100 % мидий в количестве 12 – 190 особей на одного моллюска.

Сравнительный анализ видового состава паразитов и комменсалов мидии в различ-

ных регионах черноморского побережья Крыма показал (рис. 7.2), что во всех исследованных биоценозах формируется единый фаунистический комплекс этих организмов, особенно близкий по видовому составу в биоценозах скалистых побережий (юго-западное, восточное и южное). Фауна паразитов и комменсалов мидий Керченского пролива значительно обеднена (табл. 7.13), а их популяции немногочисленны, что, очевидно, определяется своеобразием абиотических условий в этом районе.

В целом, характер биоценозов крымского побережья, формирующихся под воздействием, прежде всего, абиотических факторов, оказывает существенное влияние как на качественный состав, так и на показатели численности паразитических видов. Не следует, однако, упускать из виду еще один обширный комплекс факторов, воздействие которых нередко существенно видоизменяет картину географического распределения видов – факторы антропогенного происхождения.

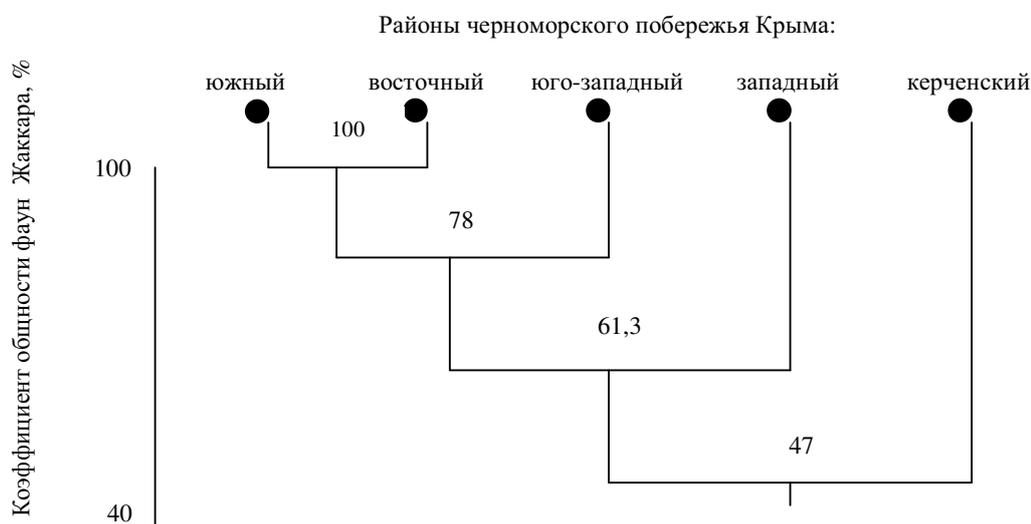


Рис. 7.2. Дендрограмма сходства фауны паразитов и комменсалов мидии *Mytilus galloprovincialis* в разных районах черноморского побережья Крыма

Table 7.2. Dendrogram of resemblance of *Mytilus galloprovincialis* parasite and commensal fauna in different regions of the Black Sea coast of Crimea

7.3. Особенности антропогенного воздействия на паразитарные системы, функционирующие у черноморского побережья Крыма

Вопреки широко распространенному мнению, антропогенные изменения среды обитания способны оказывать негативное воздействие на видовой состав не только свободноживущих организмов, но и паразитических. Более того, изменение качества среды в экосистемах, подверженных антропогенному влиянию, способно разбалансировать сложившиеся паразито-хозяйинные взаимоотношения, последствия чего трудно переоценить. Так, отмечаемое многими авторами упрощение структуры морских биоценозов, происходящее в результате элиминации неустойчивых к загрязнению видов свободноживущих организмов, нередко делает невозможным и осуществление жизненных циклов паразитов. Особенно уязвимы в этом отношении их свободноживущие стадии, однако значимым является и непосредственное воздействие на популяции видов-хозяев. В частности, особенно подвержены влиянию перечисленных выше антропогенных факторов моллюски – обязательное звено жизненных циклов трематод. Стоит также заметить, что осуществление жизненного цикла паразита становится маловероятным при значительном сокращении численности популяций какого-либо из его хозяев.

Работы по изучению отклика паразитарных систем на антропогенное воздействие на Черном море начаты относительно недавно. Так, установлено неоднозначное влияние промышленного и бытового (неочищенные сбросы аварийного коллектора городской канализации г. Севастополя) загрязнения на паразитарные системы, образуемые трематодами *Parvatrema duboisi* и *Helicometra fasciata*, а также инфузурией *Terebrospira lenticularis* [67].

В частности, при исследовании влияния неочищенного стока бытовой канализации

на состояние гемипопуляции метацеркарий трематоды *P. duboisi* было показано [67], что индекс обилия метацеркарий в мидиях *Mytilus galloprovincialis* растет вдоль градиента разбавления сточных вод – от 11.1 экз./ос. в непосредственной близости от точки их выпуска до уровня в 975.0 экз./ос. в 270 м от нее. В мидийных поселениях, еще более удаленных от источника загрязнения, индекс обилия метацеркарий резко падает – до 55.0 экз./ос., однако 100 %-ная экстенсивность инвазии сохраняется. Интересно, что канализационные воды негативно влияют и на рост самих мидий: средняя длина этих моллюсков уменьшается по мере приближения к точке сброса неочищенных стоков. Тем не менее, выполненный [67] расчет изменений показателя удельной численности метацеркарий *P. duboisi* показал, что доминирующим фактором столь неравномерного распределения метацеркарий является именно загрязнение. Подтверждают это предположение и результаты экспериментов по заражению мидий, выполненных цитированными авторами. Одновозрастные стерильные мидии, экспонированные в садках в непосредственной близости от канализационного выпуска, погибали в течение первых 2-х недель; скорость инвазирования стерильных мидий того же размера в садках, удаленных от точки выпуска на 25 и 120 м, составила 0.75 и 1.85 метацеркарий на одного моллюска в день соответственно.

Реакция на загрязнение инфузурии *T. lenticularis* носит, по [67], несколько иной характер. Эти простейшие тяготеют к умеренным концентрациям бытовых загрязнителей: в участках моря, умеренно удаленных от сброса канализационных вод, тереброспирой заражено 74 % их хозяев – креветок *Palaemon*

elegans, тогда как в непосредственной близости от выпуска экстенсивность их заражения составляет 35 %, а на значительном удалении от него (850 м) – всего 25 %.

Что касается гемипопуляции метацеркарий другого вида трематод, *H. fasciata*, хозяевами которого являются креветки *P. elegans*, то показатель индекса обилия личинок этого паразита также наивысший (14.5 – 16.5 экз./ос.) в зоне умеренных концентраций канализационных вод. В зоне непосредственного сброса вод метацеркарии не обнаружены. Вероятно, как креветки, так и первый промежуточный хозяин *H. fasciata* – гастропода *Gibbula adriatica* – избегают высоких концентраций загрязнителей. На значительном (850 м) удалении от точки сброса индекс обилия метацеркарий падает до 6.0 экз./ос., тогда как экстенсивность инвазии партенитами этой трематоды первого промежуточного хозяина возрастает в 1.2 раза. К сожалению, данные об устойчивости к загрязнению свободноживущих стадий развития *H. fasciata* пока отсутствуют. Очевидно, тем не менее, что распределение различных паразитирующих фаз развития геликометры вдоль градиента разбавления бытового стока носит сложный характер, во многом определяемый особенностями поведения ее хозяев.

Увеличение масштаба исследований, при котором показатели зараженности различных хозяев сравниваются без учета сложного характера распространения в морской воде пятна бытового загрязнения, позволяет сделать выводы, не противоречащие изложенным выше. Так, по [108], зараженность креветок инфузорией *Terebrospira lenticularis*, лучистым грибом *Actinomyces* sp. и метацеркариями *H. fasciata* статистически достоверно выше в районах моря, загрязненных бытовыми канализационными стоками (б. Карантинная), в сравнении с районами, характеризующимися хорошей проточностью воды и менее значи-

тельным загрязнением (устье б. Круглая). В частности, средняя интенсивность инвазии креветок метацеркариями *H. fasciata* в период наблюдений составила в б. Карантинная 35.2 экз./ос., в устье б. Круглая – 10.2, показатели пораженности креветок инфузорией *T. lenticularis* – 76 и 18 % площади кутикулы, лучистым грибом – 54 и 20 % соответственно.

Для оценки влияния промышленных загрязнителей на популяции паразитических организмов [67] были изучены показатели зараженности хозяев тремя видами паразитов – *Parvatrema duboisi*, *H. fasciata* и *T. lenticularis* в Центральной бухте г. Севастополя.

Как оказалось, экстенсивность инвазии мидий метацеркариями *P. duboisi* увеличивается по мере удаления от основных источников промышленного загрязнения: от 26 % в кутовой части Инкерманской бухты до 42 % в районе м. Фиолент и 53 % в районе Качи (два условно чистых контрольных района). Инфузории *T. lenticularis* отсутствуют не только в загрязненных районах Центральной бухты, но и на открытых участках побережья. Эти паразиты отмечены только у креветок, выловленных с внутренней стороны мола, запирающего устье Центральной бухты (заражено 74 % хозяев), то есть в районе, испытывающем влияние стока городской канализации. Четкой реакции трематоды *H. fasciata* на загрязнение не выявлено, что, по-видимому, объясняется особенностями протекания ее сложного жизненного цикла, в который вовлечены хозяева, относящиеся к разным трофическим уровням и систематическим группам.

В целом, по [67], исследованные органические загрязнители способны, в зависимости от концентрации их в морской воде, оказывать на изученные паразитарные системы как стимулирующее, так и угнетающее воздействие, тогда как промышленное загрязнение воздействует только угнетающе.

Стимулирующее влияние умеренных концентраций органических загрязнителей (частиц органического детрита) обусловлено, вероятно, возможностью их использования гидробионтами-хозяевами в качестве дополнительного источника пищи. Тем не менее, высокие концентрации этих загрязнителей, как и загрязнение промышленной природы, способны подавлять жизнедеятельность как видов-хозяев, так и паразитов.

Наиболее перспективным объектом для изучения влияния качества среды на характеристики популяций и таксоценов гельминтов являются моногены, поскольку влияние на этих паразитов среды обитания 2-го порядка, т. е. внешней среды, в наименьшей степени опосредуется влиянием среды 1-го порядка, т.е. организма хозяина.

Так, по [89], в районах крымского побережья, различающихся по степени и характеру загрязнения, формируются различные фаунистические комплексы моногеной. Фауна моногеной 12 видов рыб (сравнивались выборки, взятые в один сезон от равноразмерных хозяев), обитающих в загрязненном бытовыми стоками районе у Севастополя, более разнообразна, чем аналогичная группировка в условно чистом районе моря у Карадага (индекс видового разнообразия составляет 3.33 и 2.17 соответственно). Группировка моногеной в районе канализационного выпуска относительно выровнена по видовому составу, в то время как карадагская характеризуется более высокой степенью доминирования нескольких видов. Очевидно, выброс бытовой канализации привлекает рыб доступностью корма, что повышает их скученность и создает благоприятные условия для циркуляции свободноплавающих личинок моногеной и осуществления инвазии рыб. Кроме того, умеренное загрязнение может несколько снижать иммунитет рыб, что также может приводить к увеличению видового разнообразия моногеной.

В то же время, по [89], индекс видового разнообразия карадагской фаунистической группировки моногеной выше, чем в б. Балаклавской (3.70 и 2.22 соответственно), воды которой в период проведения исследований характеризовались сильным промышленным загрязнением, преимущественно нефтепродуктами [74]. Увеличение неравномерности вклада в разнообразие отдельных видов моногеной, наблюдаемое в Балаклавской бухте, также сигнализирует о неблагоприятном состоянии сообщества. Вероятно, промышленное загрязнение угнетает анализируемую группировку моногеной.

Аналогичные данные получены Е. В. Дмитриевой [89] и при анализе численности популяции моногеной *Gyrodactylus sphinx* в различных по степени загрязнения районах. Так, при одинаковых значениях температуры воды, показателях плотности и размерно-возрастной структуры хозяев (собачек-сфинкс), наивысшие показатели численности моногеной были отмечены в районе сброса бытовых стоков (индекс обилия = 24 экз./ос.), наименьшие (13.4 экз./ос.) – в б. Северной, испытывающей промышленное загрязнение.

Интересный пример опосредованного антропогенного влияния на численность паразитов представляет собой строительство заградительного мола на входе в центральную гавань Севастополя. Этот искусственный риф затруднил водообмен бухты с открытым морем, что привело к резкому увеличению концентрации в воде бухты разнообразных загрязняющих веществ. Эвтрофирование вызвало стремительное размножение зеленых водорослей, что, в свою очередь, обеспечило в дальнейшем формирование обширной кормовой базы ныряющих околоводных птиц [72]. В результате во внутренних бухтах Севастополя стали оставаться на зимовку такие виды перелетных птиц, которые ранее останавливались здесь только на пролете [69].

Увеличение численности окончательных хозяев должно закономерно привести к соответствующему росту популяций паразитов, что и отмечено, например, в отношении гемипопуляции метацеркарий трематоды *P. duboisi*².

Так, при фоновых значениях экстенсивности инвазии мидий этими личинками не выше 60 %, в прилегающих к молу бухточках мидии заражены на 100 %, а интенсивность инвазии достигает нередко нескольких тысяч экз./ос. [72]. В течение нескольких лет после постройки мола парватрема проникла в поселения мидий в районе б. Голубой и м. Фиолент, а к 1997 г. ареал этого вида расширился уже почти до м. Айя [72].

Известно, что околоводные птицы черноморского побережья Украины являются хозяевами широкого круга гельминтов [102], в частности, только трематод от них известно 155 видов [23]. Возможно, дальнейшее увеличение разнообразия зимующих птиц будет сопровождаться и ростом видового разнообразия паразитов, что требует продолжения паразитологического мониторинга в районе Севастополя.

Не стоит упускать из виду и то обстоятельство, что результатом хозяйственной деятельности человека нередко становится резкое изменение соотношения численности свободноживущих видов в районах, где промышленным способом выращиваются какие-либо водные организмы. При подобной антропогенной трансформации природных экосистем паразитарные болезни, ограниченные "дикими" сочленами биоценозов, получают шанс перехода на культивируемые организмы и образуют с ними новые, нестабильные, паразито-

хозяйные системы. Таким образом, резкое увеличение численности хозяйственно ценных гидробионтов в районах их культивирования, традиционно приуроченных к прибрежной зоне, неизбежно увеличивает вероятность эпизоотий, как среди гидробионтов естественных поселений, так и культивируемых. Особенно опасными в этом отношении являются паразитические организмы с прямым циклом развития, заражающие новых хозяев контактным путем и способные достаточно быстро отреагировать на увеличение плотности популяций хозяев (например, моногенеи, паразитические инфузории, миксоспоридии, паразитические копеподы). Тем не менее, именно в таких условиях особенно ярко проявляется регулирующая [1] функция паразитов, направленная на стабилизацию видового состава биоценоза и численности видов в нем.

В целом, результаты исследований специалистов отдела экологической паразитологии ИнБЮМ показали, что отдельные виды паразитов могут быть использованы в качестве биомаркеров для оценки состояния биоты прибрежных районов и контроля качества воды. Кроме того, установлены закономерности влияния загрязнений различного характера на характер встречаемости некоторых паразитов, что позволяет оценить возможные последствия этого аспекта антропогенного влияния на видовое разнообразие паразитических организмов в различных районах побережья Крыма. Заметим также, что еще одним практически важным результатом антропогенного воздействия на черноморские экосистемы является внедрение в них интродуцентов и случайных вселенцев. Воздействие такого рода, несомненно, способно изменить уровень видового разнообразия не только свободноживущих организмов, но и паразитических.

² По данным В. К. Мачкевского, в качестве окончательных хозяев этой трематоды на черноморском побережье Крыма зарегистрированы лысуха *Fulica atra* и озерная чайка *Larus ridibundus*.

7.4. Паразитологическая характеристика вселенцев в Черное море

Как известно, комплексы, образуемые популяцией паразитического вида и популяциями хозяев, поддерживающих ее существование (т. н. паразитарные системы), обладают специфичностью к биоценозам, в пределах которых они функционируют. Именно этот фактор нередко препятствует формированию паразитарных систем в необычных для них искусственных или же природных биогеоценозах. Кроме того, биоценотическая специфичность паразитарных систем обеспечивает выполнение ими защитной функции – предотвращения внедрения в биоценозы чуждых для них видов свободноживущих организмов [1].

В большинстве случаев отсутствие подходящих хозяев и/или неблагоприятные абиотические и биотические воздействия препятствуют натурализации паразитов в новом для них местообитании. Особенно верно это утверждение в отношении паразитов со сложными жизненными циклами, таких, например, как цестоды, трематоды, нематоды, скребни. Тем не менее, широко известны многочисленные случаи успешного внедрения в экосистемы чуждого вида-паразита. В таких случаях с участием популяций аборигенных (или культивируемых человеком) хозяев формируется молодая нестабильная паразитарная система, в которой еще не выработались механизмы саморегуляции; следствием этого могут быть тяжелые эпизоотии, охватывающие обширнейшие территории (акватории). Аналогичные последствия может вызвать и внедрение нового свободноживущего вида-хозяина в исторически сложившуюся паразитарную систему, и тому также имеется немало примеров.

В последние годы виды-вселенцы привлекают все возрастающее внимание исследователей, поскольку зачастую они наносят существенный вред системе биологического разнообразия, сложившейся в новом для них

водоеме. Прежде всего, это касается свободноживущих животных, случайно проникших в водоем, или же интродуцированных целенаправленно. В новом для них водоеме существует своя, местная фауна паразитов, качественный и количественный состав которой сложился исторически, а между популяциями паразитов и их хозяев сложилось, как правило, динамическое равновесие. При попадании в такой водоем свободноживущие гидробионты-вселенцы могут спровоцировать рост численности популяций местных паразитов, нарушив тем самым существующий в биоценозах баланс паразитического и свободноживущего компонентов. Существует, однако, и еще один паразитологический аспект проблемы видов-вселенцев: вместе со случайно или преднамеренно вселенными свободноживущими видами (в случае отсутствия предварительного паразитологического обследования интродуцентов) в новый водоем могут попасть и присутствующие им паразиты, последствия которого зачастую предугадать невозможно.

Несмотря на продолжающееся интенсивное освоение Черного моря разнообразными гидробионтами [см., напр., 119], лишь немногие вселенцы обследованы паразитологами. Тем не менее, это направление паразитологических исследований было, есть и останется важным, особенно в связи с возможностью вселения вместе с хозяевами новых для черноморской экосистемы патогенных организмов, что чревато ухудшением эпизоотической ситуации.

Очевидно, именно опасность такого рода является побудительным мотивом для включения видов-паразитов в сводки вселенцев в Черное море (напр., [110]), однако степень ее по-прежнему недооценивается.

Паразиты пиленгаса *Mugil so-iuy*

Basilewsky, 1855 (= *Liza haematoheila* Temmnick & Schlegel, 1845). Дальневосточная кефаль-пиленгас была акклиматизирована в 1972 – 1976 гг. в Шаболатском и Тилигульском лиманах, а также в открытых водах северо-западной части Черного моря. Примерно в это же время (в 1978 г.) она была завезена и в Молочный лиман Азовского моря, благоприятные условия которого способствовали росту численности популяции этой рыбы и последующему выходу пиленгаса в Черное море.

Известно, что в Азовском море становление паразитофауны акклиматизированного пиленгаса, которая насчитывает в этом водоеме 39 видов, произошло преимущественно за счет заимствования паразитов, характерных для местных рыб [98]. В Черном море у пиленгаса, вылавливаемого у берегов Крыма, пока отмечено только 7 видов паразитов: 3 вида моногеней – *Ligophorus kaohsianghsieni*, *L. chabaudi* и *Microcotyle mugilis* [33], миксопоридия *Mухobolus parvus* [117], трематода *Saccocoelium tensum* [52], нематоды *Hysterothylacium aduncum* и *Dichelyne minutus* [96]. С учетом этих данных нами рассчитан индекс видового разнообразия паразитофауны черноморского пиленгаса, который оказался равным 5.38.

Очевидно, относительно небогатый видовой состав паразитов пиленгаса в этом водоеме объясняется как сравнительно недавним его проникновением в Черное море, так и все еще недостаточно интенсивными паразитологическими исследованиями этого хозяина (такое положение вещей обусловлено, в первую очередь, трудностями получения черноморского материала). Судя по низким показателям зараженности пиленгаса большинством обнаруженных у него паразитов, что отмечается цитированными выше авторами, можно предположить, что он является для них случайным хозяином (по крайней мере, на современном этапе внедрения пиленгаса в экоси-

стему Черного моря). Отметим, кстати, что все перечисленные виды встречаются у местных кефалевых рыб.

Таким образом, как и в Азовском море, паразитофауна пиленгаса в Черном море обнаруживает определенное сходство с таковой местных кефалевых рыб (общими являются *M. parvus*, *L. chabaudi*, *M. mugilis*). Одновременно пиленгас приобретает здесь паразитов, характерных для других черноморских рыб; в их числе, например, *D. minutus* – обычный паразит представителей сем. Gobiidae. Это объяснимо сходным характером питания этих рыб и общностью местообитаний. Не является неожиданностью и находка у пиленгаса нематоды *H. aduncum*, отличающейся крайне широкой [87] специфичностью, как к промежуточным, так и к окончательным хозяевам (в числе его хозяев в Черном море рыбы 46 видов).

Очевидно, в будущем у черноморского пиленгаса будет обнаружено еще не менее 16 видов паразитов, уже найденных у пиленгаса в Азовском море [98]. Все они встречаются и вдоль крымского побережья Черного моря у различных, близких по экологии рыб, в том числе и у местных кефалевых. В их числе инфузории *Tetrahymana pyriformis*, *Trichodina jadratica* и *T. puutoraci*, моногеней *Gyrodactylus zhukovi* и *G. mugili*, трематоды *Haploplanchnus pachysomus*, *Bunocotyle cingulata*, *Saturnius papernai*, *Lecithaster galeatus*, *Saccocoelium obesum*, *Haploporus lateralis*, *Dicrogaster contracta*, *Pygidiopsis genata* met., *Cryptocotyle concavum* met., личинки нематоды *Contraecaecum microcephalum*, а также скребень *Neoechinorhynchus agilis*.

К числу паразитов, занесенных пиленгасом в Черное море с Дальнего Востока и доколе отсутствовавших в черноморской фауне, относится моногеней *L. kaohsianghsieni*. Этот паразит имеет прямой жизненный цикл, что объясняет его сравнительно быстрый переход на "аборигенного" черноморского сингиля

[33], близкого к пиленгасу как в систематическом отношении, так и экологически.

Следует заметить, что отмеченные у пиленгаса в Черном море микроспоридии *M. parvus*, моногенеи *L. chabaudi* и *M. mugilis*, известны у него и на Дальнем Востоке. Однако они встречались также и у черноморских кефалей перед вселением пиленгаса. Паразитологические исследования маточного стада пиленгаса перед акклиматизацией проведены не были [61]. Следовательно, не исключена возможность генетического обогащения популяций азовских и черноморских *M. parvus*, *L. chabaudi* и *M. mugilis* в том случае, если первоначально в Черное и Азовское моря были привезены производители *L. haematoheila*, зараженные этими паразитами.

Заметим, что последствия включения пиленгаса в паразитарные системы черноморских паразитов могут быть крайне неблагоприятными. Так, у этой кефали отмечена [117] патогенная микроспоридия *M. parvus*; в Керченском проливе, по данным В. М. Юрахно, она поражает от 4 до 54 % пиленгаса (в зависимости от сезона года и возраста хозяина). Этот паразит, цисты которого во внутренних органах пиленгаса единичны, особенно сильно поражает жабры, которые в ряде случаев сплошь покрыты белым текучим налетом, что нарушает дыхательную функцию пораженного органа. Как показали пятнадцатилетние (с 1987 по 2002 гг.) исследования В. М. Юрахно, интенсивность инвазии *M. parvus* аборигенных черноморских кефалей, лобана, сингиля и остроноса, никогда не достигала столь высоких показателей: на жабрах одной рыбы встречалось не более 10 цист. Следовательно, можно предположить, что в результате интенсивного развития этой микроспоридии в пиленгасе, который таким образом становится источником и разносчиком инвазии, в бассейне Понтоазова произойдет дальнейшее увеличение численности патогенного для кефалевых пара-

зита. Не исключено, что в дальнейшем этот процесс может привести к вспышке миксоболезиса у аборигенных видов кефалей.

Паразиты гребневигов *Mnemiopsis leidy* Agassiz, 1865 и *Beroe ovata* Mayer, 1912.

В отличие от искусственно интродуцированного пиленгаса, гребневики *Mnemiopsis leidy* и *Beroe ovata* являются спонтанными вселенцами в Черное море, успешно натурализовавшимися в новом для них водоеме. Учитывая огромную численность этих желетелых и их существенную роль в экосистеме пелагиали Черного моря [32], нельзя недооценивать также и возможные последствия включения гребневигов в жизненные циклы паразитических организмов.

К настоящему времени у обитающих в Черном море гребневигов известен только один вид паразитов – личинки нематоды *Hysterothylacium aduncum*, проходящие в этих хозяевах III – IV стадии личиночного развития [25, 30]. Жизненный цикл этой нематоды в Черном море экспериментально не изучен, однако имеются сведения о том, что в качестве первых промежуточных хозяев *H. aduncum* использует копепод [103], а в роли дополнительных хозяев, помимо гребневигов, выступают также черноморские моллюски [40], декаподы, мизиды, а также 13 видов рыб, преимущественно пелагических [87].

Как правило, показатели зараженности рыб (некоторые из них заражены на 100 %, причем интенсивность инвазии может достигать нескольких сотен личинок *H. aduncum* в особи хозяина) значительно превышают таковые беспозвоночных (обычно в них присутствуют единичные личинки). Личинки *H. aduncum* III стадии найдены в кишечниках самок черноморских копепод *Pseudocalanus elongatus*, экстенсивность инвазии которых достигает 38 % [103]. В этой связи уместно привести информацию [101] о сравнительно низкой зараженности гельминтами океаниче-

ского зоопланктона: в приповерхностных водах она не превышает 1 %, а на глубине 150 – 200 м – на два порядка меньше (0,008 %). Очевидно, что именно высокая зараженность этой нематодой псевдокалянусов свидетельствует о его участии в жизненном цикле нематоды в качестве первого промежуточного хозяина и объясняет интенсивное заражение личинками *H. aduncum* различных черноморских рыб-планктофагов.

Выполненные исследования позволяют сделать вывод о чрезвычайно слабой зараженности личинками нематоды *H. aduncum* как мнемииопсиса, так и берое, обитающих у крымских берегов. По всей видимости, оба вида гребневики в настоящее время являются случайными хозяевами для этого паразита. Так, личинки *H. aduncum* найдены менее чем у 1 % из 512 обследованных берое [30], причем в одной особи хозяина находилось не более одной личинки этой нематоды. Близки к указанным и показатели зараженности этим паразитом гребневики, приводимые ранее [25]. Отметим в этой связи, что в Черном море единственным кормовым объектом хищного гребневика берое служит мнемииопсис. Следовательно, личинки *H. aduncum*, заражение которыми происходит только алиментарным путем, могут попасть к *Beroe* лишь от этого хозяина. По этой причине отсутствие в наших сборах нематод у *Mnemiopsis leidyi*, выловленного у юго-западного побережья Крыма, еще не означает отсутствие у него этих паразитов вообще.

Отмечено, что необычно высокие (до 73 %, по [124]) для планктонных организмов показатели экстенсивности инвазии гребневики *Pleurobrachia pileus* (= *P. rhodopis*) личинками *H. aduncum* наблюдаются у берегов Турции (т.е. как раз в тех районах Черного моря, где гребневики активно питаются псевдокалянусами). В частности, в обследованном цитированными авторами районе анатолийского

побережья копеподы составляли до 90 % содержимого желудков *P. pileus*, причем на долю *Pseudocalanus elongatus* приходилось более 1/3. Очевидно, именно тот факт, что в непосредственной близости от побережья Крыма не наблюдается крупных скоплений этой копеподы, и объясняет низкую зараженность личинками *H. aduncum* мнемииопсисов, отловленных в непосредственной близости от крымских берегов, на что указывают [30].

Отмечая крайне слабую изученность паразитофауны аборигенных черноморских желетельных, обратим внимание на следующее обстоятельство. В мировой литературе имеются сведения о зараженности гребневики рода *Pleurobrachia* 20 видами паразитов, в числе которых есть виды, представленные и в Черном море, например, лепокреидиидная трематода *Opechona bacillaris* и некоторые виды дидимозоидных трематод. Таким образом, не исключено, что как местные гребневики, так и вселенцы могут быть вовлечены в жизненные циклы и других черноморских паразитических организмов, однако для проверки этой гипотезы потребуются дальнейшие исследования.

Паразиты путассу *Micromesistius pou-tassou* (Risso, 1826). Единственный экземпляр этой стеногалинной океанической рыбы (ювенильная особь в возрасте около 1 года) был пойман в 1999 г. близ мыса Айя (юго-западное побережье Крыма). При паразитологическом обследовании в желудке путассу, заполненном остатками переваренных копепод, были обнаружены нематоды *H. aduncum* [10]. Заражение путассу нематодами обусловлено ее питанием планктонными рачками – промежуточными хозяевами данного паразита. Это означает, что в случае натурализации данного хозяина в Черном море, вполне возможно его включения в паразитарную систему *H. aduncum*, функционирующую в районе юго-западного побережья Крыма.

Паразиты круглой сардинеллы *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847. Из числа вселенцев, обследованных в паразитологическом отношении, следует упомянуть также золотистую (круглую) сардинеллу, несколькими годами ранее впервые отмеченную в Черном море [10]. Эта рыба оказалась хозяином трематоды *Pseudobacciger harengulae* [11, 22], что обогатило фауну черноморских трематод видом, принадлежащим к ранее не отмеченному в этом водоеме роду.

Известно, что трематоды проявляют крайне узкую специфичность к первым промежуточным хозяевам – моллюскам. Жизненный цикл этой трематоды пока не расшифрован и круг промежуточных хозяев не установлен. Следовательно, нельзя сказать, имеем ли мы дело со случайным заносом в Черном море одних лишь половозрелых особей *P. harengulae*, что не обязательно означает возможность дальнейшего осуществления жизненного цикла этой трематоды в новом для нее водоеме, или же *P. harengulae* следует считать очередным натурализовавшимся в Черном море вселенцем.

Паразиты рапаны *Rapana thomasiana*. Рапана не только не имеет в Черном море естественных врагов, этот моллюск довольно устойчив и к паразитарным инвазиям, что, без сомнения, весьма способствовало его быстрой и успешной натурализации в этом водоеме.

Имеется единственное сообщение о регистрации у черноморских рапан сверлящей губки *Cliona vastifica*. Так, по [47], у крымского побережья экстенсивность поражения рапан клиной варьирует от 1.5 (у моллюсков с песчаных грунтов) до 25 % (у моллюсков из биценозов скальных и каменистых грунтов). Известно, что в случае оседания личинок-планул на раковину двустворчатых моллюсков – мидий и устриц эта губка может стать серьезным патогеном: по мере роста клиона продельвывает ходы в толще раковины, нередко открываю-

щиеся у внутренней ее поверхности (т. е. в мантийную полость моллюска). Защищаясь от инородного агента, моллюск откладывает в местах соприкосновения с телом губки все новые и новые слои перламутра, в результате чего на местах возникшей или вероятной перфорации образуются подобия блистеров.

Описаны случаи сквозной перфорации раковины пораженных клинозисом устриц, при которых губка поражает мягкие ткани моллюсков с эффектом "черного мяса" [122]. В случае поражения мидий, со временем вся раковина моллюска, за исключением ее тонкого растущего края, покрывается сетью каналов, в которых размещается все увеличивающаяся в размерах губка. Частота встречаемости пораженных клинозисом особей среди черноморских мидий колеблется, в зависимости от субстрата, от 1.7 до 100 % [17, 27]; площадь поражения может достигать 100 % поверхности раковины и тогда внешний слой ее напоминает кружево, а разросшаяся губка выступает снаружи в виде красноватых наростов.

Заметим, однако, что сведений о развитии у рапан раковинной болезни, вызываемой этим патогеном, пока не имеется. Возможно, бурному развитию клинозиса у рапан препятствует то обстоятельство, что эти моллюски имеют исключительно прочную и толстую раковину, а также мощный периостракум.

Кроме перечисленных выше вселенцев в Черное море, в 2000 г. сотрудниками отдела экологической паразитологии ИнБЮМ было обследовано несколько сотен экземпляров *Acartia tonsa* Dana, вселившейся в Севастопольскую бухту примерно 15 (по другим данным, более 25) лет назад [110].

Известно, что представители этого рода копепод в других районах Мирового океана являются хозяевами различных видов трематод. По этой причине не исключена возможность включения акарции-вселенца в круг

промежуточных хозяев черноморских паразитов. В Черном море паразиты у этого хозяина пока не найдены. Тем не менее, возможность заражения *A. tonsa* исключать нельзя, поскольку известно, что показатели инвазированности зоопланктонных организмов в большинстве случаев крайне низкие (см. выше). Необходимость продолжения паразитологических исследований этих копепод в Черном море, на наш взгляд, совершенно очевидна.

В заключение отметим, что вселение паразитов в новые для них водоемы не обязательно должно происходить вместе с их хозяевами. Все паразиты в своем развитии имеют или свободноживущую, или расселительную, или покоящуюся стадии (например, мирацидии, церкарии и адолескарии трематод, корацидии и членики стробилы цестод, яйца и личинки нематод, споры микроспоридий, ооцисты кокцидий и т. п.). И если свободноживущие личиночные стадии паразитов сохраняют свою жизнеспособность во внешней среде, как правило, не более 2 - 3 сут, то жизнестойкость яиц, а тем более спор значительно выше и измеряется у первых неделями и месяцами, а у вторых – даже годами. Так, например, вылупление из яиц личинок нематоды *Anisakis simplex*, очень опасного для человека паразита, в зависимости от температуры (5 – 21°C) занимает от 3 до 21 дня и возможно в широком диапазоне солености воды (0 – 28 ‰); средняя продолжительность жизни личинок колеблется в пределах 92 – 113 дней [121]. Более того, известно, что и взрослые особи некоторых видов паразитов (это относится, прежде всего, к паразитическим ракообразным – копеподам и бранхиурам) иногда могут покидать своего хозяина на довольно продолжительное время. Так, патогенные для рыб рачки рода *Argulus* могут находиться вне организма хозяина до 11 сут, а копепод рода *Caligus* находили в океаническом планктоне на глубинах 100 – 1700 м. Церкарии черноморской трематоды *Proctoeces*

maculatus при температуре +5°C способны прожить 30 дней [65]; максимальная продолжительность жизни церкарий черноморской трематоды *Helicometra fasciata* при температуре +18,5 – 20°C составляет 144 ч [53]. Следовательно, вселение паразитических организмов в новый водоем может произойти на любой из перечисленных стадий их развития, проникнуть же в него они могут, например, с балластными водами, паразитологический контроль которых в украинских портах не производится.

В заключение следует еще раз подчеркнуть, что включение в любую исторически сложившуюся паразитарную систему новых видов свободноживущих организмов-хозяев способно в корне изменить ее структуру, что чревато эпизоотиями, равно как и в случае формирования в новом местообитании паразитарных систем, образуемых вселенцами-паразитами с участием аборигенных хозяев. Несмотря на то обстоятельство, что вселение в Черное море перечисленных выше видов пока еще не имело катастрофических последствий для видового разнообразия водоема, нельзя преуменьшать важность тщательного паразитологического контроля интродуцируемых видов и необходимость мониторинга паразитологической ситуации, непрерывно изменяющейся при вселении каждого нового вида (как свободноживущего, так и паразитического).

Пополнение паразитофауны за счет вселения новых видов – один из путей ее изменения. Однако, в силу различных причин, возможно и сокращение видового состава паразитов, о чем свидетельствуют материалы следующего раздела.

7.5. Некоторые тенденции долговременных изменений фауны черноморских паразитов

Паразитические организмы, равно как и свободноживущие, испытывают воздействие всего комплекса факторов внешней среды (непосредственное – на свободноживущие стадии развития и опосредованное – в случае паразитирующих стадий – через организм хозяина). В конечном итоге, эти воздействия выражаются в колебаниях численности популяций паразитических видов и границ их ареалов, а также изменениях качественного состава паразитофауны.

Сведения о численности черноморских паразитов, накопившиеся за почти 150 лет паразитологических исследований на Черном море, обширны. К сожалению, большей частью они несопоставимы, поскольку в разные годы внимание исследователей было обращено на разные группы хозяев или же на разные систематические группы паразитов. Так, в 60-70-х годах 20-го столетия выполнялись интенсивные исследования трематод моллюсков [39], в 70-х годах – гельминтов ракообразных [77], в 50-70-е годы – гельминтов рыб [79], а в конце 80-х – начале 90-х годов наиболее пристальное внимание было уделено изучению паразитов мидий [17]. В конце 80-х – начале 90-х годов началось углубленное изучение таксономического состава отдельных групп паразитов, и, прежде всего, микроспоридий, моногеней и трематод [36, 53, 116 и др.]. В настоящее время столь же тщательной ревизии подвергаются такие группы паразитов как цестоды, нематоды и скребни [5, 7, 94]. В то же время, современные исследования отдельных групп черноморских паразитов, и, прежде всего, инфузорий, микроспоридий, кокцидий и ряда других протопаразитов, в настоящее время не проводятся.

Таким образом, имеющиеся данные о численности и видовом составе паразитов у крымского побережья Черного моря пока не

позволяют составить представление о каких-либо долговременных тенденциях изменения этих показателей.

Данные об ареалах паразитических организмов непрерывно уточняются, что объясняется расширением географии самих паразитологических исследований. Что же касается изменений качественного состава паразитофауны, то основной тенденцией многолетних ее изменений является постоянное увеличение разнообразия видов, известных у крымского побережья Черного моря. Совершенно очевидно, что подобное пополнение списков видов-паразитов является, прежде всего, результатом планомерного углубленного изучения паразитофауны обитателей Черного моря. В частности, только за последние 10 лет, в основном от рыб Черного моря, описано 24 новых для науки вида паразитов, впервые в этом водоеме отмечено 19 видов и 10 родов паразитических организмов (см. Введение к 7 главе). Тем не менее, долговременный паразитологический мониторинг, проводимый сотрудниками отдела экологической паразитологии Ин-БЮМ, позволяет предположить, что некоторые, ранее отмеченные у черноморского побережья Крыма виды паразитических организмов, на протяжении последних десятилетий регулярно отсутствуют в исследуемых пробах, и, следовательно, действительно могли исчезнуть из фауны этого водоема.

Сравнительно большую вероятность устойчивого присутствия вида в паразитофауне обеспечивает, например, возможность "переключения" паразита на другие виды хозяев. Следовательно, наименее подвержены риску исчезновения виды паразитов, характеризующиеся широкой гостальной специфичностью на какой-либо из стадий жизненного цикла, обладающие широкой экологической валент-

ностью. В наибольшей же степени подвержены разнообразным негативным влияниям многоствольные виды, особенно в случае низкой численности популяции их хозяина. Таким образом, с известной долей уверенности можно предполагать исчезновение из фауны только тех видов паразитов, которые на какой-либо из фаз жизненного цикла характеризуются крайне узкой специфичностью к хозяевам, и, прежде всего, малочисленным, или же имеют уязвимые свободноживущие стадии.

Несомненное основание, которое позволяет предположить исчезновение такого паразитического вида из фауны какого-либо региона – это отсутствие соответствующих хозяев или резкое снижение численности последних. Очевидно, именно такова ситуация с паразитами, единственным хозяином каких-либо стадий развития которых являются такие виды рыб, как, например, пелагида, скумбрия, тунец. Эти рыбы, ранее регулярно появлявшиеся в северной и восточной частях Черного моря, в настоящее время здесь практически не встречаются. Следовательно, отсутствуют здесь и ранее отмеченные в этих водах у названных хозяев характерные для них виды моногеней, такие как *Kuhnia scombri* и *Capsala pelamydis*. К числу исчезнувших из черноморской фауны паразитов можно отнести и дидимозоидных трематод рода *Nematobothrium*, окончательными хозяевами которых также являются вышеотмеченные скумбroidные рыбы. За последние несколько десятилетий были обследованы сотни экземпляров тех видов черноморских рыб, у которых метацеркарии дидимозоидных трематод ранее регулярно отмечались, в связи с чем их рассматривали как дополнительных хозяев данных паразитов; однако метацеркарии у них не были найдены. Так, безрезультатно было обследовано более 1000 экз. черноморского шпрота, ранее считавшегося основным дополнительным хозяином дидимозоид в Черном море, сотни экзем-

пляров других видов рыб (около 10), относимых к категории их второстепенных дополнительных хозяев. Очевидно, это связано со значительным снижением численности окончательных хозяев данных трематод, прежде всего, скумбрии и пелагида, которые с конца 60-х годов исчезли из промысловых уловов.

В то же время, есть и такие виды, которые могли, по нашему мнению, действительно исчезнуть из фауны Черного моря (во всяком случае, из фауны прибрежных вод Крыма) несмотря на то, что их хозяев по-прежнему здесь регистрируют. В их числе, прежде всего, моногеней *Bothitrema bothi*, паразитирующая у камбалы-калкана. В Черном море эта моногеней была отмечена единственным раз [91], без указания каких-либо цифровых показателей встречаемости ее у калкана. За последние 35 лет сотрудники отдела экологической паразитологии ИнБЮМ обследовали сотни экземпляров камбалы из северной и северо-восточной частей Черного моря, в том числе и из района первоначального обнаружения данного вида, но *B. bothi* обнаружена не была.

Долгое время отсутствует в пробах описанный в 1965 г. [91] от хамсы моногенетический сосальщик *Pseudoanthocotyle markewitchi*, несмотря на довольно большое (140 экз.) количество рыб, обследованных нами в тех же районах, в которых работали и авторы, нашедшие этого паразита.

Весьма показателен пример изменений, произошедших за 25-летний период в зараженности черноморских креветок изоподой *Vopyrus squillarum*. Анализ показателей встречаемости этого паразита у креветок в районе Севастополя выявил тенденцию к их снижению (экстенсивность инвазии креветок изменилась от 11.3 % в 1970 г. до 1.6 % в 1975 г.) вплоть до его исчезновения из проб, начиная с 1976 г. [107]. Цитированными авторами были обследованы достаточно представительные

выборки разных видов креветок-хозяев: более 1500 экз. *Palaemon elegans*, более 400 особей *P. adspersus* и 155 экз. *Crangon crangon*, однако паразит не был обнаружен. Скорее всего, исчезновение этого вида не связано с падением численности креветок, которое не подтверждается результатами каких-либо исследований. В качестве более вероятной причины исчезновения бопируса можно предположить загрязнение среды, неблагоприятно воздействующее на его свободноживущих личинок – эпикардиум и криптонисциум, в результате чего жизненный цикл *B. squillarum* оказался разорванным.

Значительно изменился и видовой состав трематод, регистрируемых в последние десятилетия у рыб крымского побережья. В частности, у обследованных нами нескольких сотен экземпляров мерланга и черноморской хамсы не найдена трематода *Hemiurus communis*, бывшая в 60-х годах XX века довольно многочисленной у этих хозяев. Заметим, что мы вообще не нашли у мерланга ни одного вида трематод из числа приведенных для этого хозяина в [87]. У хамсы и черноморского шпрота (обследовано более 1000 экз. этих рыб) отсутствуют *Aphanurus stossichi*, *Lecithaster tauricus*, *Bacciger minutus*. Значительно снизились показатели зараженности как шпрота, так и хамсы метацеркариями трематод рода *Stephanostomum* (так, максимальная экстенсивность инвазии этих рыб данными метацеркариями в настоящее время составляет 6.7 % против ранее указывавшихся 30 – 55 %, максимальная интенсивность инвазии уменьшилась с 64 до 4 экз./ос.). Причину этого, скорее всего, следует искать в тех изменениях, которых произошли в фауне моллюсков (первых промежуточных хозяев трематод) или ракообразных (дополнительных хозяев этих гельминтов), а, возможно, и в негативном влиянии качества среды на свободноплавающие стадии развития трематод – церкарий.

Заметим, однако, что "исчезновение" из фауны некоторых видов может быть лишь кажущимся. В данном случае речь идет о редких, малочисленных видах. К таковым относится, например, трематода *Cainocreadium flesi*, зарегистрированная в Черном море всего дважды с интервалом более чем в 50 лет [56, 88]. Обе находки сделаны у берегов Крыма, в одном и том же регионе – у побережья Севастополя. После первой регистрации трематоды в 1940 г. под названием *Cainocreadium labracis* [88], с 1967 по 1994 гг. было обследовано несколько сотен экземпляров типичного хозяина *C. flesi* – глоссы, выловленной в том же участке крымского побережья. Поскольку данный вид трематоды не был обнаружен, это дало основание высказать предположение об его исчезновении из черноморской фауны [29]. Однако такой вывод оказался преждевременным. В 1994 г. трематоды рода *Cainocreadium* были вновь обнаружены у глоссы, выловленной в районе Севастополя. Детальное исследование морфологических признаков найденных особей позволило отнести их к новому для науки виду – *Cainocreadium flesi* [56].

Аналогична и история регистрации в Черном море трематоды *Chrisomon tropicus*. Впервые она была отмечена у черноморской ставриды в 1968 г. [48], но в дальнейшем отсутствовала в пробах от этого хозяина вплоть до наших находок ее в 2000 г. (за этот период были вскрыты сотни ставрид разного возраста). Любопытный факт: А. А. Ковалева [48] обнаружила *Ch. tropicus* только у рыб 6-7-летнего возраста, на основании чего этот вид был отнесен к паразитам, характерным для ставрид старших возрастных групп. Мы же нашли *Ch. tropicus* у мальков длиной 6 – 7 см. Скорее всего, подобное явление может быть связано с особенностями жизненного цикла паразита. Известно, что у некоторых видов трематод заражение окончательного хозяина происходит как при поедании свободнопла-

вающих церкарий, так и через зараженных метацеркариями дополнительных хозяев, мелких рыб-планктофагов. Если предположить, что цикл развития хризомона протекает подобным образом, тогда становится понятными его находки как у мальков-планктофагов, так и у взрослых ставрид, являющихся преимущественно хищниками.

Очевидно, что выводы об исчезновении какого-либо вида паразитов из фауны Черного моря следует делать с осторожностью и только на основании результатов долговременного паразитологического мониторинга, выполненного на представительных выборках его хозяев, как основных, так и случайных.

При этом следует учесть, что отсутствие вида в исследуемых пробах может быть обусловлено не только его низкой численностью, но и неправильным выбором сезона исследования, возрастными изменениями его встречаемости у хозяев, а также спецификой биотопа, из которого были отобраны хозяева. В частности, именно этими обстоятельствами определяется, по нашему предположению, длительное (в течение последних 40 лет) полное отсутствие трематод в пробах от черноморского мерланга.

Для подавляющего большинства видов паразитов, имеющих сложный жизненный цикл, особенности его реализации в Черном море полностью не расшифрованы. Немногочисленны исследования, содержащие сведения о сезонных изменениях численности гемипопуляций черноморских паразитов (подробные данные такого рода имеются только для трематоды *Helicometra fasciata* [53], несколько менее детальные – для метацеркарий трематоды *Parvatrema duboisi* [72], трематоды *Proctoeces maculatus* [65] и моногенеи *Gyrodactylus sphinx* [36]). Скудны и данные о

сроках жизни отдельных стадий их развития. Следовательно, отсутствие в пробах короткоживущего вида может означать лишь то, что был неправильно выбран сезон их отбора.

Таким образом, крайне необходимы исследования сезонной и межгодовой изменчивости численности, а также основных структурно-функциональных характеристик популяций хотя бы массовых видов паразитов, населяющих прибрежную зону Крыма.

Наконец, нужно отметить и еще один аспект проблемы редких и исчезающих видов: отмечая вероятное отсутствие паразитических видов в черноморской фауне, следует, тем не менее, учитывать возможность заноса, в том числе и повторного, некоторых паразитов хозяевами, мигрирующими в Черное море из Средиземного. В частности, отмечаемое в последние годы ихтиологами ИнБЮМ постепенное восстановление численности популяций скумбрии и пелагиды вполне может иметь следствием возобновление присутствия у рыб крымских берегов, например, дидимозоидных трематод или же отмеченных выше видов моногеней, кстати, широко распространенных у этих хозяев в различных районах Мирового океана, включая Средиземное море.

Заметим, что подобный путь обогащения черноморской фауны паразитов более вероятен для видов, обладающих прямым жизненным циклом. При попадании в новые биотопы, при наличии благоприятных абиотических условий и подходящих хозяев, такие виды имеют возможность быстро натурализоваться в новой акватории. Что же касается конкретных механизмов, обеспечивающих успешное существование в Черном море паразитов со сложным жизненным циклом, то они весьма различны. Несколько таких примеров будут рассмотрены в следующем разделе.

7.6. Некоторые механизмы, обеспечивающие устойчивость паразитарных систем в прибрежной зоне Крыма

Популяционные системы, формируемые паразитическими организмами на шельфе Крыма, до сих пор крайне редко становились объектом специального комплексного исследования. Тем не менее, именно такого рода данные необходимы для оценки степени стабильности видовой структуры фауны данного региона, поскольку лишь устойчивое функционирование популяций означает постоянное присутствие вида и, следовательно, сохранение его вклада в биологическое разнообразие.

К настоящему моменту наиболее подробно изучены механизмы функционирования паразитарных систем двух видов трематод, являющихся характерным компонентом биоценозов черноморского побережья Крыма, – *Helicometra fasciata* [53] и *Proctoeces maculatus* [65].

Из множества способов, при помощи которых эти системы поддерживаются в состоянии динамического равновесия, мы рассмотрим действие параксении. Именно этот механизм является наиболее наглядным и сходным образом проявляется у многих видов паразитов, поскольку обеспечивает возможность «переключения» потоков инвазии между различными промежуточными и окончательными хозяевами в зависимости от состояния их популяций.

Подобно многим представителям семейства Оресоелиды, *H. fasciata* проявляет исключительно широкую специфичность к дефинитивным хозяевам: в Черном море эта трематода зарегистрирована у 32 видов рыб из 18 родов 15 семейств, за его пределами – у 42 видов рыб различного систематического положения. Столь широкая специфичность, характерная для отдельных представителей этого семейства, обусловлена высокой степенью сформированности метацеркарий при соответ-

ствующей невысокой интенсивности процессов органогенеза мариит в организме окончательного хозяина. Кроме того, в паразитарной системе этой черноморской трематоды параксении наблюдается и в звене дополнительных хозяев: метацеркарии геликометры обнаружены у двух видов креветок – *Palaemon elegans* и *P. adspersus*

Известно, что именно особенности пищевых спектров черноморских рыб обеспечивают устойчивый канал передачи инвазионных метацеркарий геликометры этим хозяевам: вторые промежуточные хозяева *H. fasciata*, скальная и травяная креветки, являются одним из важнейших компонентов пищи значительной части рыб, обитающих на различных этапах онтогенеза в прибрежной зоне Черного моря и являющихся окончательными хозяевами паразита.

Большинство черноморских рыб – окончательных хозяев *H. fasciata* является хищниками, заражение которых этой трематодой происходит при поедании зараженных метацеркариями палемонид. Тем не менее, некоторые мелкие рыбы (например, черноголовая собачка, собачка-сфинкс или прилипало) не способны успешно охотиться на сопоставимых с ними по размерам креветок, а потому, вероятнее всего, заражаются при поедании обрывков мускулатуры погибших креветок, содержащих метацеркарий *H. fasciata*. Такой же путь заражения можно предположить и для питающейся детритом кефали-лобана, у которой также были найдены особи гермафродитного поколения *H. fasciata*.

Распределение мариит *H. fasciata* среди различных дефинитивных хозяев дает представление о некоторых особенностях трофико-паразитарной сети, функционирующей в рассмотренных биоценозах. Как видно на блок-

схеме потоков инвазии в системе “мариты *H. fasciata* — дефинитивные хозяева” (рис. 7.3), более 80 % инвазионных метацеркарий геликометры попадает в популяции рулены и морского ерша; эти же хозяева обеспечивают и формирование основной части (80,8 %) пуля яиц *H. fasciata*¹. Таким образом, гемипопуляция яиц *H. fasciata* формируется преимущественно за счет группировок марит, локализованных в рулене и ерше.

В популяции морского налима, темного горбыля и собачки-павлина направляется в совокупности 15% метацеркарий; во внешнюю среду перечисленные хозяева выделяют 17,6 % яиц.

8 видов черноморских рыб, популяции каждого из которых обеспечивают выделение не более 1 % инвазионного начала, в совокупности регулируют менее 2 % потока инвазии. И, наконец, 0,2 % всех метацеркарий *H. fasciata* депонируется в популяции обыкновенной морской собачки – окончательного хозяина, который, по [53], является для *H. fasciata* абортивным, поскольку не обеспечивает пополнения пуля яиц трематоды во внешней среде.

С точки зрения показателей инвазии, морской ерш, безусловно, менее предпочтительный окончательный хозяин *H. fasciata*, по сравнению с руленой. Предположительно, относительно невысокая его зараженность может быть обусловлена более низкой приживаемостью метацеркарий *H. fasciata*, поскольку ерши – хищники и, как и креветки, активны преимущественно в сумеречное и ночное время [90], что должно было бы благоприятствовать трансмиссии метацеркарий. Тем не менее, крайне высокая численность ершей в районе исследований [85] и повышенная плодовитость развивающихся в них марит [55] делают

этот вид равным рулене по значимости для поддержания паразитарной системы *H. fasciata*.

Таким образом, в рассмотренной системе, благодаря широкому спектру используемых хозяев, возможно их «переключение», что обеспечивает стабильное осуществление жизненного цикла *H. fasciata* в меняющихся условиях. Регулирование объемов яиц трематоды, выводимых во внешнюю среду, позволяет поддерживать численность всей популяции паразита на различных уровнях, зависящих от спектра окончательных хозяев, имеющих в конкретном местообитании.

Так или иначе, но именно широкая физиологическая пластичность марит *H. fasciata* обеспечивает возможность существования популяции этой трематоды в различных черноморских биоценозах, с практически любым набором окончательных хозяев. Поскольку вторые промежуточные хозяева геликометры, креветки рода *Palaemon*, распространены в Черном море практически повсеместно, основным фактором, лимитирующим распространение этой трематоды, является наличие первого промежуточного хозяина – моллюска *Gibbula adriatica*.

В паразитарной системе трематоды *Proctoeces maculatus* также наблюдается параксения в звене окончательных хозяев. По нашим данным, помимо четырех облигатных окончательных хозяев – представителей сем. Labridae, в Черном море эта трематода в половозрелом состоянии паразитирует еще у 4 видов рыб (см. табл. 7.7), заражаемых спорадически. Параксения ярко выражена также и в звене дополнительных хозяев этой трематоды, которых в Черном море насчитывается не менее 6 видов [41, 65]. В сочетании со способностью метацеркарий проктотеса к прогенетическому развитию в брюхоногих моллюсках, эта особенность *P. maculatus* обеспечивает эффек-

¹ Соответствующие расчеты сделаны по оригинальной методике, изложенной в [53].

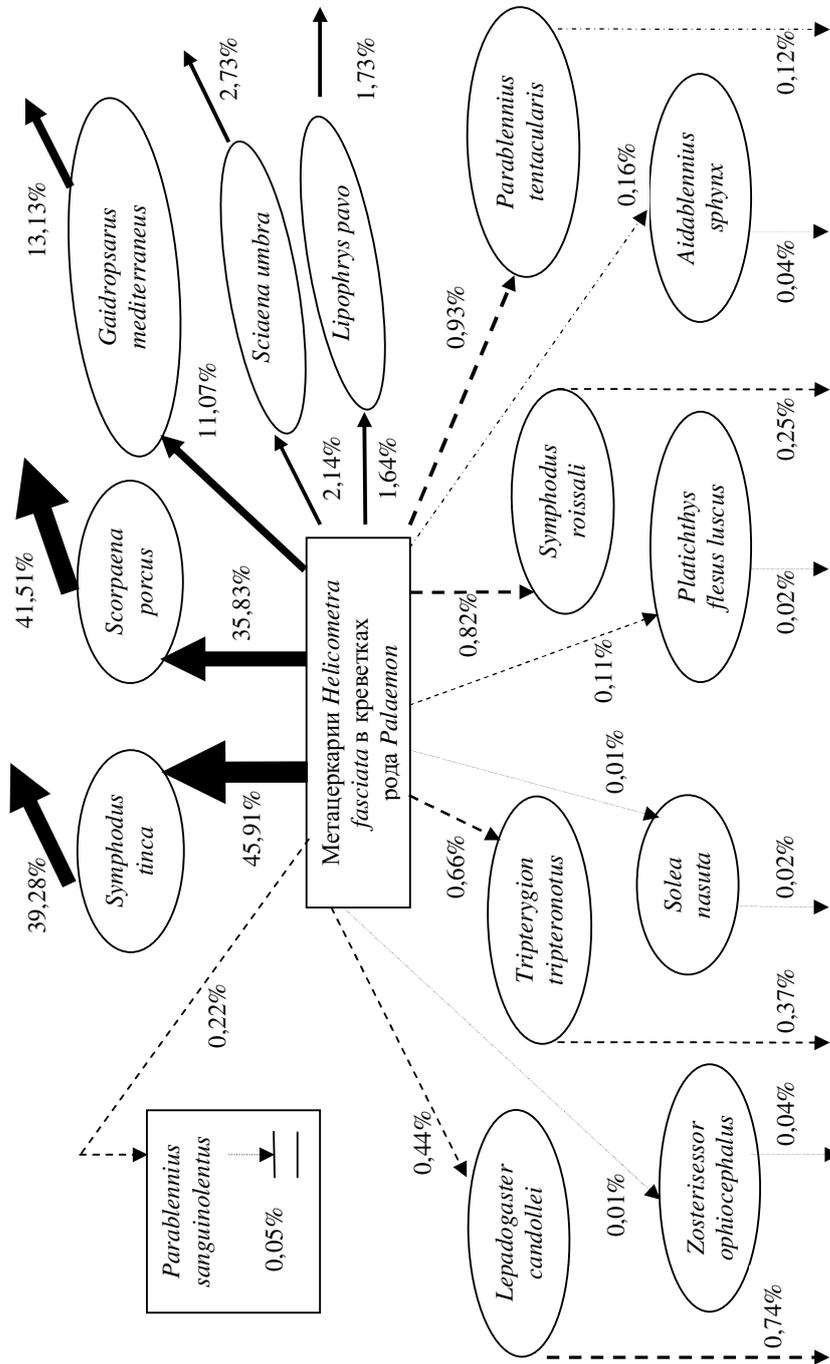


Рис. 7.3. Блок-схема потоков инвазии через популяции 14 видов окончательных хозяев *Helicometra fasciata*, составленная с учетом различий в плодовитости марит от разных рыб (по [53])

Fig. 7.3. Scheme of differences in volumes of invasive elements accepted (metacercariae) and transmitted (eggs) by fourteen fish species - definitive hosts of trematode *Helicometra fasciata*. Differences in maturity indexes of maritae from different hosts were taken into account (after [53])

тивное заражение рыб и быстрое завершение жизненного цикла трематоды.

Тем не менее, при всей схожести способов обеспечения устойчивости паразитарных систем, которые подразумевает параксенения, два рассмотренных вида трематод существенно различаются в отношении механизмов, обеспечивающих заражение хозяев.

Так, популяция *P. maculatus* в холодный период года существует только в виде гемипопуляции партеногенетических поколений, локализованной в мидиях [65]. В то же время для *H. fasciata*, несмотря на сопоставимые сроки жизни марит двух этих видов (2 – 3 мес.), установлено круглогодичное присутствие в прибрежных биоценозах всех паразитирующих стадий. В сочетании с возможностью реинвазии окончательных хозяев в зимний период [53], это обстоятельство существенно уменьшает зависимость паразитарной системы от межгодовых колебаний абиотических условий. Кроме того, церкарии *H. fasciata* имеют большую продолжительность жизни, чем церкарии *P. maculatus*: по [53] и [65], при 18 – 21 °С она составляет у этих личинок 6 и 3 дня соответственно. В сочетании с «засадным» типом поведения церкарий *H. fasciata* [53], это дает дополнительные преимущества для заражения дополнительных хозяев.

Сравнимые паразитарные системы различаются еще в одном отношении. Для *P. maculatus* менее подходящими являются биотопы с повышенной проточностью воды, поскольку заражение мидий происходит яйцами, заносимыми с током воды во время фильтрации [65]. Вероятно, для *H. fasciata* это ограничение не столь существенно, поскольку заражение первых промежуточных хозяев – моллюсков происходит при поедании ими яиц этой трематоды, которые закрепляются при помощи длинных филаментов в талломах цистозеры, т.е. в биотопах, предпочитаемых этими моллюсками.

И еще на одном массовом представителе черноморских паразитов имеет смысл остановиться. Речь идет о наиболее характерном компоненте нематодофауны рыб Крымского побережья Черного моря – анизакидной нематоды *Hysterothylacium aduncum*. Особи этого вида известны от 29 видов рыб, встречающихся у побережья Крыма (12 из них могут совмещать функции окончательного и дополнительного хозяев); помимо того, личинки найдены у черноморских моллюсков [41], крабов *Carcinus mediterraneus* [78], копепода [103], декапод и мизид, являющихся ее первыми или вторыми промежуточными хозяевами. Таким образом, в паразитарной системе этой нематоды также наблюдается параксенения – но уже в 3-х ее звеньях.

Судя по разрозненным количественным данным о зараженности рыб разных видов личинками и взрослыми особями *H. aduncum*, а также принимая во внимание характер жизненного цикла этой нематоды в Черном море [40, 103], можно предположить, что основную роль в поддержании численности гемипопуляции личинок 3-й и 4-й стадий развития этого паразита играют многочисленные планктоноядные сельдевые и анчоусовые рыбы – шпрот, сельди, хамса (анчоус). Так, интенсивность инвазии черноморского шпрота и хамсы личинками *H. aduncum*, по [84], может достигать нескольких сотен экземпляров при 100 %-ной пораженности хозяев. Поскольку эти рыбы являются обычными пищевыми объектами многих хищных рыб, поток личинок *H. aduncum* от них к окончательным хозяевам стабильно велик.

Очевидно, паразитарная система, образуемая нематодой *H. aduncum*, весьма устойчива, чему в немалой степени способствуют как высокая численность ее первых промежуточных хозяев, таких, например, как копепода *Pseudocalanus elongatus*, так и исключительно широкая специфичность этой нематоды к до-

полнительным и окончательным хозяевам. Тем не менее, детальное исследование механизмов функционирования этой паразитарной системы – дело будущего.

Еще один интересный пример паразитизма, сопровождающейся многофункциональным использованием хозяев, представляет моногенея *Gyrodactylus flesi*. Паразитарная система этого гельминта, функционирующая у черноморского побережья Крыма, включает популяции рыб 8 видов [37]. Основным хозяином этого паразита является камбала-гlossa, 6 видов рыб относятся к категории второстепенных. Кроме этих хозяев, *G. flesi* использует транспортного хозяина – морскую лисицу *Raja clavata*. Вероятно, этот скат, филогенетически далеко отстоящий от костистых рыб, но оби-

тающий в тех же биотопах, что и glossa, малоприспособлен для постоянного обитания *G. flesi*, однако успешно выполняет роль транспортного хозяина. Это обстоятельство подтверждается наивысшей близостью морфологических признаков червей, собранных именно с этих двух хозяев [21]. Таким образом, паразитирование *G. flesi* на скатах облегчает распространение инвазионного начала в биоценозах; второстепенные же хозяева этой моногенезы служат резервным источником инвазии.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам отдела экологической паразитологии ИнБИОМ НАНУ к. б. н. Е. В. Дмитриевой и к. б. н. В. М. Юрахно за корректировку списков моногенезы и микоспоридий соответственно.

1. Беклемишев В. Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. - М.: Наука, 1970. - 502 с.
2. Белофастова И. П. Грегарины рода *Nematopsis* (Eugregarinida, Porosporidae) – паразиты черноморских моллюсков // Паразитология. – 1996. – 30, вып. 2. – С. 159 – 173.
3. Белофастова И. П. О двух видах грегариин рода *Cephaloidophora* Mawrodiadi, 1908 (Eugregarinida, Cephaloidophoridae) от черноморских крабов // Паразитология. – 1996. – 30, вып. 3. – С. 270 – 274.
4. Белофастова И. П. *Nematopsis legeri* De Vechamp, 1910 (Eugregarinidae, Porosporidae) – паразит моллюсков Черного моря // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 3 – 6.
5. Белофастова И. П. О таксономическом статусе черноморских скребней рода *Acanthocephaloides* (Agythmascanthidae) // Тез. доп. XII конф. Укр. научн. тов. паразитологов (Севастополь, 10 – 12 вересня 2002 р.). – Київ, 2002. – С. 10 – 11.
6. Белофастова И. П., Дмитриева Е. В. Турбеллярии рода *Paravortex* (Rhabdocoela: Graffillidae) – паразиты черноморских моллюсков // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 76 – 78.
7. Белофастова И. П., Корнийчук Ю. М. Новые данные о скребнях черноморских рыб // Экология моря. – 2000. – Вып. 53. – С. 54 – 58.
8. Белофастова И. П., Мордвинова Т. Н. *Golvancanthus problematicus* Mordvinova & Paruchin, 1978 — синоним вида *G. blennii* Paggi & Oreccia, 1972 (Acanthocephala, Radiorhynchidae) // Экология моря — 2002. — Вып. 61. — С. 16 – 17.
9. (Белофастова И. П.) *Belofastova I. P. Acanthosentis (Acanthogyrus) lizae* (Acanthocephala, Acanthosentidae) – the new parasite of the Black Sea golden gray mullet (*Liza aurata*) // Vestnik zoologii. – 2003. – 37, no. 3. – С. 42.
10. Болтачев А. Р., Гаевская А. В., Зуев Г. В., Юрахно В. М. Северная путассу *Micromesistius poutassou* (Risso, 1826) (Pisces: Gadidae) – новый для фауны Черного моря вид // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 79 – 82.
11. Болтачев А. Р., Зуев Г. В., Корнийчук Ю. М., Гуцал Д. К. О находке круглой сардинеллы *Sardinella aurita* (Clupeidae) в Черном море у берегов Крыма // Вопр. ихтиологии. – 2000. – 40, № 2. – С. 275 – 276.
12. Гаевская А. В. Паразиты рыб Северо-восточной Атлантики: фауна, экология, осо-

- бенности формирования: автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Л., 1985. – 25 с.
13. Гаевская А.В. *Lepidapedon elongatum* (Trematoda: Leroseadiidae) – ошибочно определенный паразит черноморской скумбрии // Вестн. зоологи. – 1990, № 4. – С. 66 – 67.
 14. Гаевская А. В. *Lepidapedon cambrensis* (Trematoda: Leroseadiidae) – паразит рыб морей Атлантического океана // Паразитология. – 1995. – 29, вып. 1. – С. 26 – 29.
 15. Гаевская А. В. О *Lepidapedon elongatum* и его синонимах // Зоол. журн. – 1996. – 75, вып. 5. – С. 48 – 53.
 16. Гаевская А. В. Новые данные о трематодах семейств Оресоелиidae и Ассасоелиidae от рыб Атлантического океана и его морей // Паразитология. – 2002. – 36, вып. 3. – С. 219 – 223.
 17. Гаевская А. В., Губанов В. В., Мачкевский В. К. и др. Паразиты, комменсалы и болезни черноморской мидии. – Киев: Наук. думка, 1990. – 132 с.
 18. Гаевская А. В., Дмитриева Е. В. Обзор фауны моногеней Черного моря // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 7 – 17.
 19. Гаевская А. В., Дмитриева Е. В. Трематоды рода *Saccoscoelium* — паразиты рыб Черного моря // Вестник зоологии. – 1993. - № 1. – С. 75 – 78.
 20. Гаевская А. В., Дмитриева Е. В. *Narposplanchnus rachysomus* (Trematoda: Narposplanchnidae) — паразит кефалей Черного моря // Паразитология. – 1992. – 26, вып. 5. – С. 385 – 387.
 21. Гаевская А. В., Дмитриева Е. В., Корнийчук Ю. М. Популяционный поход к изучению гельминтов черноморских рыб: возможности и перспективы использования // Морской экологич. журнал. – 2002. – 1, № 1. – С. 78 – 89.
 22. Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М. *Pseudobacciger harengulae* (Yam., 1938) (Trematoda: Fellodistomidae) – новый для фауны Черного моря вид // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 62 – 63.
 23. Гаевская А. В., Мачкевский В. К. Роль морских и прибрежных птиц в заражении трематодами рыб и моллюсков Черного моря // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 24 – 27.
 24. Гаевская А. В., Мордвинова Т. Н. Об обнаружении у черноморских мидий метацеркарий эхиностоматидных трематод // V Весесоюз. конф. по промысл. беспозв. – Минск, 1990. – С. 176 – 177.
 25. Гаевская А. В., Мордвинова Т. Н. О паразитировании личинок нематод у гребневика *Mnemiopsis maccradyi* в Черном море // Гидробиол. журн. – 1993. – 29, № 5. – С. 104 – 105.
 26. Гаевская А. В., Найденова Н. Н. Ревизия *Bacciger bacciger* (Trematoda: Fellodistomatidae) от рыб Черного и Средиземного морей // Паразитология. – 1996. – 30, вып. 1. – С. 39 – 44.
 27. Гаевская А. В., Нестерова Р. А. О клионе и «клинозе» черноморских мидий // Гидробиол. журн. – 1995. – Т. 31, № 5. – С. 84 – 87.
 28. Гаевская А. В., Солонченко А. И. Новые данные о трематодах черноморских рыб // Биол. науки. – 1989, № 5. – С. 43-47.
 29. Гаевская А. В., Солонченко А. И. Гельминтофауна камбалообразных (Pisces: Pleuronectidae) Черного моря // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 31 – 35.
 30. Гаевская А. В., Ткачук Л. П., Романова З. А. Паразиты гребневиков – вселенцев в Черном море // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 18 – 20.
 31. Герасев П. И., Дмитриева Е. В., Гаевская А. В. *Polyclithrum ponticum* sp. n. (Monogenea: Gyrodactilidae: Polyclithrinae) с *Mugil cephalus* из Черного моря и проблема надвидовой систематики гиродактилид // Паразитология. – 36, вып. 5. – С. 396 – 404.
 32. Гребневик *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) в Азовском и Черном морях: биология и последствия вселения / Под ред. В. П. Воловика. – Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 2000. – 497 с.
 33. Дмитриева Е. В. Фауна моногеней дальневосточного пиленгаса (*Mugil soiyu*) в Черном море // Вестник зоологии. – 1996. – № 4 – 5. – С. 95 – 97.
 34. Дмитриева Е. В. Влияние температуры на численность популяции и микролокализацию *Gyrodactylus* sp. 2 Dmitrieva et Gerasev, 1997

- (Monogeneoidea) от черноморской *Blennius sphinx* // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 35 – 42.
35. Дмитриева Е. В. Генезис фауны моногеней Черного моря // Экология моря. – 1998. – Вып. 47. – С. 44 – 48.
36. Дмитриева Е. В. Моногеней рыб Черного моря (фауна, экология, зоогеография): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Киев, 1998. – 24 с.
37. Дмитриева Е. В., Герасев П. И. Моногеней рода *Ligophorus* (Ancyrocercariidae) – паразиты черноморских кефалей (Mugilidae) // Паразитология. – 1996. – 30, № 5. – С. 440 – 448.
38. Дмитриева Е. В., Герасев П. И. К фауне *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae, Monogenea) черноморских рыб // Зоол. журнал. – 1997. – 76, № 9. – С. 979 – 984.
39. Долгих А. В. Личинки трематод – паразиты моллюсков крымского побережья Черного моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Севастополь – Львов, 1965. – 20 с.
40. Долгих А. В. Черноморские моллюски в жизненном цикле нематоды *Contraecaecum aduncum* (Rud., 1803) // Зоол. журн. – 1966. – 45, вып. 3. – С. 454 – 455.
41. Долгих А. В. О прогенезе у трематод рода *Proctoeces* Odhner, 1911 // Паразитология. – 1967. – 1, вып. 3. – С. 219 – 221.
42. Заика В. Е. Метациркулярии трематод в ланцетнике *Branchiostoma lanceolatum* (Pall.) Черного моря // Зоол. журнал. – 1966. – 45, вып. 5. – С. 768 – 769.
43. Заика В. Е. Морское биологическое разнообразие Черного моря и Восточного средиземноморья // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 59 – 62.
44. Заика В. Е., Долгих А. В. Редкий случай гиперпаразитизма гаплоспоридии *Urosporidium tauricum* sp. n. в партенитах трематод семейства Nemiuridae Lühe из моллюска *Rissoa splendida* Eichw. // Зоол. журн. – 1963. – 42, вып. 2.
45. Заика В. Е., Загородняя Ю. А., Колесникова Е. А. и др. Морское биоразнообразие / Биоразнообразие Крыма: оценка и потребности сохранения. – Гурзуф, 1997. – С. 62 – 66.
46. (Зайцев Ю. П., Мамаев В.) Zaitsev Yu., Mamaev V. Marine biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline // Black Sea Environmental Ser. – New York, 1997. – 3. – 208 p.
47. Золотарев П.Н., Литвиненко Н.М., Терентьев А.С. Современное состояние запасов рапаны у черноморского побережья Крыма // Тр. ЮгНИРО. – 1996, 42. – С. 159 – 161.
48. Ковалева А. А. Влияние возраста и состава пищи на гельминтофауну ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev // Биология моря. – 1968. – Вып. 14. – С. 47 – 53.
49. Ковалева А. А., Донец З. С., Колесникова М. Г. Новые виды миксоспоридий (Cnidospora, Мухоспореа) рыб Черного моря // Вестник зоологии. – 1989. – № 5. – С. 75 – 79.
50. Корнийчук Ю. М. Трематофауна массовых видов Blenniidae в Черном море // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 43 – 46.
51. Корнийчук Ю. М. О структуре трематофауны черноморских губановых рыб (Pisces: Labridae) // Экология моря. – 2001. – Вып. 58. – С. 32–36.
52. Корнийчук Ю. М. Первая находка трематод у вселенца в Черное море – пиленгаса *Mugil soiyu* Basilewsky (Pisces: Mugilidae) // Экология моря. – 2002. – Вып. 59. – С. 21 – 22.
53. Корнийчук Ю. М. Структура и особенности функционирования паразитарной системы трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) в прибрежной зоне Черного моря: дисс. ... канд. биол. наук. – Киев, 2002. – 202 с.
54. Корнийчук Ю. М. Новые данные о роли черноморских рыб в паразитарных системах «птичьих» трематод / Понт Эвксинский-III: конф. молодых ученых по проблемам Черного и Азовского морей (27 – 30 мая 2003 г., Севастополь): тез. докл. – Севастополь, 2003. – С. 21 – 22.
55. Корнийчук Ю. М., Гаевская А. В. Репродуктивная стратегия трематоды *Helicometra fasciata* (Trematoda: Oprescoelidae) как показатель степени благоприятности среды ее обитания // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 43 – 47.
56. Корнийчук Ю. М., Гаевская А. В. *Cainocreadium flesi* sp. nov. (Trematoda:

- Oprescoelidae) — новый вид трематод от черноморских рыб // Вестник зоологии. — 2000. — **34**, 6. — С. 89-91.
57. Корнийчук Ю.М., Гаевская А.В. *Peracreadium gibsoni* sp. nov. (Trematoda: Oprescoelidae) — новый вид трематод от черноморских рыб // Экология моря. — 2001. — Вып. 56. — С. 27-30.
58. (Корнийчук Ю. М., Гаевская А. В.) *Korniychuk J. M., Gaevskaya A. V.* The first record of *Aphal-lus tubarium* (Rud., 1819) Poche, 1926 (Trematoda: Cryptogonimidae) from the Black Sea // Вестник зоологии (в печати)
59. Корнюшин В. В., Солонченко А. И. Переописание цестод *Grillotia erinaceus* (Beneden, 1858) и *Christianella minuta* (Beneden, 1849) от черноморских хрящевых рыб // Биология моря. — 1978. — Вып. 45. — С. 26 – 33.
60. Луцина В. Г. К гельминтофауне рыб семейства Blenniidae Черного моря // Экология моря. — 1985. — Вып. 20. — С. 43 – 47.
61. Мальцев В. Н. Некоторые паразитологические аспекты интродукции дальневосточного пиленгаса (*Mugil soiyu* Basilewsky) в Азово-черноморский бассейн // Биомониторинг и рациональное использование гидробионтов: тез. докл. конф. мол. ученых. — Владивосток, 1997. — С. 49 – 51.
62. Мальцев В. Н. К фауне гиродактилюсов (Monogenea: Gyrodactylidae) промысловых рыб Азовского моря // XII конф. Укр. наук. тов-ва паразитологов (Севастополь, 10 – 12 вересня 2002 р.). — Киев, 2002. — С. 60 – 61.
63. Манге С. Паразитофауна рыб Алуштинской акватории Черного моря: автореф. дисс. ... канд. биол. наук (03.00.19 – паразитология, гельминтология). — Киев, 1993. — 15 с.
64. Мачкевский В. К. Биология и экология трематоды *Proctoeces maculatus* – паразита черноморских мидий: дисс. ...канд. биол. наук. — М.: 1984. — 127 с.
65. Мачкевский В. К. Гельминтофауна лабрид в местах культивирования черноморской *Mytilus galloprovincialis* // Экология моря. — 1990. — Вып. 36. — С. 75 – 82.
66. Мачкевский В. К. Эпизоотологическая ситуация в прибрежной зоне Севастополя в связи с задачами культивирования мидии и устриц // Экология моря. — 2001. — Вып. 56. — С. 51 – 55.
67. Мачкевский В. К., Гаевская А. В. Отклик некоторых паразитарных систем прибрежной зоны Черного моря на загрязнение // Экология моря. — 1997. — Вып. 46. — С. 51 – 57.
68. Мачкевский В. К., Гаевская А. В. Роль паразитов в функционировании морских экосистем и их биоразнообразии // Экология моря. — 1997. — Вып. 46. — С. 47 – 50.
69. Мачкевский В. К., Мачкевский Р. В. Мониторинг морских птиц на зимовке в районе Севастополя (Крым) // Экология моря. — 1997. — Вып. 46. — С. 64 – 69.
70. Мачкевский В. К., Мордвинова Т. Н., Парухин А. М. Гельминтофауна бычков Егорлыцкого залива и оз. Донузлав – местах размещения мидийных хозяйств // Экология моря. — 1990. — Вып. 36. — С. 69 – 75.
71. Мачкевский В. К., Парухин А. М. Новый вид нематод и некоторые замечания по таксономии рода *Johnstonmawsonia* // Зоол. журн. — 1979. — **58**, вып. 8. — С. 1241 – 1243.
72. Мачкевский В. К., Пронькина Н. В., Мачкевский Р. В. Особенности распространения и циркуляции в прибрежных биоценозах трематоды *Parvatrema duboisi* (Gymnophallidae) – опасного паразита мидий // Экология моря. — 1998. — Вып. 47. — С. 48 – 53.
73. Миловидова Н. Ю., Кирюхина А. Н. Итоги 10-летних исследований состояния донных биоценозов севастопольских бухт / Состояние, перспективы улучшения и использования морской экологич. системы прибрежной части Крыма: тез. докл. научно-практич. конф – Севастополь, 1983. — С. 7 – 8.
74. Миронов О. Г., Кирюхина Л. Л., Алемов С. В. Комплексные экологические исследования Балаклавской бухты // Экология моря. — 1999. — С. 16 – 21.
75. Мозговой А. А., Семенова М. К., Шахматова В. И. Жизненный цикл *Contracoecum microcephalum* (Ascaridata: Anisakidae) – паразита рыбоядных птиц // Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними. — М.: Наука, 1968. — С. 262 – 272.

76. Мозговой А. А., Шахматова В. И., Семенова М. К. Изучение жизненного цикла *Contracoecum spiculigerum* (Ascaridata, Anisakidae), нематоды рыбоядных птиц // Тр. ГЕЛАН. — 1968. — 19. — С. 129 — 136.
77. Мордвинова Т. Н. Гельминтофауна высших ракообразных Крымского побережья северо-западной части Черного моря (систематика, фаунистика, экология): автореф. дисс. ... канд. биол. наук. — М., 1980. — 22 с.
78. Мордвинова Т. Н. Гельминтофауна отдельных видов высших ракообразных Черного моря // Экология моря. — 1985. — Вып. 20. — С. 50 — 57.
79. Найденова Н. Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Черного и Азовского морей. — К.: Наук. думка, 1974. — 182 с.
80. Найденова Н. Н., Гаевская А. В. Ревизия некоторых видов трематод — паразитов рыб Черного моря // Биология моря. — 1978. — Вып. 45. — С. 49—54.
81. Найденова Н. Н., Заика В. Е. Два новых вида простейших из рыб Черного моря // Паразитология. — 1969. — 3, вып. 1.
82. Найденова Н. Н., Солонченко А. И. Паразитофауна рыб. Оперативно-информационный материал / Флора и фауна заповедников СССР: Фауна Карадагского заповедника — М., 1989. — С. 6 - 21.
83. Николаева В. М. Паразитофауна локальных стад некоторых пелагических рыб Черного моря // Тр. Севаст. биол. ст. — 16. — 1963. — С. 387 — 438.
84. Николаева В. М. К видовому составу, морфологии и распространению черноморских дидимозид // Экология моря. — 1980. — Вып. 2. — С. 81—85.
85. Овен Л. С., Руднева И. И., Шевченко Н. Ф. Ответные реакции морского ерша *Scorpaena scorpaena* (Scorpaenidae) на антропогенное воздействие // Вопр. ихтиологии. — 2000. — 40, №1. — С. 75 — 78.
86. Одум Х. Т., Одум Е. К. Энергетический базис человека и природы. — М.: Прогресс, 1978. — 379 с.
87. Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей. — Киев: Наук. думка, 1975. — 552 с.
88. Османов С. У. Материалы к паразитофауне рыб Черного моря // Уч. зап. ЛГУ. — 1940. — Вып. 30. — С. 187—265.
89. Отчет о НИР отдела экологической паразитологии «Долговременный паразитологический мониторинг морских экосистем с целью сохранения естественного видового разнообразия и рационального использования ресурсов». — НАН Украины, Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. — Севастополь, 1999. — 178 с.
90. Пашков А. Н., Шевченко Н. Ф., Овен Л. С. и др. Распределение, численность и основные популяционные показатели морского ерша *Scorpaena scorpaena* в условиях антропогенного загрязнения Черного моря // Вопр. ихтиологии. — 1999. — 39, № 5. — С. 661 — 668.
91. Погорельцева Т. П. Новые и малоизвестные виды моногенетических сосальщиков рыб Черного моря / Проблемы паразитологии — Киев: Наук. думка. — 1964. — Вып. 3. — С. 30 — 42.
92. Погорельцева Т. П. Некоторые паразитарные заболевания рыб и значение паразитарного фактора для рыбного промысла в Черном море // Проблемы паразитологии. — 1966. — С. 82 — 90.
93. Погорельцева Т. П. Паразитофауна хрящевых рыб Черного моря / Вопросы морской паразитологии и болезням морских животных. — Киев: Наук. думка, 1970. — С. 106 — 107.
94. Полякова Т. А. Обнаружение цестод рода *Bothrioccephalus* (Rud., 1808) в черноморском скате *Raja clavata* // Экология моря. — Вып. 64. — 2003. — С. 30 — 34.
95. Прокудина Л. А. Каталог фауны и флоры Черного моря района Карадагской биологической станции // Труды КБС. — 1952. — Вып. 12. — С. 116—127.
96. Пронькина Н. В., Белофастова И. П. Паразитофауна пиленгаса *Mugil so-iyu* Basilewsky (Pisces: Mugilidae) в Черном море и особенности ее формирования / Конф. мол. уч. по пробле

- мам Черного и Азовского морей «Понт Эвксинский-Ш» (27 – 30 мая 2003 г., г. Севастополь): тез. докл. – Севастополь, 2003. – С. 36 – 37.
97. *Расс Т. С.* Ихтиофауна Черного моря и некоторые этапы ее истории // Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 6 – 16.
98. *Сарабеев В. Л.* Паразити піленгаса та місцевих видів риб у північно-західній частині Азовського моря (фауна, екологія): автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Київ, 2000. — 20 с.
99. *Синицын Д. Ф.* Партеногенетическое поколение трематод и его потомство в черноморских моллюсках // Зап. Импер. Акад. наук. - 1911.- **30**, № 5. - С. 1 - 279.
100. *Скрябина Е. С.* Гельминты осетровых рыб. — М.: Наука, 1974. — 168 с.
101. *Сланкис А. Я., Шевченко Г. Г.* Материалы по зараженности планктонных беспозвоночных личинками гельминтов в западной части экваториальной зоны Тихого океана // Изв. ТИНРО. – 1974. – **88**. – С. 129 – 138.
102. *Смогоржевская Л. И.* Гельминты водоплавающих и болотных птиц Украины. – Киев: Наук. думка, 1976. – 416 с.
103. *Солонченко А. И., Ковалева Т. М.* Личинки нематод *Hysterothylacium aduncum* в рачках *Pseudocalanus elongatus* // Экология моря. – 1985. – Вып. 20. – С. 65 – 66.
104. *Солонченко А. И., Руднева И. И.* Систематическое положение цестоиды “*Bothriocephalus scorpii*” от камбал Черного и Азовского морей и ее генетические вариации // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 75 – 77.
105. *Соколов В.Ф.* Список грегарин, найденных в животных Черного моря у Севастополя // Отчет о деятельности Севастоп. биол. ст. за 1910 г. – С.-Пб, 1911. – С. 89.
106. *Сорокин Ю. И.* Черное море. – М.: Наука, 1982. – 216 с.
107. *Ткачук Л. П., Мордвинова Т. Н.* Новые сведения о распространении паразитической изоподы *Voryrus squillarum* Latreille (Epicaridea, Voryridae) в Черном море // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 77 – 80.
108. *Ткачук Л. П., Мордвинова Т. Н.* О зараженности черноморской креветки *Palaemon elegans* в двух прибрежных районах Черного моря // Экология моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 21 – 24.
109. *Ульянин В. Н.* Материалы для фауны Черного моря // Изв. о-ва любит. естеств., антропол. и этнограф. - 1872. - **9**, вып. 1. - С. 79 – 132.
110. *Шадрин Н. В.* Дальние вселенцы в Черном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз // Экология моря. – 2000. – Вып. 51 – С. 72 – 78.
111. *Шигин А. А.* О роли свободноживущих стадий развития трематод в биоценозах // Паразитология. - 1978. - **12**, вып. 3. – С. 193 – 200.
112. *Шигин А. А.* О месте и роли трематод в биосфере // Тр. ИнПА РАН. – 1997. – **41**. – С. 192 – 208.
113. *Юрахно В. М.* Новое о миксоспоридах рыб Черного моря // Паразитология. – 1988. – **22**, вып. 6. – С. 521 – 524.
114. *Юрахно В. М.* Новые виды миксоспориций черноморских рыб // Паразитология. – 1991. – **25**, вып. 2. – С. 104 – 109.
115. *Юрахно В. М.* Новые сведения о фауне миксоспориций рыб Черного моря // Паразитология. – 1993. – **27**, вып. 4. – С. 320 – 326.
116. *Юрахно В. М.* Миксоспориции рыб Черного моря (систематика, фауна, экология, зоогеография): автореф. дисс.... канд. биол. наук. – Севастополь, 1994. – 22 с.
117. *Юрахно В. М.* Зараженность миксоспорициями (Protozoa: Мухоспореа) черноморских рыб различных экологических групп // Экология моря. – 1997. – Вып. 46. – С. 83 – 89.
118. *Юрахно В. М., Мальцев В. Н.* Новые сведения о миксоспоридах (Protozoa: Мухоспореа) кефалевых рыб в бассейне Атлантического океана // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 39 – 42.
119. Black Sea Biological Diversity. Ukraine / Comp. Zaitsev Yu.P., Alexandrov B.G. // Black Sea Environmental Series. – New York, 1998. – 7. – 351 p.
120. *Gibson D., Bray R. A.* A study and reorganization of *Plagioporus* Stafford, 1904 (Digenea: Ope

- coelidae) and related genera, with special reference to forms from European Atlantic waters // Journ. Nat. Hyst. – 1982. – V. 164. – P. 529 – 559.
121. *Hojgaard D. P.* Impact of temperature, salinity and light on hatching of eggs of *Anisakis simplex* (Nematoda, Anisakidae), isolated by a new method, and some remarks on survival of larvae // Sarsia. – 1998. – **83**, no. 1. – P. 21 - 28.
122. *Kinne O.* Diseases of marine animals. Vol. II. Introduction, Bivalvia to Scaphopoda. – Hamburg, 1983. – 626 p.
123. *Moravec F.* Parasitic nematodes of Freshwater Fishes of Europe. – Kluwer Acad. Press: Dordrecht / Boston / London, 1994. – 473 p.
124. *Mutlu E., Bingel F.* Distribution and abundance of ctenophores and their zooplankton food in the Black Sea. I. *Pleurobrachia pileus* // Marine Biology. – 1999. – **135**. – P. 589 – 601.
125. *Rhode K.* Ecology of marine parasites. – St. Lucia – London - New York: Univ. of Queensland Press. – 1982. – 245 p.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ таксономического состава, частоты встречаемости и биомассы различных групп организмов, обитающих у черноморских берегов Крыма, позволил сделать следующие основные выводы.

1. Фитопланктон побережья Крыма у Севастополя представляет собой богатое видами сообщество, в состав которого входят представители всех классов одноклеточных водорослей, населяющих Черное море. Общее число видов и разновидностей фитопланктона, обнаруженных здесь в 2001 - 2003 гг., составляет 173. Определяющий вклад в структурно-функциональные показатели сообщества вносят 12 видов, а около 40 видов формируют численность и биомассу сообщества практически на 100 %. Остальные виды вносят крайне незначительный вклад, являясь редкими. Основу видового разнообразия составляют диатомовые (45 % общего количества видов), пиррофитовые (35 %) и примнезиевые водоросли (11 %). На уровне семейств наиболее широко представлены диатомовые (15), пиррофитовые (16) и примнезиевые водоросли (6), на уровне родов - из диатомовых водорослей - *Chaetoceros* (16 видов, 5 форм и вариаций, 3 не определенных до вида), из перидиниевых водорослей - *Gymnodinium* (7 видов и 5 не определенных до вида). Представители четырех родов диатомовых водорослей - *Chaetoceros* spp., *Skeletonema costatum*, *Cerataulina pelagica* и *Leptocylindrus* spp. - , для которых была отмечена максимальная численность в 1937 - 1938 гг., сохранили свои позиции в сообществе и в настоящее время. Неизменным за более чем 60 лет остался и характер доминирования в сообществе в течение годового цикла - число видов, вносящих максимальный вклад в суммарную численность, с течением времени не изменилось. Изменения среднегодовой суммарной численности фитопланктона за анализируемый период также незначительны и находятся в пределах межгодовой вариабельности. Выявленное постоянство таксономического состава видов-доминантов и динамики численности на протяжении многих десятилетий позволяет утверждать, что фитопланктон Севастопольской бухты является зрелым сформировавшимся сообществом, в значительной степени устойчивым к антропогенным, климатическим и биотическим воздействиям, однако допускающим внедрение новых видов.

Обнаружено 27 видов и разновидностей планктонных инфузорий, относящихся к 12 семействам, причем представители родов *Eutintinnus* и *Salpingella* являются вселенцами в Черное море. В планктонном сообществе инфузорий Севастопольской бухты по численности преобладали виды родов *Strobilidium* и *Strombidium*. Динамика численности и биомассы планктонных инфузорий сопоставима с динамикой развития фитопланктона.

2. Зоопланктон побережья Крыма представлен 146 видами, среди которых на долю пелагических личинок бентосных организмов приходится около 50 %. Исследования, проведенные в разных районах крымского побережья, не выявили существенных различий в таксономическом составе зоопланктона. Однако в 90-х годах, по сравнению с серединой 20-го столетия, в составе зоопланктона произошли изменения. Некоторые виды (копеподы *Calanipeda aquae dulcis*, *Acartia clausi* (малая форма), *A. latisetosa*, *Oithona nana*) исчезли из планктонного сообщества, другие (*Acartia tonsa*, гребневики *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*) вселились в Черное море и стали массовыми, третьи (сем. Pontellidae) отсутствовали на протяжении 90-х годов и появились у берегов Крыма только в 2000 г. Численность и биомассу зоопланктонного сообщества формировало около 30 видов. Изменения численности и биомассы мезоопланктона на взморье до конца 80-х годов находились в пределах межгодовых колебаний, в отличие от Севастопольской бухты, где из-за

высокого уровня загрязнения наблюдалось эвтрофирование. В начале 90-х годов суммарная численность и биомасса кормового зоопланктона повсеместно снизились на порядок, по сравнению с 70 – 80-ми годами, что связывают с отрицательным влиянием гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi*. Одновременно происходили структурные изменения. В открытых районах увеличилась доля ноктилюки (с 71 до 83 %) и снизился вклад копепод (с 26 до 21 %) в среднегодовую биомассу зоопланктона. В прибрежье на общем фоне снижения абсолютной численности и биомассы всех групп кормового зоопланктона, включая и личинок донных животных, возрос удельный вклад последних - с 12 до 30 % по численности и до 50 % по биомассе. В полузакрытой Севастопольской бухте произошли более существенные изменения: количество видов копепод сократилось с 12 до 7, их доля в суммарной численности уменьшилась с 65 до 15 %, а вклад меропланктона возрос с 17 до 36 %. В результате вселения мнемииопсиса нарушился сезонный ход развития зоопланктона. Пик биомассы кормового зоопланктона и копепод в открытом море наблюдался весной. В прибрежье отмечено несколько пиков обилия зоопланктона.

Начиная с 1999 г., наблюдается улучшение состояния планктонного сообщества, что проявилось в увеличении количественных показателей кормового зоопланктона, частичном восстановлении численности отдельных видов и возрастании доли копепод. Эти положительные изменения в значительной степени связаны с вселением в Черное море и появлением у берегов Крыма в 1999 г. гребневика *B. ovata*, питающегося исключительно гребневиками. В результате численность мнемииопсиса резко снизилась, что привело к ослаблению его пресса на зоопланктон. Интродукция новых видов явилась одним из важнейших факторов, влияющим на видовой состав и количественные характеристики черноморского зоопланктона.

3. Явление биолюминесценции в Черном море носит ярко выраженный характер. Основной вклад в формирование поля биолюминесценции (по некоторым оценкам - более 95 %) вносят 36 видов динофлагеллят и несколько видов светящихся бактерий, видовое разнообразие которых до настоящего времени исследовано недостаточно. В последнее десятилетие, однако, существенное влияние на амплитудные характеристики поля биолюминесценции в летний период оказывают гребневика *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*. Проблема сохранения биоразнообразия светящихся организмов Черного моря состоит не только в обеспечении их сохранности в условиях нарастающей антропогенной нагрузки, но и в противодействии “биологическому прессу” на них вселенцев из близких по климатическим и гидрологическим условиям районов. Это обстоятельство может серьезно изменить видовую структуру планктонного сообщества Черного моря и привести к существенной модификации характеристик поля биолюминесценции в его фотическом слое.

Параметры ПБ отражают детали вертикальной и горизонтальной структурированности пелагического сообщества, и, в первую очередь, светящегося планктона. Показано однозначное соответствие изменения абсолютных показателей количественного развития планктона и интенсивности биолюминесценции, которое с высокими коэффициентами корреляции описывается уравнениями линейной регрессии. Кинетика сезонной и суточной изменчивости амплитудных характеристик поля биолюминесценции определяется динамикой численности светящихся планктонтов, их функциональным состоянием и суточной ритмикой светоизлучения. Фототрофным динофлагеллятам-биолюминесцентам свойственны оба типа циркадной ритмики светоизлучения – эндогенный и экзогенный. Однако и в первом и во втором случаях ночной уровень их биолюминесценции превосходит дневной в 50 -100 раз. При этом суточная ритмика гетеротрофных планктонных биолюминесцентом выражена значительно слабее, чем у фотосинтезирующих.

Максимум оптического спектра ПБ в Черном море приходится на 480 нм и остаётся неизменным на протяжении года, однако распределение биолюминесценции в коротковолновой и длинноволновой частях спектра изменяется в разные сезоны. Зарегистрированная временная (сезонная) изменчивость спектрального распределения ПБ объясняется, несомненно, сезонными изменениями видового состава и численного развития планктонных биолюминесценто

По характеристикам биолюминесценции, отражающим пространственную структурированность планктонного сообщества, можно дифференцировать водные массы. Такая дифференциация показана по закономерному уменьшению абсолютных величин интенсивности биолюминесценции и, следовательно, планктона от прибрежных районов к глубоководным акваториям. Эти изменения определяются динамическим процессом взаимодействия водных масс этих районов, а также уровнем антропогенного воздействия в шельфовой зоне.

4. Впервые выполнен анализ флористического и таксономического разнообразия макрофитов крымского побережья. Выявлено 233 вида макроводорослей из 127 родов, 58 семейств и 23 порядков, а также 6 видов высших цветковых растений. Зеленые водоросли (*Chlorophyceae*) включают 56 видов (25 родов, 13 семейств, 7 порядков), бурые (*Fucophyceae*) - 62 вида (38 родов, 21 семейство, 9 порядков), красные (*Rhodophyceae*) – 115 видов (64 рода, 24 семейства, 7 порядков). Высшие цветковые растения представлены *Zostera marina*, *Z. noltii*, *Ruppia cirrhosa*, *R. maritima*, *Potamogeton pectinatus* и *Zannichellia major*. Во флоре водорослей-макрофитов доминируют монотипные роды, представленные одним видом, а также порядки, объединяющие малое количество видов. Подавляющее большинство родов включает 1 или 2 вида (84.3 %), а доля родов, имеющих от 3 до 6 видов, почти в 8 раз меньше (11.8 %). Все отделы водорослей имеют значительное преобладание одно- и двувидовых родов. Это свидетельствует о пестроте систематического состава альгофлоры Крымского побережья и ее обособленности. По видовому разнообразию водорослей-макрофитов наиболее богаты южный берег Крыма (199 видов), регионы Севастополя (180) и Карадага (169), наименьшее видовое разнообразие водорослей - в Прикерченском регионе (126). Распределение видов разных отделов по районам сходно, повсеместно доминируют красные водоросли. Районирование крымского побережья по флористическому коэффициенту Чени позволило распределить прибрежные районы Крыма по степени возрастания эвтрофирования: ЮБК → Западный Крым → Карадаг → Севастопольский регион → Прикерченский регион.

Уникальность альгофлоры Крыма выражена в преобладании редких видов, - 55.4 % от общего количества видов. Доля ведущих и сопутствующих видов значительно ниже (24.9 и 17.6 % соответственно). Эндемизм крымской флоры, как и в целом Черного моря, слабо выражен. У берегов Крыма произрастают только пять видов эндемиков, которые крайне редко встречаются и в других районах моря. Доля редких видов наиболее высока на южном берегу Крыма.

Донная растительность крымского побережья характеризуется богатым разнообразием фитоценозов, которые входят в состав почти 40 ассоциаций. По срокам вегетации преобладают многолетние (26), количество однолетних и сезонных невелико (8 и 6 соответственно). Макрофитобентос крымского побережья характеризуется доминированием поясного типа растительности вдоль открытых берегов и сочетанием ассоциаций морских трав и водорослей в заливах и бухтах. Донная растительность поясного типа включает два основных пояса – пояс цистозир и пояс филлофоры, которые распространены в основном на глубинах от 0.5 до 10 м и от 10 до 20 м соответственно.

Наиболее полно макрофитобентос исследован в Каркинитском и Каламитском заливах, лимане Донузлав, бухте Ласпи, регионах Севастополя и Карадага. В вершине Каркинитского

залива и в Донузлаве доминируют сообщества морских трав. В большинстве открытых районах крымского побережья преобладают цистозировые и филлофоровые фитоценозы. В последние годы почти повсеместно наблюдаются элементы восстановительной сукцессии прибрежного макрофитобентоса, наиболее выраженные в б. Ласпи и в Карадаге. В регионе Севастополя отмечено увеличение флористического разнообразия водорослей и возрастание доли олигосапробных видов в эвтрофных акваториях. Однако в сублиторальной зоне количественные показатели макрофитобентоса существенно снизились, при этом во многих районах нижняя граница распространения макрофитов ограничена изобатой 10 – 15 м. Общая площадь, занятая донной растительностью в регионе Севастополя, - 10.55 км², запасы макрофитов - 14 тыс. т.

Выделено 4 этапа антропогенной сукцессии макрофитобентоса Черного моря в целом и крымского побережья в частности: устойчивое состояние (конец 50-х - начало 70-х годов 20 в.); деградация (середина 70-х - конец 80-х годов); стабилизация негативных изменений (конец 80-х - начало 90-х годов) и частичное восстановление (с середины последнего десятилетия). В районах с ограниченным антропогенным влиянием (заповедные акватории у м. Айя, Сарыч, Карадага) отмечено увеличение количественных показателей цистозировых фитоценозов, биомассы и численности доминирующих видов, существенное снижение доли эпифитов, восстановление ярусной и ценопопуляционной структуры. Сходные изменения выявлены для филлофоровых фитоценозов банок Каркинитского залива, zostеровых фитоценозов Севастопольской бухты и Керченского пролива. В сублиторальной зоне региона Севастополя и некоторых участках южного берега Крыма продолжается деградация донной растительности, сопровождающаяся усложнением структуры фитоценозов и одновременно уменьшением видового разнообразия, снижением роли эдификаторных видов и варьированием их основных популяционных характеристик.

Макрофиты природно-заповедного фонда региона Севастополя (общезоологический заказник “Бухта Казачья”, заказник “Мыс Айя”, ПАК у мысов Лукулл, Сарыч, Фиолент, а также у Херсонесского историко-археологического заповедника) представлены 137 видами водорослей (33 вида зеленых, 37 бурых и 63 красных) и 4 видами морских трав. Среди водорослей значительна доля редких видов, один эндемик Черного моря и 3 вида, занесенные в Красную книгу Украины.

5. Выполнен анализ состава донной макрофауны акватории Крымского побережья по основным группам (Porifera, Coelenterata, Nemertini, Polychaeta, Crustacea, Mollusca, Bryozoa, Phoronidea, Echinodermata, Tunicata). Полученные результаты свидетельствуют о высоком уровне видового богатства макрозообентоса акватории Крыма, - более 550 видов. Его пик приходится на прибрежные, относительно мелководные участки: 0 – 10 и 11 – 20 м (соответственно 238 и 242 вида). Фауна моллюсков наиболее разнообразна (81 вид) на глубине 11 – 20 м, ракообразных и аннелид (соответственно 74 и 80 видов) – в диапазоне 0 – 10 м, фауна “прочих” видов (35) – на глубине 21 – 30 м. По разным группам и в зависимости от степени их изученности, у берегов Крыма отмечено до 85 % от общего списка видов, известных для черноморских вод с нормальной морской соленостью.

На примере юго-западного Крыма показано наличие многолетних (с 1930-х по 1980 – 1990-е годы) структурно-функциональных перестроек зообентоса. Отмечено усиление развития *Chamelea gallina* (в диапазоне глубин 1 - 25 м), и снижение *Spisula subtruncata* (1 - 12 м), *Paphia aurea* (13 - 50 м), *Mytilus galloprovincialis* (26 - 50 м) и *Modiolula phaseolina* (51 - 110 м). Интегрально это определило возрастание средних продукционных показателей зообентоса в верхних (песчаная и илисто-песчаная зоны) и снижение – в нижних (зоны мидиевых и фазеолиновых илов) горизонтах

шельфа, а также смещение наиболее продуктивного пояса бентали на меньшие глубины (из зоны мидиевых илов – в илисто-песчаную). На полигоне юго-восточного Крыма (б. Лисья, район Карадага) многолетние (с 1973 по 1998 гг.) изменения макрозообентоса выразились в увеличении числа видов, возрастании их средней плотности и биомассы приблизительно в 20 раз, усилении роли моллюсков из группы фильтраторов-сестонофагов. При этом выявлены снижения индексных показателей биоразнообразия (индексы Шеннона и Симсона) за счет роста доминирования *Ch. gallina*.

Рассмотрено общее состояние разнообразия макрозообентоса в районе промышленной добычи песка в лимане Донузлав (западное побережье Крыма). Результатом разработки песчаного карьера стало почти полное исчезновение в западной мелководной части лимана устричника (*Ostrea edulis*), который существовал там до 1981 г. Выполнен анализ межгодовых и многолетних изменений бентоса прибрежных зарослей цистозиры и особенностей вагильного бентоса на разных видах макрофитов.

В составе мейобентоса (эумейобентоса) черноморского шельфа Крыма отмечено 522 вида. Видовое разнообразие и количественные характеристики мейобентоса варьируют в зависимости от региона, что обусловлено не только спецификой географических районов и условий обитания, но различной степенью изученности мейобентоса в них. Средняя плотность поселений мейобентоса в прибрежной акватории Крыма - 42.4 - 596.2 тыс. экз.·м⁻², биомасса - 0.4 - 4.6 г.·м⁻². В лимане Донузлав отмечены 126 видов животных мейобентоса. Плотность поселений мейофауны - 0.5 - 3.164 тыс. экз.·м⁻², биомасса - 0.21 - 1.203 г.·м⁻². Мейобентос в районах газовых метановых выделений характеризуется большим разнообразием (13 крупных таксонов) с проявлением специфичности видового состава и огромной плотностью поселений. Только на этих участках отмечены представители неизвестных Coelenterata, полихеты *Vigtorniella zaikai* Kiss. и *Protodrilus* sp. 1, а также 38 видов и 6 родов нематод, ранее неизвестных для Черного моря.

В прибрежных зонах с большой техногенной нагрузкой, а также в районах струйных высачиваний метана из дна в развитии хеморецепторных органов (амфидов) ряда видов свободноживущих нематод отмечены нарушения, что свидетельствует о негативном воздействии на них антропогенного загрязнения и естественного поступления метана в среду обитания.

Донные диатомовые водоросли побережья Крыма насчитывают 409 видов и вн. такс. Отмечено 48 новых и 21 редких для черноморского побережья Крыма видов. Обнаружено 5 новых для Черного моря видов: *Achnanthes pseudogroenlandica*, *Cocconeis britannica.*, *Navicula finmarchica*, *Nitzschia sigmoidea*, *Undatella quadrata*, и 4 вида, новых для науки: *Amphora karajevae*, *Amphora macarovae*, *Gomphonemopsis domniciae*, *Cymbella odessana*. Видовое богатство донных диатомовых побережья Крыма составляет свыше половины (55 %) общего флористического богатства диатомовых бентоса Черного моря.

В годовом цикле развития донных диатомовых выделены весенний и осенний максимумы. Последний менее значительный, но характеризующийся более высоким видовым разнообразием. Рассмотрены особенности пространственной организации поселений диатомовых бентоса. Пик видового богатства диатомовых приходится на глубины 16 - 20 м, что характеризует зону средней сублиторали как наиболее оптимальную для их развития.

Методами многомерной статистики выделены таксоценотические комплексы донных диатомовых в чистых и загрязненных акваториях Крыма. Рассмотрены особенности реакции выделенных комплексов и отдельных видов на природные и антропогенные факторы среды. Общее видовое богатство, число массовых видов и плотность поселения диатомовых в биотопах с повышен-

ным уровнем содержания в донных осадках тяжелых металлов и хлорорганических соединений оказываются выше, чем при более низком уровне загрязнения. Отмечен эффект возрастания вариабельности видовой структуры таксоцены диатомовых в условиях повышенного содержания токсиكانтов. Виды-«индикаторы» более загрязненных местообитаний - *Licmophora gracilis*, *Nitzschia dissipata*, *N. vidovichii*, *Diploneis fusca*, *D. chersonensis*, *Amphora acuta*, *Coscinodiscus radiatus*, *Pinnularia quadratarea*, *Striatella unipunctata*, *Diploneis smithii* var. *Pumilla*, *Rhabdonema adriaticum*.

6. Ихтиофауна черноморского шельфа Крыма насчитывает 122 вида из 80 родов, 47 семейств. Ее основу составляют собственно морские рыбы – средиземноморские иммигранты (71.3% ихтиофауны) и бореально-атлантические реликты (9.9%), далее следуют солоноватоводные реликты (9%), проходные и полупроходные (7.4%) и пресноводные (1.6%). В последние годы прослеживается устойчивая тенденция восстановления численности и видового разнообразия ихтиофауны региона за счет аборигенных и новых видов. За последние пять лет у побережья Крыма обнаружены сальпа (*Sarpa salpa*), тупорылая барракуда (*Sphyræna obtusata*) и северная путассу (*Micromesistius poutassou*), а во внутренних водоемах – солнечная рыба (*Lepomis macrochirus*). Изучен таксономический состав и экологическая структура ихтиофауны одного из самых крупных лиманов Крыма – Донузлав. Список включает 52 вида рыб, 40 родов, 30 семейств.

Для оценки экологического разнообразия ихтиофауны изучали внутривидовую неоднородность, дифференциацию видов на разного рода наследственные (подвиды, популяции) и ненаследственные (возрастные и сезонные формы) группировки. В качестве объектов исследования выбраны наиболее массовые представители пелагического (*Sprattus sprattus phalericus*, *Engraulis encrasicolus*, *Trachurus mediterraneus ponticus*, *Liza aurata*, *L. saliens* и *Mugil cephalus*) и донно-придонного (*Psetta maxima maeotica*, *Mullus barbatus* и *Merlangius merlangus euxinus*) комплексов. В основу изучения положен эколого-географический подход, включающий сведения о пространственной организации видов, т. е. особенностях их сезонного и многолетнего распределения, морфологической и биологической (размерной, возрастной половой) неоднородности, отношении к факторам среды, миграционном поведении. Все исследованные виды характеризуются достаточно сложноорганизованной пространственной и биологической структурой, которая, несмотря на видовые особенности, имеет общие черты строения. Ее формирование тесно связано с общей динамикой вод Черного моря и, прежде всего, с развитием устойчивой системы мезомасштабной циркуляции, состоящей из антициклонических вихрей вдоль Основного Черноморского течения. В большинстве случаев именно они являются естественными границами, разъединяющими единое население вида на группировки, различные по своим масштабам и степени обособленности. Исследованы особенности прибрежного рыболовства Крыма за последние 100 лет. В начале 20-го века промысловая ихтиофауна насчитывала около 50 видов, вылов колебался от 18.8 до 27.3 тыс. т. Наибольшее значение имели кефали, скумбрия, сельди, хамса, белуга и осетр (около 60 % общего улова); более 20 % приходилось на камбалу, султанку, ставриду, севрюгу, тюльку и бычков. В 2000 г. у берегов Крыма добыто 23.2 тыс. т рыбы, из которых 88.3 % составил черноморский шпрот, 10.7 % - азовская и черноморская хамса. Большинство ценных видов потеряли хозяйственное значение, их вылов либо сократился на 1 – 3 порядка, либо отсутствует вовсе. В последние годы прослеживается положительная тенденция увеличения объемов добычи рыбы, которые в 2002 г. достигли 39.2 тыс. т., прежде всего, за счет шпрота и хамсы, а также ставриды, султанки, катрана и некоторых других. Реальную обеспокоенность вызывает состояние запасов калкана, наиболее радикальной мерой увеличения численности которого должно стать искусственное воспроизводство.

7. Анализ видового и таксономического разнообразия паразитических организмов в черноморском побережье Крыма показал, что здесь насчитывается 305 видов паразитов из 176 родов 102 семейств. Инвентаризация фауны паразитов в этих водах все еще не завершена, что, в первую очередь, справедливо по отношению к паразитическим простейшим. Среди простейших 28 видов относятся к эндемичным и реликтовым формам, среди гельминтов таковых 39 видов и среди ракообразных – 3; доля подобных видов наиболее высока среди протопаразитов (35 %). Эндемики Черного моря составляют 18 % паразитофауны черноморского побережья Крыма, эндемики Понто-Азова – 3 %, понто-каспийские реликты – примерно 2 %. В целом, эндемики разного уровня составляют 23 % фауны паразитов, что равноценно вкладу в паразитофауну космополитных и полизональных видов. Фауна паразитов региона имеет преимущественно средиземноморское происхождение: 36 % видов, отмеченных здесь, обнаружены также и в Средиземноморском бассейне.

Основная тенденция многолетних изменений паразитофауны черноморского побережья Крыма - постоянное увеличение разнообразия видов, что во многом обусловлено интенсификацией паразитологических исследований в этом регионе. С достаточной долей уверенности можно утверждать, что за последние полвека из фауны крымского побережья исчезли изопода *Bopyrus squillarum*, моногенеи *Kuhnia scombri*, *Capsala pelamydis*, *Bothitrema bothi* и *Pseudoanthocotyle markewitchi*, а также дидимозоидные трематоды. Значительно снизилась численность трематод *Hemiurus communis*, *Aphanurus stossichi*, *Lecithaster tauricus*, *Bacciger minutus*. Увеличение разнообразия паразитофауны возможно за счет заноса, в том числе и повторного, некоторых паразитов хозяевами, мигрирующими в Черное море из Средиземного. В частности, восстановление численности популяций скумбрии и пелагиды может иметь следствием возобновление присутствия у крымских берегов, например, дидимозоидных трематод, а также отмеченных выше моногеней.

Выявлены два крупных фаунистических комплекса паразитических организмов: один из них - на участке побережья от юго-западной оконечности Крыма до Карадага и Судака (биоценозы скалистых побережий), другой – у западного побережья Крыма и районе Керченского пролива. Наибольшее видовое разнообразие паразитов отмечено у юго-западного побережья Крыма. В целом, наиболее существенное влияние, как на качественный состав, так и на показатели численности паразитов, оказывает характер биоценозов.

Тип и интенсивность загрязнения неоднозначно влияют на характер встречаемости и численность целого ряда паразитов. Так, органические загрязнители способны, в зависимости от концентрации их в морской воде, оказывать как стимулирующее, так и угнетающее воздействие, тогда как промышленное загрязнение воздействует только угнетающее. Ряд видов паразитов (в частности, инфузория *Terebrospira lenticularis*, лучистый грибок *Actinomyces*) могут служить маркерами для контроля качества морской воды.

Паразитофауна вселенцев в Черное море – пиленгаса *Liza haematocheila*, гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata*, рапаны *Rapana thomasi*, обитающих у побережья Крыма, формируется преимущественно за счет заимствования местных видов, имеющих, как правило, высокую численность. К числу паразитов, появившихся в Черном море вместе с хозяевами-вселенцами, относятся моногенея *Ligophorus kaohsianghsieni*, вселившаяся вместе с пиленгасом из водоемов Дальнего Востока, а также трематода *Pseudobacciger harengulae*, занесенная в Черное море круглой сардинеллой *Sardinella aurita*.

Одним из механизмов устойчивого функционирования паразитарных систем в прибрежной зоне Крыма является параксения. Этот механизм сходным образом проявляется у трематод

Proctoees maculatus и *Helicometra fasciata*, нематоды *Hysterothylacium aduncum* и моногенеи *Gyrodactylus flesi*, обеспечивая возможность «переключения» потоков инвазии между различными промежуточными и окончательными хозяевами в зависимости от состояния их популяций.

Порівняльний аналіз якісного та кількісного складу, чисельності та біомаси представників різних таксономічних груп організмів, які живуть біля чорноморських берегів Криму, дозволив виконати такі основні висновки.

1. Фітопланктон прибережжя Криму біля Севастополя являє собою багате видами угруповання, до складу якого входять представники всіх класів одноклітинних водоростей, що населяють Чорне море. Загальне число видів та різновидностей фітопланктону, знайдених тут в 2001 – 2003 рр., складає 173. Визначальний внесок в структурно-функціональні показники угруповання роблять 12 видів, а приблизно 40 видів формують чисельність та біомасу угруповання практично на 100 %. Інші види роблять надзвичайно незначний внесок, будучи рідкісними. Основу видового різноманіття складають діатомові (45 % від загальної кількості видів), пірофітові (35 %) і примнезієві водорості (11 %). На рівні родин найбільш широко представлені діатомові (15), пірофітові (16) і примнезієві водорості (6), на рівні родів – із діатомових водоростей – *Chaetoceros* (16 видів, 5 форм та варіацій, 3 не визначених до виду), із перідінієвих водоростей – *Gymnodinium* (7 видів та 5 не визначених до виду). Представники чотирьох родів діатомових водоростей – *Chaetoceros* spp., *Skeletonema costatum*, *Cerataulina pelagica* та *Leptocylindrus* spp., – для яких була відмічена максимальна чисельність в 1937 – 1938 рр., зберегли свої позиції в угрупованні на цей час. Незмінним за більш ніж 60 років залишився також характер домінування в угрупованні на протязі річного циклу – число видів, які роблять максимальний внесок в сумарну чисельність, з часом не змінилося. Зміни середньорічної сумарної чисельності фітопланктону за період, що аналізувався, також незначні і знаходяться в межах міжрічної варіабельності. Визначена сталість таксономічного складу видів-домінантів і динаміки чисельності на протязі багатьох десятиріч дозволяє затверджувати, що фітопланктон Севастопольської бухти є зрілим сформованим угрупованням, значною мірою стійким до антропогенних, кліматичних та біотичних впливів, але що допускає вселення нових видів.

Виявлено 27 видів та різновидностей планктонних інфузорій, які відносяться до 12 родин, причому представники двох родів (*Eutintinnus* та *Salpingella*) є новими інтродуцентами в Чорне море. В планктонному угрупованні інфузорій Севастопольської бухти за чисельністю домінували види родів *Strobilidium* та *Strombidium*. Динаміка чисельності і біомаси планктонних інфузорій може бути порівняна з динамікою розвитку фітопланктону.

2. Зоопланктон прибережжя Криму представлено 146 видами, серед котрих на частку пелагічних личинок бентосних організмів приходиться біля 50 %. Дослідження, проведені в різних районах кримського узбережжя, не виявили суттєвих відмінностей в таксономічному складі зоопланктону. Однак склад зоопланктону 90-х років змінився в порівнянні із серединою 20-го сторіччя. Деякі види (копеподи *Calanipeda aquae dulcis*, *Acartia clausi* (мала форма), *A. latisetosa*, *Oithona nana*) зникли з планктонного угруповання, інші (*Acartia tonsa*, реброплави *Mnemiopsis leidyi* та *Beroe ovata*) вселились в Чорне море і стали масовими, треті (род. Pontellidae) були відсутні на протязі 90-х років і з'явилися біля берегів Криму тільки в 2000 р. Чисельність і біомасу зоопланктонного угруповання формували понад 30 видів. Зміни чисельності і біомаси мезопланктону на прибережжі до кінця 80-х років знаходились в межах міжрічних коливань, на відміну від Севастопольської бухти, де через високий рівень забруднення спостерігалось евтрофікування. На початку 90-х

років сумарна чисельність і біомаса кормового зоопланктону всюди знизилась на порядок, в порівнянні з 70 – 80-ми роками, що пов'язують з негативним впливом вселенця *Mnemiopsis leidyi*. В той же час траплялись структурні зміни. У відкритих районах підвищилась частка ноктілюки (з 71 до 83 %) і знизився внесок копепод (з 26 до 21 %) в середньорічну біомасу зоопланктону. В прибережжі на загальному фоні зниження абсолютної чисельності і біомаси всіх груп кормового зоопланктону, включаючи також личинок донних тварин, виріс питомий внесок останніх з 12 до 30 % за чисельністю та до 50 % за біомасою. В напівзакритій Севастопольській бухті виникли більш суттєві зміни: кількість видів копепод знизилась з 12 до 7, їхня частка в сумарній чисельності зменшилася з 65 до 15 %, тоді як внесок мезопланктону зріс з 17 до 36 %. В результаті вселення мнеміопсису порушився сезонний хід розвитку зоопланктону. Пік біомаси кормового зоопланктону і копепод у відкритому морі спостерігався весною. В прибережжі виявлено декілька піків чисельності зоопланктону.

Починаючи з 1999 р., спостерігали поліпшення стану планктонного угруповання, що проявило себе в зростанні кількісних показників кормового зоопланктону, в частковій відбудові чисельності окремих видів та зростанні частки копепод. Ці позитивні зміни значною мірою пов'язані з вселенням в Чорне море та появою біля берегів Криму в 1999 р. *B. ovata*, який харчується виключно реброплавами. Як наслідок, чисельність мнеміопсису різко знизилась, що спричинило ослаблення його навантаження на зоопланктон. Інтродукція нових видів була одним з найважливішим чинників, які впливають на видовий склад і кількісні характеристики чорноморського зоопланктону.

3. Феномен біолоюмінесценції дуже виражений у Чорному морі. Основний внесок в формування поля біолоюмінесценції (за деякими оцінками – понад 95 %) роблять 36 видів дінофлагелят і декілька видів світних бактерій, видове різноманіття яких досліджено до цього часу недостатньо. За останнє десятиріччя, однак, суттєвий вплив на амплітудні характеристики поля біолоюмінесценції влітку роблять реброплав *Mnemiopsis leidyi* та *Beroe ovata*. Тому проблема збереження біорізноманіття світних організмів Чорного моря полягає не тільки в забезпеченні їхнього збереження від все більшого антропогенного навантаження, але і в протидії біологічному пресу на них світних вселенців із кліматично та гідрологічно схожих районів. Ця обставина може значно змінити видову структуру планктонного угруповання Чорного моря і призвести до суттєвої модифікації характеристик поля біолоюмінесценції в його фотичному шарі.

Параметри поля біолоюмінесценції (ПБ) є важливими характеристиками, які відзеркалюють деталі вертикальної і горизонтальної структурованості пелагічного угруповання, і, в першу чергу, світного планктону. Показано спряженість зміни абсолютних показників кількісного розвитку планктону і інтенсивності біолоюмінесценції, яка з високими коефіцієнтами кореляції описується рівняннями лінійної регресії.

Кінетика сезонної та добової мінливості амплітудних характеристик поля біолоюмінесценції визначається динамікою чисельності світних планктонів, їхнім функціональним станом і добовою ритмікою світловипромінювання. Фототрофним дінофлагелятам-біолоюмінесцентам властиве обидва типи циркадної ритміки світловипромінювання - ендогенний та екзогенний. Однак і в першому і в другому разі нічний рівень їхньої біолоюмінесценції перевершує денний в 50 - 100 разів. При цьому добова ритміка гетеротрофних планктонних біолоюмінесцентів виражена значно слабкіше, ніж у фотосинтезуючих.

Максимум оптичного спектру ПБ в Чорному морі припадає на 480 нм і залишається незмінним протягом року, але розподіл біолоюмінесценції в короткохвильовій та довгохвильовій

частинах спектру є нестійким, змінюючись в різні сезони. Зареєстрована часова (сезонна) мінливість спектрального розподілу ПБ безумовно з'ясовується відомими для цього регіону сезонними змінами видового складу та чисельного розвитку планктонних біолюмінесцентів.

За характеристиками біолюмінесценції можна диференціювати водні маси за просторовою структурованістю планктонного угруповання. Така диференціація показана закономірним зменшенням абсолютних величин інтенсивності біолюмінесценції і, як наслідок, планктону від прибережних районів до глибоководних акваторій. Ці зміни визначаються динамічним процесом взаємодії водних мас цих районів, а також рівнем антропогенного впливу в шельфовій зоні.

4. Вперше виконано аналіз флористичного та таксономічного різноманіття макрофітів кримського узбережжя. До складу макрофітів входять 233 види макроводоростей із 127 родів, 58 родин та 23 порядків, а також 6 видів вищих квіткових рослин. Зелені водорості (*Chlorophyceae*) включають 56 видів (25 родів, 13 родин, 7 порядків), бурі (*Fucophyceae*) - 62 види (38 родів, 21 родина, 9 порядків), а червоні (*Rhodophyceae*) – 115 видів (64 роди, 24 родини, 7 порядків). Вищі квіткові рослини представлені *Zostera marina*, *Z. noltii*, *Ruppia cirrosa*, *R. maritima*, *Potamogeton pectinatus* та *Zannichellia major*. У флорі водоростей–макрофітів домінують монотипні роди, представлені одним видом, а також порядки, які з'єднують малу кількість видів. Переважна більшість родів включає 1 чи 2 види (84,3 %), а частка родів, що мають від 3 до 6 видів, майже в 8 разів менша (11,8 %). Усі відділи водоростей мають значну перевагу одно- та двохвидових родів. Це свідчить про строкатість систематичного складу альгофлори Кримського узбережжя та її відокремленість. Найбільш багатими видовим різноманіттям водоростей–макрофітів є південний берег Криму (199 видів водоростей), регіони Севастополя (180) і Карадага (169); найменше видове різноманіття водоростей в Прикерченському регіоні (126 видів). Розподіл видів різних відділів у районах схожий, всюди домінують червоні водорості. Районування Кримського прибережжя за флористичним коефіцієнтом Чені дозволило розподілити прибережні райони Криму у міру зростання евтрофікування: ПБК – Західний Крим – Карадаг – Севастопольський регіон – Прикерченський регіон.

Унікальність альгофлори Криму характеризується перевагою рідкісних видів, - 55,4 % від загальної кількості видів; частка провідних та супровідних видів - 24,9 та 17,6 % відповідно. Ендемізм кримської флори, як і Чорного моря в цілому, виражений слабо. У берегів Криму ростуть тільки 5 видів ендеміків, які виключно рідко трапляються також в інших районах моря. Частка рідкісних видів найвища на південному березі Криму.

Донна рослинність кримського узбережжя характеризується багатим різноманіттям фітоценозів, які входять до складу майже 40 асоціацій. За термінами вегетації серед чорноморських асоціацій домінують багаторічні (26), кількість однорічних і сезонних невелика (8 і 6 відповідно). Макрофітобентос кримського узбережжя характеризується перевагою поясного типу рослинності вздовж відкритих берегів і комбінацією асоціацій морських трав і водоростей в затоках і бухтах. Донна рослинність поясного типу включає два основних пояси – пояс цистозіри і пояс філофори, які розповсюджені в основному на глибинах від 0,5 до 10 м та від 10 до 20 м відповідно.

Найбільш повно макрофітобентос досліджено в Каркінітській та Каламітській затоках, лимані Донузлав, бухті Ласпі, регіонах Севастополя і Карадага. В куті Каркінітської затоки і лимані Донузлав домінують угруповання морських трав. В більшості відкритих районів кримського узбережжя превалюють цистозірові і філофорові фітоценози. В останні роки майже всюди спостерігаються елементи відбудовної сукцесії прибережного макрофітобентосу, що найбільш виражені в б. Ласпі і на Карадазі. В регіоні Севастополя відмічено збільшення флористичного різноманіття

водоростей і зростання частки олігосапробних видів в евтрофних акваторіях. Однак в субліторальній зоні кількісні показники макрофітобентосу суттєво знизились, при цьому в багатьох районах нижній кордон розповсюдження макрофітів обмежений ізобатою 10 – 15 м. Загальна площа, зайнята донною рослинністю в регіоні Севастополя, - 10,55 км², а запаси макрофітів - 14 тис. т.

Виділено 4 основні етапи антропогенної сукцесії макрофітобентосу Чорного моря в цілому і кримського узбережжя зокрема: сталий стан (кінець 50-х – початок 70-х років ХХ століття); деградація (середина 70-х – кінець 80-х років); стабілізація негативних змін (кінець 80-х – початок 90-х років) і часткова відбудова, починаючи із середини останнього десятиріччя. В районах з обмеженим антропогенним впливом (заповідні акваторії біля м. Айя, Сарич, Карадага) спостерігаються збільшення кількісних показників цістозірових фітоценозів, біомаси і чисельності домінуючих видів, суттєве зниження частки епіфітів, відбудова ярусної та ценопопуляційної структури. Подібні зміни виявлені для філофорових фітоценозів на банках Каркінітської затоки, жостерових фітоценозів Севастопольської бухти та Керченської протоки. В субліторальній зоні регіону Севастополя та деяких частинах південного берегу Криму продовжується деградація донної рослинності, яка супроводжується ускладненням структури фітоценозів і в той же час зменшенням видового різноманіття, а також зниженням ролі едіфікаторних видів та мінливості їхніх основних популяційних характеристик.

Макрофіти природно-заповідного фонду регіону Севастополя (загально зоологічний заказник “Бухта Козача”, заказник “Мис Айя”, ПАК біля мисів Лукул, Сарич, Фіолент, а також близ Херсонського історично-археологічного заповідника) представлені 137 видами водоростей (33 види зелених, 37 бурих та 63 червоних) і 4 видами морських трав. Серед водоростей-макрофітів значна частка рідкісних видів, один ендемік Чорного моря, а також 3 види, які занесені до Червоної книги України.

5. Виконаний аналіз складу донної макрофауни акваторії Кримського узбережжя за основними групами (Porifera, Coelenterata, Nemertini, Polychaeta, Pantopoda, Crustacea, Mollusca, Bryozoa, Phoronidea, Echinodermata, Tunicata). Отримані результати свідчать про високий рівень видового багатства акваторії Криму, яке налічує понад 550 видів макрзообентосу. Його пік припадає на прибережні, відносно мілководні ділянки: 0 – 10 та 11 – 20 м (відповідно 238 і 242 види). Фауна молюсків найбільш різноманітна (81 вид) на глибині 11 – 20 м, ракоподібних та анелід (відповідно 74 і 80 видів) – в діапазоні 0 – 10 м, фауна “інших” видів (35) – на глибині 21 – 30 м. В різних таксономічних групах, належно від рівня їхньої вивченості, біля берегів Криму виявлено до 85 % видів, від відомих для чорноморських вод з нормальною морською солоністю.

На прикладі південно-західного Криму показано присутність багаторічних (з 1930-х по 1980 - 1990-і роки) структурно-функціональних перебудов зообентосу. Виявлене посилення розвитку *Chamelea gallina* (в діапазоні глибин 1 – 25 м) та зниження *Spisula subtruncata* (1 - 12 м), *Paphia aurea* (13 – 50 м), *Mytilus galloprovincialis* (26 – 50 м) та *Modiolula phaseolina* (51 – 110 м). Інтегрально це визначило зростання середніх продукційних показників зообентосу в верхніх (піщана та мулкувато-піщана зони) і зниження – в нижніх (зони мідійних та фазеолінових мулів) горизонтах шельфу, а також зміщення найбільш продуктивного поясу бенталі на менші глибини (із зони мідійних мулів – до мулкувато-піщаної). На полігоні південно-східного Криму (б. Лисяча, Карадаг) багаторічні (з 1973 по 1998 р.) зміни макрзообентосу виразилися в збільшенні числа видів, що реєструються, зростанні їхньої середньої щільності і біомаси приблизно в 20 разів, посиленні ролі

молюсків із групи фільтраторів-сестонофагів. Виявлені зниження індексних показників біорізноманіття (індекси Шеннона і Сімсона) за рахунок росту домінування *Ch. gallina*.

Розглянуто загальний стан біорізноманіття макрозообентосу в районі промислового здобуття піску в лимані Донузлав (західне узбережжя Криму), результатом чого стало майже повне зникнення в західній мілководній частині лиману устричника (*Ostrea edulis*), який існував там до 1981 р. Виконано аналіз міжрічних і багаторічних змін бентосу прибережних заростей цистозіри і особливостей вагільного бентосу на різних видах макрофітів.

В складі мейобентосу чорноморського шельфу Криму відмічено 522 види. Видове різноманіття та кількісні характеристики мейобентосу змінюються належно від регіону, що обумовлено не тільки специфікою географічних районів та умов існування, але різним рівнем вивченості мейобентосу в них. Регіональні показники середньої щільності поселень мейобентосу в прибережній акваторії Криму – 42.4 – 596.2 тис. екз. \cdot м², біомаси – 0.4 – 4.6 г \cdot м⁻². В лимані Донузлав відмічено 126 видів тварин мейобентосу. Щільність поселень мейофауни – 0.5 – 3.164 тис. екз. \cdot м², біомаса – 0.21 – 1.203 г \cdot м⁻². Мейобентос у районах газових метанових виділень характеризується великим різноманіттям (13 великих таксонів) з проявою специфічності видового складу і величезною щільністю поселень. Тільки в цьому середовищі виявлені представники незнаних Coelenterata, поліхети *Vigtorniella zaikai* Kiss та *Protodrilus* sp. 1, а також 38 видів і 6 родів нематод, раніш невідомих для Чорного моря.

В прибережних зонах з більшим техногенним навантаженням, а також в районах струминних виточувань метану зі дна виявлені порушення в розвитку хеморецепторних органів (амфідів) у деяких видів нематод. Описані аномалії свідчать про негативний вплив на гідробіонтів антропогенного забруднення та природного надходження метану до середовища існування.

Донні діатомові водорості (Bacillariophyta) узбережжя Криму налічують 409 видів і внутрішньовидових таксонів. Виявлені 48 нових і 21 рідкісних для чорноморського узбережжя Криму видів. 5 видів є новими для Чорного моря: *Achnanthes pseudogroenlandica*, *Cocconeis britannica*, *Navicula finmarchica*, *Nitzschia sigmoidea*, *Undatella quadrata* та 4 види нові для науки: *Amphora karajevae*, *Amphora macarovae*, *Gomphonemopsis domniciae*, *Cymbella odessana*. Видове багатство донних діатомових узбережжя Криму складає більш ніж половину (55 %) загального флористичного багатства діатомових бентосу Чорного моря. В річному циклі розвитку донних діатомових виділено весняний та осінній максимуми. Останній – менш значущий, але характеризується вищими показниками видового різноманіття. Розглянуті особливості просторової організації поселень діатомових бентосу. Пік видового багатства припадає на глибини 16 – 20 м, що характеризує середню сублітораль як найбільш оптимальну зону їхнього існування.

Методами багатомірної статистики виділені таксоценотичні комплекси донних діатомових в умовно чистих та забруднених акваторіях Криму. Загальне видове багатство, число масових видів і щільність поселення діатомових в біотопах з підвищеним рівнем вмісту в донних відкладах важких металів та хлорорганічних сполучень виявляються вищими, ніж в біотопах з нижчим рівнем забруднення. Відмічений ефект зростання варіювання видової структури таксоценоу діатомових за умов підвищеного вмісту токсикантів. Видами-“індикаторами” найбільш забруднених місць існування є *Licmophora gracilis*, *Nitzschia dissipata*, *Diploneis fusca*, *D. chersonensis*, *Amphora acuta*, *Coscinodiscus radiatus*, *Nitzschia vidovichii*, *Pinnularia quadratarea*, *Striatella unipunctata*, *Diploneis smithii* var. *pumilla*, *Rhabdonema adriaticum*.

6. Іхтіофауна чорноморського шельфу Криму включає 122 види з 80 родів, 47 родин. Її ос-

нову складають власно морські риби – середземноморські іммігранти (71.3 % іхтіофауни) та бореально-атлантичні релікти (9.9 %), потім надходять солонуваті релікти (9 %), проходні (1.6 %). В останні роки простежується стійка тенденція відбудови чисельності і видового різноманіття іхтіофауни регіону за рахунок аборигенних та нових видів. За останні п'ять років біля узбережжя Криму знайдені сальпа (*Sarpa salpa*), тупорила баракуда (*Sphyraena obtusata*) і північна путасу (*Micromesistius poutassou*), а у внутрішніх водоймах – сонячна риба (*Lepomis macrochirus*). Досліджений таксономічний вклад і екологічна структура іхтіофауни одного з найбільших лиманів Криму – Донузлав. Список налічує 52 види риб, 40 родів, 30 родин.

Для оцінки екологічного різноманіття іхтіофауни вивчали внутрішньовидову неоднорідність, диференціацію видів на різні спадкові (підвиди, популяції) та не спадкові (вікові та сезонні форми) групи. Як об'єкти досліджень були обрані найбільш масові представники пелагічного (*Sprattus sprattus phalericus*, *Engraulis encrasicolus*, *Trachurus mediterraneus ponticus*, *Liza aurata*, *L. saliens*, *Mugil cephalus*) і донно-придонного (*Psetta maxima maeotica*, *Mullus barbatus*, *Merlangius merlangus euxinus*) комплексів. До основи вивчення був покладений еколого-географічний підхід, який включав дані про просторову організацію видів, тобто особливості їхнього сезонного та багаторічного розподілу, морфологічну і біологічну (розмірну, вікову, статеву) неоднорідність, відношення до факторів довкілля, міграційну поведінку. Всі досліджені види характеризуються достатньо складною організованою просторовою та біологічною структурою, яка незважаючи на видові особливості, має подібні риси будови. Її формування тісно пов'язане із загальною динамікою вод Чорного моря, і, перш за все, з розвитком сталої системи мезомасштабної циркуляції, яка складається з антициклонічних вихорів вздовж основної Чорноморської течії. В більшості разів власно вони є природними кордонами, які роз'єднують єдине населення виду на групи, різні за своїм масштабом та рівнем відокремленості.

Досліджені особливості прибережного рибальства Криму за останні 100 років. На початку ХХ сторіччя промислова іхтіофауна налічувала близько 50 видів, вилов складав від 18.8 до 27.3 тис. т. Найбільше значення мали кефалі, скумбрія, оселедець, камса, белуга та осетр (біля 60 % загального улову) і біля 20 % припадало на камбалу, барабулю, ставриду, севрюгу, тюлька та бичків. У 2000 р. біля Криму здобуто 23.2 тис. т риби, з яких 88.3 % становив чорноморський шпрот, 10.7 % - азовська та чорноморська камса. Більшість цінних видів втратили господарське значення, їхній вилов або скоротився на 1 – 3 порядки, або взагалі відсутній. В останні роки простежується позитивна тенденція зростання об'ємів виловів риби, які в 2002 р. досягли 39.2 тис. т, перш за все за рахунок шпроту та камси, а також ставриди, барабулі, катрана та деяких інших. Реальну стурбованість викликає стан запасів калкана, найбільш радикальною мірою збільшення чисельності якого має стати штучна репродукція.

7. Аналіз видового і таксономічного різноманіття паразитичних організмів в зоні чорноморського прибережжя Криму показав, що тут налічується 305 видів паразитів із 176 родів, які належать до 102 родин. Інвентаризація фауни паразитів все ще не завершено, що справедливо, в першу чергу, відносно паразитичних найпростіших. Серед паразитичних організмів, що населяють прибережну зону Криму, виявлено 28 ендемічних видів найпростіших, 39 видів гельмінтів і 3 – ракоподібних: частка таких видів найбільш висока серед протопаразитів (35%). Ендеміки Чорного моря складають 18 % паразитофауни чорноморського узбережжя Криму, ендеміки Понто-Азова – 3 %, понто-каспійські релікти – приблизно 2 %. В цілому, ендеміки різного рівня складають 23 % фауни паразитів, що рівноцінно внеску до паразитофауни космополітних і полізональних видів.

Фауна паразитів чорноморського прибережжя Криму має переважно середземноморське походження: 36 % видів, відмічених тут, знайдені також і в Середземноморському басейні.

Основна тенденція багаторічних змін паразитофауни чорноморського прибережжя Криму – постійне збільшення різноманіття видів, що значною мірою обумовлено інтенсифікацією паразитологічних досліджень в цьому регіоні. З достатньою часткою упевненості можна стверджувати, що за останні піввіку з фауни кримського прибережжя зникли ізопода *Vopyrus squillarum*, моногеней *Kuhnna scombri*, *Capsala pelamydis*, *Bothitrema bothi* та *Pseudoanthocotyle markewitchi*, а також дідімозоїдні трематоди. Значно знизилась чисельність трематоди *Hemiurus communis*, *Aphanurus stossichi*, *Lecithaster tauricus*, *Bacciger minutus*. Збільшення різноманіття паразитофауни можливо за рахунок заносу, в тому числі й повторного, деяких паразитів рибами-хазяями, мігруючими в Чорне море із Середземного. Зокрема, відбудова чисельності популяції скумбрії та пеламіди може мати спричинити відбудову присутності біля кримських берегів, наприклад, дідімозоїдних трематод, а також деяких видів моногеней.

Виявлені два крупних фауністичних комплекси паразитичних організмів: один з них - уздовж прибережжя від південно-західного Криму до Карадага і Судака (біоценози скелястих узбереж), другий – із західним узбережжям Криму та районом Керченської протоки. Найбільше видове різноманіття паразитів виявлено біля південно-західного узбережжя Криму. Взагалі, найбільш суттєво впливає як на якісний склад, так і на показники чисельності паразитичних видів, характер біоценозів.

Тип та інтенсивність забруднення неоднаково впливають на кількісні показники та поширення паразитів. Так, органічні забруднювачі здатні, у відповідності від їхньої концентрації в морській воді, робити як стимулюючий, так і пригноблюючий вплив, тоді як промислове забруднення - тільки пригноблюючий. Деякі види паразитів (зокрема, інфузорія *Terebrospira lenticularis*, грибок *Astinomyses*) можуть слугувати маркерами якості морської води.

Паразитофауна вселенців в Чорне море – піленгаса *Liza haematoheila*, реброплавів *Mnemiopsis leidyi* та *Beroe ovata*, рапани *Rapana thomasiana*, які живуть біля узбережжя Криму, формуються переважно за рахунок місцевих видів паразитів, які нараховують, як правило, високу чисельність. До паразитів, які з'явилися в Чорному морі поряд з хазяями – вселенцями, належать моногеней *Ligophorus kaohsianghsieni*, яка вселилась разом із піленгасом з водоймищ Далекого Сходу, а також трематода *Pseudobacciger harengulae*, занесена в Чорне море круглою сардинелою *Sardinella aurita*.

Одним з механізмів сталого функціонування паразитарних систем в прибережній зоні Криму є параксенія. Цей механізм схожим чином проявляється у трематоди *Proctoeces maculatus* та *Helicometra fasciata*, нематоди *Hysterothylacium* та моногеней *Gyrodactylus flesi*, забезпечуючи можливість “переключення” потоків інвазії між різними хазяями у залежності від стану їхніх популяцій.

A comparative analysis of the taxonomic composition, abundance and biomass of aquatic organisms inhabiting the coastal waters of the Crimea (the Northern Black Sea) has allowed to make the following conclusions,

1. In the coastal waters near Sevastopol (the South-West Crimea), the taxonomic diversity of the phytoplankton was high and included all the classes of the unicellular algae inhabiting the Black Sea. In period from 2001 to 2003, 173 species and varieties of the phytoplankton were found in these waters.

12 species were dominant, contributing the most of the community abundance and biomass, and about 40 species formed almost 100% of the community. Diatoms, dinoflagellates and primnesial algae determined the phytoplankton taxonomic diversity, contributing 45%, 35% and 11% of the total species number, respectively. At the family level, diatoms (15 families), pyrophytes (16 families) and primnesiophytes (6 families) were dominant, while at the genus level only the diatom genus *Chaetoceros* (16 species, 5 varieties, and 3 forms that were not identified as species), and the dinoflagellates genus *Gymnodinium* (7 species and 5 genera not identified as species) presented the bulk of the phytoplankton community. The representatives of four diatom genera, *Chaetoceros* spp., *Skeletonema costatum*, *Cerataulina pelagica* and *Leptocylindrus* spp., whose peak abundance was observed in 1937 and 1938 have been keeping their dominance till the present time. For more than 60 years, the annual patterns of the taxonomical domination were shown to remain approximately the same, namely the number of species that contributed the most of the total phytoplankton abundance over the annual cycle did not change. The inter-annual variability of the phytoplankton abundance was insignificant and did not exceed the same index calculated for the last 60 years. It follows from the above results that the phytoplankton of Sevastopol Bay is a mature, well-formed community to a considerable extent resistant to anthropogenic, climatic and biotic effects but, at the same time, permitting introduction of new species.

We have found 27 species and varieties of planktonic ciliates, belonging to 12 families. Additionally, 2 genera, *Eutintinnus* and *Salpingella*, new for the Black Sea were identified. Genera *Strobilidium* and *Strombidium* dominated in the Sevastopol Bay ciliate community in terms of abundance. The seasonal dynamics of the ciliate abundance and biomass was comparable with those of the phytoplankton.

2. The Crimean coast zooplankton is represented by 146 species, among them the share of pelagic larvae of benthic organisms is about 50 %. Investigations, conducted in different regions of the Crimean coast, did not reveal any considerable differences in zooplankton taxonomic composition. Zooplankton composition of 90-ties changed, if compared with the middle of the 20th century. Some species (copepods *Calanipeda aquae dulcis*, *Acartia clausi* (small form), *A. laetiseta*, *Oithona nana*) disappeared from the plankton community, others (*Acartia tonsa*, ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata*) introduced into the Black Sea and became mass, the third (fam. Pontellidae) were absent during all the 90-ties and were appeared near the Crimean coast only in 2000. Abundance and biomass of the zooplankton community were formed by about 30 species.

Changes of the mesozooplankton quantitative indices (abundance and biomass) near the shores by the end of 80-ties were in the limits of inter-year fluctuations, contrary to those in the Sevastopol bay, where the eutrophication was observed due to high pollution level. At the beginning of 90-ties total abundance and biomass of the food zooplankton decreased everywhere in comparison with 70-80-s due to negative influence of ctenophore-alien, *Mnemiopsis leidyi*. Simultaneously with it the structural changes took place. In the open regions the share of *Noctiluca* is increased from 71 to 83 %, and the contribution of copepods is decreased from 26 to 21 % in average yearly zooplankton biomass. Near the shore, on the general background of a decrease of absolute abundance and biomass of all the groups of food zooplankton, including bottom animals larvae, specific contribution of these larvae is increased from 12 to 30 % in abundance and to 50 % in biomass. In the semi-closed Sevastopol bay the more essential changes took place: a number of copepods species is decreased from 12 to 7, their share in the summary abundance is decreased from 65 to 15 %, while the contribution of mesoplankton is increased from 17 to 36 %. The season way of zooplankton was disturbed as a result of *Mnemiopsis* invasion.

The peak of food zooplankton and copepods biomass was observed in the open sea in spring. Near the shore several peaks of zooplankton abundance were marked.

Beginning from 1999 melioration of the plankton community condition was observed; it demonstrated itself in an increase of food zooplankton numerical indices, in partial restoration of separate species abundance and increase in the copepods share. These positive changes are to a great extent connected with intrusion to the Black Sea and appearance near the Crimean coast in 1999 of ctenophore *B. ovata*, feeding exclusively with ctenophores. As a result *Mnemiopsis* abundance lowered sharply, which led to weakening of its press on zooplankton. Introduction of new species appeared to be one of the most important factors, effecting specific composition and quantitative characteristics of the Black sea zooplankton.

3. The bioluminescence phenomenon is well expressed in the Black Sea. 36 species of dinoflagellates and several species of luminescent bacteria, specific diversity of which has not enough studied to present time, make the main contribution into formation of the Black Sea bioluminescence field (according to some estimations – more than 95%). Two ctenophore species-aliens, *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata*, considerably influence on the amplitude curves of bioluminescence field in summer time in the last decade. That's why the problem of preservation of the Black Sea luminescent organisms biodiversity is not only in providing their specific protection against increasing anthropogenic effect, but as well in preventing biological press on typical for this region bioluminescents by luminescent aliens from close climatically and hydrologically regions. This circumstance can change to a great extent specific structure of the Black Sea plankton community and bring considerable modification of the bioluminescence field characteristics in its photic layer.

The bioluminescence field parameters are important characteristics, reflecting the details of the vertical and horizontal structuredness in the pelagic community and, first of all, in luminescent plankton. Conformity of the changes in absolute indices of the plankton quantitative development with the bioluminescence intensity, described by the linear regression equations with high correlation coefficients has been shown.

The kinetics of season and daily changeability of the bioluminescence field amplitude curves are determined with dynamics of the luminescent planktons number, their functional condition and light emission rhythm. Both types of circade rhythm light emission – endogenous and exogenous - are peculiar for the phototrophic bioluminescents. But in the first and second cases night level of their bioluminescence exceeds the day one 50 - 100 times. Moreover, the day rhythm of heterotrophic plankton bioluminescents is expressed much weaker, than in photosynthesizing ones.

Maximum of the bioluminescence field optical spectrum in the Black sea is 480 nm. This maximum remains unchanged during all the year but bioluminescence distribution in short- and longwave parts of spectrum is not stable and changes in different seasons. The registered temporal (season) changeability of the BF spectral distribution is explained, undoubtedly, by the known for this region season changes in specific composition and quantitative development of the plankton bioluminescents.

Water masses can be differentiated according to bioluminescence characteristics. Such differentiation is shown by regular decrease of the bioluminescence intensity absolute values and consequently, of plankton from the coastal regions to the deepwater regions. These changes are determined by dynamic process of water masses interaction in these regions, as well as by the level of an anthropogenic effect in the shelf zone.

4. The analysis of floristic and taxonomic diversity of the Crimean coast macrophytes was determined for the first time. Macrophytes include 233 macroalgae species (127 genera, 58 families and 23 or-

ders) and 6 higher flower plants. Green algae (Chlorophyceae) include 56 species (25 genera from 13 families and 7 orders), brown (Fucophyceae) – 62 species (38 genera, 21 families and 9 orders), red algae (Rhodophyceae) – 115 species (64 genera, 24 families and 7 orders). The higher flower plants are represented by *Zostera marina*, *Z. noltii*, *Ruppia cirrhosa*, *R. maritima*, *Potamogeton pectinatus* and *Zannichellia major*. The monotype genera, represented by one species, and the orders, uniting small number of species, dominate in macrophyte algae flora. Dominating majority of genera includes 1 or 2 species (84.3 %), and the share of genera with 3 - 6 species is 11.8 %. One- and two species genera considerably dominate in all the algae orders. It testifies on a diversity of systematic composition of the Crimean coast algoflora and its standing apart. The southern coast of Crimea (199 algae species) and regions of Sevastopol (180) and Karadag (169) are the richest in macrophyte algae specific composition; near-Kerch region is the poorest in specific diversity (126 species). Distribution of different orders species by regions is similar, everywhere the red algae dominate. According to Cheny floristic coefficient, the coastal regions of Crimea on a degree of eutrophication are the following: South Crimean Coast – Western Crimea – Karadag – Sevastopol region – near-Kerch region.

The Crimean algae flora is unique, which is expressed by predominance of rare species, making more than a half of species number (55.4 %). The number of leading and accompanying species is much lower (24.9 and 17.6 %, correspondingly). Endemism of the Crimean flora, like this of the Black Sea in a whole, is expressed weakly. Only five endemics grow near the Crimean coast; they meet extremely seldom in the other sea regions. The share of rare species is the highest at the Crimean southern coast.

The bottom vegetation of the Crimean coast is characterized with rich diversity of phytocenoses, making part of almost 40 associations. According to the vegetation terms, the many-years associations predominate by (26); number of one year and seasonal associations is 8 and 6, correspondingly. The Crimean coast macrophytobenthos is characterized with dominating belt type vegetation along the open shores and the combination of marine grass and algae associations in the bays and gulfs. Belt type bottom vegetation includes two main belts – *Cystozeira* belt and *Phyllophora* belt, which are spread mostly at the depths from 0.5 to 10 m and from 10 to 20 m, correspondingly.

The most complete investigations of macrophytobenthos were carried out in Karkinitzky and Kalamitsky gulfs, salt lake Donuzlav, Laspi bay, regions of Sevastopol and Karadag. Marine grass communities dominate in the tops of the Karkinitzky gulf and Donuzlav salt lake. *Cystozeira* and *phyllophora* phytocenoses dominate in the majority of the Crimean coast open regions. Last years the signs of restoration succession in the coastal macrophytobenthos are observed almost everywhere, they are more expressed in Laspi bay and Karadag. Increase of the algae floristic diversity and the share of oligosaprobial species in eutrophic zone are marked in the Sevastopol region. Nevertheless, in the sublittoral the quantitative macrophytobenthos indices decreased considerably, and in many regions lower boundary of macrophytes distribution was limited by 10 - 15 m isobate. General area under bottom vegetation in the Sevastopol region makes 10.55 km², and stock of macrophytes is estimated as 14 thousand t.

Four main stages of an anthropogenic succession in the Black Sea macrophytobenthos as a whole and Crimean coast in particular were indicated: stable condition (the end of 50-s – beginning of 70-s, XX century); degradation (the middle of 70-s – end of 80-s); negative changes stabilization (the end of 80-s – beginning of 90-s) and partial restoration, beginning from the middle of the last decade. In the regions with limited anthropogenic effect (near capes Aya, Sarych, Karadag) the increase of the *cystozeira* phytocenoses numerical indices, biomass and abundance of dominating species, considerable decrease in the

epiphytes share, restoration of layer and cenopopulation structure were marked. Similar changes were revealed for phyllophora phytocenoses on the Karkinitzky gulf banks, zostera phytocenoses in the Sevastopol bay and Kerch strait. Degradation of the bottom vegetation accompanied with complication of phytocenoses structure, with decrease in specific diversity, as well as lowering the role of edificator species and variation of their main population characteristics continue in the regions under considerable anthropogenic press (sublittoral in the Sevastopol region, some areas of the Crimean southern coast).

The macrophytes in the Sevastopol region natural reserves (general zoological reserves “Kazachya bay”, “Cape Ay-ya”, littoral-aquarial complexes near capes Lukull, Sarych, Fiolent and near Chersonesus historical-archeological natural reserves) are represented there by 137 algae species (33 species of green, 37 of brown and 63 of red algae) and by 4 sea grass species. The share of rare species among algae macrophytes is considerable, with one Black sea endemic and three species, included into the Red Book of Ukraine.

5. The analysis of the bottom macrofauna composition in the Crimean coastal water area has been fulfilled for the main taxonomic groups (Porifera, Coelenterata, Nemertini, Polychaeta, Pantopoda, Crustacea, Mollusca, Bryozoa, Phoronidea, Echinodermata, Tunicata). The results obtained testified to high level of species richness of the Crimean near shore waters, including more than 550 species of macrozoobenthos. Its peak occurs in the coastal, relatively shallow locations: 0 - 10 and 11 - 20 m depth (238 and 242 species, correspondingly). Mollusk fauna is most diverse (81 species) at 11 - 20 m depth, whereas a diversity of crustaceans and annelids (74 and 80 species respectively) is highest at the depth 0 - 10 m, fauna of “other” species (35) within 21 – 30 m depth range. From 62 to 100 % of all species, known for the Black sea waters with normal marine salinity, were found near the Crimean coast.

Presence of long-term (from 1930s to 1980 - 1990-s) structural-functional alterations in zoobenthos has been revealed for the southwestern Crimean region. Increase in *Chamelea gallina* density (at depth range 1 – 25 m) and decrease of this in *Spisula subtruncata* (1 – 12 m), *Paphia aurea* (13 – 50 m), *Mytilus galloprovincialis* (26 – 50 m) and *Modiolula phaseolina* (51 – 110 m) were marked. At whole, this determined the average zoobenthos production indices increasing in the upper zones (sand and silty-sand) and decreasing in the lower zones (mussel and phaseoline muds) of shelf as well as shifting of the most productive “belt” benthic assemblages of the south-western Crimea towards less depths, i.e. from mussel silts zone to silty-sand zone.

At the south-eastern Crimea (Lisiya bay, Karadag) long-term changes (from 1973 to 1998) in macrozoobenthos expressed themselves in increasing of both registered species number (from 56 to 93) and their average density and biomass (about 20-fold) and reinforcement of the role of filter-feeder mollusks. Meanwhile, decreasing of the Shannon and Simpson biodiversity indices due to development of bivalve mollusk *Chamelea gallina* was also marked.

Present state of macrozoobenthos in the estuary Donuzlav (western Crimea) has been examined. It was shown that almost complete disappearance of earlier existed (till 1981) oyster banks (*Ostrea edulis*) in the western shallow part of the estuary was a result of industrial sand mining activity.

The analysis of inter-annual and long-term changes of benthos in the coastal thickets of *Cystoseira* and peculiarities of vagile benthos on different macrophytes has been fulfilled. The structure of thickets' and soft-bottom' meiobenthos has been investigated. The taxonomic composition and quantitative distribution of meiobenthos in the coastal water areas of the western, southern and southeastern parts of Crimea (from cape Tarkhankut to Karadag) have been analyzed. The analysis of species composition and trophic structure of meiobenthos in the estuary Donuzlav and in open water area (region of methane vents nearby south-west of

Crimea, at 78 – 151 m depths) was implemented. Totally 522 meiobenthos (eumeiobenthos) species at the Black sea Crimean shelf have been registered. Species diversity and quantitative characteristics of meiobenthos vary depending on region. This is conditioned by specificity of geographical regions and habitats as well as state of present knowledge on meiobenthos for different areas. The regional values of average density of meiobenthos for the Crimean coastal waters have ranged 42.4 to 596.2 th. ind. • m⁻², biomass – 0.4 to 4.6 g • m⁻². In the estuary Donuzlav 126 meiobenthos species have been registered. Meio-fauna density ranged within 0.5 - 3.164 th. ind. • m⁻², and biomass 0.21 –1.20 g • m⁻². Meiobenthos, living under conditions of methane vents is characterized with high diversity (13 high-level taxons were marked), showing the specificity of species composition and enormous habitats density. Only in this specific environment the unknown representative of Coelenterata, polychaetes *Vigtorniella zaikai* Kiss. and *Protodrilus* sp. 1, as well as 38 species and 6 genera of nematodes, earlier unknown for the Black Sea, have been found.

Disturbances in development of chemoreceptor organs (amphids) in a number of nematodes species have been revealed in the coastal waters habitats with pronounced technogenic impact and in regions of methane bottom vents. The described amphids anomalies testify to negative influence of anthropogenic pollution and input of methane in natural environment upon hydrobionts.

The bottom diatom algae (*Bacillariophyta*) from the Crimean coast include 409 species and intraspecific taxons. For Crimean coast of the Black Sea 48 new and 21 rare species have been revealed. Five of them were newly-found for the Black Sea: *Achnantes pseudogroenlandica*, *Cocconeis britannica*, *Navicula finmarchica*, *Nitzschia sigmoidea*, *Undatella quadrata*, and 4 species were new for science: *Amphora karajevae*, *Amphora macarovae*, *Gomphonemopsis domnical*, *Cymbella odessana*. More than a half (55%) of general floristic richness of the Black sea diatom benthos is formed by specific richness of the Crimean coast bottom diatoms. In the annual development cycle of bottom diatom abundance two distinct peaks of maximum corresponding to spring and autumn seasons were revealed. The last peak is less pronounced, but it is characterized with higher values in species diversity indices. The features of spatial organization of benthic diatoms habitats have been investigated. The peak of species richness values coincides with 16 - 20 m depth, and characterizes the middle sublittoral zone that is the most optimal one for diatom algae inhabitation.

The comparative analysis in structure of taxocenotic complexes of the bottom diatoms from “conventionally” lightly versus grossly polluted locations of Crimean coast have been carried out based on methods of multimeasured statistics. Total species richness, number of mass species and density of diatoms assemblages in biotopes with increased level of heavy metals and chlorine-organic compounds content in sediments appear to be more high, than under lower level of pollution extent. “Variability increasing“ effect of diatoms taxocen structure under conditions of higher content of toxicants has been shown. *Licmophora gracilis*, *Nitzschia dissipata*, *Diploneis fusca* (totally 11 species) have been marked as indicators of the most polluted habitats.

6. Ichthyofauna of the Black sea Crimean shelf includes 122 species, belonging to 80 genera from 47 families. It is formed by marine fish, mainly the Mediterranean immigrants (71,3 % of ichthyofauna) and boreal-atlantic relicts (9,9 %), and also by the brackishwater relicts (9 %), diadromous (7,4 %) and freshwater (1,6 %) species. Stable tendency of restoration of abundance and specific diversity of the region ichthyofauna due to aboriginal and new species is observed last years. Salpa (*Sarpa salpa*), barracuda (*Sphyraena obtusata*) and blue whiting (*Micromesistius poutassou*) were found near Crimean coast the last five years; the sunfish (*Lepomis macrochirus*) was found in the inland freshwater reservoirs. The

taxonomic composition and ecological structure of ichthyofauna of Donuzlav, one of the largest Crimean salt lakes, has been studied. The list includes 52 species, 40 genera of 30 families of fish.

Intraspecific heterogeneity and differentiation of species to different hereditary (subspecies, populations) and non-hereditary (age and season forms) groupings were studied to evaluate ichthyofauna ecological diversity. The most mass representatives of pelagic and bottom–near bottom complexes were chosen as objects for investigations. Pelagic species – *Sprattus sprattus phalericus*, *Engraulis encrasicolus*, *Trachurus mediterraneus ponticus*, *Liza aurata*, *Liza saliens* and *Mugil cephalus*, bottom-near bottom – *Psetta maxima maeotica*, *Mullus barbatus* and *Merlangius merlangus euxinus*. Ecological-geographical approach, including the data on spatial organization of species, i.e. peculiarities of their season and many-years distribution, morphological and biological (size, age, sex) heterogeneity, relation to the environmental factors, migrative behaviour made the base for investigations. All the species studied are characterized with quite complex organization of spatial and biological structure, which, in spite of species features, has common constructive peculiarities. Its formation is closely connected with general dynamics of the Black sea waters, and, first of all, with development of mesoscale circulation stable system, consisting of the anticyclonic whirlwinds along the Rim current. In most cases they are natural boundaries, separating united species population into groupings, differing by their scales and degree of being separated.

The features of the Crimean coastal fishery for the last 100 years have been studied. At the beginning of 20th century fishery ichthyofauna included about 50 species, catches made from 18,8 to 27,3 thousand tons. Most important – mullets, mackerel, herring, anchovy, white sturgeon and sturgeon (about 60 % of general catch); more than 20 % were made by flounder, red-mullet, horse-mackerel, starred sturgeon, common kilka and gobies. The structure of catches changed considerably by the end of 20th century. In 2000 they have taken near Crimea 23,2 thousand tons of fish; Black sea sprat made 88,3 % of this, Azov and Black sea anchovy – 10,7 %. Most of food species lost fishery importance, their catches either shortened 1-3 orders, or stopped completely. Positive tendency of increase of fish catches volumes, which in 2002 reached 39,2 thousand tons, first of all due to sprat and anchovy and then the horse mackerel, red mullet, spiny dogfish is observed last years. Situation with turbot stocks is worrying much; artificial reproduction must become the most radical measure for its abundance increase.

7. The analysis of specific and taxonomic diversity of the parasitic organisms inhabiting the coastal waters of the Crimea (the Northern Black Sea) has shown that 305 parasites species from 176 genera, belonging to 102 families, are here. Study of parasite fauna in this region is not still completed, which is right, first of all, for parasitic protozoans. Among parasitic organisms, inhabiting the Crimean coastal waters, there are 28 endemic and relic species of protozoa, 39 species of helminthes and 3 species of Crustacea; the share of such species is the highest among protozoan parasites (35 %). The share of Black Sea endemics in the Crimean parasitic fauna is 18 %, the share of Pont-Azov endemics is 3 %, the Pont-Caspian relicts – about 2 %. In whole, the share of endemics accounts 23 % from all parasites in the coastal waters of the Crimea, and it is equal to contribution of cosmopolite and polyzonal species into parasitic fauna. The significant part of parasites in the coastal waters of the Crimea has the Mediterranean origin: 36 % from found here species have been found also in the Mediterranean basin.

Constant increase of specific diversity, due to a great extent by intensification of parasitological investigations in this region is the main tendency of the many year's changes of the Black Sea Crimean coast parasitic fauna. Nevertheless, for the last half of 20th century the isopod *Bopyrus squillarum*, monogeneans *Kuhnna scombri*, *Capsala pelamidis*, *Bothitrema bothi* and *Pseudoanthocotyle markewitchi*, as well as didymozoid trematodes disappeared from the Crimean coast fauna. Abundance of some species, in

particular the trematodes *Hemiurus communis*, *Aphanurus stossichi*, *Lecithaster tauricus*, *Bacciger minutus*, is decreased considerably. Increase of the parasitic fauna diversity is possible due to bringing of some parasites by hosts, migrating from the Mediterranean to the Black Sea. In particular, observed restoration of mackerel and bonito populations abundance in the Black Sea can be followed by renewal of presence near the Crimean shores, for example, of didymozoid trematodes and monogenean species referred above.

Two large-scale faunistic complexes of parasitic organisms were revealed on the Black Sea shelf of Crimea: one of them is confined to the coastal area from the south-west of Crimea to Karadag and Sudak (rocky shores biocenoses), the other one is to the western Crimean coast and the Kerch Strait region. The most parasites specific diversity was marked near the southwestern coast of Crimea. In a whole, character of biocenoses, formed along the Crimean coast, influences to the greatest extent on qualitative composition and the parasitic species abundance indices.

A kind and intensity of pollution influence on the occurrence and distribution of the parasites in different ways. Organic pollutants are able, depending on their concentration, to stimulate and to depress the parasites, while industrial pollution is able only to depress. A number of parasites species (for example, infusoria *Terebrospira lenticularis*, fungus *Actinomyces*) can serve as markers for water quality.

Parasitic fauna of the Black Sea aliens, namely haarder *Liza haematoheila*, ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata*, rapana *Rapana thomassiana* near the Crimean shores is formed mostly due to local species, having, as a rule, high abundance. Monogenea *Ligophorus kaohsianghsieni*, introduced together with haarder from the Far-East water reservoirs, and trematode *Pseudobacciger harengulae*, brought to the Black Sea by round sardinella *Sardinella aurita* belong to parasites, which appeared in the Black Sea together with their hosts.

Paraxenia is one of the mechanisms of stable functioning of the parasitary systems in the Crimean coastal waters. This mechanism similarly demonstrates itself in the trematodes *Proctoeces maculatus* and *Helicometra fasciata*, the nematode *Hysterothylacium aduncum* and the monogenean *Gyrodactylus flesi*, facilitating "switching over" flows of invasion between different intermediate and final hosts, depending on the state of their populations.

Благодарности. Коллектив авторов благодарит г-на М. М'Байе (начальника отдела программ ЮНЕСКО), г-на А. Орлу (председателя Национальной комиссии Украины по делам ЮНЕСКО), г-на А. Мазниченко (генерального секретаря Национальной комиссии Украины по делам ЮНЕСКО), г-на А. Демьянюка (заместителя Постоянного представителя Украины при ЮНЕСКО) и г-на О. Яценковского (советника Секретариата Национальной комиссии Украины по делам ЮНЕСКО) за содействие в выполнении настоящей работы.

Коллектив авторів щиро дякує пана М. М'Байє (начальника відділу програми участі ЮНЕСКО), пана А. Орла (голови Національної комісії України у справах ЮНЕСКО), пана О. Мазниченка (відповідального секретаря Національної комісії України у справах ЮНЕСКО), пана О. Дем'янюка (заступника Постійного представника України при ЮНЕСКО), пана О. Яценківського (радника Секретаріату Національної комісії України у справах ЮНЕСКО) за підтримку цієї роботи.

The authors thank Mr. M. M'Baye (Chief of the Participation Programme Section UNESCO), Mr. A. Orel (Chairperson of the National Commission of Ukraine for UNESCO), Mr. O. Maznichenko (Secretary-General of the National Commission of Ukraine for UNESCO), Mr. O. Demianiuk (Deputy Permanent Delegate of Ukraine for UNESCO), Mr. O. Yatsenkivsky (Counsellor of the National Commission of Ukraine for UNESCO) for suggestion of this work.

Наукове видання

**Сучасний стан біорізноманіття прибережних вод Криму (чорноморський сектор)
/ Ред. В. М. Єремєєв, А. В. Гаєвська; НАН України, Інститут біології південних морів. –
Севастополь: Екосі-Гідрофізика, 2003. – 511 с.**

Монографія

(російською мовою)

Рецензенти: Ю. П. Зайцев, акад. НАН України
Г. Г. Полікарпов, акад. НАН України
М. В. Юрахно, проф., докт. біол. наук

Друкується за постановою вченої ради
Інституту біології південних морів НАН України (протокол № 14 від 17 грудня 2003 р.)

© Дизайн обкладинки – В. С. Муханов

Підп. до друку 19.12.2003 Формат 60x84/8 Бум. офсетна № 1 Друк трафаретний та офсетний
Ум.-вид. арк. - Ум.-друк. арк. - Тираж 250 прим. Зак. № .
Ціна договірна.

Друкарня "Екосі-Гідрофізика", 99011 Севастополь, вул. Леніна, 26