

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЭКОСИСТЕМ
ЕГО СОХРАНЕНИЕ

УДК 591.524.11(262.5)“32”

DOI: [10.21072/eo.2023.28.01](https://doi.org/10.21072/eo.2023.28.01)

**ДОННАЯ ФАУНА БУХТЫ КРУГЛОЙ (ЧЁРНОЕ МОРЕ, КРЫМ). СООБЩЕНИЕ III:
СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАКРОЗООБЕНТОСА РЫХЛЫХ ГРУНТОВ ***

Болтачева Н. А., Ревков Н. К.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
г. Севастополь, Российская Федерация,
e-mail: nboltacheva@mail.ru

Аннотация: Бухта Круглая входит в число бухт Севастопольского региона. Использование её в качестве рекреационной зоны обуславливает интерес к изучению экологического состояния донных сообществ бухты. В предыдущих сообщениях были рассмотрены эпифитон макрофитов и общие параметры развития макрозообентоса её рыхлых грунтов по данным бентосных съёмок 1990, 2004 и 2013 гг. [Болтачева и др., 2022; Макаров, Бондаренко, Копий, 2022]. В настоящей работе рассмотрен сезонный аспект состава, структуры и количественного развития макрозообентоса на примере бентосной съёмки рыхлых грунтов, выполненной весной и осенью 2013 года. В целом в бухте Круглой в 2013 г. зарегистрировано 96 видов макрозообентоса, среди которых Annelida – 41, Mollusca – 21, Crustacea – 27. При существенном различии количества видов (весной 82, осенью 59 видов) весенне-осенний индекс общности фаун Чекановского — Сьеренсена составил 0,57. В оба сезона доминирующими группами по численности и биомассе являлись соответственно Annelida (83–87 % от общей численности макрозообентоса) и Mollusca (84–88 % общей биомассы). Наиболее массовый вид — многоресничковый червь *Protodorvillea kefersteini* имел высокую представленность в оба сезона, его плотность достигала 11 288 экз./м². Достоверные сезонные различия в количественном развитии отдельных крупных таксонов (Annelida, Mollusca, Crustacea), как и макрозообентоса в целом, не выявлены. Отмечены сезонные нарушения в размерной структуре популяций ценозообразующих форм бентоса — двустворчатых моллюсков *Chamelea gallina*, *Lucinella divaricata*, *Gouldia minima*. В осенний период отмечено уменьшение численности организмов инфауны, в особенности полихет сем. Capitellidae. Индекс соотношения плотности поселений Capitellidae и Spionidae в мае составлял 2,43, в ноябре — 0,5. Предполагается, что обнаруженные сезонные различия связаны с изменениями кислородного режима в придонном слое и в толще донных осадков бухты в летний период.

Ключевые слова: макрозообентос, сезонная динамика, *Chamelea gallina*, *Protodorvillea kefersteini*, бухта Круглая, Чёрное море

Введение

Наличие сезонных количественных и качественных изменений природных популяций связано с биологическими циклами развития, сопряжёнными с сезонными изменениями факторов среды [Одум, 1986]. Внутригодовая цикличность размножения, роста, смертности гидробионтов видоспецифична, очевидна и не вызывает сомнения. Когда мы переходим от популяционного уровня рассмотрения вопроса о сезонности на экосистемный, результат общих параметров её развития зависит от сопряжённости жизненных циклов многих видов. В экосистемах с более высоким

*Статья подготовлена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ государственной регистрации 124022400148-4).

уровнем видового разнообразия более вероятным оказывается итоговое сглаживание динамики её суммарных количественных параметров развития. Особенностью черноморских донных биоценозов, по определению А. А. Шорыгина [Шорыгин, 1955], является их «островерхность», заключающаяся в доминировании по биомассе или численности одного-двух видов. В этих условиях итоговая внутригодовая динамика развития биоценоза оказывается во многом зависимой от динамики его руководящих видов, сопряжённой с изменениями факторов среды. Связь внутригодовой динамики биоценозов с изменяющимися факторами среды в Чёрном море малоизучена и представлена весьма противоречивыми, на первый взгляд, результатами. Например, в относительно стабильных температурных условиях (глубина более 50 м) в биоценозе *Modiolula phaseolina*, имеющей круглогодичный цикл размножения [Митилиды Чёрного ... , 1990], межсезонная динамика видового состава и количественного развития макрозообентоса присутствует [Киселёва, 1981], в то время как в условиях существенных сезонных колебаний температуры (песчаная сублитораль Западного Крыма, глубина 11 м) в биоценозе *Chamelea gallina*, имеющей ярко выраженный внутригодовой цикл размножения, таковая не выявлена [Ревков, Тимофеев, Лисицкая, 2014].

С целью получения дополнительной информации по внутригодовой динамике донной макрофауны в условиях ярко выраженной природной сезонности, рассмотрены особенности состава, структуры и количественного развития макрозообентоса в бухте Круглой (г. Севастополь) в весенний и осенний периоды 2013 г. Данные исследования являются составной частью работ отдела экологии бентоса ИнБИОМ, проводимых в рамках городской программы по оценке общего экологического состояния бухт г. Севастополя.

Материалы и методы

В работе использованы материалы бентосной съёмки рыхлых грунтов акватории бухты Круглой, выполненной в мае (11 станций) и ноябре (10 станций) 2013 г. [Болтачева и др., 2022]. Сбор материала выполнен дночерпателем Петерсена ($S = 0,04 \text{ м}^2$) на каждой станции в двух повторностях. При промывке проб использована система сит с минимальным диаметром ячеей фильтрации 0,5 мм.

При оценке структуры сообщества бухты использовано подразделение видов по частоте их встречаемости на три группы: руководящие (50 и более % станций), характерные (25–50 %) и редкие (менее 25 %) [Воробьёв, 1949]. Сходство фаун для двух сезонов рассчитывали с помощью коэффициента Чекановского — Сьеренсена в выражении: $i = \frac{2a}{b+c}$, где a — число общих видов, b и c — число видов в сравниваемых списках. Оценка сезонных различий в показателях количественного развития бентоса проведена на материалах восьми полностью совпадающих станций, выполненных как в мае, так и в ноябре 2013 г. (рис. 1).

При оценке сезонных изменений инфауны использован индекс (К) отношения численности полихет сем. Capitellidae (α_c) и сем. Spionidae (α_s): $K = \alpha_c/\alpha_s$, при этом $\alpha = N + 10$, где N — численность особей каждого из семейств в процентах общей численности спонид и капителлид [Лосовская, 1983]. Определение достоверности межсезонных различий исследованных параметров бентоса (при $p < 0,05$) выполнено в программе ANOVA (пакет STATISTICA-10). Все построения выполнены в графических редакторах пакетов STATISTICA-10 и EXCEL. Таксономическая идентификация фауны проведена по определителям [Определитель фауны ... , 1968–1972; Киселёва, 2004; Grintsov, Sezgin, 2011] с верификацией названия таксонов по WoRMS [World Register ...].

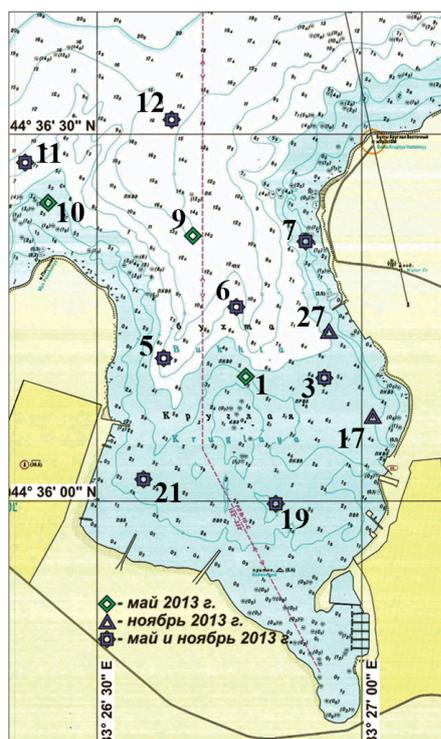


Рис. 1. Карта-схема станций в бухте Круглой, выполненных в мае и ноябре 2013 г.

Результаты

Таксономическое разнообразие. Полный список таксонов макрозообентоса, обнаруженных в биотопе рыхлых грунтов бухты Круглой в ходе разносезонных исследований 2013 г., приведён в предыдущем сообщении [Болтачева и др., 2022]. Суммарно он включал 99 видов, в том числе Annelida — 41, Crustacea — 27, Bivalvia — 13, Gastropoda — 8, Bryozoa — 4 вида, Chordata, Echinodermata и Polyplacophora — по 1 виду и не идентифицированных до вида Oligochaeta, Platyhelminthes и Nemertea. Во внутригодовом цикле наблюдений наименьшее видовое богатство макрозообентоса зарегистрировано в осенний период. Снижение количества видов с 82 (май) до 59 (ноябрь) произошло во всех трёх основных таксономических группах — Annelida, Crustacea и Mollusca (рис. 2А). Индекс Чекановского — Сьеренсена общности макрофаун двух сезонов в целом составил 0,57, для моллюсков — 0,61, для аннелид и ракообразных — 0,48 и 0,44 соответственно.

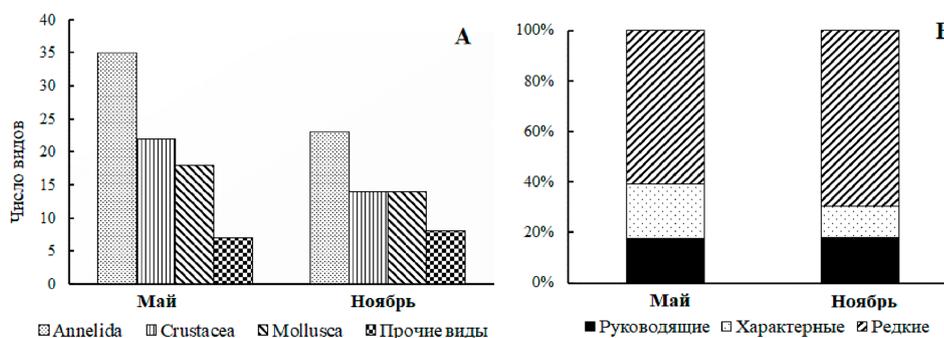


Рис. 2. Количество видов основных систематических групп (А) и структура сообщества (В) макрозообентоса в бухте Круглой в мае и ноябре 2013 г.

Сезонные изменения отмечены и в частоте встречаемости видов (рис. 2В). В ноябре, по сравнению с майскими сборами, заметно уменьшилось число характерных видов (было 17, стало 7), доля редких видов увеличилась, однако в абсолютном выражении их число уменьшилось (было 48, стало 39). Число руководящих видов в мае — 14, в ноябре — 10. Среди них 7 видов входили в эту группу в течение обоих периодов исследований: многощетинковые черви *Protodorvillea kefersteini*, *Cirrophorus harpagoneus*, *Syllis hyalina*, двустворчатый моллюск *Ch. gallina*, амфипода *Siphonoecetes dellavallei*, кумовый рак *Bodotria arenosa* и мшанка *Cryptosula pallasiana*. В мае к категории руководящих видов относились также моллюски *Gouldia minima*, *Lucinella divaricata* и полихета *Capitella capitata*; в ноябре их встречаемость снизилась до 30, 20 и 10 % соответственно. Из числа характерных видов общими для двух сезонов были 5 видов: многощетинковые черви *Ophelia limacina* и *Pholoe inornata*, моллюски *Caecum trachea*, *Moerella donacina*, ланцетник *Branchiostoma lanceolatum*.

Количественное развитие. Для корректности оценки различий в показателях количественного развития бентоса в разные сезоны дальнейшее сравнение проведено по данным восьми станций, выполненных как в мае, так и в ноябре 2013 г. Список видов, обнаруженных на этой части полигона (табл. 1), отличался от общего незначительно (92 против 99 видов).

Таблица 1

Состав и количественные показатели (N — численность, экз./м²; В — биомасса, г/м²) макрозообентоса на рыхлых грунтах бухты Круглой в разные сезоны 2013 г.

Вид	Май 2013 г.		Ноябрь 2013 г.	
	N	В	N	В
ANNELIDA				
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)	9 ± 9	0,250 ± 0,250	–	–
<i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862)	–	–	9 ± 9	0,059 ± 0,059
<i>Aonides paucibranchiata</i> Southern, 1914	9 ± 7	0,025 ± 0,019	–	–
<i>Aricidea claudiae</i> Laubier, 1967	–	–	3 ± 3	0,003 ± 0,03
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	91 ± 57	0,073 ± 0,050	3 ± 3	0,002 ± 0,002
<i>Cirriformia tentaculata</i> (Montagu, 1808)	2 ± 2	0,050 ± 0,050	3 ± 3	0,175 ± 0,175
<i>Cirrophorus harpagoneus</i> (Storch, 1967)	1231 ± 713	1,020 ± 0,684	1806 ± 762	0,338 ± 0,165
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	–	–	3 ± 3	0,009 ± 0,009
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)	2 ± 2	0,005 ± 0,005	–	–
<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845	208 ± 125	0,029 ± 0,019	–	–
<i>Glycera alba</i> (O.F.Muller, 1776)	6 ± 6	1,094 ± 1,094	16 ± 7	0,119 ± 0,074
<i>Glycera tridactyla</i> Schmarda, 1861	2 ± 2	0,047 ± 0,047	–	–
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	2 ± 2	0,002 ± 0,002	–	–
<i>Harmothoe</i> sp.	–	–	3 ± 3	0,006 ± 0,006
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	3 ± 3	0,005 ± 0,005	6 ± 4	0,013 ± 0,08
<i>Janua heterostropha</i> (Montagu, 1803)	34 ± 28	0,005 ± 0,003	–	–
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1869)	–	–	9 ± 9	0,047 ± 0,047
<i>Micronephthys longicornis</i> (Perejaslavlseva, 1891)	33 ± 22	0,017 ± 0,010	341 ± 95	0,083 ± 0,024
<i>Microphthalmus similis</i> Bobretzky, 1870	64 ± 62	0,013 ± 0,012	–	–
<i>Myta picta</i> (Quatrefages, 1866)	9 ± 9	0,038 ± 0,038	3 ± 3	0,169 ± 0,169
<i>Naineris laevigata</i> (Grube, 1855)	3 ± 3	0,125 ± 0,125	–	–
<i>Ophelia limacina</i> (Rathke, 1843)	16 ± 11	0,059 ± 0,054	47 ± 40	0,103 ± 0,062
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	–	–	3 ± 3	1,728 ± 1,728
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839	70 ± 41	0,041 ± 0,024	291 ± 182	0,048 ± 0,037
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	3 ± 3	0,006 ± 0,006	–	–

Продолжение на следующей странице...

ДОННАЯ ФАУНА БУХТЫ КРУГЛОЙ (ЧЁРНОЕ МОРЕ, КРЫМ). СООБЩЕНИЕ III: СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МАКРОЗООБЕНТОСА РЫХЛЫХ ГРУНТОВ

Вид	Май 2013 г.		Ноябрь 2013 г.	
	N	B	N	B
<i>Phyllodocidae</i> g. sp.	5 ± 3	0,034 ± 0,031	–	–
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et Milne-Edwards, 1834)	14 ± 8	0,219 ± 0,159	–	–
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky, 1869	3 ± 3	0,009 ± 0,009	3 ± 3	0,003 ± 0,003
<i>Polygordius neapolitanus</i> Fraipont, 1887	55 ± 46	0,097 ± 0,083	47 ± 30	0,047 ± 0,033
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	2 ± 2	0,001 ± 0,001	–	–
<i>Prionospio cirrifera</i> Wiren, 1883	5 ± 3	0,009 ± 0,007	–	–
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	3234 ± 1256	1,078 ± 0,418	1575 ± 662	0,154 ± 0,050
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)	5 ± 3	0,002 ± 0,002	–	–
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	–	–	6 ± 4	0,006 ± 0,004
<i>Scolecopsis (Parascolecopsis) tridentata</i> (Southern, 1914)	–	–	13 ± 13	0,575 ± 0,575
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	–	–	6 ± 4	0,006 ± 0,004
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914	27 ± 12	0,006 ± 0,002	–	–
<i>Spio decorata</i> Bobretzky, 1870	16 ± 8	0,113 ± 0,050	–	–
Spionidae g. sp.	2 ± 2	0,002 ± 0,002	–	–
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	2 ± 2	0,003 ± 0,003	–	–
<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863	20 ± 8	0,041 ± 0,018	41 ± 16	0,020 ± 0,008
Oligochaeta g. sp.	30 ± 9	0,020 ± 0,008	6 ± 6	0,003 ± 0,003
СУММАРНО ДЛЯ ГРУППЫ	5217 ± 1650	4,538 ± 1,163	4244 ± 1275	3,718 ± 2,008
CRUSTACEA				
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	8 ± 6	0,028 ± 0,028	–	–
<i>Ampelisca sevastopoliensis</i> Grintsov, 2011	–	–	3 ± 3	0,001 ± 0,001
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	6 ± 5	0,010 ± 0,009	–	–
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate, 1857)	2 ± 2	< 0,001	–	–
<i>Apseudopsis ostroumovi</i> Bacescu & Carausu, 1947	3 ± 2	0,001 ± 0,001	–	–
<i>Atylus massiliensis</i> Bellan-Santini, 1975	5 ± 5	0,001 ± 0,001	3 ± 3	< 0,001
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (Bate, 1857)	–	–	9 ± 7	0,014 ± 0,010
<i>Bodotria arenosa mediterranea</i> (Steuer, 1938)	23 ± 12	0,023 ± 0,016	106 ± 45	0,029 ± 0,013
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	45 ± 34	0,007 ± 0,004	–	–
<i>Centraloecetes dellavallei</i> (Stebbing, 1899)	63 ± 35	0,024 ± 0,019	22 ± 12	0,009 ± 0,005
<i>Chondrochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842)	3 ± 3	0,001 ± 0,001	–	–
<i>Cumella limicola</i> Sars, 1879	6 ± 3	0,001 ± 0,001	–	–
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	16 ± 10	0,004 ± 0,002	–	–
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	8 ± 6	0,214 ± 0,154	16 ± 12	2,529 ± 2,524
<i>Eurydice spinigera</i> Hansen, 1890	2 ± 2	0,044 ± 0,044	3 ± 3	< 0,001
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1966	–	–	6 ± 6	0,060 ± 0,060
<i>Iphinoe elisae</i> Băcescu, 1950	16 ± 10	0,001 ± 0,001	3 ± 3	0,001 ± 0,001
<i>Megaluropus massiliensis</i> Ledoyer, 1976	2 ± 2	< 0,001	–	–
<i>Microdeutopus</i> sp.	5 ± 3	0,001 ± 0,001	–	–
<i>Nototropis guttatus</i> Costa, 1853	–	–	9 ± 7	0,003 ± 0,002
<i>Periculodes longimanus</i> (Bate & Westwood, 1868)	33 ± 19	0,006 ± 0,004	16 ± 12	0,003 ± 0,002
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	2 ± 2	0,001 ± 0,001	–	–
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1837)	6 ± 5	0,060 ± 0,046	–	–
<i>Xantho poressa</i> (Olivi, 1792)	6 ± 6	0,463 ± 0,463	–	–
СУММАРНО ДЛЯ ГРУППЫ	258 ± 84	0,889 ± 0,481	197 ± 45	2,648 ± 2,521

Продолжение на следующей странице...

Вид	Май 2013 г.		Ноябрь 2013 г.	
	N	B	N	B
MOLLUSCA				
<i>Bela nebula</i> (Montagu, 1803)	2 ± 2	0,016 ± 0,016	–	–
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	6 ± 5	0,064 ± 0,043	–	–
<i>Bivalvia</i> g. sp.	3 ± 2	0,009 ± 0,008	3 ± 3	< 0,001
<i>Caecum trachea</i> (Montagu, 1803)	27 ± 17	0,030 ± 0,019	28 ± 22	0,053 ± 0,043
<i>Calyptraea chinensis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	13 ± 13	0,025 ± 0,025
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	122 ± 50	13,870 ± 6,127	197 ± 120	43,383 ± 37,786
<i>Gibbomodiola adriatica</i> (Lamarck, 1819)	2 ± 2	0,005 ± 0,005	–	–
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	192 ± 50	8,006 ± 2,820	56 ± 37	4,194 ± 3,129
<i>Loripes orbiculatus</i> Poli, 1791	–	–	3 ± 3	2,084 ± 2,084
<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	327 ± 133	0,773 ± 0,262	22 ± 13	0,033 ± 0,018
<i>Moerella donacina</i> (Linnaeus, 1758)	47 ± 28	6,605 ± 4,418	53 ± 30	1,488 ± 1,292
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	9 ± 8	0,042 ± 0,034	3 ± 3	0,006 ± 0,006
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	2 ± 2	0,006 ± 0,006	3 ± 3	0,006 ± 0,006
<i>Parthenina interstincta</i> (J. Adams, 1797)	–	–	3 ± 3	0,003 ± 0,003
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	3 ± 3	0,011 ± 0,011	–	–
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	14 ± 12	0,508 ± 0,499	13 ± 13	0,375 ± 0,375
<i>Rissoa splendida</i> Eichwald, 1830	2 ± 2	0,002 ± 0,002	–	–
<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	13 ± 9	0,522 ± 0,480	13 ± 13	2,538 ± 2,538
<i>Thracia phaseolina</i> (Lamarck, 1818)	3 ± 3	0,006 ± 0,006	–	–
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	2 ± 2	0,022 ± 0,022	–	–
СУММАРНО ДЛЯ ГРУППЫ	773 ± 183	30,495 ± 9,585	409 ± 160	54,188 ± 40,458
ПРОЧИЕ ВИДЫ				
<i>Nemertea</i> g. sp.	13 ± 6	0,041 ± 0,018	16 ± 7	0,059 ± 0,031
<i>Platyhelminthes</i> (<i>Turbellaria</i> g. sp.)	9 ± 4	0,025 ± 0,013	6 ± 6	0,002 ± 0,002
<i>Braikovia turgenewi</i> (Ostroumoff, 1886)	–	< 0,001	–	–
<i>Cradoscrupocellaria bertholletii</i> (Audouin, 1826)	–	0,001 ± 0,001	–	0,001 ± 0,001
<i>Cryptosula pallasiana</i> (Moll, 1803)	–	0,205 ± 0,093	–	0,215 ± 0,069
<i>Schizomavella</i> (<i>Schizomavella</i>) <i>auriculata</i> (Hassall, 1842)	–	0,008 ± 0,008	–	0,027 ± 0,020
<i>Leptosynapta inhaerens</i> (O.Muller, 1776)	–	–	13 ± 9	0,056 ± 0,044
<i>Branchiostoma lanceolatum</i> (Pallas, 1774)	13 ± 5	0,172 ± 0,090	25 ± 22	0,622 ± 0,495
СУММАРНО ДЛЯ ГРУППЫ	35 ± 9	0,451 ± 0,135	59 ± 22	0,983 ± 0,506

Примечание: приведены стандартные ошибки средних значений

Численность и биомасса макрозообентоса в мае колебались в пределах 1125–15 263 экз./м² (среднее (6283 ± 1793) экз./м²) и 11,1–83,2 г/м² ((36,4 ± 10,3) г/м²), в ноябре — 2100–13 875 экз./м² (среднее (4909 ± 1429) экз./м²) и 1,3–349,7 г/м² ((61,5 ± 42,3) г/м²) соответственно.

Преобладающей по численности группой (в среднем 83–87 % от общей численности зообентоса) являлись Annelida, далее по убывающей — Mollusca (8–12 %), Crustacea (4 %) и группа прочих видов (1 %) (рис. 3). По биомассе со столь же высоким процентом (84–88 % от общей биомассы макрозообентоса) в оба сезона доминировали Mollusca, далее шли Annelida (6–13 %), Crustacea (1–3 %) и прочие виды (менее 1 %). Полученные результаты указывают на стабильные позиции каждой из крупных таксономических групп в ранжированном ряду их количественной представленности, не зависящие от сезона исследования.

При наличии наблюдаемых сезонных изменений средних значений количественного развития (как по численности, так и по биомассе) каждой крупной таксономической группы и зообентоса в целом (см. табл. 1), ни в одном случае не найдено подтверждение достоверности этих различий (ANOVA, значение «р» во всех случаях сравнения по сезонам было выше 0,3).

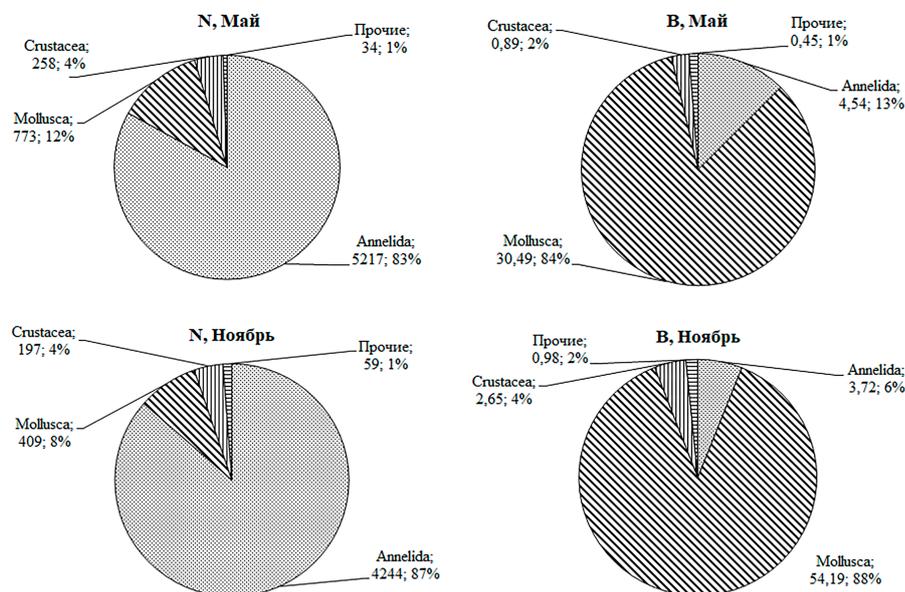


Рис. 3. Соотношение по численности N (экз./м²; %) и биомассе B (г/м²; %) основных систематических групп макрозообентоса б. Круглой в мае и ноябре 2013 г.

Несмотря на отсутствие достоверных межсезонных различий в развитии макрофауны в целом, мы констатируем увеличение (в 1,7 раза) средней биомассы макрозообентоса в ноябре по сравнению с маем. Указанный тренд может иметь накопительное значение и уже достоверно проявиться вне нашего сезонного цикла наблюдений. В связи с этим, даже в условиях отсутствия достоверных межсезонных различий, мы обращаем внимание на имеющиеся тренды количественного развития для различных систематических групп и отдельных таксонов.

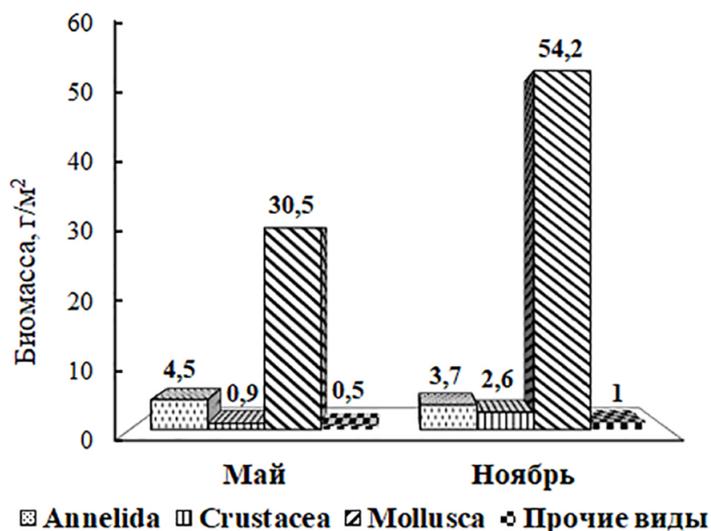


Рис. 4. Биомасса основных систематических групп макрозообентоса в бухте Круглой в мае и ноябре 2013 г.

Основной вклад в увеличение обозначенной средней внесли двустворчатые моллюски (рис. 4, табл. 1). При этом средняя биомасса *Ch. gallina* увеличилась в 3,1 раза (с 13,87 до 43,38 г/м²), у других массовых видов моллюсков — *L. divaricata*, *G. minima*, *M. donacina* — уменьшилась соответственно в 23, 1,9 и 4,4 раза. Для люцинеллы, в отличие от остальных двустворок, сезонное изменение биомассы оказалось достоверным (ANOVA, $p = 0,014$). Численность и биомасса всех прочих двустворок (за исключением хамелеи) уменьшилась соответственно в 3,6 и 1,5 раза. Увеличение биомассы ракообразных произошло исключительно за счёт раков-отшельников *Diogenes pugilator* (с $0,21 \pm 0,15$ до $2,53 \pm 2,52$ г/м²).

Отмеченное нами увеличение средней удельной биомассы *Ch. gallina* произошло за счёт вероятностного попадания осенью в пробы крупных моллюсков с длиной раковины более 21 мм (рис. 5). С учётом времени размножения хамелеи в Чёрном море, которое большинство исследователей относит к наибольшему летнему прогреву вод в июле — августе — начале сентября [Захваткина, 1963; Чухчин, 1965], моллюски наших весенних сборов могут иметь наименьший ориентировочный возраст 7 месяцев, моллюски осенних сборов — практически 1 год. Согласно известному, как раз для акватории б. Круглой, темпу роста хамелеи [Boltacheva, Mazlymyan, 2003], размер таких годовиков ориентировочно составляет не более 15 мм. В последний — укладывается основная доля моллюсков как наших весенних, так и осенних сборов. Исключение — отдельные крупные особи, которые по размерам ориентировочно могут быть отнесены к трёхлеткам. В итоге получается, что весной и осенью 2013 г. оцениваемая нами размерно-возрастная структура поселения хамелеи в бухте Круглой в основном была представлена генерацией моллюсков 2012 г. с добавлением к осени ранней летней молодежи 2013 г. При наличии указанной логической цепочки рассуждений возникает законный вопрос о причине фактического отсутствия роста моллюсков в летний период. Для хамелеи, имеющей выраженный летне-осенний период пополнения поселений молодью, ростовые показатели могли быть представлены в смещении модальных пиков этого размерно-частотного распределения. Но этого смещения после лета 2013 г. мы не наблюдаем. Более того, если оцениваемый максимальный возраст хамелеи — до 9 лет [Boltacheva, Mazlymyan, 2003], то где представители остальных, хотя бы некоторых, размерно-возрастных классов? Отмеченные нами несколько моллюсков-трёхлеток не могут заполнить белое пятно в структуре поселения, претендующего на характеристики зрелого. Возникает общее предположение о внутри- и межгодовой нестабильности поселений хамелеи в бухте Круглой. На последнее, в частности, указывают материалы 1990 и 2004 гг., когда поселения данного вида в бухте были представлены существенно более полным размерным диапазоном (рис. 6).

В отношении полученных гистограмм размерно-частотной представленности других обозначенных нами моллюсков — *L. divaricata*, *G. minima* и *M. donacina* — явным оказывается отсутствие возможности судить о смещении их модальных пиков при общем сокращении плотности поселений.

В оба сезона среди аннелид отмечены представители семейств Capitellidae (живут в толще грунта) и Spionidae (обитают на поверхности грунта), соотношение численности которых в Чёрном море может быть использовано для оценки санитарного состояния акваторий [Лосовская, 1983]. Значение индекса К (соотношения численности Capitellidae и Spionidae) в мае (2,43) оказалось выше, чем в ноябре (0,5). В основе этого различия лежит существенное (в 10 раз) снижение обилия инфаунных полихет сем. Capitellidae в ноябре по сравнению с маем. При этом плотность спионид также уменьшилась, но лишь в 1,4 раза. Предполагается [Лосовская, 1983], что значительное увеличение плотности спионид может приводить к более полному изъятию детрита в поверхностных слоях грунта, уменьшению его количества в нижележащих слоях грунта и, соответственно, ухудшению пищевой базы капителлид. Однако в наблюдаемом случае плотность спионид мало изменилась, следовательно, существенное уменьшение численности капителлид — следствие влияния иных факторов.

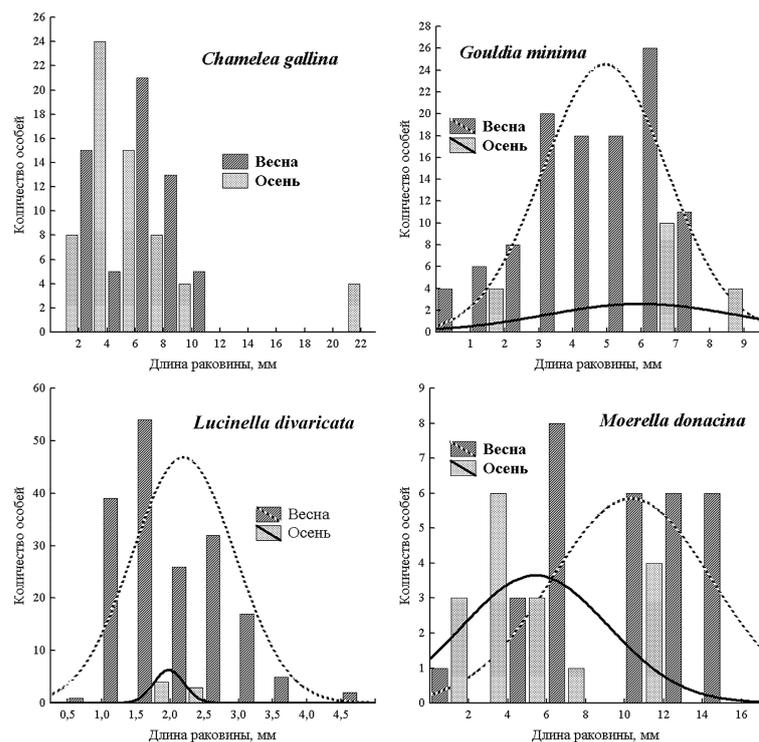


Рис. 5. Гистограммы размерного состава некоторых моллюсков в весенних и осенних пробах в бухте Круглой

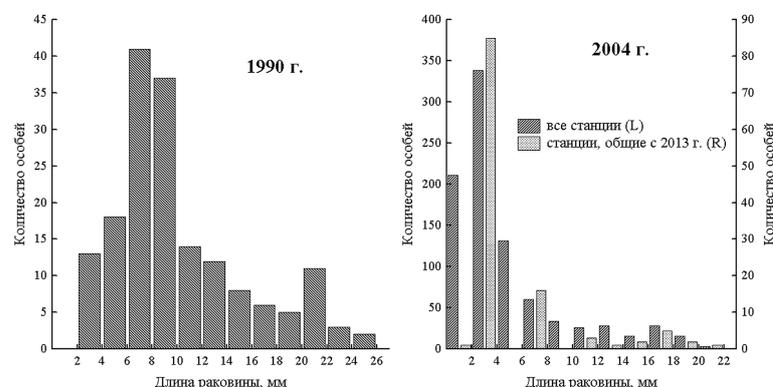


Рис. 6. Гистограммы размерного состава *Chamelea gallina* в биотопе рыхлых грунтов бухты Круглой в июле 1990 и 2004 гг.

Обсуждение

При обсуждении материала сразу оговоримся, что саму экосистему бухты Круглой на этапе наших исследований мы рассматриваем как зрелую и уже достигшую некоторого баланса в существующих внутренних и внешних (как у любой открытой экосистемы) потоках вещества и энергии [Алемов и др., 2018; Болтачева и др., 2022]. В связи с этим, с нашей точки зрения, любые естественные изменения в экосистеме бухты (изменения отдельных её элементов) должны происходить в рамках уже достигнутого некоторого относительно устойчивого состояния. Любые естественные внутренние циклы развития экосистемы бухты, например связанные с популяционной динамикой отдельных видов или внутренними (для бухты) гидрохимическими циклами, не должны разрушать экосистему. Любые отклонения от равновесного состояния,

при кратковременности воздействия различных дестабилизирующих факторов, являются временными, что позволяет говорить о наличии у любой экосистемы определённого запаса прочности. Возможность нарушения равновесия экологических процессов в бухте и переход её в другое состояние может возникнуть при достаточно пролонгированном действии некоторого критического фактора, нарушившего предыдущее равновесное состояние. Однако, ввиду открытости экосистемы бухты, можно предположить, что её устойчивость будет во многом определяться компенсационными механизмами — возможностью восполнения каких-то постоянно или временно утрачиваемых ресурсов. Всё вышесказанное позволяет нам рассматривать сезонность в развитии донной макрофауны бухты и её отдельных компонентов как некоторый циклический фактор, определяющий возможные внутренние перестройки формально в рамках одной и той же экосистемы.

К сожалению, мы не имеем длительного (многолетнего) ряда наблюдений за сезонными изменениями в бентосе бухты Круглой. Но, отталкиваясь от обозначенного выше посыла о зрелости и относительной стабильности экосистемы бухты, полученные нами данные о сокращении видового богатства донной макрофауны в осенний период, по-видимому, следует относить к категории циклических изменений. На фоне общего сокращения видового богатства с 82 (76 — при сопоставлении восьми реперных станций) в мае до 59 (52) видов в ноябре произошло увеличение доли редких видов. Мы склонны полагать, что обозначенный осенний дефицит видового богатства донной макрофауны бухты может быть восполнен в следующем сезонном цикле за счёт личиночного фонда из соседних акваторий.

Осеннее сокращение видового богатства донной макрофауны бухты Круглой, по-видимому, только условно можно назвать осенним. Точнее, мы наблюдаем суммарный результат процессов в бентали бухты, происходящих фактически в летний период, между съёмками в мае и ноябре 2013 г. Нельзя также не обратить внимания и на межгодовую разницу в ранее выявленном общем видовом богатстве донной фауны в 2004 г. (142 вида и надвидовых таксона) и в 2013 г. (99) [Болтачева и др., 2022]. С нашей точки зрения, столь широкий разброс видового богатства донной макрофауны бухты, по-видимому, не является критическим для поддержания стабильности её биоценотической организации, наблюдаемой на протяжении 1990, 2004 и 2013 гг. [Болтачева и др., 2022].

Полученные нами результаты свидетельствуют об отсутствии достоверных различий в количественном (по численности и биомассе) развитии основных крупных таксонов и макрозообентоса в целом в весенний и осенний периоды исследований (см. табл. 1), что согласуется с известным положением об относительной стабильности донных сообществ верхней сублиторали [Пропп, 1971]. Отмеченный тренд осеннего увеличения общей биомассы макрозообентоса связан с вероятностной регистрацией в ноябрьских пробах отдельных крупных представителей двустворчатых моллюсков *Ch. gallina*. Однако следует подчеркнуть, что теоретически предполагаемого осеннего возрастания удельной численности донной макрофауны, в связи с ожидаемым пополнением поселений молодью для видов, основной этап размножения которых приходится на летний (июль — август) и раннеосенний (начало сентября) периоды, не обнаружено.

Кроме наблюдаемой относительной стабильности количественного развития зообентоса, мы отмечаем некоторые тревожные моменты нарушения структуры поселений отдельных руководящих форм в бентосе бухты. Таковой стала информация о нестабильности поселений двустворчатых моллюсков *Ch. gallina*, *L. divaricata*, *G. minima*, и *M. donacina*, являющихся одними из основных ценозообразующих видов в бентосе бухты Круглой [Болтачева и др., 2022].

Два наиболее массовых представителя макрофауны, определяющих фактически её межсезонную динамику, — многощетинковые черви *Protodorvillea kefersteini* (сем. Dorvilleidae) и *Cirrophorus harpagoneus* (сем. Paraonidae) имеют относительно высокую, но равномерную

представленность в оба сезона. Первый из них, по мнению М. И. Киселёвой [Киселёва, 2004], может в период размножения в летний сезон формировать поселения с плотностью свыше 2000 экз./м². В наших пробах в сравниваемые периоды (май — ноябрь 2013 г.) на совпадающих восьми станциях этот вид имел 100%-ную встречаемость при средних значениях ((3235 ± 1256) экз./м², май), ((1575 ± 662) экз./м², ноябрь) при отсутствии между последними достоверных различий (ANOVA, $p = 0,262$). Заметим, что зарегистрированный нами стационарный максимум (11 288 экз./м², май, ст. 7) является абсолютным для черноморской популяции данного вида и приходится не на предполагаемый период его размножения. Учитывая наличие естественной зимней смертности молоди, можно говорить о том, что этот абсолютный максимум возможной плотности поселения *P. kefersteini* сильно занижен. Следует отметить, что Dorvilleidae, к которым относится *P. kefersteini*, являются видными представителями зон кислородного минимума, демонстрируют необычную толерантность к сульфидам, а также доминируют среди макробентоса в сульфидных осадках мелководных гаваней и загрязнённых эстуариев [Levin et al., 2013; Levin et al., 2013; Jumars, Dorgan, Lindsay, 2015]. Межсезонная динамика плотности поселений *S. harpagoneus npi* средних значениях (1164 ± 725) экз./м² в мае и (1806 ± 762) экз./м² в ноябре также отсутствует (ANOVA, $p = 0,551$). Стационарные максимумы этого вида как весной (5263 экз./м²), так и осенью (5400 экз./м²) также являются абсолютными для Чёрного моря; ранее наиболее высокие значения плотности *S. harpagoneus* были отмечены у берегов Крыма и Болгарии и составляли 300 экз./м² [Киселёва, 2004]. Представители данных семейств (Dorvilleidae и Paraonidae) являются детритофагами, обитающими на поверхности грунта. Известно, что многие из них приурочены к средам, богатым органикой [Jumars, Dorgan, Lindsay, 2015]. Дорвиллиды известны также как оппортунисты, встречающиеся с высокой плотностью в местах вблизи канализационных труб и водовыпусков целлюлозных заводов и при выращивании рыбы в садках [Paxton, Davey, 2010]. Столь массовое развитие этих двух видов в акватории бухты Круглой свидетельствует о высоком органическом загрязнении её грунтов, существенно поднимающем верхние границы лимитирования их развития по фактору обеспеченности питанием.

Интересной оказалась информация и по двум другим представителям многощетинковых червей — *Capitella capitata* и *Heteromastus filiformis*. Отмечено снижение индекса К (соотношение капителлид и спионид) с 2,43 (в мае) до 0,5 (в ноябре), что свидетельствовало о наличии некоторых критических условий в самом грунте и реакции на эти условия со стороны сравниваемых групп инфаунных и эпифаунных полихет. Известно, что капителлиды *Capitella capitata* и *Heteromastus filiformis*, в отличие от большинства спионид, являются эвриоксибионтными формами, способными в течение некоторого времени переносить присутствие сероводорода [Лосовская, 1983; Киселёва, 2004]. Однако относительно длительный период сероводородного заражения грунтов не могут выносить и они [Якубова, Мальм, 1930]. Почти полное исчезновение капителлид в ноябре может свидетельствовать о длительном периоде аноксических условий в толще грунта в летние месяцы 2013 г. При этом известно, что в придонных слоях воды некоторое количество кислорода в летние месяцы обычно присутствует [Орехова, 2010]. Эти гипо- и аноксические условия в летний период являются несомненным фактором угрозы для всех кислородзависимых гидробионтов. При этом известно, что гипоксия может вызывать сокращение численности, разнообразия и размеров бентических организмов, влиять на их скорость дыхания, режим питания и даже на зрение [Levin et al., 2013].

Полученные нами данные относительно многощетинковых червей стали ключевыми для понимания причин отмеченных сезонных изменений в бентосе бухты Круглой. Известно, что органическое обогащение толщи воды и грунтов, как фактор достаточной обеспеченности пищей организмов-детритофагов, имеет два крайних критических момента реализации в зависимости от биотопических условий [Ревков, 2011]. В одном случае, при благоприятных

гидрологических условиях (таковые могут присутствовать на отдельных участках полигона), это мощный стимул развития бентонтов-детритофагов, в другом, при плохом водообмене, это может приводить к их гибели от заморозов. Исследования севастопольских бухт показали, что в холодный период года их воды хорошо аэрированы и изменения концентрации O_2 в придонном слое имеют сезонный характер с максимумом в феврале — марте и минимумом в августе — сентябре [Свищев, Кондратьев, Коновалов, 2011]. Последнее связано с быстрым расходом кислорода на разложение избыточного количества органики, которое при наличии плохой гидродинамики (при стагнации вод) приводит к его дефициту [Кондратьев, 2010]. Подобное явление придонной гипоксии, уровень которой колеблется в течение года, отмечено и в б. Круглой [Заика, Коновалов, Сергеева, 2011; Орехова, Коновалов, Овсяный, 2013].

Между двумя обозначенными выше крайними направлениями развития событий в гипертрофных условиях существует масса промежуточных вариантов, зависящих от места локализации, размеров и времени формирования критических кислород-дефицитных участков. Но в любом случае, даже при узколокальных проявлениях заморозов, возможен выход сероводородного заражения на поверхность грунта [Заика, Коновалов, Сергеева, 2011] и далее — в толщу воды с последующим заражением соседних участков акватории и, возможно, бухты в целом. По данным Н. А. Ореховой [Орехова, 2010], в июле 2009 г. на отдельных участках акватории бухты Круглой, в придонном горизонте, были зарегистрированы аноксические условия, при этом в толще осадка содержание сероводорода увеличивалось, достигая максимума на глубине всего лишь 19 мм. Результатом же отмеченных в июле 2009 г. в бухте Круглой гипоксических условий в толще грунта было общее уменьшение обилия летнего макрозообентоса, при этом численность Annelida показывала чёткое снижение по мере уменьшения глубины залегания границы H_2S [Заика, Коновалов, Сергеева, 2011]. С нашей точки зрения, наблюдаемое в 2013 г. осеннее снижение развития макрозообентоса по количеству представленных таксонов (особенно ракообразных), уменьшение индекса соотношения ин- и эпифаунных полихет является прямым результатом реакции (элиминации) наиболее оксифильных форм гидробионтов в уже ранее описанных кислород-дефицитных условиях бухты Круглой в летний период.

Известно, что ряд представителей инфауны ограничивают свой контакт с грунтом, формируя в нём собственное аэрируемое жизненное пространство путём строительства трубок и систем сообщающихся с поверхностью грунта ходов (полихеты, рак-крот *Upogebia pusilla*). Для двустворчатых моллюсков, представляющих инфауну, в условиях летней придонной гипоксии важной (если нет возможности приподняться над поверхностью грунта, закрепившись на талломах донной растительности, как это часто наблюдается у некоторых кардиид и пектинид) может оказаться высота расположения сифонов над грунтом. В связи с этим обратим внимание на следующее: в размерном ряду двустворчатых моллюсков, найденных в бухте Круглой в массовых количествах (*Ch. gallina*, *G. minima*, *L. divaricata*), на первом месте стоит хамелея. Её максимальная длина в Чёрном море составляет 43 мм [Определитель фауны ... , 1968–1972], а наиболее крупные экземпляры в бухте Круглой имели длину раковины 21,8 мм. *G. minima* имеет меньшие размеры (в Чёрном море — до 11 мм, в б. Круглой — до 7,7 мм).

Ch. gallina обитает в поверхностном слое грунта, однако сифоны приподнимает относительно высоко над грунтом. Более мелкая *G. minima* имеет и более короткие сифоны. Ещё более мелкий моллюск — *L. divaricata* (сем. Lucinidae) не имеет вводного сифона и закачивает воду с поверхности грунта через построенную с помощью ноги трубку. Мы предполагаем, что в условиях формирования гипоксических условий в придонном горизонте среди двустворчатых моллюсков преимущество получают более крупные формы с хорошо развитыми сифонами, способные получать кислород из более удалённых от поверхности грунта слоёв воды. В связи с этим хамелея, имеющая такую возможность, получает преимущества для выживания по сравнению

с другими видами двусторчатых моллюсков бухты. Именно этот вид среди обозначенных выше демонстрирует свойства, позволяющие приспосабливаться к летним кислород-дефицитным условиям б. Круглой, сохраняя в целом высокие показатели развития по численности и биомассе (см. табл. 1).

Ch. gallina в Чёрном море, у берегов Крыма, продемонстрировала исключительную способность адаптации к условиям органического обогащения прибрежных акваторий. На пике кризиса черноморской экосистемы второй половины 20-го века было отмечено возрастание показателей развития данного вида [Revkov et al., 2008; Болтачева, Заика, 2018], аналогичное увеличение биомассы поселений хамелеи отмечено и вблизи локальных источников эвтрофирования [Ревков и др., 1999]. Многолетние (1989–1999 гг.) исследования показали, что именно в летне-осенний период в бухте Круглой часто наблюдаются высокие концентрации органического азота и фосфора, нитратов и БПК₅ [Павлова, Мурина, Куфтаркова, 2001]. По-видимому, наблюдаемый достаточно высокий уровень биомассы хамелеи может являться в том числе следствием обогащения акватории бухты органическим веществом в летний период.

Несомненно, что объяснение некоторых сезонных различий в зообентосе бухты следует искать не только в специфике биотопов, но и в биологических особенностях видов, населяющих бухту. Их сроки размножения и, соответственно, периоды пополнения поселений молодью — один из существенных факторов, который может определять численность бентоса в разные сезоны. Массовые виды моллюсков в бухте — хамелея и люцинелла, а также спиониды и капителлиды, обнаруженные в наших сборах, размножаются в Чёрном море в тёплое время года [Виноградов, 1949; Виноградова, 1950; Чухчин, 1965; Петров, 1990; Казанкова, 2002; Киселёва, 2004; Ревков, Тимофеев, Лисицкая, 2014]. Так, в августе 2013 г. в бухтах Севастополя (в том числе в бухте Круглой) численность личинок *Ch. gallina* в планктоне колебалась в пределах 109–206 экз./м³, а уже в сентябре личинки как *Ch. gallina*, так и других Veneridae обнаружены не были (по устному сообщению Е. В. Лисицкой). Следовательно, в ноябре должно было бы наблюдаться массовое пополнение поселений этих видов. Однако это оказалось справедливым лишь для хамелеи. У люцинеллы и капителлид, а в некоторой степени и у спионид, наоборот, в ноябре численность оказалась ниже. С нашей точки зрения, причиной этого могут быть именно кислород-дефицитные явления в грунте и придонных горизонтах бухты Круглой в летний период. Возможный вариант простого объяснения достоверного сокращения численности люцинеллы в осенних пробах (ANOVA, $p = 0,039$) методическими причинами (молодь к ноябрю просто не успела подрасти, чтобы быть учтённой при промывке через сито в 0,5 мм) мы тоже принимаем во внимание. Однако результаты анализа внутригодовой динамики поселений люцинеллы на одном из участков западного побережья Крыма, при схожей методике промывки через сито с ячейей 0,5 мм, позволили прийти к выводу о летнем максимуме её размножения и пике присутствия в поселении молоди размером до 1 мм уже в летний период [Ревков, Тимофеев, Лисицкая, 2014]. В нашем случае с поселением люцинеллы в б. Круглой осенью произошёл не столько возможный «недоучёт» летней молоди 2014 г., но и общее сокращение плотности её поселения за счёт всех размерно-возрастных классов при сокращении её средних размеров в поселении с $(2,19 \pm 0,06)$ (Mean \pm St. err.) до $(1,97 \pm 0,08)$ мм (рис. 5). Сходное с люцинеллой достоверное (ANOVA, $p = 0,046$) сокращение плотности поселения (см. табл. 1) отмечено у *Gouldia minima* при некотором увеличении среднего размера особей с $(4,91 \pm 0,17)$ (весной) до $(5,96 \pm 0,66)$ мм (осенью). Не выражены межсезонные изменения по плотности у *Moerella donacina* (см. табл. 1), однако средний размер особей в её поселении осенью оказался ниже, чем весной ($(5,39 \pm 0,90)$ против $(10,30 \pm 0,75)$ мм) (рис. 5).

Выводы

На фоне выявленного высокого уровня видового сходства (индекс Чекановского — Съеренсена равен 0,57) отмечены сезонные различия в структуре и количественном развитии фауны бухты Круглой в весенний и осенний периоды 2013 г. В осенний период в бентосе обнаружено меньшее количество видов (59 против 82 весной). На фоне отсутствия достоверных межсезонных изменений численности и биомассы макрозообентоса мы отмечаем нарушения в структуре популяций ценозообразующих форм бентоса — двустворчатых моллюсков *Ch. gallina*, *L. divaricata*, *G. minima* и *M. donacina*. Выявлено снижение индекса соотношения численности эпифаунных Spionidae и инфаунных Capitellidae с 2,43 (в мае) до 0,5 (в ноябре). Предполагается, что обнаруженные сезонные отличия связаны с формированием кислород-дефицитных условий в придонном слое воды и в толще донных осадков в бухте в тёплое время года.

Авторы выражают искреннюю признательность Л. В. Бондаренко за помощь в обработке материалов бентосной съёмки, а также рецензентам статьи за ценные замечания.

Список литературы

1. Алемов С. В., Витер Т. В., Гусева Е. В., Волков Н. Г. Сообщества макрозообентоса акваторий севастопольского региона // Санитарно-биологические исследования прибрежных акваторий юго-западного Крыма в начале XXI века / отв. ред.: О. Г. Миронов, С. В. Алёмов. – Симферополь : АРИАЛ, 2018. – Гл. 5. – С. 108–178.
2. Болтачева Н. А., Заика В. Е. Моллюски *Chamelea gallina* и *Mytilus galloprovincialis* верхней сублиторали: многолетние изменения // Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / А. В. Агафонов, Ю. В. Белоусова, М. М. Бескаравайный [и др.] ; под ред. Н. С. Костенко. – Симферополь : АРИАЛ, 2018. – [Разд.] 3.1.3. – С. 87–96. – <https://doi.org/10.21072/978-5-907032-04-0>
3. Болтачева Н. А., Ревков Н. К., Бондаренко Л. В., Макаров М. В., Надольный А. А. Донная фауна бухты Круглой (Чёрное море, Крым). Сообщ. II. Таксономический состав и количественное развитие макрозообентоса рыхлых грунтов // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2022. – Вып. 2 (22). – С. 3–22.
4. Виноградов К. А. К фауне кольчатых червей (Polychaeta) Черного моря. – Киев : Изд-во АН УССР, 1949. – 84 с. – (Труды Карадагской биологической станции ; вып. 8).
5. Виноградова З. А. Материалы по биологии моллюсков Черного моря // Труды Карадагской биологической станции / Акад. наук УССР, Карадаг. биол. станция. – Киев : Изд-во АН УССР, 1950. – Вып. 9. – С. 100–159.
6. Воробьёв В. П. Бентос Азовского моря. – Симферополь : Крымиздат, 1949. – 193 с. – (Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии ; вып. 13).
7. Заика В. Е., Коновалов С. К., Сергеева Н. Г. Локальные и сезонные явления гипоксии на дне севастопольских бухт и их влияние на макробентос // Морской экологический журнал. – 2011. – Т. 10, № 3. – С. 15–25.
8. Захваткина К. А. Фенология личинок двустворчатых моллюсков Севастопольской бухты // Труды Севастопольской биологической станции. – 1963. – Т. 16. – С. 173–175.
9. Казанкова И. И. Сезонная динамика личинок двустворок и их вертикальное распределение в прибрежном планктоне внешнего рейда Севастопольской бухты (Черное море) // Экология моря / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : Экоси – Гидрофизика, 2002. – Вып. 61. – С. 59–63.

10. Киселёва М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. – Киев : Наук. думка, 1981. – 165 с.
11. Киселёва М. И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей. – Апатиты : Изд. Кол. науч. центра РАН, 2004. – 409 с.
12. Кондратьев С. И. Особенности распределения растворенного кислорода в водах Севастопольской бухты в 2006–2007 годах // Морской гидрофизический журнал. – 2010. – № 2. – С. 63–76.
13. Лосовская Г. В. О значении полихет как возможных индикаторов качества среды Черного моря // Экология моря / Акад. наук УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1983. – Вып.12. – С. 73–78.
14. Макаров М. В., Бондаренко Л. В., Копий В. Г. Донная фауна бухты Круглой (Чёрное море, Крым). Сообщ. 1. Эпифитон макрофитов // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – Природного заповедника РАН. – 2022. – № 1 (21). – С. 11–26.
15. Митилиды Чёрного моря / Заика В. Е., Валовая Н. А., Повчун А. С., Ревков Н. К. ; отв. ред. В. Е. Заика. – Киев : Наук. думка, 1990. – 208 с.
16. Одум Ю. П. Экология. В 2 т. Т. 2. – Москва : Мир, 1986. – 376 с.
17. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Свободноживущие беспозвоночные : в 3 т. / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей ; под общ. рук. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. – Киев : Наук. думка, 1968–1972. – 3 т.
18. Орехова Н. А. Гипоксия и аноксия в донных осадках крымского побережья // Географія та туризм : наук. зб. / Київ. нац. ун-т ім. Т. Шевченка ; відп. ред. Я. Б. Олійник. – Київ : Альтерпресс, 2010. – Вип. 4. – С. 146–152.
19. Орехова Н. А., Коновалов С. К., Овсяный Е. И. Изменение геохимических характеристик в донных осадках Крымского побережья // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное исследование ресурсов шельфа : сб. науч. тр. / Мор. гидрофиз. ин-т НАН Украины [и др.]. – Севастополь : МГИ, 2013. – Вып. 27. – С. 284–288.
20. Павлова Е. В., Мурина В. В., Куфтаркова Е. А. Гидрохимические и биологические исследования в бухте Омега (Чёрное море, Севастопольский шельф) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное исследование ресурсов шельфа : сб. науч. тр. / АН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : МГИ, 2001. – Вып. 2. – С. 159–176.
21. Петров А. Н. Исследование экологии моллюсков с применением некоторых индексов (на примере черноморских двустворок *Bivalvia*) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1990. – 24 с.
22. Пропт М. В. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря. – Ленинград : Наука, 1971. – 128 с.
23. Ревков Н. К. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря. Современное состояние зооресурсов бентали Азово-Черноморского бассейна // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского ; ред.: В. Н. Еремеев [и др.]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 140–162. – <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4583.7280>
24. Ревков Н. К., Валовая Н. А., Колесникова Е. А., Николаенко Т. В., Шаляпин В. К. К вопросу о реакции черноморского макрозообентоса на эвтрофирование // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сб. науч. тр. / АН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : МГИ, 1999. – С. 199–212.
25. Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Лисицкая Е. В. Состав и сезонная динамика макрозообентоса локального биотического комплекса *Chamelea gallina* (западный Крым, Чёрное море) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 247–259.

26. Свищев С. В., Кондратьев С. И., Коновалов С. К. Закономерности сезонных изменений содержания и распределения кислорода в водах Севастопольской бухты // Морской гидрофизический журнал. – 2011. – № 4. – С. 64–78.
27. Чухчин В. Д. Биология размножения *Venus gallina* L. (Lamellibranchia) в Черном море // Бентос : сб. ст. / отв. ред. В. А. Водяницкий. – Киев : Наук. думка, 1965. – С. 15–23.
28. Шорыгин А. А. О биоценозах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биологический. – 1955. – Т. 60, вып. 6. – С. 87–98.
29. Якубова Л. И., Мальм Е. Н. Явления временного анаэробнобиоза у некоторых представителей бентоса Черного моря // Доклады АН СССР. Сер. А. – 1930. – № 14. – С. 363–366.
30. Boltacheva N. A., Mazlymyan S. A. The growth and longevity of *Chamelea gallina* (Mollusca, Veneridae) in the Black Sea // Вестник зоологии. – 2003. – Т. 37, № 3. – С. 71–74.
31. Grintsov V., Sezgin M. Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea. – Sevastopol : DigitPrint, 2011. – 151 p.
32. Jumars P. A., Dorgan K. M., Lindsay S. M. Diet of worms emended: an update of polychaete feeding guilds // Annual Review of Marine Science. – 2015. – Vol. 7. – P. 497–520. – <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-020007>
33. Levin L. A., Ziebis W., Mendoza G. F., Bertics V. J., Washington T., Gonzalez J., Thurber A. R., Ebbe B., Lee R. W. Ecological release and niche partitioning under stress: lessons from dorvilleid polychaetes in sulfidic sediments at methane seeps // Deep-Sea Research. Pt. II. – 2013. – Vol. 92. – P. 214–33. – <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.02.006>
34. Levin L. A. Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia // Oceanography and Marine Biology : an annual review / ed. by R. N. Gibson, R. J. A. Atkinson. – London : CRC Press, 2003. – Vol. 41. – P. 1–45. – <https://doi.org/10.1201/9780203180570>
35. Levin L. A., Mendoza G. F., Neira C., Giddings S. N., Crooks J. A. Consequences of mouth closure and hypoxia-induced state changes in low-inflow estuaries: benthic community and trait-based response // Estuaries and Coasts. – 2023. – 46, iss. 8. – P. 2128–2147. – <https://doi.org/10.1007/s12237-022-01132-3>
36. Paxton H., Davey A. A new species of Ophryotrocha (Annelida: Dorvilleidae) associated with fish farming at Macquarie Harbour, Tasmania, Australia // Zootaxa. – 2010. – Vol. 2509. – P. 53–61. – <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2509.1.4>
37. Revkov N., Abaza V., Dumitrache C., Todorova V., Konsulova T., Mickashavidze E., Varshanidze M., Sezgin M., Ozturk B., Chikina M. V., Kucheruk N. V. The state of zoobenthos // State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7) : a report by the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution. – Istanbul : [s. n.], 2008. – Chap. 8. – P. 243–290.
38. World Register of Marine Species. – URL:<http://www.marinespecies.org> (access date: 01.08.2024).

BENTHIC FAUNA OF THE KRUGLAYA BAY (BLACK SEA, CRIMEA). PART III: SEASONAL VARIATIONS OF MACROZOOBENTHOS ON SOFT SEDIMENTS

Boltacheva N. A., Revkov N. K.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: nboltacheva@mail.ru*

Abstract: Kruglaya Bay is a member of the bays in Sevastopol region. Its use as a recreational area has led to an interest in studying the ecological condition of the bay's benthic communities. Previous reports have discussed the development both of the macrophyte's epiphyton values and macrozoobenthos in total on the soft-bottoms of the bay from benthic surveys in 1990, 2004 and 2013 [Boltacheva et al., 2022; Makarov, Bondarenko, Kopy, 2022]. In this paper, the seasonal aspect of the composition, structure and quantitative development of the macrozoobenthos is considered, using the example of a benthic survey of the soft sediments performed

in spring and autumn 2013. A total of 96 macrozoobenthos species were recorded in Kruglaya Bay in 2013, including 41 Annelida, 21 Mollusca, and 27 Crustacea. With a significant difference in the number of species (82 species in spring, 59 in autumn), the spring-fall Czekanowsky — Sørensen faunal commonality index was 0.57. In both seasons, the dominant groups in terms of abundance were Annelida (83–87 % of total macrozoobenthos abundance) and in terms of biomass were Mollusca (84–88 % of total macrozoobenthos biomass). The most abundant species, the polychaete worm *Protodorvillea kefersteini*, was highly represented in both seasons, with densities reaching 11 288 ind./m². Significant seasonal differences in quantitative representation of large taxa (Annelida, Mollusca, Crustacea) as well as macrozoobenthos in general were not revealed. Seasonal disturbances in the population size structure of census-forming benthos forms — bivalves *Chamelea gallina*, *Lucinella divaricata*, *Gouldia minima* — were noted. Decrease in the abundance of infauna organisms, especially polychaetes of the family Capitellidae, was noted in autumn. The ratio index of the Capitellidae and Spionidae abundance in May was 2.43, in November — 0.5. It is assumed that the detected seasonal differences are related to changes in the oxygen regime in the near-bottom layer and in the bottom sediment column of the bay during the summer period.

Keywords: macrozoobenthos, seasonal dynamics, *Chamelea gallina*, *Protodorvillea kefersteini*, Kruglaya Bay, Black Sea

Сведения об авторах

Болтачева
Наталья
Александровна кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, nboltacheva@mail.ru

Ревков
Николай
Константинович кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, nrevkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.07.2022 г.

Принята к публикации 08.04.2024 г.