



УДК 543.272.1(262.5)

**В. Е. Заика**, чл.-корр. НАН Украины

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

## СТРОЕНИЕ ЗОНЫ ПЕРМАНЕНТНОЙ ГИПОКСИИ У БРОВКИ ШЕЛЬФА ЧЁРНОГО МОРЯ

Слой перманентной гипоксии в Чёрном море, расположенный над зоной сульфидных вод, охватывает всё море. В области контакта этого слоя с дном обитает разнообразная мейофауна. Описаны детали строения гипоксической зоны, с привлечением данных, полученных физиками и биологами.

**Ключевые слова:** Чёрное море, перманентная гипоксия

Термин гипоксия применяется в медицине и в экологии. Применительно к водоёму он означает недостаток кислорода в воде, ограничивающий нормальное дыхание животных. Этот термин был введён, когда выяснилось, что нижний уровень толерантности многих бентосных форм прибрежной зоны наблюдается при концентрации кислорода менее 2 мл л<sup>-1</sup> [28].

Позже установили, что глубоководный бентос выдерживает концентрацию около 1 мл л<sup>-1</sup> [29], и гипоксией стали называть содержание кислорода около 1 – 2 мл л<sup>-1</sup>. Наконец, была предложена следующая градация кислородных условий обитания [24]:

Нормоксические – >63мкМ O<sub>2</sub>; >2мгO<sub>2</sub>/л;  
>1.4мл O<sub>2</sub>/л;

Гипоксические – <63мкМ O<sub>2</sub>; <2мгO<sub>2</sub>/л;  
<1.4мл O<sub>2</sub>/л;

Аноксические – 0 мкМ O<sub>2</sub>;

Сульфидные – 0 кислорода и присутствие свободных сульфидов.

Используем эту классификацию с учётом того, что в Чёрном море сульфидные условия в его сероводородной зоне называют также зуксинными, и что слой над этой зоной, в котором современными методами кислород и сероводород не определяются, назван субоксидным (а не просто аноксичным) [25].

В прибрежье наиболее подвержены гипоксии придонные воды, поэтому наибольшее внимание уделяют изучению влияния этого явления на бентос. Известной реакцией зообентоса на гипоксию является снижение его общего обилия и обеднение видового состава, что неоднократно показано на примере разных акваторий. По мере усиления дефицита кислорода меняется поведение животных, затем постепенно снижаются видовое богатство, общая численность и биомасса сообщества. На определённой стадии развития гипоксии грунт становится сульфидным и чёрным. Вырождение сообщества бентоса усиливается до тех пор, пока не восстановятся условия нормоксии [19, 26].

Описанные признаки прослежены преимущественно на макрофауне. Реакция мейофауны менее исследована, но имеются и обобщения [33], согласно которым вся мейофауна проявляет чувствительность к продолжительной гипоксии. При этом обнаруживается широкий спектр проявлений толерантности. Одни представители выдерживают дефицит кислорода короткое время, другие – недели и даже месяцы. Обычно некоторые виды фораминифер и нематод наиболее толерантны к гипоксии/аноксии, тогда как ракообразные мейофауны менее устойчивы [33]. В то же время

показана способность рачка *Cletocamptus confluens* (Nagracicoida) выдерживать полную аноксию и присутствие сульфидов [32]. Таким образом, толерантность к гипоксии есть свойство не столько таксономической группы, сколько каждого вида в отдельности.

Изучение реакции бентоса на гипоксические условия в Чёрном море интенсивно развивается в последние годы. Распределение и обилие макро- и мейобентоса исследованы в разных типах гипоксических местообитаний: (1) пятна придонной гипоксии в прибрежной зоне, связанные с застойными явлениями и повышенным содержанием органики, (2) сезонный детритно-микробный мат, сформированный вокруг мелководного активного сипа метана, (3) дно больших глубин, контактирующее со слоем перманентной гипоксии [7, 8, 11, 30, 31].

Последний тип местообитаний, охватывая всё море, отличается большими пространственными масштабами и своим постоянством. Сосредоточим внимание на слое постоянной гипоксии, подстилаемом аноксическими водами, в связи со своеобразием его пространственного строения, особенно у внешнего края шельфа, где он контактирует с дном. Зона контакта слоя постоянной гипоксии с дном относительно слабо исследована и не описана детально ни физиками, ни биологами. Очертим границы перманентного гипоксического слоя и опишем его строение, поскольку в последнее время исследование биоты местообитаний с дефицитом кислорода приобретает всё больший размах, и знание структуры этого слоя может помочь биологам в анализе характера местообитания отдельных видов.

Общий объем Чёрного моря оценивают в 534 000 км<sup>3</sup>, но только 13 % его содержит растворённый кислород [23, 25]. Поверхностный слой воды снабжается кислородом из атмосферы; кроме того, в данном слое кислород образуют водоросли при фотосинтезе. Но в зоне оксиклина содержание кислорода быстро убывает, и ниже 200 м вся толща воды аноксична и насыщена сероводородом. По указан-

ным причинам Чёрное море попадает в перечни морских «мёртвых зон» в числе первых. К таким зонам относят все акватории с периодическим или постоянным дефицитом кислорода, в которых наблюдаются существенное обеднение животных ресурсов или заморные явления [17, 18].

Вода в Чёрном море сильно стратифицирована, особенно летом, причём слои и границы между ними имеют куполообразное строение. Циклоническое основное черноморское течение (ОЧТ) определяет куполовидную форму всех изоповерхностей. Так, купол пикноклина в центрах двух круговоротов, восточного и западного, может возвышаться над периферической частью на 25 – 30 м [12]. Одна из причин этого состоит в том, что приближаясь к берегам, ОЧТ вызывает прибрежные антициклонические вихри (ПАВ), оказывающие большое влияние на динамику всей прибрежной зоны [12, 13]. Если в кольце ОЧТ вода имеет тенденцию к апвеллингу, то ПАВ вызывает «присклоновый даунвеллинг» [15], в котором аккумулируется любая взвесь, включая планктон и загрязнения, и погружается на глубину. ПАВ имеют нестационарный характер, образуются преимущественно у побережий с минимальной шириной шельфа.

В последние годы ПАВ в Чёрном море отслеживают с помощью спутников. Если при судовых исследованиях регистрировали 19 – 46 ПАВ в течение года, то на снимках из космоса их число оценивают для северной половины моря в 51 – 105, не говоря уже об анатолийском побережье, где в год образуется более 230 ПАВ. Произведена статистическая оценка размеров ПАВ: модальный диаметр составляет чуть менее 50 км [10]. Отдельные, часто повторяющиеся (квазистационарные) ПАВ получили собственные названия, например, Севастопольский и Батумский вихри [4, 9].

Описанные даунвеллинги приводят к тому, что содержащие кислород воды наиболее глубоко проникают примерно у границы шельфа, где они контактируют с дном. Это

происходит обычно на глубинах 150 – 170 м (в Прибосфорском районе, в связи с влиянием нижнебосфорского течения, кислород и животные регистрируются на глубинах до 250 м<sup>1</sup>) [6, 14, 20]. Для примера кратко опишем ситуацию у побережья Кавказа, где исследования на одном разрезе проводили в течение 5 лет [12]. Вдоль берегов здесь образуются прибрежные антициклонические вихри, их цепь создает прибрежную зону конвергенции. В вихрях опускается взвесь, загрязнения и кислород, из-за чего граница сероводородной зоны заглубляется. На описываемом разрезе в 5 милях от берега глубина была 550 м, среднее за период наблюдений содержание кислорода составляло по горизонтам: на 100 м – 4.39, на 150 м – 0.97, на 200 м – 0.26 мл л<sup>-1</sup>. Сезонный ход кислорода имел максимум в марте и минимум в августе. Убывание кислорода начиналось на глубине 50 м. Наблюдались и межгодовые колебания. Сравнивая положение нижней границы холодного промежуточного слоя (ХПС) в разные годы, установили, что в аномально холодные годы она опускается в зоне прибрежной конвергенции [16], что влечёт изменение и других границ. На случай сомнений в абсолютных величинах содержания кислорода, полученных ещё прежними методами, укажем, что концентрация кислорода в верхнем перемешанном слое и в ХПС, по самым современным данным, доходит до 250 – 350 мкМ, а в оксиклине она уменьшается до 10 – 20 мкМ на его нижней границе [3]. Это подтверждено как в северной, так и в южной частях моря [15, 23].

В Чёрном море вертикальные профили часто сопоставляют с величинами условной плотности воды ( $\sigma_\theta$ ). Так, при  $\sigma_\theta = 15,7$  концентрация кислорода составляет менее 10 мкМ [25]. Это может наблюдаться на глубинах от 45 и даже до 197 м в антициклонических вихрях у свала глубин [2]. Появление сульфидов наблюдается на глубинах от 110 до 170 м, при условной плотности  $\sigma_\theta = 16,15 - 16,2$  [3, 25]. При этом в циклонических областях  $\sigma_\theta = 16,2$  достигается на глубине 105 – 123 м, а в антициклонических – на 160 – 193 м [34]. Таким образом, Морський екологічний журнал, № 2, Т. XII, 2013

глубина ПАВ чаще достигает до 150 м, но в отдельных случаях следы даунвеллинга, включая присутствие кислорода, могут регистрироваться до 200 м. Утверждают, что в этом процессе участвуют и внутренние волны, «закачивающие» кислород до глубин 150 – 200 м [12].

Часто считают, что глубина появления сульфидов соответствует нижней границе аэробного слоя. Однако над сероводородной зоной обнаружили слой, в котором отсутствуют как O<sub>2</sub>, так и H<sub>2</sub>S (точнее, их концентрация составляет менее 10 мкМ). Этот аноксичный, но не сульфидный слой назвали “suboxic”, что переводят то как «субкислородный», то как «субоксидный» [3, 15, 25].

Итак, водные массы Чёрного моря нормоксичны во всём верхнем квазиоднородном (перемешанном) слое (ВКС). В оксиклине, верхняя часть которого находится при  $\sigma_\theta = 14,6$ , а нижняя – при  $\sigma_\theta = 15,6$  [2], нормоксичные воды сменяются гипоксичными. На 5-летнем разрезе у Кавказа положение такой условной плотности наблюдалось на глубине в среднем 150 м [12].

Воспользуемся приведёнными в начале статьи сведениями о принятой границе гипоксических вод. Вертикальное распределение кислорода у края шельфа крайне непостоянно. На карте, построенной для глубины 75 м [3], видно, что на данном горизонте вблизи берегов преобладают нормоксические условия, но нередко в пределах шельфовой зоны пороговые для гипоксии 60 мкМ наблюдаются на глубине 60 – 70 м; мало того, на указанных глубинах концентрация кислорода бывает и 20 мкМ. Гипоксия может начинаться при  $\sigma_\theta = 15,25 - 15,5$ , в нижней части оксиклина: при данной условной плотности концентрация кислорода колеблется в пределах 80 – 35 (в среднем около 60) мкМ [22, 23, 27]. Концентрация кислорода 50 мкМ.л<sup>-1</sup> может регистрироваться на глубинах от 60 до 160 м.

Недавно показано, что значение  $\sigma_\theta = 16,2$ , соответствующее глубине появления сульфидов, подвержено квазипериодическим колебаниям в диапазоне глубин 130 – 165 м [1].

Подобные колебания верхней границы сероводородной зоны были зарегистрированы и в другой работе [6]. По перечисленным причинам невозможно назвать точные границы глубин, занимаемых гипоксичными водами, тем более, что в пределах слоя гипоксичных вод с каждым метром глубины содержание кислорода снижается от 63 мк М.л<sup>-1</sup> до нуля. Будем ориентироваться на глубину 150 м, на которой при узком шельфе (как у Кавказа) среднее значение  $B_0 = 15.6$  соответствует нижней границе оксиклина, под которой находится субоксидный слой («ни кислорода, ни сероводорода»). Зона контакта дна и вод с разным содержанием кислорода наглядно представлена на схеме, где изображен вертикальный разрез, охватывающий глубины от 100 до 175 м в зоне бровки шельфа (рис. 1).

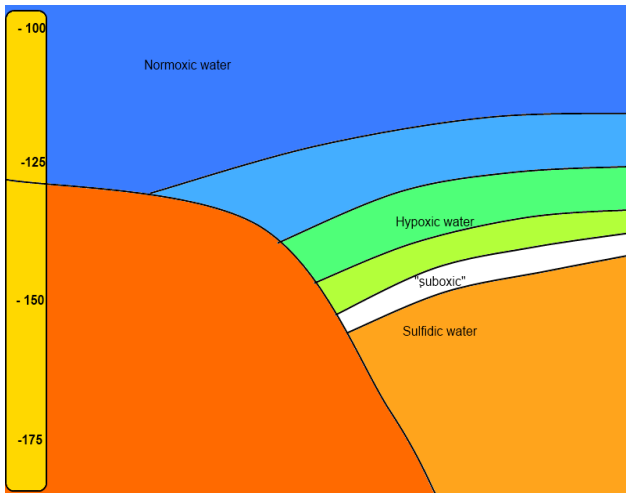


Рис. 1 Схема, отражающая контакт бентали со слоями вод с разным содержанием кислорода (от нормоксичных до сульфидных)

Fig. 1 Scheme presents the contact of benthals with layer waters involving different oxygen content (from normoxic to sulfide)

Показана область контакта дна с нормоксическими, гипоксическими (в разной степени), субоксическими и, наконец, с сульфидными водами. Приведённая схема соответствует имеющимся данным, но является статической и не отражает большую неустойчивость границы сульфидных вод в области их контакта с дном. Эта неустойчивость показана в работах последнего времени [1, 5, 6, 21, 35]. Не

вдаваясь в плохо изученные физические причины флуктуации границ, упомянем только наиболее вероятные из них – кратковременное существование и перемещение ПАВ в пространстве, различие их мощности и вертикального распространения, а также «внутренние волны». У Босфора дополнительной причиной колебаний границ служат пульсации режима поступления мраморноморских вод в Чёрное море. Наличие таких флуктуаций затрагивает все границы, изображённые на рис. 1. Покажем только изменение границ сульфидной зоны (рис. 2). Схема отражает колебательный режим изменения границы контакта с дном. Флуктуации верхней границы сульфидного слоя могут достигать высоты 15 м и более. На пологой поверхности дна граница может перемещаться на значительное расстояние. Имеются сведения [6] о перемещении границы сульфидного слоя между глубинами 146 и 168 м (сравните кривые 1 и 2 на рис. 2).

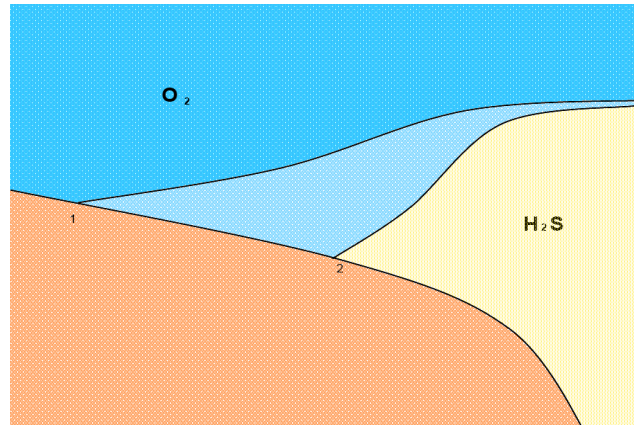


Рис. 2 Схематическое изображение колебаний границы сульфидной зоны у дна (положения 1 и 2). Соответствующие колебания имеют и границы зоны гипоксии (см. рис. 1).

Fig. 2 Schematic illustration of the fluctuation of area sulfide limit at the bottom (location 1 and 2). The limit of hypoxia area has the same fluctuation (see Fig. 1).

По указанным причинам для организмов бентали перманентная зона гипоксии проявляется в переменном режиме. Колебания степени гипоксии здесь происходят, вероятно, часто, но это ещё предстоит исследовать.

1. Гулин М. Б., Стокозов Н. А. Изменчивость окислительно-восстановительных условий в придонном слое над полями метановых сипов на континентальном склоне северо-западной части Чёрного моря // Морск. экол. журн. – 2010. – 9, № 2. – С. 51 – 57.
2. Еремеев В. Н., Коновалов С. К., Романов А. С. Особенности распространения кислорода и сероводорода в водах Чёрного моря в зимне-весенний период // Морск. гидрофиз. журн. – 1997. – № 4. – С. 32 – 45.
3. Еремеев В. Н., Коновалов С. К. К вопросу о формировании бюджета и закономерностях распределения кислорода и сероводорода в водах Чёрного моря // Морск. экол. журн. – 2006. – 5, № 3. – С. 5 – 30.
4. Ерошко А. А. Батумский антициклонический круговорот в летне-осенний сезон: пространственная структура, изменчивость // Системы контроля окружающей среды: сб. науч. тр. / НАН Украины, Морск. гидрофиз. ин. – Севастополь, 2002. – С. 454 – 460.
5. Заика В. Е., Бондарев И. П. Донная гипоксия на шельфе и аноксия глубоководной бентали в Чёрном море // Морск. экол. журн. – 2010. – 9, № 2. – С. 58 – 61.
6. Заика В. Е., Гулин М. Б. Наибольшие глубины обитания рыб в Чёрном море и особенности их питания у границы сероводородной зоны // Морск. экол. журн. – 2011. – 10, № 2. – С. 39 – 47.
7. Заика В. Е., Иванова Е. А., Сергеева Н. Г. Сезонные изменения мейобентоса в бухтах Севастополя с анализом влияния донной гипоксии // Морск. экол. журн. – 2011. – Отд. вып. № 2. – С. 29 – 36.
8. Заика В. Е., Коновалов С. К., Сергеева Н. Г. Локальные и сезонные явления гипоксии на дне Севастопольских бухт и их влияние на макрозообентос // Морск. экол. журн. – 2011. – 10, № 3. – С. 15 – 25.
9. Ильин Ю. П., Белокопытин В. Н. Сезонная и межгодовая изменчивость параметров холодного промежуточного слоя в области Севастопольского антициклонического круговорота // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сб. науч. тр. / НАН Украины, Морской гидрофизический институт. – Севастополь, 2005. – Вып. 12. – С. 29 – 41.
10. Каримова С. С. Исследование нестационарных вихревых структур Чёрного моря по данным инфракрасных и оптических изображений // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2011. – 8, № 4. – С. 228 – 244.
11. Колесникова Е. А., Сергеева Н. Г. Первая находка *Darcythompsonia fairlensis* (Copepoda, Harpacticoida) в Чёрном море // Морск. экол. журн. – 2011. – 10, № 1. – С. 72.
12. Овчинников И. М., Тутов В. Б., Кривошея О. И. и др. Гидрологическая структура и динамика вод // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения Прикавказской зоны Чёрного моря – М.: Недра, 1996. – С. 133 – 202.
13. Сапожников В. В. Экологическое состояние прибрежной зоны Чёрного моря / Экология прибрежной зоны Чёрного моря: сб. науч. тр. – М.: ВНИРО, 1992. – С. 4 – 17.
14. Сергеева Н. Г., Заика В. Е., Бондарев И. П. Нижняя граница зообентоса в Прибосфорском районе Чёрного моря // Мор. экол. журн. – 2011. – 10, № 1. – С. 65 – 72.
15. Стунжас П. А., Якушев Е. В. О тонкой гидрохимической структуре редокс-зоны в Чёрном море по результатам измерения открытым датчиком кислорода и по батометрическим данным // Океанология. – 2006. – 46, № 5. – С. 672 – 684.
16. Тутов В. Б. Формирование зимней гидрологической структуры Чёрного моря в зависимости от суровости зим // Океанология. – 2000. – 40, № 6. – С. 826 – 832.
17. Biello D. Oceanic dead zones continue to spread // Sci. American. – 2008. Mode of access : [www.scientificamerican.com](http://www.scientificamerican.com).
18. Diaz R. J., Rosenberg R. Spreading dead zone and consequences for marine ecosystems // Science. – 2008. – 321, no. 5891. – P. 926 – 929.
19. Ekau W., Auel H., Pörtner H., Gilbert D. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish) // Biogeosciences. – 2010. – 7, № 5. – P. 1669 – 1699.
20. Holtappels M., Lichtschlag A., Ihsan Yu., Boetius A., Cagatay N., Gaute L., Kuypers M. Coupled denitrification – sulfide oxidation stimulated by the inflow of oxic Mediterranean waters into the anoxic layers of the Black Sea // Geophysical Res. Abstracts. – 2011. – 13. – P. 9125.
21. Holtappels M., Janssen F., Lichtschlag A. et al. Highly dynamic oxygen conditions and increased denitrification in Crimean Shelf sediments (Black Sea) // Geographical Research Abstracts. – 2012. – 14. – P. 11447.
22. Glazer B. T., Luther G. W., Kononov S. K., Friederich G. E., Nuzzio D. B., Trouwborst R. E., Tebo B. M., Clement B., Murray K., Romanov A. S. Documenting the suboxic zone of the Black Sea via high-resolution real-time redox profiling // Deep-Sea Res Pt II. – 2006. – 53. – P. 1740 – 1755.

23. *Kucuksezgin F., Pazi I.* Vertical structure of the chemical properties of western Black Sea // *Indian J. Marine Sci.* – 2003. – **32**, no. 4. – P. 314 – 322.
24. *Middelburg J. J., Levin L. A.* Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry // *Biogeosciences.* – 2009. – **6**, № 7. – P. 1273 – 1293.
25. *Murray J. W., Stewart K., Kassakian S., Krynytzky M., DiJulio D.* Oxic, suboxic and anoxic conditions in the Black Sea // *Yanko-Hombach V., Gilbert A. S., Panin N., Dolukhanov P. M. (Eds.) The Black Sea flood question: changes in coastline, climate and human settlement.* - Dordrecht, 2007. – P. 1 – 21.
26. *Nilsson H. C., Rosenberg R.* Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile-imaging and by grab samples // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2000. – **197**. – P. 139 – 149.
27. *Oguz T.* Role of physical processes controlling oxycline and suboxic layer structures in the Black Sea // *Global biogeochemical cycles.* – 2002. – **16**, № 2. – P. 3-1 – 3-13.
28. *Rosenberg R.* Effect of oxygen deficiency on benthic macrofauna // *Freeland H. J., Farmer D. M., Levings C. D. (Eds.) Fjord oceanography.* – New York, 1980. – P. 499 – 514.
29. *Rosenberg R., Hellman B., Johansson B.* Hypoxic tolerance of marine benthic fauna // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1991. – **79**. – P. 127 – 131.
30. *Sergeeva N. G., Konovalov S. K., Kolesnikova E. A., Chekalov V. P.* Response of the meiobenthos communities to hypoxia in the coastal zone (Tarhankut, Crimea, the Black Sea) // *Proc. "IGCP 521-INQUA 0501 Seventh Plenary Meeting and Field Trip"* / Gilbert A, Yanko-Hombach V (eds.), Odessa, Ukraine, 21 – 28 August. – Odessa, 2011. – P. 151 – 154.
31. *Sergeeva N. G., Gooday A. J., Mazlumyan S. A., Kolesnikova E. A., Lichtschlag A. et al.* Meiobenthos of the Oxidic/Anoxic Interface in the Southwestern Region of the Black Sea: Abundance and Taxonomic composition // *Altenbach A. V., Bernhard J. M., Seckbach J. (Eds.). Anoxia: Paleontological Strategies and Evidence for Eukaryote Survival.* – Dordrecht, 2011. – P. 369 – 401.
32. *Vopel K., Dehmlow J., Arlt G.* Vertical distribution of *Cletocamptus confluens* (Copepoda, Harpacticoida) in relation to oxygen and sulphide microprofiles of a brackish water sulphuretum // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1996. – **141**. – P. 129 – 137.
33. *Wetzel M. A., Fleeger J. W., Powers S. P.* Effects of hypoxia and anoxia on meiofauna: A review with new data from the Gulf of Mexico // *Coastal and Estuarine Studies.* – 2001. – **58**. – P. 165 – 184.
34. *Yuneva T. V., Svetlichny L. S., Yunev O. A. et al.* Nutritional condition of female *Calanus euxinus* from cyclonic and anticyclonic regions of the Black Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1999. – **189**. – P. 195 – 204.
35. *Zaika V. E., Sergeeva N. G.* Deep-water benthic polychaetes (*Vigtorniella zaikai* and *Protodrilus* sp.) in the Black Sea as indicators of the hydrogen sulfide zone boundary // *Vestnik zoologii.* – 2012 – **46**, № 4. – P. 19 – 27.

Поступила 30 ноября 2012 г.

**Структура зони перманентної гіпоксії біля бровки шельфу Чорного моря. В. Є. Заїка.** Шар перманентної гіпоксії в Чорному морі, розташований над зоною сульфідних вод і охоплює все море. Різноманітна мейофауна населяє область контакту цього шару з дном. Описані деталі структури зони гіпоксії, з використанням даних, отриманих фізиками і біологами.

**Ключові слова:** Чорне море, перманентна гіпоксія

**Structure of area of permanent hypoxia at the shelf edge of the Black Sea. V. E. Zaika.** The layer of permanent hypoxia locates over sulfide waters zone and covers the whole of the Black Sea. Various meiofauna inhabits in the contact area of the bottom in this one. The zone hypoxia structure is shown in the detail by using the data of physicist and biologist.

**Key words:** the Black Sea, permanent hypoxia