



УДК 574.587:574.9(262.5)

М. Б. Гулин, канд. биол. наук, ст. н. с.

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

БАТИМЕТРИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИВЫХ АКТИВНЫХ ФОРМ ЗООБЕНТОСА В ХЕМОКЛИНЕ ЧЁРНОГО МОРЯ

Выполнены прижизненные исследования микро- и мейобентоса из редокс-градиентного сегмента бентали глубоководной части шельфа и континентального склона Чёрного моря. В прибосфорском районе наибольшее количество живых, двигательных особей обнаружено в донных осадках на глубине 172 м – над верхней границей сероводородной зоны пелагиали, примыкающей к материковому склону (185 – 188 м). На более пологом дне в северо-западной части моря в пределах субоксидной и редокс зон также наблюдалось скопление микроаэрофильных бентосных организмов, характеризовавшееся двумя пиками высокой численности. Выявленные особенности локализации бентоса могут быть обусловлены градиентами глубин и рельефом дна, региональной стратификацией и пространственно-временной динамикой водных масс.

Ключевые слова: глубоководный бентос, гипоксия, аноксия, сероводородное заражение, Чёрное море

Целенаправленное изучение глубоководных сообществ зообентоса у верхней границы сероводородной зоны Чёрного моря было возобновлено в конце прошлого столетия германскими специалистами У. Лют и К. Лют [15], после исследований В. Н. Никитина, выполнявшихся в 1923 – 1928 гг. [12]. В 1991 – 1992 гг. цитируемые авторы выполнили два бентосных разреза: один – на румынском шельфе и континентальном склоне, характеризующимися относительно плавным понижением дна, второй – на траверзе г. Инеболу (Турция), где дно отличается резкими перепадами глубин. Авторы не ограничились изучением лишь состава и распределения макро- и мейобентосных организмов, а работали комплексно с анализом основных гидролого-гидрохимических параметров водной толщи и их пространственной и пространственно-временной динамики. Отборы проб и измерения производились в одни и те же «метеорологические» и «гидрологические» осенние сезоны. Поэтому сравнение между собой данных 1991 и 1992 гг. [15] представляется корректным. Длина трансекты «Инеболу» составляла около 68 км, у берегов Румынии – 136 км. Вблизи Инеболу в течение недели изучали динамические аспекты хемоклина, тогда как в румынском секторе выполнена лишь квазисинхронная съёмка. Главным результатом этих исследований явилось обнаружение в нижней части субоксидной зоны (130 – 150 м),

непосредственно прилегающей к границе появления глубинного сероводорода, максимума численности обеих исследованных размерных групп донной фауны – макро- и мейобентоса.

Обозначенное направление бентосных исследований на глубинах залегания черноморского хемоклина в настоящее время активно развивается. В первую очередь, следует отметить работы В. Е. Заики с соавторами [7, 19]. Вместе с тем, в обширном списке современных публикаций, посвящённых экологии глубоководного зообентоса Чёрного моря, выявляется очевидный дефицит исследований, в которых проводились бы прижизненные наблюдения и оценка функционального состояния гидробионтов, выделяемых из донных осадков переходной субоксидной и сероводородной зон [3]. В подавляющем числе случаев пробы осадочных субстратов вместе с содержащимися в них организмами сразу после отбора фиксируют соответствующими реагентами для последующей камеральной обработки. Однако в исследуемом промежуточном слое – хемоклине, в пределах которого параметры среды меняются от гипоксических к анаэробным, условия обитания донной фауны являются критическими и чрезвычайно изменчивыми [3, 15, 16]. Это не может не влиять на жизнеспособность и активность организмов-аэробов, их жизненные циклы и адаптационные стратегии выживания. В случае

предварительной фиксации образцов донных осадков возможность последующего надёжного разделения организмов, которые на момент консервации проб были живыми или, наоборот, уже отмершими, кажется проблематичной. Следовательно, такой подход способен в отдельных случаях привести к искажениям при интерпретации результатов анализа биологических материалов, извлекаемых из проб грунта, например, причисление найденных остатков отмерших организмов к живым, активно жизнедеятельным или находящимся в состоянии анабиоза.

Одним из немногочисленных примеров изучения черноморского глубоководного зообентоса в его нативном состоянии (вернее, близком к таковому) является работа [1]. Авторы отбирали пробы донных отложений, начиная с мелководья и вплоть до глубины 432 м, извлекали инфузорий из грунта путём его промывки или взмучивания, а за-

тем просматривали под микроскопом полученную суспензию частиц ила и содержащихся в нём организмов.

Цель настоящей работы – проанализировать распределение активно-подвижных форм зообентоса, обнаруживаемого в месте контакта хемоклина водной толщи со склоном черноморской бентали, с использованием методик прижизненных наблюдений в условиях, приближённых к природным.

Материал и методы. Экспедиционные работы выполняли в рейсе MSM15/1 НИС “Maria S. Merian” (ФРГ) с 12.04 по 8.05.2010 г. Отбор проб и измерения проводили на двух разрезах (трансектах), располагавшихся в существенно отличающихся друг от друга участках Чёрного моря: у пролива Босфор (18 – 20 миль от входа в пролив) и в северо-западной части моря примерно в 16 – 22 милях от Севастополя (табл. 1).

Табл. 1 Расположение бентосных трансект, их протяжённость и диапазон исследованных глубин
Table 1 Location of benthic transects, their extension and depth range

Район исследований	Названия и координаты станций на разрезах:		Длина трансект, км	Диапазон глубин дна, м
	начальная	конечная		
(№ 1) Прибосфорский	MSM15/190 41° 30.13' N 29° 16.32' E	MSM15/280 41° 28.53' N 29° 14.62' E	3.7	116 – 301
(№ 2) Крымский	Jago-1113 44°40.493' N 33°05.532' E	Jago-1123 44°33.447' N 32°56.065' E	18.1	115 – 376

При выполнении бентосного разреза у Босфора (трансекта № 1) использовали кассетный трубчатый пробоотборник-мультикорер “TVMUC”, снабжённый подводной видеокамерой и светильником, имеющий внутренний диаметр грунтоотборных трубок 95 мм (MARUM, Бремен, ФРГ). Для определения значений редокс-потенциала (Eh) пробы придонной воды в прибосфорском районе отбирали с помощью судового STD-зонда, снабжённого кассетой батометров (CTD SBE911, Seabird Electronics, Белвью – Вашингтон, США).

Основной объём работ по сбору образцов и проведению измерений выполнен на крымском бентосном разрезе (трансекта № 2) с борта обитаемого подводного аппарата “Jago” (ФРГ). Подводный аппарат (ПОА) был оборудован “оптодом”, т.е. оптическим кислород-селективным сенсором (AADI-3830, Aanderaa Data Instruments AS, Берген, Норвегия), батометром Нискина для взятия придонной воды и пушкорами – отборниками колонок грунта с

внутренним диаметром трубок 74 мм (JAGO-GEOMAR, Киль, ФРГ). На одной станции в северо-западной части моря (глубина дна 156 м) для взятия пробы донных осадков использовали TVMUC.

Выбор оптимального местоположения станций на указанных трансектах осуществляли после детального обследования дна и составления батиметрических карт с использованием бортовых интегрированных акустического и компьютерного комплексов. В комбинации с системой точного позиционирования POSIDONIA (iXSea, Марли Ле Рой, Франция) это обеспечило высокую точность навигации ПОА и пробоотбора с использованием “Jago” и TVMUC.

Измерения окислительно-восстановительного потенциала (Eh) проводили с помощью стандартного иономера PH150M (ГЗИП, Гомель, Беларусь) в комплекте с платиновым измерительным электродом (Corning Glass Works, Корнинг - Нью-Йорк, США) и встроенным в него хлорсеребряным

электродом сравнения. Перед измерениями Eh-электрод калибровали по эталону HI7021 (HANNA Instruments, Сегед, Венгрия).

Изучение распределения живых особей микро- и мейобентоса в биотопах острой гипоксии и сероводородного заражения осуществляли в условиях, близких *in situ*. Для сохранения исходных окислительно-восстановительных характеристик среды, верхний слой донных осадков из колонок пушкоров или мультикорера отсасывали шприцем. Для этого использовали цельностеклянный шприц объёмом 100 см³ (МЕДСТЕКЛО, Клин, Российская Федерация). Практическое применение показало, что шприцем такой ёмкости удаётся собрать весь осадок примерно из верхних 0.7 см колонок грунта в мультикорере и слой до 1.1 см из пушкоров, причём отбор пробы осуществляется в виде суспензии с придонной водой в соотношении 1 : 1. Наконечник шприца снабжён короткой силиконовой трубкой с зажимом. Поршень смазывали силиконовым маслом для достижения максимальной газонепроницаемости устройства. В процессе отбора суспензии шприцем поверхность донных осадков в колонках грунтоотборника оставалась прикрытой от контакта с воздухом слоем придонной воды, поднятой вместе с донными отложениями.

Шприц со смесью осадка и придонной воды устанавливали в штативе вертикально и давали суспензии отстояться до явно наблюдаемого разделения фаз – осадка и супернатанта. Обычно эта процедура длилась не менее 15 – 20 мин. Затем содержимое шприца порциями по 15 мл переливали в крышку стеклянной чашки Петри, которую сразу закрывали её перевёрнутой донной частью, избегая попадания пузырьков воздуха в пространство создаваемой таким образом плоской камеры, целиком заполненной водной суспензией пробы.

Учёт живых организмов проводили с помощью микроскопа МБИ-1 (ЛОМО, СПб, РФ) с объективом $\times 8$, в проходящем “холодном” свете светодиодного осветителя. При необходимости дополнительное изучение образцов осуществляли с использованием объектива $\times 10$. Вместо окуляра применяли специальную цифровую телекамеру ICM532A (BRESSER Optics, Реде, ФРГ), соединённую с компьютером. Захват и запись видеопотока производили с помощью компьютерной программы NERO-7 (Nero AG, Карлсбад, ФРГ). Площадь поля зрения при 8-кратном объективе – 0.648 мм².

Прямой счёт организмов проводили методом случайной выборки – “полей зрения” [2, 6]. В каждом случае просматривали в среднем 25 % площади чашки Петри. При низкой численности организмов в пробе для просмотра дополнительно использовали методики трассирования [14] или тотального сканирования образцов. Для контроля в пробах придонной воды, полученных с помощью батометра Нискина, установленного на ПОА “Jago”, выборочно проверялось содержание демерсального зоопланктона (как оказалось, несущественное, из-за малого объёма используемых для анализа образцов). Методика была аналогична описанным выше процедурам для зообентосных организмов. Во всех случаях видеозапись процесса сканирования образцов под микроскопом сохранялась на жёстком диске компьютера.

При визуальном изучении проб учитывались только те особи, которые проявляли зримые признаки жизни: активно перемещались в наблюдаемом пространстве или же некоторую подвижность сохраняли отдельные части их тел.

Результаты. Прижизненные исследования зообентоса, обнаруженного в гипоксических местообитаниях – субоксидной и редок зонах, проведены нами в верхнем, 0.0 – 0.7 или 0.0 – 1.1 см слое полученных колонок грунта. Известно, что проникновение растворённого кислорода в толщу морских донных отложений ограничивается физико-химическими свойствами грунтов и активностью действующих в них биогеохимических факторов. Показано, например, что в илах диффузия O₂ может наблюдаться лишь в самом верхнем слое осадков, толщиной иногда менее 1 мм [17]. Это согласуется с материалами исследований германских коллег в рейсе MSM15/1: вертикальные микропрофили *in situ* распределения кислорода в осадках крымского шельфа, измеренные с шагом 100 – 200 мкм, показали, что растворённый O₂ обычно проникает только в верхний 3-мм слой донных отложений. Таким образом, исследованный нами 7- или 11-миллиметровый поверхностный горизонт осадков достаточно надёжно охватывал ту часть бентали, которая может аэрироваться кислородом из водной толщи.

По нашим наблюдениям, в фауне бентали в зоне хемоклина обоих районов – при-босфорского и вблизи Крыма – преобладали инфузории, нематоды и жгутиконосцы. Ciliophora являлись, как правило, доминирующей группой и были представлены не менее чем 8 отрядами (Scuticociliatida, Naptorida, Hymenostomatida, Trichostomatida, Cryptophorida, Pleurostomatida, Heterotrichida, Oligotrichida). Длина клеток зоофлагеллят не превышала 7 – 16 мкм. Детальная прижизненная таксономическая идентификация особей столь малых размеров была затруднена по техническим причинам. Напротив, систематика нематод в глубоководных экотопах Чёрного моря ранее изучена достаточно подробно. При этом 38 видов и 6 родов данной группы бентосных организмов найдены только на глубинах с гипоксическими условиями местообитания [18].

Прибосфорский район (тр. № 1). В придонном слое воды отрицательные значения окислительно-восстановительного потенциала (Eh), т.е. появление сероводорода в воде, отмечены, начиная с глубины 191 м (табл. 2).

Табл. 2 Окислительно-восстановительный потенциал (Eh) в придонном слое воды на трансекте в Прибосфорском районе

Table 2 Redox-potential (Eh) in the water near-bottom layer along the benthic transect in the Bosphorus area

№№ СТД-станций	Глубина дна, м	Глубина отбора, м	Eh, мВ
MSM15/280	116	112	+ 208
MSM15/274	136	127	+ 182
MSM15/242	152	146	+ 190
MSM15/232	159	146	+ 180
MSM15/227	172	161	+ 181
MSM15/223	197	191	- 97
MSM15/205	221	206	- 133
MSM15/197	260	250	- 203
MSM15/190	301	288	- 203

Примечание. Пунктирная линия – горизонт залегания верхней границы сероводородной зоны
Comment. Dashed line is an upper margin of the Black Sea H₂S-zone detected by Eh-measurements

Необходимо отметить, что расстояние между дном и горизонтом взятия проб воды

кассетным СТД-зондом составляло на разных станциях от 4 до 15 м (в среднем 10 м). Оценочные расчёты по осреднённым глубинам и по градиенту редокс-потенциала (табл. 2) показывают, что верхняя граница сероводородной зоны вблизи дна в данном случае могла залегать на глубине около 185 – 188 м.

На прибосфорском СТД-разрезе суммарно выполнено 9 станций (табл. 2). Это была квазисинхронная гидрохимическая съёмка, проведённая 13 – 16 апреля 2010 г. Аналогичная бентосная трансекта с использованием пробоотборника TVMUC, выполнявшаяся одновременно с СТД-зондированиями, состояла из 7 станций.

Наибольшее количество живого микро- и мейобентоса обнаружено на глубине 172 м (рис. 1). Если исходить из отмеченных особенностей распределения величин Eh в придонной воде вдоль склона дна (табл. 2), пространственно данный максимум залегает над верхней границей сероводородной зоны. На 250 м встречена наиболее крупная из обнаруженных нами, активно передвигающаяся нематода (длина тела превышала 2.7 мм). Вместе с тем, общая численность живых организмов на 250 м была крайне низкой, а на ещё большей глубине – 294 м – каких-либо живых форм зообентоса найти не удалось (рис. 1). При этом здесь, как и в большинстве других проб, обнаружено значительное количество отмерших организмов – гарпактицид, нематод, полихет и проч., а также образования, похожие на цисты простейших и яйца Metazoa.

Отметим, что и на вышележащем горизонте 116 м (рис. 1) нами также найдено живых организмов. Данная аномалия может быть в какой-то мере объяснена совокупностью кислород-дефицитных условий среды и тех или иных особенностей микрорельефа дна (локальных углублений и т.п.). Как следствие, расселение зообентоса может иметь здесь очаговый, пятнистый характер. Наоборот, в глубинной аноксической зоне, исходя из самой сути её свойств (везде – бескислородная), следует

ожидать более стабильных условий среды и более гомогенной биогеоценотической структуры.

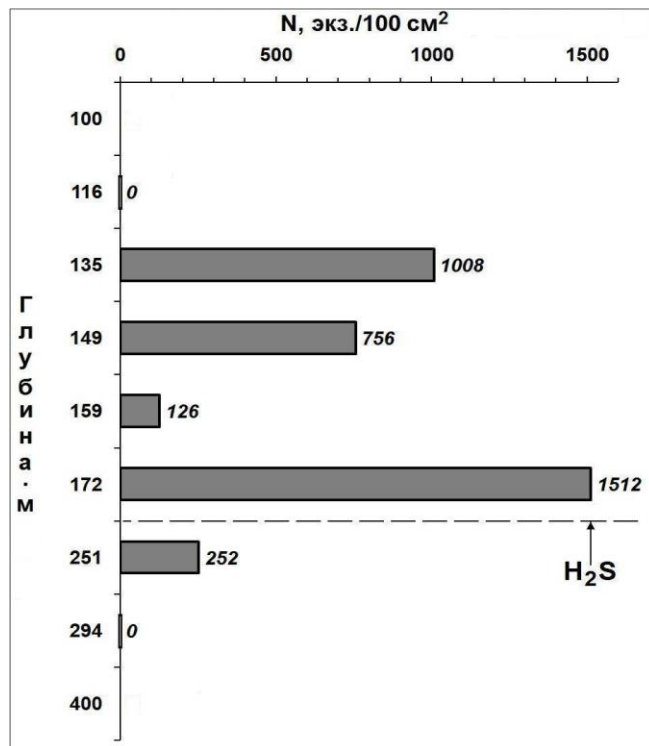


Рис. 1 Распределение по глубине живых подвижных особей микро- и мейобентоса (N) в верхнем слое донных отложений в прибосфорском районе. Пунктиром показано местоположение верхней границы сероводородной зоны, определённое по данным измерений Eh (см. также табл. 2)

Fig. 1 Depth distribution of alive (motile) micro- and meiobenthos (N) in the upper sediment layer of Bosphorus region. Dashed line shows is an upper margin of the Black Sea H₂S-zone that was detected by Eh measurements (see also Table 2)

Крымский район (тр. № 2). Наиболее детальные исследования проведены в северо-западной части моря, где работал ПОА “Jago” (табл. 3).

Выполнена трансекта из 14 станций, включая 10 бентосных (13 ст. “Jago” и 1 ст. TVMUC). Зондирование и бентосная съёмка проводились с 25 апреля по 6 мая 2010 г. Кислородный датчик-оптод, STD-зонд и батометр были установлены на ПОА “Jago” таким образом, чтобы измерения и отбор проб воды осуществлялись примерно в 1 м от поверхности

дна. При каждом погружении ПОА производились сотни измерений [O₂], которые затем были статистически обработаны (табл. 3).

Отметим (см. табл. 3), что кислород в исследованном диапазоне глубин распределён крайне неравномерно. Пикноклин водной толщи находился у дна приблизительно на глубине 145 м и пространственно совпадал с оксиклином. Однако оказалось, что кислород, пусть и в следовых количествах, способен проникать гораздо глубже указанного горизонта. Так, статистически достоверно его присутствие показано для горизонтов 160 – 163 и 192 – 204 м. С заглублением вдоль склона дна значимые уровни [O₂] чередуются с его нулевым содержанием (вернее, «аналитическим нулём»).

Приведенные в табл. 3 результаты определений содержания кислорода нельзя воспринимать статически. Измерения проводились во время серии погружений ПОА “Jago”, выполнявшихся в течение полутора недель. Соответственно, одним из объяснений, представляющимся уместным при анализе причин неравномерного распределения кислорода у дна, является гипотеза о влиянии короткопериодной пространственно-временной динамики хемоклина. Ранее было отмечено, что глубина расположения периферийных границ сероводородной зоны Чёрного моря вблизи континентального склона в короткие интервалы времени может варьировать в достаточно широких пределах [16].

Пространственно-временная изменчивость стратификации водных масс в придонном слое крымского района (тр. № 2) действительно оказалась сравнительно высокой. Согласно информации о распределении Eh (табл. 3), стабильные сульфидные условия в придонной воде начинались в описываемом районе с глубин 166 – 168 м или даже несколько выше. Вместе с тем, интрузии глубинных вод, содержащих сероводород, периодически способны проникать вдоль склона дна на 19 – 24 м выше, вплоть до изобаты 144 – 147 м.

Табл. 3 Концентрация растворённого кислорода (O_2), редокс-потенциал (Eh) и условная плотность вод (Sigma-T) в придонном слое на разрезе вдоль склона дна в северо-западной части Чёрного моря
 Table 3 Concentration of dissolved oxygen (O_2), redox-potential (Eh) and water density (Sigma-T) in the near-bottom water layer along the sea floor slope in the north-western Black Sea

№ станций – погружений ПОА “Jago”	Глубина дна, м	Условная плотность, Sigma-T (Jago-CTD, средние значения)	[O_2] <i>in situ</i> , мкМ (Jago-оптод)	Eh, мВ (Jago-батометр)
1113	115 - 118	14.3	95 ± 0.20	+ 168
1111	122 - 125	14.4	80 ± 0.05	+ 193
1119	128 - 132	14.0	167 ± 0.08	от + 170 до + 191
1115	133 - 135	14.2	129 ± 0.09	+ 148
1109	142 - 145	14.6	50 ± 1.25	+ 179
1122	144 - 147	15.5	0	- 91
1110	148 - 152	15.3	0	+ 151
1120	150 - 152	15.3	0	+ 211
1112	151 - 152	15.4	< 1 ± 0.03	-
1107	160 - 163	-	9 ± 0.03	-
1121	166 - 168	15.4	0	- 142
1108	192 - 199 200 - 204	-	4 ± 0.12 2 ± 0.03	- 177
1123	363 - 369 370 - 376	16.2	0 0	- 204 - 239

Примечания: Пунктирная линия – горизонт залегания пикноклина/оксиклина; доверительные интервалы для концентрации кислорода рассчитаны с уровнем надёжности $p = 0.99$; в скобках – средства отбора проб или измерений
 Comments: Dashed line – level of pycnocline/oxycline occurrence; confidence intervals for the oxygen concentration have been calculated with the reliability level $p = 0.99$; within the parenthesis – gears for sampling or measurements

Такие колебания, но несколько меньшей амплитуды, могут иметь очень короткий период. Например, 4 мая 2010 г. Eh-потенциал в придонном слое на глубине 152 м составлял +211 мВ. Однако уже через сутки, 5 мая, на 147-метровой отметке у дна были зарегистрированы отрицательные значения Eh (-91 мВ). Это может свидетельствовать о резком подъёме хемоклина ($\Delta =$ не менее 5 м). При малых углах наклона дна указанные горизонтальные придонные интрузии глубинных вод, заражённых сероводородом, могут охватывать полосу дна значительной ширины, по нашим оценкам, – сотни метров.

Из приведённых выше материалов можно заключить, что в северо-западной части моря вблизи Крыма в месте соприкосновения хемоклина водной толщи со склоном бентали растворённый кислород способен проникать приблизительно до горизонта 200 – 204 м. Эти величины находятся на максимальном пределе

традиционных оценок вертикального распределения O_2 для различных участков черноморского бассейна – от 100 до 200 м [5]. В данном отношении глубоководные сообщества зообентоса и демерсального планктона имеют преимущество перед обитателями пелагиали в центральной части Чёрного моря, поскольку границы проникновения кислорода на периферии основной сероводородной зоны водоёма значительно заглублены [5, 7, 8, 15].

Полученные данные хорошо согласуются с результатами визуальных наблюдений. Например, во время погружения ПОА “Jago” на глубину 363 – 376 м на дне нами обнаружены многочисленные риффели – высокие гребни иловых отложений, образованные подводными течениями. На короткой (примерно 300 м) трансекте зарегистрированы десятки таких образований высотой не менее 1 м; они состояли из плотных осадков и располагались параллельно батиметрическому контуру дна.

Присутствие большого количества массивных гребней на дне моря на столь значительной глубине (более 300 м) свидетельствует о том, что периодически в районе кромки шельфа и верхней части континентального склона действуют течения большой силы и продолжительности. В свою очередь, они, вероятно, способны воздействовать на пространственную структуру и временную динамику хемоклина, а также могут смывать и переносить на значительные расстояния и на большие глубины верхний слой донных осадков вместе с населяющими их бентосными организмами.

В субоксидной зоне крымского района, так же как и у Босфора, непосредственно над верхней границей сероводородной зоны найден максимум численности живого микрооксифильного бентоса, располагавшийся на глуби-

нах 135 – 153 м (рис. 2).

В данном случае обнаружена более высокая плотность зообентоса по сравнению с материалом из приобсфорского района. В целом (но не во всех случаях), доминировали Ciliophora, а их фауна отличалась достаточно высоким разнообразием.

Некоторое снижение общей численности бентоса на глубинах 156 и 161 м объясняется, возможно, тем, что здесь находится зона наибольшей пространственно-временной нестабильности респираторных условий обитания бентосной фауны с периодической сменой субоксидных условий аноксическими и наоборот, а также с резкими колебаниями редокс-потенциала и, соответственно, высокой изменчивостью содержания H_2S (табл. 3).

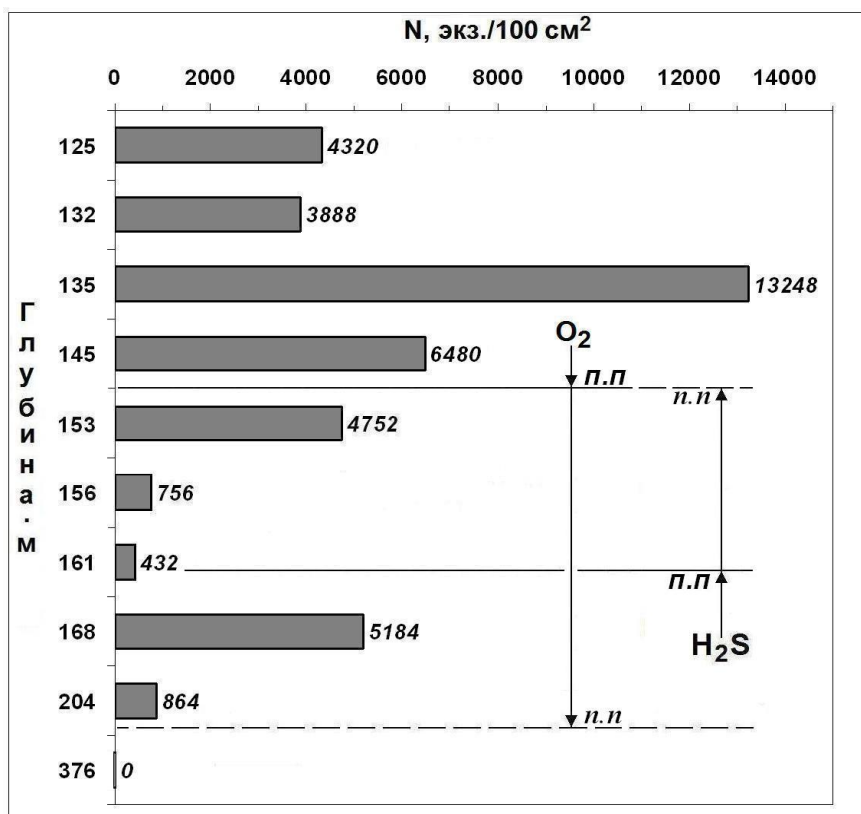


Рис. 2 Распределение живых активных форм зообентоса в верхнем слое осадков на склоне дна в северо-западной части Чёрного моря (N). *п.п.* – границы постоянного присутствия кислорода и сероводорода, *п.п.* – пределы их периодических проникновений в придонный слой бентали (данные о распределении Eh см. в табл. 3)
Fig. 2 Location of active alive forms of zoobenthos in the uppermost sediments along the seabed slope in the NW Black Sea (N). *п.п.* – boundaries of the zones of permanent presence of both oxygen and hydrogen sulfide, *п.п.* – spatial limits of their periodic inter-penetrations within the near-bottom water layer (Eh distribution data are included in a table 3)

На горизонте 168 м обнаружен второй, глубинный максимум живой биоты. Сравнение с данными о распределении Eh-потенциала в придонном слое (см. табл. 3) показывает, что

указанное скопление зообентоса расположено в условиях устойчивого сероводородного заражения.

Некоторые представители специфической фауны, населяющей хемоклин крымского района, представлены на рис. 3 и 4. В частно-

сти, на глубине 168 м в поверхностном слое осадков бентали найдена живая нематода (рис. 4). В этом и в большинстве других случаев двигательная активность нематод проявлялась главным образом в том, что, находясь в гуще детрита, они интенсивно извивались, скручиваясь в кольца и спирали. Однако их линейные перемещения при этом были незначительными.

Наибольшей глубиной на шельфе Крыма, где были обнаружены живые организмы,

оказался горизонт 204 м. Здесь преобладали крупные нематоды. Глубже, на отметке 376 м живых организмов не найдено. Получить более точное представление о местоположении нижней границы проникновения зообентоса в сероводородную зону на данной трансекте не удалось, т.к. в рейсе MSM15/1 НИС “Merian” исследования на глубинах 205 – 370 м в крымском районе не проводились.

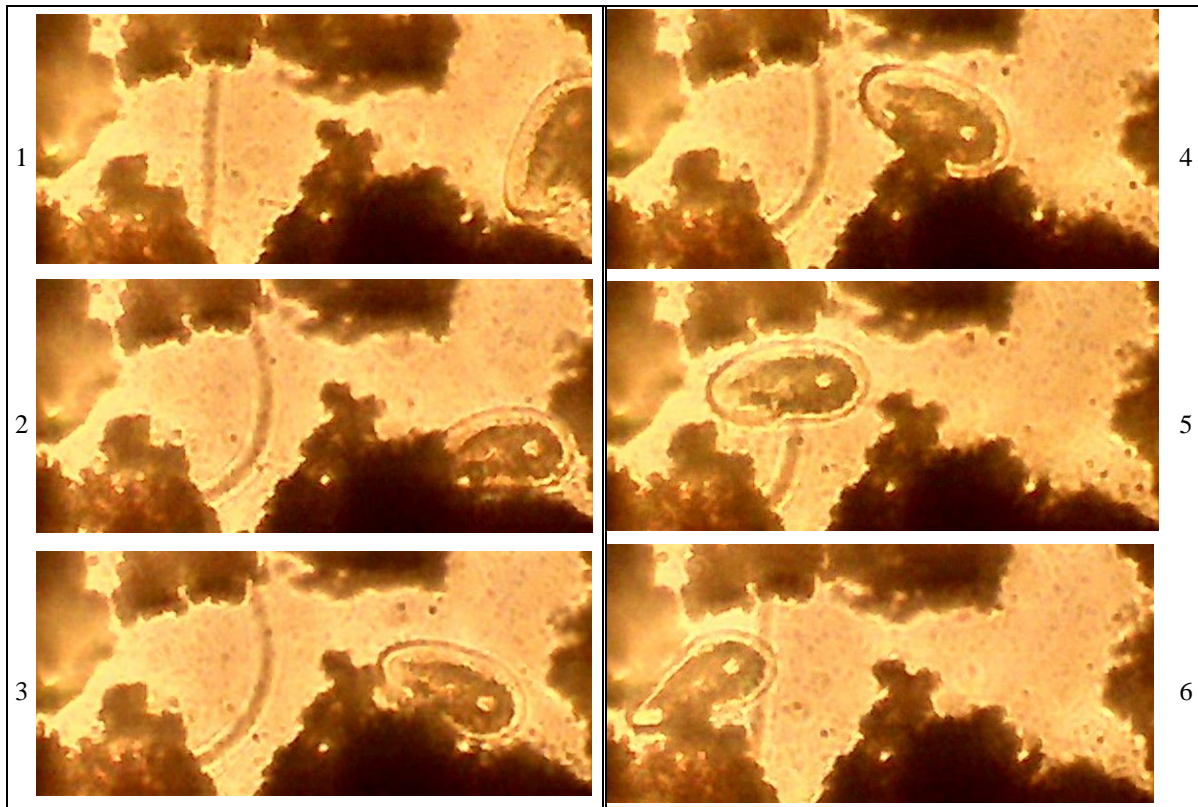
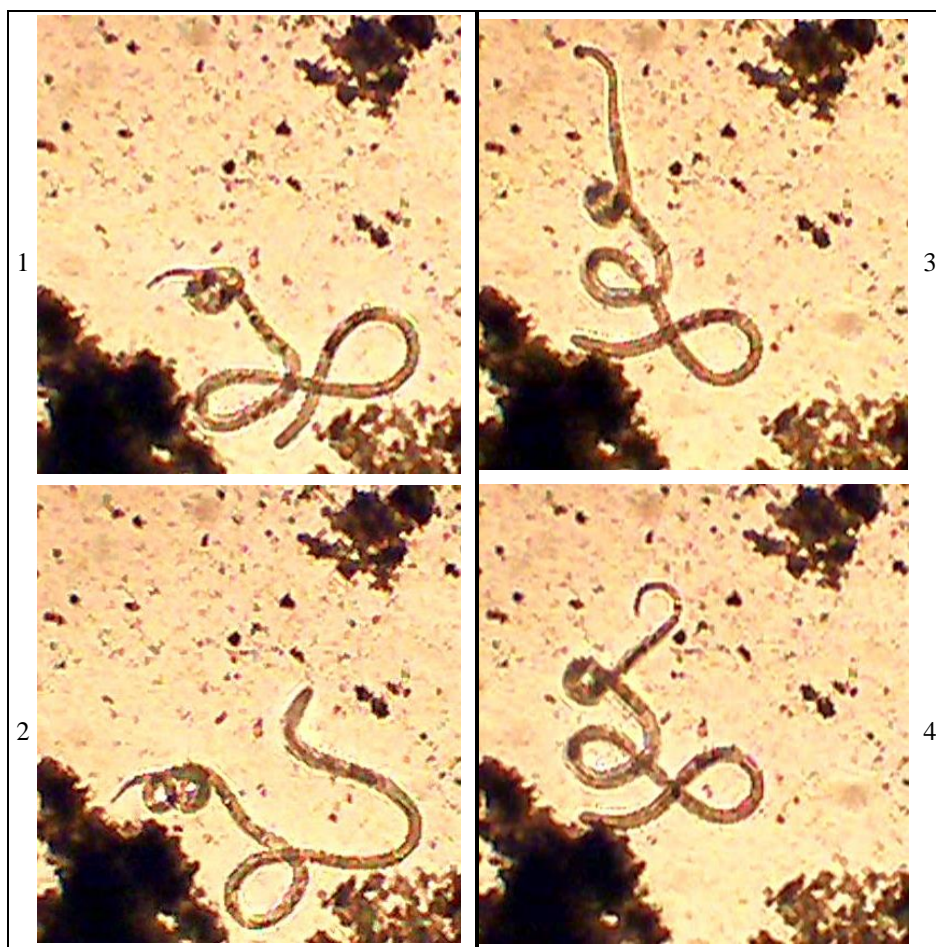


Рис. 3 Проба донных осадков с глубины 145 м: место контакта осадков континентального склона с субоксидной зоной водной толщи непосредственно над верхней границей H_2S -зоны Чёрного моря. Последовательные видеофрагменты (с 1 по 6-й): передвижения живой особи Ciliophora (род *Peritromus*) в частицах детрита. Длина тела инфузории около 170 μm . Время наблюдения 7 с.

Fig. 3 Sediment sample from a depth of 145 m: area of contact between the continental slope and suboxic water layer – just above the H_2S -zone of the Black Sea. Sequenced video clips (from 1st to 6th): movement of alive Ciliophora (genus *Peritromus*) among the detritus particles. Length of ciliate body about 170 μm . Observation interval 7 sec.

Обсуждение. Комплексные исследования на прибосфорском участке и в крымском районе позволили выявить как общие черты распределения зообентоса, характерные для глубоководных гипоксических местообитаний Чёрного моря, так и некоторые отличительные особенности указанных районов.

Сопоставление батиметрических характеристик в местах расположения обеих трансект показывает, что на них, при схожести диапазонов исследованных глубин, наблюдаются существенные различия в протяжённости – соответственно 3.7 и 18.1 км (табл. 1).



Это означает, что угол наклона дна на приборосфорском бентосном разрезе характеризуется значительно большей крутизной, чем аналогичный показатель в крымском районе.

Рис. 4 Проба с глубины 168 м: живая нематода в условиях жёсткой гипоксии и сероводородного заражения; извлечена из верхнего слоя осадка 0.0 – 0.7 см. Длина тела нематоды 850 μm . Продолжительность видеоряда (1 – 4) 6 с.

Fig 4 Sediment sample from 168 m depth: alive nematode under strong hypoxia and hydrogen sulfide; extracted from the uppermost sediment layer (0.0 - 0.7 cm). The length of nematode body 850 μm approx. Duration of video-stream (from 1 to 4) 6 sec.

Возможно, локальные особенности профиля дна в двух исследуемых участках Чёрного моря служат одной из причин наблюдаемых отличий в характере и местоположении пиков микроаэрофильного зообентоса (рис. 1 и 2). Данные о величинах Eh в придонном слое показали, что верхняя граница сероводорода в приборосфорском районе располагается примерно на 20 – 25 м глубже, чем в северо-западной части моря. Это очевидно связано с воздействием мраморноморских вод, существующей здесь системой течений и, как упоминалось выше, с особенностями топографии дна. Сообразно вертикальному распределению Eh у пролива Босфор можно предположить, что и нижняя граница проникновения кислорода в данном месте должна быть также существенно заглублена. Исходя из обнаруженных в приборосфорском районе градиентов обилия жизнеспособных представителей зообентоса (рис. 1), как биоиндикаторов кислородного режима, предельной глубиной для O₂ здесь может быть принят горизонт 250 м.

Для сравнения важно отметить, что в работе [13], проводившейся вблизи Босфора полугодом ранее наших исследований, авторы, основываясь на полученных ими данных, пришли к выводу, что нижней границей распространения макробентоса в изучаемом участке следует принять глубину 250 м. Это, в целом, хорошо согласуется с материалами, изложенными в настоящей работе. Наряду с этим, однако, описания особенностей локализации мейобентоса, составленные при анализе предварительно фиксированных проб [13], заметно отличаются от результатов, полученных нами путём прижизненных наблюдений и учёта указанной размерной фракции донной фауны.

На базе изложенных выше материалов, представляется уместным сделать также следующие обобщения: феномен периодических вертикальных флюктуаций и горизонтальных интрузий поверхностных вод, содержащих кислород, либо заражённых сероводородом глубинных водных масс может иметь важное средообразующее значение для сообществ бентосных организмов в области черноморского хемоклина. Наиболее значительным образом роль такого динамического фактора должна проявляться в спорадической или регулярной аэрации верхнего слоя донных отложений, залегающих в пределах редокс-хемоклина, или, в противоположной ситуации, в эпизодическом наступлении аноксических условий и токсического воздействия сульфидного загрязнения. Участки дна, которые время от времени подвергаются «натеканиям» глубинных H_2S -содержащих вод, оказываются довольно плотно заселёнными зообентосом (рис. 2). Такие участки во время «отливов» хемоклина могут быть доступны для придонных рыб [8], а также, возможно, и для хищного макропланктона – желетельных.

Остаётся добавить, что термин «слой сосуществования кислорода и сероводорода», в последнее время часто критикуемый и по этой причине всё реже употребляемый, оказывается вполне пригодным для экотопа бентали вместе с прилегающим придонным слоем редокс-зоны водной толщи. На наш взгляд, понятие «С-слой» может быть возвращено в литературу о меромиктической системе Чёрного моря, пусть и в несколько видоизменённой форме, – как зона *периодической* смены окислительно-восстановительных условий и газового режима на границе «водная толща – склон дна».

Бентосные животные и, тем более, протисты обычно стремятся переждать на месте временные неблагоприятные условия среды, поскольку их миграционный потенциал ограничен. Соответственно, в Чёрном море нижняя граница распространения зообентоса в пределах редокс-зоны должна совпадать с предельной глубиной проникновения O_2 . При непро-

должительных наблюдениях, например, в период проведения отдельной экспедиции, живые донные организмы могут быть найдены и во временно аноксических условиях (по причине пространственных флюктуаций хемоклина). Однако в целом проникновение зообентоса на большие глубины – в перманентно бескислородную зону – должно быть ограничено отсутствием там акцепторов электронов, пригодных для дыхания эукариотов.

По [11], в трофической структуре сообщества бентосных нематод в хемоклине северо-западной части моря (глубина дна 120 – 240 м) присутствуют 4 трофические группировки, при этом преобладают неизбирающие детритофаги. Автор делает предположение, что трофическая структура нематод в исследованном районе определяется главным образом высокой концентрацией сульфидов и других восстановленных соединений, которые поддерживают бактериальный хемосинтез и пищевые цепи на его основе.

Во время визуальных наблюдений с борта ПОА “Jago”, а также на станциях TVMUC было обнаружено, что, начиная с глубин 120 м и примерно до изобаты 170 м, на поверхности дна присутствуют плотные скопления пятен округлой формы (обычно 0.5 – 1.0 м в диаметре), представляющие собой насыщенные органическим веществом осадки толщиной в несколько сантиметров, покрытые белёсой плёнкой бактериальных матов. Это позволяет предположить, что найденные нами скопления активного микрооксифильного зообентоса в хемоклине Чёрного моря обусловлены их кормовыми потребностями.

Указанное предположение согласуется с результатами наших предыдущих микробиологических исследований. Так, было подтверждено, что в редокс-зоне чрезвычайно активно развивается комплекс литотрофных бактерий. Интегральные значения валовой продукции органического углерода, образуемого в процессе бактериального хемосинтеза в хемоклине Чёрного моря, определены нами в диапазоне 0.2 – 1.3 (в среднем 0.8) $гС \cdot м^2 \cdot сут^{-1}$ [5].

Соответственно, уместно предположение, что данный процесс продуцирования *de novo* органического вещества является кормовой базой для глубоководного микроаэрофильного бентоса и обуславливает экологическую стратегию формирования поселений микро- и мейобентосных организмов в условиях острого дефицита кислорода и при временном сероводородном заражении [4].

Согласно [10], в Чёрном море существуют три зоны вертикального распределения бентоса. В первой зоне, начинающейся от уреза воды, встречаются все размерные группировки: макро-, мейо- и микробентос. Нижняя граница данного слоя в зависимости от района моря проходит на глубинах 115 – 184 м. При переходе ко второй, более глубоководной зоне бентали макробентос исчезает, встречаются только представители мейо- и микробентоса. Нижняя граница этого пояса проходит на глубинах 300 – 350 м. Третья зона, начинающаяся с данного горизонта и распространяющаяся до предельных глубин моря, заселена только бактериями (прокариотный микробентос). Таким образом, местоположение нижней границы проникновения высокоорганизованных эукариотных форм жизни в батимальную зону Чёрного моря ограничивается глубинами 300 – 350 м.

Важным дополнением и развитием данной концепции являются результаты исследований Г. Г. Поликарпова и Ю. П. Зайцева с сотр. [9], показавшие, что аноксическая батималь Чёрного моря может содержать, помимо активных бактерий, также и латентные формы эукариот, занесённых с суши и из поверхностных слоёв моря и пребывающих в состоянии анабиоза.

Материалы прижизненных наблюдений, представленные в настоящей работе, вполне адекватны (с некоторыми вариациями по глубинам) концепции зональности жизни черноморской бентали [9, 10]. Так, на шельфе у берегов Крыма до горизонта 153 м нами зарегистрированы весьма высокие показатели обилия живого зообентоса (см. рис. 2). Ниже, т. е.

в субоксидной среде, гипоксической для большинства гидробионтов и, к тому же, подверженной периодическому сероводородному заражению, залегает, очевидно, вторая зона, где способны обитать лишь адаптированные к острому дефициту кислорода микро- и мейобентосные группировки. Наконец, в пробах с горизонта 376 м живые подвижные организмы-эукариоты нами не обнаружены. Аналогичную картину зональности распределения бентоса можно было наблюдать и в прибосфорском районе (рис. 1).

Заключение. Результаты настоящей работы дают основание полагать, что в Чёрном море скопления глубоководного микро- и мейобентоса сосредоточены преимущественно в границах периферийной батимальной полосы черноморского хемоклина, причём их основная часть располагается несколько выше верхней границы сероводорода. Однако во всех случаях местообитания глубоководного бентоса в Чёрном море отличаются, пусть и гипоксическими, но азрированными условиями среды (субоксидная и редокс зоны). Дальнейшие исследования в данном направлении должны включать, в первую очередь, точное определение и мониторинг динамики границ раздела субоксидных и аноксических водных масс вблизи континентального склона. Не менее важной задачей представляется разработка методов надёжной идентификации живых микроаэрофильных организмов, в том числе малоподвижных, и их отделение от отмерших особей. Наконец, необходимо дальнейшее совершенствование методик прижизненных исследований микроаэрофильного зообентоса с целью их максимального приближения к гипоксическим условиям *in situ* и получения возможности длительных наблюдений и опытов.

Благодарности. Автор навсегда сохранит светлую память о своём учителе – профессоре Г. Г. Поликарпове, чей талант, знания, опыт и блестящая научная прозорливость всегда указывали верный путь к постижению истины. Все замечания, высказанные Поликарповым Г. Г. по настоящей работе, учтены. Автор также выражает

глубокую признательность проф. А. Боетиус (Prof. Dr. A. Boetius) за плодотворное сотрудничество при проведении исследований; проф. В. Н. Еремееву, проф. В. Е. Заике и проф. А. И. Азовскому, С. К. Коновалову, Ф. Янссену (Dr. F. Janssen), Н. К. Ревкову, А. В. Курилову, М. В. Коваленко, В. П. Чекалову, обоим анонимным рецензентам рукописи – за большой труд по изучению представленных в настоящей работе материалов, ценные критические

замечания и полезные советы; экипажам подводного аппарата “Jago” и НИС “Maria S. Merian” (ФРГ), а также Ф. Янссену, А. Лихтшлаг (Dr. A. Lichtschlag.) и С. Альбрехту (S. Albrecht) за помощь в сборе проб и проведении измерений. Представленная работа выполнена в рамках европейского проекта “Нурох” (грант № 226213), а также государственной темы ИнБЮМ НАНУ № 1 (гос. рег. № 0107U012023).

1. *Азовский А. И., Мазей Ю. А.* Инфузории мягких грунтов северо-восточного побережья Чёрного моря // Зоол. журн. – 2003. – **82**, 8. – С. 899 – 912.
2. *Бурковский И. В., Мазей Ю. А.* Структура сообщества инфузорий в зоне смешения речных и морских вод // Зоол. журн. – 2001. – **80**, № 3. – С. 259 – 268.
3. *Гулин М. Б.* К изучению роли гипоксии и аноксии в жизни морских эукариот // Морск. экол. журн. – 2012. – **11**, № 1. – С. 81 – 98.
4. *Гулин М. Б.* Ієрархія трофічних рівнів глибинного високопродуктивного біологічно діяльного шару на межі кисневої та сірководневої зон Чорного моря / Овечко С. В., ред. Современные проблемы гидроэкологии. Перспективы, пути и методы решений (Херсон 17 - 19 мая 2012 г.). – Херсон: Книжное изд-во Вышемирского, 2012. – С. 42 – 45.
5. *Гулин М. Б., Гулин С. Б.* Бактериальный хемосинтез в сероводородной толще // Поликарпов Г. Г., ред. Молисмология Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 10 – 28.
6. *Гулин М. Б., Гулин С. Б., Поликарпов И. Г.* Количественное распределение доминирующих псаммофильных инфузорий в песчаной сублиторали Чёрного моря // Гидробиол. журн. – 1983. – **19**, № 1. – С. 31 – 35.
7. *Заика В. Е.* Специфические сообщества пелагиали и бентали Чёрного моря у границы сероводородной зоны // Биология моря. – 1999. – **25**, № 6. – С. 480 – 482.
8. *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.
9. *Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н., Александров Б. Г.* и др. Средоточие останков оксибионтов и банк живых спор высших грибов и диатомовых в донных отложениях сероводородной батиали Чёрного моря // Доп. НАНУ.–2007.–7. – С. 159 – 164.
10. *Киселёва М. И.* Зообентос. Состав, размерная характеристика и вертикальное распределение / Грезе В. Н., ред. Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 208 – 211.
11. *Кошелева Т. Н.* Видовая структура свободноживущих нематод аэробно-анаэробной зоны Чёрного моря / Багров Н. В., ред. Биоразнообразие и устойчивое развитие (Крым, Симферополь, 19 – 22 мая 2010 г.). – Симферополь: Крым. НЦ НАН и МОН Украины, 2010. – С. 67 – 68.
12. *Никитин В. Н.* Нижняя граница донной фауны и ее распределение в Чёрном море // Докл. АН СССР. – 1938. – **2**, 7. – С. 341 – 345.
13. *Сергеева Н. Г., Заика В. Е., Бондарев И. П.* Нижняя граница зообентоса в прибосфорском районе Чёрного моря // Морск. экол. журн. – 2011. – **10**, 1. – С. 65 – 71.
14. *Bird D. F., Karl D. M.* Microbial biomass and population diversity in the upper water column of the Black Sea // Deep-Sea Res. – 1991. – **38**, № 2A. – P. 1069 – 1082.
15. *Luth U., Luth C. M.* A benthic approach to determine long-term changes of the oxic/anoxic interface in the water column of the Black Sea / Hawkins L. E., Hutchinson S. The Responses of Marine Organisms to Their Environments. Proc. the 30th European Mar. Biol. Symp. (Southampton, UK, Sept 1995). – Southampton, 1997. – P. 231 – 242.
16. *Luth U., Luth C., Stokozov N. A., Gulin M.* The chemocline rise effect on the North-Western slope of the Black Sea / Luth U., Luth C., Thiel H. MEGA-SEEBS – Methane Gas Seeps Exploration in the Black Sea. – Hamburg: Berichte aus dem Zentrum fuer Meeres- und Klimaforschung, 1998. – **14**. – P. 59 – 77.
17. *Middelburg J. J., Levin L. A.* Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry // Biogeosciences. – 2009. – No. 6. – P. 1273 – 1293.
18. *Sergeeva N. G., Gulin M. B.* Meiobenthos from an active methane seepage area in the NW Black Sea // Marine Ecology - An Evolutionary Perspective, special topics volume 'Ecology and evolution of vent, seep and whalefall organisms'. – 2007. – No. 28. – P. 152 – 159.
19. *Zaika V. E., Sergeeva N. G., Kiseleva M. I.* Two polychaete species bordering anoxic waters in the Black Sea // Tavrich. Med.-Biol. Vestnik. – 1999. – № 1 – 2. – P. 56 – 60.

Поступила 25 июня 2012 г.

Батиметричний розподіл живих активних форм зообентосу в хемокліні Чорного моря. М. Б. Гулін. Виконані прижиттєві дослідження мікро- і мейобентосу редокс-градієнтного сегменту бенталі глибоководній частини шельфу та континентального схилу Чорного моря. У прібосфорському районі найбільша кількість живих, рухово-активних особин виявлена в донних осадах на глибині 172 м – над верхньою межею сірководневої зони пелагіалі, що примикає до материкового схилу (185 – 188 м). На більш пологому дні в північно-західній частині моря в межах субоксидної і редокс зон також спостерігалось скупчення мікроаерофільних бентосних організмів, яке характеризувалося двома піками високої чисельності. Виявлені особливості локалізації бентосу можуть бути обумовлені градієнтами глибин і рельєфом дна, регіональною стратифікацією і просторово-часовою динамікою водних мас.

Ключові слова: глибоководний бентос, гіпоксія, аноксія, сірководневе зараження, Чорне море

Bathymetric distribution of active alive forms of zoobenthos within the Black Sea chemocline. M. B. Gulin. The intravital observations of micro- and meiobenthos in the redox-gradient benthic zone of the deep shelf and upper continental slope of the Black Sea have been carried out. In the Bosphorus area, highest abundance of alive, locomotory-active individuals was found at depth of 172 m – above the upper margin of the Black Sea's hydrogen sulfide zone adjacent to the continental slope (185 – 188 m). At the gentler slope of sea floor in the NW Black Sea, within the suboxic and redox zones, it was also observed the accumulation of microaerophilic benthic organisms that's characterized by two peaks with the maximum density. These detected features of benthos location could be associated with sea-floor topography, local water stratification as well as spatio-temporal dynamics of water masses.

Keywords: deep-water benthos, hypoxia, anoxia, hydrogen sulfide contamination, Black Sea