



УДК 591.524.11:574.587(262.4)

А. Н. Петров, канд. биол. наук, ст.н.с.

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

СТРУКТУРА ПРИБРЕЖНЫХ СООБЩЕСТВ ЗООБЕНТОСА О. КРИТ (ЭГЕЙСКОЕ МОРЕ) ПРИ РАЗНОМ УРОВНЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ОБОГАЩЕНИЯ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Выполнен сравнительный анализ развития макрозообентоса при разном уровне органического обогащения грунтов (от 0.4 до 9.1 мг·г⁻¹ C_{орг}) у побережья о. Крит (Эгейское море). Из 18 физико-химических параметров, включённых в исходный список переменных, статистическими методами выделена комбинация из 4 ведущих факторов (глубина, доля алевро-пелитовых фракций, редокс-потенциал (Eh), содержание органического вещества в осадках), в наибольшей степени определяющих количественное развитие зообентоса вдоль интегрального градиента органического обогащения донных отложений. По результатам кластерного и ординационного (MDS и PCA) анализа все станции (77) сгруппированы в 4 группы (A – D), каждая из которых характеризуется определённым уровнем значений ведущих факторов в верхнем слое осадков. Для всех групп станций сравнительно оценены значения показателей количественного развития, разнообразия и видовой насыщенности ES(n) у разных групп бентоса и их изменения с учётом порогового уровня C_{орг} (3 – 4 мг·г⁻¹). По результатам сравнения двух групп станций (условно мезотрофные и олиготрофные биотопы относительно порогового уровня) по степени вариабельности попарных ранговых сходств (R) достоверные различия в структурных показателях получены для полихет (R = 0.65) и бентоса в целом (R = 0.61) (P < 0.1 %). При достаточно низких уровнях эвтрофирования грунтов (1 – 4 мг·г⁻¹ C_{орг}), структурные показатели бентосных сообществ меняются разнонаправленно, показывая как некоторый рост, так и снижение значений с увеличением уровня C_{орг}, что не всегда согласуется с классической моделью Пирсона-Розенберга. Только при превышении уровня C_{орг} в грунтах свыше 8 – 10 мг·г⁻¹ в сообществе проявляются устойчивые отрицательные изменения. В таком случае факторы, определяющие интегральный градиент органического обогащения грунтов, начинают оказывать ключевое влияние на структурные показатели бентоса.

Ключевые слова: зообентос, структура сообщества, органическое обогащение грунтов, экологические индикаторы, многомерный статистический анализ, о. Крит (Эгейское море)

В современных условиях с усилением антропогенного пресса на моря Средиземноморского бассейна особое значение приобретают исследования реакции донных сообществ на комплексное воздействие факторов среды, определяющих органическое загрязнение и антропогенное эвтрофирование прибрежных акваторий [8, 9, 12, 20, 36]. К настоящему времени накоплено достаточно данных по разным географическим регионам, описывающих нелинейную связь между постепенным возрастанием уровня эвтрофирования водных масс и органического обогащения донных осадков и появлением выраженных изменений показателей состояния индикаторных сообществ при достижении определённых пороговых значений этого фактора [12, 18, 20, 27].

В подобных исследованиях в качестве индикаторов традиционно рассматриваются сообщества

макрозообентоса, напрямую связанные с донным субстратом. Такие особенности обитания позволяют анализировать возможные изменения в структуре бентоса в зависимости от кислородных условий в грунте, его гранулометрического состава и связанного с этим уровня накопления органических веществ и различных загрязнений, а также иных ключевых факторов, определяющих экологические условия биотопа [30, 32, 33]. Классическим примером, иллюстрирующим зависимость типа «стрессор-отклик» и в концептуальном виде описывающим реакцию бентосного сообщества вдоль градиента органического обогащения донных осадков, является графическая модель Пирсона-Розенберга (П-Р) [24]. В более поздних работах [2, 12, 20] исходную П-Р модель доработали с учётом определения пороговых уровней содержания органических веществ в осадках, при

достижении которых возникают выраженные изменения показателей видовой структуры и количе-

ственного развития макробентоса (рис. 1).

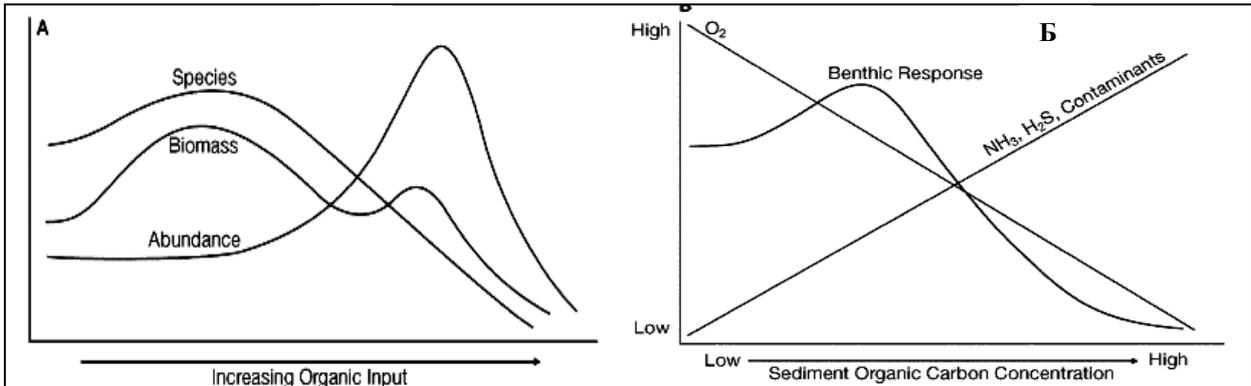


Рис. 1 (А) – Концептуальная модель Пирсона–Розенберга, графически описывающая реакцию показателей бентосного сообщества (видовое богатство, биомасса и численность) вдоль градиента органического обогащения донных осадков. (Б) – Модификация данной модели, где показаны изменения интегрального отклика бентоса при возрастании уровня органического обогащения донных осадков и связанных с этим иных факторов (по [12]).

Fig. 1 (A) – Conceptual Pearson & Rosenberg model, graphically describing of benthic response (species number, abundance and biomass patterns) in relation to increasing organic input in soft-bottom biotopes. (Б) – A modification of this model showing a generalized pattern of benthic response in relation to total organic carbon and other potential co-varying sediment-associated stressors (from [12]).

Более объективное изучение закономерностей изменения структурных показателей бентоса в условиях органического обогащения донных отложений определяет сравнение биотопов со значительными различиями по уровню этого ключевого фактора. Реакция прибрежных сообществ черноморского макробентоса при высоких уровнях органического обогащения грунтов исследована в [2, 12, 27]. В данной работе исследована структура макробентоса олиготрофных прибрежных участков Восточного Средиземноморья, в частности у побережья о.Крит. В отличие от черноморских акваторий, водные массы у берегов Крита мало подвержены эвтрофированию из-за отсутствия влияния стока крупных рек и характеризуются общим низким уровнем как техногенного загрязнения, так и органического обогащения донных отложений [3, 13, 16, 29], за исключением отдельных припортовых акваторий, побережья вблизи городов и зон интенсивного сельского хозяйства и аквакультуры [17, 19]. Разнообразные экологические условия создают благоприятные предпосылки для оценки показателей состояния бентосных сообществ у побережья о. Крит по сравнению с Чёрным морем при разных уровнях накопления органических веществ в осадках.

Цель работы: проанализировать структурные показатели зообентоса по интегральному градиенту органического обогащения донных отложений прибрежных акваторий о. Крит (Греция), с учётом

пороговых уровней, когда в структуре сообщества могут проявляться резкие изменения.

Материал и методы. Исследования выполнены на основе первичных материалов комплексных бентосных съёмок вдоль побережья о. Крит в 1988 г. [15, 16], а также в 1994 – 1995 гг. в экспедициях на НИС “Philia”, в которых автор принимал участие в период исследовательской стажировки (NATO Research Scholarship) в Институте морской биологии Крита (IMBC), г. Ираклион. В работе частично использованы данные первичной обработки собранных проб [7], а также предварительные результаты анализа бентоса, ранее отражённые в научных отчётах IMBC и публикациях с участием автора [6, 25, 26, 28, 29].

Пробы зообентоса (77 станций) отбирались дночерпателем МакИнтайра (площадь 0.1 м²) на 8 полигонах с разной степенью рекреационно-хозяйственной нагрузки на песчано-илистых субстратах вдоль перпендикулярных к берегу трансектах в диапазоне глубин 10 – 42 м (рис. 2). Пробы бентоса промывали через систему сит с наименьшим диаметром ячеек 0.5 мм, фиксировали 4 % формалином и определяли преимущественно до видового уровня. На тех же станциях в поверхностном слое (0 – 4 см) донных отложений были определены температура, гранулометрический состав по основным фракциям (пески, алевриты, пелиты) и коэффициент сортированности, редокс-потенциал (Eh),

содержание в грунте органических веществ (по общему органическому углероду, C_{org}), АТФ, хлоро-

филла А, феопигментов и их соотношений (всего 18 переменных) [15, 16].



Рис. 2. Карта-схема полигонов у побережья о. Крит: 1 – Heraklion, He (21 станция), 2 – Rethimnon, Re (17), 3 – Souda, So (4), 4 – Khania, Xa (19), 5 – Messara, Mr (6), 6 – Ierapetra, Ie (4), 7 – Sitiya, Si (4), 8 – Kalos-Limenes, Kl (4).

Fig. 2. Schematic map of the sampling locations around Crete: 1 – Heraklion, He (21 stations), 2 – Rethimnon, Re (17), 3 – Souda, So (4), 4 – Khania, Xa (19), 5 – Messara, Mr (6), 6 – Ierapetra, Ie (4), 7 – Sitiya, Si (4), 8 – Kalos-Limenes, Kl (4).

Для группирования станций по степени сходства ведущих абиотических переменных, расчёта индексов разнообразия и сравнительной оценки параметров видовой структуры разных групп макрозообентоса в зависимости от уровня органического обогащения грунтов применены алгоритмы параметрического и многомерного статистического анализа (пакет PRIMER v5.2) [5]. Переменные, включённые в матрицу абиотических параметров, представлены в нормализованном виде с предварительной выборочной трансформацией исходных значений. Сходство станций по набору абиотических факторов оценено по нормализованным значениям Эвклидова расстояния на основе иерархической кластеризации и ординации (программы MDS и CLUSTER). Для выявления комбинации абиотических факторов, в наибольшей степени определяющих показатели развития бентоса, выполнен расчёт наиболее высоких коэффициентов ранговой корреляции Спирмана (ρ_{max}) [4]. Для оценки вклада ведущих переменных в формирование интегрального градиента органического обогащения донных отложений применён метод главных компонент (МГК) [5].

В биотической части нашего анализа структура основных эколого-таксономических групп зообентоса на каждой станции оценивалась на основе численности и числа видов с применением индексов: разнообразия Шеннона (H'), доминирования Симпсона (λ') и выровненности Пилу (J'). Сходство видовой структуры бентоса между станциями оценено по коэффициенту Брэй-Куртиса с расчётом среднегрупповой связи на основе матрицы исходной численности ($экз \cdot м^{-2}$), трансформированной в степени

0.25. Оценка достоверности различий между выделенными *a priori* группами станций проведена на основе алгоритма сравнения степени вариабельности средних значений ранговых сходств (R-статистика) для комбинаций всех возможных пар станций из разных групп по сравнению с вариабельностью сходств между любой парой станций из одной группы (программа ANOSIM) [5]. Сравнение выделенных групп станций с разным уровнем органического обогащения грунтов по видовому богатству и видовой насыщенности $ES(n)$ выполнено для основных групп зообентоса (полихеты, моллюски, ракообразные) на основе метода «разрежения» (rarefaction) путем многократной случайной генерации псевдовыборок с разным числом особей (10, 25, 50, ... 200), взятых из их общего числа N_{obs} , полученного на основе анализа всех проб [34]. Кривая показателя $ES(n)$ является функцией математического ожидания видовой насыщенности $S(N)$, в зависимости от численности всего сообщества. Метод разрежения даёт возможность определить предполагаемое число видов для любой промежуточной совокупности из N особей ($N_{obs} > N > 1$), считая её случайной и независимой выборкой из всей генеральной совокупности. Кумулятивные кривые ожидаемого прироста числа видов (S_{exp}) для нескольких групп станций, различающихся по уровню органического обогащения грунтов, построены с учётом рандомизации, исходя из 1000-кратных случайных перестановок.

Результаты и обсуждение. С целью выявления комбинации факторов, в наибольшей степени определяющих показатели развития бентоса при разных уровнях органического

обогащения донных отложений, из исходного списка из 18 переменных была выделена комбинация из 4 ведущих параметров: доля алевро-пелитовых фракций (%), редокс-потенциал (Eh), содержание в грунте органических веществ (C_{орг}), глубина. Изменение именно этих переменных учитывалось в ходе последующего

анализа при оценке изменений бентофауны по градиенту органического обогащения. Результаты иерархической кластеризации станций показали, что на уровне около 2 единиц Эвклидова расстояния (57 % различия) все 77 станций, за исключением двух (He3-1 и So-7), подразделяется на 4 группы (A – D) (рис. 3).

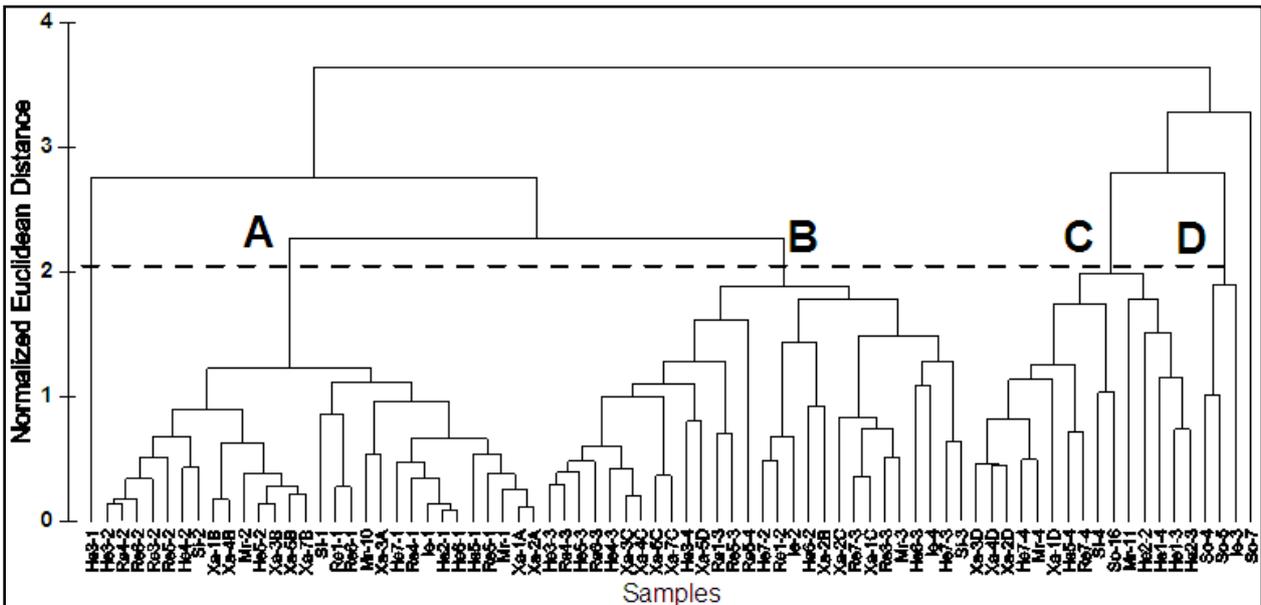


Рис. 3 Дендрограмма группирования 77 станций у побережья Крита (см. акронимы полигонов на рис. 2), на основе относительного сходства по 4 ведущим абиотическим переменным (глубина, % алевро-пелитовых фракций, содержание органических веществ и редокс-потенциал донных осадков). Средние значения основных абиотических переменных для каждой из 4 групп станций (A – D) см. в табл. 1.

Fig. 3 Grouping of 77 sampling stations around Crete (see the acronyms of sampling locations on fig. 2) based on relative similarity from 4 key abiotic variables (depth, % of silt & clay sediment fractions, TOC and Eh). Average values of the abiotic variables for each of the distinguished clusters (A – D) are represented in table 1.

Для группы А, в которую объединились 28 мелководных станций, биотопические условия характеризуются наиболее низким средним уровнем содержания в грунтах органических веществ и малой долей алевритовых фракций, наряду с выраженными окислительными условиями в верхнем слое донных осадков (Eh достигает почти +300 мВ). Станции из групп В, С и D, по сравнению с группой А, характеризуются, соответственно, последовательным усилением заиленности донных отложений и более высокими уровнями накопления в них органических веществ (в среднем, в 2 – 8 раз). Средние значения редокс-потенциала в группах В, С и D снижаются соответственно до

+200, +158 и +32 мВ. В целом, отметим достоверную ($P < 0.001$) положительную корреляцию между уровнем C_{орг} и долей алевритовых фракций и отрицательную – между величинами C_{орг} и Eh. На данном уровне различия станции He3-1 и So-7 не отнесены ни к одной из основных групп из-за выделяющихся значений глубины (10 и 60 м), высокого уровня C_{орг} (3.8 – 5.7 мг·г⁻¹), низкой доли алевритовых фракций (10 – 13 %).

В результате ординационного (MDS) анализа точки станций, отнесённых к каждой из 4 основных групп, расположились пространственно компактно при их проецировании на ординационную плоскость (рис. 4).

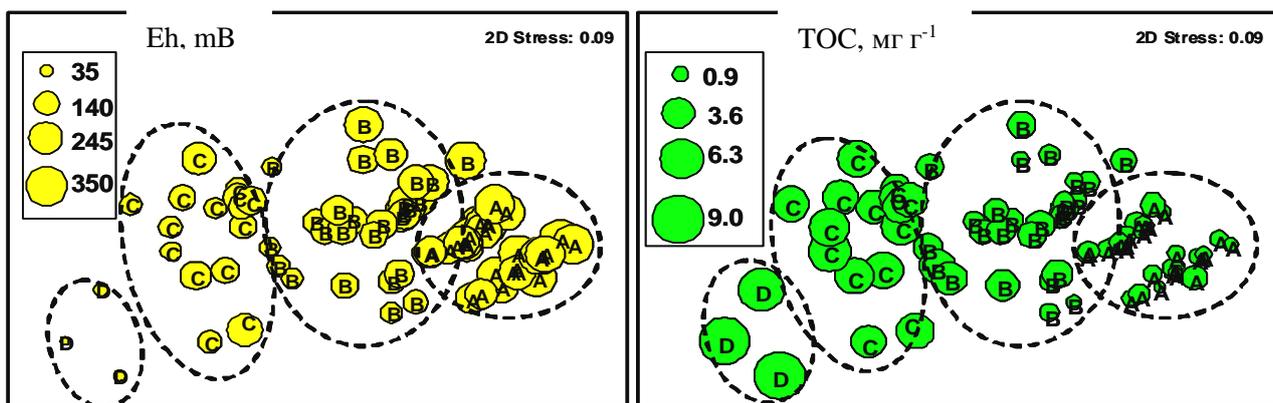


Рис. 4. Результаты MDS-ординации: противоположно направленные тренды (разный размер кружков на графиках) в изменении уровней редокс-потенциала (Eh, мВ) и содержания органического вещества (C_{org} , мг г⁻¹) для 4 основных групп станций (A – D) вдоль многомерного градиента, определяющего органическое обогащение донных осадков.

Fig. 4. MDS ordination: oppositely directed trends (superimposed on plot by various size of circles) along to multivariate gradient of organic enrichment of sediments.

Низкие значения функции стресса (0.09) и дугообразный характер взаиморасположения точек на плоскости свидетельствуют о соответствии статистических и визуальных различий между группами станций (A – D, выделены пунктиром), а также о наличии тренда в распределении этих групп вдоль многомерного градиента органического обогащения грунтов. Наложение конкретных данных по уровням C_{org} и Eh (разный диаметр кружков) на точки станций показало, что тренды изменения этих параметров имеют противоположную направленность: минимумы значений Eh соответствуют станциям группы D, а максимумы – станциям группы A (для C_{org} имеет место обратная тенденция) (рис. 4). Сходные выводы о выраженной обратной корреляции редокс-потенциала и C_{org} (вне зависимости сезонности, общего уровня органического обогащения и размерного состава грунтов), а также о влиянии разных соотношений этих параметров на видовую структуру и численность бентоса, сделаны и другими исследователями [10, 36].

Значения ключевых абиотических переменных, обуславливающих разные уровни органического обогащения донных отложений, определяют и различия в количественном развитии, видовом составе и показателях разнообра-

разия основных групп макробентоса между выделенными группами станций (табл. 1). Для станций, вошедших в группу A, где наиболее выражены окислительные условия (значения Eh составляют, в среднем, около +300, но на отдельных станциях достигают +390 мВ) и низкое содержание органических веществ (в среднем 1.10 мг·г⁻¹) в верхнем слое донных осадков, характерны наименьшие значения видового богатства (в среднем на 1 станцию), численности и показателей разнообразия зообентоса (как в целом, так и по отдельным таксономическим группам). Для групп B и C эти параметры выше. Станции из группы D характеризуются, в среднем, наивысшим уровнем накопления органических веществ (8.14 мг·г⁻¹) и слабо-окислительными условиями (Eh = +32 мВ) в донных осадках, что может быть связано с наличием на дне значительного количества макрофитного детрита. На станциях из групп C и D показатели структуры зообентоса достигают наибольших значений (их средние значения между этими группами различаются недостоверно). По результатам сравнительной оценки различий ожидаемого уровня видовой насыщенности в сообществах бентоса наибольшие значения индекса ES(n) для условных псевдовыборок разной численности (n) получены для

станций группы D. Для станций группы A характерны наименьшие значения ES(n). Для групп B и C близкие между собой средние зна-

чения ES(n) при сравнении с группами A и D занимают промежуточное положение.

Табл. 1 Средние значения ($\bar{A} \pm SD$) ведущих абиотических переменных (данные для верхнего слоя грунта 0 – 4 см), численности и показателей видового разнообразия основных групп зообентоса для 4 групп станций у побережья о. Крит

Table 1. Average values ($\bar{A} \pm SD$) of key abiotic variables (data for upper 0 – 4 cm layer of sediment), abundance and species diversity indices of zoobenthos from 4 groups of stations (clusters) near Crete

Параметры \ Группа станций	A	B	C	D
Число станций в группе	28	28	14	3
Глубина, м	15.4 ± 2.5	30.9 ± 2.9	36.1 ± 3.6	28.3 ± 1.4
Фракции грунта 0.1 ÷ 0.01 мм, (алеуриты/ пелиты), %	4.4 ± 2.0	18.3 ± 6.7	60.7 ± 8.6	55.8 ± 12.5
Содержание Сорг, мг·г ⁻¹	1.10 ± 0.20	2.20 ± 0.47	4.67 ± 0.43	8.14 ± 0.46
Eh, мВ	+296.8 ± 23.8	+198.6 ± 34.7	+158.1 ± 29.1	+32.2 ± 8.0
Число видов бентоса (в среднем на одной станции)	31.1 ± 5.5	59.7 ± 9.3	64.9 ± 9.4	67.0 ± 2.3
Численность бентоса, экз.· м ⁻²	931 ± 296	3438 ± 1236	4684 ± 1362	3990 ± 1773
Индекс Шеннона (H')	3.0 ± 0.2	3.4 ± 0.1	3.3 ± 0.1	3.6 ± 0.1
Индекс доминирования Симпсона (λ')	0.92 ± 0.02	0.94 ± 0.01	0.93 ± 0.01	0.96 ± 0.01
Индекс выровненности Пиелу (J')	0.88 ± 0.03	0.84 ± 0.03	0.80 ± 0.02	0.87 ± 0.04
Число видов полихет (в среднем на одной станции)	17.8 ± 4.1	41.8 ± 7.3	45.4 ± 6.0	42.7 ± 3.5
Численность полихет, экз.· м ⁻²	501 ± 177	2826 ± 1198	3657 ± 969	2493 ± 823
Число видов моллюсков (в среднем на одной станции)	3.1 ± 0.9	4.4 ± 1.4	6.9 ± 2.5	8.0 ± 1.3
Численность моллюсков, экз.· м ⁻²	108 ± 60	123 ± 59	444 ± 329	450 ± 221
Число видов ракообразных (в среднем на одной станции)	9.6 ± 2.0	12.3 ± 3.2	11.6 ± 2.7	14.7 ± 4.3
Численность ракообразных, экз.· м ⁻²	314 ± 151	465 ± 231	549 ± 315	1000 ± 740
ES(10)	7.5 ± 0.4	8.0 ± 0.3	7.9 ± 0.3	8.4 ± 0.3
ES(25)	13.9 ± 1.0	15.7 ± 0.8	15.1 ± 0.8	17.2 ± 1.0
ES(50)	19.8 ± 1.9	24.0 ± 1.5	22.9 ± 1.5	27.2 ± 1.8
ES(100)	25.3 ± 3.0	33.8 ± 2.4	32.6 ± 2.4	39.2 ± 2.5
ES(200)	29.0 ± 4.3	43.7 ± 3.8	43.4 ± 3.7	51.0 ± 2.6
Ожидаемое число видов бентоса (S _{exp}) на 14 станциях (с учётом рандомизации)	159 ± 13	233 ± 10	247 ± 0	-

Для сравнительной оценки ожидаемого видового богатства (S_{exp}) в сообществах бентоса при разных уровнях органического обогащения грунтов были исследованы зависимости (кривые накопления) выявления новых видов с увеличением числа проб для каждой из 3-х групп станций (A – C). Реальное видовое богатство в олиготрофной группе A (28 станций) было наиболее низким – 205 видов, тогда как для такого же числа станций из группы B выявлено значительно больше видов (280). На 14 станциях группы C выявлено 247 видов. Ре-

зультаты расчёта (с учётом рандомизации) ожидаемого видового богатства в равновеликих по числу станций (14) условных подмножествах при сравнении 3 групп (A – C) показали, что наименьшее значение S_{exp} (159) получено для группы A, наивысшее – для группы C (247 видов). Следовательно, при низком уровне органического обогащения, характерном для большинства изученных биотопов у побережья о. Крит, наблюдаются возрастание либо направленные колебания показателей количественного развития и разнообразия

бентосных сообществ.

Вышеприведенные результаты свидетельствуют, что ухудшение кислородных условий в придонном слое (E_h снижается от +290 до +30 мВ), наряду с некоторым повышением уровня содержания органических веществ в мелкозернистых донных отложениях (от 1 – 1.5 до 7 – 8 мг·г⁻¹ $C_{орг}$), не оказывает заметного отрицательного воздействия на развитие бентоса, по крайней мере, до достижения определённых пороговых значений этих факторов. Как показано ранее для нескольких прибрежных районов Средиземноморья [35], при уровне накопления органических веществ в донных осадках ниже 3 % (в пересчёте на сырую массу грунта) изменения показателей количественного развития бентоса и биотических индексов, основанных на соотношении разных по толерантности таксономических групп, не коррелируют с изменениями уровня органического обогащения грунтов. Однако при возрастании содержания органики в грунте до 10 % и выше проявляется выраженная зависимость между уровнем этого фактора и показателями видовой структуры донных сообществ. Для черноморских биотопов нами показано [2], что при уровнях $C_{орг}$, не превышающих 3 – 5 мг·г⁻¹, также не отмечалось достоверных изменений показателей развития бентоса. Заметный рост численности и биомассы был отмечен в диапазоне значений $C_{орг}$ от 6 до 10 – 12 мг·г⁻¹. Эти данные свидетельствуют, что при сравнительно низких уровнях накопления органики в донных отложениях (содержание $C_{орг}$ до 3 – 6 мг·г⁻¹ для Эгейского моря и до 10 – 12 мг·г⁻¹ – для Чёрного) кислородные условия и содержание органических веществ не выступают в качестве лимитирующих факторов для развития бентоса. При изменении уровня органического обогащения грунтов показатели бентоса могут в большей степени зависеть от итогового влияния иерархически соподчинённых абиотических факторов (гидродинамическая активность в придонном слое → гранулометрический состав грунта → физико-химические свойства

субстрата), чем от исходного количества собственно органических веществ, накапливающихся в донных осадках [2].

С учётом вышесказанного, в нашем исследовании анализировались не корреляции между уровнем отдельных абиотических переменных (включая содержание $C_{орг}$) и биотическими показателями, а оценивались структурные изменения бентоса в зависимости от интегрального многомерного параметра, в который свой вклад вносят несколько ключевых факторов, в основном определяющих уровень органического обогащения донных отложений у побережья Крита.

Для выявления основных составляющих такого интегрального градиента органического обогащения выполнен анализ группирования станций по методу главных компонент (МГК). Объединённый вклад двух первых ГК в суммарную объяснённую дисперсию абиотических переменных составил около 84 %, что позволяет надёжно оценивать степень сходства станций по близости положения их проекций на двухмерном ординационном поле ГК (рис. 5). Основной вклад в интегральный градиент вносит ГК1 (69.7 % суммарной дисперсии). Достаточно высокие (0.52 – 0.53) значения коэффициентов в линейной комбинации переменных, составляющих ГК1, указывают, что эта ось формируется за счёт однонаправленных изменений значений $C_{орг}$ и относительной доли (%) алевритовых фракций в донных отложениях, наряду с противоположно направленным к ним вектором изменений E_h . Ось ГК2 (14 % общей дисперсии) может быть преимущественно интерпретирована как градиент глубины (коэффициент 0.88) (см. рис. 5).

Высокий вклад ГК1 (около 70 %) в суммарную дисперсию факторов, определяющих многомерный градиент органического обогащения и, соответственно, подразделение станций на несколько групп, позволяет оценить характер изменений структурных показателей бентоса вдоль оси этого интегрального градиента.

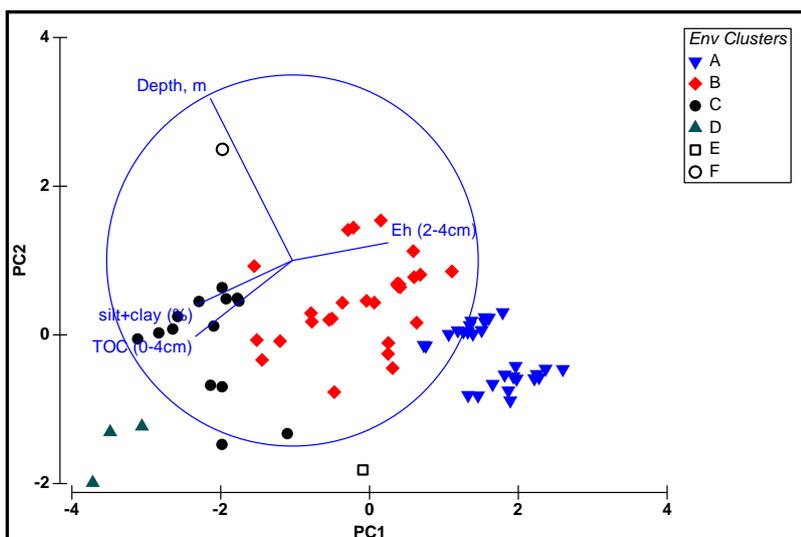


Рис. 5 Результаты анализа по методу главных компонент (МГК): взаиморасположение проекций точек станций на плоскость осей двух первых главных компонент (ГК1 и ГК2). Сходство станций оценено по 4 ключевым абиотическим переменным. Точки, относящиеся к каждой из групп станций (А – D), выделены разными значками.

Fig. 5 Results of principal components analysis (PCA): projection of environmental samples on 2-dimensional ordination plot of two principal components (PC1 and PC2). Similarity estimated by 4 key abiotic variables. Points from each group of stations (A – D) are highlighted by different signs.

Для некоторых показателей результаты представлены на рис. 6 А–Г.

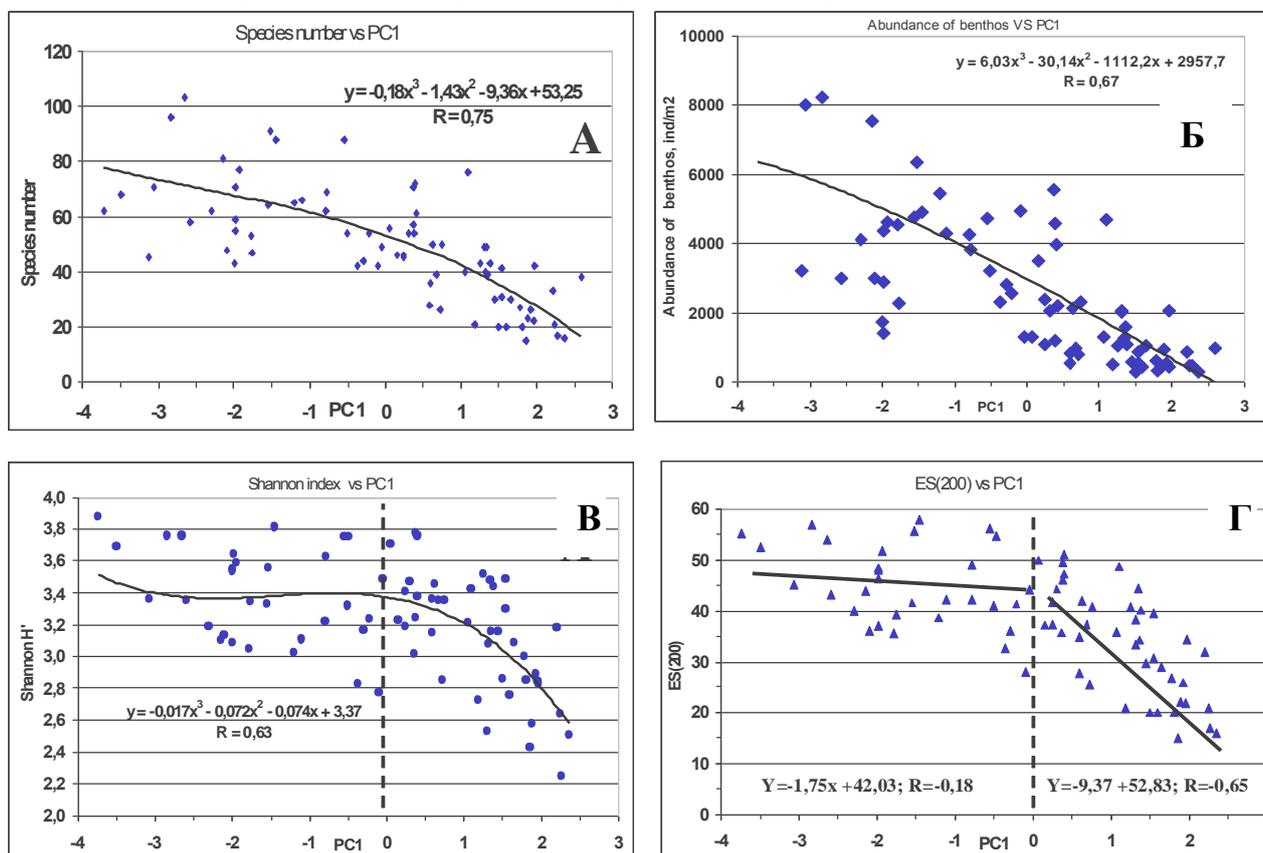


Рис. 6 Изменение числа видов (А), численности (Б), индекса Шеннона (В) и показателя ES(200) (Г) в бентосных сообществах вдоль оси значений ГК1, определяющей интегральный градиент органического обогащения донных отложений у побережья о. Крит

Fig. 6 Changes in species number (A), abundance (Б), Shannon diversity (B) and ES(200) index (Г) of benthos against the first PC axis score, which represents an integral gradient of sediments organic enrichment at Cretan coasts

Монотонное снижение числа видов (рис. 6 А) и численности бентоса (рис. 6 Б) в направлении положительных значений по оси ГК1 (уменьшение органического обогащения) может быть описано линейно (или более точно – полиномом 3-й степени) с высокими коэффициентами аппроксимации (0.67 – 0.75), хотя и с довольно широким диапазоном разброса точек на графике. Характер изменений индексов разнообразия Шеннона (рис. 6 В) и видовой насыщенности $ES(200)$ (рис. 6 Г) имеет более сложный вид: при отрицательных значениях горизонтальной шкалы ГК1 и примерно до нулевого уровня значения показателей меняются разнонаправленно (коэффициент линейной корреляции незначим: $R = 0.18 - 0.21$), а при значениях $GK1 > 0$ (наиболее олиготрофные условия) наблюдается их резкое снижение ($R = -0.65$ и -0.68 , соответственно) (см. рис. 6, В–Г). «Точки перегиба» на графиках могут свидетельствовать о наличии порогового уровня (ему соответствуют значения вблизи 0 на шкале ГК1) вдоль градиента органического обогащения, когда в биотопе формируются определённые топические, кислородные и трофические условия, которые обуславливают резкие изменения структурных показателей зообентоса. В нашем случае такой пороговый уровень отграничивает соответствующий диапазон значений $Сорг$, в пределах которого наблюдается высокая вариабельность значений численности и биомассы бентоса. В условиях, соответствующих этому пороговому уровню, возникают резкие перестройки структуры бентоса, описываемые моделью Пирсона–Розенберга [24] (см. рис. 1).

Параметры численности или общего числа видов не всегда могут быть применимы для надежного выявления критических уровней в состоянии бентоса, поскольку кривые функций аппроксимации изменений этих параметров вдоль шкалы интегрального градиента органического стресса в нашем случае не демонстрируют чётких точек перегиба (см. рис. 6 А–Б). Напротив, характер изменений индексов разнообразия, в первую очередь, $ES(n)$, позво-

ляет выявить, по крайней мере, один критический уровень (см. рис. 6 Г) в пределах того диапазона изменений органического обогащения грунтов, который был выявлен в наших пробах. Отметим, что положение такого порогового уровня на шкале может зависеть от регион-специфичного набора ключевых абиотических факторов и общего уровня эвтрофирования биотопа, толерантности к органическому обогащению анализируемых групп бентоса, а также от выбора индикаторного биотического параметра (индекса).

Ранее для прибрежных биотопов восточного Средиземноморья в пределах широкого диапазона шкалы органического обогащения грунтов было определено 2 пороговых уровня, которым соответствуют значения $Сорг$ около 10 – 12 и 20 – 25 $мг \cdot г^{-1}$ [14]. При значениях $Сорг$, лежащих в пределах этих уровней, показатели развития бентоса достигают максимума, тогда как вне границ данного диапазона значений наблюдается резкое снижение параметров биоты. Установлено также, что на разном расстоянии от марикультурной фермы показатели количественного развития бентоса заметно повышаются при изменении уровня $Сорг$ в осадках от 1.5 до 20 – 30 $мг \cdot г^{-1}$, а Eh от +300 до +60 мВ [17]. На удалении до 25 м от фермы индекс Шеннона и число видов вначале возрастают до определённого уровня, а с дальнейшим увеличением расстояния и ослаблением потока оседаемого с коллекторов органического материала эти биотические показатели понижаются, наряду с сохранением переменчивого уровня численности бентоса. При этом в составе сообщества доминируют виды-оппортунисты (R-стратегии).

Положение порогового уровня может зависеть и от соотношения в составе сообщества разных групп и видов бентоса, которые обладают различной толерантностью к органическому загрязнению биотопов [9, 23]. В качестве примера нами проанализированы изменения показателя $ES(n)$ при разных значениях n (10,

25, 50, ... 200) отдельно для сообществ полихет и ракообразных вдоль интегрального градиента органического обогащения донных отложений, с учётом порогового значения (ГК1 ~ 0). Отдельные зависимости, где для полихет и рако-

образных выбраны те значения n , которые соответствуют реально встречающейся численности этих групп в пробах (100 – для полихет и 25 – для ракообразных), представлены на рис. 7 А–Б.

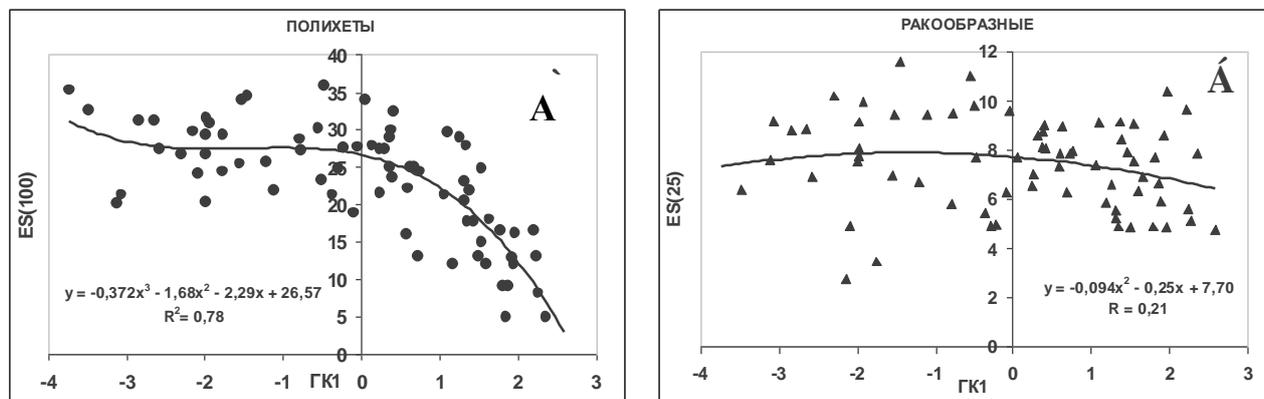


Рис. 7 Тренды изменения индекса $ES(n)$ для сообщества полихет (А) и ракообразных (Б) вдоль оси значений ГК1 (интегральный градиент органического обогащения грунтов)

Fig. 7 Trends of changes in $ES(n)$ index for polychaetes (А) and crustaceans (Б) along the first PC axis score (integral gradient of sediments organic enrichment)

Так, для полихет, многие виды которых широко встречаются в эвтрофированных биотопах [20, 24, 31], индекс $ES(100)$ был выше на станциях из групп D и C при наиболее высоком уровне органического обогащения грунтов (зона графика с отрицательными значениями на шкале ГК1) (рис. 7 А). На станциях из групп А и В с наиболее низким уровнем органического обогащения индекс $ES(100)$ резко снижался после превышения порогового значения (ГК1 ~ 0). Для ракообразных, многие виды которых обычно избегают эвтрофных биотопов с пониженным содержанием кислорода и слабо-окислительными условиями ($Eh < +50$) в грунте [25, 31], показатель $ES(25)$, напротив, не снижался на станциях из групп А и В (зона графика с позитивными значениями шкалы ГК1 на рис. 7 Б). Для моллюсков также не выявлено заметных трендов в изменении индекса $ES(25)$ при сравнении 2 частей шкалы ГК1 относительно порогового уровня, по-видимому, благодаря высокой толерантности в целом этой группы бентоса к гипоксии и естественным колебаниям уровня органического загрязнения биотопов [9, 11, 32].

Оценка статистической достоверности отличий по численности полихет, моллюсков, ракообразных и бентоса в целом между двумя группами станций, которым соответствуют значения $GK1 < 0$ (группа 1, условно мезотрофные биотопы) и $GK1 > 0$ (группа 2, условно олиготрофные) выявила достоверные различия по степени вариабельности попарных ранговых сходств (R) (для $P < 0.1\%$) для полихет ($R = 0.65$) и для бентоса в целом ($R = 0.61$). Этим подтверждается статистическая достоверность различий в структурных показателях бентоса при значениях органического обогащения грунтов, лежащих по разные стороны от порогового уровня (ГК1 ~ 0) на шкале градиента этого интегрального фактора. Для ракообразных и моллюсков достоверных отличий в численности между двумя тестируемыми группами станций не выявлено (соответственно, $R = 0.26$ и $R = 0.17$ для уровня значимости $P < 0.2\%$).

По результатам оценки коэффициента корреляции Спирмана (ρ_{max}) для отдельных групп бентоса наибольшие значения ρ_{max} (0.45) получены для полихет, для ракообразных и моллюсков они значительно ниже (0.16 и 0.29,

соответственно), что свидетельствует об отсутствии статистически достоверных соответствий между изменением ключевых абиотических факторов, определяющих органическое обогащение, и показателями развития этих групп бентоса. Эти факторы, определяя градиент эвтрофирования, могут рассматриваться лишь как часть списка ключевых параметров, влияющих на развитие бентоса, по крайней мере, при том сравнительно низком уровне органического обогащения грунтов ($0.5 - 5.0 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$), который был выявлен для большей части прибрежных акваторий о. Крит. При изучении прибрежных биотопов северной Европы и Калифорнии также отмечено, что повышенное содержание взвешенного органического вещества в придонных слоях не однозначно приводит к эвтрофированию донных отложений, ухудшению кислородных условий и последующему негативному воздействию этих процессов на состояние макрофауны и структурные перестройки в сообществе бентоса, описываемые П-Р моделью [9, 21].

Исходя из данных разных авторов, следует признать, что на шкале градиента органического обогащения грунтов зоне экологического оптимума соответствуют значения $S_{\text{орг}}$ от 3 до $10 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. В этих пределах показатели развития большинства видов бентоса, как правило, возрастают и могут достигать максимума даже на фоне умеренного уровня техногенного стресса [12, 14, 20, 26]. Близкий уровень эвтрофирования грунтов ($7 - 9 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} S_{\text{орг}}$) отмечен у берегов Крита только на нескольких станциях группы D, которым соответствовали наиболее высокие значения показателей структуры бентоса при отрицательных значениях на шкале ГК1 (см. рис. 6).

Для сравнения отметим, что в прибрежных биотопах Чёрного моря содержание $S_{\text{орг}}$ в рыхлых грунтах может меняться от 0.1 до 40 – 50 и даже $70 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ [1, 22]. Столь широкий диапазон изменений этого параметра (и сопряжённых с ним абиотических факторов) позволяет выделить несколько критических

уровней при оценке их влияния на структуру бентоса. Показано [2], что при усилении органического обогащения грунтов до $6 - 10 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} S_{\text{орг}}$ (первый пороговый уровень) отмечается заметный рост численности и биомассы, наряду с устойчиво высоким видовым разнообразием зообентоса. Это может объясняться тем, что в таких относительно низкотрофных для Чёрного моря условиях, ведущие субстрат-связанные факторы, т.е. размерная структура грунтов, содержание органических веществ, кислородные условия и пр., не выступают в качестве лимитирующих. В условиях усиления органического обогащения грунтов до $20 - 25 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} S_{\text{орг}}$ структурные показатели бентоса либо снижаются (численность, биомасса ракообразных), либо могут сохраняться на ранее достигнутом уровне (численность полихет, общее видовое богатство бентоса). При превышении второго порогового уровня ($25 - 30 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} S_{\text{орг}}$) отмечается резкое снижение количественных показателей сообщества в целом и перестройка его видовой структуры. Такие изменения связаны с элиминацией низко толерантных к органическому обогащению долгоживущих видов (К-стратегов) и постепенным замещением их более толерантными R-стратегами, которые, как правило, характеризуются коротким жизненным циклом и высокой численностью. Другим пороговым показателем может служить снижение редокс-потенциала Eh до нулевой отметки и связанная с этим активизация процессов сульфат-редукции в донных отложениях [9, 12, 14]. Для мелководных эвтрофированных лагун Средиземного моря также выявлены два основных пороговых уровня органического обогащения грунтов – 10 и $28 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} S_{\text{орг}}$ и показано, что при содержании $S_{\text{орг}}$ ниже первого уровня ($8 - 10 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) существует малая вероятность негативных изменений структурных показателей (численность, ES(n), H') сообществ бентоса [20]. В свою очередь, при содержании $S_{\text{орг}}$ в грунтах, превышающем второй пороговый уровень ($25 - 30 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$), всегда наблюдает-

ся достоверное снижение показателей видового разнообразия бентоса в соответствии с графической моделью Пирсона–Розенберга.

Заключение. 1. Исследованные участки побережья о. Крит (Эгейское море) при сравнении прибрежных биотопов по степени органического обогащения донных осадков следует отнести к низкоэвтрофным, когда содержание $S_{орг}$ в грунтах большинства полигонов составляло в среднем $1 - 2 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ и лишь на некоторых станциях – $7 - 9 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. **2.** Из 18 исходно учтённых абиотических факторов, связанных с эвтрофированием биотопов, сочетание переменных « $S_{орг} + Eh + \text{доля алевропелитовых фракций} + \text{глубина}$ » преимущественно определяет интегральный градиент органического обогащения донных отложений и оказывает наиболее выраженное влияние на зообентос. На основе анализа сходства по этим ключевым переменным 77 станций подразделены на 4 группы (А – D), различающихся как по среднему уровню абиотических параметров, так и по особенностям структуры сообществ макрофауны. **3.** Показатели количественного развития и видовой структуры зообентоса в целом, а также отдельно для полихет оказываются выше в пределах участков дна с повышенным уровнем содержания органических веществ в алевритовых донных отложениях ($5 - 9 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} S_{орг}$), по сравнению с наиболее олиготрофными алевро-песчанистыми участками ($0.2 - 1.5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} S_{орг}$). **4.** По результатам сравнения двух групп станций (условно мезотрофные и олиготрофные биотопы) статистически достоверные различия в структурных показателях получены для полихет и для бентоса в целом ($P < 0.1 \%$), что подтверждает наличие определённого порогового уровня (около $3 - 5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} S_{орг}$) в пределах исследованной части условной шкалы интегрального градиента органического обогащения грунтов. **5.** Результаты расчёта ожидаемого видового богатства S_{exp} в равновеликих по числу станций (14) условных подмножествах показали, что наименьшее значение S_{exp} (159 видов) также получено для

наиболее олиготрофных биотопов (группа А), а наивысшее (247 видов) – для мезотрофной группы С. **6.** Индекс $ES(n)$ может успешно применяться для определения возможных пороговых уровней при оценке состояния бентоса вдоль градиента органического обогащения. При достаточно низких уровнях содержания $S_{орг}$ в грунтах (от 1 до $3 - 4 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) количественное развитие и разнообразие бентосных сообществ могут показывать как некоторый рост значений, так и их снижение с увеличением уровня $S_{оргГ}$, что не всегда согласуется с П–Р моделью. Такие колебания откликов биоты могут быть обусловлены также влиянием и иных экологических воздействий, что подтверждается невысокими коэффициентами корреляции Спирмана (ρ_{max}), полученными при сопоставлении отдельных групп бентоса с уровнями ключевых абиотических факторов. Усиление эвтрофирования донных отложений до $8 - 10 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1} S_{орг}$ может в большей степени влиять на количественные показатели развития отдельных индикаторных таксонов или видов бентоса с различной толерантностью к этому стрессору, чем на изменение видовой структуры сообщества.

Благодарности. Выражаю благодарность греческим коллегам Assoc. Prof. I. Karakassis (Univ. of Crete, Heraklion), Assoc. Prof. D. Koutsoubas (Univ. of Lesbos, Metilini), Dr. C. Dounas, Dr. N. Papadopoulou-Smith, и Mrs. W.Plaiti (HCMR, Crete) за любезно предоставленные дополнительные первичные данные по численности и видовому составу отдельных групп бентоса, а также результаты определения гранулометрического состава донных отложений, которые были использованы для анализа в нашей работе.

Отдельную признательность выражаю бывшему директору ИМВС–HCMR, Crete, Prof. Dr. A. Eleftheriou за научные консультации, организационную поддержку и помощь в период моей научной стажировки в Институте морской биологии Крита (ИМВС).

1. *Мионов О. Г., Кирюхина Л. Н., Дивавин И. А.* Санитарно-биологические исследования в Чёрном море. – С.-П.: Гидрометеиздат, 1992. – 116 с.
2. *Петров А. Н.* Реакция прибрежных макробентосных сообществ Чёрного моря на органическое обогащение донных отложений // *Экология моря.* – 2000. – Вып. 51. – С. 45 – 51.
3. *Azov Y. J.* Seasonal patterns of phytoplankton productivity and abundance in near-shore oligotrophic waters of the Levant Basin (Mediterranean). // *J. Plankton Res.* – 1986. – **8**. – P.41–53.
4. *Clarke K. R., Ainsworth M.* A method of linking multivariate community structure to environmental variables // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1993. – **92**. – P. 205 – 219.
5. *Clarke K. R., Warwick R. M.* Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. – PRIMER-E: Plymouth, 2001. – 154 p.
6. *Dounas C., Koutsobas D., Vlachones G., Petrov A.* et al. Comparative assessment of environmental quality of Chania Bay water areas (Crete) after building of Biological Treatment station. // *Rep. Res. Project, IMBC, Crete, Greece, 1995.* – 84 p.
7. *Eleftheriou A., Tselepidis A.* (Eds.) Report of the Research project: “Μελετι των ακτων της Κριτις πών παρουσιαζουν οικολογικες διαταραχες. II. Θάλασσιό μέρος. Τελικη εκθεση” – 1988. – Univ. of Crete, Crete, Greece. – 1990. – 136 p.
8. *Gowen R.J., Brandbury N.B.* The ecological impact of salmonid farming in coastal waters: a review // *Oceanography and marine biology Annual Review.* – 1987. – **25**. – P.563 – 575.
9. *Gray J. S., Wu R. S., Or Y. Y.* Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2002. – **238**. – P. 249 – 279.
10. *Grizzle R.E., Penniman C.A.* Effects of organic enrichment on estuarine macrofaunal benthos: a comparison of sediment profile imaging and traditional methods // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1991. – **74**. – P.249-262.
11. *Heip C.* Eutrophication and zoobenthos dynamics. // *Ophelia.* – 1995. – **41**. – P. 113 – 136.
12. *Hyland J., Balthis L., Karakassis I., Magni P.* et al. Organic carbon content of sediments as an indicator of stress in the marine benthos. // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2005. – **295**. – P. 91 – 103.
13. *Ignatiades L.* The productive and optical status of the oligotrophic waters of the Southern Aegean Sea (Cretan Sea), Eastern Mediterranean. // *J. Plankton Res.* – 1998. – **20**. – P. 985 – 995.
14. *Karakassis I.* Benthic enrichment data from the Eastern Mediterranean and implications for determining indicators of environmental health / In: Hyland J.L., Karakassis I., Magni P., Petrov A.N., Shine J.P. (eds). Ad hoc benthic indicator group—results of initial planning meeting. – IOC Technical Series N^o. 57. – UNESCO / IOC, Paris, 2000. – P. 25 – 29.
15. *Karakassis I., Eleftheriou A.* The continental shelf of Crete: structure of macrobenthic communities // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1997. – **160**. – P.186 – 196.
16. *Karakassis I., Eleftheriou A.* The continental shelf of Crete: the benthic environment // *P.S.Z.N.: Marine Ecology.* – 1998. – **19(4)**. – P. 263 – 277.
17. *Karakassis I., Tsapakis M., Hatziyanni E., Papadopoulou K.N., Plaiti W.* Impact of cage farming of fish on the seabed in three Mediterranean coastal areas. ICES. // *J. Mar. Sci.* – 2000. – **57**. – P. 1462 – 1471.
18. *Karydis M.* Eutrophication assessment of coastal waters based on indicators: a literature review // *Global Nest J.* – 2009. – **11(4)**. – P. 373 – 390.
19. *Lampadariou N., Karakassis I., Chapdelaine L., Wilkinson M.F., Dafnomili E.* Spatial variability in water column and sediment chemistry in Heraklion harbour (Crete, E. Mediterranean) // *Fresenius Envir. Bul.* – 2000. – **9**. – P. 164 – 171.
20. *Magni P., Tagliapietra D., Lardicci C., Balthis L.* et al. Animal-sediment relationships: Evaluating the ‘Pearson-Rosenberg paradigm’ in Mediterranean coastal lagoons. // *Mar. Pol. Bul.* – 2009. – **58**. – P. 478 – 486.
21. *Maurer D., Robertson J., Gerlinger T.* San Pedro Shelf California: testing the Pearson-Rosenberg model (PRM) // *Mar. Environ. Res.* – 1993. – **35**. – P. 304 – 321.
22. *Osadchaya T. S., Ovsyaniy E. I., Kemp R., Romanov A. S., Ignatieva O. G.* Organic carbon and oil hydrocarbons in bottom sediments of the Sevastopol bay (the Black Sea) // *Mar. Ecol. J.* – 2003. – **2**, № 2. – C. 85 – 93.
23. *Pearson T. H.* The Loch Eil project: assessment and synthesis with a discussion of certain biological questions arising from a study of the organic pollution of sediments // *J. Exp. Mar. Biol.* – 1982. – **57**. – P. 93 – 124.
24. *Pearson T. H., Rosenberg R.* Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment.// *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* – 1978. – **16**. – P. 229 – 311.
25. *Petrov A. N.* Elaboration the new bioindicational methods and objects based on coastal macrobenthos assemblages for assessment of organic enrichment of marine environment around Crete // *NATO Research Fellowship Project, Report: IMBC, Crete, Greece, 1995.* – 48 p.
26. *Petrov A. N.* Using of bioindication approach for assessment of modern anthropogenic impact upon coastal marine environment around Crete (the Aegean Sea) and Crimea (the Black Sea) // *Oceanography of the Eastern Mediterranean and the*

- Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins: Intern. Symp. (Athens, Greece, Feb. 1999). – 1999. – P. 362 – 364.
27. *Petrov A. N.* Benthic monitoring in the northern Black Sea. / Hyland J. L., Karakassis I., Magni P., Petrov A. N., Shine J. P. (eds). Ad hoc benthic indicator group – results of initial planning meeting. – IOC Technical Series N^o. 57. – UNESCO /IOC, Paris, 2000. – P. 30 – 39.
 28. *Petrov A. N.* Investigation of benthos responses in several coastal regions of the Aegean Sea with different eutrophication levels for introduction of new bioindication methods into practice of monitoring of marine environment. // Ann. Res. Rep. / IMBC, Crete; Ed. A. Eleftheriou. – Crete (Greece), 2001. – P. 1 – 6.
 29. *Petrov A. N., Arvanitidis Cr., Eleftheriou A.* Macrobenthos in relation to eutrophication impact in the Black Sea and the Eastern Mediterranean // Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea: similarities and differences of two interconnected basins: 2 Intern. Conf. (Ankara, Turkey, 14–18 Oct. 2002): Abstracts Book. – Ankara, 2002. – P. 171 – 172.
 30. *Reynoldson T. B.* Interactions between sediment contaminants and benthic organisms. // Hydrobiologia. – 1987. – **149**. – P. 53 – 66.
 31. *Rosenberg R., Loo L. O.* Marine eutrophication induced oxygen deficiency: effect on soft-bottom fauna, Western Sweden. // Ophelia. – 1988. – **29**. – P. 213 – 225.
 32. *Rosenberg R., Hellman B., Johansson B.* Hypoxic tolerance of marine benthic fauna. // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1991. – **79**. – P. 127 – 131.
 33. *Ruellet T., Dauvin J.-C.* Benthic indicators: analysis of the threshold values of ecological quality classification for transitional waters. // Mar. Pol. Bul. – 2007. – **54**. – P. 1707 – 1714.
 34. *Soetaert K., Heip C.* Sample-size dependence of diversity indices and the determination of sufficient sample size in a high-diversity deep-sea environment // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1990. – **59**. – p. 305-307.
 35. *Subida M.D., Drake P., Jordana E., Mavric B.* et al. Response of different biotic indices to gradients of organic enrichment in Mediterranean coastal waters: Implications of non-monotonic responses of diversity measures. // Ecol. Indicators. – 2011. – doi:10.1016/j.ecolind.2011.07.021
 36. *Weston D.P.* Quantitative examination of macrobenthic community changes along an organic enrichment gradient. // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1990. – **61**. – P. 233 – 244.

*Поступила 04 апреля 2012 г.
После доработки 12 сентября 2012 г.*

Структура прибережних угруповань зообентосу о. Крит (Егейське море) при різному рівні органічного збагачення донних відкладень. **О. М. Петров.** Виконано порівняльний аналіз показників розвитку макрозообентосу при різному рівні органічного збагачення донних відкладень (від 0.4 до 9.1 мг·г⁻¹ C_{орг}) в узбережжі о. Крит (Егейське море). Статистичними методами з вихідного списку з 18 фізико-хімічних параметрів виділена комбінація з 4 провідних факторів (глибина, частка алевро-пелітових фракцій, редокс-потенціал (Eh) і рівень органічних речовин C_{орг} в ґрунтах), що найбільшою мірою визначають кількісний розвиток зообентосу уздовж інтегрального градієнта органічного збагачення донних відкладень. За результатами кластерного та ординаційного (MDS) аналізу вся множина станцій (77) була згрупована в 4 групи (А – D), кожна з яких характеризується визначеним рівнем значень провідних факторів у верхньому шарі відкладень. Для всіх груп станцій були порівняно оцінені значення показників кількісного розвитку, розмаїтості і видової насиченості ES(n) для різних груп бентосу і зміни цих індексів з урахуванням граничного рівня C_{орг} (3 – 4 мг·г⁻¹). За результатами порівняння двох груп станцій (умовно мезотрофні й оліготрофні біотопи щодо граничного рівня) по ступені варіабельності попарних рангових подібностей (R), достовірні розходження в структурних показниках були отримані для поліхет (R = 0.65) і для бентосу в цілому (R = 0.61) (P < 0.1 %). Встановлено, що при досить низьких рівнях евтрофікування ґрунтів (1 – 4 мг·г⁻¹ C_{орг}), структурні показники бентосних угруповань міняються в різному напрямі, показуючи як деякий ріст, так і зниження значень зі збільшенням рівня C_{орг}, що не завжди узгоджується з класичною моделлю Пірсона–Розенберга. Тільки при перевищенні рівня C_{орг} у відкладеннях понад 8 – 10 мг·г⁻¹, в угрупованнях виявляються стійкі негативні зміни. У такому випадку фактори, що визначають інтегральний градієнт органічного збагачення ґрунтів, починають значно впливати на структурні показники бентосу.

Ключові слова: зообентос, структура угруповань, органічне збагачення ґрунтів, екологічні індикатори, багатомірний статистичний аналіз, о. Крит, Егейське море

The structure of coastal zoobenthos communities at different organic enrichment levels in sediments (Crete, the Aegean Sea). A. N. Petrov. The comparative analysis of macrobenthos community on the upper shelf of Crete (the Aegean Sea) at the different organic enrichment levels of sediments (0.4 to $9.1 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TOC) is carried out. Applying algorithms of multivariate analysis, from the initial set of 18 physico-chemical parameters of soft-bottom environment, the combination of 4 key factors (depth, silt-clay content of sediments, Eh and TOC) that are mostly influencing upon quantitative distribution and species structure of zoobenthos along to integral organic enrichment gradient of soft-bottoms have been revealed. Based on the results of clustering and MDS ordination techniques all 77 sampled stations were grouped into 4 clusters, each of this is characterized by the certain rates of key environmental parameters. The quantitative distribution, species structure, diversity and rarefaction $ES(n)$ indices for the all 4 clusters were comparatively evaluated for various groups of macrofauna considering the detected threshold TOC range ($3 - 4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$). Based on evaluation of variability of pairwise rank similarity coefficient (R) under comparison of macrofauna from conditionally oligotrophic vs. mesotrophic biotopes (regarding to the threshold level), the statistically significant differences in structural indices were obtained for polychaetes ($R = 0.65$) and for whole benthos ($R = 0.61$) ($P < 0.1 \%$). At the relatively low TOC ranges in sediments ($1 - 4 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$), the structural indices of macrobenthos changed inconsistently along to ascending organic enrichment gradient, that is not agreed with the classical Pearson-Rosenberg model. The beginning of negative alterations in the benthic community were detected at the TOC range in sediments about $8 - 10 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$. Above this threshold level the abiotic factors providing main input into the integral organic enrichment gradient begin to bring the pronounced influence upon changes in the structural and conditional indices of benthic macrofauna.

Key words: zoobenthos, community structure, organic enrichment of sediment, ecological indicators, multivariate statistical analysis, Isl. Crete, Aegean Sea