



УДК 574.587: 574 (262.5)

С. А. Мазлумян, канд. биол. наук, ст. н. с., **Н. А. Болтачева**, канд. биол. наук, ст. н. с.,
Е. А. Колесникова, канд. биол. наук, ст. н. с.

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

АНАЛИЗ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ РАЗНООБРАЗИЯ БЕНТОСА В БУХТЕ ЛИСЬЯ (ЮГО-ВОСТОЧНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ КРЫМА)

Приведены данные о развитии макрозообентоса на глубине 1 – 10 м в бухте Лисьей (юго-восточное побережье Крыма, Черное море) в 1998 г. и проведено сравнение разнообразия бентоса в 1973 и 1998 гг. Отмечены существенные изменения в его таксономической структуре. Средняя численность и биомасса видов сообщества *Chamelea gallina* возросли примерно в 20 раз. При оценке видового разнообразия применены экологические индексы Шеннона, Симпсона, Пиелу, Маргалефа, Берджер-Паркер, а также метод сравнения к-доминантных кривых. Полученные результаты свидетельствуют об уменьшении разнообразия сообщества в 1998 г., по сравнению с 1973 г. Высказывается предположение о том, что происходящая в сообществе *Chamelea gallina* перестройка отчасти является результатом некоторого повышения уровня эвтрофирования, а отчасти связана с изменением субстрата.

Ключевые слова: макрозообентос, биоразнообразие, сообщество *Chamelea gallina*, Черное море

Лисья бухта находится примерно в 3 км к западу от Карадага у подножия хребта Эчки-Даг (юго-восточное побережье Крыма, Черное море) и является наиболее глубоко вдающейся в сушу частью большой бухты, расположенной между м. Меганом и массивом Карадаг. В 1991 г. этот участок был объявлен Памятником природы местного значения. В настоящее время подготовлено обоснование для его в государственный природно-заповедный фонд Украины [6]. В связи с этим изучение разнообразия морской биоты, в том числе и бентоса, в данном районе представляет определенный интерес.

Исследования бентоса в данном районе впервые были проведены в июле 1973 г., когда побережье и акватория Лисьей бухты были

относительно чистыми [3]. За прошедшие десятилетия в биотопе Лисьей бухты произошли значительные изменения [6], что потребовало проведения в этом районе новых исследований бентоса, которые и были предприняты в августе – сентябре 1998 г.

Перед нами была поставлена задача не только изучить современное состояние макрозообентоса в биотопе песка Лисьей бухты, но и выполнить сравнительный анализ разнообразия бентоса в этом районе в 1973 и 1998 гг.

Материал и методы. В течение трех дней – 7.07 – 9.07.1973 г. – в Лисьей бухте были отобраны пробы бентоса на трех разрезах (центральном, западном и восточном). Разрезы были расположены перпендикулярно берегу на расстоянии 150 м один от другого.

Пробы отбирали водолажным дночерпателем (“кошелем”) с площадью захвата $0,05 \text{ м}^2$, как правило, по две пробы на каждой станции, на глубинах от 1 до 10 м через каждый метр глубины. Всего выполнено 26 станций, на которых собрана 51 проба. Пробы промывали через систему сит с ячейками 5 и 1 мм; отобранных животных фиксировали [3].

В 1998 г. (30.08 – 1.09) пробы бентоса были отобраны на тех же разрезах. Для отбора проб пользовались водолажным дночерпателем вышеописанной конструкции, но с площадью захвата $0,1 \text{ м}^2$. На станции отбирали по одной пробе, всего собрано 29 проб. Обследованная площадь на отдельных станциях в 1973 г. и 1998 г. одинакова. Общая площадь, обследованная в 1973 г., составляла $2,55 \text{ м}^2$, в 1998 г. – $2,9 \text{ м}^2$.

Обработка материала в 1998 г. проводилась по методике, аналогичной таковой 1973 г. Для каждого вида определяли: среднюю численность – N , экз. $\cdot\text{м}^{-2}$, среднюю биомассу – B , г $\cdot\text{м}^{-2}$, встречаемость – P , %. При выделении трофических групп привлекали литературные данные [2]. При расчете индексов для каждой глубины использовали осредненные для трех разрезов количественные данные.

Сравнительное разнообразие включает два основных компонента: число видов на единицу площади и выровненность относительного распределения особей среди видов. Оба эти компонента выражены кривой доминирования-разнообразия, где ось абсцисс представляет собой ранжированный ряд от наиболее многочисленного вида к наименее многочисленному, а ось ординат – накопленный процент численности видов [5]. Согласно методу к-доминирования, кривая, расположенная ниже на графике доминирования, соответствует более разнообразному сообществу. Условием сравнимости фаун является отсутствие пересечения их графиков. В случае их пересечения имеет место иное распределение накопленной численности по видам и иная выровненность, что делает фауны несравнимыми в

терминах биоразнообразия, называемого “intrinsic diversity”, т. е. индивидуального (внутреннего, присущего именно этому сообществу) разнообразия [10]. Метод сочли применимым к нашим исследованиям, так в оба периода обследованы одни и те же глубины, включающие одну и ту же площадь дна, следовательно, мы сравниваем плотность видов на равных площадях в различные моменты исследования.

Был проведен анализ изменения числа видов, их встречаемости, средней численности, биомассы, а также изменения численности и биомассы доминирующего вида *Chamelea gallina*.

Вторым широко применяемым подходом при анализе видового разнообразия является индексный подход. Обоснованность применения каждого из использованных индексов рассмотрена при анализе полученных результатов. Доминирование изучали с помощью ин-

декса Симпсона:
$$D = \sum_{i=1}^s \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)},$$

где n_i - численность i -го вида, N – сумма численностей видов от 1 до S [14],

и индекса доминирования Берджер-Паркер

$$d = \frac{N_{\max}}{N},$$

где N_{\max} – численность наиболее обильного вида, N – общая численность видов от 1 до S [8].

Собственно биоразнообразию в каждый из периодов исследования анализировали по индексу, обратному индексу Симпсона [5], а также по индексу Шеннона:

$$H = -\sum \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N},$$

рассчитанному на основании численности и биомассы [13].

Выровненность исследовали с помощью индекса Пиелу: $e = \frac{H}{\log S}$ ($0 < e < 1$) [12].

Сходство фаун изучали по Чекановскому-

Сьерсенсену: $i = \frac{2a}{b+c}$, где a – число общих видов, b и c – число видов в сравниваемых списках (1973 г. и 1998 г. соответственно).

Видовое богатство оценивали по индексу Маргалефа: $D_{MG} = \frac{S-1}{\log_2 N}$ [11].

Результаты и обсуждение. В районе работ в 1973 г. практически на всем полигоне грунт был представлен песком с примесью гальки (на глубине 1, 2 м), либо песком с примесью ракушечника. Только на двух станциях отмечено небольшое количество зостеры [3]. В 1998 г. чисто песчаный грунт обнаружен лишь на центральном разрезе. На двух других разрезах песчаный грунт располагался пятнами, ме-

жду которыми наблюдались выходы коренных пород. На шести станциях восточного и западного разрезов отмечены макроводоросли – цистозира, филофора, ульва, на одной станции – рдест. На западном разрезе на глубине от 3 до 6 м процент покрытия дна ульвой достигал 90 %, далее с увеличением глубины он уменьшался и на глубине 10 м составлял 10 %.

Анализ полученного материала показал, что в 1998 г. в бухте Лисья значительно изменились состав фауны, встречаемость отдельных видов и показатели их количественного развития. Прежде всего отметим, что в 1973 г. в исследованном районе отмечено 56 таксонов, а в 1998 г. – 93 (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав и количественное развитие бентоса в Лисьей бухте в 1973 и 1998 гг.
Table 1. Species composition and abundance of benthos found in the Lysia bay in 1973 and in 1998

Систематический состав	P, %	N, экз. м ⁻²	B г·м ⁻²	P, %	N, экз. м ⁻²	B г·м ⁻²
	1998 г.			1973 г.		
1	2	3	4	5	6	7
PORIFERA	0	0	0	4	1.5	0.9
COELENTERATA						
<i>Athinothoe clavata</i> (Ilmoni)	0	0	0	12	12	0.07
PLATODES (Turbellaria)	27	45	0.014	0	0	0
NEMERTINI	7	2.9	0.004	24	3	0.003
ANNELIDA (Polychaeta)						
<i>Genetyllus tuberculata</i> (Bobr.)	10	1.4	0.001	0	0	0
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linné)	10	4.3	0.005	0	0	0
<i>Eulalia viridis</i> (S.-Jos.)	7	1.4	0.002	0	0	0
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny	0	0	0	8	1	0.05
<i>N. cirrosa</i> Ehlers	3	1.8	0.002	8	1	0.003
<i>Micronephtys stammeri</i> (Augen)	0	0	0	4	0.4	<0.001
<i>Glycera convoluta</i> Keferstein	3	0.7	0.001	28	6	0.02
<i>G. alba</i> (O. F. Müller)	7	0.7	0.015	0	0	0
<i>Goniada bobretzkii</i> Annenkova	3	1.4	0.005	0	0	0
<i>Harmothoe</i> sp.	3	0.7	0.001	0	0	0
<i>Pholoe synophthalmica</i> Claparède	23	35.4	0.091	4	1.5	0.001
<i>Nereis zonata</i> Malmgren	3	27.14	0.013	0	0	0
<i>Nereis</i> sp.	7	1.1	0.002	0	0	0
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube)	3	0.7	0.002	0	0	0
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et M.-Edw.)	27	31.4	0.022	4	0.4	<0.001
<i>Typosyllis hyalina</i> (Grube)	7	1.8	0.003	0	0	0
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southem	3	0.7	<0.001	8	7	0.007
<i>S. erinaceus</i> Claparède	13	16.4	0.001	0	0	0
<i>Brania clavata</i> (Claparède)	37	215	0.006	0	0	0
<i>Exogone gemmifera</i> Pagenstecher	47	384	0.012	8	1	0.001

Продолжение табл. 1 Table 1 (Contnd)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Pionosyllis pulligera</i> (Krohn)	23	58.2	0.003	0	0	0
<i>Microphthalmus fragilis</i> Bobretzky	3	7.1	0.001	0	0	0
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntoch)	33	420	0.079	29	11	0.004
<i>Polygordius neapolitanus</i> Fraipont	0	0	0	8	1	0.004
<i>Protodrilus purpureus</i> (Schneider)	3	1.4	<0.001	0	0	0
<i>Spio filicornis</i> (O. F. Müller)	13	6.4	0.013	20	5	0.003
<i>Scolelepis squamata</i> (O. F. Müller)	0	0	0	4	0.4	<0.001
<i>Pseudomalacoceros tridentata</i> Southern	0	0	0	8	1	0.004
<i>Polydora ciliata</i> (Johnston)	0	0	0	4	1	0.001
<i>Prionispio cirrifera</i> Wiren	20	29	0.011	8	3	0.01
<i>P. malmgreni</i> Claparède	0	0	0	12	1.5	0.005
<i>Microspio mecznikowianus</i> (Claparède)	3	2.5	0.003	0	0	0
<i>Aonides paucibranchiata</i> Southern	0	0	0	4	0.4	<0.001
<i>Magelona rosea</i> Moore	0	0	0	8	1	<0.001
<i>Cirrophorus harpagoneus</i> (Storch)	17	3.2	0.004	0	0	0
<i>Tharyx marioni</i> (Saint-Joseph)	3	0.4	0.001	0	0	0
<i>Aricidea claudiae</i> Laubier	7	1.1	0.001	4	0.4	0.001
<i>Ophelia limacina</i> (Rathke)	7	1.4	0.025	0	0	0
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin)	10	22	0.002	0	0	0
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius)	17	50	0.005	24	5	0.005
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède)	7	1.4	0.001	0	0	0
<i>Clymenura clypeata</i> (Saint-Joseph)	13	3.2	0.008	0	0	0
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky	20	10	0.015	0	0	0
<i>Melinna palmata</i> Grube	7	1.1	0.007	0	0	0
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède)	3	0.7	<0.001	0	0	0
<i>Pomatoceros triqueter</i> (Linné)	0	0	0	4	0	0
CRUSTACEA						
<i>Balanus improvisus</i> Darwin	33	50.7	2.31	4	0.4	0.005
<i>Iphinoe maeotica</i> (Sowinsky)	13	6	0.004	9	1	<0.001
<i>I. elisae</i> Bacescu	10	1.4	<0.001	0	0	0
<i>Cumella pygmaea euxinica</i> Bacescu	3	0.4	<0.001	0	0	0
<i>Bodotria arenosa mediterranea</i> (Stener)	0	0	0	8	8	0.001
<i>Pseudocuma longicornis pontica</i> Bacescu.	0	0	0	24	39	0.04
<i>P. tenuicauda</i> (G.O.Sars)	3	0.7	<0.001	0	0	0
<i>Apsudopsis ostroumovi</i> Bacescu	3	0.7	<0.001	0	0	0
<i>Leptochelia savignyi</i> (Kroyer)	17	24	0.012	0	0	0
<i>Eurydice dollfusi</i> Monod.	0	0	0	4	0.4	0.001
<i>Synisoma capito</i> (Rathke)	17	1.8	0.017	0	0	0
<i>Naesa bidentata</i> (Adams)	7	4.6	0.023	0	0	0
<i>Bathyporeia gulliamsoniane</i> (Bate)	13	6	0.003	32	6	0.006
<i>Atylus guttatus</i> A. Costa	27	21	0.011	4	0.4	<0.001
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> A. Costa	20	4.6	0.010	0	0	0
<i>Microdeutopus</i> sp.	0	0	0	4	1	0.001
<i>Ampelisca diadema</i> A. Costa	7	1.8	0.005	12	2	0.002
<i>Amphithoe vaillanti</i> Lucas	10	96	0.040	0	0	0
<i>Apherusa bispinosa</i> (Bate)	10	15	0.009	0	0	0
<i>Biancolina algicola</i> (Stebbing)	7	5.4	0.001	0	0	0
<i>Caprella acanthifera ferox</i> (Czernjavsky)	30	138	0.060	0	0	0
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu)	13	20	0.005	0	0	0

Продолжение табл. 1 Table 1 (Contnd)

1	2	3	4	5	6	7
<i>Erichthonius difformis</i> M.-Edwards	20	165	0.066	0	0	0
<i>Marinogammarus olivii</i> M.-Edwards	7	12	0.023	12	5	0.005
<i>Siphonoecetes dellavallei</i> Stebbing	10	7.5	0.004	0	0	0
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu)	10	44	0.022	0	0	0
<i>Diogenes pugilator</i> Roux	70	201	2.537	64	31	1.05
<i>Carcinus mediterraneus</i> Czernjavsky	0	0	0	8	1	0.002
<i>Chironomus salinarius</i> (Kieffer)	3	2.9	0.002	0	0	0
MOLLUSCA						
<i>Acanthohitona fascicularis</i> (Linné)	0	0	0	8	2	0.007
<i>Lepidochitona cinerea</i> (Linné)	10	2.1	0.004	0	0	0
<i>Tricolia pulla</i> (Linné)	20	248	0.175	0	0	0
<i>Gibbula adriatica</i> (Philippi)	3	0.4	<0.001	0	0	0
<i>Rissoa splendida</i> Eichwald	3	2.1	0.079	4	0.4	<0.001
<i>R. membranacea</i> Adams	17	3.6	0.017	4	1	0.001
<i>R. parva</i> (Da Costa)	13	3.6	0.016	0	0	0
<i>Caecum elegans</i> Perej.	40	188	0.23	24	60	0.135
<i>Calyptra chinensis</i> (Linné)	17	5.7	0.098	4	1	0.044
<i>Bittium reticulatum</i> (Da Costa)	7	1.8	0.075	0	0	0
<i>Tritia reticulata</i> (Linné)	13	2.9	3.179	24	4	2.02
<i>Nana donovani</i> (Risso)	23	26.4	0.888	0	0	0
<i>N. neritea</i> (Linné)	37	53	3.9	52	12	3.1
<i>Bela nebula</i> (Montagu)	0	0	0	12	3	0.072
<i>Odostomia albella</i> (Loven)	3	0.7	0.003	0	0	0
<i>O. pallida</i> (Mont.)	3	5	0.002	0	0	0
<i>O. plicata</i> (Mont.)	3	0.4	<0.001	0	0	0
<i>Odostomia</i> sp.	3	0.7	<0.001	0	0	0
<i>Parthenina</i> sp.	3	0.4	<0.001	0	0	0
<i>Turbonilla delicata</i> (Monterosato)	3	0.7	0.002	0	0	0
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguiere)	17	3.2	0.005	0	0	0
<i>Cylichnina robagliana</i> (Fisch.)	0	0	0	8	1	0.003
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin)	73	2413	9.055	4	3	0.05
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck	47	81	0.115	0	0	0
<i>Modiolus adriaticus</i> (Lamarck)	0	0	0	8	1	0.001
<i>Loripes lucinalis</i> (Lamarck)	17	6	0.060	0	0	0
<i>Lucinella divaricata</i> (Linné)	17	4.3	0.032	69	77	0.405
<i>Mysella bidentata</i> (Montagu)	0	0	0	4	1	0.005
<i>Donax semistriatus</i> Poli	0	0	0	28	6	2.883
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin)	17	17	0.079	0	0	0
<i>Gouldia minima</i> (Montagu)	7	1.8	0.017	12	12	0.42
<i>Pitar rudis</i> (Poli)	7	1.1	0.539	4	2	1.88
<i>Chamelea gallina</i> (Linné)	80	907	753.825	52	32	22
<i>Spisula subtruncata</i> (Costa)	23	4.3	0.120	12	2	0.3
<i>Moerella donacina</i> (Linné .)	7	2.1	0.216	24	7	0.12
<i>M. tenuis</i> (Costa)	30	19	0.081	0	0	0
<i>Fabulina fabula</i> (Gronovius)	17	3.6	0.007	32	8	0.01
<i>Lenthidium mediterraneum</i> Costa	30	12.1	0.019	0	0	0
<i>Branchiostoma lanceolatum</i> (Pallas)	7	1.4	0.043	0	0	0

Высокие величины встречаемости в 1998 г. отмечены для *Ch. gallina* – 80 %, *Dio-genes pugilator* – 70 % и *Mytilaster lineatus* – 73 %. Указанные виды являются доминантными. В группу характерных (обнаруженных на 25 – 50 % станций) вошли 15 видов, в группу редких, с встречаемостью менее 25 %, – 75. Таким образом, доминантные виды составляют 3.2 % от общего числа зарегистрированных видов, характерные – 16.1 %, редкие – 80.6 %. Идентифицирован 91 вид, в том числе 35 мно-

гошетинковых червей, 31 моллюсков, 23 ракообразных, по 1 виду ланцетников и личинок хирономид (немертины и турбеллярии до вида не определены).

Предварительный анализ сравнимости фаун в 1973 и 1998 гг. был проведен на основании индекса общности Чекановского-Сьеренсена, который составил 0.21 в целом по полигону, с диапазоном изменения от 0.06 до 0.51 (табл. 2).

Таблица 2. Индекс сходства Чекановского в сообществе *Chamelea gallina* бухты Лисья
Table 2. The Czekanowski index of similarity for the *Chamelea gallina* community in the Lysia Bay

Глубина, в м	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Индекс сходства 1973 - 1998	0.06	0.14	0.14	0.51	0.26	0.14	0.14	0.3	0.21	0.23

Значительные изменения произошли и в составе таксонов. Из 21 вида полихет, обнаруженных в 1973 г., в 1998 г. присутствовали 6, хотя в целом встречено 35 видов полихет. Из 12 видов ракообразных, отмеченных в 1973 г., и 23, обнаруженных в 1998 г., лишь 6 видов – общие. В 1973 г. отмечено 20 видов моллюсков, в 1998 г. – 31, среди них 14 – общие виды. Высокую встречаемость среди общих для

сравниваемых периодов видов имели моллюски *Ch. gallina*, *Nana neritea*, *Caecum elegans*, рак *D. pugilator*, полихета *Protodorvillea kefersteini*. В 1973 г. встречаемость более 50 % имел также моллюск *Lucinella divaricata*.

Существенно отличаются показатели количественного развития макробентоса в исследованные годы (табл. 3).

Таблица 3. Показатели количественного развития бентоса и *Chamelea gallina* в Лисейей бухте в 1973 и 1998 гг.
Table 3. Quantitative characteristics of the benthos in 1973 and in 1998 in the Lysia bay

Годы	Число видов	N, экз.·м ⁻²	B, г·м ⁻²	<i>Chamelea gallina</i>			
				N, экз.·м ⁻²	N, %	B, г·м ⁻²	B, %
1973	56	395	35.66	32	8.1	22.0	61.7
1998	93	7066	778.44	907	12.8	753.83	96.8

Значительную разницу в значениях численности бентоса отчасти можно объяснить сезонными различиями в сроках сбора материала: в 1973 г. пробы отобраны в начале июля, в 1998 г. – в конце августа. В то же время, именно в июле происходит размножение таких массовых видов, как *M. lineatus*, *D. pugilator*, *Ch. gallina*. Однако сезонные колебания биомассы макробентоса на рыхлых грунтах в Черном море не выражены [2]. Для сопостав-

ления приведем данные, полученные для биотопа песка в районе Карадага в 1938 – 1939 гг. [1] и в 1957 г. [4]. Средние значения численности бентоса в эти годы составляли соответственно 955 и 223 экз.·м⁻², средние значения биомассы – соответственно 74 и 27 г·м⁻². Таким образом, если средние значения биомассы бентоса в Лисейей бухте в 1973 г. вполне укладываются в диапазоны значений, указанных для биотопа песка в районе Карадага в

1938 – 1939 гг. и в 1957 г., то средние значения биомассы в Лисьей бухте в 1998 г. (778,4 г·м⁻²) отличаются от перечисленных данных не менее чем в 10 раз.

При анализе количественных показателей массовых видов обнаруживается, что основной вклад в общую биомассу вносит *Ch. gallina* (табл. 3). В 1998 г. этот вид по биомассе доминировал на глубинах 2 – 10 м, а в 1973 г. – на глубинах 3 – 10 м. Таким образом, с формальной точки зрения, в оба исследованных периода в бухте Лисьей на глубине от 3 до 10 м обитало сообщество *Ch. gallina*. Верхняя

граница обитания *Ch. gallina* сместилась с глубины 3 м в 1973 г. до 2 м – в 1998 г.

Сопоставление количественных показателей бентоса, а также числа видов на разных глубинах в исследованные периоды показало, что в 1998 г., по сравнению с 1973 г., почти на всех глубинах наблюдалось значительное увеличение числа видов, средней численности и средней биомассы бентоса. Особенно возросла практически на всех глубинах численность и биомасса хамелеи.

Произошли изменения и в трофической структуре сообщества (табл. 4).

Таблица 4. Пищевая структура сообщества бентоса в Лисьей бухте в 1973 г. и 1998 г.
Table 4. Trophic structure of benthic community in the Lysia bay in 1973 and in 1998

Пищевая группировка	Количество видов	Количество видов, %	N, экз.·м ⁻²	N, %	B, г·м ⁻²	B, %
1973 г.						
Сестонофаги	14	25.45	140	35.41	28.89	81.02
Детритофаги	20	36.36	150	37.84	0.35	0.97
Фитофаги	5	9.09	9	2.38	0.011	0.05
Плотоядные	12	21.82	76	19.21	6.39	17.92
Эврифаги	4	7.27	19	4.91	0.01	0.03
1998 г.						
Сестонофаги	15	16.13	3513	54.59	766.31	98.44
Детритофаги	32	34.41	675	10.49	0.79	0.10
Фитофаги	14	15.05	509	7.90	0.50	0.07
Плотоядные	22	23.66	599	9.31	10.68	1.37
Эврифаги	10	10.75	1133	17.61	0.16	0,02

Увеличилось количество видов во всех пищевых группировках, кроме сестонофагов. В количественном отношении, как по численности, так и по биомассе, роль сестонофагов в 1998 г. существенно возросла. По биомассе в группе сестонофагов в 1973 г. хамелея составляла 76 %, *Donax semistriatus* – 10 %, *Pitar rudis* – 6.5 %, губки – 3 %, *Lucinella divaricata* и *Gouldia minima* – по 1.4 %. В 1998 г. вклад хамелеи в биомассу этой группы увеличился до 98.4 %, *D. semistriatus* не встречен вовсе, *P. rudis*, *L. divaricata* и *G. minima* обнаружены в незначительных количествах. Заметный вклад дают лишь митилястер – 1.2% и *Balanus improvisus*, обрастающий раковины хамелеи, – 0.3 %. Таким образом, возросшая в 1998 г. роль

сестонофагов объясняется как увеличением количественного развития *Ch. gallina*, так и увеличением степени доминирования этого вида.

Для исследования сравнительного биоразнообразия был применен метод сравнения к-доминантных кривых, построенных по данным о численности видов. Кривые доминирования-разнообразия пересекаются на графиках, построенных для всех глубин, кроме глубин 4, 6 и 8 м, где сообщество *Ch. gallina* в 1973 г. было более разнообразно, и глубин 2 и 9 м, где сообщество этого же вида более разнообразно в 1998 г. (рис.1).

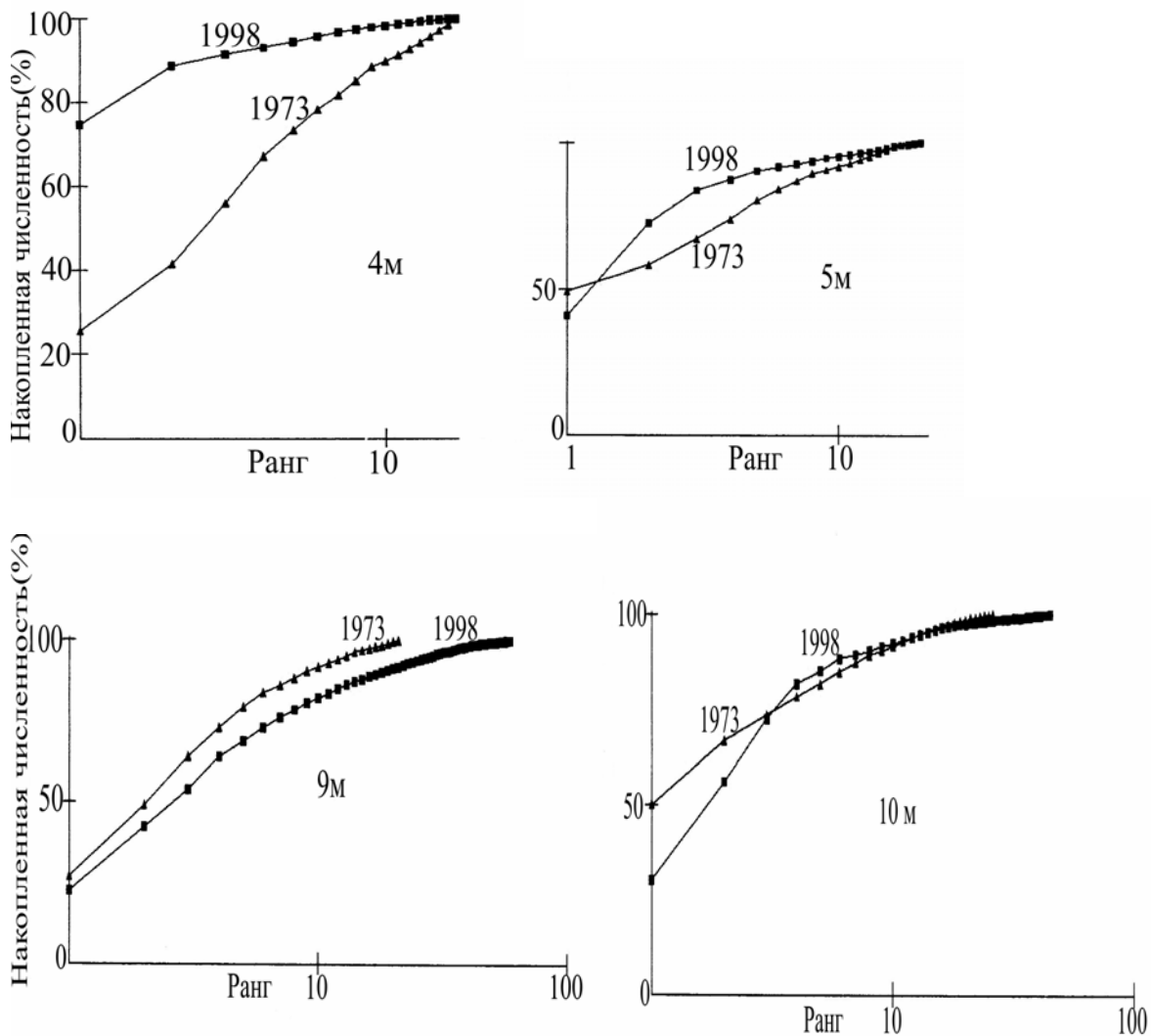


Рис. 1. Кривые К-доминирования для сообщества *Chamelea gallina* на разных глубинах бухты Лисья
 Fig. 1. K-dominance curves characteristic of *Chamelea gallina* community from different depths in the Lysia bay

Поскольку предварительный анализ выявил резкое доминирование в изучаемом сообществе, то после анализа распределения по кривым доминирования-разнообразия мы обратились к индексам доминирования. Как было сказано выше, в изученном биотопе средняя биомасса доминирующего вида *Ch. gallina* достигает значительного уровня в 1998 г., потому представляется целесообразным исследовать доминирование с помощью индекса Симпсона, который изменяется в пределах $0 < D < 1$ и отражает концентрацию доминирования.

В 1973 г. диапазон изменения индекса Симпсона составляет 0.1 – 0.5 и имеет два максимума: на глубине 2 м, где отмечено резкое доминирование *Pseudocuma longicornis*, и на глубине 6 м, где доминирует *L. divaricata*. В 1998 г. диапазон индекса – 0.2 – 0.3, максимумы отмечены на глубинах 4, 6 и 8 м. Резкое увеличение численности *Ch. gallina* на этих глубинах соответствует пиковым значениям индекса Симпсона (рис. 2 а).

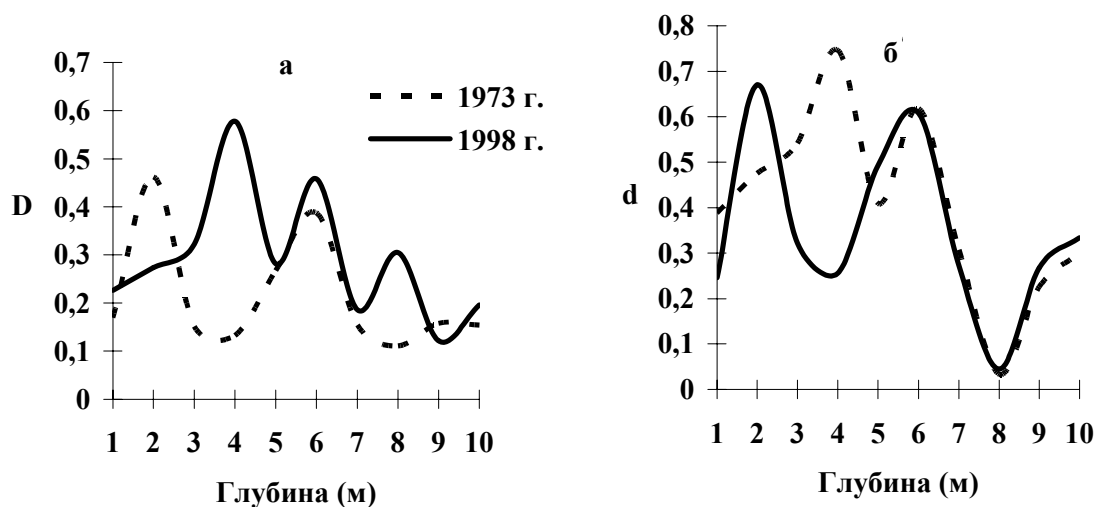


Рис.2. Изменение индексов доминирования: (а) – Симпсона (D) и (б) – Берджер-Паркер (d) в сообществе *Chamelea gallina* бухты Лисья

Fig.2. Changes in the dominance indices in the *Chamelea gallina* community in the Lysia bay: а) Simpson index and б) Berger-Parker index (D and d respectively)

Доминирование по численности было изучено также с помощью индекса доминирования Берджер-Паркер. Индекс изменяется в пределах $0 < d < 1$; тем самым, чем ближе значение индекса к 1, тем выше доминирование. По данному индексу в 1973 г. добавляется еще один пик на глубине 5 м за счет доминирования *L. divaricata*. Картина доминирования в 1998 г. по этому индексу совпадает с картиной доминирования по Симпсону. Необходимо обратить внимание на то, что доминирование по обоим индексам рассмотрено на основе численности: в 1973 г. в диапазоне глубин от 4 до 9 м по численности преобладает *L. divaricata*, а в 1998 г. на глубинах 3 – 8 м – *Ch. gallina*. На глубинах 9 и 10 м доминирует *P. kefersteini* (рис 2 б).

В целом, как в 1973, так и в 1998 гг. высокий уровень доминирования отмечен на глубинах от 1 до 6 м, с последующим снижением доминирования по мере увеличения глубины от 7 до 10 м.

На основании анализа, проведенного по индексам Симпсона и Берджер-Паркер, можно сказать, что в 1998 г. уровень доминирования выше. Это подтверждается к-доминантными кривыми, которые расположены выше для все-

го полигона исследований, за исключением глубин 9 и 10 м (рис.1).

Таким образом, продолжая анализ сравнительного разнообразия по численности сообщества *Ch. gallina*, логичным представляется перейти к анализу, полученному на основании индекса Симпсона ($1 - D$), разность которого представляет собой меру разнообразия, исходя из положения о том, что чем больше доминирование, тем меньше биоразнообразие [5, 10]. По этому индексу в 1973 г. более высокое разнообразие отличает сообщество на всех глубинах, за исключением 2 и 9 м, где уровень разнообразия сообщества выше в 1998 г. (рис. 3). Это подтверждается результатами, полученными на основании сравнения к-доминантных кривых.

Анализ биоразнообразия по индексу Шеннона мы провели не только по численности, но и по биомассе. Рассчитанный по численности, он для сообщества *Ch. gallina* в 1973 г. выше на всех глубинах, кроме 2 и 9 м (рис.4 а), что полностью согласуется с предыдущими результатами. Индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе, в 1973 г. также выше, чем в 1998 г., за исключением глубины 2 м (рис. 4 б).

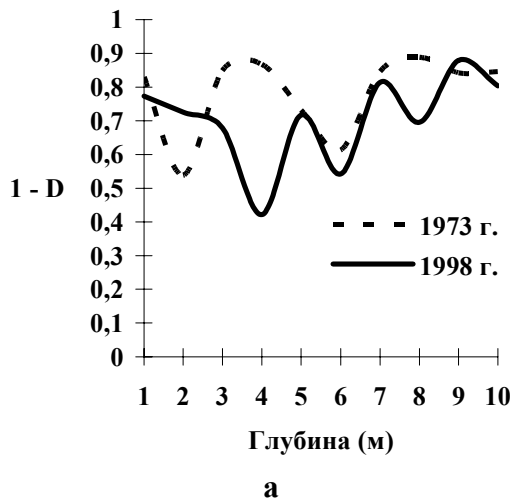


Рис. 3. Изменение индекса разнообразия: Симпсона (1-D) в сообществе *Chamelea gallina* бухты Лисья
Fig. 3. Changes in the species diversity index (Simpson index, 1-D) in the *Chamelea gallina* community in the Lysia bay

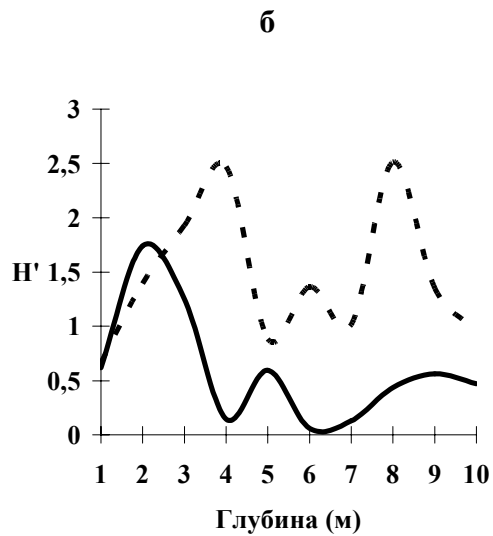
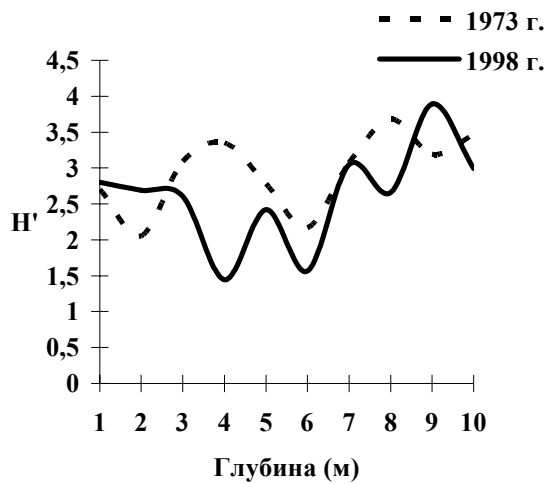


Рис.4. Изменение индекса разнообразия: (а) – Шеннона (H') по численности и (б) – по биомассе в сообществе *Chamelea gallina* бухты Лисья.

Fig.4. Changes in the species diversity index (Shannon index, H') assessed from the abundance and biomass (a and б, respectively) for the *Chamelea gallina* community from the Lysia bay

Обсуждая биоразнообразие, необходимо осветить такой важный его компонент, как выровненность, что сделано нами с помощью индекса Пиелу. Поскольку $\log S = H'_{\max}$, то e показывает, насколько биоразнообразие, измеренное по индексу Шеннона, отличается от максимально возможного при данном числе видов. Чем ближе значение e к единице, тем выше выровненность. Результаты, полученные по индексу Пиелу, как по численности, так и по биомассе, выше в 1973 г. (кроме глубины 2 м), причем значение e по численности очень близко к единице (рис. 5).

Аспект видового богатства, вычисляемый по индексу Маргалефа, отражает биоразнообразие относительно видового богатства. Его значения также выше в 1973 г. (рис. 6). Видовое богатство определяется не просто количеством видов, встреченных на полигоне, но и тем, как эти виды распределены относительно индивидуумов, их представляющих. В связи с этим напомним, что общее число видов, встреченных в 1998 г., по сравнению с 1973 г., больше (93 против 56), однако количество видов, приходящееся на логарифм общей численности, выше для сообщества в 1973 г.

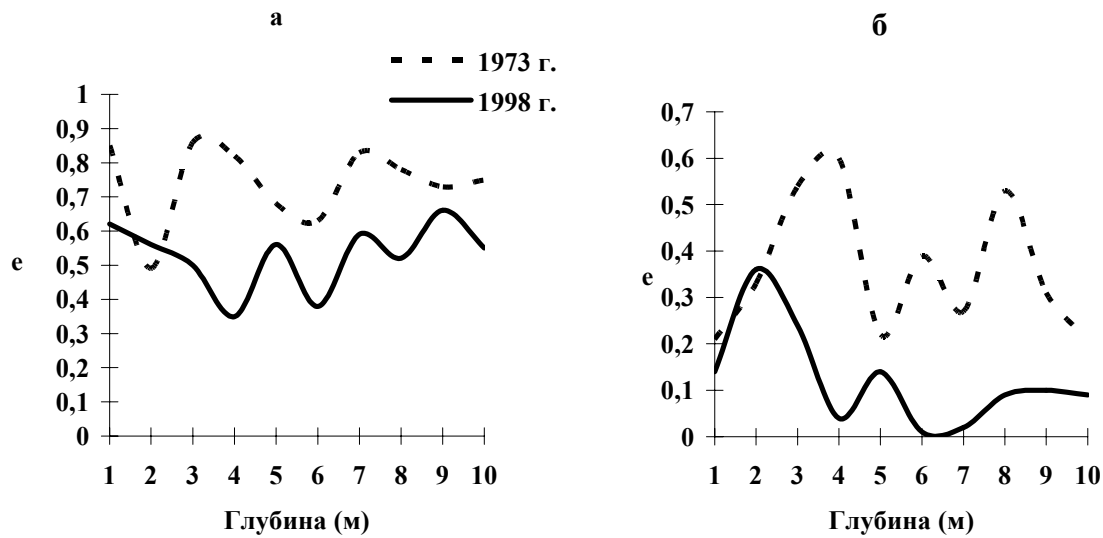


Рис.5. Изменение индекса выровненности: Пиелу (e), по численности (а) и - биомассе (б) в сообществе *Chamelea gallina* бухты Лисья

Fig.5. Changes in the Pielou index of evenness (e) assessed from the abundance and biomass (a and б, respectively) for the *Chamelea gallina* community from the Lysia bay

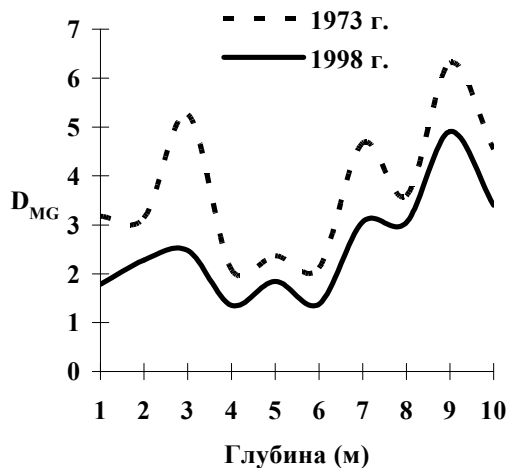


Рис.6. Изменение индекса Маргалефа (D_{MG}) в сообществе *Chamelea gallina* бухты Лисья

Fig.6. Changes in the Margalef index (D_{MG}) in the *Chamelea gallina* community from the Lysia Bay.

Г
а

Таким образом, подводя итоги исследованию всех компонентов биоразнообразия можно констатировать, что согласно существующей концепции биоразнообразия, сообщество хамелеи в 1998 г., за исключением горизонтов 2 и 9 м, менее разнообразно, в нем выше доминирование и, следовательно, ниже разнообразие и выровненность [5, 9, 10].

Для выявления изменений, произошедших в биотопе под влиянием факторов среды, о наличии которых у нас имеются лишь косвенные данные, были построены к-доминантные кривые пропорций численности

и биомассы каждого вида в биотопе в оба периода исследований. По взаимному расположению этих кривых можно сделать выводы о наличии изменений во взаимоотношении к- и г-стратегов в сообществе. Наличие доминирующих к-стратегов в сообществе проявляется в том, что график биомассы расположен выше графика численности. К-стратегами являются виды с относительно большой биомассой. Известно, что для ненарушенного сообщества характерно большее разнообразие численности, по сравнению с биомассой. При изменениях в биотопе, связанных с загрязнением, на

первое место по численности “выходят” г-стратеги. При этом на графике к-доминирования кривая численности располагается выше кривой биомассы [15].

Графики к-доминирования были построены для сообщества хамелеи в оба периода исследований для всех горизонтов (рис. 7). Они показали, что сообщество более разнообразно по численности, чем по биомассе; следовательно, в биотопе не наблюдается преобладания г-стратегов. Об этом же свидетельствует матрица общности, построенная на основании индекса Чекановского-Сьеренсена (рис. 8). В

1998 г. индексы общности менее 0.25 обнаружены в 4 % случаев (в 1973 г. – в 13 % случаев), от 0.25 до 0.50 – в 73 % случаев (в 1973 г. – в 64 %), от 0.50 и выше – 22 % (в 1973 г. – 23 %). Считается, что такое распределение индексов сходства означает, что бентос на исследуемом полигоне разнороден по глубинам. Следовательно, говорить о высоком уровне загрязнения в исследуемом биотопе, при наличии которого, по наблюдениям М. И. Киселевой [3], индекс общности 0.50 отмечается более чем в 50 % сравниваемых проб, нет оснований.

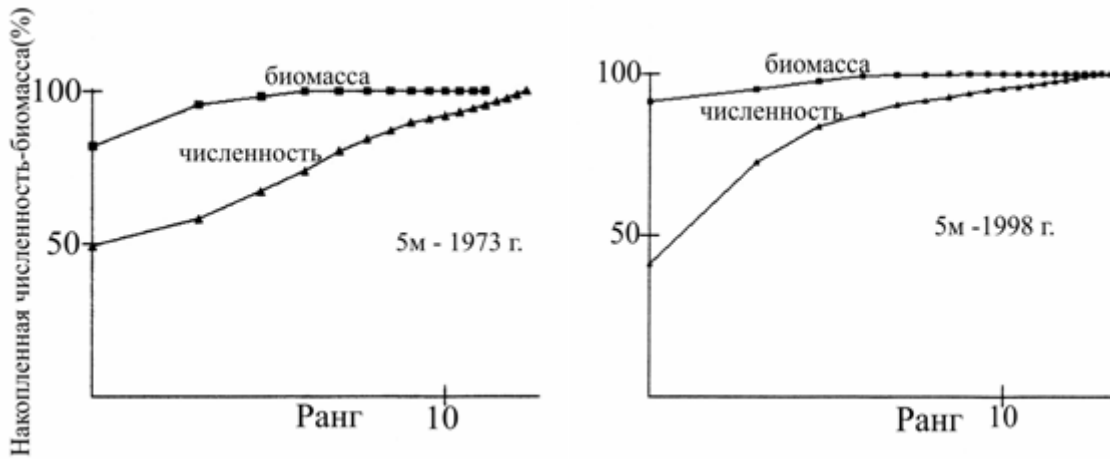


Рис. 7. Кривые К- доминирования численности и биомассы для сообщества *Chamelea gallina* бухты Лисья
 Fig. 7. K-dominance curves describing the numbers and the-biomass in the *Chamelea gallina* community in the Lysia bay

2	0,56									
3	0,55	0,58								1998
4	0,14	0,5	0,38							
5	0,27	0,46	0,38	0,48						
6	0,2	0,36	0,33	0,32	0,47					
7	0,25	0,38	0,51	0,41	0,41	0,44				
8	0,35	0,48	0,33	0,38	0,54	0,42	0,39			
9	0,36	0,37	0,51	0,33	0,26	0,28	0,5	0,42		
10	0,27	0,29	0,34	0,26	0,31	0,3	0,54	0,31	0,51	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	

Рис. 8 Значение индекса общности видов для проб с глубин 1 - 10 м в сообществе *Chamelea gallina* бухты Лисья (1998 г.)
 Fig. 8 The values of the Czekanowski index of similarity obtained from the samples collected from 1 to 10 m depths in the *Chamelea gallina* community from the Lysia bay in 1998

Тем не менее, следует обратить внимание на то, что в последние годы в мелководных районах юго-западного Крыма отмечено существенное увеличение количественного развития бентоса в сообществе *Ch. gallina*, в значительной степени происходящего за счет увеличения плотности популяции самой хамелеи. Это связывают с повышением уровня трофности прибрежных вод вследствие антропогенного воздействия [7]. Вероятно, сходные процессы имеют место и в Лисьей бухте. О повышении уровня эвтрофирования вод в этом районе косвенно может свидетельствовать обнаружение здесь в 1998 г. значительного количества ульвы, которая относится к мезосапробам.

Антропогенное воздействие коснулось также и осадков бухты Лисьей. В изученном районе уменьшилась толщина песчаного слоя, появились выходы коренных пород. Возможно, это связано с выборкой песка в прибрежной зоне и постройкой в пос. Курортное небольшого берегозащитного волнолома (на расстоянии около 0.5 км от места наших исследований) [6]. Увеличение количества видов в 1998 г. может быть отчасти связано с изменением биотопических условий, а именно, с выходом коренных пород и появлением макрофитов. Из 16 видов ракообразных, появившихся в районе исследования в 1998 г. и не отмеченных здесь в 1973 г., 13 являются фитофильными.

Таким образом, понижение разнообразия в сообществе, по-видимому, связано с изменением свойств биотопа, что подтверждает гипотезу о том, что устойчивость местообитаний – основной фактор, регулирующий видовое разнообразие [5].

Заключение. 1. За 25 лет, разделяющих периоды исследований в бухте Лисьей (1973 и 1998 гг.), здесь произошли существенные изменения в составе таксонов бентоса, увеличилось число видов, средняя численность

и биомасса сообщества возросли примерно в 20 раз. Доминирующим по биомассе видом в 1973 г. на глубине 3 – 10 м и в 1998 г. на глубине 2 – 10 м является *Chamelea gallina*. По численности в 1998 г. на глубине 3 – 8 м доминирует *Ch. gallina*, на глубине 9 – 10 м – *Protodorvillea kefersteini*. **2.** На основании индекса Симпсона (1 - D) и индекса Шеннона сделан вывод о более высоком разнообразии сообщества в 1973 г. для всех глубин, за исключением 2 и 9 м, где уровень разнообразия сообщества выше в 1998 г. Эти выводы подтверждаются видом к-доминантных кривых. Индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе, и индекс Пиелу, рассчитанный как по численности, так и по биомассе в 1973 г., также выше на всех глубинах, за исключением 2-метровой глубины. В 1998 г. в биотопе обнаружено большее, чем в 1973 г. количество видов (93 и 56 видов соответственно), однако видовое богатство, рассчитанное по индексу Маргалефа, выше в 1973 г. **3.** Следует отметить снижение количественных показателей развития *Lucinella divaricata*, а также исчезновение *Donax semistriatus*, являющихся видами-индикаторами чистых песков. Это, а также появление на полигоне ульвы и значительное увеличение количественного развития *Ch. gallina* могут свидетельствовать о повышении трофности данного района в настоящее время. По-видимому, происходящая в сообществе *Ch. gallina* перестройка отчасти является результатом некоторого повышения уровня эвтрофирования, а отчасти связана с изменением субстрата.

Благодарности. Авторы выражают благодарность М. И. Киселевой, за предоставление первичных материалов 1973 г., использованных при работе над статьёй, и Т. В. Николаенко за участие в сборе материала в 1998 г.

1. Бекман М. Ю. Материалы для количественной характеристики донной фауны Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1952. – 12. – С. 50 - 67.
2. Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. - Киев: Наук. думка, 1981. - 165 с.
3. Киселева М. И. Развитие бентоса в биотопе песка в Лисьей бухте (юго-восточное побережье Крыма) // Экология моря. - 1992. - Вып. 40. - С. 50 - 55.
4. Лосовская Г. В. Распределение и количественное развитие донной фауны Черного моря в районе Карадага // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1960. – 16. – С. 16 - 29.
5. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. - 376 с.
6. Юго-восточный Крым: Лисья бухта – Эчки-Даг / Багнюкова Т. В., Бескаравайный М. М., Будашкин Ю. И. и др. - Севастополь: ЭКОСИ - Гидрофизика, 1999. - 118 с.
7. Ревков Н. К., Валовая Н. А., Колесникова Е. А. и др. К вопросу о реакции черноморского макрозообентоса на эвтрофирование / Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 1999. - С. 199 - 212.
8. Berger W. H., Parker F. L. Diversity of planktonic Foraminifera in deep-sea sediments / Science. - 1970. – 168. – P. 1345 - 1547.
9. John D. M., Lieberman D., Lieberman M., Swaine M.D. Strategies of data collection and analysis of subtidal vegetation. // The shore environment. – 1980. – 1. – P. 265 - 284.
10. Lambshead P. J. D., Platt H. M., Shaw K. M. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity // J. Nat. Hist. - 1983. – 17. - P. 859 – 874.
11. Margalef R. Information theory in ecology // General Systems. - 1958. – 3. – P. 36 - 71.
12. Pielou E.C. The measurements of diversity in different types of biological collections // J. Theoret. Biol. – 1966. – 13. – P. 131 – 144.
13. Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication. – Urbana: University of Illinois Press, 1949. – 125 p.
14. Simpson E. H. Measurement of diversity // Nature. - 1949. – 163. - P. 688.
15. Warwick R. M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. - 1986. - 92. – P. 557 - 562.

Поступила 11 июля 2003 г.

Analysis of long-term changes of benthos diversity in the Lysia bay (south-eastern Crimea). S. A. Mazlumyan, N. A. Boltacheva, E. A. Kolesnikova. The study of qualitative and quantitative characteristics of macrozoobenthos inhabiting the depth from 1 to 10 m was conducted in the Lysia bay (south-eastern Crimea) in 1998. Data on the benthos biodiversity obtained in 1973 and in 1998 are compared. It was found that taxonomic structure of *Chamelea gallina* community has substantially changed the average numbers and biomass increased about 20 times. To assess species diversity, Shannon-Wiener and Simpson indices, Berger-Parker dominance index, Pielou evenness index and Margalef species richness index were used along with the method for comparison of k-dominance curves. Obtained results point out that compared with 1973 in 1998 the biodiversity decreased almost at all investigated depths. Possible explanation may root in the increased eutrophication and partly in the environmental changes.

Key words: macrozoobenthos, biodiversity, *Chamelea gallina* community, Black Sea

Аналіз довгострокових змін різноманітності бентосу в Лисячій бухті (південно-східне узбережжя Криму) С. А. Мазлумян, Н. О. Болтачова, О. А. Колеснікова. Наведені дані про стан макрозообентосу на 1998 р. в Лисячій бухті (південно-східне узбережжя Криму) на глибині 1 – 10 м. Проведено порівняльний аналіз різноманітності в 1973 та 1998 рр. Відмічені суттєві зміни в складі таксонів. Середня чисельність і біомаса угруповання *Chamelea gallina* зросли приблизно в 20 разів. При оцінці видового різноманіття використані екологічні індекси Шеннона, Сімпсона, Пієлу, Маргалефа, Берджер – Паркер, а також метод порівняння k-домінантних кривих. Одержані результати свідчать про зменшення різноманітності угруповання за період 1973 – 1998 рр. Висловлено припущення, що причиною цього є частково підвищення рівня евтрофування і, частково, зміна субстрату.

Ключові слова: макрозообентос, біорізноманітність, угруповання *Chamelea gallina*, Чорне море