

Н. Г. СЕРГЕЕВА, Е. А. КОЛЕСНИКОВА
РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ МЕЙОБЕНТОСА ЧЕРНОГО МОРЯ

Приводится обзор работ сотрудников Института биологии южных морей НАН Украины по изучению мейобентоса рыхлых грунтов и фитали Черного моря. В исследованиях черноморского мейобентоса выделяется несколько направлений: изучение фауны, распределение по районам, глубинам и биотопам, сезонной и суточной динамики, вертикальных миграций, антропогенного воздействия на развитие сообществ мейобентоса.

Мейобентос имеет огромную плотность поселений, его биомасса в Черном море сопоставима с биомассой макробентоса или превышает последнюю. Обладая высокой плотностью поселения (до 3 млн. экз. · м⁻²) в поверхностном слое грунта, участвуя в минерализации органических веществ донных отложений, мейофауна в немалой степени способствует формированию биологического режима моря. Потребляя больше число бактерий и одноклеточных водорослей, организмы мейобентоса вовлекают в оборот значительную часть первичной продукции. Через мейобентос может проходить большая часть энергетического потока экосистемы. Например, количество кислорода, потребленного мейофауной может составлять до 100% кислорода, использованного донной фауной [73, 76, 77, 78]. Изучение видового состава различных групп мейобентоса, их распределения имеет большое значение. Так, фораминиферы, остракоды являются вполне надежным, а иногда единственным, палеонтологическим материалом для определения возраста отложений, вскрываемых бурением, что важно для теоретической и практической геологии.

Термин "мейобентос" ввела М. Мэр [74], взявшая в качестве критерия размер ячеи сит, через которые промываются пробы донных осадков. К мейобентосу, по М. Мэр, относятся все животные, проходящие через сито с ячеей 1,0 × 1,0 мм и задерживающиеся ситом с ячеей 0,1 × 0,1 мм. К таким организмам в Черном море относятся *Foraminifera*, *Nematoda*, *Kinorhyncha*, *Gastropoda*, *Harpacticoida*, *Ostracoda*, *Acarina*. Эта размерная группа включает виды, имеющие такие размеры в течение всего жизненного цикла, а также неполовозрелые особи макробентоса, входящие в данную категорию только на первоначальных стадиях развития, т.е. временный компонент мейобентоса [70]. Л. Л. Численко [67] предложил термин эвмейобентос для постоянной категории, псевдомейобентос — для временной.

В Черном море проведены исследования мейобентоса, обитающего в различных донных сообществах и фитоценозах. В изучении мейобентоса можно выделить несколько направлений: исследование видового состава мейофауны и его распределения по районам Черного моря, глубинам и биотопам; изучение суточных и сезонных изменений мейофауны, вертикальных миграций в толще грунта и по таллому водорослей; влияние хозяйствственно-бытовых сточных вод и нефтяного загрязнения на структуру таксоценов и морфологические изменения тела организмов.

Начальный этап исследований мейобентоса можно охарактеризовать как описательный. Первые сообщения о наличии *Foraminifera* в донных биоценозах относятся к 1886 г. [37]. В настоящее время их фауна изучена достаточно полно [7, 8, 9, 69], и все же в 1994 г. в глубоководной зоне западного района (80—120 м) мы впервые обнаружили фораминифер п/отр. *Allogromiin* и п/отр. *Textulariina* (сем. *Saccamminidae*). Описание найденных видов будет опубликовано отдельно. Исследование *Nematoda* в различных биоценозах Черного и Азовского морей были начаты в 1918 г. И. Н. Филиппьевым [63, 64]. Эти данные положены в основу Определителя фауны Черного и Азовского морей [38], включившего описание 124 видов нематод. Начало изучения *Ostracoda* положили работы Н. В. Дубовского [10]. В 60—70-х годах благодаря румынским

и болгарским исследователям [35, 71, 72, 75] стал известен 61 вид и подвид остракод. Наиболее полные исследования фауны остракод проведены Е. И. Шорниковым [68], увеличившим список до 110 видов и подвидов из 45 родов. Сведения о *Harpacticoida* имеются в работах В. Л. Чернявского [66], Н. Кричагина [28, 29, 30], Н. К. Гребницкого [3], В. А. Караваева [16], В. К. Совинского [61], Р. Е. Грига [5, 6], Е. А. Колесниковой [22, 24]. В рыхлых грунтах отмечено 5 видов, новых для Черного моря [2, 23]. Фауна *Gastrotricha* и *Kinorhyncha* изучена румынскими и болгарскими учеными [1, 39].

Изучение мейобентоса рыхлых грунтов. В 60—70-х годах М. И. Киселева [17, 21] начала исследование мейобентоса как составной части бентосных сообществ Черного моря. Данна характеристика его систематического состава и количественного распределения в различных биотопах западного побережья Крыма и северного побережья Кавказа, оценен вклад в биомассу и численность организмов, составляющих различные биоценозы. Рассчитано, что в некоторых биоценозах объем мейобентоса может составлять до 40% объема макробентоса. Наиболее многочисленной группой являются *Nematoda*, вторая по численности — *Harpacticoida*.

Принимая во внимание хорошую изученность нематодофауны Черного моря, в 60-70-х годах начаты более углубленные исследования экологии данной группы животных [21, 44, 46, 49—51]. Однако, чем большие площади дна моря и глубины охватывали исследованием, тем больше пополнялся список фауны нематод. В течение ряда лет список нами дополнен 60 видами и 14 родами [40-42, 45, 47, 48, 52, 53]. Не менее ста видов, которыми мы располагаем, требуют своего описания. Таким образом, в Черном море обитает не менее 300—350 видов нематод. Наиболее богатая фауна нематод обнаружена у южного побережья Крыма (189 видов). Значительное число видов зарегистрировано у побережья Кавказа (149) и западного побережья Крыма (109). Беднее в сбоях представлены нематоды из района Прибосфорья (51 вид), что обусловлено небольшим объемом материала [43]. В этом наиболее осолоненном районе, оказывающимся под непосредственным влиянием средиземноморских вод, при более глубоком исследовании фауна нематод окажется несомненно значительно богаче и своеобразнее. Проведено исследование сезонных изменений в структуре таксоценов нематод в зависимости от глубины обитания. Отмечены значительные колебания в составе и численности нематод на малых глубинах (до 50 м) в зависимости от сезона; на глубинах 50 и 100 м четко выраженных сезонных различий не обнаруживается. Основной причиной изменений в нематодофауне в течение года, по-видимому, являются различия в жизненных циклах нематод. Установлено, что для *Sabatieria abyssalis*, *Sphaerolaimus dispar*, *Desmodora ronlii* характерно наличие нескольких генераций в году, *Enoplus quadridentatus* имеет одну генерацию. В течение 1969—1970, 1982, 1986 гг. проведено изучение таксономического состава мейофауны, сезонной динамики видового состава, плотности поселения и биомассы нематод Ялтинского залива [44, 46, 54] с целью рационального использования и охраны прибрежной акватории от загрязнения. В Ялтинском заливе в 1969—1970 гг. функционировал мелководный сброс хозяйствственно-бытовых сточных вод, загрязнявших прибрежную акваторию; в 1980—1986 гг. с вводом в эксплуатацию глубоководного трубопровода, отстоящего от берега на 6 миль на глубине 86 м, загрязнение уменьшилось. На основе видового состава нематод, соотношения пищевых группировок, количественного распределения видов по акватории в различных условиях антропогенного воздействия, сделан вывод об изменении состава таксоцена в прибрежной зоне и угнетенном состоянии фауны нематод в непосредственной близости от оголовка глубоководного трубопровода. Используя логит-анализ в совокупности с данными о видовом составе нематод для регистрации изменений в структуре таксоценов [59, 60], сделано заключение о нарушении состояния равновесия таксоцена нематод Ялтинского залива в районе аварийного и близ берегового

поступления хозяйственных вод, в то время как сброс загрязненных вод через глубоководный трубопровод не оказывает заметного влияния на данную группу организмов в пределах залива, за исключением зоны оголовка.

Логит-анализ также был применен при изучении влияния хронического нефтяного загрязнения на нематод севастопольских бухт. Установлено, что высокая плотность поселения данной группы организмов определяется численным преобладанием 1—2 видов, резистентных к условиям хронического загрязнения. Вместе с тем, как правило, отмечается упрощенная видовая структура фауны нематод. Анализ видового состава позволил предположить, что, по крайней мере, три вида *Metoncholaimus demani*, *Sabatieria pulchra*, *Terschellingia longicaudata* могут адаптироваться к повышенному содержанию нефтепродуктов в донных осадках, выполняя при этом важную роль в их утилизации [31]. Механическая структура субстрата определяет наличие в нем питательных веществ, что в свою очередь обуславливает развитие нематод с характерным типом питания. Распределение черноморских нематод в основном следует общей схеме: на грубо песчаных грунтах преобладает группа полифагов и в незначительном количестве обнаруживаются представители группы детритофагов. На илистых грунтах основную роль в фауне играют безвыборочно заглатывающие грунтофаги и детритофаги [44]. Распределение гарпактикоид также частично зависит от субстрата.

Изучение влияния гранулометрического состава грунта на распределение массовых видов гарпактикоид проведено методом факторного анализа [23]. Установлено, что влияние не является общим для всего отряда *Harpacticoida*. С гранулометрическим составом грунта коррелирует плотность поселения массового вида *Enhydrosoma caeni*, обитающего только на илисто-песчаных грунтах. В экспериментальной установке с грунтом обнаружены значительные различия в количественном и качественном составе гарпактикоид в алевритовом песке и галечнике [23]. Исследовано формирование фауны нематод в биоценозе *Modiolus phaseolinus*. В данном биоценозе у южного побережья Крыма на глубине 60—100 м выделены два комплекса свободноживущих нематод, которые имеют в составе характерных видов большое сходство, но четко различаются составом и количественным развитием других видов нематод, входящих в таксоцены. Один комплекс: *S. abyssalis* — *S. dispar*, другой: *Enoplus quadridentatus* — *S. abyssalis* — *S. dispar* [46].

В эксперименте исследованы межвидовые отношения в сообществе макробентоса [29]. Животные мейобентоса очень чувствительны к изменению субстрата, причем их реакция может выражаться как в резком сокращении численности, так и в изменении видового состава. На основании полученных данных по формированию мейобентоса в зависимости от жизнедеятельности моллюсков (венус, мидия) в экспериментальных условиях пришли к заключению, что это влияние в основном сказывается на количественной характеристике различных групп мейобентоса [55, 56].

До недавнего времени считалось, что существование животных в Черном море ограничено 250—300 метровом слоем [20]. Затем было обнаружено присутствие некоторых групп организмов, в том числе нематод, на глубинах 300—353 м [36, 57] плотностью поселения около 9 тыс. экз. · м⁻². Фауна была представлена широко распространенными в Черном море видами *Metoncholaimus demani*, *Sabatieria abyssalis*, *Sphaerolaimus dispar*, *S. ostreae*, *Chromadorita leuckarti*, *Microlaimus kaurii*, *Oncholaimus dujardinii*. Обнаружив нематод в условиях гипоксии, предположили о возможности их обитания на больших глубинах. В 1984—1986 гг. на глубине 645 м в западном районе нами отмечены нематоды рода *Desmoscolex* численностью 1000 экз. · м⁻², и танаиды (*Anisopoda*, *Tanaidacea*), насчитывающие 670 экз. · м⁻² [57]. На глубинах до 600 м зарегистрированы нематоды трех родов (*Desmoscolex*, *Tricota*, *Cobbionema*) плотностью поселения 670 экз. · м⁻² [13]. В восточном районе моря на четырех глубоководных станциях из шести (1300—2080 м) фауна нематод включала представителей 7—8 родов. На глубине 2050 м,

нами встречена весьма разнообразная фауна (нематоды, полихеты, гарпактикоиды, амфиоподы, креветки, капреллиды, танаиды, клещи) общей плотностью поселения 212000 экз. $\cdot m^{-2}$. В западном районе на трех станциях из десяти (730—2100 м) нами обнаружены только нематоды (2 рода) и клещи. Донные осадки отбирали дночерепателем "Океан" и сразу фиксировали. Это позволяет считать, что наблюдаемые животные находились на дне именно в месте отлова. Однако, остается открытый вопрос — были ли они живые в момент вылова или занесены с малых глубин, погибли, но не успели разложиться.

Обнаруженные нами на предельных глубинах нематоды оказались характерными для шельфовой зоны моря, где дефицит кислорода наблюдается периодически или не отмечается вовсе. Можно предположить, что эти организмы занесены в анаэробную зону потоками воды из прибрежья, а в силу своих эврибионтных свойств, высоких адаптивных возможностей они сохраняют жизнеспособность в условиях гипоксии.

Возможным подтверждением тому может служить работа по изучению придонных вод Черного моря [62], из которой следует, что в западной и северо-западной межхалистазной зоне, в Анатолийском районе и в восточной котловине моря на глубинах более 2000 м придонные воды содержат кислорода $0,3$ — $0,7$ мл $\cdot l^{-1}$. Авторы предполагают, что над всей площадью глубоководья Черного моря мощность кислородного слоя у дна от $1,0$ — $1,5$ м до 10 м.

При изучении симбиотических взаимоотношений тиобацилл и свободноживущих нематод установлена способность нематод накапливать меченный тиосульфат (или продукты его окисления) особенно в подповерхностном горизонте грунта, где среда характеризуется промежуточными окислительно-восстановительными условиями. Это подтверждает, что нематоды действительно образуют симбиоз с тиобактериями. Возможно, снижение с глубиной обеспеченности нематод обычными видами корма, обусловливает усиление симбиотических процессов.

В августе 1988 г. при изучении мейобентоса в районе болгарского шельфа в популяции одного из видов нематод (*Terschellingia longicaudata*) зарегистрированы особи с четко выраженным морфологическим отклонениями боковых органов. В норме у свободноживущих нематод имеются латерально расположенные два амфида. Аномальные особи обладают 3—5 амфидами [58]. В 1989—1990 гг. такие же отклонения в строении амфид обнаружены у нескольких видов черноморских нематод (*Sabatieria abyssalis*, *Terschellingia longicaudata*, *Axonolaimus setosus*, *Halichoanolaimus clavicauda*) из района устья Дуная, Севастопольской бухты и Донузлава. В течение нескольких десятилетий мы изучаем фауну свободноживущих нематод Черного моря, однако подобных морфологических отклонений никогда не регистрировали. Можно предположить, что подобные морфологические аберрации вызваны все возрастающим многокомпонентным антропогенным воздействием на биоту Черного моря. Выяснение распределения аномальных форм позволит установить являются ли данные отклонения адаптивным полиморфизмом, повышающим эволюционную пластичность видов.

В планктоне открытых районов Черного моря постоянно встречаются личинки полихет, взрослые особи которых не были известны. Выращенные в лабораторных условиях пелагические личинки описаны М. И. Киселевой как новый вид *Vigtorniella zaikai*, представляющий новый род семейства *Chrysopetalidae* [18]. В 1994 г. мы впервые обнаружили осевших нектохет и взрослых червей этого вида в донных местообитаниях на границе сероводородной зоны западного района Черного моря в диапазоне глубин 80—150 м. Высокие плотности поселения (6500 — 9150 экз. $\cdot m^{-2}$) вида приходятся на глубины 139—146 м.

Изучение мейобентоса фитали. Фиталь Черного моря занимает всю прибрежную полосу скал и валунов, нижняя ее граница проходит на глубине 80—90 м. По количественному развитию донных фитоценозов Черное море

является одним из наиболее богатых водоемов Средиземноморского бассейна [15]. Заросли макрофитов являются кормовой базой и нерестилищем многих видов черноморских рыб. Впервые разноплановые исследования населения зарослей макрофитов были начаты сотрудником отдела бентоса Севастопольской станции АН СССР Е. Б. Маккавеевой. В ее разработках приводятся сведения о сезонной и суточной динамике численности и биомассы, продукции основных групп макро- и мейобентоса [32, 33, 34]. Население зарослей макрофитов ею предложено называть эпифитоном, фитофильный мейобентос — мейоэпифитоном [34]. Исследованием отдельных групп мейоэпифитона занимались Р. Е. Грига [5], Е. А. Колесникова [22, 23, 24, 25], Н. Г. Сергеева [49, 50, 51]. Поскольку в Черном море зарослеобразующим макрофитом прибрежных сообществ является цистозира, наибольшее внимание уделяется изучению мейофауны, обитающей на данной водоросли. Отмечено, что черноморский мейоэпифитон представлен *Foraminifera*, *Nematoda*, *Harpacticoida*, *Acarina* (эвмейобентос) и *Turbellaria*, *Polychaeta*, *Amphipoda*, *Izopoda*, *Tanaida*, *Gastropoda*, *Bivalvia* (псевдомейобентос). Фауна фитофильного эвмейобентоса отличается большим разнообразием. Гарпактикоид в зарослях отмечено более 60 видов, среди которых по плотности и биомассе доминируют виды семейств *Laophontidae*, *Harpacticidae*, *Thalestridae* [5, 25]. Нематод встречено 96 видов на филлофоре и 86 — на цистозире, преобладают представители отрядов *Desmoscolecida*, *Chromadorida*, *Enoplida* [49, 51]. 30 видов фитофильных остракод принадлежат к подотряду *Podocopa*. Фауна клещей бедна (10 видов), доминирует *Cópidognatus ponticus*. Фораминиферы встречаются непостоянно [32, 33, 34]. Высока плотность организмов мейоэпифитона (свыше 3 млн.экз.· m^{-2}). Преобладают гарпактикоиды, клещи и нематоды [22, 33, 34].

Исследовалось распределение мейоэпифитона в зависимости от вида макрофита — субстрата и местообитания зарослей. На более разветвленных водорослях численность, биомасса и видовое разнообразие животных выше, чем на лентовидных [34]. С помощью поясного пробоотборника, сконструированного в отделе бентоса ИнБЮМ [11] удалось выяснить, на каком участке цистозира концентрируется мейобентос: до 90% гарпактикоид обитает на ветках 3-го и 4-го порядка, обросших цераминумом. Прослежены сезонные изменения фитофильного мейобентоса. Наиболее высока его плотность в весенне-летний период размножения [24, 24].

Изучались суточные миграции мейоэпифитона [22, 24, 34]. Многочисленные работы свидетельствуют о том, что суточные миграции по вертикали происходят среди животных, населяющих придонные слои и дно. Ю. П. Зайцев [12] объединяет этих животных в группу бентогипонейстона, днем входящую в состав бентоса, а ночью в состав нейстона, и отмечает, что поочередная смена бентосного и гипонейстонного состояния этих организмов — явление закономерное. Исследования В. П. Закутского в Черном и Азовском морях [14] показали наличие циркадных ритмов у организмов бентогипонейстона во все сезоны года. Е. Б. Маккавеева отмечает увеличение вагильного бентоса в планктоне над зарослями и одновременное уменьшение численности на талломах макрофитов ночью [34]. Новый подход к изучению миграций бентосных животных применили в своей работе В. Е. Заика и Л. В. Третьякова [11]. При использовании поясного пробоотборника установлено наличие у *Rissoa splendida* вертикальных миграций по таллому цистозире, имеющих полусуточный ритм. Подобные миграции — у нематод и гарпактикоид. Гарпактикоиды с талломов мигрируют в планктон, нематоды — на грунт. Среди массовых видов гарпактикоид наиболее активно мигрирует *Dactylopodia tisboides*, его плотность на талломе днем возрастает в 3—10 раз, при этом он концентрируется в средней части таллома. В планктоне преобладают *Tisbe sp.* и *Scutellidium longicauda* [11]. Миграции могут быть обусловлены рядом факторов среди которых главную роль могут играть свет и пища, размножение, уменьшение содержания кислорода в зоне зарослей ночью [12, 14, 34].

По нашим данным, содержание кислорода в зарослях колеблется от 0,6 до 13 мл·л⁻¹ в закрытой бухте и от 8 до 16 мл·л⁻¹ у открытого побережья с одним максимумом в течение суток. Поскольку миграции с полусуточным ритмом отмечены в закрытой бухте и у открытого побережья, то изменение содержания кислорода не является определяющей причиной миграций мейоэпифитона. У встречающихся в планктоне гарпактикоид самки составляли 92%, овулирующие самки 8%, самцы 8%. Примерно такое же соотношение этих групп наблюдается на цистозире. Полусуточный ритм миграции фитофильного мейобентоса в Черном море, возможно, связан с сохранившимися приливно — отливными циклами двигательной активности животных. Миграции имеют большое значение в расселении эпифитона, не имеющего пелагических личинок. Проводились исследования мейоэпифитона в местах с разной степенью защищенности от волн. В зарослях, расположенных в закрытых бухтах, фауна разнообразнее и плотность животных на порядок выше, чем у открытого побережья. Вероятно, эти различия объясняются фактором прибояности.

В настоящее время, когда прибрежные сообщества изменяются, сокращается численность отдельных видов макрофитов, важно выяснить, как реагирует на эти изменения мейоэпифитон. Сравнивался материал, собранный в одной и той же бухте в 1976 и 1985 гг., где увеличилось антропогенное загрязнение. В 1985 г. по сравнению с 1976 г. на порядок уменьшилась плотность и видовое разнообразие основных групп мейобентоса, среди гарпактикоид стал преобладать *Harpacticus littoralis*, обитающий на водорослях с низким талломом в загрязненных местах. Основной причиной изменения состояния эпифитона в данном случае является изменение фитоценоза. В 1976 г. в бухте основным зарослеобразующим макрофитом была цистозира с незначительным количеством макроэпифитов (5—20% биомассы цистозир). В 1985 г. стали преобладать зеленые водоросли (30—95%), менее пригодные для менофауны. Исследовалась избирательность макро — и менофауны по отношению к водорослям. Выявлено, что основная масса беспозвоночных в зоне заплеска и верхней сублиторали сосредоточена у основания талломов. Доминируют амфиподы. Мейобентос предпочитает подводные биотопы, наибольшее видовое разнообразие гарпактикоид и нематод отмечено под водой на церамиуме [26].

Необходимость изучения прибрежных биоценозов значительно возросла в последние годы, в связи с увеличивающейся антропогенной нагрузкой, когда встал вопрос о методах увеличения емкости прибрежных рекреационных зон. Один из путей решения этой проблемы — создание искусственных рифов, обеспечивающих выживание определенных видов водорослей, беспозвоночных и рыб.

1. Бэческу М. Класс киноринхи — *Kinorhynchida*. — В кн. : Определитель фауны Черного и Азовского морей.—Киев : Наук. думка, 1968. — 1. —С. 237—251.
2. Баловая Н. А., Колесникова Е. А. К вопросу о заселении бентосными животными грунтов разного гранулометрического состава // Вопросы экологии морских организмов : Материалы Всесоюз. науч.-техн. конф. Киев : Наук. думка, 1981. —С. 84—93.
3. Гребницкий Н. А. Предварительное сообщение о сродстве фауны Черного моря // Записки Новороссийского Общества Естествоиспытателей. —1873-1874. — 2. —С. 207—229.
4. Грига Р. Е. Развитие некоторых *Harpacticoida* Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. —1960. —2. —С. 68—77.
5. Грига Р. Е. *Harpacticoida* района Севастополя // Тр. Севастоп. биол. станции. —1961. —14. —С. 26—32.
6. Грига Р. Е. Отряд гарпактицида *Harpacticoida*. — В кн. : Определитель фауны Черного и Азовского морей.—Киев : Наук. думка, 1969. —С. 56—152.
7. Дідковський В. Я. Про фауну форамініфер Азовського моря // Докл. АН УРСР. —1958. —10. —С. 1135—1138.
8. Дідковський В. Я. Фауна форамініфер північно-західної частини Чорного моря. / / Наук. зап. Одеськ. биол. ст. АН УРСР. —1959. —№ 1. —С. 91—97.
9. Долгопольская М. А., Паули В. Л. Foraminifera Черного моря района Карадагской биологической станции // Тр. Карадаг. биол. станции. —1931. —Вып.4. —С. 23—48.

10. Дубовский Н. В. Материалы к познанию фауны Ostracoda Черного моря // Тр. Карадаг. биол. станции. —1939. —Вып.5. —С. 3—68.
11. Заика В. Е., Третьякова Л. В. Вертикальные миграции брюхоногих моллюсков *Rissoa splendida* по таллому цистозиры // Биология моря. Владивосток. —1977. —Вып. 4. —С. 26—32.
12. Зайцев Ю. П. Морская неистономия. —Киев : Наук. думка, 1979. —264 с.
13. Зайцев Ю. П., Анцупова Л. В., Воробьева Л. В., Гаркавая Г. П., Кулакова И. И., Руснак Е. М. Нематоды в глубоководной зоне Черного моря // Докл. АН УССР. —Серия Б. —1987. —11. —С. 77—79.
14. Закутский В. П. Бентогипонейстон Черного и Азовского морей. —В кн. : Экологическая биогеография контактных зон моря. —Киев : Наук. думка, 1968. —С. 71—90.
15. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. —Киев : Наук. думка, 1975. —248 с.
16. Караваев В. А. Материалы к фауне педагогических ракообразных Черного моря // Записки Киев. об.—ва естествоисп. —1894. —17. —С. 35—62.
17. Киселева М. И. Качественный состав и количественное распределение мейобентоса у западного побережья Крыма. —В кн. : Бентос. —Киев : Наук. думка, 1965. —С. 48—62.
18. Киселева М. И. Новый род и вид полихеты семейства Chrysepetalidae в Черном море // Зоол. журн. —1992. —71, № 11. —С. 128—132.
19. Киселева М. И. Формирование бентосных сообществ в экспериментальных условиях // Биология моря. Киев —1979. —Вып. 51. —С. 28—36.
20. Киселева М. И., Маккавеева Е. Б. Изучение зообентоса. —В кн. : Проблемы морской биологии. —Киев : Наук. думка, 1971. —С. 71—77.
21. Киселева М. И., Славина О. Я. Качественный состав и количественное распределение макро- и мейобентоса у северного побережья Кавказа. —В кн. : Бентос. —Киев : Наук. думка, 1965. —С. 62—81.
22. Колесникова Е. А. Суточные миграции мейобентоса в зарослях цистозиры в Севастопольской бухте // Биология моря. Киев. —1979. —Вып. 48. —С. 55—60.
23. Колесникова Е. А. Гарпактициды сообщества рыхлых грунтов района Южного берега Крыма // Экология моря. —1983. —Вып. 15. —С. 20—26.
24. Колесникова Е. А. Распределение мейобентоса по талломам цистозиры // Материалы конф. "Рациональное использование ресурсов моря — важный вклад в реализацию продовольственной программы". Севастополь, 10—11 дек. 1984г. Севастополь . , 1984. —Ч. 1. —С. 41—63, Деп. в ВИНИТИ 16.04.85 № 2556.
25. Колесникова Е. А. Мейобентос фитали Черного моря // Экология моря. —1991. —Вып. 39. —С. 76—82.
26. Колесникова Е. А., Сергеева Н. Г., Лукьяннова Л. Ф., Просвирнов Ю. В., Повчун А. С. Предварительные данные о количественном составе фитофильных беспозвоночных в прибрежной зоне Черного моря // Одесская областная научная конф., посвящ. 150—летию со дня рождения А.О.Ковалевского, 10—12 мая 1990 г. —Тез. докл., Одесса : 1990. —С. 23—26.
27. Колесникова Е. А., Шадрин Н. В. Влияние веса таллома цистозиры на плотность популяций мейобентосных животных. —В кн. : Экология морских организмов. —Киев : Наук. думка, 1981. —С. 83—93.
28. Кричагин Н. Материалы для фауны восточного берега Черного моря // Записки Киев. об.—ва естествоисп. —1873, 3. —С. 370—429.
29. Кричагин Н. Отчет о фаунистических исследованиях, произведенных летом 1872 г. по поручению Киевского общества естествоиспытателей на восточных берегах Черного моря // Там же. —С. 346—370.
30. Кричагин Н. Отчет об экскурсии на северо-восточный берег Черного моря // Там же. —1877-1878. —5. —С. 1—54.
31. Мазлумян С. А., Сергеева Н. Г. Структура сообществ бентоса в условиях хронического загрязнения. // АН УССР Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. —Севастополь, 1988. —15 с. Деп. в ВИНИТИ, 29.07.88 № 6569—В88.
32. Маккавеева Е. Б. Биоценоз *Cystoseira barbata* (Good et Wood) Ag. прибрежного участка Черного моря // Тр. Севастоп. биол. станции. —1959. —12. —С. 168—191.
33. Маккавеева Е. Б. Мелкие черви, ракообразные и морские клещи биоценоза цистозиры // Там же. —1961. —13. —С. 147—152.
34. Маккавеева Е. Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря.—Киев : Наук. думка, 1979. —228 с.
35. Маринов Т. (Marinov) Върху остракодната фауна на западната черноморско крайбережие // Изв. Центр. н.-и. ин-та по рыбов. и рыболов. —1962. —2 —С. 81—108.
36. Михайлова Т. В., Сергеева Н. Г. Положение нижней границы обитания различных групп макрозообентоса в Черном море // Тез. докл. III съезда

- советских океанологов (Л., 14—19 декабря 1987г.). Ч. 2. — Л. : Гидрометеоиздат, 1987. — С. 147—148.
37. Переяславцева С. М. Foraminifera Черного моря // Зап. Новорос. об-ва естествоисп. — 1886. — Вып. 10. — С. 36—42.
 38. Платонова Т. А. Класс круглые черви—Nematoda. — В кн. : Определитель фауны Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1968. — 1. — С. 111—183.
 39. Рудзку Л. Класс брюхоресничные Gastrotricha. — Там же. — С. 220—237.
 40. Сергеева Н. Г. Новые виды свободноживущих нематод отряда Enoplida Черного моря // Зоол. журн. — 1972. — 51. — № 7. — С. 1233—1237.
 41. Сергеева Н. Г. Новые виды свободноживущих нематод Черного моря из отряда Chromadorida // Зоол. журн. — 1973. — 52. — № 8. — С. 1238—1241.
 42. Сергеева Н. Г. Новые виды свободноживущих нематод отряда Enoplida из Черного моря. Сообщение 1 // Там же. № 11. — С. 1710—1714.
 43. Сергеева Н. Г. Фауна и некоторые вопросы экологии свободноживущих нематод Черного моря: Дисс. ... канд. биол. наук. — 1973. — Севастополь. — 230 с.
 44. Сергеева Н. Г. Качественный состав и количественное распределение нематод у южного побережья Крыма. // Биология моря. Киев. — 1974. — Вып. 32. — С. 22—42.
 45. Сергеева Н. Г. Новые виды свободноживущих нематод отряда Enoplida из Черного моря. Сообщение 2 // Зоол. журн. — 1974. — 33. — № 1. — С. 120—125.
 46. Сергеева Н. Г. Структура комплексов свободноживущих нематод биоценоза Modiolus phaseolinus // Биология моря. Киев. — 1976. — Вып. 36. — С. 60—65.
 47. Сергеева Н. Г. Новые данные по таксономии нематод подсемейства Microlaiminae // Зоол. журн. — 1976. — 55. — № 7. — С. 1090—1093.
 48. Сергеева Н. Г. Новые для Черного моря свободноживущие нематоды // Вестн. зоологии. — 1977. — № 1. — С. 36—49.
 49. Сергеева Н. Г. Сезонные изменения фауны свободноживущих нематод зарослей *Cystoseira barbata* (Good et Wood) Ag. // Биология моря. Киев. — 1979. — Вып. 51. — С. 60—65.
 50. Сергеева Н. Г. Сезонные изменения фауны свободноживущих нематод биоценоза филлофоры *Phyllophora nervosa* (Grev.) в Черном море. // Экология моря. — 1981. — Вып. 7. — С. 25—33.
 51. Сергеева Н. Г. Распределение свободноживущих нематод на талломе цистозиры в разное время суток // Экология моря. — 1981. — Вып. 7. — С. 46—52.
 52. Сергеева Н. Г. Новый вид свободноживущих нематод Черного моря (Sphaerolaimidae, Monhysterida) // Зоол. журн. — 1981. — 60. — № 10. — С. 1577—1579.
 53. Сергеева Н. Г. Новые виды рода *Camptylaimus* (Nematoda, Areolaimidae) из Черного моря и озера Сиваш. // Там же. № 11. — С. 1717—1719.
 54. Сергеева Н. Г. Характеристика фауны свободноживущих нематод Ялтинского залива в периоды функционирования мелководного выпуска хозяйственных вод // Материалы конф. "Рациональное использование ресурсов моря — важный вклад в реализацию продовольственной программы". АН УССР Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского, Севастополь, 1984. — Ч. 2. — С. 281—310. — Деп. в ВИНИТИ. — 16.04.85, № 2556—85.
 55. Сергеева Н. Г. Формирование меобентосных сообществ в экспериментальных условиях. Сообщение 1 // Экология моря. — 1985. — Вып. 21. — С. 74—78.
 56. Сергеева Н. Г. Формирование сообществ свободноживущих нематод в экспериментальных условиях. Сообщение 2 // Там же. — С. 84—89.
 57. Сергеева Н. Г. О нахождении донных беспозвоночных на больших глубинах Черного моря // III Всесоюзн. конф. по морской биологии (Севастополь, 18—20 октября 1988г.) Тез. докл. — Киев : Наук. думка, 1988. — С. 246—247.
 58. Сергеева Н. Г. Морфологическая изменчивость *Terschellingia longicaudata* de Man, 1907 (Nematoda, Monhysterida) в Черном море // Тр. ин-та биологии внутренних вод. — 1990. — Вып. 64 (67). — С. 117—129.
 59. Сергеева Н. Г., Мазлумян С. А. Использование логит-анализа для характеристики изменения структуры сообщества свободноживущих нематод // Гидробиологические исследования на Украине в XI пятилетке. Тез. докл. конф. Укр. Фил. ВГБО (Одесса, 2—4 апреля 1987). — Киев : Наук. думка, 1987. — С. 71—73.
 60. Сергеева Н. Г., Мазлумян С. А. Исследование изменений структуры сообществ свободноживущих морских нематод в условиях поступления сточных вод // Матер. всес. конф. "Совершенствование управления развитием рекреационных систем" // МГИ АН УССР. — Севастополь, 1987. — Ч. 3. — С. 254—254. — Деп. в ВИНИТИ 11.08.87, № 5805—В—87.
 61. Соловинский В. К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции. Список водящихся в Понто-Каспийско-Аральском бассейне и их географическое распространение как в пределах бассейна, так и вне его // Записки Киев. об-ва естествоисп. — 1904. — 18. — Приложение 1. — С. 1—33.

62. Троцюк В. Я., Берлин Ю. М., Большаков А. М. Кислород в придонных водах Черного моря // Докл. АН СССР. —1988. —302, № 4. —С. 961—964.
63. Филиппев Н. И. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя // Тр. Особ. зоол. лабор. и Севастоп. биол. ст., Росс. АН. —1918—1921. —Серия 2. —Вып. 4. —614 с.
64. Филиппев Н. И. О свободных нематодах Азовского моря // Тр. Ставропол. с.-х. ин-та. —1922. —1. —Вып. 17. —С. 185—208.
65. Хайдов К. М., Фирсов Ю. К. Фотосинтез и органотрофия морских макрофитов как функция индивидуального веса их талломов // Биология моря. Владивосток. —1976. —Вып. 6. —С. 47—51.
66. Черняевский В. Материалы для сравнительной зоогеографии Понта, долженствующие послужить основанием для генеалогии ракообразных // Тр. I съезда рус. естествоисп., в СПб. —1868. —Сер. Зоология. —С. 17—136.
67. Численко Л. Л. Роль Nargaciticoida в биомассе мезобентоса некоторых биотопов фитали Белого моря // Зоол. журн. —1961. —40. —№ 7. —С. 983—996.
68. Шорников Е. И. Фауна черноморско-азовских ostracod в экологическом и зоогеографическом аспектах. —В кн.: Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. —Кiev : Наук. думка, 1967. —С. 122—142.
69. Янко В. В. Позднечетвертичные фораминиферы Черного моря. —М. : Наука, 1987. —107 с.
70. Bougis P. M. Methodae pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins (Meiobenthos) // Vie et Milieu. —1950. —1. —№ 1. —P. 23—38.
71. Caraion F. E. Cythoridea noi (Crustacea—Ostracoda) pentu fauna pontica romanescă // St. Sicerc., biol., Seria biol. anim. —1962. —14. —№ 1. —P. 111—121.
72. Caraion F. E. Observatii asupra ostracodelor din basinele salmaste si sup răhaline ale litoralului romanesc al Marii Negre // St. cerc. biol. Seria zoologie. —1964. —16. —№ 4. —P. 23—30.
73. Heip C., M. Vincx, G. Vranken. The ecology of marine nematodes // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. Aberdeen. —1985. —1. —P. 399—489.
74. Mare M. F. A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms // Jour. Mar. Biol. Ass. U.K. —1942. —25. —P. 517—554.
75. Marinov T. Untersuchungen über die ostracodenfauna des Schwarzen Meeres // Kiel Meeresf. —1964. —20. —№ 1. —P. 82—91.
76. McIntyre A. D. Ecology of marine meiobenthos // Bull. Rev. —1969. —44. —№ 2. —P. 245—290.
77. Theal J. M., W. Wieser. The distribution and ecology of nematodes in a Georgia salt marsh // Limnol. Oceanogr. —1966. —11. —№ 2. —P. 217—222.
78. Wieser W., Kanwisher J. Respiration and anaerobic survival in some seaweed inhabiting invertebrates // The Biological Bull. —1959. —117. —№ 3. —P. 594—600.

Получено 11.02.93

N. G. SERGEEVA, E. A. KOLESNIKOVA

RESULTS OF BLACK SEA MEIOBENTHOS INVESTIGATION

Summar

Results of meiobenthos investigations, conducting by the Institute of Biology of the Southern Seas are presented. Data of the Black Sea fauna is exerted. Firstly, *Foraminifera* new species s/o *Allogromina* and s/o *Textularina* (f. *Saccamminidae*) and *Polychaeta* - *Vigtorniella zaikai* Kiseleva, 1992 are found. Regularities in meiobenthos distribution at depth, biotops in different the Black Sea regions were stated. The Black Sea meiobenthos density is higher 3 mln. sp.·m². Meiobenthos dwelling possibilities on hypoxic condition at limited depths 730—2100 was marked. Diurnal vertical migrations of phytal meiobenthos was determined, showing a semi-diurnal rhythm. Negative correlations were noted between the epiphyton density and *Cystoseira thallus* mass. Multicomponent anthropogenic influence on a taxocen structure formation and nematod morphological changeability was discussed.