

УДК 712.4(470.51)

Многолетние изменения популяции *Upogebia pusilla* (Crustacea: Decapoda) на северном участке шельфа Чёрного моря (побережье Крыма)

Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Ревкова Т. Н.

Институт биологии южных морей имени А.О.Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
nrevkov@yandex.ru

Объектом исследования является представитель черноморских Decapoda *Upogebia pusilla* Petagna, 1792, имеющая охранный статус в странах черноморского региона. Целью данной работы является оценка многолетних изменений её популяции у берегов Крыма. Анализ выполнен по литературным источникам – для отдельных полигонов (предбакальский и забакальский участки Каркинитского залива, бухты севастопольского региона) и по материалам из базы данных (БД) отдела Экологии бентоса ФИЦ ИнБЮМ (1170 станций, 1950-е – 2013 гг., глубины до 52 м) – для черноморских берегов Крыма в целом. Результаты анализа указывают на наличие депрессивного периода в развитии популяции *U. pusilla* в Каркинитском заливе в 1980-е годы. Аналогичная ситуация отмечена и в бухтах севастопольского региона, где выделены три временных периода: 1900-е – 1930-е годы – относительно стабильное развитие поселений *U. pusilla*, 1940-е – 2001 годы – их депрессивное состояние и после 2006 года – отмечено их восстановление. Анализ материалов из БД также указывает на наличие многолетних трендов развития *U. pusilla* у берегов Крыма: снижение значения её индекса плотности (DI) в начале второй половины XX века с 0,0074 (1950–1959 гг.) до 0,0028 (1960–1969 гг.), отсутствие регистрации в бентосных пробах в 1970–1979 годах и тенденции восстановления поселений с относительно низких показателей DI, равных 0,0002 (1980–1989 гг.) и 0,0011 (1990–1999 гг.), до 0,0064 (2000–2009 гг.) и 0,1043 (2010–2013 гг.). Результаты исследования в целом свидетельствуют о наличии в популяции *U. pusilla* у берегов Крыма депрессивного периода, совпадающего с известным этапом экологического кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века. Тенденция восстановления поселений *U. pusilla* у берегов Крыма в первое десятилетие XXI века совпадает с аналогичным процессом на западном участке черноморского шельфа (побережье Румынии, Болгарии). Полученные результаты указывают на возможность понижения категории охранного статуса данного вида в Красной книге города Севастополя, с «вида, сокращающегося в численности» в «редкий вид», имеющий значительный ареал, в пределах которого встречается спорадически и с небольшой численностью популяций в связи с узкой экологической приуроченностью к специфическим условиям обитания.

Ключевые слова: *Upogebia pusilla*, многолетняя динамика, Красная книга, вид, сокращающийся в численности, редкий вид, Чёрное море, Крым, Севастополь.

ВВЕДЕНИЕ

Upogebia pusilla (Petagna, 1792) (упогегбия или морской крот) является одним из немногих представителей фауны ракообразных, включённых в Красные Книги Чёрного моря (субрегиональный статус EN – endangered, находящийся под угрозой исчезновения) (Dumont, 1999), Украины (статус EN) (Макаров, 2009), Турции (статус EN) (Öztürk et al., 2013) и Севастополя (как вид, сокращающийся в численности) (Ревков, 2018); входит в списки редких и нуждающихся в охране видов фауны Румынии и Болгарии со статусом LC (least concern – вызывающий наименьшие опасения) (BSERP, 2007). В европейском красном списке местообитаний (European Red List of Habitats), основанном на классификации EUNIS (v1405), в инфралиторальной зоне Чёрного моря выделен специальный биотоп с доминированием *U. pusilla* («Pontic lower infralittoral thalassinid-dominated muddy sands with *Upogebia pusilla* and sparse macrofauna» (A5.24A) с присвоением ему статуса EN (согласно EU28) и LC (согласно EU28+) (Gubbay et al., 2016).

Целью настоящей работы является оценка многолетней динамики поселений *U. pusilla* у берегов Крыма, включая регион Севастополя.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Информация об объекте исследования. *Upogebia pusilla* является представителем отряда Decapoda (класс Crustacea) и до недавнего времени относилась к семейству Upogebiidae, входившему в инфраотряд Thalassinidea. По результатам ревизии (De Grave et al., 2009; Robles et al., 2009) талассииды разделены на два инфраотряда Axiidea и Gebiidea, и *U. pusilla* отнесена к последнему. Её ареал охватывает восточное побережье Атлантики от Англии до Мавритании, Средиземное, Адриатическое, Эгейское, Красное, Черное и Азовское моря (Monod, 1930; Saint Laurent, Leloeuff, 1979; D'Udekem, D'Acoz, 1999; Макаров, 2004).

U. pusilla образует поселения от уреза воды (intertidal zone) до глубины 45 м (Porovici, 1940) при солёности от 9 до 36 ‰ (Dworschak, 1987). На украинском участке шельфа и у берегов Крыма современные поселения *U. pusilla* немногочисленны (Макаров, 2009), однако ранее (Зернов, 1913) она являлась обычной формой в биоценозе зарослей zostеры (строга норки в илистом песке под её корнями) и прибрежного крупного саккоцирусного песка «внутри небольших береговых излучин». У берегов Крыма в фации не крупного и плотного песка ранее (Зернов, 1913) отмечена до глубины 27 м.

Согласно данным, представленным в аннотированном каталоге FAO (Holthuis, 1991), максимальная длина тела *U. pusilla* варьирует от 4 до 6,5 см, в Чёрном море – до 5,9 см (Макаров, 2009), по нашим данным – до 6,7 см (103 рейс НИС «Профессор Водяницкий», сентябрь 2018 года, район Феодосийского залива, глубина 20 м). Относится к фильтраторам-детритофагам (Dworschak, 1987 а). Животные раздельнополы, имеют максимальную продолжительность жизни 3 (Kevrekidis et al., 1997) – 5 (Dworschak, 1988) лет. Самцы обычно крупнее самок (Dworschak, 1988; Conides et al., 2012). Половозрелость наступает на 2-м году жизни при длине около 25 мм; соотношение полов, близкое 1:1 характерно только для молодых особей и в дальнейшем нарушается, более часто в сторону увеличения доли самок (Dworschak, 1988). Размножение происходит в тёплый период года. В Адриатическом море (северный участок) самки с яйцами встречаются с апреля – марта по август – сентябрь (Dworschak, 1988; Kevrekidis et al., 1997). В Чёрном море (район Севастополя) половозрелые самки отмечены в апреле-августе (Зернов, 1913), личинки в планктоне с мая по ноябрь (Долгопольская, 1954а). У западных берегов Греции репродуктивный период продолжается с января по сентябрь (Conides, 2011). Продолжительность личиночной планктонной стадии около 3-х недель (Pires et al., 2013).

Известна роль роющих талассинид как биотурбаторов и «экосистемных инженеров» (Posey et al., 1991; Pillay, Branch, 2011). Ток воды через систему норок, создаваемый *U. pusilla* в процессе фильтрационного питания, сравним с приливно-отливными явлениями, и, в зависимости от размера животного, колеблется от 5 до 900 мл/ч (Dworschak, 1981). На стадии личинки она является объектом питания планктофагов, взрослые формы входят в рацион многих бентосоядных рыб (Долгопольская, 1954б).

Охранный статус и относительная малочисленность в Чёрном море не позволяют рассматривать упогебию в качестве объекта промысла и хозяйственного использования, однако в Средиземном море она широко используется в качестве наживки при спортивном рыболовстве (Holthuis, 1991; Conides et al., 2012).

Материал. Основой работы являются литературные источники и материалы из базы данных отдела Экологии бентоса ФИЦ ИнБЮМ (1170 станций), собранные в 1957–2013 годы у черноморских берегов Крыма (868 станций у открытого побережья и 263 – в бухтах) и в Центральной зоне северо-западной части Чёрного моря (Филлофорное поле Зернова, 39 станций) в диапазоне глубин до 52 м. Основным орудием сбора в мелководной зоне являлся ручной водолазный дночерпатель ($S=0,1$ и $S=0,04$ м²), на глубинах более 20 м – дночерпатель «Океан-50» ($S=0,25$ м²) опускавшийся с бортов НИС «Академик Ковалевский» и «Профессор Водяницкий».

Для анализа многолетних изменений поселений *U. pusilla* выбраны полигоны, по которым имеется наибольшее количество исторических данных. Это участок шельфа северо-западного Крыма (Каркинитский залив) с подразделением на предбакальский и забакальский

участки (район Малого Филлофорного поля), бухты севастопольского региона и побережье Крыма в целом (рис. 1).

При описании количественного развития *U. pusilla* использованы параметры численности, сырой биомассы и индекса плотности (DI) вида в выражении:

$$DI = IFA \times p,$$
$$IFA = N_i^{0.25} \times B_i^{0.75} \text{ (Мальцев, 1990),}$$

где: N_i и B_i – соответственно численность (экз./м²) и сырая биомасса (г/м²) таксона i ;
 p – встречаемость таксона i (от 0 до 1) в соответствующем биоценоотическом комплексе.



Рис. 1. Карта обнаружения *Upogebia pusilla* в бентосных пробах (из базы данных отдела Экологии бентоса за период с 1950-х по 2013 гг.)

Названия таксонов приведены в соответствии с современной редакцией WoRMS Editorial Board (2019) с дополнением по (Marin, 2018).

Отметим, что основным источником представляемого материала являются дночерпательные пробы с ограниченной глубиной захвата (для дночерпателя «Океан-50» – это верхний ~30 см слой). Ввиду особенностей биологии упогебии, ведущей бенто-пелагический образ жизни и строящей на дне норки, глубиной от 4 до 82 см (Макаров, 2004), репрезентативность изложенных в работе количественных данных методически ограничена, однако базируется на сопоставимом материале, позволяющем уловить тенденцию многолетних изменений в развитии вида.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предбакальский район. В 1934–1938 годы в интересующем нас районе Каркинитского залива (рис. 1) в диапазоне глубин 10–22 м по классификации, предложенной Л. В. Арнольди (1949), располагалась группировка бентоса с упогебией, имеющая кодовое обозначение: V.Tr./Al.+Ca.Sls., где V. – *Venus gallina* (совр. *Chamelea gallina*), Tr. – *Tapes rugatus* (совр. *Politiitapes aurea*), Al. – *arena limosa* (илистый песок), Ca. – *conchietum arenosum* (песчаный ракушечник), Sls. – верхняя сублитораль. В списке видов этой группировки упогебия

занимала 11 место с численностью 4,3 экз./м², биомассой 1,92 г/м² и встречаемостью 20,9 %, что составляло всего 0,1 % от общей численности и 1,5 % от общей биомассы зообентоса (Арнольди, 1949).

Следующие подробные бентосные съёмки предбакальского района в 1985, 1987 и 1989 годы (Золотарев и др., 1991) дали отрицательный результат: ни в одном из сформировавшихся здесь к тому времени донных сообществ упогегбия не обнаружена. Её появление вновь регистрируется здесь только в 2011 году (две станции, глубина 12 и 18 м) с численностью 2 экз./м² (31 место в ранжированном списке видов) и биомассой 3,736 г/м² (шестая позиция) при общих средних параметрах развития макрозообентоса соответственно 752 экз./м² и 425,377 г/м².

Забакальский район. Участок забакальской акватории в основном представлен биотопом с доминированием филлофоры. Это определило его специфику, выразившуюся как в основных направлениях проводимых здесь бентосных работ, связанных с оценкой запасов и состояния бентоса в районе филлофорного поля, так и в условном названии самого района – Малое филлофорное поле (МФП). В 1930-е годы в районе МФП на глубине до 12 м по доминирующим видам были выделены сообщества (А) *Loripes lacteus* (совр. *L. orbiculatus*) + *Gibbomodiola adriatica*, (В) *Pisidia longimana* + *Pilumnus hirtellus* (совр. *P. aestuarii*) и (С) *Ostrea edulis* (Арнольди, 1949). Средние значения численности, биомассы и встречаемости упогегбии в пределах выделенных сообществ составляли соответственно 0,5(В)–3,6(А) экз./м², 0,24(В)–3,93(А) г/м² и 9,1(В)–24(А) %. Если соотнести полученные для упогегбии результаты с общим развитием зообентоса: 777,38 экз./м² и 142,96 г/м² – в сообществе А и 82,3 экз./м² и 15,79 г/м² – в сообществе В, то оказывается, что доля упогегбии как по численности так и по биомассе в каждом из них крайне низка и не превышает 0,5 % (по численности) – 2,7 % (по биомассе).

К 1985 году в бентосе МФП произошли существенные изменения, связанные с гибелью устричников и заилением биотопов (Золотарев и др., 1991). Основными компонентами донной фауны стали 4 биоценоза: *Mytilus galloprovincialis*, *Gastrana fragilis*, *Pisidia longimana* + *Pilumnus hirtellus* и *Chamelea gallina*, в которых упогегбия не была найдена.

По результатам исследований МФП (глубины 6–13 м) в 1994 году упогегбия вошла в группу видов макрозообентоса с встречаемостью более 50 %, средней численностью 5±1 экз./м² и биомассой 19,644±2,369 г/м² (Терентьев, 2001). При оценке развития упогегбии только на станциях, где данный вид присутствовал, её средние численность и биомасса составляли 11 экз./м² и 39 г/м². В ранжированном (по IFA) списке видов она заняла второе место (IFA=14,185) после *M. galloprovincialis* (IFA=37,729), ставшей к моменту исследования руководящей формой в бентосе региона. На третьей и четвертой позиции оказались двустворчатые моллюски *Mytilaster lineatus* (IFA=12,510) и *G. adriatica* (IFA=8,128). В целом же, анализ видовой, численной, весовой и размерно-возрастной структуры макрозообентоса позволил (Терентьев, 2001) сделать вывод о «зрелом и стабильном» состоянии донной фауны МФП. Материалы 1994 года указывают на восстановительные процессы в развитии поселений упогегбии в пределах МФП Каркинитского залива после их деградации в 1985 году.

В 2007–2011 годы в сравнении с 1994 годом на станциях с присутствием упогегбии отмечены сходные (по численности) и чуть меньшие (по биомассе) параметры её развития (соответственно 11 экз./м²; 6,420 г/м²), однако с относительно низкой долей в общей численности (0,3 %) и биомассе (4,4 %) зообентоса.

Материалы по предбакальскому и забакальскому участкам Каркинитского залива указывают на наличие в 1980-е годы специфических условий, определивших отсутствие регистрации (или гибель) поселений упогегбии в данном регионе.

Бухты севастопольского региона. Ввиду нашего интереса к многолетней динамике, сделаем акцент не на особенностях встречаемости упогегбии в разных бухтах в разное время, а на общей временной шкале обнаружения данного вида в пределах выделенного севастопольского региона.

В первое и второе десятилетие XX века упогегбия здесь являлась одной из обычных форм бентоса. Об этом свидетельствуют факты её массового обнаружения в самой Севастопольской

бухте: в 1905 году ночью, «плавающей у поверхности воды целыми тучами»; в 1911 году «необъятная масса» упогебий была поймана севастопольскими неводчиками после большой бури, по-видимому «засыпавшей норы упогебии»; в дражных сборах 1909, 1910 и 1911 годов (Зернов, 1913). В 1928–1929 годы в бухте она относилась к немассовым формам бентоса с встречаемостью менее 10 % (Чигирин, 1938).

Следующее упоминание упогебии мы находим в материалах 1930-х годов (Арнольди, 1941). В Балаклавской бухте в биотопе черных илов с ракушей было выделено сообщество с доминированием *U. pusilla* (40 экз./м²; 14,84 г/м²).

Далее по фактам регистрации упогебии в бентосе бухт наступает период информационного затишья. В 1940-е–1960-е годы при отсутствии данных по бентосу, упогебия отмечается лишь как объект питания некоторых видов бентосоядных рыб. Так, в желудках *Scorpaena porcus* среди десятиногих ракообразных, помимо *Xantho*, *Leander* (совр. *Palaemon*) и *Crangon*, зарегистрирован высокий процент встречаемости рака-кромта *Upogebia* (Фортунатова, 1949). В 1973–2001 годы во время регулярных бентосных съёмок в составе донной фауны бухт севастопольского региона упогебия не обнаружена (Миронов и др., 2003; Revkov et al., 2008).

Период отсутствия данных по *U. pusilla* прерывается в конце первого десятилетия XXI века, и далее отмечается новый всплеск регистрации упогебии в бентосе Балаклавской (2006 г., упогебия – 27 экз./м² и 0,91 г/м², макрозообентос на этих же станциях – 7479 экз./м² и 74,624 г/м²), кутовой части Севастопольской (2008, 2009, 2013 гг., упогебия – 15 экз./м² и 0,296 г/м², макрозообентос – 1575 экз./м² и 13,877 г/м²), Казачьей (2006 г., упогебия – 52,3 г/м², макрозообентос – 94,05 г/м² (Тихонова, Алёмов, 2012)), Карантинной (Мордвинова, Лозовский, 2009) и Южной (Алёмов и др., 2007) бухт. Результаты специальных исследований фауны декапод севастопольского региона, предпринятые в 2004–2016 годы указывают на присутствие поселений *U. pusilla* практически во всех бухтах севастопольского региона (Тимофеев, Аносов, 2016), однако они не отнесены к категории массовых (Алёмов и др., 2018).

Динамика развития поселений упогебии в бухтовых акваториях севастопольского региона в целом совпадает с таковой для предбакальского и забакальского участков Каркинитского залива. На обозначенном отрезке времени в бухтах севастопольского региона просматриваются три периода. Первый (1900-е – 1930-е гг.) – период относительно стабильного развития поселений упогебии, второй (1940-е – 2001 гг.) – период её депрессивного состояния и третий (после 2006 г.) – период восстановления поселений упогебии в бухтах севастопольского региона.

Побережье Крыма в целом. У черноморских берегов Крыма *U. pusilla* не относится к массовым формам бентоса. Из 1170 станций (включая Филлофорное поле Зернова) в диапазоне глубин до 52 м с 1950-х по 2013 год она встречена только на 39. По индексу плотности DI у открытых берегов Крыма (всего 868 станций) *U. pusilla* занимает только 78 позицию (DI=0,004; p=0,03). Здесь на первых местах стоят массовые ценозоообразующие формы бентоса, в основном моллюски, такие как *Ch. gallina* (DI=77,026; p=0,58), *M. galloprovincialis* (20,503; 0,37), *Pitar rudis* (6,036; 0,48), *G. adriatica* (5,422; 0,28), *Spisula subtruncata* (3,159; 0,37), *Gouldia minima* (2,822; 0,46), *M. lineatus* (2,309; 0,29), *Nassarius reticulatus* (1,653; 0,39), *Polititapes aurea* (1,427; 0,28), *Lucinella divaricata* (0,978; 0,39) и рак-отшельник *Diogenes pugilator* (0,794; 0,43). В бухтовых акваториях (263 станции) аналогичными лидирующими формами бентоса являются моллюски *M. lineatus* (5,954; 0,53), *M. galloprovincialis* (5,599; 0,39), *N. reticulatus* (3,295; 0,42), *Cerastoderma glaucum* (3,066; 0,30), *Ch. gallina* (2,946; 0,22), *Bittium reticulatum* (1,619; 0,51), *Abra segmentum* (1,252; 0,24), мшанка *Lepralia pallasiana* (2,924; 0,43), ракообразные *Amphibalanus improvisus* (1,065; 0,35), *D. pugilator* (0,792; 0,41) и полихета *Heteromastus filiformis* (0,923; 0,64). В этом списке *U. pusilla* располагается на 65 месте (DI=0,008; p=0,05). Ещё более скромное – 82 место (DI=0,00005; p=0,03) *U. pusilla* занимает в бентосе Филлофорного поля Зернова. Здесь, по данным 39 станций, выполненных в 2010–2011 годы в диапазоне глубин 14–52 м, наиболее развиты поселения моллюсков *M. galloprovincialis* (188,690; 0,87), *Modiolula phaseolina* (8,204;

0,49), *M. lineatus* (2,782; 0,41), *Parvicardium exiguum* (0,910; 0,51), *Papillicardium papillosum* (0,878; 0,56), *Abra alba* (0,215; 0,33), *S. subtruncata* (0,158; 0,08), *G. adriatica* (0,124; 0,18), асцидий *Asciidiella aspersa* (5,468; 0,62), *Ciona intestinalis* (2,609; 0,39), мшанок *L. pallasiana* (1,521; 0,82), *Conopeum seurati* (0,429; 0,49), офиуры *Amphiura stepanovi* (0,777; 0,41), баянуса *A. improvisus* (0,603; 0,56).

Сопоставление индекса DI развития упогемии в биотопе рыхлых грунтов суммарно по всем типам акваторий (все 1170 станций) по десятилетиям показало наличие трендов её количественного развития. В начале второй половины XX века наблюдалось снижение DI у берегов Крыма с 0,0074 (1950–1959 гг.) до 0,0028 (1960–1969 гг.). В 1970–1979 годы упогемия у берегов Крыма не регистрировалась и далее наблюдалось восстановление её поселений с относительно низких показателей DI=0,0002 (1980–1989 гг.) до 0,0011 (1990–1999 гг.), 0,0064 (2000–2009 гг.) и 0,1043 (2010–2013 гг.).

Указанные выше (для Каркинитского залива, бухт севастопольского региона и побережья Крыма в целом) годы «слабого» развития поселений *U. pusilla* совпадают с известным периодом экологического кризиса Черноморской экосистемы, вызванного эвтрофированием бассейна, пик которого приходится на конец 1980-х – начало 1990-х (Юнев, 2012; Oguz et al., 2008), и в наибольшей степени затронувшим относительно мелководную зону её северо-западного участка. В результате придонной гипоксии и заиления донных субстратов в 1970–1980-е годы в бентосе СЗЧМ наблюдалось сокращение площадей, занимаемых фильтрующими формами бентоса (Зайцев, 2006) и экспансия его пеллофильных форм – полихет nereиса, полидоры (Дунай-Днестровское междуречье), мелины и нефтиса (Каркинитский залив) (Повчун, 1992; Синегуб, 2006). На центральном участке СЗЧМ (Филлофорное поле Зернова) общие запасы бентоса в разные годы этого периода по сравнению с 1957–1960 годы сокращались в 7,6 (1979 г.), 1,7 (1984 г.) и 2,9 раз (1991 г.) (Revkov et al., 2018); на всей площади СЗЧМ от заморозов погибало от 0,3 до 8 млн. т бентоса (Зайцев, 1992). Наибольшая площадь «разрушенных» биоценозов региона, достигавшая 3,62 тыс. км² и связанная с совместным влиянием заморозов, ввиду придонной гипоксии, и заилением биотопов приходится на 1984–1985 годы (Самышев, Золотарев, 2018). В этот период в предбакальском районе происходит смена псаммофильного сообщества *Ch. gallina* 1930-х годов на пеллофильные *M. galloprovincialis* и *G. fragilis* с «остатками» *Ch. gallina* у Бакальской (1985 г.) и Тендровской косы (1987 г.), с последующей трансформацией в 1989 году в ещё более устойчивые к заилению сообщества *M. palmata* и *A. nitida*. Ни в одном из них, как и в трансформированных в результате заиления сообществах забакальского участка Каркинитского залива в 1980-е годы *U. pusilla* не была обнаружена (Золотарев и др., 1991).

Сходную динамику поселений упогемии, однако менее выраженную в период нарастания экологического кризиса черноморской экосистемы, приводит Konsulova (1999) для западного участка черноморского шельфа. В 1960-е годы встречаемость упогемии у берегов Болгарии была относительно высокой (18,3 %) и вплоть до начала 1980-х здесь она была обычным видом, а на отдельных участках акватории (Варненская бухта) формировала собственный биоценоз. Однако, начиная с 1986 года, картина изменилась. На пике эвтрофирования прибрежных акваторий и формирования гипоксических условий в придонных горизонтах была отмечена массовая смертность зообентоса и упогемии в частности. По данным бентосной съёмки 29 июня 1989 года в Варненском заливе на 1 м² в среднем приходилось 4 мертвые упогемии; в 1991 году данный вид в заливе вообще не регистрировался. Только в 1996 году появились признаки восстановления популяции упогемии вокруг мыса Калиакра и напротив Бургасской бухты Konsulova (1999). К 2009 году в Варненском заливе биомасса упогемии достигала уже 60 % от общей биомассы зообентоса (Осадчая и др., 2010); в 2011 году на болгарском участке шельфа её встречаемость достигала 40 % (Petrova, Stoykov, 2013). В первом десятилетии XX века упогемия стала обычным массовым видом и у берегов Румынии, что явилось основанием к локальному присвоению виду статуса «LC» (риск угрозы вымирания мал) (Micu S., Micu D., 2006).

Наблюдаемое в начале XX века восстановление поселений *U. pusilla* у берегов Крыма проходит на фоне возвращения основных показателей развития зообентоса до предкризисного

уровня (Ревков, 2011; Revkov et al., 2018) и коррелирует с современным процессом деэвтрофикации (Зайка, 2011; Юнев, 2012) и тенденцией экологического оздоровления черноморского бассейна (Oguz et al., 2008; EMBLAS, 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты анализа литературных источников указывают на наличие в 1980-е годы в Каркинитском заливе Чёрного моря депрессивного периода в развитии популяции *U. pusilla*. Аналогичная ситуация отмечена и в бухтах севавтопольского региона, где выделены три временных периода: 1900-е – 1930-е годы – относительно стабильное развитие поселений *U. pusilla*, 1940-е – 2001 годы – их депрессивное состояние и после 2006 года – отмечено их восстановление. Анализ экспедиционных материалов из базы данных отдела Экологии бентоса также указывает на наличие многолетних трендов количественного развития *U. pusilla* у берегов Крыма. В начале второй половины XX века отмечено снижение значения её индекса плотности (DI) с 0,0074 (1950–1959 гг.) до 0,0028 (1960–1969 гг.) и отсутствие регистрации вида в бентосных пробах в 1970–1979 годов. Далее происходило восстановление поселений *U. pusilla* с относительно низких показателей DI, равных 0,0002 (1980–1989 гг.) и 0,0011 (1990–1999 гг.) – до 0,0064 (2000–2009 гг.) и 0,1043 (2010–2013 гг.). Результаты исследования в целом свидетельствуют о наличии в популяции *U. pusilla* депрессивного периода, совпадающего с известным этапом экологического кризиса черноморской экосистемы во второй половине XX века. Тенденция восстановления поселений *U. pusilla* у берегов Крыма в первое десятилетие XXI века совпадает с аналогичным процессом на западном участке черноморского шельфа (побережье Румынии, Болгарии). Полученные результаты указывают на возможность понижения категории охранного статуса данного вида в Красной книге города Севастополя, с «вида, сокращающегося в численности» в «редкий вид», имеющий значительный ареал, в пределах которого встречается спорадически и с небольшой численностью популяций в связи с узкой экологической приуроченностью к специфическим условиям обитания.

Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ № гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2.

Список литературы

- Алёмов С. В., Бурдяня Н. В., Гусева Е. В., Шадрин Т. В., Енина Л. В., Сосновская Р. В., Волков Н. Г., Тихонова Е. А. Санитарно-экологические исследования акватории Севастополя // Экология моря. – 2007. – Вып. 73. – С. 5–15.
- Алёмов С. В., Витер Т. В., Гусева Е. В., Волков Н. Г. Сообщества макрозообентоса акваторий севавтопольского региона // Санитарно-биологические исследования прибрежных акваторий юго-западного Крыма в начале XXI века. – Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. – С. 108–178.
- Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море. I Южный берег Крыма // Труды Зоологического Института АН СССР. – 1941. – Т. VII, вып. 2. – С. 94–113.
- Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II Каркинитский залив // Труды Севастопольской Биологической Станции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1949. – 7. – С. 127–192.
- Долгопольская М. А. Метаморфоз черноморских Decapoda. 2. Callianassidae // Труды Севастопольской Биологической Станции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1954а. – Т. VIII. – С. 178–213.
- Долгопольская М. А. Значение десятиногих ракообразных Черного моря в питании рыб и дельфинов // Труды Севастопольской Биологической Станции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1954б. – Т. VIII. – С. 214–219.
- Зайка В. Е. Деэвтрофикация Чёрного моря и влияние климатических осцилляций // Состояние экосистемы шельфовой зоны Чёрного и Азовского морей в условиях антропогенного воздействия: сб. ст., посвящ. 90-летию Новороссийской морской биологической станции им. проф. В. М. Арнольди. – Краснодар, 2011. – С. 88–93.
- Зайцев Ю. П. Экологическое состояние шельфовой зоны Чёрного моря у побережья Украины (обзор) // Гидробиологический журнал. – 1992. – 28, № 4. – С. 3–18.
- Зайцев Ю. П. Введение в экологию Чёрного моря. – Одесса: Эвен, 2006. – 224 с.
- Зернов С. А. Къ вопросу объ изученіи жизни Чернаго моря. – С.-Петербургъ, 1913. – 280 с.

- Золотарев П. Н., Рубинштейн И. Г., Ларченко Н. А., Повчун А. С. Состояние бентоса Каркинитского залива Черного моря в 1980-е годы / Ин-т биол. Юж. Морей АН УССР. – Севастополь, 1991. – 34 с. – Деп. В ВИНТИ, № 5447.
- Самышев Э. З., Золотарёв П. Н. Механизмы антропогенного воздействия на бенталь и структуру донных биоценозов северо-западной части Черного моря. – Севастополь: ООО «Колорит», 2018. – 208 с.
- Макаров Ю. М. Фауна Украины. Высшие ракообразные. Десятиногие ракообразные. Киев: Наукова Думка. – 2004. – Т. 26, вып. 1–2. – 429 с.
- Макаров Ю. М. Морський кріт *Upogebia pusilla* (Petagna, 1792) // Червона книга України. Тваринний світ. – Київ: Видавництво «Глобалконсалтинг», 2009. – С. 43.
- Мальцев В. И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зооценозов // Гидробиологический журнал. – 1990. – 26, № 1. – С. 87–89.
- Мионов О. Г., Кириухина Л. Н., Алёмов С. В. Санитарно-биологические аспекты экологии Севастопольских бухт в XX веке. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 185 с.
- Мордвинова Т. Н., Лозовский В. Л. Фауна паразитов и комменсалов некоторых десятиногих раков (Decapoda, Reptantia) у побережья Севастополя // Экология моря. – 2009. – Вып. 79. – С. 21–24.
- Осадчая Т. С., Алёмов С. В., Тихонова Е. В., Консулова Т., Штерева Г. Особенности пространственного распределения нефтяных углеводородов и структуры макрозообентоса бухт Севастопольская и Варна // Сб. научн. тр. «Системы контроля окружающей среды». – Севастополь, 2010. – Вып. 13. – С. 247–255.
- Повчун А. С. Изменения донных сообществ Каркинитского залива // Многолетние изменения зообентоса Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. – С. 105–138.
- Ревков Н. К. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря. Современное состояние зооресурсов бентали Азово-Черноморского бассейна // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей. – Севастополь, 2011. – С. 140–162.
- Ревков Н. К., Ревкова Т. Н. Морской крот *Upogebia pusilla* (Petagna, 1792) // Красная книга города Севастополя. – Калининград; Севастополь: ООО Издат. дом «РОСТ-ДОАФКЛ», 2018. – С. 258.
- Синегуб И. А. Макрозообентос. Донные сообщества. 1984–2002 гг. // Северо-Западная часть Чёрного моря: биология и экология. – Киев: Наук. думка, 2006. – С. 276–286.
- Терентьев А. С. Макрозообентос малого филофорного поля [Электронный ресурс]. – 2001. Режим доступа: <http://www.ecologylife.ru/ekologiya-chernogo-morya-2001/makrozoobentos.html#sthash.hIx4qw7b.dpuf> (просмотрено 02.04.19).
- Тимофеев В. А., Аносов С. А. Современное состояние видового разнообразия Decapoda (Crustacea) в бухтах Севастополя // В сборнике Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции: в 3-томах, 2016. – С. 174–177.
- Тихонова Е. А., Алёмов С. В. Характеристика донных осадков и макрозообентоса б. Казачья в первой декаде XXI века // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сб. научн. тр. – Севастополь, 2012. – Вып. 26 (1). – С. 88–94.
- Фортунова К. Р. Питание рыб. Биология питания морского ерша // Труды Севастопольской Биологической Станции. – 1949. – Т. 7. – С. 193–235.
- Чигирин Н. И. Бентос рыхлых грунтов Севастопольской бухты. Архив ИМБИ РАН, № 318-1985. – 1938. – 43 с.
- Юнев О. А. Антропогенная эвтрофикация и ее влияние на состояние экосистемы пелагиали Черного моря // Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Черного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2012. – С. 300–330.
- BSERP. Black Sea Ecosystem Recovery Project. Annex 5: Inventory of aquatic and semi-aquatic Red List species, endangered in at least one country around the Black sea [Electronic resource]. – 2007. Available at: <http://www.elmed-rostov.ru/Projects/TDA/References.htm> (accessed 02.04.2019).
- Conides A. Study of the fisheries biology and dynamics of the mudprawn *Upogebia pusilla* in western Greece. – PhD Thesis, University of Athens, 2011. – 242 p.
- Conides A. J., Nicolaidou A., Apostolopoulou M., Thessalou-Legaki M. Growth, mortality and yield of the mudprawn *Upogebia pusilla* (Petagna, 1792) (Crustacea: Decapoda: Gebiidea) from western Greece // Acta Adriatica. – 2012. – 53 (1). – P. 87–103.
- De Grave S., Pentcheff N. D., Ahyong S. T., Chan T.-Y., Crandall K. A., Dworschak P. C., Felder D. L., Feldmann R. M., Fransen C. H. J. M., Goulding L. Y. D., Lemaitre R., Low M. E. Y., Martin J. W., Ng P. K. L., Schweitzer C. E., Tan S. H., Tshudy D., Wetzer R. A classification of living and fossil genera of Decapod crustaceans // Raffles Bulletin of Zoology. – 2009. Supplement 21. – P. 1–109.
- D'Udekem, D'Acocoz C. Inventaire et distribution des crustacés décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 25° N // Patrimoines naturels (MNHN/SPN). – 1999. – 40. – P. 1–383.
- Dumont H. J. (Ed.). Black Sea Red Data Book. – Published by the United Nations Office for Project Services, 1999. – 413 p.
- Dworschak P. C. The pumping rates of the burrowing shrimp *Upogebia pusilla* (Petagna) (Decapoda, Thalassinidae) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1981. – 52, N 1. – P. 25–35.

Dworschak P. C. The biology of *Upogebia pusilla* (PETAGNA) (Decapoda, Thalassinidea) II. Environments and zonation. P.S.Z.N.I. // Marine Ecology. – 1987. – Vol. 8, N 4. – P. 337–358.

Dworschak P. C. Feeding behaviour of *Upogebia pusilla* and *Callinassa tyrrhena* (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea) // Investigation Pesquera. – 1987 a. – 51 (Supl. 1). – P. 421–429.

Dworschak P. C. The biology of *Upogebia pusilla* (Petagna) (Decapoda, Thalassinidae). III. Growth and production // Marine ecology. – 1988. – Vol. 9, N 1. – P. 51–77.

EMBLAS – Environmental Monitoring in the Black Sea. National Pilot Monitoring Studies and Joint Open Sea Surveys in Georgia, Russian Federation and Ukraine, 2016 / [Eds. J. Slobodnik, B. Alexandrov, V. Komorin, A. Mikaelyan, A. Guchmanidze, M. Arabidze, A. Korshenko, S. Moncheva]. – Final Scientific Report, 2017. – 479 p.

Gubbay S., Sanders N., Haynes T., Janssen J. A. M., Rodwell J. R., Nieto A., Garcia Criado M., Beal S., Borg J., Kennedy M., Micu D., Otero M., Saunders G., Calix M. European Red List of Habitats. Part 1. Marine habitats. – Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2016. – 52 p.

Holthuis L. B. FAO species catalogue. Vol. 13. Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. FAO Fisheries Synopsis. Rome, FAO. – 1991. – Vol. 13, N 125. – 292 p. (P. 236–237).

Kevrekidis T., Gouvis N., Koukouras A. Population dynamics, reproduction and growth of *Upogebia pusilla* (Decapoda, Thalassinidea) in the Evros delta (north Aegean sea) // Crustaceana. – 1997. – Vol. 70, N 7. – P. 799–812.

Konsulova T. *Upogebia pusilla* (Petagna, 1792) // Black Sea Red Data Book / [Ed. H. J. Dumont]. – Published by UNOPS, 1999. – P. 379–381.

Marin I. N. On the taxonomic identity of the representatives of the brachyuran genus *Pilumnus* Leach, 1816 (Decapoda: Brachyura: Pilumnidae) occurring along the Russian coast of the Black Sea // Arthropoda Selecta. – 2018. – Vol. 27, N 2. – P. 111–120.

Micu S., Micu D. Proposed IUCN regional status of all Crustacea: Decapoda from the Romanian Black Sea // Analele Științifice ale Universității «AL. I. CUZA» Iași, s. Biologie animală. Tom LII. – 2006. – P. 7–38.

Monod T. Crustaces. In: Missions A. Gruvel dans le Canal de Suez. I. // Mémoires de l'institut d'Égypte. – 1930. – 34. – P. 1–19.

Oguz T., Velikova V., Kideys A. Overall assessment of the present state of Black Sea ecosystem // State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7) / [Ed. Temel Oguz]. – Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution (BSC) 2008. – 3. – Istanbul, Turkey, 2008. – P. 417–448.

Öztürk B., Oral M., Toplaoğlu B., Bat L., Okudan Aslan E. Ş., Özgür Özbek E., Sezgin M., Tonay A. M., Amaha Öztürk A., İsfendiyaroğlu S., Uysal İ. Red Data Book Black Sea, Turkey. Published by TUDAV, İstanbul Turkey. – 2013. – 323 p.

Petrova E., Stoykov S. Biocenological investigations of the macrozoobenthos in the northern part of the Bulgarian Black sea coast in depths up to 30 m // Bulgarian Journal of Agricultural Science. – 2013. – Vol. 19, N 1. – P. 16–20.

Pillay D., Branch G. M. Bioengineering effects of burrowing thalassinidean shrimps on marine soft-bottom ecosystems // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. – 2011. – 49. – P. 137–192.

Pires R. F. T., Pan M., Santos A. M. P., Peliz Á., Boutov D., dos Santos A. Modelling the variation in larval dispersal of estuarine and coastal ghost shrimp: *Upogebia* congeners in the Gulf of Cadiz // Marine Ecology Progress Series. – 2013. – 492. – P. 153–168.

Posey M. H., Dumbauld B. R., Armstrong D. A. Effects of a burrowing mud shrimp, *Upogebia pugettensis* (Dana), on abundances of macro-infauna // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1991. – 148. – P. 283–294.

Popovici Z. Langenmessungen an *Upogebia littoralis* Risso aus dem Schwarzen Meere // Bulletin de la Section Scientifique de l'Académie Roumaine. – 1940. – 22. – P. 484–488.

Revkov N. K., Petrov A. N., Kolesnikova E. A., Dobrotina G. A. Comparative analysis of long-term alterations in structural organization of zoobenthos under permanent anthropogenic impact (case study: Sevastopol bay, Crimea) // Marine Ecological Journal. – 2008. – Vol. 7, N 3. – P. 37–49.

Revkov N. K., Boltacheva N. A., Timofeev V. A., Bondarev I. P., Bondarenko L. V. Macrozoobenthos of the Zernov's Fillophora field, northwestern Black Sea: species richness, quantitative representation and long-term variations // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – 2018. – Vol. 3, N 4. – C. 32–43.

Robles R., Tudge C. C., Dworschak P. C., Poore G. C. B., Felder D. L. Molecular phylogeny of the Thalassinidea based on nuclear and mitochondrial genes. In: J.W. Martin, K.A. Crandall, & D.L. Felder, (Editors). Decapod Crustacean Phylogenetics, (Crustacean Issues), Taylor & Francis/CRC, Boca Raton, FL., 2009. – P. 309–326.

Saint Laurent M., Leloeuff P. Crustaces decapodes *Thalassinidea*. I. *Upogebiidae* et *Callianassidae* // Annales de l'Institut océanographique. Paris (Nouv. Ser.). – 1979. – 55, (fasc.suppl.) – P. 29–101.

WoRMS Editorial Board. World Register of Marine Species [Electronic resource]. 2019. – Available at: <http://www.marinespecies.org> at VLIZ (accessed 01.04.2019).

Revkov N. K., Timofeev V. A., Revkova T. N. The long-term changes of *Upogebia pusilla* (Crustacea: Decapoda) population on the Northern shelf of the Black Sea (Crimea) // Ekosistemy. 2019. Iss. 19. P. 123–132.

The object of the study is the representative of the Black Sea Decapoda *Upogebia pusilla* Petagna, 1792, which is a protected species in a number of countries of the Black Sea region. The aim of the research is to assess the long-term changes of *U. pusilla* population along the coast of Crimea. The analysis was made by survey of literature sources – for some testing areas (pre-Bakal and post-Bakal areas of the Karkinitzky Gulf, Sevastopol bays) and on the basis of data

received from the database of the Department of Benthos Ecology of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (1170 stations, 1950s–2013, depth up to 52 m) – for the Black Sea coast of Crimea as a whole. The results of the analysis indicate the presence of a depressive period in the development of the *U. pusilla* population in the Karkinitzky Gulf of the Black Sea in the 1980s. A similar situation is recorded in the bays of the Sevastopol region, where three time periods are revealed: relatively stable development of *U. pusilla* settlements in 1900s–1930s, their depressive state in 1940s–2001 and period of their recovery after 2006. The analysis of materials from the database also indicates the presence of long-term trends of the *U. pusilla* development near the coast of Crimea: the decrease of its density index (DI) at the beginning of the second half of the XX century from 0.0074 (1950–1959) to 0.0028 (1960–1969); the lack data of its registration in benthic samples in 1970–1979; and recovery trends of its settlements starting from the relatively low DI, such as 0.0002 (1980–1989) and 0.0011 (1990–1999), up to 0.0064 (2000–2009) and 0.1043 (2010–2013). The results of the study generally indicate the presence of depressive period in Crimean population of *U. pusilla* coinciding with the well-known stage of the ecological crisis of the Black Sea ecosystem in the second half of the XX century. The tendency of restoration of *U. pusilla* settlements at the Crimean shelf in the first decade of the XXI century correspond with a similar process in the Western part of the Black Sea shelf (Romania, Bulgaria). The results indicate the possibility of changing the category of the protective status of this species listed in the Red Data Book of Sevastopol, from the «species decreasing in number» to the «rare species», as it has significant area, within which it occurs sporadically and has a few populations due to the narrow environmental confinement to specific habitat conditions.

Key words: *Upogebia pusilla*, long-term changes, Red Data Book, species decreasing in number, rare species, Black Sea, Crimea, Sevastopol.

Поступила в редакцию 03.04.19