

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.587(262.54)

**ДОННАЯ ФАУНА ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ АЗОВСКОГО МОРЯ.  
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ  
И БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МАКРОЗООБЕНТОСА В 2016–2017 ГГ.**© 2022 г. **Н. А. Болтачева, Н. К. Ревков, А. А. Надольный, И. Н. Аннинская**ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [nrevkov@yandex.ru](mailto:nrevkov@yandex.ru)Поступила в редакцию 18.01.2020; после доработки 16.07.2020;  
принята к публикации 03.03.2022; опубликована онлайн 07.06.2022.

Азовское море является полузамкнутым, относительно мелководным водоёмом, имеющим, в сравнении с Чёрным морем, более низкую солёность. Последняя не стабильна (изменяется в пределах 9–14 ‰) и в основном связана с изменением речного стока. Повышение солёности оказывается благоприятным фактором для проникновения и развития в Азовском море некоторых черноморских видов, что было отмечено в 1970-е гг. при возрастании его солёности в среднем до 13–14 ‰. Вслед за периодом спада до 9–10 ‰, с 2007 г. зарегистрировано устойчивое осолонение бассейна, достигшее в 2015 г. в среднем 13,37 ‰. Целью работы стала оценка таксономического состава и биоценотической организации донной макрофауны юго-западной части Азовского моря по результатам бентосных съёмок, выполненных в 2016–2017 гг. в 84, 86, 90, 96 и 100-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий». Отбор донных осадков осуществляли с помощью дночерпателя «Океан-50» (площадь захвата — 0,25 м<sup>2</sup>). Грунт промывали через сита с наименьшим диаметром ячеек фильтрации 1 мм. Зарегистрировано 46 видов макрозообентоса, в том числе 15 видов Polychaeta, 12 Mollusca и 13 Crustacea. Четыре представителя черноморской фауны отмечены в фауне Азовского моря впервые: асцидия *Molgula euprocta*, форонида *Phoronis psammophila*, двустворчатый моллюск *Gouldia minima* и кумовый рак *Iphinoe elisae*. Из обнаруженных видов 14 % являются дальнеморскими вселенцами в Азово-Черноморский бассейн. Это двустворчатые моллюски *Anadara kagoshimensis* и *Mya arenaria*, полихеты *Polydora cornuta*, *Streblospio gynobranchiata* и *Marenzelleria neglecta*. Во все сезоны года в бентосе региона отмечен биоценоз двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis*, средние значения численности и биомассы — (4818 ± 1019) экз.·м<sup>-2</sup> и (878,4 ± 129,5) г·м<sup>-2</sup> соответственно. Выделены 3 биоценотических комплекса, которые могут быть вариантами проявления динамического состояния биоценоза анадары. Сезонные изменения биомассы макрозообентоса в основном обусловлены её колебаниями у доминирующих видов — *A. kagoshimensis* и *Cerastoderma glaucum* — и связаны с их различной способностью к переживанию кислороддефицитных условий, характерных для Азовского моря в летний сезон. Максимум численности макрозообентоса отмечен в октябре 2016 г. (~ 6600 экз.·м<sup>-2</sup>) и обусловлен размножением в летне-осенний период ряда видов, включая недавних вселенцев, и пополнением их донных поселений молодью. В это время на отдельных станциях численность *A. kagoshimensis* достигала ~ 14000 экз.·м<sup>-2</sup>, полихеты-вселенца *S. gynobranchiata* — ~ 2300 экз.·м<sup>-2</sup>. Зарегистрирован растянутый период пополнения азовоморской популяции

*A. kagoshimensis* молодью (с июня по октябрь) с пиком в октябре. Максимальный размер их раковины — 52,7 мм. Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 10 мм) составляли от 6 % (октябрь 2016 г., период массового пополнения популяции молодью) до 85 % (декабрь 2017 г.). Наиболее развитые поселения *C. glaucum* зарегистрированы на вдольбереговых станциях исследованного полигона. Основной период их пополнения молодью — в июле. Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 6 мм) составляли от 7 % (июль 2017 г., период массового пополнения популяции молодью) до 100 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции церастодермы. В условиях дефицита твёрдого субстрата недавний вселенец в Азовское море *A. kagoshimensis* сформировал новую консорцию биофильтраторов (собственный ресурс плюс ресурс фильтраторов-обрастателей), дополняющую биофильтрационный пояс бентали на основе *C. glaucum*.

**Ключевые слова:** макрозообентос, виды-вселенцы, таксономический состав, видовое богатство, биоценоз *Anadara kagoshimensis*, Азовское море

Донная фауна Азовского моря исследована достаточно полно (Воробьев, 1949 ; Мордухай-Болтовской, 1960 ; Старк, 1960). От фауны Средиземного и Чёрного морей она отличается относительной бедностью видового состава, основной причиной чего считается очень низкая солёность азовоморских вод (Заика, 2000). Однако уже в конце 1960-х гг. в литературе стали появляться данные об изменениях, происходящих в структуре и распределении биоценозов в бентосе Азовского моря; их связывали в первую очередь с зарегулированием стока рек Дон и Кубань (Закутский и др., 1978 ; Некрасова, 1972).

Дальнейшие исследования показали, что таксономический состав и распределение бентоса Азовского моря, его количественные характеристики, изменчивы и зависят от многих факторов. Это прежде всего колебания величины речного стока (вызывают изменения степени осолонения вод и изменения поверхностного слоя осадков), температурный режим (определяет величину зимнего отмирания бентоса), ветровой режим, газовый режим и периодические заморы донной фауны (Матишов и др., 1999, 2010 ; Некрасова, 1972 ; Старк, 1960). Помимо изменения гидрохимического режима, важной особенностью экосистемы Азовского моря является тенденция роста продуцирования первичного органического вещества и, в соответствии с этим, увеличения содержания органического вещества в донных отложениях (Александрова и др., 2014). Фактор солёности вод считается многими исследователями одним из наиболее сильно влияющих на состояние и динамику бентоса Азовского моря (Матишов и др., 1999 ; Некрасова, 1977 ; Фроленко, 2000). Так, в периоды временного повышения солёности до 13–14 ‰ в районе Казантипского и Арабатского заливов было обнаружено более 30 новых для Азовского моря видов донной фауны — вселенцев из Чёрного моря (Закутский и др., 1978 ; Литвиненко и Евченко, 2016).

За период с 1960-х гг., после изменения водного баланса и интенсификации антропогенного пресса, фауна Азовского моря обогатилась дальнеморскими вселенцами (Анистратенко и др., 2011 ; Болтачева и Лисицкая, 2019). В бентосе это прежде всего моллюски *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Анистратенко и др., 2011 ; Савчук, 1980 ; Чихачев и др., 1994).

После минимума солёности, наблюдавшегося в 2005 г., с 2007 г. и до настоящего времени отмечен устойчивый рост солёности вод Азовского моря; в 2015 г. её значение составляло в среднем 13,37 ‰ (Дьяков и др., 2016 ; Фроленко и Мальцева, 2017). В 2016 г. солёность поверхностного слоя большей части собственно Азовского моря достигла 13,5 ‰, а южной части моря — 14 ‰ (Кочергин и др., 2018). Известно, что и ранее в южной части моря, в особенности в районе, близком к Керченскому проливу, отмечались очаги высокой солёности. Так, в 1976 г. значение солёности здесь достигало 15 ‰ (Куропаткин и др., 2013 ; Литвиненко и Евченко, 2016).

Повышение солёности в текущий период способствовало дальнейшей экспансии ранее натурализовавшихся видов-вселенцев (Анистратенко и др., 2011 ; Фроленко и Мальцева, 2017) и появлению новых, как черноморских, так и вселенцев в Азово-Черноморский бассейн из «дальних»

морей — полихет *Marenzelleria* sp., *Streblospio gynobranchiata* Rice & Levin, 1998 и *Laonome calida* Сара, 2007 (Лисицкая и Болтачева, 2016 ; Boltachova et al., 2017 ; Syomin et al., 2017). Отмечаемые изменения в составе и количественном развитии отдельных видов бентоса, особенно видов-вселенцев, могут определять структурные перестройки и в общей биоценотической организации зообентоса. В связи с этим целью данной работы являлась оценка современного таксономического состава и биоценотической организации донной макрофауны Азовского моря на его юго-западном участке, соседствующем с более солёными водами Керченского пролива и Чёрного моря.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сборы макрозообентоса в Азовском море выполнены на четырёх постоянных станциях в 84, 86, 90, 96 и 100-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий» (апрель, июнь и октябрь 2016 г., июль и декабрь 2017 г. соответственно; количественные пробы), а также в 93-м и 108-м рейсах (апрель 2017 г. и июль 2019 г.; качественные пробы) в диапазоне глубин от 9 до 12 м (рис. 1, табл. 1). Отбор донных осадков на каждой станции осуществляли в двух повторностях с помощью дночерпателя «Океан-50» (площадь захвата — 0,25 м<sup>2</sup>). Грунт промывали через сита с наименьшим диаметром ячеей фильтрации 1 мм. Материал фиксировали 4%-ным раствором нейтрализованного формалина. Всего на 21 бентосной станции обработано 38 количественных и 2 качественные пробы.



**Рис. 1.** Схема расположения бентосных станций (1–4) в юго-западной части Азовского моря

**Fig. 1.** Location of benthos sampling stations (1–4) in the southwestern Sea of Azov

Встречаемость видов рассчитывали относительно общего количества станций (всего 19), выполненных на юго-западном участке Азовского моря в разные сезоны 2016–2017 гг. К руководящим отнесены виды макрозообентоса с встречаемостью более 50 %, к характерным — с встречаемостью 25–50 %, к редким — с встречаемостью менее 25 %. Индекс Чекановского — Сёренсена (сходство фаун) вычисляли по формуле  $2a / (b + c)$ , где  $a$  — число общих видов;  $b$  и  $c$  — число видов в сравниваемых списках.

Размерную структуру популяций массовых видов двустворчатых моллюсков *Anadara kagoshimensis* и *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789) определяли суммированием отдельных выборок (станций каждой съёмки) в пределах относительно однородной группировки зообентоса на уровне биоценоза.

**Таблица 1.** Характеристика бентосных станций, выполненных на полигоне в юго-западной части Азовского моря (\* — качественные пробы)**Table 1.** Characteristics of benthic stations performed in the southwestern Sea of Azov (\* denotes qualitative samples)

Дата (номер рейса НИС «Профессор Водяницкий», номера станций)	№ ст.	Координаты	Глубина, м	Грунт
24.04.2016 (84-й рейс, ст. 1, 3, 4) 15.06.2016 (86-й рейс, ст. 1–4) 29.10.2016 (90-й рейс, ст. 1–4) 22.07.2017 (96-й рейс, ст. 1–4) 08.12.2017 (100-й рейс, ст. 1–4)	1	45°50.095'N, 36°00.555'E	12	Жидкий ил с раковинами моллюсков. На поверхности грунта — тонкий рыжий наиллок, глубже — чёрный ил с запахом сероводорода
	2	45°30.031'N, 35°30.432'E	9	Жидкий ил с раковинами моллюсков, с запахом сероводорода
	3	45°29.976'N, 36°00.115'E	10	Заиленный ракушечник
*02.04.2017 (93-й рейс, ст. 2) *25.07.2019 (108-й рейс, ст. 4)	4	45°29.989'N, 36°30.472'E	11	Заиленный ракушечник

При описании количественного развития донной фауны использовали параметры численности, сырой массы и индекса функционального обилия (index of functional abundance, IFA) (Мальцев, 1990) в виде:

$$IFA = N_i^{0,25} \times B_i^{0,75}, \quad (1)$$

где  $N_i$  и  $B_i$  — численность (экз.·м<sup>-2</sup>) и сырая масса (г·м<sup>-2</sup>) таксона  $i$  соответственно.

Сырую массу двустворчатых моллюсков определяли без удаления мантийной жидкости.

Выделение пространственных группировок бентоса выполнено как по доминирующему по биомассе виду (Воробьев, 1949), так и с привлечением алгоритмов многомерной статистики (Cluster-, MDS- и SIMPER-анализ в пакете программ PRIMER v5) (Clarke, 1993 ; Clarke & Gorley, 2001). В многомерном анализе использована трансформированная (presence/absence) матрица данных по станциям с исключением редких видов (с встречаемостью менее 11 %). Эта рекомендованная процедура (Clarke & Gorley, 2001) обеспечила получение приемлемого значения стресс-фактора (менее 0,2) с возможностью надёжной интерпретации результатов кластерного и ординационного (при 2D-ординации) анализа. В качестве меры сходства станций использована статистика Брея — Кёртиса. Определение ценозообразующих видов бентоса выполнено по нетрансформированным значениям IFA на основе их вклада во внутрикомплексное сходство (SIMPER-анализ).

Солёность воды в придонном слое во время отбора проб в 2016 г. изменялась от 13,49 ‰ (16.06.2016, ст. 2) до 14,39 ‰ (29.10.2016, ст. 1), в 2017 г. — от 14,18 ‰ (22.07.2017, ст. 2) до 15,22 ‰ (08.12.2017, ст. 1). В поверхностных слоях солёность варьировала в пределах 12,53–14,39 ‰ в 2016 г. и 14,19–15,21 ‰ в 2017 г. В целом, во все сезоны и на всех горизонтах, на полигоне солёность воды в 2017 г. была выше, чем в 2016 г. Диапазон температуры придонного слоя воды в 2016 г. — от +7,45 °C (29.10.2016, ст. 4) до +21,95 °C (16.06.2016, ст. 2), в 2017 г. — от +6,07 °C (09.12.2016, ст. 2) до +24,83 °C (23.07.2016, ст. 3). Во все сезоны и в разные годы наблюдений на одной и той же станции грунт имел сходные характеристики. В целом по полигону он представлен алевритовыми отложениями с примесью варьирующего количества ракуши. На двух станциях из четырёх присутствовал запах сероводорода (см. табл. 1).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Таксономический состав макрозообентоса.** В ходе бентосных съёмок обнаружено 46 видов макрозообентоса, в том числе Polychaeta (15 видов), Mollusca (12), Crustacea (13), Cnidaria (3), Phoronida (1) и Ascidiacea (1), а также не идентифицированные до вида представители Porifera, Platyhelminthes, Oligochaeta, Nemertea и Bryozoa, каждого из которых в расчётах принимали за один вид (табл. 2). Из них два вида — полихета *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004 и асцидия *Molgula euprocta* (Drasche, 1884) — зарегистрированы в качественных пробах. Весной в биоценозе отмечено 22 вида, летом — 40, осенью — 21, зимой — 18.

**Таблица 2.** Таксономический состав и количественные показатели макрозообентоса в юго-западной части Азовского моря в разные сезоны 2016–2017 гг. (средняя численность, экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup> / средняя биомасса, г $\cdot$ м<sup>-2</sup>)

**Table 2.** Taxonomic composition and quantitative indicators of macrozoobenthos in the southwestern Sea of Azov for different seasons of 2016–2017 (mean abundance, ind. $\cdot$ м<sup>-2</sup> / mean raw biomass, g $\cdot$ м<sup>-2</sup>)

Таксон	2016 г.			2017 г.	
	Апрель	Июнь	Октябрь	Июль	Декабрь
Porifera					
Porifera g. sp.		1 / 0,002			
Cnidaria					
<i>Actinia equina</i> (Linnaeus, 1758)			24 / 1,54		
Edwardsiidae g. sp.	4 / 0,04			1 / 0,005	37 / 0,06
<i>Sagartiogeton undatus</i> (Müller, 1778)		1 / 0,15	5 / 0,005	2 / 0,01	20 / 0,44
Platyhelminthes					
Platyhelminthes g. sp.		17 / 0,02	2 / 0,003	9 / 0,01	4 / 0,005
Nemertea					
Nemertea g. sp.	41 / 0,16	8 / 0,04	4 / 0,06	0	4 / 0,02
Annelida					
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	24 / 6,88	12 / 0,87	52 / 2,17	70 / 2,93	37 / 5,38
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	21 / 0,26	4 / 0,07	4 / 0,04	13 / 0,18	
<i>Hediste diversicolor</i> (O. F. Müller, 1776)					4 / 0,014
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	37 / 0,08	9 / 0,02	14 / 0,11	6 / 0,01	22 / 0,04
* <i>Marenzelleria neglecta</i> Sikorski & Bick, 2004					
<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870	1 / 0,03	18 / 0,21			2 / 0,05
<i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1866)	1 / 0,28	3 / 0,05			
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818	175 / 5,36	163 / 3,21	180 / 10,43	348 / 4,84	314 / 4,61
<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839					8 / 0,001
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843				2 / 0,01	
<i>Polydora cornuta</i> Bosc, 1802	4 / 0,01	29 / 0,04	267 / 0,39	53 / 0,05	379 / 0,45
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883	4 / 0,01				
<i>Spio decorata</i> Bobretzky, 1870					1 / 0,002
<i>Streblospio gynobranchiata</i> Rice & Levin, 1998		2 / 0,002	579 / 0,1		
Spionidae g. sp.			2 / 0,002		
Oligochaeta g. sp.	1963 / 0,39	443 / 0,1	636 / 0,11	191 / 0,02	2442 / 0,47
Crustacea					
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826			2 / 0,001		
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	891 / 22,9	959 / 12,17	233 / 4,87	173 / 1,43	144 / 9,03

Продолжение на следующей странице...

Таксон	2016 г.			2017 г.	
	Апрель	Июнь	Октябрь	Июль	Декабрь
<i>Cardiophilus baeri</i> G. O. Sars, 1896	3 / 0,006				
<i>Gastrosaccus sanctus</i> (Van Beneden, 1861)					1 / 0,002
<i>Iphinoe elisae</i> Băcescu, 1950	168 / 0,15	75 / 0,03		36 / 0,004	144 / 0,02
<i>Iphinoe maeotica</i> Sowinskyi, 1893				10 / 0,001	
<i>Mesopodopsis slabberi</i> (Van Beneden, 1861)					21 / 0,1
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853		2 / 0,001			
<i>Microdeutopus</i> sp.				2 / < 0,001	
Mysidacea g. sp.		16 / 0,02			2 / 0,01
<i>Perioculodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)		2 / < 0,001			
<i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)				3 / 0,05	
<i>Upogebia pusilla</i> (Petagna, 1792)				4 / 1,0	
Mollusca					
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)		2 / 0,01			
<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	79 / 0,21	1645 / 4,42	51 / 0,1	43 / 0,1	201 / 0,4
<i>Retusa umbilicata</i> (Montagu, 1803)	61 / 0,12	66 / 0,12		2 / 0,002	1 / < 0,001
<i>Abra nitida</i> (O. F. Müller, 1776)		10 / 0,02			
<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	203 / 13,8	170 / 18,3	32 / 0,15	51 / 8,65	34 / 1,69
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	497 / 406	267 / 545,3	4458 / 661	2619 / 755	915 / 1445
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguière, 1789)	391 / 154	345 / 149	7 / 4,4	173 / 16,9	29 / 32,6
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)					1 / 0,007
<i>Lentidium mediterraneum</i> (O. G. Costa, 1830)					1 / 0,001
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	41 / 3,74	6 / 0,14			
<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819		1 / < 0,001			
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	3 / 0,25	1 / 0,03	22 / 0,68	15 / 0,12	6 / 0,47
Bryozoa					
Bryozoa g. sp.		1 / 0,004			
<i>Conopeum seurati</i> (Canu, 1928)		2 / 0,004	3 / 0,007		1 / < 0,001
Phoronida					
<i>Phoronis psammophila</i> Cori, 1889		5 / 0,007	1 / 0,002		
Chordata (Ascidacea)					
** <i>Molgula euprocta</i> (Drasche, 1884)					

**Примечание:** \* — качественная проба, 02.04.2017, ст. 2; \*\* — качественная проба, 25.07.2019, ст. 4.

**Note:** \* denotes qualitative sample, 02.04.2017, st. 2; \*\* denotes qualitative sample, 25.07.2019, st. 4.

В таксономической структуре фауны вклад основных групп макрозообентоса (Mollusca, Crustacea и Annelida) приблизительно одинаков (25, 24 и 31 % соответственно). Сходные данные по соотношению разных групп организмов в макрозообентосе приведены в результатах исследований собственно Азовского моря как в 1990-е гг., так и в первое десятилетие XXI в. (Литвиненко и Евченко, 2016; Фроленко, 2000; Фроленко и Мальцева, 2017).

**Виды — вселенцы в Азовское море.** Крайнюю бедность видового состава фауны Азовского моря В. П. Воробьев (1949) в своё время объяснял тем, что вид, вселяющийся в Азовское море, должен быть одновременно эвритермным, эвригалинным, стенобатно-мелководным, а также эвриоксигенным. На данный момент, вследствие строительства водных каналов, развития марикультуры и аквариумистики, а также интенсификации судоходства и связанных с ним перевозок организмов в составе обрастания корпусов судов и с водяным балластом, значительно возросли возможности попадания таких «эвритопных» видов в Азовское море.

Из обнаруженных в наших сборах видов 14 % являются дальнеморскими вселенцами. К ним относятся 3 вида полихет из 15, зарегистрированных нами, — *Polydora cornuta*, *Streblospio gynobranchiata* и *Marenzelleria neglecta*. Первой из них в Азовском море была зарегистрирована *Polydora cornuta*. В сборах 1983 г. она была идентифицирована как *Polydora ciliata limicola* (Киселева, 1987). Предполагалось, что это единственный автохтонный черноморский вид рода *Polydora*, который проник в Азовское море из Чёрного. Однако в последние годы установлено (Болтачёва, 2013 ; Radashevsky & Selifonova, 2013), что вид, распространившийся в Азовском море, — это *P. cornuta*, который является дальним вселенцем, впервые зарегистрированным в Чёрном море в 1962 г. (Лосовская и Нестерова, 1964). С учётом морфологического сходства между *P. ciliata* и *P. cornuta* было высказано предположение, что полидоры, которых обнаруживали в Азовском море с 1980-х гг. до настоящего времени (Киселева, 1987 ; Литвиненко и Евченко, 2016 ; Фроленко, 2000), также относились к виду *P. cornuta* (Болтачёва, 2013). Сейчас этот вид широко распространён в Азовском море, а в наших сборах в юго-западной части его встречаемость в целом составляла 84 %. Максимальная численность *P. cornuta* (1014 экз.·м<sup>-2</sup>) зарегистрирована 29.10.2016 (ст. 4), что обусловлено размножением данного вида в Азовском море в конце лета и начале осени (Болтачева и Лисицкая, 2019).

*Streblospio gynobranchiata* впервые был отмечен в Чёрном море в 2007 г. (Болтачёва, 2008), в Азовском море — в сентябре 2015 г. в сборах макрозообентоса из Темрюкского залива (Лисицкая и Болтачева, 2016). В нашем материале этот вид зарегистрирован в летне-осенних сборах 2016 г. на ст. 4 с максимальной численностью 2316 экз.·м<sup>-2</sup>.

*Marenzelleria neglecta* известна для атлантического и тихоокеанского побережий Северной Америки, Канадской Арктики, Северного и Балтийского морей (Sikorski & Bick, 2004). В Азовское море она проникла, возможно, с балластными водами судов, идущих из Северной Атлантики и Балтийского моря через Волго-Балтийский и Волго-Донской каналы. Здесь впервые обнаружена в Таганрогском заливе в 2014 г. (Syomin et al., 2017), в дальнейшем распространилась в другие районы моря (Фроленко и Мальцева, 2017). Нами этот вид отмечен в качественных сборах на ст. 4 в 2017 г.

Краб *Rhithropanopeus harrisi* впервые зарегистрирован в Таганрогском заливе в 1948 г., в собственно Азовском море — в 1952 г. (Резниченко, 1967). В настоящее время он широко распространён по всему морю, в 1997 г. его встречаемость составляла 20 % (Литвиненко и Евченко, 2016). В наших сборах отмечены единичные экземпляры этого вида, встречаемость — 10 %.

Двустворчатый моллюск *Mya arenaria* впервые зарегистрирован в Чёрном море в 1966 г., в Азовское море он завезён в 1975 г. (Савчук, 1980). В последнем этот вид распространился широко и особенно плотные поселения образует у северных берегов (Фроленко, 2000). Нами моллюск обнаружен на 21 % станций, однако численность и биомасса его были невелики, преобладала молодь.

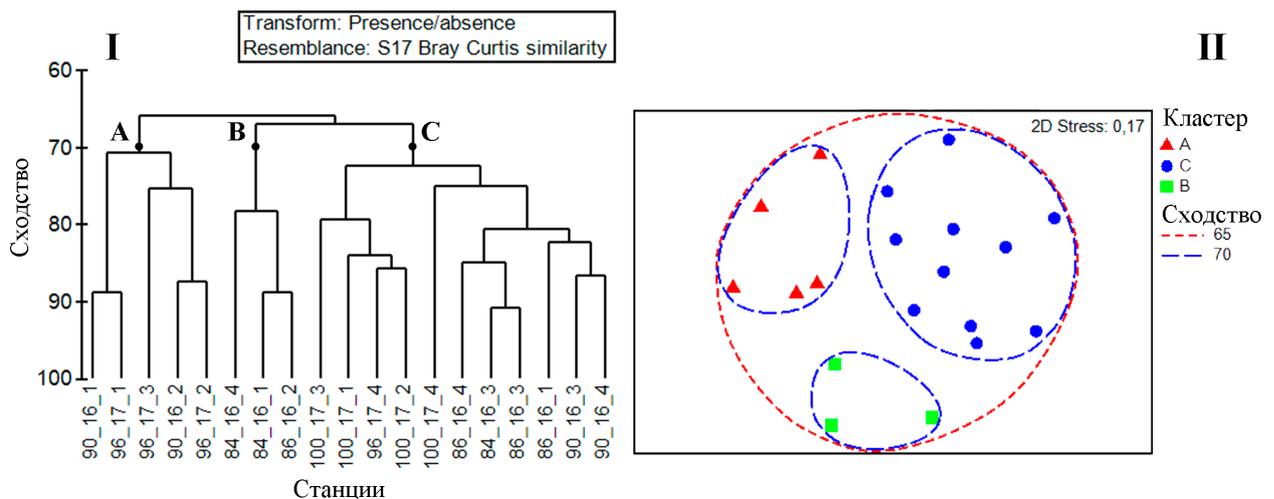
Освоение Азовского моря двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis*, отнесённым к 100 наиболее опасным инвазионным видам России (Солдатов и др., 2018), имеет 30-летнюю историю. После первой регистрации этого дальнеморского вселенца у берегов Кавказа в 1968 г. (Киселева, 1992) и дальнейшего успешного освоения им акватории Чёрного моря в 1980-е гг. (Ревков, 2016) в Азовском море его впервые обнаружили на севере Казантипского залива в 1989 г. (Чихачев и др., 1994). К настоящему времени *A. kagoshimensis* успешно расселилась по всему Азовскому морю, вплоть до наиболее распреснённых участков в районе Таганрогского залива (Фроленко и Мальцева, 2017), что соответствует конечной стадии колонизации Азово-Черноморского бассейна в целом. В наших сборах вид имел встречаемость 100 %, высокие показатели обилия и был абсолютным доминантом среди всех организмов макрозообентоса.

В 2015 г. в южной части Азовского моря были впервые обнаружены актинии сем. Edwardsiidae (Фроленко и др., 2017). Известно, что некоторые представители этого семейства на личиночной стадии являются эндопаразитами гребневиков. Например, личинка *Edwardsiella lineata* (Verrill in Baird, 1873) паразитирует в *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865, а *Edwardsiella carnea* (Gosse, 1856) — в *Bolinopsis infundibulum* (O. F. Müller, 1776), при этом взрослые актинии являются свободноживущими организмами (Daly, 2002). Актинии этого семейства обычны в пределах нативного ареала *M. leidy* (Атлантическое побережье Северной Америки), и иногда более 50 % гребневиков заражены личинками *E. lineata* (Reitzel et al., 2007). Между тем в Чёрном и Азовском морях, куда мнемииopsis был интродуцирован в 1980-х гг., а затем и в других европейских морях, где этот вид натурализовался, заражённых особей долгое время не отмечали. В европейских водах паразитические личинки рода *Edwardsiella* впервые были обнаружены в гребневиках-вселенцах *M. leidy* в 2008 г. у побережья Швеции (Selander et al., 2010). Высказано предположение, что продолжительность развития личинок *Edwardsiella* достаточна для того, чтобы они могли пересечь океан с течениями или быть перевезены с балластными водами судов (Selander et al., 2010). Возможно, представители именно этого рода попали в Азовское море вслед за гребневиком *M. leidy*. В 2015 г. отмечена очень высокая численность актиний Edwardsiidae g. sp. в районе Керченского предпролива (до 17400 экз.·м<sup>-2</sup>) (Фроленко и Мальцева, 2017). В наших сборах этот вид зарегистрирован на 32 % станций, но в относительно небольших количествах.

По результатам наших исследований, четыре представителя черноморской фауны зарегистрированы в Азовском море впервые — двустворчатый моллюск *Gouldia minima*, асцидия *Molgula euprocta*, форонида *Phoronis psammophila* и кумовый рак *Iphinoe elisae*. *G. minima* отмечена единично в декабре 2017 г. (ст. 1), *M. euprocta* — в качественной пробе в июле 2019 г. (ст. 4). *Ph. psammophila* встречен на 16 % станций (с численностью до 20 экз.·м<sup>-2</sup>), *I. elisae* — на 42 % станций (с численностью до 568 экз.·м<sup>-2</sup>). В Чёрном море *I. elisae* обитает на илистых грунтах (в особенности в зоне фазеолиновых илов), на глубине 30–125 м (Бэческу, 1969 ; Ревков и др., 2015). В последние десятилетия данный вид отмечен на небольших глубинах (0,5–16 м) в сева-стопольских бухтах, а также в мелководных (до 6 м) лагунах Керченского пролива в условиях меняющейся от 13 до 19 ‰ солёности вод (Болтачёва и др., 2018 ; Ревков и др., 2008 ; Spiridonov et al., 2016). Можно предположить, что проникновение этих черноморских видов в Азовское море связано с повышением солёности вод, которая в 2016 г. и особенно в 2017 г. на исследованном полигоне превысила зарегистрированные в 1970-х гг. максимальные для Азовского моря значения (Куропаткин и др., 2013).

Следует отметить, что в южной части Азовского моря в 2015 г. в биоценозе анадары было зарегистрировано 36 таксонов макрозообентоса (Фроленко и Мальцева, 2017). Значение индекса Чекановского — Сёренсена для этих данных и для полученных нами составляет 0,64, что свидетельствует о большом сходстве таксономического состава биоценоза анадары в разных частях моря.

**Биоценотическая организация макрозообентоса.** Результаты кластерного и ординационного анализов (рис. 2) свидетельствуют о существовании в бентосе юго-западного участка Азовского моря относительно однородной группировки бентоса с общим видовым сходством станций (Bray–Curtis similarity) около 65 %. Суммарный вклад во внутрикомплексное сходство первых пяти наиболее значимых видов группировки оценён в 99,27 %. Наиболее высокие значения показателя количественного развития по индексу IFA имеет *A. kagoshimensis* (763,76), с относительным вкладом во внутрикомплексное сходство,  $\bar{\alpha}_i\%$ , равным 89,6 %. Последующие позиции занимают *Cerastoderma glaucum* (IFA = 79,48;  $\bar{\alpha}_i\%$  = 4,47 %), *Amphibalanus improvisus* (22,17; 2,37), *Nephtys hombergii* (13,52; 1,70) и *Abra segmentum* (14,63; 1,12). Полученные результаты дают основание назвать выделенную относительно однородную группировку бентоса юго-западного участка Азовского моря биоценозом *A. kagoshimensis*.



**Рис. 2.** Иерархическая кластеризация (I) и ординация (II) станций, выполненных в юго-западной части Азовского моря в 2016–2017 гг. Обозначение на I — «рейс\_год\_станция»

**Fig. 2.** Hierarchical clustering (I) and MDS ordination (II) of sampling stations in the southwestern Sea of Azov in 2016–2017. On I, the designation is “cruise\_year\_station”

В рамках выделенного биоценоза анадары все станции сгруппированы в три биоценологических комплекса (А, В и С, см. рис. 2), представленных обозначенным выше набором основных комплексообразующих видов. Главным среди них остаётся *A. kagoshimensis*, имеющая самые высокие значения интегральных показателей количественного развития по IFA и вкладов во внутрикомплексное сходство (табл. 3). По результатам выполненного анализа, несмотря на несколько отличающиеся станционные характеристики грунтов (см. табл. 1), нами не отмечены маргинальные станции (см. рис. 2), выпадающие из общей схемы единой биоценологической организации, которая представлена на полигоне лабильными биоценологическими комплексами. Каждый из этих комплексов не имеет строгой привязки к определённому сезону и району (станциям) исследования. Так, комплекс А может проявляться осенью и летом в рамках ст. 1, 2 и 3, комплекс В — весной и летом в рамках ст. 1, 2 и 4, комплекс С — во все сезоны на всех станциях полигона. В совокупности, с нашей точки зрения, эти биоценологические комплексы могут являться характеристиками / вариантами проявления динамического состояния самого биоценоза анадары.

По биомассе на всём полигоне во все исследованные сезоны 2016–2017 гг. доминировала *A. kagoshimensis*, что, согласно концепции В. П. Воробьёва (1949), также свидетельствует в пользу существования единственного биоценоза *Anadara*. Было лишь одно исключение: на самом западном участке (ст. 2) в июне 2016 г. по биомассе преобладала *C. glaucum*, однако *A. kagoshimensis* была кодоминантом (её биомасса была ниже биомассы церастодермы всего на 23 %).

С точки зрения встречаемости к руководящим видам выделенного биоценоза отнесены 9: моллюски *A. kagoshimensis*, *C. glaucum*, *A. segmentum* и *H. acuta*, полихеты *N. hombergii*, *A. succinea*, *P. cornuta* и *H. filiformis*, усоногий рак *A. improvisus*. К группе характерных отнесены 7 видов: моллюски *M. lineatus* и *R. umbilicata*, кумовый рак *I. elisae*, полихета *H. imbricata*, мшанка *C. seurati*, а также актинии *S. undatus* и Edwardsiidae g. sp. Среди редких (29 видов) следует отметить упомянутых выше вселенцев — *M. arenaria*, *S. gynobranchiata* и *R. harrisii*.

Грунт на станциях в Азовском море представлен илистыми отложениями, что затрудняет развитие популяций видов, требующих (по крайней мере на начальном этапе формирования донных поселений) наличия твёрдого субстрата. В этих условиях раковины крупной *A. kagoshimensis* являются удобным субстратом для оседания личинок. В исследованных нами пробах анадара

лишь частично была погружена в осадок, что определило формирование на раковине в области сифональных отверстий многоярусных друз из *A. improvisus*. При этом весовая доля баянусов в консорции анадары в отдельных случаях достигала 76 % (октябрь 2016 г., ст. 1). В среднем на одного моллюска в размерном диапазоне 6–9 мм может приходиться около двух баянусов. Именно благодаря этому *A. improvisus* имеет на исследуемом полигоне достаточно высокие, что было отмечено ранее, средние показатели количественного развития; максимальные значения численности и биомассы на отдельных станциях составили 2056 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup> (апрель 2016 г., ст. 1) и 56,1 г $\cdot$ м<sup>-2</sup> (апрель 2016, ст. 3) соответственно. Помимо баянусов, в консорции анадары присутствуют молодь митилид и анадары, актинии, мшанки.

**Таблица 3.** Ранжированный список (по вкладу во внутрикомплексное сходство) основных видов биоценологических комплексов донной макрофауны на юго-западном участке Азовского моря

**Table 3.** Ranked list (by contribution to the intracomplex similarity) of main species in biocenotic complexes of bottom macrofauna in the southwestern Sea of Azov

Таксон	Среднее IFA	$\bar{\alpha}_i$	$\bar{\alpha}_i/SD(\bar{\alpha}_i)$	$\bar{\alpha}_i\%$	Cum. $\bar{\alpha}_i\%$
Комплекс А. Среднее сходство — 36,29					
<i>Anadara kagoshimensis</i>	829,35	34,58	1,37	95,29	95,29
<i>Nephtys hombergii</i>	9,62	0,70	2,29	1,92	97,21
<i>Amphibalanus improvisus</i>	9,70	0,57	0,58	1,57	98,78
<i>Cerastoderma glaucum</i>	19,63	0,30	0,58	0,83	99,61
Комплекс С. Среднее сходство — 62,72					
<i>Anadara kagoshimensis</i>	871,81	57,09	3,22	91,03	91,03
<i>Cerastoderma glaucum</i>	110,40	2,59	0,40	4,12	95,15
<i>Amphibalanus improvisus</i>	28,72	1,17	0,89	1,86	97,01
<i>Nephtys hombergii</i>	16,68	0,94	1,33	1,49	98,50
<i>Abra segmentum</i>	14,17	0,32	0,40	0,51	99,02
Комплекс В. Среднее сходство — 46,84					
<i>Anadara kagoshimensis</i>	258,29	35,74	1,34	76,30	76,30
<i>Cerastoderma glaucum</i>	65,84	5,20	5,47	11,10	87,40
<i>Abra segmentum</i>	22,64	2,53	0,61	5,41	92,81
<i>Amphibalanus improvisus</i>	18,93	1,92	1,00	4,10	96,91
<i>Nephtys hombergii</i>	8,44	1,05	4,80	2,24	99,15

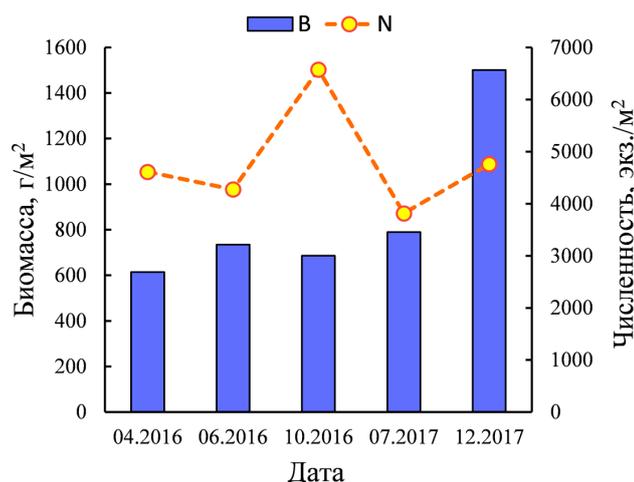
**Примечание:** среднее IFA — среднее значение индекса функционального обилия;  $\bar{\alpha}_i$  и  $\bar{\alpha}_i\%$  — абсолютный и относительный вклад вида *i* в среднее сходство Брея — Кёртиса внутри комплекса; SD — стандартное отклонение; Cum. — кумулятивный.

**Note:** IFA is mean value of the index of functional abundance;  $\bar{\alpha}_i$  and  $\bar{\alpha}_i\%$  are absolute and relative contributions of species *i* to the mean Bray–Curtis similarity within the complex; SD is standard deviation; and Cum. is cumulative.

**Численность и биомасса макрозообентоса в биоценозе анадары.** Общая биомасса биоценоза анадары на полигоне варьирует от 36,4 до 1825,6 г $\cdot$ м<sup>-2</sup> и в среднем составляет (878,4 ± 129,5) г $\cdot$ м<sup>-2</sup>. Численность колеблется от 1082 до 19335 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>, в среднем (4818 ± 1019) экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>. Биомасса и численность самой анадары — (781,2 ± 132,3) г $\cdot$ м<sup>-2</sup> (89 % общей биомассы макрозообентоса) и (1817 ± 770) экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup> (38 % общей численности макрозообентоса) соответственно. Субдоминантом является *C. glaucum*, биомасса и численность которой — (67 ± 27,7) г $\cdot$ м<sup>-2</sup> (8 % общей биомассы макрозообентоса) и (178 ± 60) экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup> (4 % общей численности макрозообентоса) соответственно. Относительно высокие значения биомассы отмечены также у усоногого рака *A. improvisus* [(9,4 ± 3,0) г $\cdot$ м<sup>-2</sup>],

двустворчатого моллюска *A. segmentum* [ $(8,2 \pm 2,9) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ ], полихет *N. hombergii* [ $(5,7 \pm 1,7) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ ] и *A. succinea* [ $(3,5 \pm 1,2) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ ]. Относительно высокие значения численности зарегистрированы у *Oligochaeta* [ $(1091 \pm 422) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ], гастроподы *H. acuta* [ $(420 \pm 224) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ], усоногого рака *A. improvisus* [ $(458 \pm 144) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ], полихет *N. hombergii* [ $(238 \pm 42) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ], *P. cornuta* [ $(154 \pm 68) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ] и *S. gynobranchiata* [ $122 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ].

В течение весенне-летне-осенних сезонов 2016–2017 гг. средняя биомасса биоценоза анадары колебалась в пределах  $600\text{--}700 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ , а в декабре 2017 г. была вдвое выше —  $1501 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$  (рис. 3). При этом максимум численности макрозообентоса отмечен в октябре 2016 г. ( $6574 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ). В другие сезоны значения изменялись в пределах  $3815\text{--}4761 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ . Указанный пик численности связан с размножением в летне-осенний период ряда видов макрозообентоса, включая недавних вселенцев, и с пополнением их донных поселений молодью (Болтачева и Лисицкая, 2019; Ревков и Щербань, 2017). В октябре 2016 г. отмечены наиболее высокие значения численности поселений руководящего вида биоценоза — *A. kagoshimensis* (среднее —  $(4458 \pm 3174) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ; максимальное —  $13896 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ). На ст. 4 зарегистрирована очень высокая численность полихеты-вселенца *S. gynobranchiata* —  $2316 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ . Для другой полихеты-вселенца, *P. cornuta*, в октябре 2016 г. значения численности [ $(267 \pm 249) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ;  $1014 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ] оказались близкими к показателям развития вида в декабре 2017 г. [ $(379 \pm 180) \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ;  $888 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ ].



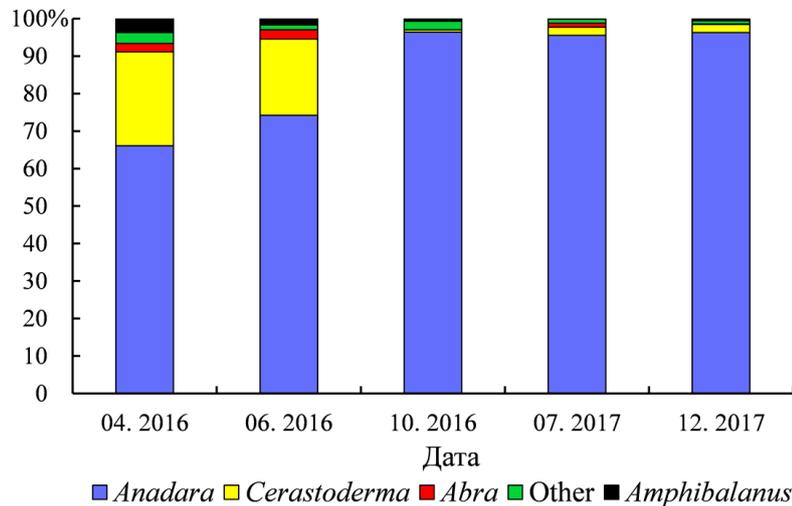
**Рис. 3.** Изменения численности (N) и биомассы (B) макрозообентоса в биоценозе *Anadara* в юго-западной части Азовского моря в 2016–2017 гг.

**Fig. 3.** Changes in abundance (N) and biomass (B) of macrozoobenthos in *Anadara* biocoenosis in the southwestern Sea of Azov in 2016–2017

Отмеченные нами изменения биомассы в основном обусловлены её колебаниями у доминирующих видов — *A. kagoshimensis* и *C. glaucum* (рис. 4). При этом на фоне увеличения абсолютных значений биомассы анадары с  $(405,9 \pm 112,7) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$  в апреле 2016 г. до  $(1444,8 \pm 154,5) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$  в декабре 2017 г. наблюдалось резкое сокращение биомассы церастодермы — с  $(153,6 \pm 134,8) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$  в апреле 2016 г. и  $(149,3 \pm 65,6) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$  в июне 2016 г. до  $(4,4 \pm 3,7) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$  в октябре 2016 г. и  $(32,6 \pm 31,7) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$  в декабре 2017 г.

Указанные разнонаправленные изменения в поселениях двух видов связаны, предположительно, с их различной способностью к переживанию кислороддефицитных условий, характерных для летнего периода в бентосе Азовского моря. Имеющиеся в настоящее время данные по биологии *A. kagoshimensis* с достаточной очевидностью свидетельствуют о высоких физиолого-биохимических адаптивных возможностях недавнего вселенца к переживанию неблагоприятных

условий среды (Ревков и Щербань, 2017), дающих ему определённые преимущества в освоении акваторий при конкуренции с аборигенными видами. Реакция же *C. glaucum* на периодические кислороддефицитные условия хорошо известна (Воробьев, 1949) и сводится к частичной или полной элиминации её поселений на отдельных участках акватории.



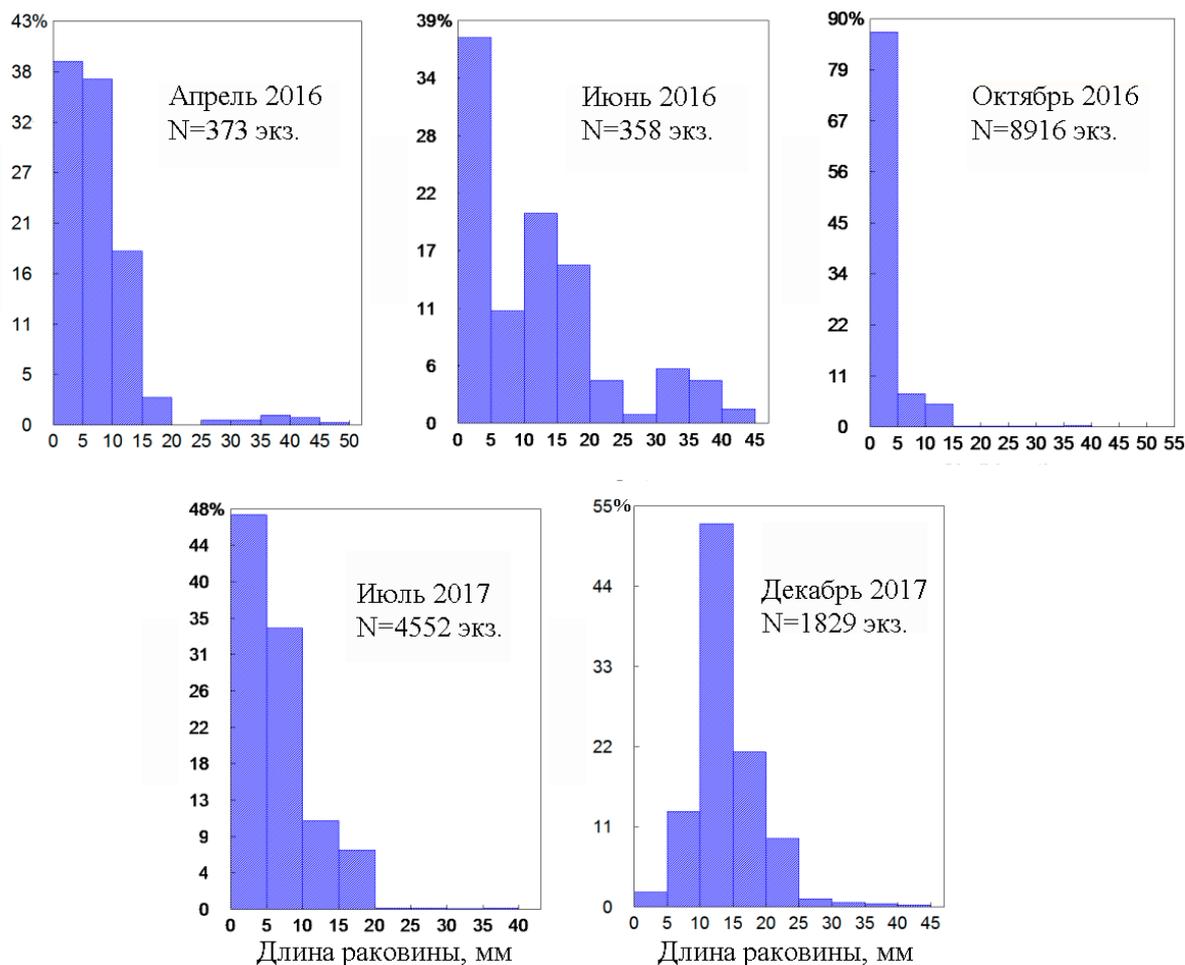
**Рис. 4.** Изменения структуры биоценоза *Anadara* по биомассе в 2016–2017 гг. в юго-западной части Азовского моря

**Fig. 4.** Changes in the structure of *Anadara* biocoenosis in 2016–2017 in the southwestern Sea of Azov

Результаты, полученные нами в 2016–2017 гг., сопоставимы с аналогичными данными для периодов 1997 (район Казантипского залива) и 2015 гг. (восточная и южная части Азовского моря). Для указанных лет приводятся средние значения биомассы биоценоза *Anadara* и её собственные весовые доли соответственно равными  $722 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ , 80 % (Фроленко и Двинянинова, 1998) и  $379,5\text{--}1187,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ , 75,9–83 % (Фроленко и Мальцева, 2017).

**Размерная структура популяций анадары и церастодермы.** В наших исследованиях популяция анадары представлена разноразмерными особями с максимальной длиной раковины 52,7 мм (возраст 5+, октябрь 2016 г., ст. 3) (рис. 5). Доля моллюсков репродуктивного размера (с длиной раковины более 10 мм) составляет от 6 % (октябрь 2016 г., период массового пополнения популяции молодью) до 85 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции. Наибольший процент ранней молодежи (76 %) зарегистрирован в октябре, что совпадает с известным периодом осеннего пополнения популяции анадары молодью, описанным для Чёрного моря (Ревков и Щербань, 2017). По-видимому, более ранний прогрев вод Азовского моря создаёт условия и для более раннего размножения анадары, определяющего пополнение её популяции уже в летний период (июнь — июль). На представленных для этого сезона гистограммах ранняя молодежь (до 2 мм) составляет 2–10 % в структуре популяции (см. рис. 5). Растянутый период пополнения азовоморской популяции анадары (июнь — октябрь) связан, возможно, как с собственным азовоморским пулом личинок, так и с пулом личинок, проникающих из Чёрного моря.

Присутствие весной ранней молодежи в популяции анадары, по-видимому, не связано непосредственно с размножением моллюсков, но определяется естественной задержкой роста осеннего спата в зимний период. Наличие подобной «резервной» молодежи описано для других черноморских моллюсков (Киселева, 1978 ; Ревков и др., 2015).

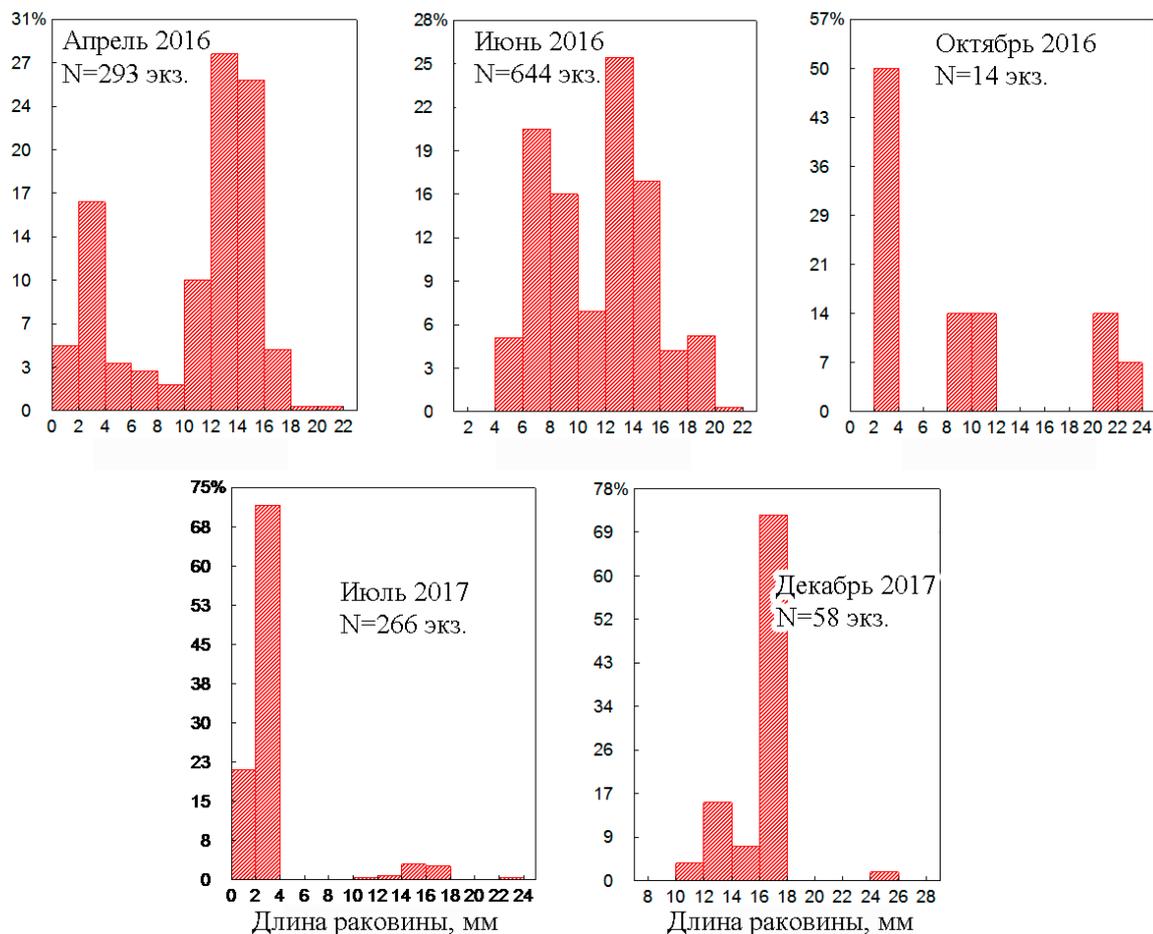


**Рис. 5.** Гистограммы размерного состава популяции *Anadara kagoshimensis* юго-западной части Азовского моря в разные сезоны 2016–2017 гг.

**Fig. 5.** Histograms of the shell-size composition of *Anadara kagoshimensis* population in the southwestern Sea of Azov in different seasons of 2016–2017

Популяция *S. glaucum* в бентосе исследованного полигона менее многочисленна (в сравнении с таковой *A. kagoshimensis*) и представлена разноразмерными особями (рис. 6). Сопоставление полученных материалов с имеющимися литературными данными по возрастной структуре азово-морской популяции *S. glaucum* (Воробьев, 1949) показывает, что на изученном участке акватории Азовского моря присутствуют все возрастные группы, включая четырёхлеток. Отмеченный нами моллюск с максимальными размерами 25,6 мм (декабрь 2017 г., ст. 2), согласно представленной в этой же работе таблице, имел возраст 5+.

Известно, что в Чёрном море нерест *S. glaucum* растянут с мая по декабрь и имеет два пика размножения — в мае-июне и августе-сентябре (Михайлова, 1986). Икрометание церастодермы в Азовском море более продолжительное, с тремя пиками — весной, летом и осенью (Воробьев, 1949). По-видимому, в связи с особенностью термического режима и более ранним весенним прогревом вод в Азовском море по сравнению с Чёрным, размножение церастодермы весной может смещаться по времени на более ранние сроки. В наших исследованиях недавно осевшая молодь (0–2 мм) отмечена в апреле 2016 г. (4 %) и июле 2017 г. (20 %). Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 6 мм) составляли от 7 % (июль 2017 г., период массового пополнения популяции молодью) до 100 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции церастодермы.



**Рис. 6.** Гистограммы размерного состава популяции *Cerastoderma glaucum* юго-западной части Азовского моря в разные сезоны 2016–2017 гг.

**Fig. 6.** Histograms of the shell-size composition of *Cerastoderma glaucum* population in the southwestern Sea of Azov in different seasons of 2016–2017

Относясь, по определению В. П. Воробьёва (1949), к стеноокисленным формам, *C. glaucum* чувствительна к присутствию сероводорода. Поэтому не случайно то, что в условиях летних заморозов, более характерных для центральной части азовоморского бассейна, происходит регулярная элиминация её поселений. По результатам наших исследований, на ст. 1, относящейся к центральной части бассейна Азовского моря, поселение церастодермы было чрезвычайно малочисленным (апрель и июнь 2016 г.) или моллюски вообще не были зарегистрированы (октябрь 2016 г., июль и декабрь 2017 г.).

**Заключение.** В 2016–2019 гг. в юго-западной части Азовского моря зарегистрировано 46 видов макрозообентоса, из них 7 — вселенцы. В условиях современного повышения солёности отмечено продолжение процесса понтизации фауны Азовского моря: здесь обнаружены 4 новых представителя черноморской фауны — двустворчатый моллюск *Gouldia minima*, асцидия *Molgula euprocta*, форонида *Phoronis psammophila* и кумовый рак *Iphinoe elisae*.

Полученные результаты свидетельствуют о высокой сходимости двух использованных методов оценки структурной организации бентоса юго-западного участка Азовского моря — метода Воробьёва (по доминирующему по биомассе виду) и метода многомерного анализа данных на основе индекса функционального обилия.

Во все сезоны 2016–2017 гг., несмотря на существование относительной пространственной неоднородности состава грунтов, в бентосе региона выделен единый биоценоз двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis*; средние значения численности и биомассы —  $(4818 \pm 1019)$  экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup> и  $(878,4 \pm 129,5)$  г $\cdot$ м<sup>-2</sup> соответственно. Биоценоз анадары в рамках исследования представлен тремя биоценотическими комплексами, которые могут быть вариантами проявления его динамического состояния. Доля руководящего вида биоценоза, *A. kagoshimensis*, составляла 66–96 % общей биомассы макрозообентоса; доля субдоминанта *Cerastoderma glaucum*, являвшегося основным ценозообразующим видом в бентосе Азовского моря в 1930-е гг., — от 1 до 25 %. Сезонные изменения биомассы биоценоза в основном обусловлены её колебаниями у доминирующих видов — *A. kagoshimensis* и *C. glaucum*.

Состав поселения *A. kagoshimensis* в юго-западной части Азовского моря на протяжении 2016–2017 гг. соответствовал структуре полноценной разновозрастной популяции. Отмечен растянутый период пополнения поселения анадары молодью (с июня по октябрь) с пиком в октябре. Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 10 мм) составляли от 6 % (октябрь 2016 г.) до 85 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции. Наиболее развитые поселения *C. glaucum* зарегистрированы на вдольбереговых станциях исследованного полигона. Основной период пополнения популяции *C. glaucum* зафиксирован в июле. Моллюски репродуктивного размера (с длиной раковины более 6 мм) составляли от 7 % (июль 2017 г.) до 100 % (декабрь 2017 г.) в общей структуре популяции церастодермы.

В условиях дефицита твёрдого субстрата недавний вселенец в Азовское море *A. kagoshimensis* сформировал новую консорцию биофильтраторов (собственный ресурс + ресурс фильтраторов-обрастателей), дополняющую биофильтрационный пояс бентали на основе *C. glaucum*.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0).*

**Благодарность.** Авторы выражают благодарность В. А. Тимофееву, М. В. Макарову и В. Г. Копий за участие в сборе материала. Авторы признательны рецензентам статьи за ценные замечания.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александрова З. В., Баскакова Т. Е., Шевцова Е. А., Долженко С. В. Основные закономерности развития гипоксии в придонном слое Азовского моря и её экологические последствия для гидробионтов // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна*. Ростов-на-Дону : АЗНИИРХ, 2014. С. 11–32. [Aleksandrova Z. V., Baskakova T. E., Shevtsova E. A., Dolzhenko S. V. Osnovnye zakonornosti razvitiya gipoksii v pridonnom sloe Azovskogo morya i ee ekologicheskie posledstviya dlya gidrobiontov. In: *Osnovnye problemy rybnogo khozyaistva i okhrany rybokhozyaistvennykh vodetov Azovo-Chernomorskogo basseina*. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2014, pp. 11–32. (in Russ.)]
2. Анистратенко В. В., Халиман И. А., Анистратенко О. Ю. *Моллюски Азовского моря*. Киев : Наукова думка, 2011. 173 с. [Anistratenko V. V., Khaliman I. A., Anistratenko O. Yu. *Mollyuski Azovskogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 2011, 173 p. (in Russ.)]
3. Болтачёва Н. А. Обнаружение нового вида-вселенца *Streblospio gynobranhiata* Rice et Levin, 1998 (Polychaeta: Spionidae) в Чёрном море // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 4. С. 12. [Boltacheva N. A. Finding of new alien species *Streblospio gynobranhiata* Rice et Levin, 1998 (Polychaeta: Spionidae) in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 4, pp. 12. (in Russ.)]
4. Болтачёва Н. А. Обнаружение *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Polychaeta: Spionidae) в Азовском море // *Морской экологический журнал*. 2013. Вып. 12, № 2. С. 30. [Boltachova N. A. Record of *Polydora cornuta* Bosc, 1802 (Polychaeta: Spionidae) in the Sea of Azov. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 2, pp. 30. (in Russ.)]

5. Болтачёва Н. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В., Ковалева М. А. Макрозообентос рыхлых грунтов под мидийно-устричной фермой района марихозияства (Чёрное море, район Севастополя) // *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3, № 1. С. 9–22. [Boltacheva N. A., Makarov M. V., Bondarenko L. V., Kovaleva M. A. The macrozoobenthos under clam farm (the Black Sea, Sevastopol region). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 1, pp. 9–22. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.02>
6. Болтачева Н. А., Лисицкая Е. В. Полихеты юго-западной части Азовского моря // *Экосистемы*. 2019. Т. 19 (49). С. 133–141. [Boltachova N. A., Lisitskaya E. V. Polychaetes of the Southwest of the Sea of Azov. *Ekosistemy*, 2019, vol. 19 (49), pp. 133–141. (in Russ.)]
7. Бэческу М. Отряд кумовые – Сумасеа // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 2. *Свободноживущие беспозвоночные*. Киев : Наукова думка, 1969. С. 251–405. [Bechesku M. Otryad kumovye – Sumacea. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 2. *Svobodnozhyvushchie bespozvonochnyye*. Kyiv : Naukova dumka, 1969, pp. 251–405. (in Russ.)]
8. Воробьев В. П. *Бентос Азовского моря*. Симферополь : Крымиздат, 1949. 193 с. (Труды АзЧерНИРО ; вып. 13). [Vorob'ev V. P. *Bentos Azovskogo morya*. Simferopol : Krymizdat, 1949, 193 p. (Trudy AzCherNIRO ; iss. 13). (in Russ.)]
9. Дьяков Н. Н., Липченко А. Е., Рябинин А. И. Современные гидрометеорологические условия в Чёрном и Азовском морях // *Труды Государственного океанографического института имени Н. Н. Зубова*. 2016. Вып. 217. С. 222–240. [Dyakov N. N., Lipchenko A. E., Ryabinin A. I. Modern hydrometeorological conditions in the Black and Azov seas. *Trudy Gosudarstvennogo okeanograficheskogo instituta imeni N. N. Zubova*, 2016, iss. 217, pp. 222–240. (in Russ.)]
10. Заика В. Е. Морское биологическое разнообразие Чёрного моря и Восточного Средиземноморья // *Экология моря*. 2000. Вып. 51. С. 59–62. [Zaika V. E. Marine biodiversity of the Black Sea and Eastern Mediterranean. *Ekologiya morya*, 2000, iss. 51, pp. 59–62. (in Russ.)]
11. Закутский В. П., Алдакимова А. Я., Толоконникова Л. И., Губина Г. С., Копец В. А., Некрасова М. Я. Изменение планктона и бентоса Азовского моря в условиях антропогенного воздействия // *Гидробиологический журнал*. 1978. Т. 14, № 1. С. 28–34. [Zakutskii V. P., Aldakimova A. Ya., Tolokonnikova L. I., Gubina G. S., Kopets V. A., Nekrasova M. Ya. Plankton and benthos changes in the Sea of Azov under conditions of anthropogenic action. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1978, vol. 14, no. 1, pp. 28–34. (in Russ.)]
12. Киселева М. И. Особенности размерного состава популяций двустворчатых моллюсков, обитающих в разных биотопах // *Гидробиологический журнал*. 1978. Т. 14, № 1. С. 54–58. [Kiseleva M. I. Peculiarities of size composition of bivalves populations inhabiting different zones of biotope. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1978, vol. 14, no. 1, pp. 54–58. (in Russ.)]
13. Киселева М. И. Изменения в составе и распределении многощетинковых червей в Азовском море // *Гидробиологический журнал*. 1987. Т. 23, № 2. С. 40–45. [Kiseleva M. I. Changes in the composition and distribution of polychaeta worms in the Sea of Azov. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1987, vol. 23, no. 2, pp. 40–45. (in Russ.)]
14. Киселева М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря / под ред. В. Е. Заики*. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. [Kiseleva M. I. Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u poberezh'ya Kavkaza. In: *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya / V. E. Zaika* (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1992, pp. 84–99. (in Russ.)]
15. Кочергин А. Т., Жукова С. В., Малыгин Е. Ю. Межгодовая изменчивость солёности и вертикальной термохалинной устойчивости в различных районах Азовского моря в летний период 1992–2016 гг. // *Системы контроля окружающей среды*. 2018. Вып. 31. С. 63–68. [Kochergin A. T., Zhukova S. V., Malygin Ye. Yu. Interannual variability of salinity and vertical thermohaline stability in the different areas of the Sea of Azov in summer season of 1992–2016. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2018, iss. 31, pp. 63–68. (in Russ.)]
16. Куропаткин А. П., Жукова С. В., Шишкин В. М., Бурлачко Д. С., Карманов В. Г., Лутынская Л. А., Фоменко И. Ф., Подмарева Т. И. Изменение солёности Азовского моря

- // *Вопросы рыболовства*. 2013. Т. 14, № 4 (56). С. 666–673. [Kuropatkin A. P., Zhukova S. V., Shishkin V. M., Burlachko D. S., Karmanov V. G., Lutynskaya L. A., Fomenko I. F., Podmareva T. I. Changes in salinity of the Azov Sea. *Voprosy rybolovstva*, 2013, vol. 14, no. 4 (56), pp. 666–673. (in Russ.)]
17. Лисицкая Е. В., Болтачева Н. А. Полихеты, вселившиеся в Азово-Черноморский бассейн в конце 20 – начале 21 века // *Окружающая среда и человек. Современные проблемы генетики, селекции и биотехнологии* : материалы Международной научной конференции и молодёжной научной конференции, Ростов-на-Дону, Россия, 5–8 сентября 2016 г. Ростов-на-Дону : ЮНЦ РАН, 2016. С. 211–213. [Lisitskaya E. V., Boltacheva N. A. Polychaeta got to the Sea of Azov – Black Sea basin in the late 20<sup>th</sup> – early 21<sup>st</sup> centuries. In: *Environment and a Human Being. Current Problems of Genetics, Selection, and Biotechnologies* : proceedings of the international scientific conference and youth scientific conference, Rostov-on-Don, Russia, 5–8 September, 2016. Rostov-on-Don : SSC RAS, 2016, pp. 211–213. (in Russ.)]
18. Литвиненко Н. М., Евченко О. В. Изменение качественного и количественного состава зообентоса Азовского моря после зарегулирования реки Дон // *Современные проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна* : материалы II Международной конференции, Керчь, ЮгНИРО, 26–27 июня 2006 г. Керчь : Изд-во ЮгНИРО, 2006. С. 36–41. [Litvinenko N. M., Evchenko O. V. Changes of quantitative and qualitative composition of the Azov Sea zoobenthos after the regulation of the river Don. In: *Current Problems of the Azov–Black Sea Basin Ecology* : materialy II Mezhdunarodnoi konferentsii, Kerch, YugNIRO, 26–27 June, 2006. Kerch : YugNIRO Publ., 2006, pp. 36–41. (in Russ.)]
19. Лосовская Г. В., Нестерова Д. А. О массовом развитии новой для Чёрного моря формы многощетинкового кольчатого червя *Polydora ciliata* spp. *limicola* Annenkova в Сухом лимане (северо-западная часть Чёрного моря) // *Зоологический журнал*. 1964. Т. 43, вып. 10. С. 1559–1560. [Losovskaya G. V., Nesterova D. A. On the mass development of a form of Polychaeta *Polydora ciliata* spp. *limicola* Annenkova, new for the Black Sea, in the Sukhoi liman (northwestern part of the Black Sea). *Zoologicheskii zhurnal*, 1964, vol. 43, iss. 10, pp. 1559–1560. (in Russ.)]
20. Мальцев В. И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зообентосов // *Гидробиологический журнал*. 1990. Т. 26, № 1. С. 87–89. [Maltsev V. I. On the possibility to use a functional abundance index for structural studies of zoocenoses. *Hydrobiological Journal*, 1990, vol. 26, no. 1, pp. 87–89. (in Russ.)]
21. Матишов Г. Г., Макаревич П. Р., Ларионов В. В., Любин П. А. Современное состояние флоры и фауны Азовского моря: анализ тенденций изменчивости // *Доклады Академии наук*. 1999. Т. 367, № 6. С. 848–850. [Matishov G. G., Makarevich P. R., Larionov V. V., Lyubin P. A. The current state of the marine biota of the Azov Sea: The analysis of temporal patterns. *Doklady Akademii nauk*, 1999, vol. 367, no. 6, pp. 848–850. (in Russ.)]
22. Матишов Г. Г., Гаргопа Ю. М., Сарвилина С. В. Связь изменений зообентоса Азовского моря с колебаниями атмосферной циркуляции // *Доклады Академии наук*. 2010. Т. 430, № 4. С. 544–547. [Matishov G. G., Gargopa Yu. M., Sarvilina S. V. Impact of atmospheric circulation fluctuations on the zoobenthos dynamics in the Sea of Azov. *Doklady Akademii nauk*, 2010, vol. 430, no. 4, pp. 544–547. (in Russ.)]
23. Михайлова Т. В. Особенности размножения *Cerastoderma glaucum* (Mollusca, Bivalvia) в Чёрном море // *Экология моря*. 1986. Вып. 23. С. 64–68. [Mikhailova T. V. Specific features of *Cerastoderma glaucum* (Mollusca, Bivalvia) reproduction in the Black Sea. *Ekologiya morya*, 1986, iss. 23, pp. 64–68. (in Russ.)]
24. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря // *Зоологический журнал*. 1960. Т. 39, вып. 10. С. 1454–1465. [Mordukhai-Boltovskoi F. D. Catalogue of free-living invertebrate fauna of the Sea of Azov. *Zoologicheskii zhurnal*, 1960, vol. 39, iss. 10, pp. 1454–1465. (in Russ.)]
25. Некрасова М. Я. Зообентос Азовского моря после зарегулирования стока Дона // *Зоологический журнал*. 1972. Т. 51, вып. 6. С. 789–797. [Nekrasova M. Ya. Zoobenthos of the Azov Sea after the control of the Don River.

- Zoologicheskii zhurnal*, 1972, vol. 51, iss. 6, pp. 789–797. (in Russ.)]
26. Некрасова М. Я. Изменения бентоса Азовского моря под влиянием осолонения // *Зоологический журнал*. 1977. Т. 56, вып. 7. С. 983–989. [Nekrasova M. Ya. Changes of benthos in the Azov Sea under the effect of salinization. *Zoologicheskii zhurnal*, 1977, vol. 56, iss. 7, pp. 983–989. (in Russ.)]
  27. Ревков Н. К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 2. С. 3–17. [Revkov N. K. Colonization's features of the Black Sea basin by recent invader *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 3–17. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.01>
  28. Ревков Н. К., Бондаренко Л. В., Гринцов В. А. Структура таксоцены Malacostraca акватории бухты Круглой (юго-западный Крым, Чёрное море) // *Экология моря*. 2008. Вып. 75. С. 71–76. [Revkov N. K., Bondarenko L. V., Grintsov V. A. The structure of Malacostraca taxocene at Kruglaya Bay (south-western Crimea, Black Sea). *Ekologiya morya*, 2008, iss. 75, pp. 71–76. (in Russ.)]
  29. Ревков Н. К., Болтачёва Н. А., Бондарев И. П., Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А. Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») // *100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского* : сборник научных трудов / под ред. А. В. Гаевской, А. Л. Морозовой. Симферополь : Н. Орианда, 2015. С. 549–571. [Revkov N. K., Boltachova N. A., Bondarev I. P., Bondarenko L. V., Timofeev V. A. The state of animal resources of benthic deep-sea zone of Crimean shelf after the crisis of the Black Sea ecosystem in second half of XX century (based on expeditionary research 2010 on the RV “Professor Vodyanitsky”). In: *100 years of the T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station* : issue of scientific papers / A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds). Simferopol : N. Orianda, 2015, pp. 549–571. (in Russ.)]
  30. Ревков Н. К., Щербань С. А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // *Экосистемы*. 2017. № 9 (39). С. 47–56. [Revkov N. K., Scherban S. A. The biology of the bivalve *Anadara kagoshimensis* in the Black Sea. *Ekosistemy*, 2017, no. 9 (39), pp. 47–56. (in Russ.)]
  31. Резниченко О. Г. Трансокеаническая аутоакклиматизация ритропанопеуса (*Rhithropanopeus harrisi*: Crustacea, Brachyura) // *Труды Института океанологии АН*. 1967. Т. 85. С. 136–177. [Reznichenko O. G. Transoceanic autoacclimatization of *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Brachyura). *Trudy Instituta okeanologii AN*, 1967, vol. 85, pp. 136–177. (in Russ.)]
  32. Савчук М. Я. *Mya arenaria* L. – новый элемент в фауне Азовского моря // *Вестник зоологии*. 1980. № 5. С. 11–15. [Savchuk M. Ya. *Mya arenaria* L. as a new element in the Azov Sea fauna. *Vestnik zoologii*, 1980, no. 5, pp. 11–15. (in Russ.)]
  33. Солдатов А. А., Ревков Н. К., Петросян В. Г. 42. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // *Самые опасные инвазионные виды России (top-100)* / под ред. Ю. Ю. Дгебуадзе, В. Г. Петросяна, Л. А. Хляп. Москва : Тов-во науч. изданий КМК, 2018. С. 260–266. [Soldatov A. A., Revkov N. K., Petrosyan V. G. 42. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). In: *The Most Dangerous Invasive Species of Russia (top 100)* / Yu. Yu. Dgebuadze, V. G. Petrosyan, L. A. Khlyar (Eds). Moscow : KMK Scientific Press, 2018, pp. 260–266. (in Russ.)]
  34. Старк И. Н. Годовая и сезонная динамика бентоса в Азовском море // *Труды АЗНИИРХ*. 1960. Т. 1, вып. 1. С. 167–229. [Stark I. N. Godovaya i sezonnaya dinamika bentosa v Azovskom more. *Trudy AzNIIRKh*, 1960, vol. 1, iss. 1, pp. 167–229. (in Russ.)]
  35. Фроленко Л. Н. *Зообентос Азовского моря в условиях антропогенных воздействий* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Краснодар, 2000. 24 с. [Frolenko L. N. *Zoobentos Azovskogo morya v usloviyakh antropogennykh vozdeistvii* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.16. Krasnodar, 2000, 24 p. (in Russ.)]
  36. Фроленко Л. Н., Мальцева О. С. О сообществе *Anadara* в Азовском море // *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы*

- Азово-Черноморского региона : материалы IX Международной научно-практической конференции, Керчь, 6 октября 2017 г. Керчь : ЮгНИРО : АзНИИРХ, 2017. С. 99–103. [Frolenko L. N., Maltseva O. S. O soobshchestve *Anadara* v Azovskom more. In: *Sovremennyye rybokhozyaistvennyye i ekologicheskie problemy Azovo-Chernomorskogo regiona* : materialy IX Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, Kerch, 6 October, 2017. Kerch : YugNIRO : AzNIIRKh, 2017, pp. 99–103. (in Russ.)]
37. Фроленко Л. Н., Двинянинова О. В. Формирование биоценоза вселенца кунearки *Cunearca cornea* в Азовском море // *Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоёмов Азово-Черноморского бассейна*. Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 1998. С. 115–118. [Frolenko L. N., Dvinyaninova O. V. Formirovaniye biotsenozha vselentsa kunearki *Cunearca cornea* v Azovskom more. In: *Osnovnyye problemy rybnogo khozyaistva i okhrany rybokhozyaistvennykh vodoemov Azovo-Chernomorskogo basseina*. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 1998, pp. 115–118. (in Russ.)]
38. Фроленко Л. Н., Живоглядова Л. А., Ковалев Е. А., Барабашин Т. О. Первая находка актиний семейства Edwardsiidae в Азовском море // *Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России* : материалы XIX Международной научной конференции, посвящённой 75-летию со дня рождения д. б. н., заслуженного деятеля науки РФ, академика Российской экологической академии, проф. Абдурахманова Г. М., Махачкала, 4–5 ноября 2017 г. Махачкала, 2017. С. 655–656. [Frolenko L. N., Zhyvogliadova L. A., Kovalev E. A., Barabashyn T. O. Pervaya nakhodka aktinii semeistva Edwardsiidae v Azovskom more. In: *Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i Yuga Rossii* : materialy XIX Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 75-letiyu so dnya rozhdeniya d. b. n., zasluzhennogo deyatelya nauki RF, akademika Rossiiskoi ekologicheskoi akademii, prof. Abdu-rakhmanova G. M., Makhachkala, 4–5 November, 2017. Makhachkala, 2017, pp. 655–656. (in Russ.)]
39. Чихачев А. С., Фроленко Л. Н., Реков Ю. И. Новый вселенец в Азовское море // *Рыбное хозяйство*. 1994. № 3. С. 40–41. [Chikhachev A. S., Frolenko L. N., Rekov Yu. I. Novyi vselenets v Azovskoe more. *Rybnoe khozyaistvo*, 1994, no. 3, pp. 40–41. (in Russ.)]
40. Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Frolenko L. N., Kovalev E. A., Barabashin T. O. The finding of polychaete *Laonome calida* Capa, 2007 (Annelida: Sabellidae) in the southeast Sea of Azov. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2017, vol. 8, no. 4, pp. 303–306. <https://doi.org/10.1134/S2075111717040026>
41. Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 1993, vol. 18, pp. 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
42. Clarke K. R., Gorley R. N. *PRIMER 5: User Manual. Tutorial*. Plymouth : PRIMER-E, 2001, 92 p.
43. Daly M. Taxonomy, anatomy, and histology of the lined sea anemone, *Edwardsiella lineata* (Verrill, 1873) (Cnidaria: Anthozoa: Edwardsiidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 2002, vol. 115, no. 4, pp. 868–877.
44. Radashevsky V. I., Selifonova Zh. P. Records of *Polydora cornuta* and *Streblospio gynobranchiata* (Annelida, Spionidae) from the Black Sea. *Mediterranean Marine Science*, 2013, vol. 14, no. 2, pp. 261–269. <https://doi.org/10.12681/mms.415>
45. Reitzel A. M., Sullivan J. C., Brown B. K., Chin D. W., Cira E. K., Edquist S. K., Genco B. M., Joseph O. C., Kaufman C. A., Kovitvongsa K., Muñoz M. M., Negri T. L., Taffel J. R., Zuehlke R. T., Finnerty J. R. Ecological and developmental dynamics of a host–parasite system involving a sea anemone and two ctenophores. *Journal of Parasitology*, 2007, vol. 93, no. 6, pp. 1392–1402. <https://doi.org/10.1645/ge-1250.1>
46. Selander E., Møller L. F., Sundberg P., Tiselius P. Parasitic anemone infects the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North East Atlantic. *Biological Invasions*, 2010, vol. 12, pp. 1003–1009. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9552-y>
47. Sikorski A. V., Bick A. Revision of *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Spionidae, Polychaeta). *Sarsia*, 2004, vol. 89, iss. 4, pp. 253–275. <http://dx.doi.org/10.1080/00364820410002460>
48. Spiridonov V. A., Kolyuchkina G. A., Belyaev N. A., Basin A. B., Kozlovsky V. V. Contemporary condition of macrozoobenthos in ultrashallow zone of Taman Bay, Sea of Azov.

- Oceanology*, 2016, vol. 56, no. 2, pp. 248–258.  
<https://doi.org/10.1134/S0001437016020193>
49. Syomin V., Stradomsky B., Fomina E., Matishov D., Sikorski A., Bastrop R., Köhler N. The invasion of the genus *Marenzelleria* (Polychaeta: Spionidae) into the Don River mouth and the Taganrog Bay: Morphological and genetic study. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 2017, vol. 97, no. 5, pp. 975–984.  
<https://doi.org/10.1017/S0025315417001114>

**BENTHIC FAUNA OF THE SOUTHWESTERN SEA OF AZOV.  
 MACROZOOBENTHOS TAXONOMIC COMPOSITION  
 AND ITS BIOCOENOTIC STRUCTURE IN 2016–2017**

**N. A. Boltachova, N. K. Revkov, A. A. Nadolny, and I. N. Anninskaya**

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
 E-mail: [nrevkov@yandex.ru](mailto:nrevkov@yandex.ru)

The Sea of Azov is a semi-enclosed and relatively shallow water basin, with lower salinity than in the Black Sea. Salinity values vary within 9–14 ‰ and depend mainly on the volume of river flow. Increasing salinity is a favorable factor for penetration and development in the Sea of Azov of some Black Sea species; this was noted in the 1970s, with a mean rise in salinity up to 13–14 ‰. After a period of decline down to 9–10 ‰, a steady salinization of the water basin is recorded since 2007; salinity averaged 13.37 ‰ in 2015. The aim of the work was to assess taxonomic composition and biocoenotic organization of the bottom macrofauna in the southwestern Sea of Azov based on the results of benthic surveys carried out in 2016–2017 in 84<sup>th</sup>, 86<sup>th</sup>, 90<sup>th</sup>, 96<sup>th</sup>, and 100<sup>th</sup> cruises of the RV “Professor Vodyanitsky”. Sediments were sampled with an “Ocean-50” bottom grab with a capture area of 0.25 m<sup>2</sup>. Bottom sediments were washed through sieves with the minimum diameter of 1 mm. In total, 46 macrozoobenthos species were recorded; out of them, 15 Polychaeta species, 12 Mollusca, and 13 Crustacea. Four species well known for the Black Sea were found in the Sea of Azov for the first time – *Molgula euprocta*, *Phoronis psammophila*, *Gouldia minima*, and *Iphinoe elisae*. Out of species recorded, 14 % were alien to the Sea of Azov–Black Sea basin. These were bivalves *Anadara kagoshimensis* and *Mya arenaria* and polychaetes *Polydora cornuta*, *Streblospio gynobranchiata*, and *Marenzelleria neglecta*. In the area studied, *A. kagoshimensis* biocoenotic complex was registered in all the seasons, with mean abundance and biomass values (4,818 ± 1,019) ind.·m<sup>-2</sup> and (878.4 ± 129.5) g·m<sup>-2</sup>, respectively. Three biocoenotic complexes were identified which could be the variants in the manifestation of the dynamic state of *Anadara* community. Seasonal dynamics in macrozoobenthos biomass mainly depended on fluctuations of its dominant species – *A. kagoshimensis* and *Cerastoderma glaucum* – and was determined by their different physiological and biochemical adaptations to hypoxia which is frequent for the Sea of Azov in summer. Maximum macrozoobenthos abundance was recorded in October 2016 (~ 6,600 ind.·m<sup>-2</sup>) and was associated with reproduction of several species (including alien ones) in summer and autumn and enrichment of the benthic complex by their juveniles. In this period, at individual stations, abundance of *A. kagoshimensis* reached ~ 14,000 ind.·m<sup>-2</sup>, and abundance of an alien polychaete *S. gynobranchiata* reached 2,300 ind.·m<sup>-2</sup>. *A. kagoshimensis* juveniles were recorded in the Sea of Azov June to October, peaking in October. The maximum length of *A. kagoshimensis* registered was 52.7 mm. The ratio of mature molluscs (shell size > 10 mm) in the studied *A. kagoshimensis* population varied from 6 % (October 2016, the period of mass replenishment with juveniles) to 85 % (December 2017). Well-developed *C. glaucum* settlements were registered at the inshore stations, peaking in July. The ratio of mature molluscs (shell size > 6 mm) in the studied *C. glaucum* population varied from 7 % (July 2017, the period of mass replenishment with juveniles) to 100 % (December 2017). Under lack of solid substrate, *A. kagoshimensis* – an alien species for the Sea of Azov – formed a new consort community of biofiltrators which supplemented a benthic biofilter zone in the Sea of Azov previously based on bivalve *C. glaucum*.

**Keywords:** macrozoobenthos, alien species, taxonomic structure, species richness, *Anadara kagoshimensis* biocoenotic complex, Sea of Azov