

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Федеральный исследовательский центр  
«Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»

*На правах рукописи*

**Гринцов  
Владимир Андреевич**

**АМФИПОДЫ (CRUSTACEA, AMPHIPODA) ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ:  
БИОЛОГИЯ, ФАУНИСТИКА, ЭКОЛОГИЯ**

1.5.16 – гидробиология

Диссертация на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Научный консультант:  
д.б.н. В.И. Рябушко

Севастополь – 2023

ОГЛАВЛЕНИЕ	
ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1 СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ АМФИПОД ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ).....	10
ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.....	14
ГЛАВА 3 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ АМФИПОД ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ.....	23
ГЛАВА 4 ФОРМИРОВАНИЕ И ХОРОЛОГИЯ ФАУНИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА АМФИПОД ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ.....	31
ГЛАВА 5 МОРФОЛОГИЯ ТЕЛА И ПРИДАТКОВ АМФИПОД.....	46
5.1 Связь капреллиднорй экоморфы и жизненных форм других групп амфипод со средой обитания.....	116
5.2 Распространенность жизненных форм и капреллидной экоморфы амфипод в пределах Мирового океана.....	137
ГЛАВА 6 АМФИПОДЫ ПЕРИФИТОНА ПРИБРЕЖЬЯ КРЫМА.....	163
6.1 Характеристика перифитона исследованных районов.....	163
6.2 Видовой состав, экологические характеристики и таксономическое своеобразие амфипод перифитона.....	165
6.3 Сравнение качественных и количественных показателей амфипод.....	169
6.3.1 Структура таксоцена амфипод.....	170
ГЛАВА 7 ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ АМФИПОД В ПЕРИФИТОНЕ ПРИБРЕЖЬЯ КРЫМА.....	247

7.1 Качественные параметры трубкажилов и кривосинитов.....	253
7.2 Экология и биология амфипод рыхлых грунтов и скоплений оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне побережья Крыма.....	322
7.2.1 Амфиподы скоплений оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне.....	322
7.2.2 Амфиподы пляжей, зоны заплеска и мелководий.....	324
ГЛАВА 8 ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА И КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АМФИПОД В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ.....	339
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	354
ВЫВОДЫ.....	362
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	365
ПРИЛОЖЕНИЕ А.....	411

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** Исследование биологического разнообразия, характеристик структуры и особенностей функционирования компонентов водных экосистем – основная задача современной гидробиологии, особенно в плане сохранения природных ресурсов. Ракообразные являются важными компонентами экосистем Мирового океана. Они населяют как бенталь, так и пелагиаль от супралиторали до океанических впадин. По своему образу жизни амфиподы являются бенто-нектонными организмами, поскольку помимо обитания в сообществах бентали они активно перемещаются в пелагиали, зачастую на значительные расстояния.

Высокая плотность поселений, большое число видов, распространенность практически во всех биотопах, роль в пищевых цепях как ценного кормового объекта морских рыб и беспозвоночных, а также как утилизаторов органики, обуславливают важную роль данной группы в функционировании морских экосистем. Некоторые виды амфипод являются паразитами других организмов (Тахтеев, 1993, 1998:174). Амфиподы – один из важнейших объектов для оценки чистоты грунтов, и подобный методологический подход стал стандартным во многих странах (Burgess, 2011).

Таким образом, актуальность темы определяется необходимостью комплексных исследований биологии, фаунистики и экологии амфипод – одного из важнейших компонентов экосистемы Чёрного и Азовского морей.

**Степень разработанности темы.** Амфиподы различных регионов Мирового океана изучены весьма неравномерно, что объясняется слабой изученностью ряда морских акваторий. Сказанное относится как к Чёрному, так и к Азовскому морям, где амфиподы исследованы в основном по следующим направлениям: систематика, фаунистика, таксономия, зоогеография [11; 13; 23; 26; 28; 29; 30; 31; 109; 113; 114; 115; 116; 117; 118; 133; 139; 140; 141; 142; 143; 147; 148; 149; 164; 183; 207; 208; 236; 237; 238; 253; 254; 260; 261; 310; 313; 320; 355; 368; 371; 370; 384; 391]. Ряд работ посвящено изучению биологии и экологии амфипод этих морей [12; 25; 28; 29; 30; 31; 71; 82; 100; 104; 109; 133; 144; 148; 171; 172; 178]. Если по таксономии амфипод, имеются достаточно полные сводки, за исключением Кавказского побережья, то особенности

функционирования амфипод как компоненты биотопов, их адаптивная морфология в связи с образом жизни, изучены весьма неполно.

Многосторонняя роль амфипод в функционировании азово-черноморских экосистем, отсутствие современных систематизированных данных по основным проблемам морфологии, биологии и экологии этой группы ракообразных, недостаточность данных о взаимоотношениях амфипод с другими компонентами сообществ, предопределили необходимость их детального изучения. Важность исследования этой группы объясняется также изменениями их таксономического состава, вселением новых видов в Чёрное море. И, наконец, нельзя не учитывать те изменения, которые продолжаются в прибрежных экосистемах морей под влиянием антропогенной деятельности, и которые могли оказать то или иное влияние на их качественные характеристики.

Все сказанное выше и послужило основой для проведения исследований функциональных и структурных характеристик амфипод прибрежных акваторий Чёрного и Азовского морей.

**Цель работы** – комплексное изучение многолетних изменений разнообразия, структурных и функциональных характеристик амфипод Чёрного и Азовского морей.

**Задачи:**

1. Выполнить инвентаризацию таксономического состава амфипод Чёрного и Азовского морей.
2. Провести хронологический и хорологический анализ видового состава амфипод.
3. Определить идиоадаптации различных экологических групп, экоморф и жизненных форм амфипод в сообществах, биотопах и экотопических группах.
4. Исследовать распределение экологических групп, экоморф и жизненных форм амфипод в среде обитания.
5. Изучить распределение видового состава и количественных показателей амфипод в зависимости от условий обитания.

**Научная новизна и теоретическая значимость работы.** Впервые проведена полная инвентаризация таксономического состава амфипод Чёрного и Азовского морей (143 вида). Обнаружены 3 новых для науки вида, 6 видов и 2 рода впервые зарегистрированы для Чёрного моря, 4 вида зарегистрированы впервые для

северного региона Черного моря. Впервые изучено соотношение самцов и самок, а также взрослых особей и молоди ряда массовых видов амфипод в Черном море. Впервые для Чёрного и Азовского морей выполнен качественный и количественный анализ экологических групп, экоморф и жизненных форм амфипод как элементов морских сообществ.

Впервые установлены тенденции изменения качественных и количественных показателей экологических групп, экоморф и жизненных форм амфипод на примере их адаптаций к поселению в сообществах двустворчатых моллюсков – мидий и митилястеров. Впервые выявлены особенности морфологии амфипод пяти экологических групп. Четыре группы: трубкожилы (терм. Грезе, 1977, 1985), перфораторы, комменсалы и мезопсаммофилы (от греческого «meso» – внутри, «psammo» – песок, «phileo» – любить) специфическим образом используют придатки для того, чтобы спрятаться от хищников и неблагоприятных воздействий среды обитания. Пятая группа не использует специфическим образом придатки для того, чтобы прятаться, их возможно обозначить как кривосиниты («kryvo» – прятаться. «synithis» – ordinarily, просто), т.е. виды ordinarily, обычным образом прячущиеся.

**Практическая значимость работы.** Полученные результаты по экологии и биологии массовых видов амфипод семейств Gammaridae и Ischyroceridae можно использовать при выращивании видов в качестве корма для культивируемых рыб и ценных беспозвоночных. Данные по экологии и биологии амфипод рода *Echinogammarus* можно использовать для выбора амфипод в качестве тест-объектов при оценке качества среды. Полученные материалы по фаунистике, морфологии, биологии и экологии амфипод могут быть использованы при подготовке курсов для преподавания по гидробиологии, экологии и в области охраны природы.

**Положения**, выносимые на защиту:

1. Амфиподы Чёрного и Азовского морей относятся к пяти экологическим группам: трубкожилы, кривосиниты, перфораторы, комменсалы и мезопсаммофилы.

2. Амфиподы, специфически не использующие придатки для того, чтобы прятаться от хищников и неблагоприятных условий (кривосиниты) представлены в Чёрном и Азовском морях наибольшим числом видов и жизненных форм.
3. Наибольшее видовое разнообразие амфипод характерно для перифитона Чёрного моря, преобладающий подотряд – Senticaudata. Среди экологических групп наибольшее число видов относится к кривосинитам.
4. Амфиподы семейства Caprellidae выделяются в отдельную экоморфу.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность результатов обеспечена большим объёмом фактического материала (более 1000 проб), многократностью повторения измерений и применением статистического анализа экспериментальных данных. Все полученные результаты и выводы подкреплены данными, приведенными в рисунках и таблицах, фотографиями в электронном сканирующем микроскопе (более 1300 фотографий) и изданием атласа-определителя амфипод.

**Личное участие автора.** Работа основана на материалах собственных исследований сообществ и биотопов азово-черноморского побережья Крыма в период с 1999 по 2022 гг. Автором собраны и обработаны полевые материалы, выбраны методы, поставлены цели и задачи, сформулированы выводы. Все опубликованные работы написаны лично автором или в соавторстве с обсуждением результатов и написанием текстов совместных статей. Диссертационная работа написана лично соискателем.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были представлены на международных, всероссийских и региональных конференциях: Второй всероссийской научно-практической конференции «Экологические аспекты защиты техники и материалов. Теория и практика натурных испытаний» (Адлер, 27–29 апрель 1998 г.); конференции молодых ученых «Понт Эвксинский 2000» (Севастополь, 2000); конференции молодых ученых «Понт Эвксинский 2002. Проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна: современное состояние и прогноз» (Севастополь, 18 – 20 сент. 2001 г.); III научной конференции «Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование» (Симферополь, Крым, 22 апр. 2005 г.); конференции «Повышение эффективности использования водных биологических ресурсов Мирового

океана» (Москва, ВВЦ, ПАВ, 9–10 нояб. 2005 г.); международной научной конференции, посвященной 135-летию ИнБЮМ «Проблемы биологической океанографии XXI века» (г. Севастополь, 19–21 сент. 2006 г.); международной научно-практической конференции «Заповедники Крыма – 2007»: материалы IV международной научно-практической конференции (Симферополь, 2007); тезисы VIII международной научно-практической конференции «Заповедники Крыма – 2016: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление» (Симферополь, 28–30 апреля 2016 г.); Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI; Six<sup>th</sup> Intern. Symp., Borok – Uglich, 11–15 Oct., 2021; II международной научно-практической конференции «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность» (Севастополь, 5–9 сентября 2022 г).

**Методы исследования.** Сбор и обработку качественных и количественных проб проводили по стандартным методикам, принятым в гидробиологии (Грезе, 1977; Маккавеева, 1979; Наумов, Оленев, 1981). Анализ количественной оценки проводили с использованием MS EXCEL, программ PAST (Hammer et al., 2001) и PRIMER 5 (Clarke, Gorley, 2001). Определение видов проводили в соответствии с (<http://www.marinespecies.org/>) и литературными источниками.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов, списка литературы. Диссертация изложена на 435 страницах, включает 145 рисунков, 51 таблицу. В списке литературы 412 источников, из них 215 на иностранных языках. Обзор литературы приведен в соответствующих разделах.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 53 работы: 25 статей в рецензируемых журналах, входящих в перечень ВАК РФ и ВАК Украины (вышедших из печати до января 2015 г.), 11 статей в других журналах, 6 монографий, 10 публикаций – статьи в сборниках, материалы конференций и тезисы докладов. В международные базы данных WoS и Scopus отреферированы 12 статей.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научному консультанту, д.б.н. Рябушко В.И. за помощь и обсуждение содержания и результатов работы. Отдельную благодарность выражаю д.б.н. Гаевской А.В. за помощь в оформлении работы, д.б.н. Довгалю И.В. за помощь при формировании структуры работы и применении статистических методов, д.б.н. Рябушко Л.И. за консультации.

Автор выражает глубокую признательность д.б.н. Сергеевой Н.Г., к.б.н. Евстигнеевой И.К., Танковской И.Н, к.б.н. Корнийчук Ю.М., к.б.н. Лисицкой Е. В., к.б.н. Пирковой А.В., к к.б.н. Копытиной Н.И., к.б.н. Ладыгиной Л. В., к.б.н. Поспеловой Н.В., к.б.н. Тимофееву В.А., Бондаренко Л. В., к.б.н. Челядиной Н.С., к.б.н. Попову М.А., к.б.н. Трощенко О.А., за консультации, зав. Отделом НИО Акимовой О.А. за неоценимую услугу при оформлении списка литературы и поиска литературных источников. С особой благодарностью хочу отметить труд рецензентов моих монографий: д.б.н. Синева А.Ю., к.б.н. Колесниковой Е.А.

## ГЛАВА 1 СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ АМФИПОД ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Изучение фауны и систематики любой таксономической группы организмов практически невозможно без детального исследования особенностей морфологии отдельных ее представителей, что в свою очередь неизбежно влечет за собой необходимость изучения их биологических и экологических особенностей. Не являются исключением в этом отношении и амфиподы Чёрного и Азовского морей, анализ истории изучения которых показал, что оно шло в нескольких направлениях, зачастую неразрывно связанных между собой.

Фаунистические и таксономические исследования азово-черноморских амфипод начались 200 лет назад и продолжаются по настоящее время, а самая первая публикация была посвящена идентификации 7 видов амфипод в Чёрном море [357]. В последующих работах по этому вопросу таксономический список амфипод постоянно пополнялся. Прежде всего, это исследования, проводившиеся преимущественно в районе Крыма [67, 103, 135, 139, 140, 141, 148, 166, 168, 169, 170, 182, 183, 185, 252]. В районе Болгарского побережья подобные исследования проводили В. Къневой-Абаджиевой [113, 114, 115, 116, 117, 118]; Румынского побережья – С. Кэреушу, М. Бэческу [207, 235, 236, 237, 238]. Для северо-западной части Чёрного моря данные по фаунистическому составу содержатся в работах А.И. Иванова, В.П. Закутского и К.А. Виноградова [24, 76, 77, 78, 82]. Фаунистика и таксономия амфипод понто-каспийского комплекса рассмотрена в работах Мордухай-Болтовского [142, 144, 145, 146, 147]. Исследование амфипод побережья Кавказа проводились в разные годы [100, 104, 164], однако изученность фаунистики и таксономии амфипод фрагментарнее, чем в других районах Чёрного моря.

Работы, посвященные систематике и таксономии амфипод прибрежных вод Турции начинают появляться только с 1980-х годов и продолжаются по настоящее время [205, 206, 211, 242, 254, 259, 260, 261, 307, 309, 311, 313, 368, 369, 370, 371, 412].

Фауну амфипод Азовского моря начали изучать значительно позже, в конце 19 столетия. Первые специальные сборы были сделаны А.А. Остроумовым [154, 155]. Позднее эти списки пополнялись В.К. Совинским, А.Н. Державиным, Ф.Д. Мордухай-

Болтовским, Н.М. Милославской, В.Л. Паули, В.Г. Воробьевым и другими исследователями [25, 31, 67, 71, 167, 139, 140, 141, 142, 143, 145, 146, 163, 178, 313].

Итог фаунистических исследований амфипод для большинства регионов Чёрного и Азовского морей по состоянию на 1970-е годы был подведен в «Определителе фауны Чёрного и Азовского морей» [148], по результатам которого, а также дополненных к нему работ [23, 31, 117, 149], общий список этих ракообразных в Чёрном и Азовском морях включал 111 видов и 5 подвигов.

Анализ результатов фаунистических и таксономических исследований амфипод показал неравномерную изученность этих ракообразных районов Чёрного и Азовского морей. В отдельных регионах побережья Крыма, северо-западной части Чёрного моря, Азовского моря подробные исследования проводили в течение 100 лет, что отражено в десятках публикаций. У берегов Кавказа исследования несут фрагментарный характер, а в Турецком побережье начались только с 1980-х. Однако, обнаружение в побережье Крыма новых для науки видов амфипод, а также новых видов амфипод для Чёрного моря показывает необходимость дальнейшего изучения фаунистики и таксономии этих ракообразных, поскольку, как показывают наши работы, процесс вселения новых видов в Чёрном море продолжается, а это, несомненно, влияет на состояние сообществ прибрежной зоны.

Исследованию биологии и экологии амфипод Чёрного и Азовского морей посвящено значительно меньше работ, чем в их фаунистике и таксономии. Первые публикации на эту тему появились во втором десятилетии 20 века. Одна из наиболее полных работ того времени – монография С.А. Зернова по биоценозам Чёрного моря [81], где автор отмечает связь того или иного вида гидробионтов, включая амфипод, с определенным биоценозом. Наибольший вклад в данную область внесен И.И. Грезе. В её монографии «Амфиподы Чёрного моря и их биология» приведены обширные сведения по экологии большинства известных на тот момент видов: питанию, размножению, размерному и половому составу популяции наиболее массовых видов, а также роли амфипод как пищевого объекта рыб [30]. В своей второй монографии И.И. Грезе [31] приводит данные о распределении, биологии, географическом распространении и хозяйственном значении амфипод, зарегистрированных к тому времени в Чёрном и Азовском морях.

Исследуя наиболее крупные биотопы бентоса рыхлых грунтов прибрежной зоны Чёрного моря, М.И. Киселева получила данные о составе и распределении амфипод по грунтам, глубинам и регионам [86, 87, 87, 94, 100]. Информацию о составе и количественным характеристикам амфипод зарослей макрофитов можно также найти в работах Е. Б. Маккавеевой [123, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133].

Анализ литературы в данной области показал, с одной стороны, широкую охваченность исследованиями различных биотопов и сообществ, прежде всего, Чёрного моря, а с другой, выявил отсутствие аналитических исследований по многим биотопам и сообществам. В частности, по-прежнему крайне мало данных по биологии и экологии амфипод мелководья и супралиторали, а также некоторых сообществ бентоса, не имеющих широкого распространения или редких.

И наконец, нельзя не отметить работы, в которых рассматривается адаптивная роль морфологии в выживании амфипод в различных условиях среды. Еще в 1951 г. Е. Ф. Гурьянова писала [64], что исследование, например, рода *Gammarus* показало удивительно устойчивую морфологию практически всех элементов тела, включая шипы, щетинки, членики жгутиков антенн, их число и форму, присущие каждому возрастному этапу особей, что указывает на важность морфологии в выживании особей. К сожалению, работ, затрагивающих эту проблему, явно недостаточно, причем не только по Чёрному и Азовскому морям, но и вообще по амфиподам Мирового океана. Наибольшее число публикаций посвящено морфологии ротовых органов амфипод, что и понятно, поскольку ротовые органы напрямую связаны с важнейшей функцией выживания организмов – питанием [191, 337; 352; 395]. Меньше работ известно в области исследования морфологии гнатопод [285], коксальных пластинок [340] и переопод [64]. Особенности специфических выростов конечностей представителей семейства Nyalidae, связанные с гидродинамикой, упоминаются в работе Е. Л. Бусфилда и Е. А. Хендрикса [230]. Анализ морфологических изменений в процессе эволюции наиболее полно сделан Е. Ф. Гурьяновой [64], С. В. Василенко [23] а также Барнардом и Караманом [217]. При этом из всех элементов морфологии амфипод там более полно изучены ротовые органы. Роль других элементов морфологии исследована весьма неполно.

Отдельная область исследования амфипод Чёрного моря – молекулярно-филогенетический анализ. Здесь следует упомянуть работы по уточнению филогенетических отношений *Corophiidae* Чёрного, Азовского и Каспийского морей [187, 390], в которых показано, что внутри данного семейства существует монофилетическая группировка, из представителей каспийских *Corophiidae* [187, 188]. Молекулярно-генетический анализ рода *Gammarus* из морей, омывающих Европу, включая Чёрное море, продемонстрировал необходимость уточнения статуса черноморских видов *G. insensibilis* и *G. aequicauda* [245]. В результате молекулярно-генетических исследований видов рода *Cryptorchestia*, обитающих у берегов Чёрного моря, внесены дополнения в описание *C. garbinii*, а также показания, что данный род не может считаться монофилетическим, как это было принято раньше [249].

**Заключение к главе 1.** Анализ литературных источников по фауне, систематике, биологии и экологии амфипод, обитающих в Чёрном и Азовском морях, показал, что, несмотря на свою 200-летнюю историю изучения этих гидробионтов, ряд вопросов по видовому разнообразию, структурным и функциональным характеристикам амфипод этих морей по-прежнему остаются недостаточно освещенными.

Это относится, прежде всего, к адаптивной морфологии двух наиболее крупных экологических групп амфипод-трубкожилков и кривосинитов амфипод, особенностям формирования биоразнообразия амфипод и количественных показателей этих групп в некоторых обширных прибрежных биотопах: на границе раздела «вода/твердые субстраты» (перифитон), в зоне галечно-песчаных и каменистых пляжей, скоплений водорослей на дне (водорослевых матах).

## ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор полевого материала по амфиподам осуществлял автор с 1999 по 2022 гг. в соответствии с программой работ, а также в составе комплексных береговых экспедиций ИнБЮМ по изучению сообществ побережья Крыма в следующих районах (рис. 1): Лебяжьи Острова (сообщества рыхлых грунтов), мыс Тарханкут (сообщества рыхлых грунтов, перифитон скал, скопления оторванных макрофитов на дне), озеро Донузлав (сообщества рыхлых грунтов, перифитон морских ферм, скопления оторванных макрофитов на дне), Севастополь (сообщества рыхлых грунтов, перифитон искусственных гидротехнических конструкций и морских ферм, скопления оторванных макрофитов на дне), бухта Ласпи (сообщества рыхлых грунтов, перифитон искусственных гидротехнических конструкций и морских ферм, скопления оторванных макрофитов на дне), мыс Мартьян (сообщества рыхлых грунтов, перифитон искусственных гидротехнических конструкций), Новый Свет (перифитон искусственных гидротехнических конструкций и скал), Карадаг (сообщества рыхлых грунтов, перифитон искусственных гидротехнических конструкций и скал), мыс Казантип (сообщества рыхлых грунтов, перифитон скал).

С поверхности искусственных конструкций пробы отбирали скребком с длиной лезвия 20 см. С поверхности скал и скоплений водорослей на дне пробы отбирали водолазы с использованием рамки со стороной 20 см, соединенной с мешком. И в мешке скребка, и в мешке рамки размер ячеек мельничного сита составлял 0,5 мм. Пробы с участков галечно-песчаного пляжа отбирали вручную, используя один и тот же объем банки в 1,5 л. Пробы амфипод талитрид собирали непосредственно на пляже, смывая фрагменты макрофитов в ведро с водой, а также непосредственно крупных самцов из грунта.

Сбор материала осуществляли на прибрежных участках мелководья (до глубины 15 м), а также в зоне заплеска и супралиторали пляжей. Глубина 15 м была выбрана в районе Карадага как наибольшая для участка прибрежных скал. В качестве искусственных гидротехнических сооружений выбраны молы и буны (бетон), причалы

(бетон, железные сплавы), а также элементы морских мидиевых и устричных ферм (пластиковые буйки, веревки, устричные садки). Данные о дате сбора, районах и показателях амфипод искусственных сооружений представлены в приложении А, табл. 40, объем материала с галечно-песчаных пляжей и гранулометрический состав грунта – в приложении А, табл. 41 и 42.

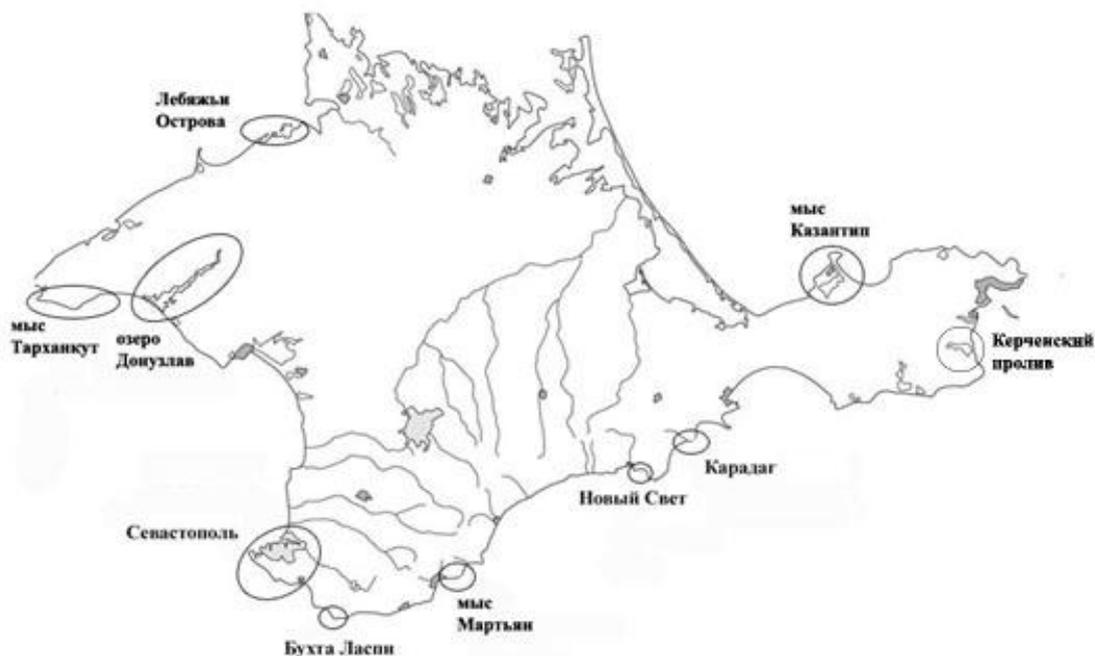


Рисунок 1 — Карта-схема побережья Крыма, с указанием места сбора материала по амфиподам

*Подготовка материала к исследованию.* Подготовку материала для идентификации и учета качественных и количественных показателей амфипод проводили следующим образом: пробы, включающие отобранные организмы или грунт помещали в банки и фиксировали 5% формальдегидом или 75% этанолом. В лаборатории фиксирующую жидкость сливали, а пробы, включающие всех организмов, вымачивали в пресной воде. Впоследствии другие таксоны организмов (макрофиты, беспозвоночные) промывали и передавали специалистам на идентификацию и другие виды анализа. Идентификацию и определение сырой биомассы макрофитов проводила к.б.н. И. К. Евстигнеева. Вес митилид определялась автором по стандартной методике, описанной для живого веса [4], макрофитов к.б.н. Евстигнеевой И.К. по стандартной

методике [70]. Смыв с проб собирали на мельничное сито с размером ячеек 0,5 мм, из которого его помещали в баночки соответствующего объема, и фиксировали 75% этанолом. Амфипод отбирали из смыва, просматривая под биологическим световым микроскопом МБС-9 при увеличении  $2\times 8$  или  $4\times 8$ , в зависимости от размера особей. Особей подсчитывали и помещали в баночки соответствующего объема. В ряде случаев особей измеряли (использовали окуляр-микрометр биологического светового микроскопа МБС-9), определяли пол и состояние половозрелости. Для подробного исследования морфологии использовали электронный сканирующий микроскоп Hitachi SU 3500.

*Исследованные параметры.* Изучены следующие параметры и показатели амфипод, как таксономической группы и компонента сообществ: видовой состав (все особи определены до вида), плотность (в перифитоне), размерный и половой состав (заплеск галечно-песчаных и каменистых пляжей). Учитывали показатели амфипод в разные сезоны, на разной глубине, в различных субстратах, краевых зонах, в процессе сукцессии перифитона, в бухтах и на открытом побережье, до и после шторма.

Идентификацию амфипод, двустворчатых моллюсков, танаидовых, равноногих, усоногих и десятиногих раков, мшанок, оболочников и гидроидных полипов выполнены автором, аннелид – д.б.н. Муриной В.В. и к.б.н. Лисицкой Е.В., макрофитов – к.б.н. Евстигнеевой И.К. Для определения использовали следующую литературу [13, 23, 31, 64, 148, 191, 217, 218, 221, 265, 381].

*Статистический анализ.* Все статистические параметры рассчитаны для следующих групп амфипод: всех обнаруженных особей, амфипод-трубкожилов (далее трубкожилов), кривосинитов. Встречаемость и представленность рассчитывали также для видов, входящих в категории типичных и не типичных для водорослей. В последующий анализ сравнения по исследованным параметрам использовали 2 группы. Обе группы – амфиподы в целом, а также трубкожиловы и кривосиниты, выделены по особенностям биологии экологии и этологии. Для анализа показателей, плотность особей (в экз.  $\cdot \text{м}^{-2}$ ) использовали стандартные статистические показатели, применяемые в подобных исследованиях. Для оценки сопряженности изменений количественных показателей использовали парные корреляции Пирсона. Формулы и область применения данных статистических показателей представлены в ряде работ [119; 186]. При анализе

видового разнообразия применялись, индекс Шеннона, индекс выравненности Шеннона, индекс Симпсона, индекс доминирования, индекс Маргалефа, индекс Бергер-Паркера, индекс полидоминантности. Формулы индексов и область применения рассмотрены ранее в ряде работ [3; 8; 156; 276]. Анализ фаунистических комплексов (режим присутствие/отсутствие видов, отсутствие преобразования, корень кубический из плотности) проводили на основании кластерного анализа. В качестве меры сходства использовали индекс Брея-Кертиса, для построения дендрограмм – метод групповых средних [395]. Из методов ординации выбран метод многомерного шкалирования, область применения которого рассмотрена в ряде работ [3; 8; 156; 276; 385], оценку таксономического разнообразия проводили по индексу таксономического своеобразие  $\Delta^+$  и его вариабельности  $\wedge^+$  [395].

Для оценки меры представленности групп амфипод использовали формулу для расчета их встречаемости [119], примененную не к видам, а к пробам, что позволяет расширить область применения формулы встречаемости для решения других задач. Используемая формула отражает представленность группы в пробах, выраженная в процентах относительно всего списка видов этой группы для всех исследованных проб данной серии. Эту формулу можно использовать в больших масштабах, сравнивая, например, число видов в пробах или сериях проб с общим списком исследованных групп для региона или всего водоема. Представленность отражает степень заселения видами экологической группы конкретного участка изученных станций (мола, буны, скалы и пр.) и, соответственно, насколько конкретная среда обитания на том или ином участке оказалась пригодной для вселения особей видов изученных групп.

Степень агрегированности особей на субстрате определяли по индексу агрегированности Лексиса, широко используемому в экологических исследованиях [27; 108; 120; 173; 184].

Помимо расчетов плотности особей амфипод на  $m^2$  поверхности субстрата, рассчитывали также плотность на 1 кг макрофитов. Подобные расчеты широко использовали ранее [121; 127; 128; 129; 132; 133].

*Методика выделения экологических групп, экоморф и жизненных форм.* Основываясь на принятых определениях экологических групп (экологическая группа — совокупность видов, характеризующаяся сходными потребностями в величине какого-либо

экологического фактора и возникшими в результате его воздействия в процессе эволюции сходными анатомо-морфологическими и иными признаками, закрепившимися в генотипе.), экоморф (экоморфа - целостная система взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющая общую конструкцию тела организма в соответствие с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа, [2]) и жизненных форм (жизненная форма – внешний облик растений или животных, как систематически близких, так и далеких, отражающий их приспособленность к условиям среды, [65]) методика их выделения для амфипод Черного и Азовского морей была разделена на 2 этапа. При этом учитывались морфологические идиоадаптации, которые выработали особи тех или иных групп в ответ на наиболее критические воздействия той или иной предпочитаемой среды обитания. Следующие воздействия были учтены (без количественной оценки): влияние волновой активности в перифитоне и биотопах прибрежной зоны, особенности состояния грунта в зоне заплеска пляжей во время штормов, хищничество, приводящее к необходимости прятаться, используя те или иные идиоадаптации.

Первый этап – выделение экологических групп. Экологические группы амфипод выделяли по принципу сходства их потребностей по отношению к необходимости скрыться от влияния хищничества и неблагоприятных факторов или потребностей в пище, сопровождающейся сходными изменениями морфологии, закрепившимися в генотипе. Таких групп было выделено пять: амфиподы-трубкожила (строят трубки с целью скрыться от хищников и неблагоприятных факторов), амфиподы-комменсалы (комменсализм на беспозвоночных), амфиподы-перфораторы (делают ходы в тканях организмов или иных субстратах, с целью скрыться от хищников и неблагоприятных факторов), амфиподы, зарывающиеся в песок (далее «мезопсаммофилы», от греческого «meso» – внутри, «psammo» – песок, «phileo» – любить, часть слова «псаммофилы» известна из ряда работ [102]), кривосиниты (расшифровка термина на стр. 11).

На втором этапе были выделены экоморфы и жизненные формы и использованием понятия идиоадаптации морфологических признаков (идиоадаптации – эволюционные изменения частного порядка без повышения уровня организации; результат приспособления к разным условиям среды на том же организменном уровне, [161]). Экоморфам среди анализируемых амфипод Черного и Азовского морей

соответствует только одна группа «лазающих» амфипод (терм. «лазающий» по [23]) экологической группы кривосинитов, куда входят также представители семейства Caprellidae (см. общую схему выделения экологических групп, экоморф и жизненных форм, рис. 2, 3, части 1 и 2).

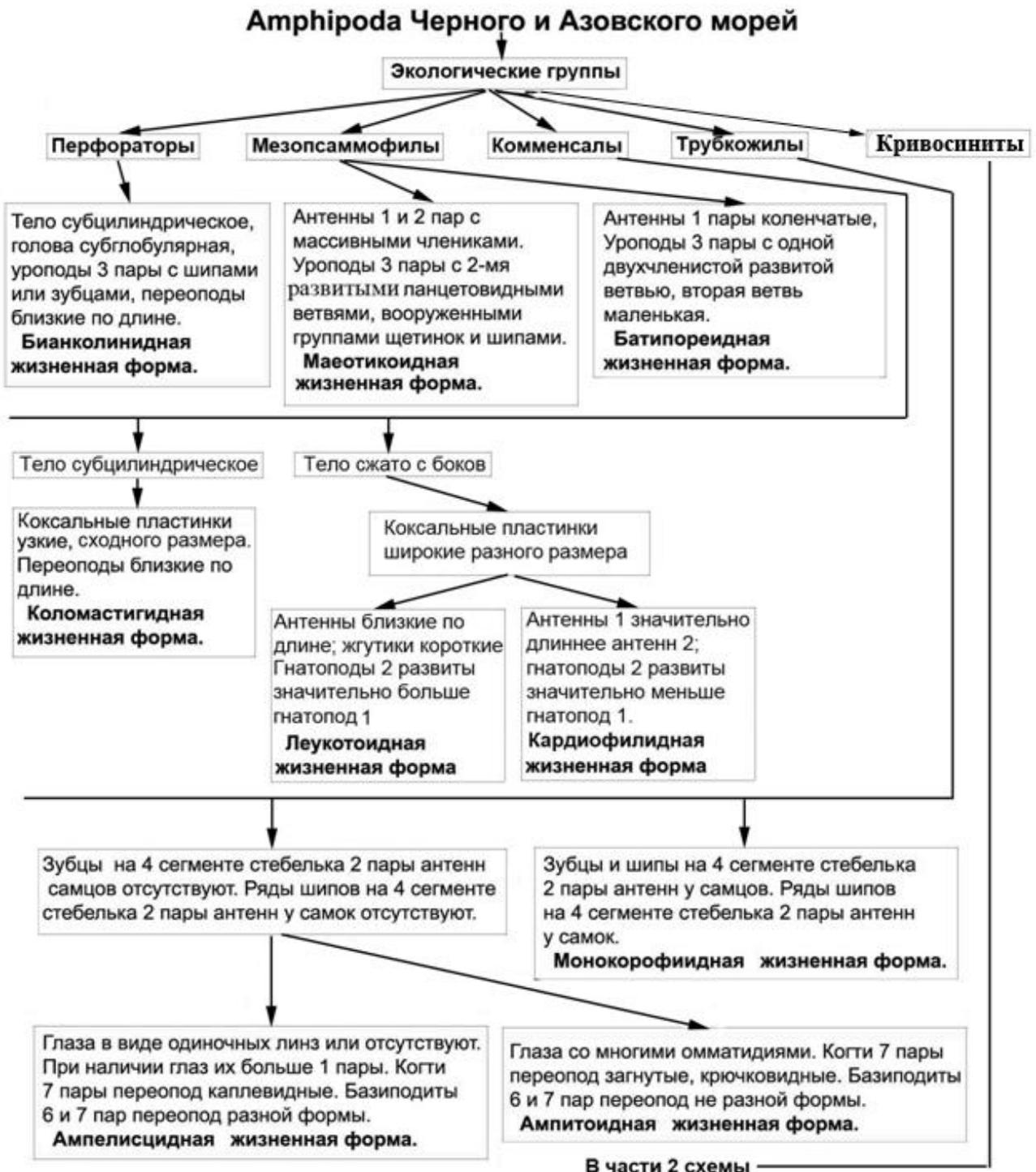


Рисунок 2 — Первая часть общей схемы выделения экологическких групп, экоморф и жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей

Все остальные амфиподы были выделены в ряд жизненных форм внутри экологических групп (рис. 2, 3). Для амфипод, зарывающихся в песок был разработан термин «мезопсаммофилы». В основе выделения идиоадаптационные признаки морфологии, отвечающие тем требованиям среды обитания, к которым эти жизненные формы наиболее приспособлены.

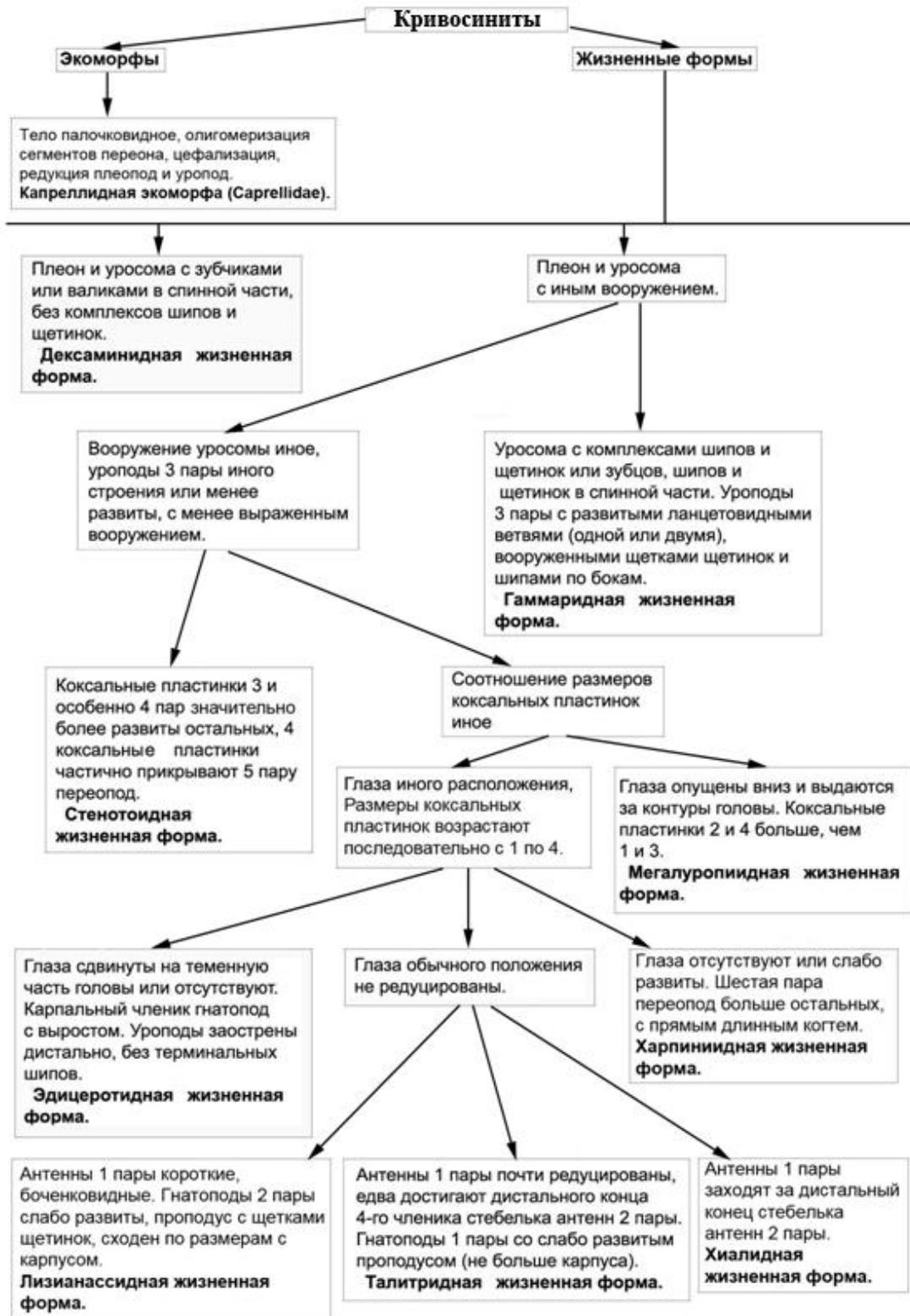


Рисунок 3 — Вторая часть общей схемы выделения экологических групп, экоморф и жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей

В результате выделения экологических групп, экоморф и жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей удалось проследить пути их приспособления к различным биотопам, сообществам и экотопическим группам.

### ГЛАВА 3 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ АМФИПОД ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ

По состоянию на 2020 г. в Азовском и Чёрном морях зарегистрировано 143 вида амфипод, относящихся к 76 родам 26 семействам 3 подотрядам. Видовой список амфипод приведен в приложении А, табл. 43-46.

В наибольшей степени представлен подотряд Senticaudata, включающий следующие семейства, рода и число видов: Ampithoidae (*Ampithoe* – 2 вида, *Biancolina* – 1, *Cymadusa* – 1, *Pleonexes* – 1), Aoridae (*Leptocheirus* – 1, *Microdeutopus* – 5), Bathyporeiidae (*Bathyporeia* – 1), Behningiellidae (*Cardiophilus* – 1), Calliopiidae (*Apherusa* – 2), Caprellidae (*Caprella* – 6, *Pseudoprotella* – 1, *Phthisica* – 1), Cheirocratidae (*Cheirocratus* – 1), Cheluridae (*Chelura* – 1), Corophiidae (*Chelicorophium* – 7, *Corophium* – 2, *Crassicorophium* – 2, *Monocorophium* – 2, *Medicorophium* – 1), Gammarellidae (*Gammarellus* – 2), Gammaridae (*Amathillina* – 1, *Chaetogammarus* – 2, *Dikerogammarus* – 4, *Gmelina* – 1, *Gmelinopsis* – 1, *Kusmelina* – 1, *Shablogammarus* – 1, *Yogmelina* – 1, *Echinogammarus* – 3, *Gammarus* – 4), Hyalidae (*Apohyale* – 3, *Hyale* – 1, *Parhyale* – 2, *Protohyale* – 2), Iphigenellidae (*Iphigenella* – 3), Ischyroceridae (*Ericthonius* – 3, *Jassa* – 2, *Centraloecetes* – 1, *Plumulojassa* – 1), Kuriidae (*Micropythia* – 1), Megalurotidae (*Megaluropus* – 2), Melitidae (*Melita* – 2), Microprotopidae (*Microprotopus* – 2), Photidae (*Megamphopus* – 1, *Photis* – 1), Pontogammaridae (*Compactogammarus* – 1, *Euxinia* – 2, *Niphargogammarus* – 1, *Niphargoides* – 1, *Obesogammarus* – 2, *Pandorites* – 1, *Paraniphargoides* – 1, *Pontogammarus* – 3, *Stenogammarus* – 5, *Turcogammarus* – 1, *Uroniphargoides* – 1), Talitridae (*Britorchestia* – 1, *Cryptorchestia* – 1, *Deschayesorchestia* – 1, *Orchestia* – 3, *Platorchestia* – 1, *Speziorchestia* – 1, *Talitrus* – 1). Наибольшее число видов из 20 семейств, относящихся к данному подотряду, отмечено для Pontogammaridae (18), Gammaridae (17), Corophiidae (14), Caprellidae (8), Hyalidae (8), Talitridae (8), Ischyroceridae (7), Aoridae (6), Ischyroceridae (5), Ampithoidae (4). Остальные 10 семейств представлены 1-3 видами. Таким образом, половина семейств представлена 4-10 видами.

Вторым по числу семейств, родов и видов является подотряд Amphilochidea, куда входят следующие семейства рода и виды: Ampeliscidae (*Ampelisca* – 4 вида), Atylidae (*Nototropis* – 2), Dexaminidae (*Dexamine* – 3, *Tritaeta* – 1), Leucothoidae (*Leucothoe* – 1), Lysianassidae (*Nannonyx* – 2, *Orchomene* – 1), Oedicerotidae (*Deflexilodes* – 2, *Synchelidium* – 1, *Perioculodes* – 1), Phoxocephalidae (*Harpinia* – 2), Stenothoidae (*Stenothoe* – 2). Из 8 семейств по 4 вида отмечено только в трех (Ampeliscidae, Dexaminidae, Oedicerotidae). В остальных 5 семействах зарегистрировано 1-2 вида.

Третий подотряд Colomastigidea представлен единственным видом, относящимся к роду *Colomastix* и семейству Colomastigidae. Соотношение таксонов в подотрядах в Черном море представлено на рис. 4.

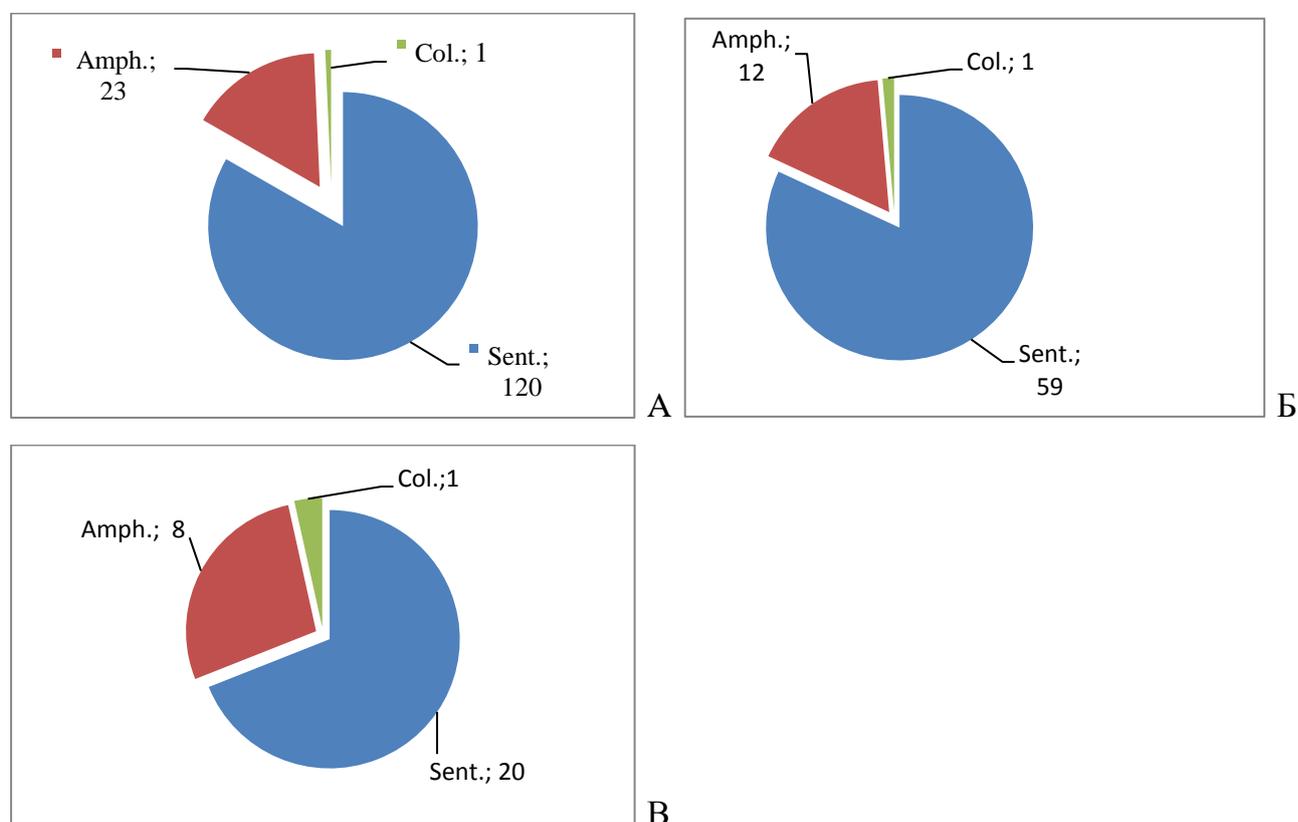


Рисунок 4 — Распределение таксонов в подотрядах амфипод в Черном море; А – распределение по видам, Б – распределение по родам, В – распределение по семействам; «Amph.» – подотряд Amphilochidea; «Col.» – подотряд Colomastigidea; «Sent.» – подотряд Senticaudata

Как видно из рисунка подотряд Senticaudata значительно обильнее представлен, чем другие подотряды. Следствием такого дисбаланса является распреснение Черного моря из-за чего многие представители Amphilochidea не могут проникнуть, а представители

Senticaudata оказались более приспособленными к распространению. Как одно из доказательств в пользу этого аргумента может быть анализ обширной сводки по ближайшему к Черному морю крупному водоему – Средиземному морю [222]. В Средиземном море из 446 видов амфипод, большее число таксонов относятся именно к характерному для полносоленых морей подотряду Amphilochidea, что подтверждается рис. 5.

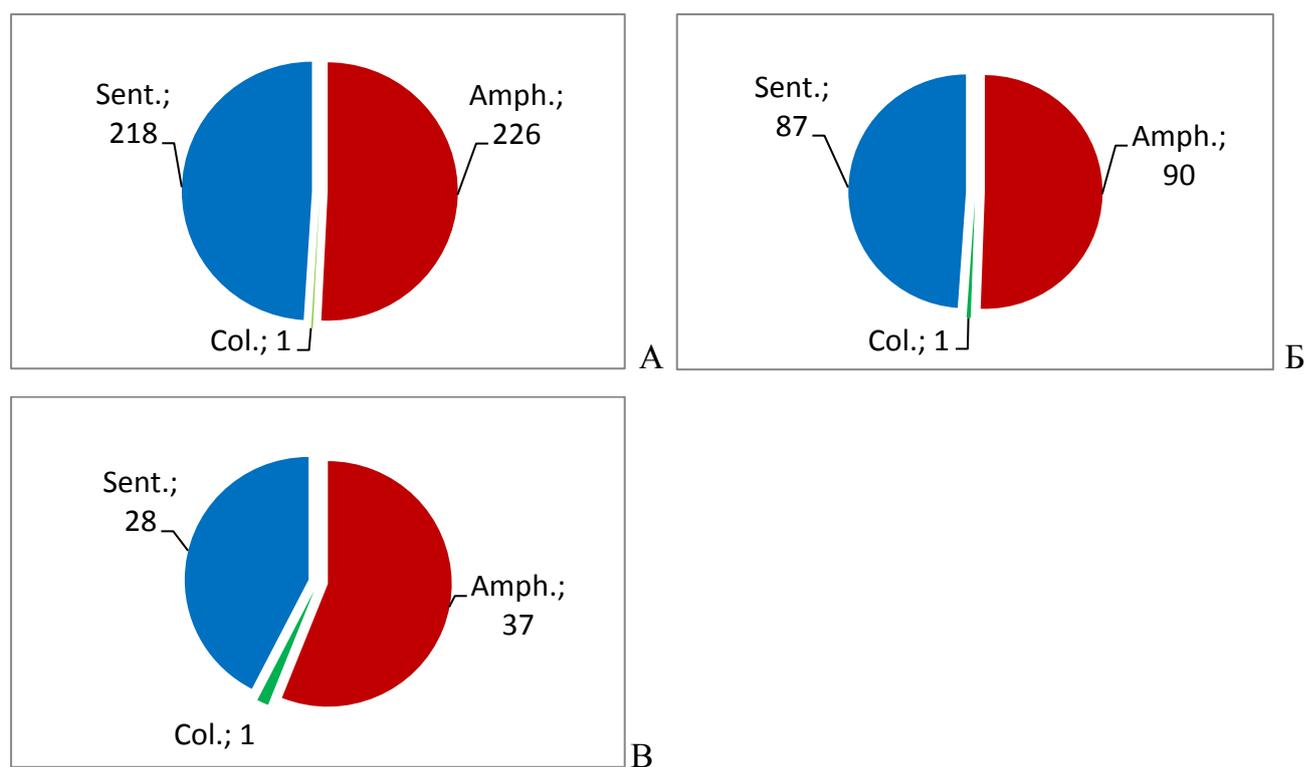
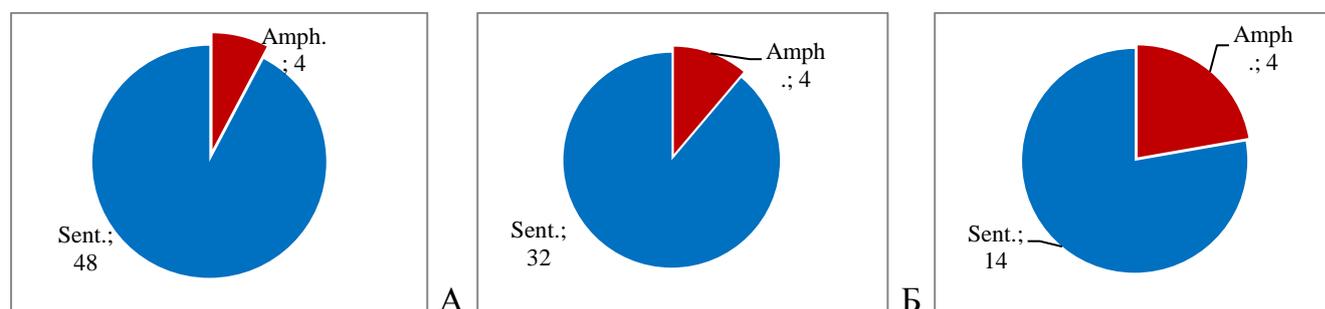


Рисунок 5 — Распределение таксонов в подотрядах амфипод в Средиземном море; А – распределение по видам, Б – распределение по родам, В – распределение по семействам; «Amph.» – подотряд Amphilochidea; «Col.» – подотряд Colomastigidea; «Sent.» – подотряд Senticaudata

В Азовском море отмечено только 2 подотряда. В подотряде Senticaudata зарегистрированы почти все семейства, рода и виды: Ampithoidae (*Ampithoe* – 1 вид; *Pleonexes* – 1), Aoridae (*Microdeutopus* – 2), Atylidae (*Nototropis* – 1); Bathyporeiidae (*Bathyporeia* – 1), Behningiellidae (*Cardiophilus*– 1), Calliopiidae (*Apherusa* – 1), Corophiidae (*Chelicorophium*– 6, *Corophium* – 1; *Crassicorophium* – 1), Hyalidae (*Apothyale* – 1; *Hyale* – 1), Gammaridae (*Amathillina* – 1, *Dikerogammarus*– 2, *Echinogammarus* – 1; *Gmelina*– 1, *Gmelinopsis*– 1, *Iphigenella* – 1; *Yogmelina*– 1, *Kusmelina*– 1, *Gammarus* – 1),

Ischyroceridae (*Erichthonius* – 1, *Plumulojassa* – 1), Melitidae (*Melita* – 1), Microprotopidae (*Microprotopus* – 2), Pontogammaridae (*Euxinia* – 2, *Niphargogammarus* – 1; *Obesogammarus* – 2; *Pandorites* – 1, *Pontogammarus* – 3; *Stenogammarus* – 4), Talitridae (*Orchestia* – 2). Из 14 семейств в 5-ти отмечено только по 1 виду, в наибольшее число видов зарегистрировано для Gammaridae (9 видов), что существенно беднее такового для Чёрного моря. Подотряд Amphilochidea представлен намного беднее, чем в Чёрном море (рис. 6).



В

Рисунок 6 — Распределение таксонов в подотрядах амфипод в Азовском море; А — распределение по видам, Б — распределение по родам, В — распределение по семействам; «Amph.» — подотряд Amphilochidea; «Sent.» — подотряд Senticaudata

Отмечено всего 4 семейства, представленные единичными видами: Ampeliscaidae (*Ampelisca* – 1 вид), Oedicerotidae (*Perioculodes* – 1); Dexaminidae (*Dexamine* – 1); Stenothoidae (*Stenothoe* – 1). Дальнейшее смещение таксономического разнообразия вследствие еще большего распреснения, чем в Черном море, отмечено в сторону подотряда Senticaudata. Обращает внимание, что разнообразие амфипод на уровне семейств представлено существенно шире, чем на уровне родов или видов внутри самих семейств. Семейства включают от 1 до 18 видов. Малая представленность родов и видов внутри семейств на фоне большой представленности семейств типична для ряда регионов Мирового Океана [19; 20; 21; 198; 199; 200; 201; 328; 402]

Из 143 видов амфипод, известных в Азовском и Чёрном морях, в наших исследованиях зарегистрировано 46, что составляет треть всех видов (Приложение А, табл. 43). После выхода публикаций И.И. Грезе [30; 31] в таксономическом составе амфипод (исключая понто-каспийские виды) за последние 35 лет произошли

существенные изменения. В прибрежье Крыма характер изменения и число видов указаны в таблице 1.

Таблица 1 — Изменения в таксономическом составе амфипод (без понто-каспийских видов) в прибрежье Крыма за 43 года [30; 31; 133; 265]

Характер изменения	Число и названия видов амфипод
Виды вселенцы (1 вид)	<i>Dexamine thea</i> Voeck, 1861 [267; 268]
Не обнаруженные с 1999 г виды (13 видов)	<i>Apherusa bispinosa</i> (Spence Bate, 1857); <i>Gammarus zaddachi</i> Sexton, 1912; <i>Megaluropus agilis</i> Hoek, 1889; <i>Talorchestia brito</i> (Stebbing, 1891); <i>Protohyale (Protohyale) dollfusi</i> (Chevreux, 1911); <i>Jassa falcata</i> (Montagu, 1808); <i>Erichthonius rubricornis</i> (Simpson, 1853); <i>Siphonoecetes typicus</i> Krøyer, 1845; <i>Crassikorophium crassicorne</i> (Bruzelius, 1859); <i>Crassikorophium bonelli</i> (H. Milne Edwards, 1830); <i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766); <i>Chelicorophium maeoticum</i> (Sowinsky, 1898); <i>Corophium orientale</i> Schellenberg, 1928; <i>Microdeutopus damnoniensis</i> (Spence Bate, 1856)
Новые виды для науки (3 вида)	<i>Ampelisca sevastopoliensis</i> Grintsov, 2011 (Приложение А, рис. 133); <i>Echinogammarus karadagiensis</i> Grintsov, 2009 (Приложение А, рис. 134); <i>Parhyale taurica</i> Grintsov, 2009 (Приложение А, рис. 135)
Не учтенные ранее виды (11 видов)	<i>Apohyale crassipes</i> (Heller, 1866) [265] (Приложение А, рис. 136), указан как <i>Hyale crassipes</i> (Heller, 1866)]; <i>Jassa marmorata</i> Holmes, 1905 [37; 265] (Приложение А, рис. 137); <i>Apherusa chiereghinii</i> Giordani-Soika, 1949 [265] (Приложение А, рис. 138); <i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937) [265] (Приложение А, рис. 139); <i>Nototropis massiliensis</i> (Bellan-Santini, 1975) [265] (Приложение А, рис. 140); <i>Echinogammarus foxi</i> Chellenberg, 1828 [265; 54] (Приложение А, рис. 141); <i>Platorchestia platensis</i> (Krøyer, 1845) [38; 265; 57] (Приложение А, рис. 142); <i>Caprella equilibra</i> Say, 1818 [265; 271] (Приложение А, рис. 143); <i>Microprotopus cf. maculatus</i> [61] (Приложение А, рис. 144).
Виды сведенные в синонимы (24 вида) Прим. В квадратных скобках указаны работы, где упоминаются новые названия синонимов	<i>Amphithoe vaillanti</i> Lucas, 1864 [209; 223; 327]; <i>Coremapus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857) [209; 223]; <i>Corophium acherusicum</i> Costa, 1853 [229; 332]; <i>Corophium bonelli</i> H. Milne Edwards, 1830 [229]; <i>Corophium crassicorne</i> Bruzelius, 1859; <i>Corophium maeoticum</i> Sowinsky, 1898 [229]; <i>Corophium runcicorne</i> Della Valle, 1893 [229; 363]; <i>Erichthonius hunteri</i> (Spence Bate, 1862) [223; 286]; <i>Gammarus (Marinogammarus) marinus</i> Leach, 1815 [223]; <i>Gammarus (Marinogammarus) olivii</i> H. Milne Edwards, 1830 [381]; <i>Gammarus (Rivulogammarus) duebeni</i> Lilljeborg, 1852 [209; 231]; <i>Grubia crassicornis</i> (Costa, 1853) [223]; <i>Hyale perieri</i> (Lucas, 1849) [230; 323]; <i>Hyale prevostii</i> (H. Milne Edwards, 1830) [230]; <i>Hyale dollfusi</i> , Chevreux, 1911 [230]; <i>Jassa dentex</i> (Czerniavski, 1868) [223; 255]; <i>Jassa ocia</i> Spence Bate, 1862 [244]; <i>Microprotopus minutus</i> Sowinsky, 1894 [223; 326]; <i>Monoculodes gibbosus</i> Chevreux, 1888 [226]; <i>Orchestia gammarella</i> (Pallas, 1766) [223; 343]; <i>Pleonexes gammaroides</i> Spence Bate, 1857 [223; 278]; <i>Siphonoecetes dellavallei</i> Stebbing, 1899 [296]; <i>Talorchestia brito</i> Stebbing, 1891 [330]; <i>Talorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826) [363]

К настоящему времени для некоторых видов, новых для науки, описанных Гринцовым В.А., указаны результаты секвенирования по “cytochrome oxidase subunit 1 (COI)” и “16S ribosomal RNA gene”. Для вида *E. karadagensis* идентификаторы последовательностей в базе GenBank NCBI следующие: по “COI” (ON258047.1 и ON258095.1); по “16S” (ON258287.1 и ON258251.1). Выравнивание частичных последовательностей для “COI” и “16S” для *E. karadagensis* дана в приложении (Приложение А, табл. 47).

Полученные результаты можно разделить на 2 категории. Первая категория – изменение таксономических названий, возникших в процессе уточнения статусов видов. Всего результат таксономических изменений коснулся 25 видов из 80, затронув треть видового списка. Во вторую категорию можно отнести все остальные изменения, связанные с процессами вселения видов, обнаружения новых для науки видов или динамику видового состава в историческом аспекте (обнаружение новых, ранее не учтенных видов или отсутствие регистрации ранее обнаруженных видов). Всего в данной категории зарегистрировано 27 видов, то есть тоже почти треть от всего списка.

Распределение числа видов амфипод зарегистрированных в Чёрном море по регионам представлено на рисунке 7.



Рисунок 7 — Число видов амфипод, зарегистрированных в прибрежье акваторий Чёрного и Азовского морей

Анализ среднего таксономического своеобразия  $\Delta^+$  (дельта) и индекса вариабельности  $\Lambda^+$  (лямбда), предложенные в работе [395], показали для Азовского и Чёрного морей следующие результаты (рис. 8).

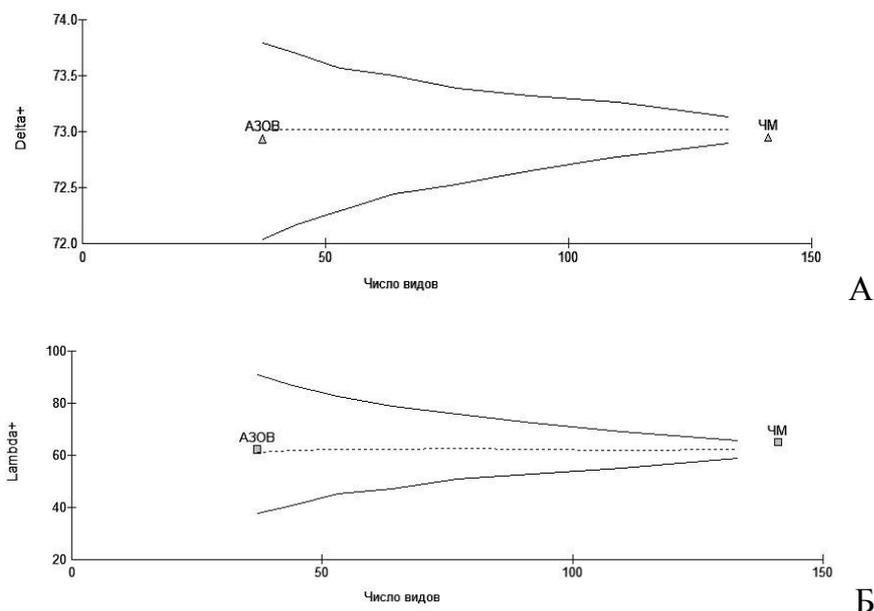


Рисунок 8 — Значения индексов таксономического своеобразия  $\Delta^+$  (А) и вариабельности  $\Lambda^+$  (Б) для таксоценов амфипод Чёрного (ЧМ) и Азовского (Азов) морей, рассчитанных на основе общего мастер-листа Азовского и Чёрного морей.

По индексу «дельта» все амфиподы обоих комплексов расположены практически на линии среднеожидаемой величины для общего списка амфипод Чёрного и Азовского морей (рис. 8), что характеризует эту таксономическую структуру как иерархически выровненную и близкую по вертикальной архитектонике к структуре амфипод Азовского и Чёрного морей.

По значению индекса вариабельности «лямбда» (рис. 8, Б) все амфиподы как Азовского, так и Чёрного морей близки к среднеожидаемому уровню (пунктир) вариабельности структуры таксономического древа.

**Заключение по главе 3.** Таким образом, фауна амфипод Чёрного и Азовского морей включает 143 вида, относящихся к 66 родам 26 семействам 3 подотрядам. Наиболее представлен подотряд Senticaudata, подотряд Colomastigidea представлен 1 видом, подотряд Amphilochidea занимает промежуточное положение. Разнообразие амфипод Азовского моря (52 вида) существенно меньше такового Чёрного моря (134 вида). Разнообразие на уровне семейств существенно выше, чем родов и видов внутри

семейств, что характерно для других регионов Мирового океана. За последние 35 лет изменения видового состава затронули треть от всего списка видов. Из всех регионов Чёрного моря наибольшее число видов отмечено для побережья Турции и Крыма (81 и 73 вида). Таксономическое разнообразие амфипод Чёрного и Азовского морей близко к среднеожидаемому вариабельности структуры таксономического древа обоих водоемов. В материалах главы использованы следующие работы автора: [37; 38; 54; 57; 61; 62; 198; 199; 200; 201; 265].

## ГЛАВА 4 ФОРМИРОВАНИЕ И ХОРОЛОГИЯ ФАУНИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА АМФИПОД ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ

Анализ формирования амфипод фауны Чёрного и Азовского морей следует разделить на две части: хорологию и хронологию вселения амфипод в данные бассейны Мирового океана. Причина подобного разделения в разном характере информации: хорология представляет пространственную составляющую, а хронология – временную.

*Хронология.* За свою историю Чёрное море претерпело ряд изменений. Выделяют следующий ряд бассейнов в хронологической последовательности от самого древнего к современному: океан Тетис, Сарматское море, Меотическое море, Понтийское озеро-море, Чаудинское море, Древнеевксинский бассейн, Карангатское море, Новоевксинское море, Чёрное море. В процессе смены этих бассейнов колебалась и солёность от 5 до 30‰, чередуясь без определенной тенденции [75]. Соответственно и амфиподы, то приспособленные к солоноватым водам, то к морским, заселяли эти бассейны. По хронологии, согласно [30], наиболее древними вселенцами являются виды амфипод, проникшие во время Карангатского бассейна, а наиболее молодыми – каспийские виды, вселившиеся в четвертичный период.

В результате в Чёрном море возникли 2 группы амфипод пространственно разделенные вследствие границ солёности, в которых они могут существовать: понто-каспийские виды (за исключением трех) территориально ограниченные эстуариями крупных рек и распресненными лиманами с солёностью не выше 3‰, и их фауна не смешивается с представителями других групп [30]. Представители других групп населяют воды Чёрного и Азовского морей с более высокой солёностью.

*Хорология.* В настоящее время в результате естественных процессов (вселение и видообразование), а также уточнения таксономической принадлежности и многолетних изменений, распределение видов амфипод, живущих в Чёрном и Азовском морях (за исключением понто-каспийских видов), существенно изменилось по регионам Мирового океана (Приложение А, табл. 43). Сравнение данных 1977, 1985гг. [30, 31] и настоящего времени представлено в табл. 2. В таблице виды, сведенные в синонимы,

представлены в современной синонимии, виды, не обнаруженные после 1977 г., а также не встреченные до 2000-2022 гг., опущены.

Таблица 2 — Распределение видов амфипод Чёрного и Азовского морей (за исключением понто-каспийских видов) по хорологической принадлежности (данные с 1977, 1985 гг. [30, 31] по настоящее время)

Виды амфипод	Данные 1977, 1985 гг.	Данные 2000-2022 гг.
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; юго-восточная Африка [212]; Азовское море [31]
<i>Ampithoe ramondi</i> Leach, 1814	Эндемик Средиземного и Чёрного морей	Северная часть Атлантического океана [405]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [31]; юго-восточная Африка [263]; Карибский бассейн [338]; юго-западная часть Северной Америки [338]; Сиамский залив [247]; Японское море [305]
<i>Apothyale perieri</i> (Lucas, 1849)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Nototropis guttatus</i> (Costa, 1851)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Bathyporeia quilliamsoniana</i> (Bate, 1857)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [31]
<i>Biancolina algicola</i> DellaValle, 1893	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Caprella danilevskii</i> Czerniavski, 1868	Пантропический	Северная часть Атлантического океана [258]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; юго-восточная Африка [263]; Карибский бассейн [338]; юго-западная часть Северной Америки [338]; Желтое море [325]; северная часть Тихого океана [325]
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879	Эндемик Средиземного и Чёрного морей	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Caprella mitis</i> Mayer, 1890	Эндемик Средиземного и Чёрного морей	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Chelura terebrans</i> Philippi, 1839	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [258]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; южная Африка [263]; Новая Зеландия [398]

<i>Centraloecetes dellavallei</i> Stebbing, 1899	Эндемик Средиземного и Чёрного морей	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; южная Африка [212].
<i>Chaetogammarus olivii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	Средиземноморско-лузитанский	Северная часть Атлантического океана [223; 225]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Карибский бассейн [338]; южная Африка [212].
<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [31]
<i>Crassikorophium crassicorne</i> (Bruzelius, 1859)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море; Чёрное море [31; 265]
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1853)	Эндемик Средиземного и Чёрного морей	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Deflexilodes gibbosus</i> (Chevreux, 1888)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Deshayesorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Балтийское море [279].
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223; 225]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Ericthonius difformis</i> H.Milne Edwards, 1830	Циркумпольярный	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [148]
<i>Gammarellus carinatus</i> (Rathke, 1843)	Эндемик Чёрного моря	Чёрное море [31; 265]
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)	Средиземноморско-лузитанский	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [148]
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1866	Средиземноморско-лузитанский	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Gammarus subtypicus</i> Stock, 1866	Средиземноморско-лузитанский	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Harpinia dellavallei</i> Chevreux, 1910	Эндемик Средиземного и Чёрного морей	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]

<i>Hyale pontica</i> Rathke, 1847	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [148].
<i>Leptocheirus pilosus</i> Zaddach, 1844	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Medicorophium runcicorne</i> (DellaValle, 1893)	Эндемик Средиземного и Чёрного морей	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Megaluropus agilis</i> Hoek, 1889*	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Чёрное море [31; 265]; южная Африка [212].
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [31]
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke, 1843)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265].
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического Океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [31]
<i>Microdeutopus stationis</i> DellaValle, 1893	Эндемик Средиземного и Чёрного морей	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223; 225] Средиземное море; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [31]
<i>Microprotopus longimanus</i> Chevreux, 1887	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [148]
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	Всесветный	Всесветный
<i>Nannonyx goesii reductus</i> Greze, 1975	Эндемик Чёрного моря	Чёрное море [31; 265]
<i>Orchestia gammarellus</i> (Pallas, 1766)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [31]
<i>Orchestia mediterranea</i> Costa, 1853	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]

<i>Orchestia montagui</i> Audouin, 1826	Эндемик Средиземного и Чёрного морей	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Perioculodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [31]; Индийский океан [262]
<i>Photis longicaudata</i> (Spence Bate & Westwood, 1862)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Карибский бассейн [338]; юго-западная часть Северной Америки [338]
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223; 225]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; южная Африка [262]; Карибский бассейн [338]
<i>Pleonexes helleri</i> (Karaman, 1975)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [265]
<i>Plumulojassa ocia</i> (Spence Bate, 1862)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223; 225]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; Азовское море [31]
<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Stenothoe marina</i> (Spence Bate, 1856)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223; 225]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]; острова Барбадос
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223; 225]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]
<i>Tritaeta gibbosa</i> (Spence Bate, 1862)	Средиземноморско-атлантический	Северная часть Атлантического океана [223; 225]; Средиземное море [222]; Чёрное море [31; 265]

Примечание: жирным шрифтом выделены области Мирового океана, не отмеченные ранее в 1977 г.;\* - вид, чей ареал сократился в настоящее время.

Из результатов сравнительного анализа следует, что почти все известные на момент 1977 г. и в настоящее время виды делятся на две большие группы. В первой группе (39 видов) хронология видов не изменилась к настоящему времени. Во второй группе (16 видов) ареал видов расширился. Наконец, единственный вид *Megaluropus*

*agilis* Ноек, 1889, чей ареал сузился, в настоящее время из него выпало Средиземное море. В результате расширился ареал у существенной части видов, известных в оба временных периода. Причина расширения ареалов остается неясной, поскольку это может быть следствием и продолжающихся исследований и реального распространения видов по акватории Мирового океана.

Хорологию амфипод Чёрного и Азовского морей исследовали многие карцинологи [23, 28, 29, 64, 145, 149, 170, 341]. В результате в 1977 г. все имеющиеся на то время виды амфипод были разделены на следующие категории [30] – всесветные (1 вид), каспийские (43), пантропические (1), средиземноморско-атлантические (45), североатлантические (4), средиземноморско-лузитанские (6), эндемики Средиземного и Чёрного морей (9), эндемики Чёрного моря (2), эндемики Чёрного и Азовского морей (2) и циркумполярные (1). Термин «каспийские» использованный в работе [30], по нашему мнению, не совсем полно отражает характеристику этих амфипод, поскольку эти виды сформировались не только в акватории Каспия, но также и Чёрного моря, входившего в состав древнего бассейна, а также наличие эндемизма в данной группе [145]. Правильнее назвать данную группу амфипод «понто-каспийской», термином, используемым в ряде работ [9, 11, 123].

Понто-каспийские амфиподы стоят особняком, поскольку ограничены устьями рек, эстуариями и распресненными лиманами небольшой площади по отношению к бассейну Чёрного моря. Понто-каспийские амфиподы и представители других групп соприкасаются друг с другом, но, как правило, не смешиваются [66]. Только три вида понто-каспийских видов по [147] живут собственно в Чёрном море: *E. ischnus*, *C. baeri*, *P. maeoticus*.

Большинство из 29 видов, не известных в 1977 г. и зарегистрированных в настоящее время, ограничены бассейнами Атлантического океана, Средиземного и Чёрного морей. Таким образом, амфипод Чёрного и Азовского морей можно охарактеризовать как обедненную Средиземноморско-Атлантическую с примесью представителей других океанов, доля которых не превышает 20% от общего числа известных к настоящему времени амфипод в Чёрном и Азовском морях. Соотношение числа видов между группами представлено на рис. 9.

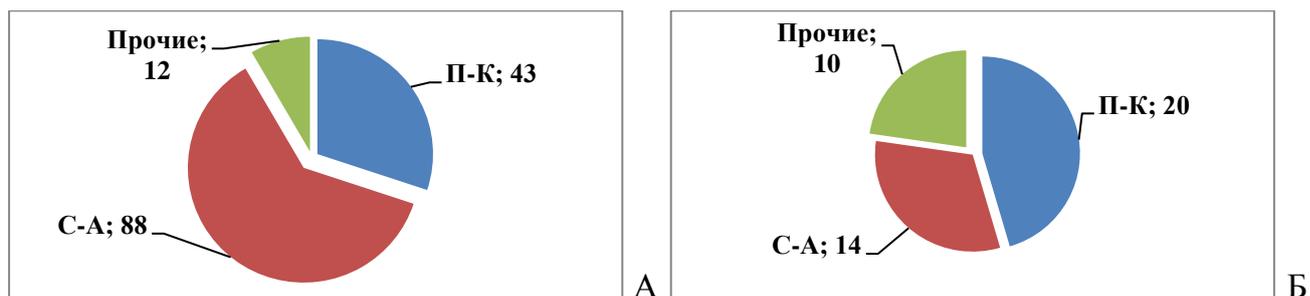


Рисунок 9 — Распределение числа видов амфипод между группами в Черном (А) и Азовском (Б) морях; «С-А» – северо-атлантический комплекс; «П-К» – понто-каспийский комплекс

Поскольку все амфиподы Чёрного и Азовского морей пространственно делятся на понто-каспийских представителей и амфипод других групп, важно рассмотреть состояние таксономического своеобразия по этим двум совокупностям (рис. 10).

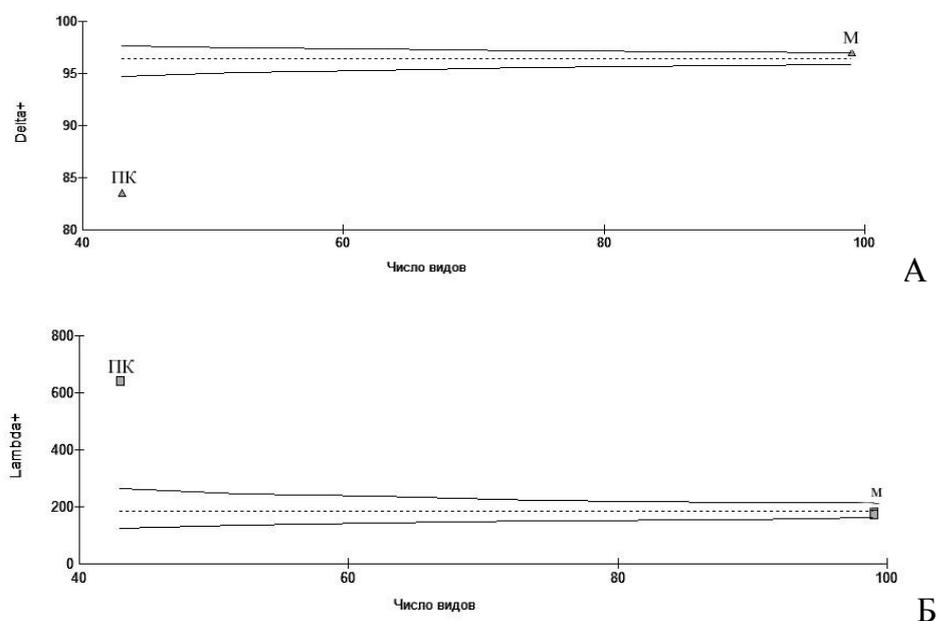


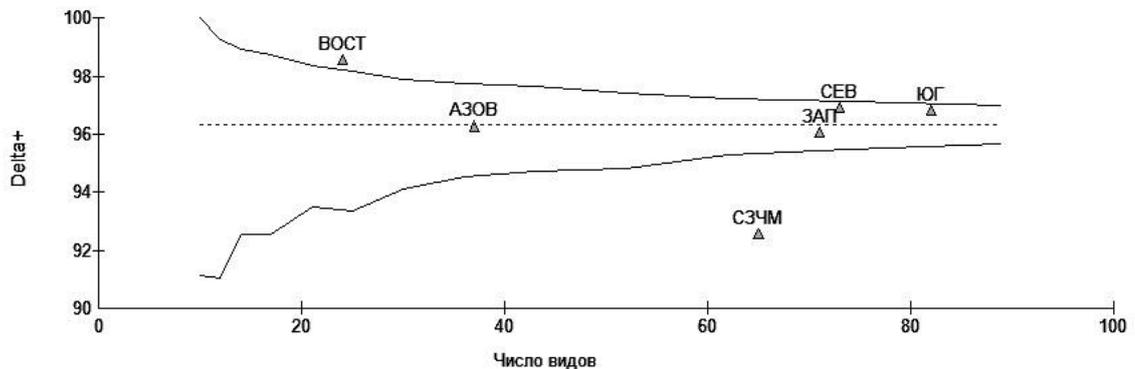
Рисунок 10 — Значения индексов таксономического своеобразия  $\Delta^+$  (А) и варибельности  $\Lambda^+$  (Б) для понто-каспийских и других амфипод Чёрного моря и Азовского моря, рассчитанных на основе общего мастер-листа Азовского и Чёрного морей. ПК – понто-каспийские амфиподы, М – амфиподы других групп

По индексу среднего таксономического своеобразия «дельта» (рис. 10, А) из 95% вероятностной воронки выпадают понто-каспийские амфиподы, которые

характеризуются слабым разнообразием родов и особенно семейств. Многие рода представлены значительным количеством видов, т.е. наибольшее разнообразие зарегистрировано на уровне видов. Это характеризует таксономическую структуру понто-каспийских амфипод как сдвинутую от таксономической выравненности в сторону обеднения, что и отразилось на положении точки понто-каспийской группы на графике (рис. 10, А). Амфиподы за исключением понто-каспийских видов точно соответствуют среднеожидаемой величине таксономической выравненности, попадая в 95% вероятностную воронку.

По значению индекса варибельности «лямбда» (рис. 10, Б), также выделяется понто-каспийские виды амфипод. Вследствие вышеуказанной особенности таксономии данной группы на графике, она попала в участок графика, соответствующий низкой степени варибельности таксономического состава. Амфиподы за исключением понто-каспийских амфипод попали точно в 95% вероятностную воронку, и находится почти на линии средне ожидаемой величины для Чёрного и Азовского морей.

Подобная ситуация с таксономическим разнообразием понто-каспийских амфипод и других групп откладывает отпечаток также на таксономическое разнообразие регионов Чёрного моря. Индексы таксономического своеобразия и его варибельности, рассчитанные для каждого из регионов Чёрного моря, а также в сравнительном аспекте этих регионов с Азовским морем показали следующее (рис. 11).



А

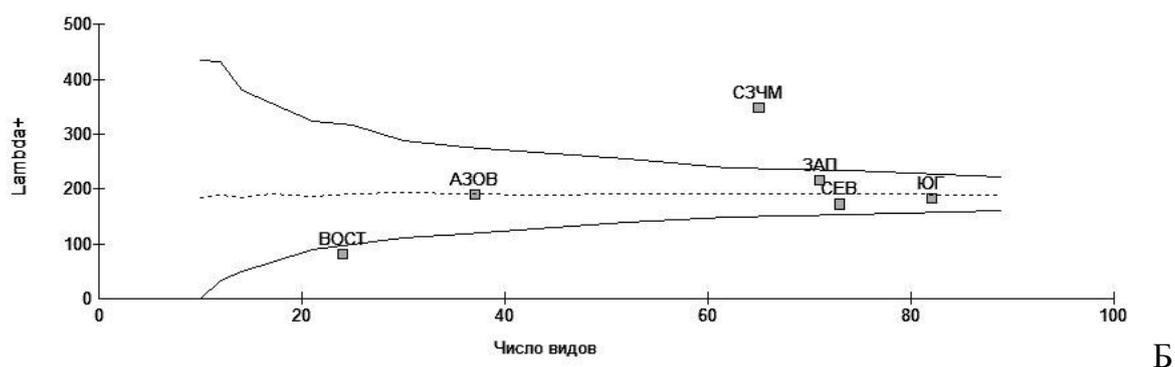


Рисунок 11 — Значения индексов таксономического своеобразие  $\Delta^+$  (А) и варибельности  $\Lambda^+$  (Б) для таксоценоза амфипод регионов Чёрного моря и Азовского моря, рассчитанных на основе общего мастер-листа Азовского и Чёрного морей. АЗОВ – Азовское море, ВОСТ – восточная часть Чёрного моря (Кавказское побережье), ЗАП – западная часть Чёрного моря (Болгария, Румыния), СЗЧМ – северо-западная часть Чёрного моря (Украина), СЕВ – северная часть Чёрного моря (Крым), ЮГ – южная часть Чёрного моря (Турция)

По индексу среднего таксономического своеобразие «дельта» из 95% вероятностной воронки выпадает два региона: северо-западная часть Чёрного моря и восточное побережье Кавказ. Оба характеризуются своей спецификой, накладывающей отпечаток на таксономию амфипод.

В северо-западную часть Чёрного моря впадают крупные реки (Дунай, Днепр). Выражены эстуарии рек, множество распресненных лиманов. Вследствие наибольшего распреснения в данном регионе наиболее разнообразны понто-каспийские амфиподы из всех регионов Чёрного моря. Однако, понто-каспийские амфиподы характеризуются слабым разнообразием родов и особенно семейств. Некоторые рода представлены значительным количеством видов, т.е. наибольшее разнообразие отмечается на уровне видов, а соотношение моно-, олиго- и поливидовых ветвей таксономического древа разбалансировано. Это привело к смещению точки северо-западной части Чёрного моря на графике «дельты» (рис. 11, А) ниже 95% вероятностной воронки.

Восточная часть Чёрного моря (Кавказ) характеризуется быстрым свалом глубин, слабо выраженным шельфом, среди биотопов преобладают скальные образования, валуны и камни, слабо выражены биотопы рыхлых грунтов в прибрежье. Кроме того,

изученность данного региона фрагментарна. Это привело к обеднению таксономического состава амфипод в целом. Однако, в противоположность северо-западной части Чёрного моря, Amphipoda этого региона представлена множеством родов и семейств, на фоне малого числа видов в родах, а соотношение моно-, олиго- и поливидовых ветвей более сбалансировано, чем для других регионов Черного моря. Это привело к смещению точки восточной части Чёрного моря в область графика «дельты» (рис. 11, А) выше 95% вероятностной воронки.

Остальные регионы Чёрного моря, а также Азовское море расположены в пределах 95% вероятностной воронки, что позволяет применить полученные результаты к этим регионам, попавшим в область воронки.

По значению индекса вариабельности «лямбда» (рис. 11, Б), также выделяется два региона за пределы 95% вероятностной воронки – северо-западная и восточная части Чёрного моря. Северо-западная часть Чёрного моря характеризуется низкой вариабельностью таксоцена, поскольку немногие рода и семейства представлены значительным количеством видов. В результате на графике точка «СЗЧМ» оказалась значительно выше 95% вероятностной воронки.

Таксоцен амфипод восточной части Чёрного моря представлен рядом видов, входящих в относительно многие роды и особенно семейства, что привело к высокой степени вариабельности таксоцена, существенно более высокой, чем отмечено для средне ожидаемой величины всего списка амфипод, и выше 95% вероятностной воронки. В результате точка, соответствующая восточной части, оказалась ниже на графике (рис. 11, Б).

Результаты многомерного шкалирования (рис. 12) выявили различия в расположении регионов Чёрного моря и Азовского моря. Наиболее близко расположены два региона: северный (Крым) и западный (Болгария, Румыния). Нулевой уровень функции стресса отражает полное сходство визуального различия на графике реальному сходству по видовому составу.

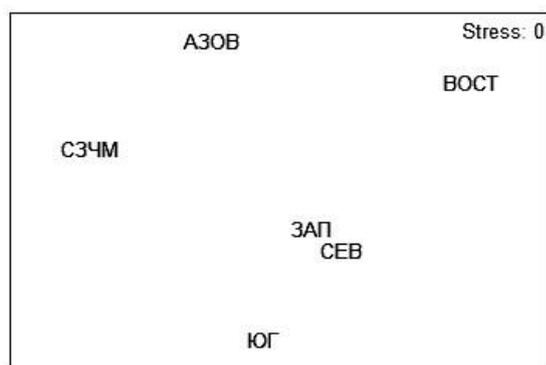


Рисунок 12 — Результаты МДС анализа для районов Чёрного моря и Азовского морей (индекс сходства Брея-Кертиса, трансформированная матрица в режиме присутствие/отсутствие, функция стресса 0). АЗОВ – Азовское море, ВОСТ – восточная часть Чёрного моря (Кавказское побережье), ЗАП – западная часть Чёрного моря (Болгария, Румыния), СЗЧМ – северо-западная часть Чёрного моря (Украина), СЕВ – северная часть Чёрного моря (Крым), ЮГ – южная часть Чёрного моря (Турция)

Выявленные различия между регионами подтверждают данные кластерного анализа, проведенного на основе сходства индекса Брея-Кертиса в режиме «присутствие/отсутствие» (рис. 13).

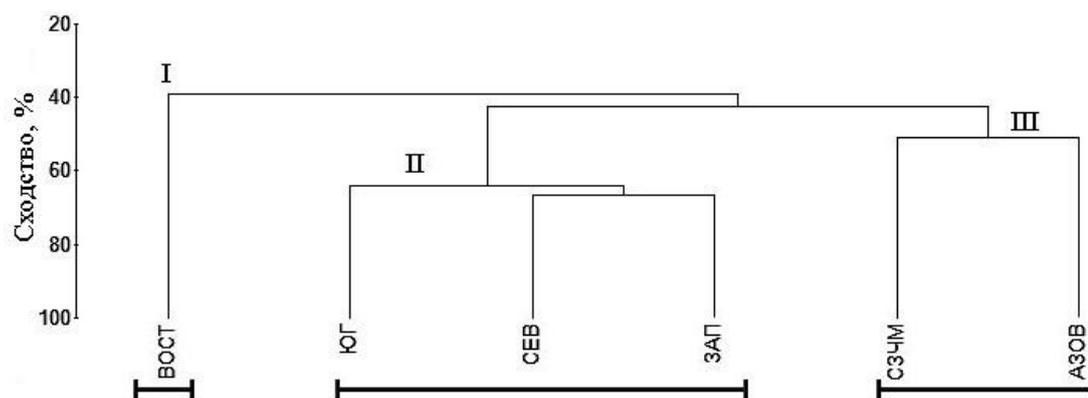


Рисунок 13 — Дендрограмма относительного сходства регионов (по индексу Брея-Кертиса на основе фаунистических списков, в режиме «присутствие/отсутствие»). АЗОВ – Азовское море, ВОСТ – восточная часть Чёрного моря (Кавказское побережье), ЗАП – западная часть Чёрного моря (Болгария, Румыния), СЗЧМ – северо-западная часть Чёрного моря (Украина), СЕВ – северная часть Чёрного моря (Крым), ЮГ – южная часть Чёрного моря (Турция)

По данным кластерного анализа на уровне значения индекса Брея-Кертиса 45% выделяется три кластера. Кластер “I” выделяет район восточного побережья, который можно охарактеризовать как регион с относительно малым числом видов, но с высоким таксономическим разнообразием (рис. 13, А, Б). Одной из причин особенностей региона является малая ширина шельфа, а также близкий свал глубин вблизи Кавказа и соответственно меньшими возможностями выбора пригодных биотопов амфиподами, что приводит к уменьшению числа видов. Кластер “II” объединил три региона Чёрного моря – южный (Турция), западный (Болгария и Румыния) и северный (Крым). Этот кластер можно охарактеризовать как охватывающий наибольшую часть акватории Чёрного моря, характеризующийся большим таксономическим разнообразием и относительно большим числом видов.

Все эти регионы можно охарактеризовать как участки побережья с разнообразными грунтами [253, 384], к тому же в регион Турции через пролив Босфор в первую очередь попадает средиземноморская вода, приносящая виды амфипод, отсутствующие в других регионах Чёрного моря. Кластер “III” охватил распресненную мелководную часть Черного моря (северо-запад) и Азовское море, также распресненное в сравнении с Черным морем. Данный кластер характеризуется слабым таксономическим разнообразием на фоне наибольшего видового разнообразия понто-каспийских амфипод.

Суммируя все вышесказанное в данной главе и сопоставляя данные с другими регионами Мирового океана возможно сказать следующее. Современное состояние таксоцены амфипод в Черном и Азовском морях тесно связано с рядом обстоятельств: историей заселения акватории Чёрного и Азовского морей в процессе формирования этих бассейнов; сложившейся ситуацией с окружающей средой в настоящее время; возможностью вселения новых видов в связи с человеческим фактором и естественными процессами.

Ситуация с соотношением числа видов понто-каспийских и других групп амфипод в Чёрном и Азовском морях остается относительно стабильной в последние десятилетия, по причине наличия эстуариев крупных рек и распресненных лиманов, обеспечивающих выживание понто-каспийских видов. И. И. Грезе указывает на 72 вида

амфипод, принадлежащих к другим группам (без понто-каспийских видов) [30]. В настоящее время отмечено 80 видов этих групп, что довольно близко к данным 1977 г. [30, 265]. Несмотря на некоторую тенденцию увеличения числа видов вследствие разных причин (вселение, синонимия, выявление новых видов и пр.) цифры близки, что свидетельствует о стабильных негативных факторах и параметрах среды, не позволяющих проникнуть в этот водоем значительному числу видов, известных, например, в Средиземном море [222]. Это, прежде всего, пониженная соленость Чёрного, и особенно Азовского морей, наличие сероводорода на глубинах, начиная примерно со 100 метров [30, 105]. Соленость, как известно, является жестким ограничительным фактором не только для многих видов, но и для целых групп амфипод [30]. Наличие сероводородной зоны не позволяет относительно глубоководным видам (например, ряду видов семейства Ampeliscidae), распространенным в Средиземном море [30, 222], заселять Чёрное море. Среди относительно небольших причин, влияющих на амфипод, можно назвать отсутствие пищевых ресурсов для узко специализированных по питанию видов (например, ряда видов семейств Leucothoidae, Colomastigidae приуроченных к обитанию в губках и других организмах [30, 222], отсутствующих в Чёрном море). Температурный фактор в данном случае недостаточно мощно воздействует на амфипод, поскольку в Средиземном море, где видов этих ракообразных намного больше, температура также колеблется в широких пределах с учетом большого диапазона глубины. Нельзя исключать состояние изученности амфипод Чёрного и Азовского морей, поскольку продолжается открытие новых для науки видов в Чёрном море в последние десятилетия [30, 46, 51, 266]. Это свидетельствует о том, что в систематическом плане амфиподы Чёрного моря недостаточно изучены.

Причины различия числа видов, заселивших разные участки побережья Чёрного моря, в настоящее время неясны, хотя на некоторые моменты можно указать (помимо разной изученности участков). Так в районе северо-западной части Чёрного моря и у побережья Румынии большие площади занимают эстуарии крупных рек и распресненные лиманы, что отражается на таксономическом составе амфипод и их меньшему разнообразию. Наибольшее видовое разнообразие амфипод в побережье Турции объясняется разнообразием биотопов [253] и поступлением более соленой средиземноморской воды через пролив Босфор, позволяющие выжить видам амфипод,

не преодолевших барьер солености в других регионах. Меньшее число видов амфипод в прибрежье Болгарии, кроме прочих причин, может быть связано со спецификой грунтов прибрежной зоны, где преобладают рыхлые грунты [384], что затрудняет вселение видов амфипод, приуроченных к твердым субстратам, покрытым перифитоном. Прибрежье Кавказа, помимо слабой изученности, характеризуется резким свалом глубины и относительно малой шириной шельфа, что может затруднять формирование поселений амфипод. Крымское прибрежье характеризуется большим разнообразием субстратов: от скальных массивов с юго-запада до юго-востока, до различных рыхлых грунтов запада и северо-запада [80]. Кроме того, с увеличением глубины рыхлые грунты выражены по всему прибрежью Крыма.

Вопросы вселения организмов в Чёрное море активно обсуждаются многие десятилетия [30, 31]. Вселение амфипод в Чёрное море возможно по двум причинам: естественное распространение видов с течениями и в результате человеческой деятельности, в первую очередь, интенсивного судоходства [189], неизбежно сопровождающегося переносом живых организмов. По всей видимости, именно в результате вселения, был обнаружен вид *D. thea* в 2004 г. в районе бухты Ласпи в перифитоне бетонных конструкций [267], являющийся редким в Средиземном море [218]. Последующие исследования показали успешное освоение новой акватории этим видом [268]. Активное исследование прибрежья Крыма в предыдущие десятилетия, позволяет высказать предположение, что вид ранее не был пропущен, а именно вселился в данную акваторию.

Однако не только вселением (или видообразованием) можно объяснить регистрацию ряда видов [265], которые ранее не были отмечены [30, 31]. Это объясняется разными причинами: ревизией номенклатуры амфипод, в результате которой некоторые виды сводятся в синонимы (синонимизация); сложностью идентификации или сведение видов до статуса «nomen nudum» (*M. damnoniensis*).

Определенную роль играют многолетние колебания плотности видов, в результате которых, виды, регистрируемые ранее, могут стать редкими и не попадаться исследователям. К примеру, ранее в Чёрном море указывали: *A. bispinosa*, *C. bonelli*, *H. dollfusi*, *J. falcata* [30, 31]. Однако приведенные в более ранних источниках иллюстрации и описание [30, 31] указывают на другие виды: *A. chiereghinii*, *M. insidiosum*, *A. crassipes*,

*J. marmorata*, которые в настоящее время являются массовыми на одних участках побережья, и обычными на других. Возможно, указанные ранее виды присутствуют в Чёрном море, но в последние десятилетия, несмотря на обширные сборы [37, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 49, 53, 69, 62, 104, 121, 164, 261, 265, 313, 320, 368, 370], не были обнаружены экземпляры ранее указанных четырех видов.

#### **Заключение к главе 4.**

Таким образом, сложившееся к настоящему времени видовое разнообразие амфипод в Чёрном и Азовском морях есть результат влияния ряда условий – прежде всего пониженной солености и зараженности основной массы водной толщи сероводородом. Дополнительно к ним на видовое разнообразие влияют антропогенная деятельность, приводящая к интродукции новых видов, состояние изученности, а также история формирования Чёрного и Азовского морей. Все вышеуказанные параметры и факторы способствуют стабильности числа видов амфипод не относящихся к понто-каспийским видам, что отражают близкие значения в 1977 г. (72 вида [30, 31]) и в 2011 г. (80 видов [265]). Наличие крупных рек с выраженными эстуариями обеспечивает стабильность соотношения понто-каспийских и других групп амфипод.

По регионам Чёрного моря видовое разнообразие сложилось вследствие специфики абиотических факторов и параметров (соленость, течения, соотношение твердых и рыхлых субстратов, наличие эстуариев крупных рек, специфики наклона дна в прибрежной части моря). Так, соленость ограничивает, например, расселение 17 видов амфипод только регионом Турции.

Поскольку распределение амфипод по акватории Чёрного и Азовского морей тесно связано с возможностью их адаптации к среде обитания, включая морфологию, важно рассмотреть морфологические аспекты адаптации. В материалах главы использованы следующие работы автора: [37; 40; 41; 42; 43; 44; 45; 46; 49; 51; 53; 62; 69; 121; 265; 266; 267; 268].

## ГЛАВА 5 МОРФОЛОГИЯ ТЕЛА И ПРИДАТКОВ АМФИПОД

Терминологию при анализе морфологии тела амфипод применяли, исходя из принятых названий в работах [64, 217]. Проблемам функциональной или адаптивной морфологии ракообразных посвящено множество работ [13; 17; 18; 23; 48; 83; 84; 230; 285; 337; 340; 352], поскольку понимание адаптивной морфологии для выживания может быть важно в прогнозировании эволюции и сохранении биоразнообразия данной группы. Важность морфологии, как системы приспособлений амфипод к выживанию, подробно отражена в работе В.В. Тахтеева по озеру Байкал. В данном водоеме при отсутствии многих семейств амфипод, обычных в Мировом Океане, их жизненные формы заменили представители имеющихся семейств [177]. Сами жизненные формы амфипод напрямую связаны с особенностями морфологии [176]. При этом адаптивную роль могут играть не только макроэлементы тела амфипод, но и микроструктуры их тел [136; 137 140; 179; 180; 181]. Отсюда важными для выживания особей могут быть внешне незначительные детали, такие как шипы щетинки, зубцы и т. д. Стабильность морфологической структуры амфипод чрезвычайно высока. В 1951 г. Е.Ф. Гурьянова отмечала, что у особей одного и того же вида амфипод соответствующего возраста жестко повторяются элементы тела, включая щетинки, шипы и различные элементы кутикулы [64]. В процессе эволюции ряд видов амфипод приобрели способность строить трубки, что соответствовало возникновению некоторых отличий их морфологии от видов, трубки не строящих. По соотношению числа видов в этих экологических группах, большинство видов в Чёрном и Азовском морях принадлежит к кривосинитам. Так, например, в перифитоне, количество видов трубкожилов, более чем в два раза меньше, чем кривосинитов. Некоторые виды амфипод стали специализироваться, проделывая ходы в разных субстратах (перфораторы). Часть видов отнесена к мезрпсаммофилам, а ряд видов стали комменсалами некоторых беспозвоночных (амфиподы-комменсалы, далее комменсалы).

Схема разделения амфипод Черного и Азовского морей представлена на рис. 2. 3. Изменения морфофизиологии частей тела амфипод рассмотрим в связи с системой

предложенной Северцовым [161]. Амфиподы не претерпели ароморфозы в процессе эволюции, но стали чрезвычайно пластичной группой, демонстрируя множество идиоадаптаций.

Трубкажилов за счет постройки трубок частично обезопасили себя от влияния внешней среды и хищников, но они больше связаны с субстратом относительно кривосинитов, что видно из соотношения числа видов всех трубкажилов Черного и Азовского морей по разным средам обитания (рис 14).

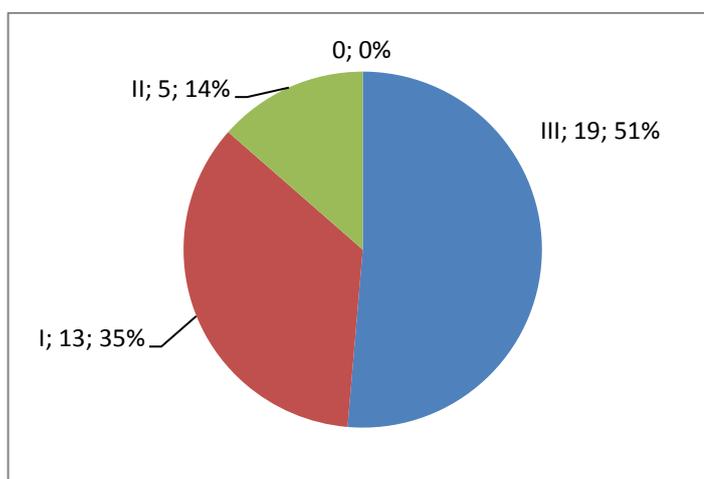
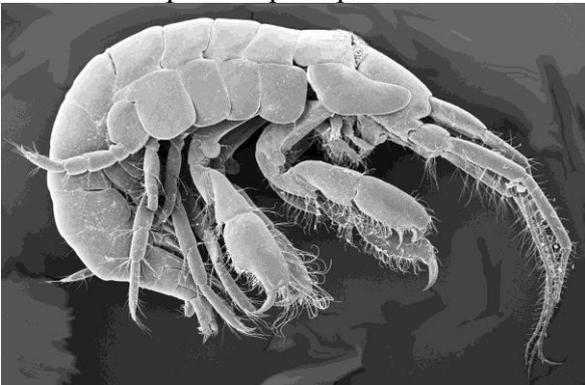
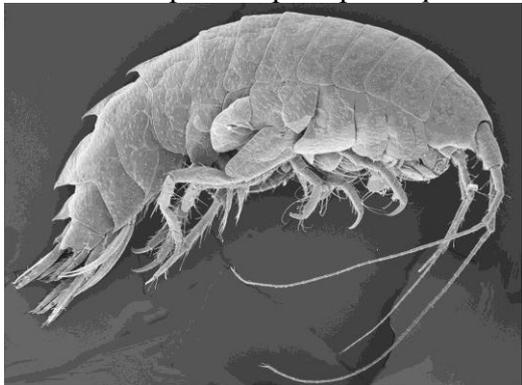
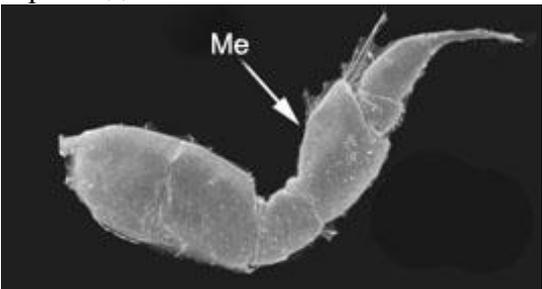
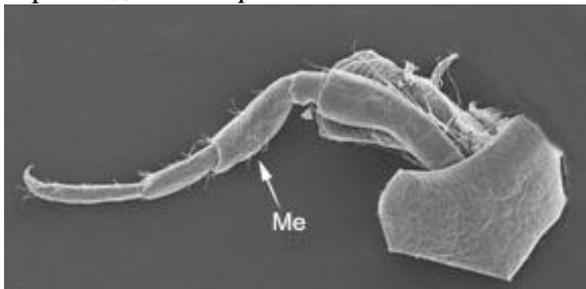


Рисунок 14 — Распределение числа видов трубкажилов по средам обитания, биотопам; I – виды, обитающие в местах скопления детрита вне прибойной зоны (различный субстрат); II – виды, обитающие в зоне скопления детрита на рыхлом грунте; III – виды, предпочитающие макрофиты

Гурьянова Е. Ф. перечислила некоторые особенности морфологии трубкажилов, указав на их связь с жизнью в трубке [64, стр. 68]: коксальные пластинки слабо развиты (ослабление функции защиты брюшной части тела), не образуют сплошной боковой щит, оостегиты самок узкие и длинные, не образующие сплошной камеры (ослабление функции защиты потомства). Эти функции на себя берет трубка. К перечисленным выше признакам можно добавить следующие элементы морфологии: тело без шипов на спинных сегментах (отсутствует дополнительная функция защиты тела от хищников), часто более округлое в сечении или сплющенное в спино-брюшном направлении (оптимизация формы для проживания в трубке); переоподы вооружены «паутинными» железами (добавление функции секреции «паутинного шелка» для строительства

трубок), образующими секрет для строительства трубок и поэтому утолщены на определенных члениках (табл. 3).

Таблица 3 — Характерные элементы адаптивной морфологии трубочкилов и кривосинитов

Трубочкилы	Кривосиниты
<p>Тело в сечении близко к округлому, или сжато в спино-брюшном направлении. Сегменты тела гладкие, без зубцов на спинной стороне. Пример: <i>A. ramondi</i>.</p>	<p>Тело преимущественно сжато с боков или близко к округлому. Сегменты тела часто с зубцами или шипами на спинной стороне. Пример: <i>D. spinosa</i>.</p>
	
<p>Меральные членики (Me) переопод утолщены и содержат железы, с секретом для строительства трубок. Пример: третий переопод <i>M. acherusicum</i>.</p>	<p>Меральные членики (Me) переопод не содержат желез, вырабатывающих секрет для строительства трубок. Пример: четвертый переопод <i>Melita sp.</i></p>
	

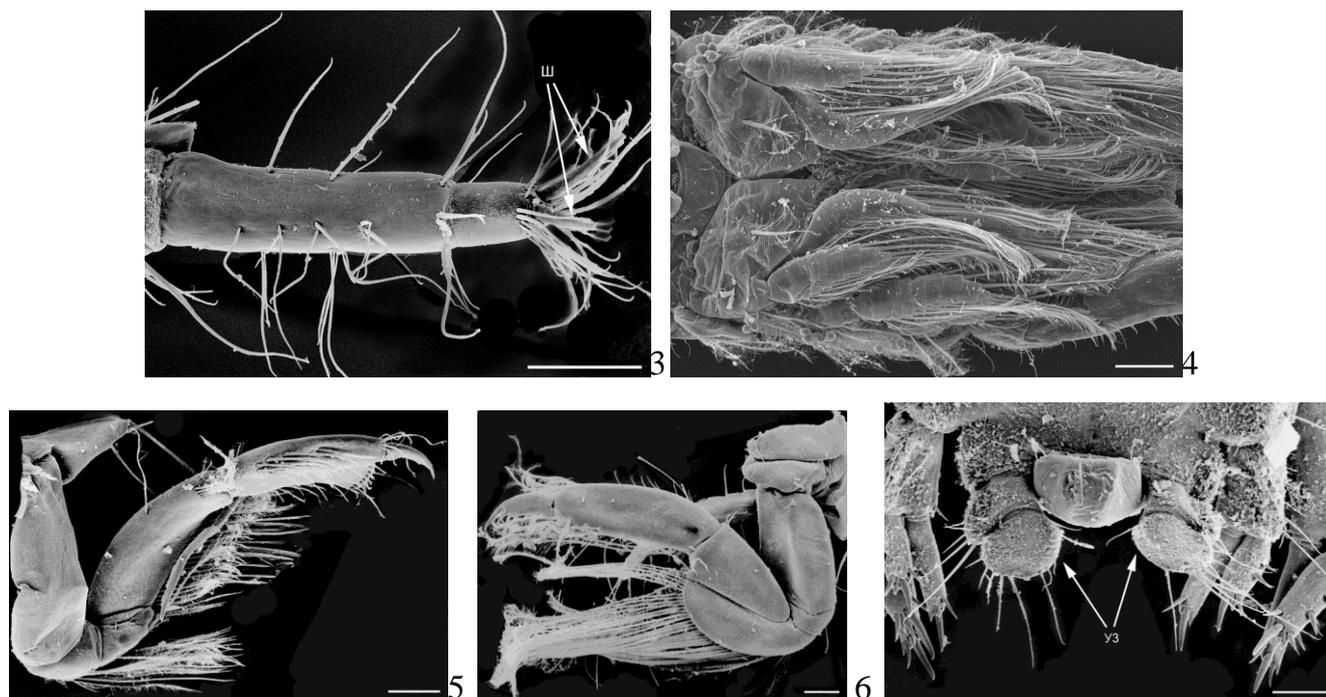
Анализ особенностей морфологии амфипод невозможен без применения терминов, характеризующих ту или иную особенность. Для описания особенностей морфологии амфипод, связанных с тем или иным субстратом или сообществами использовали термины «экоморфа» и «жизненная форма». Согласно Алееву Ю. Г. «Экоморфа – целостная система взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющая общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа» [2]. Таким

образом, экоморфы предполагают модификацию общей конструкции тела под воздействием той или иной среды обитания. Термин «жизненная форма» (ввел А. Гумбольдт, 1807) предполагает менее кардинальные изменения тела и характеризуется следующим «Жизненная форма – внешний облик растений или животных (как систематически близких, так и далеких), отражающий их приспособленность к условиям среды» [65]. Далеко не все комплексы идиоадаптаций амфипод можно рассматривать как экоморфы; все остальные специфические преобразования морфологии возможно обозначить как жизненные формы. В Черном и Азовском морях возможно выделить только одну экоморфу «лазающих» (терм. [23]) амфипод семейства Caprellidae (группа кривосинитов), где преобразования морфологии глубоко затронули общую конструкцию тела. Все остальные комплексы идиоадаптаций рассматриваемых ниже амфипод возможно отнести к гаммаридной экоморфе и ее жизненным формам.

Монокорофиидная жизненная форма трубкажилов («монокорофиидная» по названию рода *Monocorophium*, входящего в данную форму), предпочитает места скопления детрита, где ослаблено влияние прилива. Обозначения этой и других последующих жизненных форм по одному из родов, или семейств, входящих в них, не носит таксономическую специфику, а служит маркером для различения выделенных жизненных форм. Для данной жизненной формы возможно проследить следующие результаты эволюции, выразившиеся в усилении функций ряда придатков, а также уплощения тела сверху вниз, что является относительно редким для амфипод.

Антенны второй пары у представителей этой жизненной формы превратились в хватательные органы, участвующие в сборе пищи (рис. 15, расширение функции захвата, дополнительно к сенсорной и собирательной функциям).





7

Рисунок 15 — Элементы морфологии монокорофиидной жизненной формы (*M. insidiosum*). 1 –самка, антенны первой и второй пар; 2 – внешний вид самца; 3– дистальный конец жгутика антенны 2; 4 – плеоподы; 5 – гнатопод первой пары; 6 – гнатопод второй пары; 7 – уropоды 1-3; А2 – антенны второй пары; Ш – шипы; У3 – третьи уropоды. Масштаб: 1, 2 – 1 мм; 3-7 – 0,1 мм

В результате этого членики претерпели ряд изменений. Четвертые членики стебелька этих антенн значительно утолщены и вооружены мощными, почти прямыми шипами у самок (рис 15. 1) или загнутыми крючковидными зубцами, на дистальном конце у самцов (рис. 15. 2). При этом число члеников жгутиков антенн сократилось, но на дистальном конце последнего членика появились мощные, загнутые шипы (рис. 15. 3, добавление функции удержания на субстрате и функции захвата пищи). На примере данной жизненной формы мы видим добавление функций, среди которых появилась хватательная у антенн 2 пары.

Коксальные пластинки маленькие, не перекрывающиеся, что указывает на ослабление функции защиты брюшной части переона (рис. 15. 2). Частично функцию защиты брюшной части переона берет на себя трубка, а способ питания (фильтрация сетью щетинок на гнатоподах и собирание пищи антеннами) не требует регулярного

выхода особи из трубки. Форма плавательных ножек – плеопод у данной жизненной формы свидетельствует об ослаблении функции плавания. Стебельки плеопод стали короткими, почти ромбовидными, а ветви существенно укоротились (рис. 15. 4). Возможно за счет жизни в трубке вне зоны прибоя, в местообитаниях с достаточным количеством детрита, отсутствует необходимость в значительных перемещениях и преодолении влияния волнового воздействия, что повлияло на форму плеопод [48].

Определенную смену функций трубкажилов монокорофиидной жизненной формы в процессе эволюции претерпели гнатоподы обеих пар, особенно второй пары (рис. 15. 5, 6). Функция хватания сократилась вследствие того, что ее частично взяли на себя антенны второй пары. Однако усилилась функция сбора частичек пищи способом фильтрации, за счет мощной ловчей сети, образованной длинными перистыми щетинками на меральном, карпальном и проподальном члениках. Упростилась также функция третьей пары уropод, как «рулей» при плавании. Значительно сократилась длина стебелька и ветвей этих уropод, а форма ветвей стала широкоовальной (рис. 15. 7). Это указывает об отсутствии необходимости в активном маневрировании. В данную жизненную форму трубкажилов в Черном и Азовском морях входят рода *Chelicorophium* (7 видов), *Corophium* (2), *Monocorophium* (2), *Medicorophium* (1), *Crassicorophium* (1). Больше половины видового состава этой жизненной формы входит в состав понто-каспийской группы (род *Chelicorophium* – 7 видов).

Специфика признаков монокорофиидной формы трубкажилов связаны с выбором местообитаний. Как правило, массовое скопление особей этих видов отмечается в эстуариях крупных рек, распресненных лиманах, или защищенных от открытого прибоя участков моря, где наблюдается накопление взвеси (бухты, гавани, [148]). Подобные участки как нельзя лучше соответствуют специфическому способу сбора пищи с помощью ловчей сети из длинных перистых щетинок на гнатоподах. Длина до 11 мм. Анализ распространения данной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

У ампитоидной жизненной формы («ампитоидная» по названию рода *Ampithoe*, входящего в данную форму) выявлены следующие отличия морфологии (рис. 16).

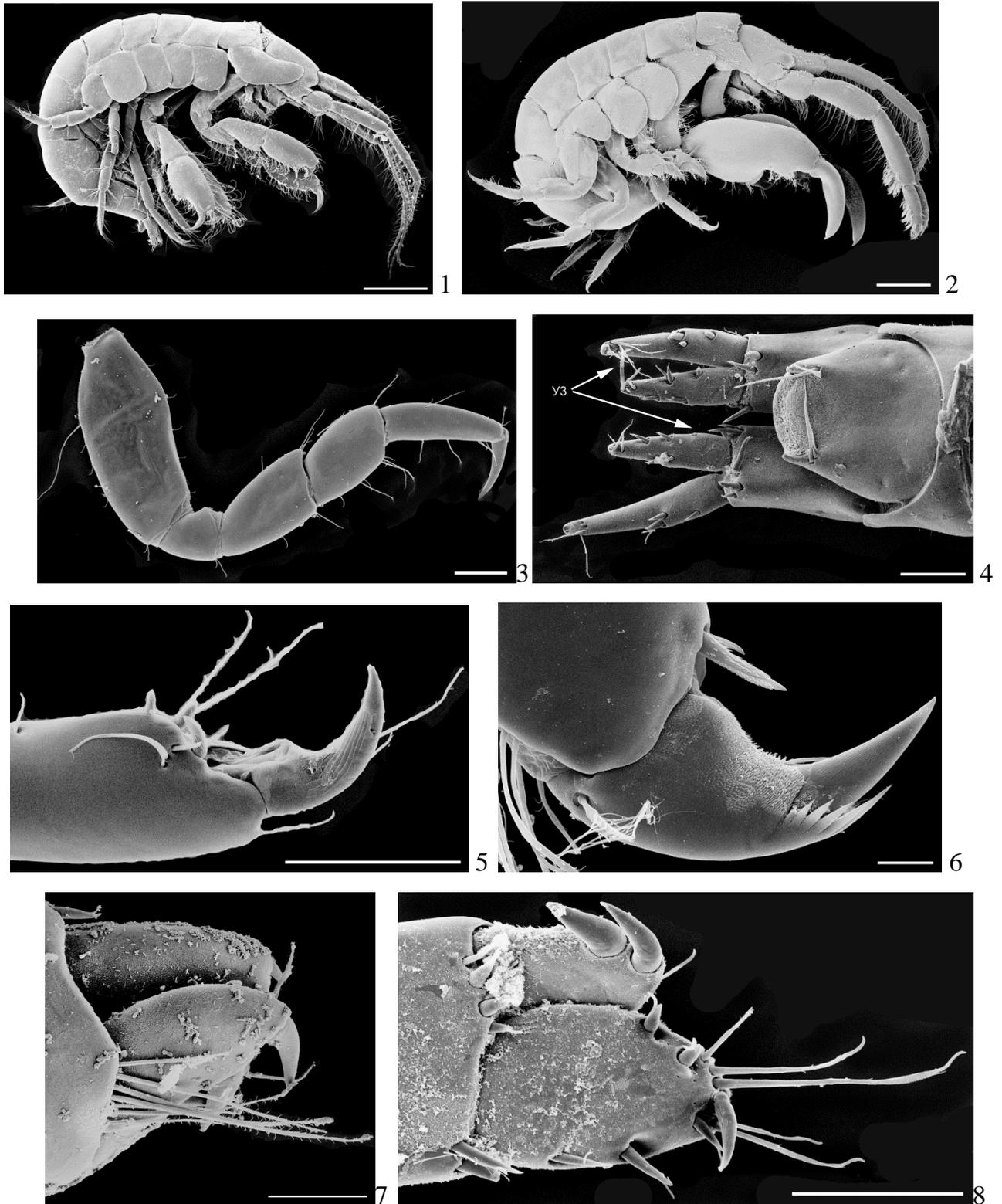


Рисунок 16 — Элементы морфологии ампитоидной жизненной формы. 1 – внешний вид *A. ramondi*; 2 – внешний вид *J. marmorata*; 3 – переопод 3, (*M. gryllotalpa*); 4 – уropод 3 (*M. gryllotalpa*); 5 – коготь переопода 7 (*A. ramondi*); 6 – коготь переоподы 7 (*E. gryllotalpa*); 7 – коготь переопода 7 (*A. ramondi*); 8 – коготь переоподы 7 (*E. gryllotalpa*).

*difformis*); 7 – ветви уропода 3 (*A. ramondi*); 8 – ветви уропода 3 (*C. crassicornis*); У3 – уроподы третьей пары. Масштаб: 1, 2 – 1 мм; 3-6 – 0.1 мм

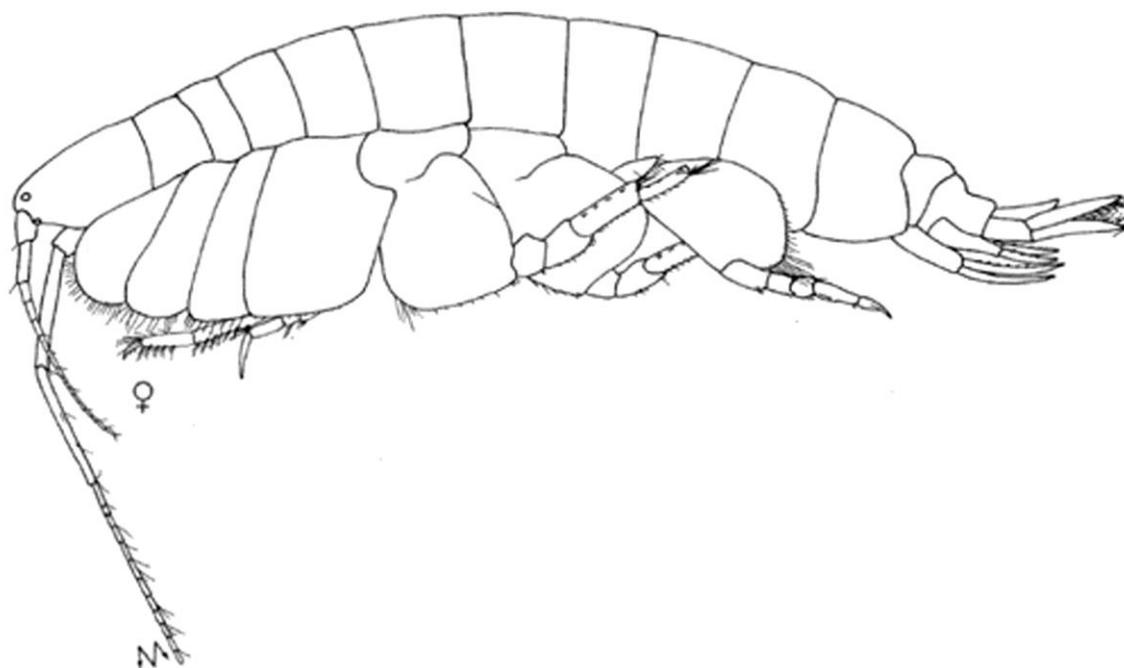
Тело амфипод этой жизненной формы сжато с боков или близко к округлому в поперечном сечении. Имеющиеся некоторые отличия в отдельных придатках недостаточны, чтобы выделить из нее другие жизненные формы, поэтому рассмотрим их внутри данной жизненной формы. Антенны первой и второй пар видоизменяются от органов выполняющих сенсорную функцию (рис. 16. 1, *A. ramondi*), до органов дополнительно к сенсорной функции собирающих пищевые частицы, снабженных рядами длинных щетинок в виде сети (расширение функций, рис. 16. 2, *J. marmorata*). Коксальные пластинки обычные, перекрываются, соприкасаются и прикрывают с боков брюшную часть переона (рис. 16. 1, 2) либо не соприкасаются. Когти некоторых пар переоподов в процессе эволюции претерпели изменения. По нашим данным в этой жизненной форме трубкожилов у разных таксонов форма когтя различается – от простых (рис. 16. 3, *M. gryllotalpa*), до вооруженных дополнительными кутикулярными образованиями – группами щетинок или шипиков (рис. 16. 6, *E. difformis*), что указывает на расширение функций. Кроме функции когтей как зацепа за субстрат добавляется функция когтей вероятно как части прядильного аппарата при постройке трубки. Кроме когтей переопод изменения претерпевают дистальные концы проподусов на участках, куда сгибается коготь. У некоторых видов таким образом возникает система мощных запирающих шипов с рифленой поверхностью (рис. 16. 5, *P. helleri*). Дополнительно к ним коготь со внутренней стороны становится рифленым (усиливается функция удержания субстрата при захвате предмета с использованием когтя).

Третьи уроподы трубкожилов данной жизненной формы видоизменились в диапазоне от «рулей» с ослабленной функцией маневрирования (ветви вытянуты, но сужаются, уменьшаются относительно тела, исчезают щетки щетинок разного типа по бокам, рис. 16. 4), до видоизмененных, вооруженных крючковидными ветвями с шипами и щетинками (смена функции от «рулей» при маневрировании на «зацеп» с помощью системы крючков, рис. 14. 6, *A. ramondi*, 8, *C. crassicornis*). Во вторую экоморфу в Черном и Азовском морях входят рода *Ampithoe* (1 вид), *Cymadusa* (1),

*Erichthonius* (3), *Jassa* (2), *Pleonexes* (1), *Plumulojassa* (1), *Megamphopus* (1), *Photis* (1), *Microdeutopus* (5), *Microprotopus* (2), *Centraloecetes* (1), *Leptocheirus* (1).

Среда обитания представителей ампитоидной жизненной формы прежде всего макрофиты, к которым они прикрепляют трубки. Макрофиты в виде ассоциаций, сообществ или водорослевых матов на дне предоставляют амфиподам сложную разветвленную трехмерную структуру со множеством разнообразных микроусловий. Все особенности морфологии этой жизненной формы, описанные выше, повышают эффективность выживания именно в данной среде обитания. Длина особей до 13 мм. Анализ распространения данной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлена в разделах 5.1 и 5.2.

Ампелисцидная жизненная форма трубкажилов («ампелисцидная» по названию рода *Ampelisca*, входящего в данную форму) отличается от других по следующим параметрам. Глаза слабо развиты, в виде одиночных глазных линз (ослаблена функция ориентации в пространстве с помощью зрения; рис. 17. 1).



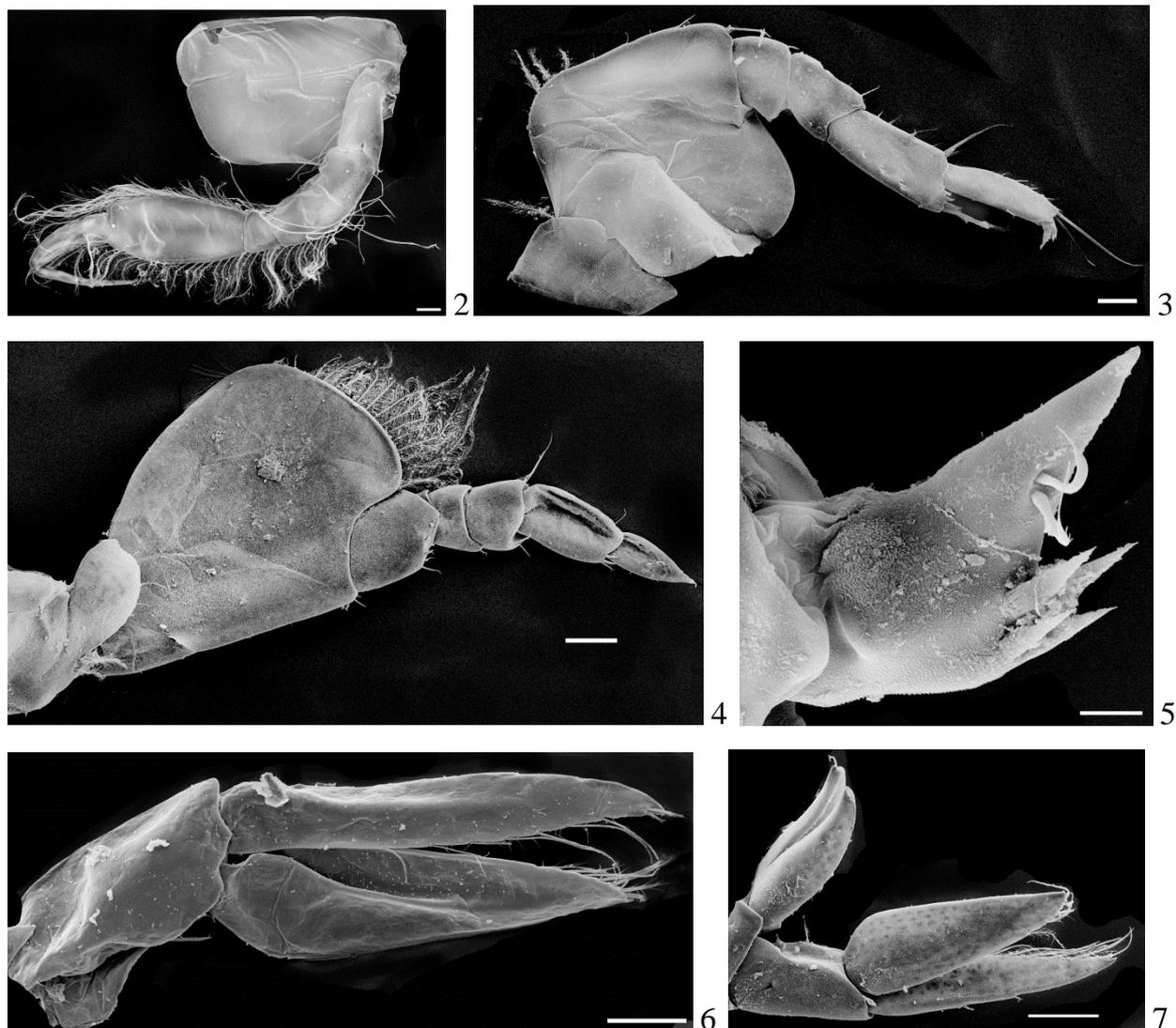


Рисунок 17 — Морфология ампелисцидной жизненной формы. 1 – внешний вид тела *A. diadema* (по Bellan-Santini, 1982); 2 – переопод 4 (*A. diadema*); 3 – переопод 6 (*A. sevastopoliensis*); 4 – переопод 7 (*A. sevastopoliensis*); 5 – коготь переоподы 6 (*A. sevastopoliensis*); 6 – уропод 3 (*A. diadema*); 7 – уропод 3 и тельсон (*A. sevastopoliensis*)

Коксальные пластинки хорошо развиты и закрывают с боков брюшную часть переона, эту же функцию выполняют базальные членики переопод 5-7 и эпимеральные пластинки (рис. 17. 1). Переоподы 4-й пары с развитой системой щетинок разного типа, особенно на проподальном членике (усиление функции ловчей сети для сбора пищи, рис. 17. 2, *A. diadema*) переоподы 6-й и 7-й пар с разной морфологией базиподитов (рис. 17. 3, 4, *A. sevastopoliensis*) и когтей (рис. 17. 4, 5, *A. sevastopoliensis*). При этом на когтях переоподов 6 появились дополнительные шипы (усиление функции удержания на

субстрате, и, возможно, добавление функции при постройке трубки), а когти переоподов 7 (рис. 17. 4, *A. sevastopoliensis*) видоизменились в каплевидную форму, утратив, таким образом, функцию захвата субстрата для удержания особи. Уроподы 3 без крючков и когтей, ветви уроподов 3 типа «рулей» (вытянутые, близкие к ланцетовидным), но без щетки из щетинок разного типа по бокам (рис. 17. 6, *A. diadema*; 7, *A. sevastopoliensis*). Представители этой жизненной формы обитают на рыхлом субстрате с примесью детрита, где они строят рыхлые трубки и питаются детритом [30], преимущественно глубже прибойной зоны. Среда обитания (детрит на дне) представляет из себя рыхлую субстанцию с уменьшением поступления света внутри нее. Все видоизменения морфологии приспособлены именно к жизни в толще детрита, где не нужны развитые глаза, но полезны приспособления для подобного образа жизни. В третью жизненную форму в Черном и Азовском морях входит род *Ampelisca* (4 вида). Длина особей до 12 мм. Анализ распространения данной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлена в разделах 5.1 и 5.2.

Помимо трубкажилов другие амфиподы были разделены на кривосинитов, комменсалов, перфораторов и мезопсаммофилов. Они вынуждены выживать исключительно с помощью особенностей своей морфологии и биологии, способности укрываться и возможной миграции при штормах в более глубокие горизонты или менее опасные участки, погружаться в грунт, или перфорировать ходы в различных предметах. Распределение амфипод этих групп по местообитаниям представлены на рис. 18.

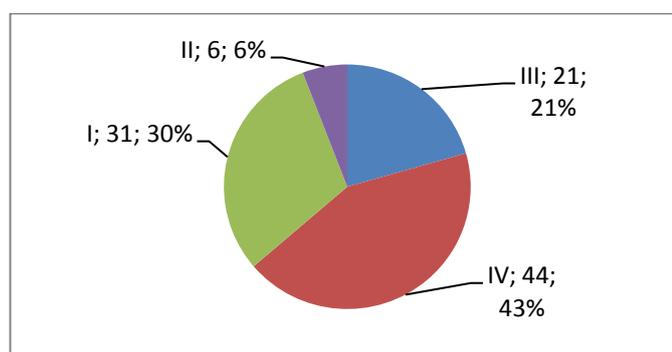
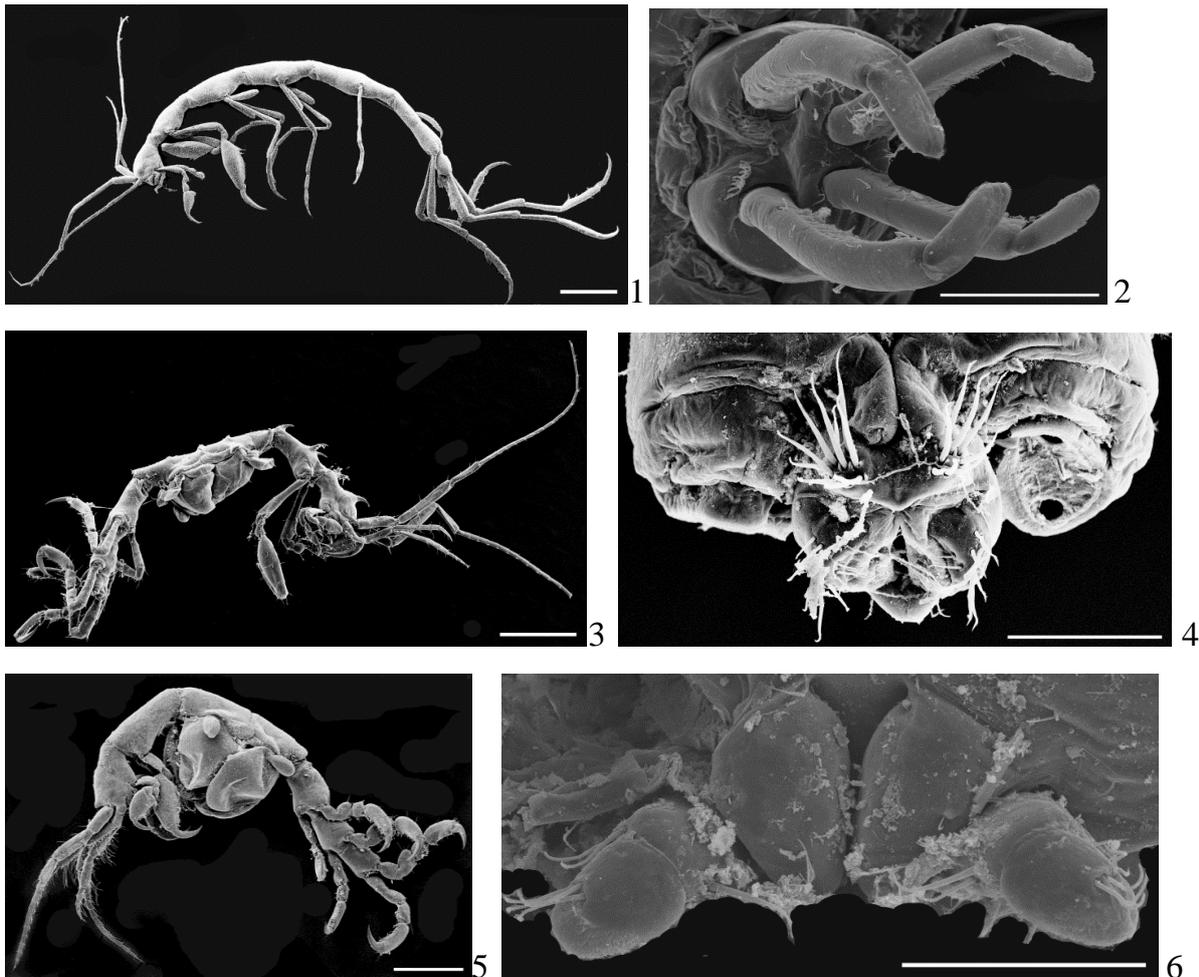


Рисунок 18 — Распределение числа видов амфипод экологических групп (без трубкажилов) по средам обитания, биотопам; I – виды, обитающие на различных субстратах, биотопах; II – комменсалы различных беспозвоночных, а также обитающие

в ходах внутри макрофитов и древесины; III – виды, предпочитающие макрофиты; IV – виды, предпочитающие детрит на рыхлом грунте или сам рыхлый грунт

**Кривосиниты.** Из всех амфипод этой группы Черного и Азовского морей можно выделить единственную капреллидную экоморфу семейства Caprellidae («капреллидная» по названию семейства, входящего в эту группу), и 9 жизненных форм, специфическим образом приспособившихся к биотопам и сообществам.

К капреллидной экоморфе (терм. [23]), в Черном море относятся виды, обитающие в первую очередь на талломах макрофитов и колониях гидроидных полипов. Тело таких видов палочковидное, совершенно не похожее на первый взгляд на обычных амфипод (рис. 19. 1, *P. marina*; 3, *P. phasma*; 5, *C. liparotensis*), округлое в поперечном сечении.



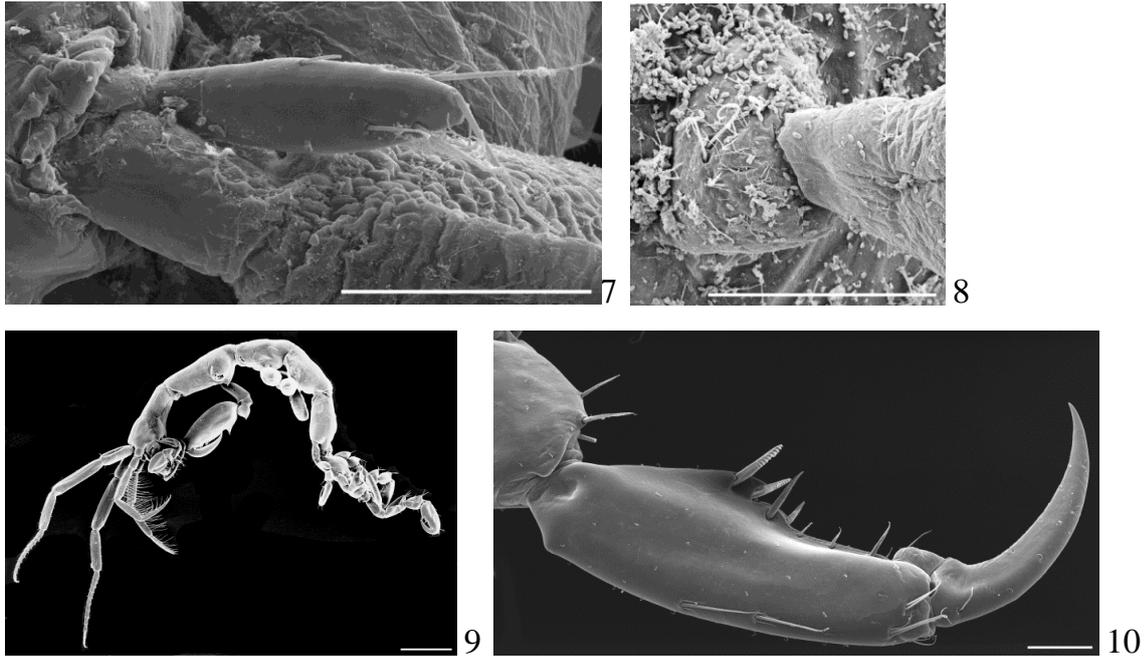


Рисунок 19 — Морфология особей капреллидной экоморфы. 1 – внешний вид самца *P. marina*; 2 – абдомен самца *P. marina*; 3 – внешний вид самца *P. phasma*; 4 – абдомен самца *P. phasma*; 5 – внешний вид самки *C. liparotensis*; 6 – абдомен самца *C. liparotensis*; 7 – *P. phasma* одночленный рудимент третьей пары переопод в месте крепления жаберного мешка; 8 – *C. acanthifera* отсутствие переоподы в месте крепления жаберного мешка третьей пары переопод; 9 – внешний вид самца *C. equilibra*; 10 – проподальный членик с когтем переоподы *C. equilibra*. Масштаб: 1, 3, 5 – 1 мм; 2, 4, 6, 7, 8 – 0,1 мм

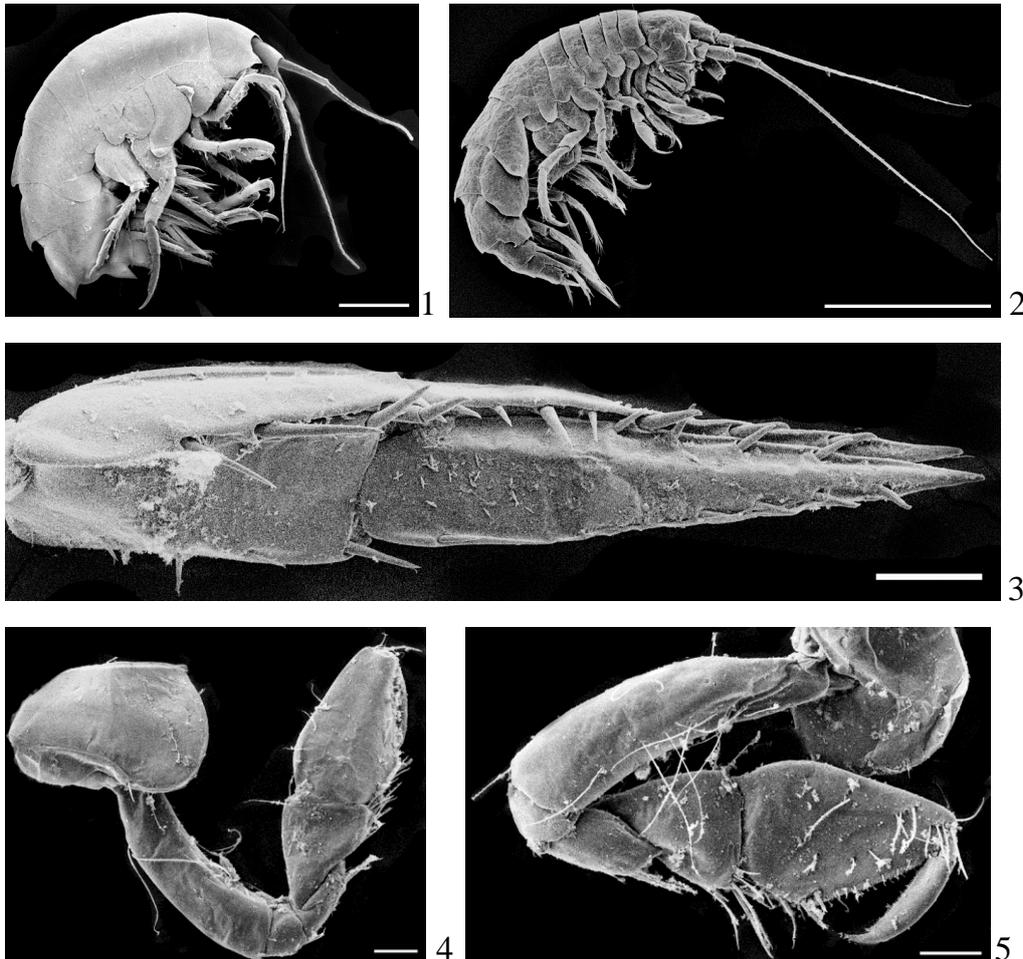
Представители этой экоморфы демонстрируют явный процесс олигомеризации (слияния части сегментов тела) с четко выраженной цефализацией (слияние головы с сегментом переона, несущим гнатоподы 1 пары), почти редуцированными коксальными пластинками, различной редукцией грудных ног (рис. 19. 3, *P. phasma*; 5, *C. liparotensis*), у самок остается только 3 или 2 пары оостегитов в выводковой камере (рис. 19. 5, *C. liparotensis*), деградацией брюшного отдела с полным исчезновением плеопод (рис. 19. 3, *P. phasma*; 5, *C. liparotensis*) [23]. Уросома также сокращается, остаются лишь рудименты некоторых придатков (рис. 19. 2, *P. marina*; 6, *C. liparotensis*). Однако на фоне общего упрощения строения тела усиливаются некоторые элементы морфологии. Антенны ряда видов несут ряды длинных щетинок на стебельках («гребные» щетинки [31], рис. 19. 9, *C. equilibra*). Проподальные членики переопод 5-7 пар в комплексе с

когтями формируют ложную клешню, функционально совершенный захват часто с запирающими шипами напротив дистального конца когтя (рис. 19. 10, *C. equilibra*). Особи малоподвижны и совершенны в мимикрии, маскируясь под фрагменты макрофитов или гидроидных полипов, что помогает им прятаться от хищников. Потеря переопод 3-4 пар хорошо прослеживается от *P. marina* (все переоподы; рис. 19. 1) к *P. phasma* (одночленниковые остатки 3-й и 4-й пар переопод; рис. 19. 3) и дальше к представителям рода *Caprella* (переоподы 3-4 отсутствуют; рис. 19. 5, 9). Потеря элементов придатков на абдомене также прослеживается между видами *P. marina* и представителями рода *Caprella* (рис. 19. 1, *P. marina*; 5, *C. liparotensis*). В Черном море к этой экоморфе относятся рода *Caprella* (6 видов), *Phthisica* (1), *Pseudoprotella* (1).

Особи видов, отнесенные к капреллидной экоморфе, связаны с субстратом по которому возможно лазить, цепляясь переоподами. Прежде всего, это ветвящиеся макрофиты и гидроидные полипы. С учетом того, что подобные субстраты встречаются как в перифитоне, так и в бентосе рыхлых субстратов, повсеместно, данная экоморфа широко распространена в прибрежье Черного моря. Длина особей до 18 мм. Анализ распространения этой экоморфы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

Тело дексаминидной жизненной формы кривосинитов («дексаминидная» по названию рода *Dexamine*, входящего в данную форму) несет зубцы на спине, заостренные на концах (рис. 20. 1, *D. spinosa*; 2, *A. chiereghinii*), или затупленные в виде выростов (*G. carinatus*), что в данном случае является признаком усиления защитной функции покровов (затруднение возможности небольшим хищникам проглотить особей). У представителей этой жизненной формы наблюдается усиление функции антенн как сенсорных органов, их длина значительно увеличивается (рис. 20. 1, *D. spinosa*; 2, *A. chiereghinii*), что, видимо необходимо для ориентации среди талломов макрофитов. Коксальные пластины от небольших, но перекрывающихся (ослабление функции защиты брюшной части переона с боков; рис. 20. 2, *A. chiereghinii*), до развитых, полностью перекрывающих брюшную часть переона (рис. 18. 1, *D. spinosa*). Базиподиты 6 и 7 пар переоподов расширены и выполняют защитную функцию для брюшной части переона (рис. 20. 1, 2). Ту же защитную функцию выполняют эпимеральные пластинки для плеопод. Гнатоподы обеих пар сходного строения (рис. 20.

4, 5, *D. spinosa*; 6, 7, *A. chiereghinii*). У некоторых других жизненных форм массивные гнатоподы второй пары часто используются самцами для удержания самок (например, виды родов *Gammarus*, *Melita*), но самцы видов этой жизненной формы меньше самок, и видимо, не используют гнатоподы для этих целей. Третьи уropоды с ветвями по типу «рулей» (вытянуты), но ветви не ланцетовидной формы, сужаются дистально, вооруженные по бокам шипиками, но без вооружения в виде щетки щетинок разного типа (ослабление функции «рулей» при плавании; рис. 20. 3, *D. spinosa*). Длина особей до 18 мм. К дексаминидной жизненной форме кривосинитов в Черном и Азовском морях относятся рода *Apherusa* (2 вида), *Dexamine* (3), *Gammarellus* (2), *Tritaeta* (1), *Nototropis* (2).



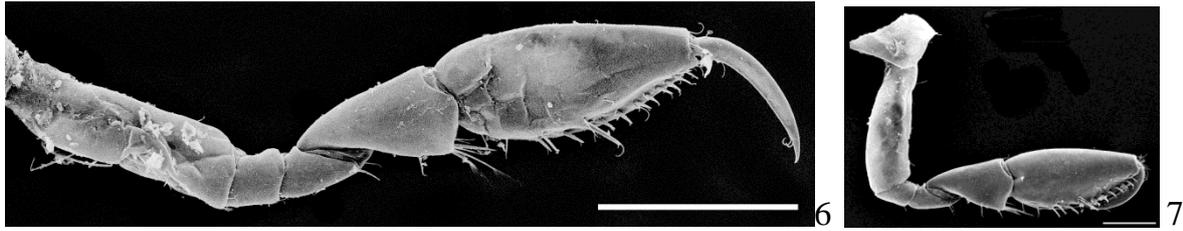


Рисунок 20 — Морфология представителей дексаминидной жизненной формы. 1 – внешний вид самки *D. spinosa*; 2 – внешний вид *A. chiereghinii*; 3 – третья уропода *D. spinosa*; 4 – гнатопод первой пары, самец *D. spinosa*; 5 – гнатопод второй пары, самец *D. spinosa*; 6 – гнатопод первой пары, самец *A. chiereghinii*; 7 – гнатопод второй пары, самец *A. chiereghinii*. Масштаб: 1, 2 – 1 мм; 3-7 – 0.1 мм

Экологически дексаминидную жизненную форму возможно обозначить как характерную для макрофитов. Все признаки этой среды обитания даны при описании жизненной формы 1 для трубкажилов. Внутри данной жизненной формы возможно обозначить две специфические группы. Первая – виды преимущественно заселяющие скопления оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне с примесью детрита или скопления детрита на дне (виды рода *Nototropis*, рис. 21. 1, *N. massiliensis*), в основном потребляющие детрит [30] и имеющие жабры с развитой поверхностью (рис. 21. 2, *N. massiliensis*), способные выжить при недостатке кислорода среди гниющих водорослей.

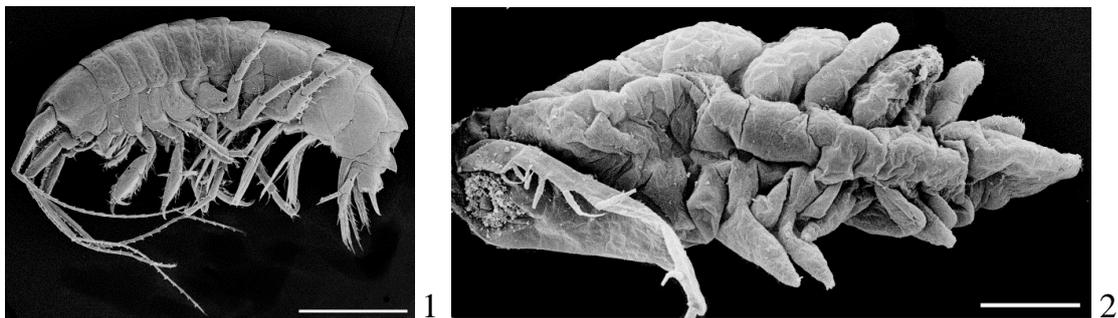
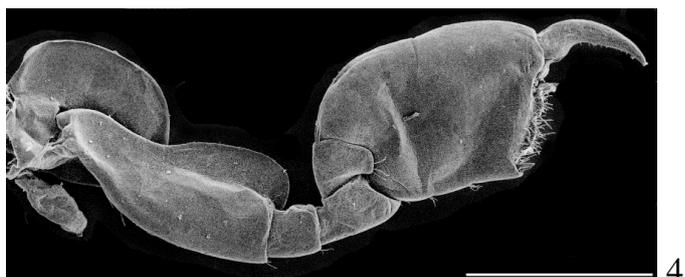
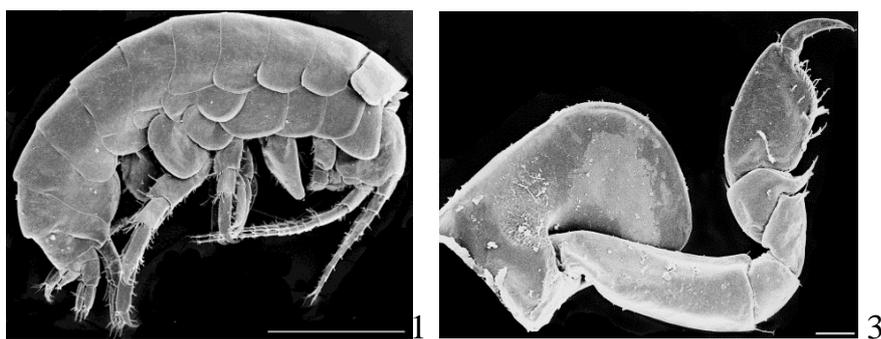


Рисунок 21 — Морфология представителей дексаминидной жизненной формы. 1 – внешний вид самца *N. massiliensis*; 2 – жаберный мешочек переоподы 5, самка *N. massiliensis*; Масштаб: 1 – 1 мм; 2 – 0.1 мм

Вторая группа – виды приуроченные к водорослям, но без определенного экотопа, нередко встречающиеся как в перифитоне, так и среди водорослей на дне. К данной группе относятся виды рода *Dexamine*, *Gammarellus*. По питанию они полифаги, потребляющие как диатомовые водоросли и макрофиты, так и детрит [30]. Поскольку подобные пищевые ресурсы присутствуют как в перифитоне, так и на дне в бентосе, особи данных видов обычны в разных биотопах. Наконец, отчасти благодаря специфическим идиоадаптациям этой жизненной формы в Черном море один вид *T. gibbosa* сумел приспособиться к комменсализму на губках, что и ограничивает отчасти его среду обитания, хотя он отмечен также и среди перифитона безотносительно губок. Длина особей до 10 мм. Анализ распространения данной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

Хиалидная жизненная форма («хиалидная» по названию рода *Huale*, входящего в данную форму) в Черном и Азовском морях включает виды, без зубцов на спине, с хорошо развитыми коксальными пластинками и расширенными базиподитами переопод 5-7 пар (усиление функции защиты брюшной части переона с боков; рис. 22. 1, *A. crassipe*). Вторая пара гнатоподов развита больше первых (рис. 22. 3, 4, *H. pontica*). Переоподы с мощными загнутыми крючковидными когтями и группами шипов в дистальной части проподального членика в месте загиба когтя (функция захвата субстрата усилена; рис. 22, 5).



4

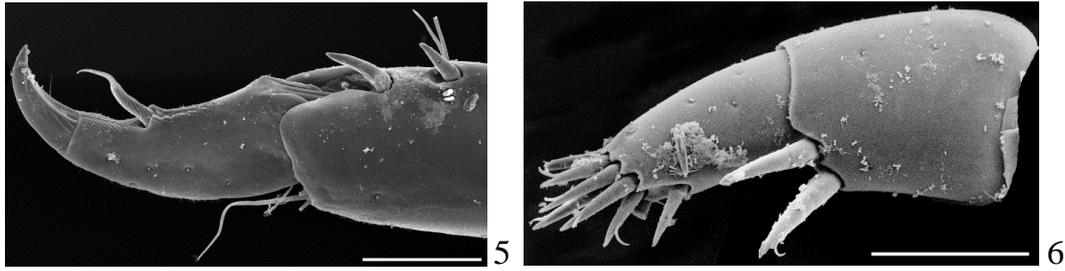


Рисунок 22 — Морфологические признаки хиалидной жизненной формы. 1 – внешний вид самца *A. crassipes*; 2 – гнатопод 1 пары *H. pontica*; 3 – гнатопод 2 пары *H. pontica*; 4 – коготь переоподы 5, *A. perieri*; 5 – третьи уropоды *A. crassipes*. Масштаб: 1 – 1 мм; 2-5 – 0,1 мм

Уropоды 3-й пары слабо развиты, одна из ветвей или намного меньше другой или отсутствует (рис. 22. 6, *A. crassipes*), сами ветви маленькие, усечено-конические, слегка сужающиеся дистально, снабженные немногими шипами (функция «рулей» заменена другой функцией помощи при прыгании).

Экологически хиалидную жизненную форму в Черном море можно охарактеризовать как водорослевою. Все признаки данной среды обитания даны при описании жизненной формы 1 для трубкажилов. Вид *P. taurica* отмечен как в перифитоне, так и в заплеске среди гальки [46]. Остальные 8 видов известны как типичные обитатели макрофитов. Подробный анализ распространения данной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлена в разделах 5.1 и 5.2. К хиалидной жизненной форме в Черном и Азовском морях относятся рода *Apothyale* (2 вида) *Huyle* (1 вид) *Protohyale* (1 вид) *Parhyale* (2 вида).

В гаммаридную жизненную форму кривосинитов («гаммаридная» по названию рода *Gammarus*, входящего в данную форму) входят виды, уросом которых в дорсальной части несет различные кутикулярные образования – щетинки и/или шипы и/или зубцы (рис. 23. 1, *G. subtypicus*; 2, *M. palmata*).

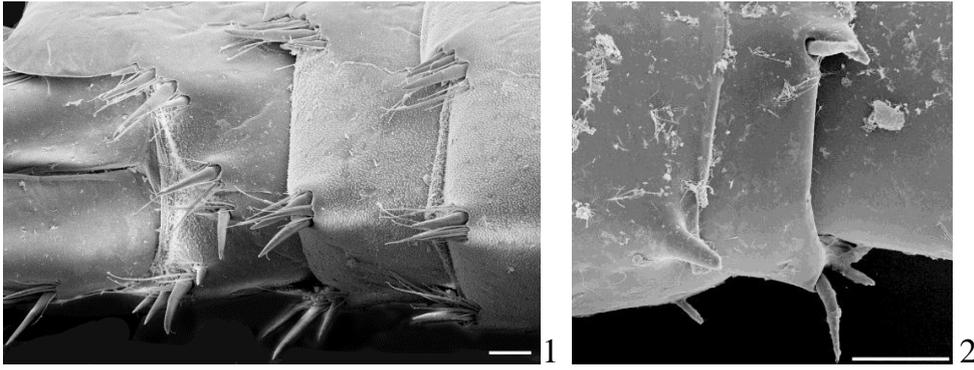
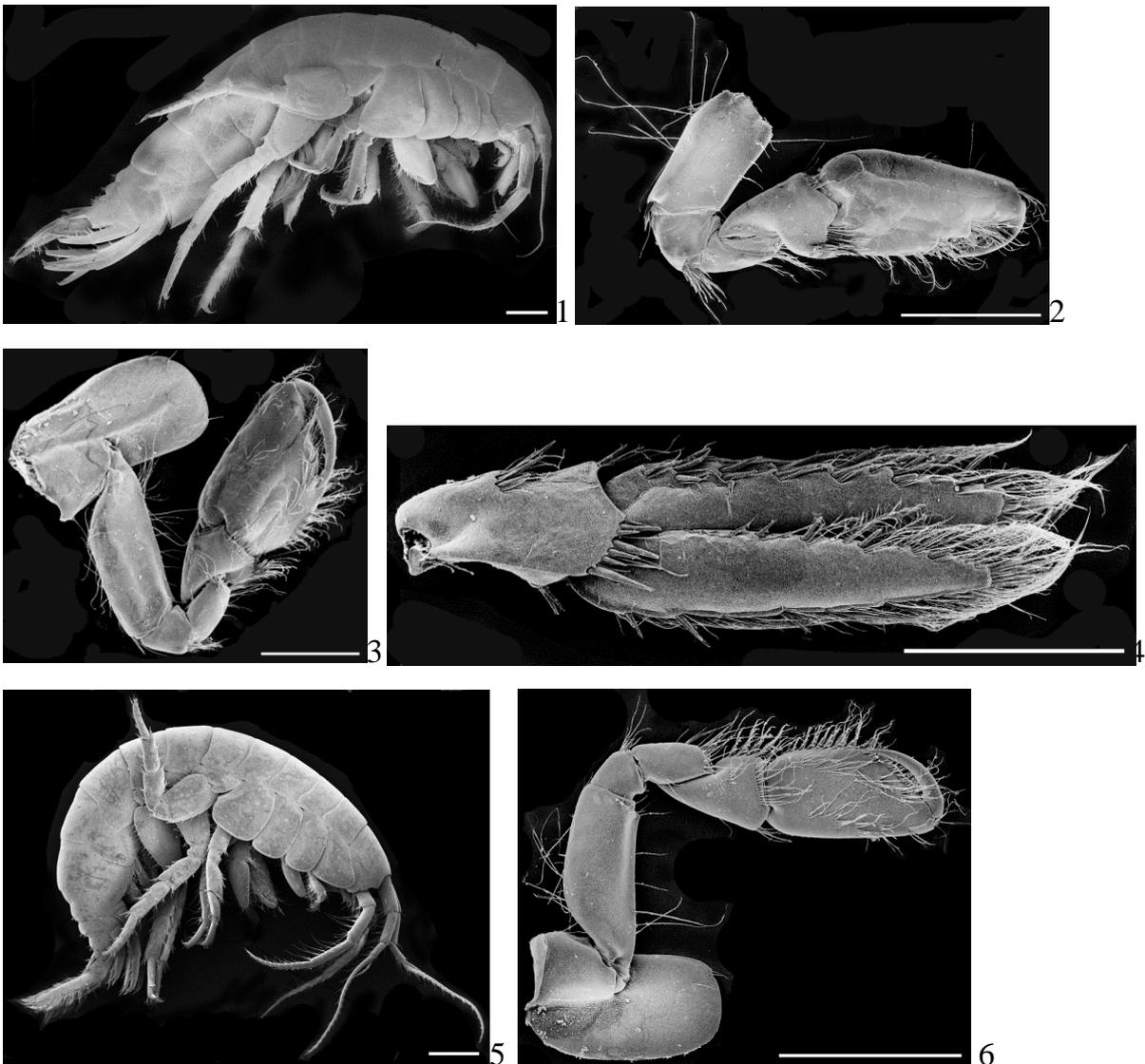


Рисунок 23 — Вооружение уросома гаммаридной жизненной формы. 1 – уросом *G. subtypicus*; 2 – уросом *M. palmata*. Масштаб – 0.1 мм



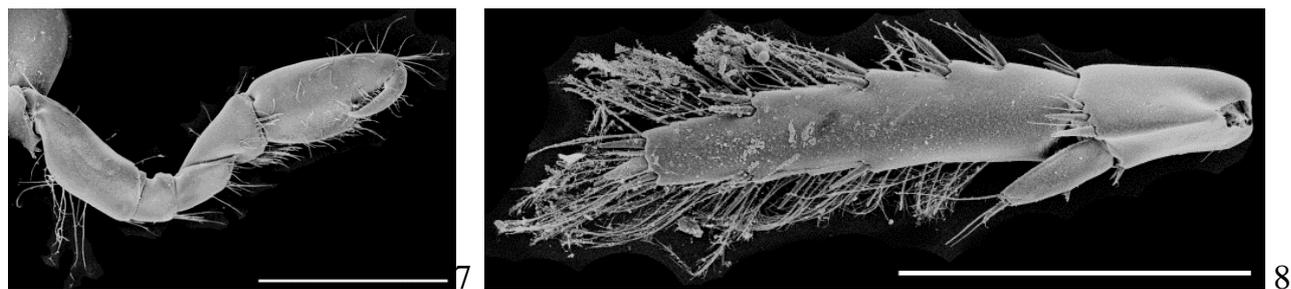


Рисунок 24 — Внешний вид и морфология придатков тела гаммаридной жизненной формы. Фото автора. 1 – внешний вид самца *G. subtypicus*; 2 – гнатопод первой пары самца *G. subtypicus*; 3 – гнатопод второй пары самца *G. subtypicus*; 4 – уropод 3 самца *G. subtypicus*; 5 – внешний вид самца *E. foxi*; 6 – гнатопод первой пары самца *E. foxi*; 7 – гнатопод второй пары самца *E. foxi*; 8 – уropод 3 самца *E. foxi*. Масштаб – 1 мм

Коксальные пластинки 1-4 хорошо развиты, перекрываются, базиподиты 5-7 пар расширены (усилена функция защиты сбоку брюшной части переона; рис. 24. 1, 5). Гнатоподы самцов второй пары больше чем первой (рис. 24. 2, 3, *G. subtypicus*; 6, 7, *E. foxi*). Известно, что самцы используют эту пару гнатопод не только при добыче пищи, но и для удержания самок при спаривании. Уropоды 3 пары развиты, с ветвями в виде уплощенных вытянутых ланцетовидных лопастей (ветви равны или одна существенно больше), снабженных щеткой различных щетинок и шипов по бокам (усилена функция «рулей»; рис. 24. 4, *G. subtypicus*; 8, *E. foxi*).

Длина особей до 22 мм. В данную жизненную форму в Черном и Азовском морях входят следующие рода: *Amathillina* (1 вид), *Chaetogammarus* (3), *Cheirocratus* (1), *Compactogammarus* (1), *Dikerogammarus* (3), *Echinogammarus* (3), *Euxinia* (2), *Gammarus* (4), *Gmelina* (1), *Gmelinopsis* (1), *Iphigenella* (3), *Yogmelina* (1), *Kuzmelina* (1), *Melita* (2), *Niphargogammarus* (1), *Niphargoides* (1), *Obessogammarus* (2), *Pandorites* (1), *Paraniphargoides* (1), *Pontogammarus* (частично, 2 вида), *Shablogammarus* (1), *Stenogammarus* (5), *Turcogammarus* (1), *Uroniphargoides* (1).

Особи видов гаммаридной жизненной формы обитают преимущественно, на рыхлых грунтах при наличии детрита или макрофитов. Некоторые виды известны с различных субстратов без привязки к определенным грунтам и сообществам (*Dikerogammarus*, 3 вида), но в любом случае необходимо наличие органики, которой

особи питаются. Анализ распространения данной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

К эдицеротидной жизненной форме кривосинитов («эдицеротидная» по названию семейства *Oedicerotidae*, входящего в данную форму) в Черном море относятся виды с глазами, сдвинутыми в верхнюю часть головы (рис. 25. 2, *P. longimanus*; 3, *D. gibbosus*) или совсем без глаз (в других морях).

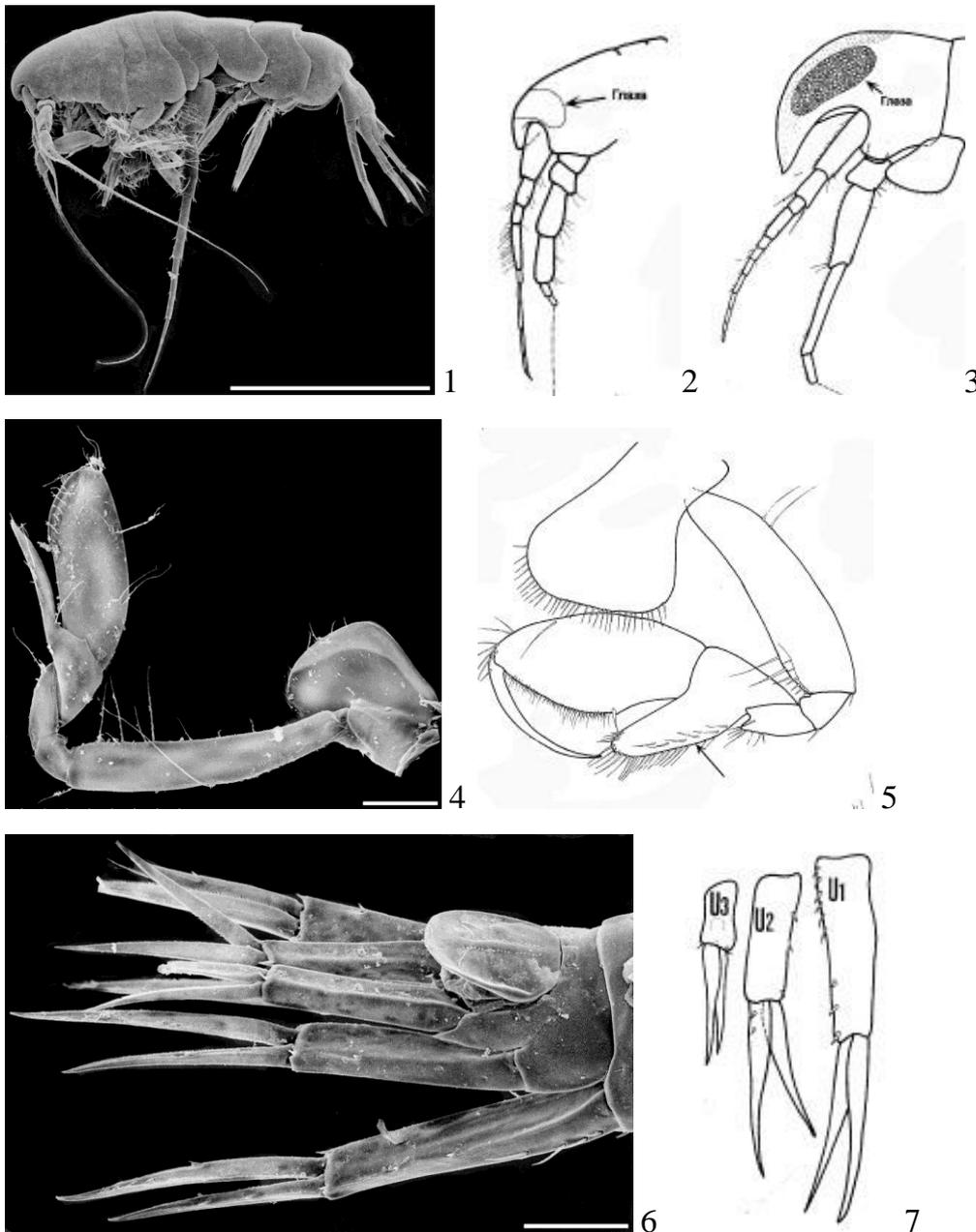


Рисунок 25 — Морфология особей эдицеротидной жизненной формы. 1 – внешний вид самки *P. longimanus*; 2 – глаза *P. longimanus* (по М. Ledoyer, 1993); 3 – глаза *D. gibbosus*

(по М. Ledoyer, 1993); 4 – гнатопода 1 *P. longimanus*; 5 – гнатопода 1 *D. gibbosus* (стрелкой обозначен вырост карпуса, по М. Ledoyer, 1993); 6 – уросома, уроподы 1-3 и тельсон самки *P. longimanus*; 7 – уроподы 1-3 (U1-U3) *S. maculatum* (по М. Ledoyer, 1993). Масштаб: 1 – 1 мм; 4, 6 – 0,1 мм

Передняя часть головы с загнутым вниз рострумом, защищающим спереди первый членик стебелька антенн 1 пары (усилена защитная функция головы; рис. 25. 1, 2, *P. longimanus*; 3, *D. gibbosus*). Коксальные пластинки переона и эпимеральные пластинки плеона образуют 2 щита, частично отделенные более узкой частью, защищающие брюшко и плеоподы (усилена функция защиты брюшка и плеопод; рис. 25. 1, *P. longimanus*). Гнатоподы с выростом карпального членика (рис. 25. 4, *P. longimanus*; 5, *D. gibbosus*). Переоподы 7 пары чрезвычайно развиты относительно других пар (рис. 25. 1, *P. longimanus*). Их коготь прямой и длинный, не приспособленный для захвата субстрата, скорее он используется для упора в субстрат или погружения в рыхлый субстрат (смена функций с захвата субстрата на упор; рис. 25. 1, *P. longimanus*). Плеон удлинённый и массивный, несущий развитые плеоподы (усилена функция плавания; рис. 25. 1, *P. longimanus*). Уросома длинная и тонкая (рис. 25. 1, *P. longimanus*). Уроподы тонкие и длинные, без шипов на дистальных концах (ослаблена функция защиты уропод, рис. 25. 6, *P. longimanus*; 7, *S. maculatum*). Уроподы 3 пары узкие, заостренные дистально (функция «рулей» при плавании ослаблена). Длина черноморских особей до 5 мм. В данную жизненную форму в Черном море входят рода *Deflexilodes* (2 вида), *Periocolodes* (1), *Synchelidium* (1).

Среда обитания эдицеротидной жизненной формы – рыхлые грунты с детритом. Специфика строения тела, расположение глаза в верхней части головы вероятно свидетельствуют о жизни внутри толщи детрита, а развитый плеон – о способности переплывать большие расстояния для поиска пригодного местообитания. Анализ распространения эдицеротидной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

Мегалуропиидная жизненная форма кривосинитов («мегалуропиидная» по названию рода *Megaluropus*, входящего в данную форму) в Черном и Азовском морях представлена двумя видами из рода *Megaluropus*. Глаза вытянуты вниз (рис. 26; 1, *M.*

*massiliensis*, указано стрелкой, по [300]). Коксальные пластины развиты, 2-я и 4-я больше чем 1-я и 3-я (усилена функция защиты брюшной части переона, рис. 26; 1, *M. massiliensis*, по [300]; 2, *M. massiliensis*).

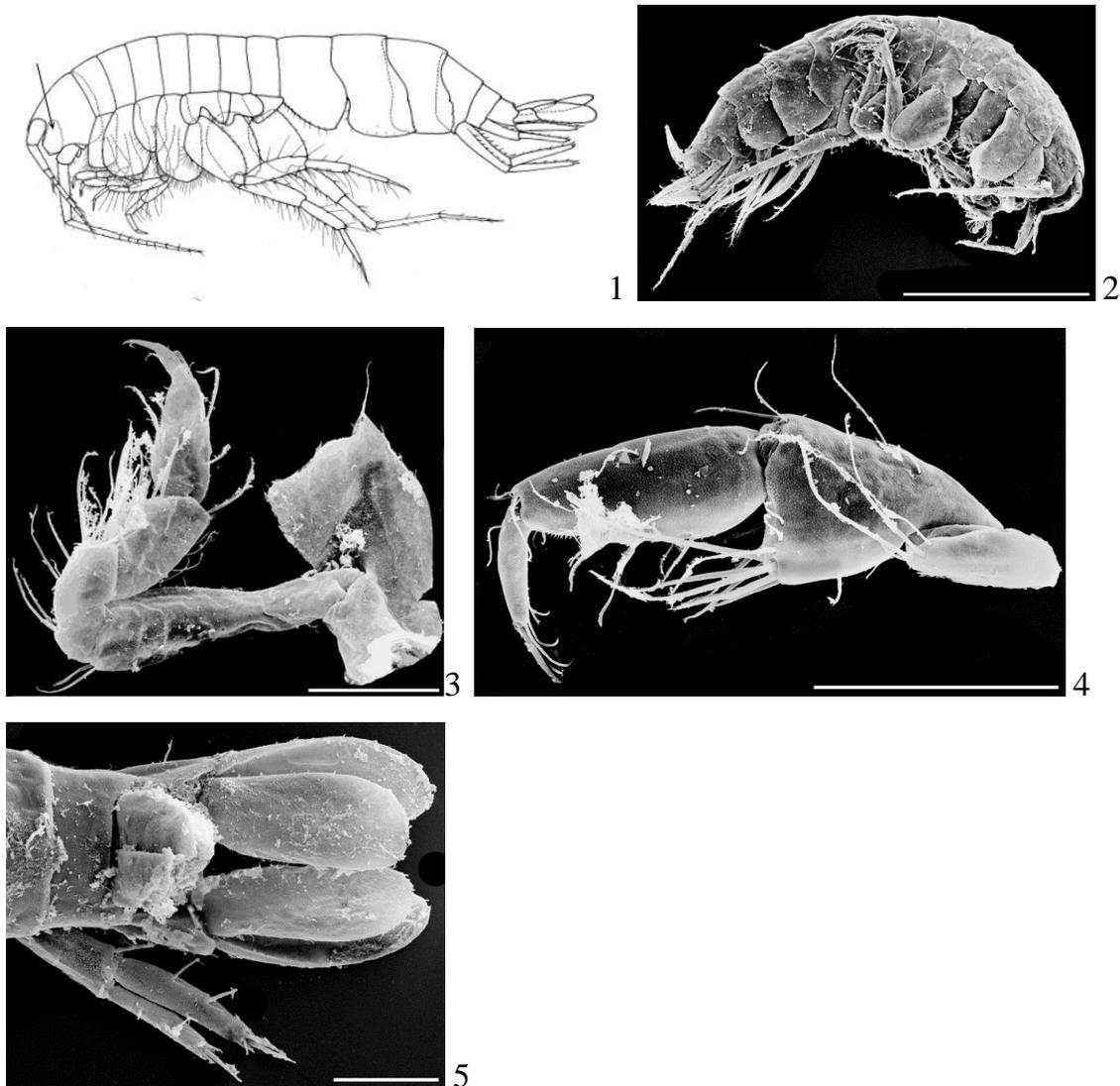


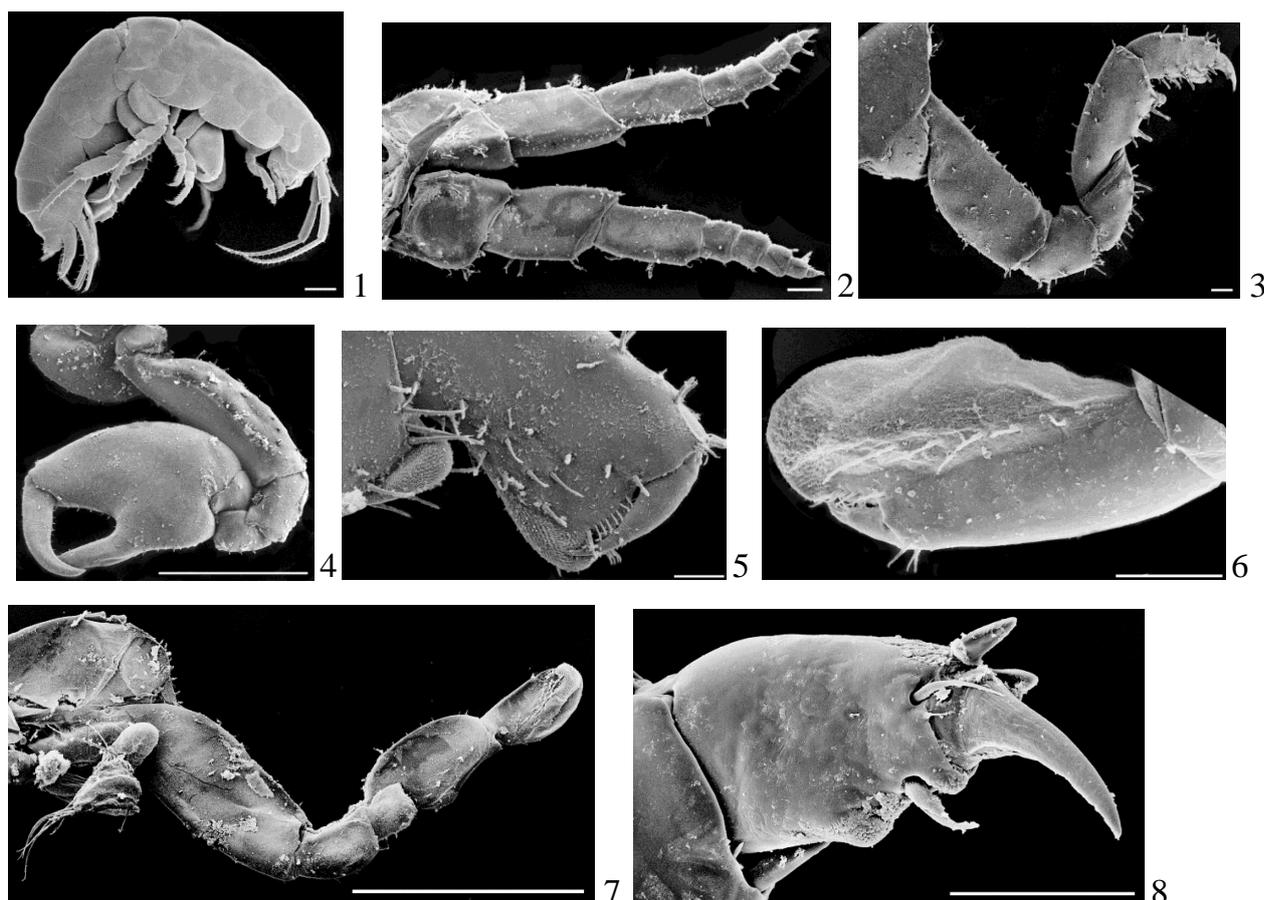
Рисунок 26 — Морфология особей мегалуроपीидной жизненной формы (*M. massiliensis*). 1 – внешний вид самки (по [300]); 2 – внешний вид самки; 3 – гнатопод 1; 4 – гнатопод 2, мерус-дактилус; 5 – уросом, уроподы 2 и 3 (вид сверху). Масштаб: 1, 2 – 1 мм; 3-5 – 0,1 мм

Гнатоподы обеих пар сходного строения, слабо развиты (рис. 26; 3, 4), без выраженного приспособления к захвату (не выражен край ладони со стороны когтя «пальмарный край»). Когти переопод вытянутые, прямые (смена функций с захвата

субстрата на упор на субстрат; рис. 26; 1, 2). Уросомальная часть без шипов, развитых щетинок и зубцов (рис. 26; 1, 2), уropоды третьей пары с развитыми уплощенными широкими лопастями (усилена функция «рулей» при плавании; рис. 26; 5).

Среда обитания представителей мегалуропиидной жизненной формы – рыхлые грунты с детритом, нередко обнаруживается в ночном планктоне [300], что подтверждает активное использование уropод 3 пары для плавания. Анализ распространения мегалуропиидной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

В талитридную жизненную форму кривосинитов («талитридная» по названию рода *Talitrus*, входящего в данную форму) входят виды семейства *Talitridae*. Тело гладкое, антенны 1 пары чрезвычайно короткие (рис. 27; 1).



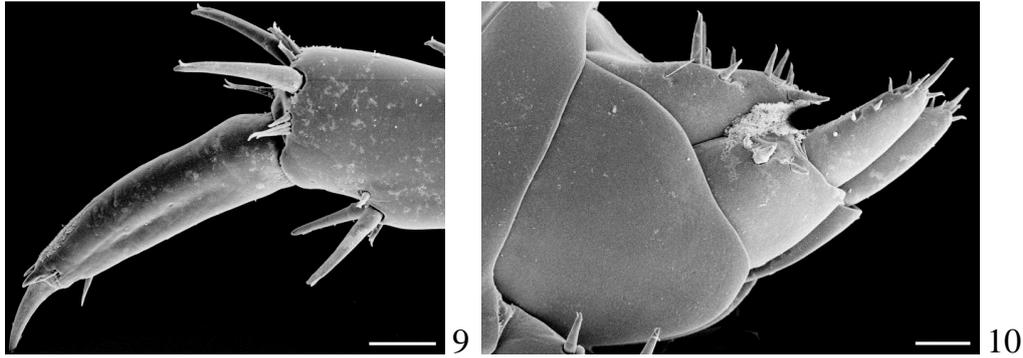


Рисунок 27 — Морфология особей талитридной жизненной формы (семейство *Talitridae*). 1 – внешний вид самца *O. mediterranea*; 2 – антенны 1 *D. deshayesii*; 3 – гнатопод 1, самец *D. deshayesii*; 4 – гнатопод 2, самец *D. deshayesii*; 5 – проподус и коготь самца *O. gammarella*; 6 – проподус и коготь самки *P. platensis*; 7 – гнатопод 1, самка *D. deshayesii*; 8 – переопод 4, коготь, *O. montagui*; 9 – коготь, переопода 6 *O. montagui*; 10 – уropоды 3 и тельсон, вид сбоку *O. mediterranea*. Масштаб: 1 – 1 мм; 2-10 – 0,1 мм

Ротовые органы приспособлены для разгрызания грубой пищи (мандибулы с массивными зубцами на режущем крае и массивным моляром с перетирающей поверхностью). Все придатки снабжены крепкими шипами (рис. 27; 1-4). Все коксальные пластинки развитые (рис. 27; 1). Жабры с развитой поверхностью. Гнатоподы первой пары самцов и самок с рудиментарным краем со стороны когтя, сам коготь уменьшен в размерах (рис. 27; 5, 6, 7). Когти переоподов мощные (рис. 27; 8, 9). Уropоды 3 пары маленькие, с уменьшенными короткими ветвями, близкие к конической форме, отсутствует щетка из щетинок разного типа, остаются только шипы (смена функции «рулей» при плавании на функцию элемента упора для прыгания; рис. 27; 10). В данную жизненную форму входят рода *Britorchestia* (1 вид), *Cryptorchestia* (1), *Orchestia* (3), *Platorchestia* (1), *Speziorchestia* (1), *Talitrus* (1).

Среда обитания особей талитридной жизненной формы – выбросы в супралиторали на пляжах или песок. Все вышеуказанные приспособления морфологии связаны с проблемами обитания на пляжах на суше (недостаток влаги, шторма). Анализ распространения талитридной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

В харпиниидную жизненную форму кривосинитов («харпиниидная» по названию рода *Harpinia*, входящего в данную форму) в Черном море входят виды рода *Harpinia* без глаз (потеря функции зрения; рис. 28. 1). В Черном море представители этого рода обитают исключительно в прибрежье Турции.

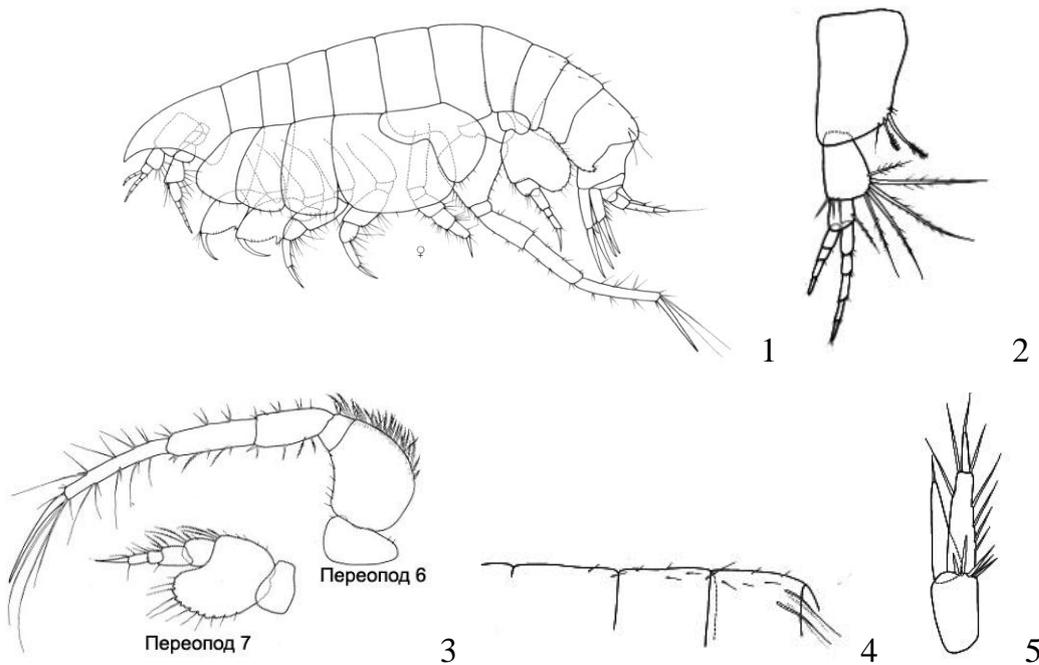


Рисунок 28 — Морфология особей харпиниидной жизненной формы (род *Harpinia*, по [303]). 1 – внешний вид самки *H. crenulata*; 2 – антенна 1 *H. crenulata*; 3 – переоподы 6 и 7 *H. crenulata*; 4 – плеон, дорсальная сторона *H. crenulata*; 5 – уропод 3 *H. dellavallei*

Над антеннами имеется широкий козырек (усиление функции защиты антенн; рис. 28. 1). Антенны короткие, сходные по длине (рис. 28. 1), дополнительный жгутик антенны 1 многочленистый, почти такой же, как основной (рис. 28. 2). Переоподы 6 пары значительно массивнее и длиннее остальных переопод (больше чем в вдвое; рис. 28. 3). Базиподиты переоподов 6 и 7 разной формы (рис. 28. 3). Когти переопод почти прямые (не «захватывающего» типа рис. 28. 1). Плеон с щетинками дорсально (рис. 28. 4). Уропод 3 с ветвями, сужающимся дистально (рис. 28. 5), не ланцетовидной формы со слабым вооружением редкими щетинками (ослаблена функция «рулей»). В Черном море данная жизненная форма представлена видами *H. crenulata*, *H. dellavallei* [31].

Среда обитания особей представителей харпиниидной жизненной формы преимущественно илистые грунты с примесью детрита на глубинах 70 м и более. Наиболее вероятно особи обитают среди детрита на илу, где очень мало света, что объясняет отсутствие глаз как необходимого органа для ориентирования в пространстве. Все вышеуказанные идиоадаптации улучшают выживание в подобной среде. Анализ распространения данной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

В стенотоидную жизненную форму кривосинитов («стенотоидная» по названию рода *Stenothoe*, входящего в данную форму) в Черном море входят 2 вида из рода *Stenothoe*. Тело гладкое, близко к овальному по контуру (рис. 29. 1).

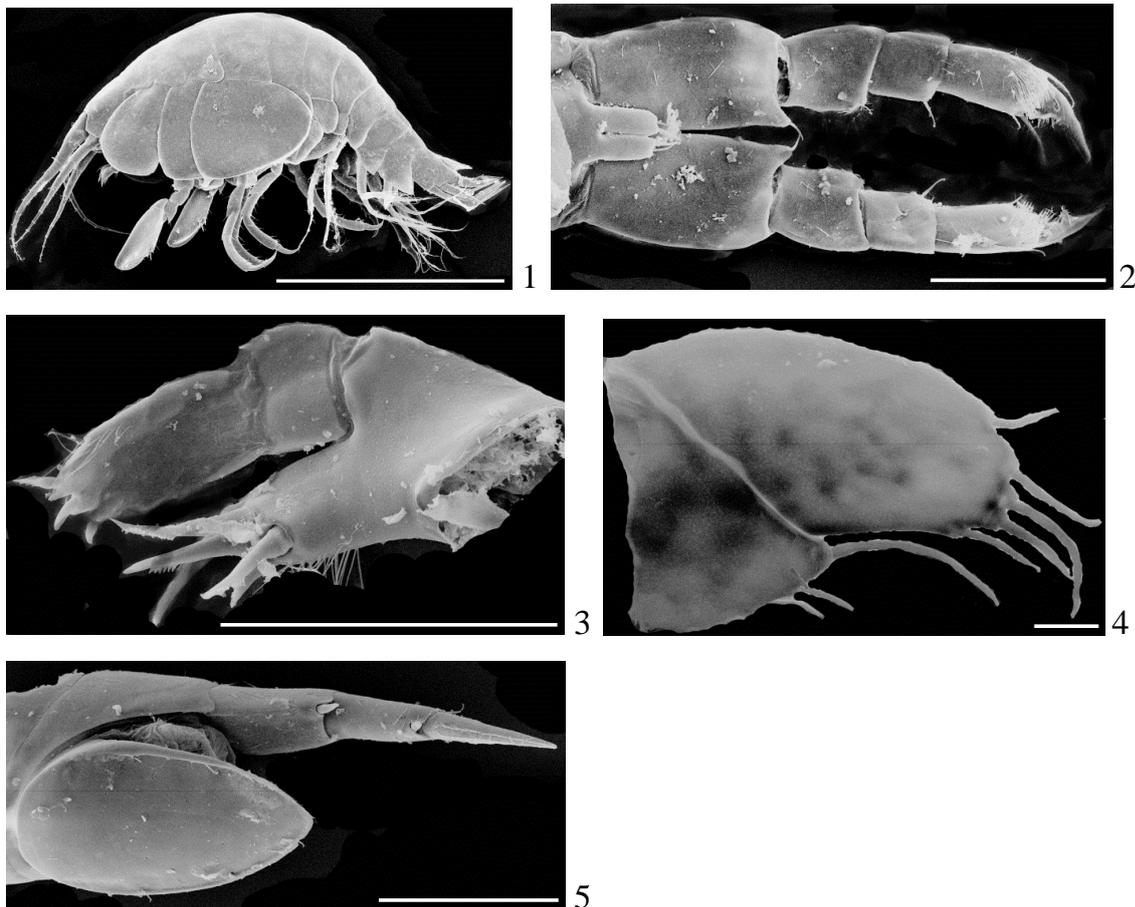
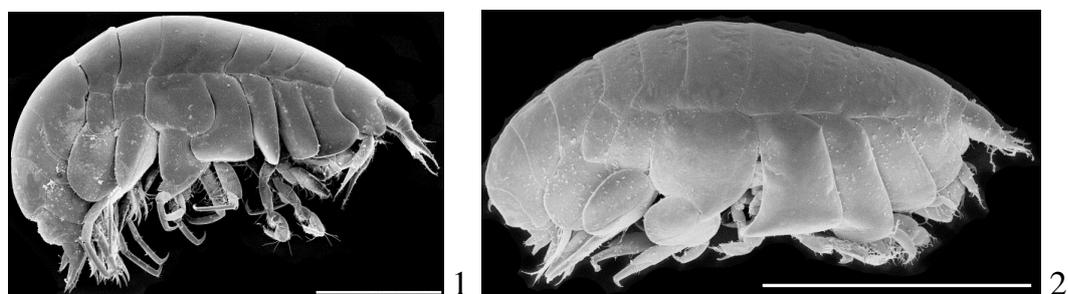


Рисунок 29 — Морфология особей стенотоидной жизненной формы (*S. monoculoides*). 1 – внешний вид самки; 2 – максиллипед самка (редуцированные внутренние лопасти); 3 – максилла 1 самка (редуцирована внутренняя лопасть); 4 – максилла 2 самка (уменьшена внутренняя лопасть); 5 – уropод 3 и тельсон самка. Масштаб: 1 – 1 мм; 2-5 – 0,1 мм

Антенны 1 и 2 пар близки по длине (рис. 29. 1). Некоторые членики ротовых органов уменьшены или редуцированы (рис. 29. 2-4). Представители этого семейства предположительно находятся на пути к комменсализму и паразитизму [64]. Вторая, третья и особенно четвертая коксальные пластинки сильно вытянуты и расширены (усиление функции защиты брюшной части тела; рис. 27. 1). Коксальная пластинка 4 настолько увеличена, что частично прикрывает 3 и 5 переоподы (рис. 29. 1). Уроподы 3 пары с одной ветвью палочковидной формы без расширения и наличия системы щетинок по бокам (ослаблена функция «рулей» при плавании; рис. 29. 5). В Черном море известно 2 вида этой жизненной формы: *S. monoculoides*, *S. marina* [265].

Особи стенотоидной жизненной формы обитают преимущественно среди макрофитов в перифитоне [30; 133]. Однако, особи зарегистрированы также как массовые и в перифитоне без макрофитов (устное сообщение автора), а также нередко на дне среди скоплений макрофитов. Все вышеперечисленные идиоадаптации улучшают выживание среди перифитона. Анализ распространения «стенотоидной» жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

В лизианассидную жизненную форму кривосинитов («лизианассидная» по названию семейства *Lysianassidae*, входящего в данную форму) в Черном море входят виды из родов *Orchomene*, *Nannonyx* (инфраотряд *Lysianassida*). Сегменты тела без шипов (рис. 30. 1, 2), Антенны 1 пары специфические, короткие, стебельки вздутые, их членики боченковидные, дополнительный жгутик развит.



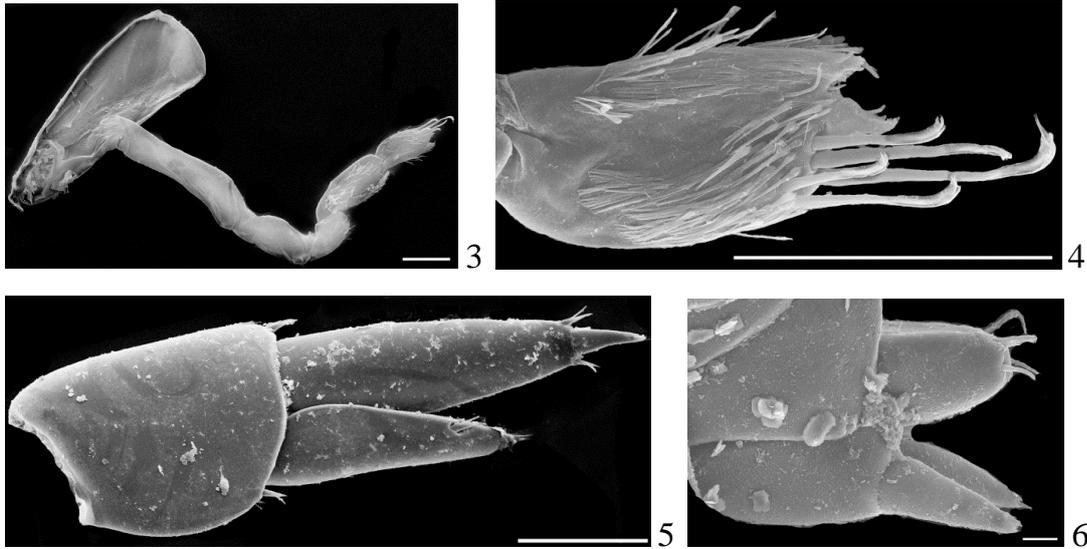


Рисунок 30 — Морфология особей лизианассидной жизненной формы. 1 – внешний вид самки *O. humilis*; 2 – внешний вид самки *N. goesii reductus*; 3 – гнатопод 2 *N. goesii reductus*; 4 – проподус и коготь гнатопода 2 *N. goesii reductus*; 5 – уropод 3 *O. humilis*; 6 – уropод 3 и тельсон *N. goesii reductus*. Масштаб: 1, 2 – 1 мм; 3-6 – 0,1 мм

Гнатоподы 2 пары весьма специфические, тонкие, карпальный и проподальный членики близки по размерам и толщине, опушены специфически расположенной густой щеткой мелких, близких по длине щетинок (преимущественно на задних поверхностях), коготь маленький (рис. 30. 3, 4). Коксальные пластинки высокие, развитые (усилилась функция защиты брюшной части переона; рис. 30. 1, 2). Уropоды 3 пары с ветвями вытянуто-треугольными без щетки щетинок разного типа по бокам (ослаблена функция «рулей» при плавании; рис. 30. 5, 6). В данную жизненную форму в Черном море входят виды *O. humilis* и *N. goesii reductus*.

Особи видов, включенных в лизианассидную жизненную форму, населяют различные экотопы – преимущественно перифитон (*N. goesii reductus*), или преимущественно бентос рыхлых грунтов (*O. humilis*). Анализ распространения лизианассидной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

**Амфиоды-комменсалы.** В данную группу в Черном море входят три жизненные формы. Коломастигидная жизненная форма («коломастигидная» по названию рода *Colomastix*, входящего в данную форму) представлена в Черном море

видом *C. pusilla*. Тело субцилиндрическое, антенны обеих пар короткие и близкие по длине (рис. 31. 1), жгутики антенн почти не развиты. Субцилиндрическое тело позволяет разворачиваться особи вокруг оси внутри ходов гораздо лучше, чем тело приплюснутое сверху-вниз или с боков, что в конечном итоге было закреплено в процессе эволюции этой жизненной формы. Гнатоподы первой пары слабо развиты, тонкие, с рудиментарным когтем (рис. 31. 2). Гнатоподы 2-й пары самцов массивные (рис. 31. 2), самки без выраженного края со стороны когтя (ослаблена функция захвата; рис. 31. 4). Коксальные пластинки узкие, не закрывающие брюшную часть переона (ослаблена функция защиты брюшной части тела, рис. 31. 1). Переоподы близкие по длине, их когти короткие (рис. 31. 1). Ветви 3-й пары уropод не развиты в ланцетовидные лопасти с щеткой различных щетинок по краям (ослаблена функция «рулей» при плавании), одна из ветвей у самцов расширена (рис. 31. 5), у самок обе ветви почти треугольно-вытянутые и сужаются дистально (рис. 31. 5).

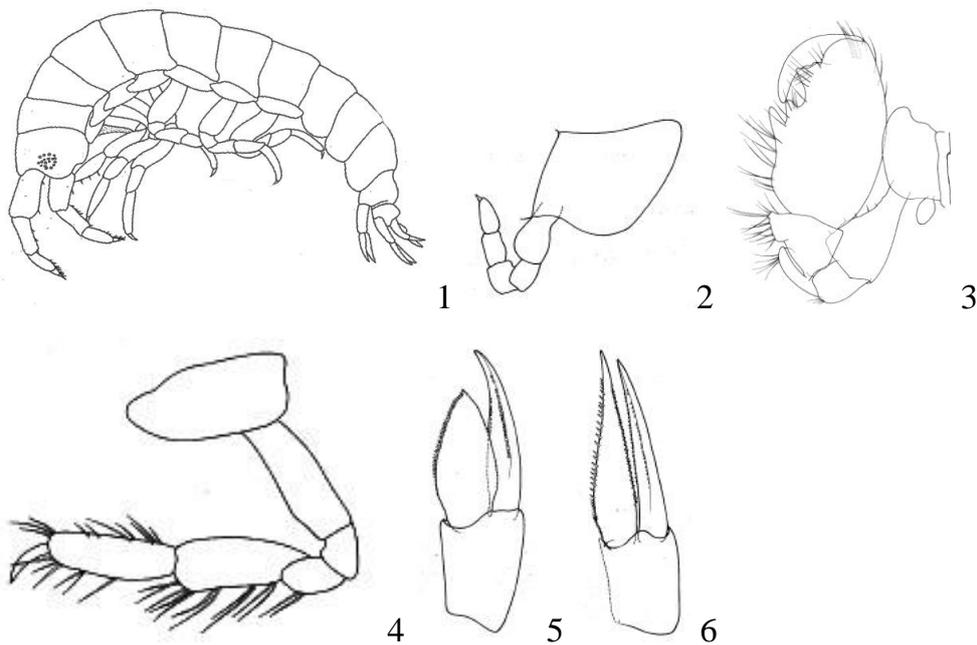


Рисунок 31— Морфология особей коломастигидной жизненной формы (*C. pusilla*). 1 – внешний вид самки (по [217]); 2 – гнатопод 1 (по [362]); 3 – гнатопод 2, (по [362]); 4 – гнатопод 2, самка (по [217]); 5 – уropод 3, самец (по [362]); 6 – уropод 3, самка (по [362])

Среда обитания коломастигидной жизненной формы – губки, это типичный комменсал. Все вышеперечисленные особенности морфологии, выделяющие эту жизненную форму, способствуют улучшению выживания внутри губок. Анализ распространения коломастигидной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

Леукотоидную жизненную форму комменсалов («леукотоидная» по названию рода *Leucothoe*, входящего в данную форму) в Черном море (исключительно побережье Турции) входит 1 вид из рода *L. spinicarpa*. Тело гладкое, почти без кутикулярных образований (рис. 32; 1).

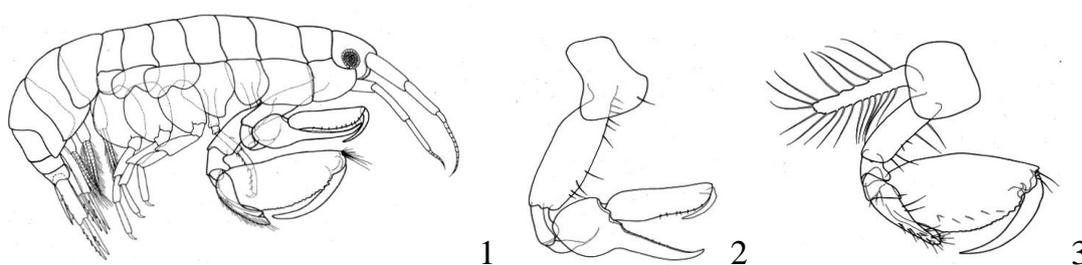


Рисунок 32 — Морфология особей леукотоидной жизненной формы (*L. spinicarpa*, по [316]). 1 – внешний вид самца; 2 – гнатопод 1 самка; 3 – гнатопод 2 самка

Антенны 1 и 2 пар почти равны по длине со слабо развитыми жгутиками. Гнатоподы 1 и 2 пар с развитым выростом карпуса (рис. 32. 2, 3). Когти переоподов небольшие и слабо загнутые (ослаблена функция захвата субстрата). Уроподы 3 с узкими сужающимися от проксимальной к дистальной частям, ветви не ланцетовидной формы, без щетки щетинок разного типа (ослаблена функция «рулей» при плавании; рис. 32. 1).

Среда обитания преимущественно губки, в которых вид обитает как комменсал. Однако особи были зарегистрированы также среди макрофитов [316]. Возможно в связи с выживанием особей не только внутри губок связано не настолько специализированное тело, как например у жизненной формы 1 (*Colomastix*). Коксальные пластинки развитые, перекрываются и прикрывают брюшную часть переона по бокам. Переоподы более длинные по отношению к телу, чем у жизненной формы 1 (рис. 31. 1; рис. 32. 1). Анализ

распространения «леукотоидной» жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

Третья жизненная форма комменсалов – кардиофилидная («кардиофилидная» по виду *Cardiophilus baeri*). В Черном море входит 1 вид из рода *Cardiophilus* (рис. 33).

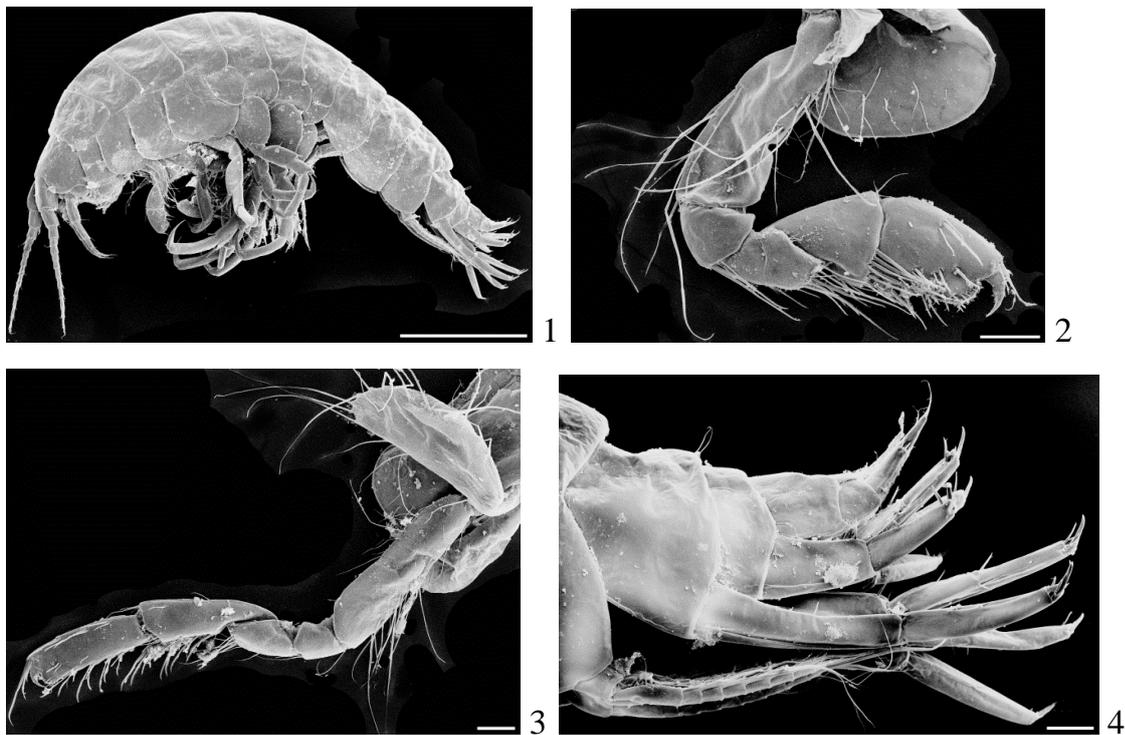


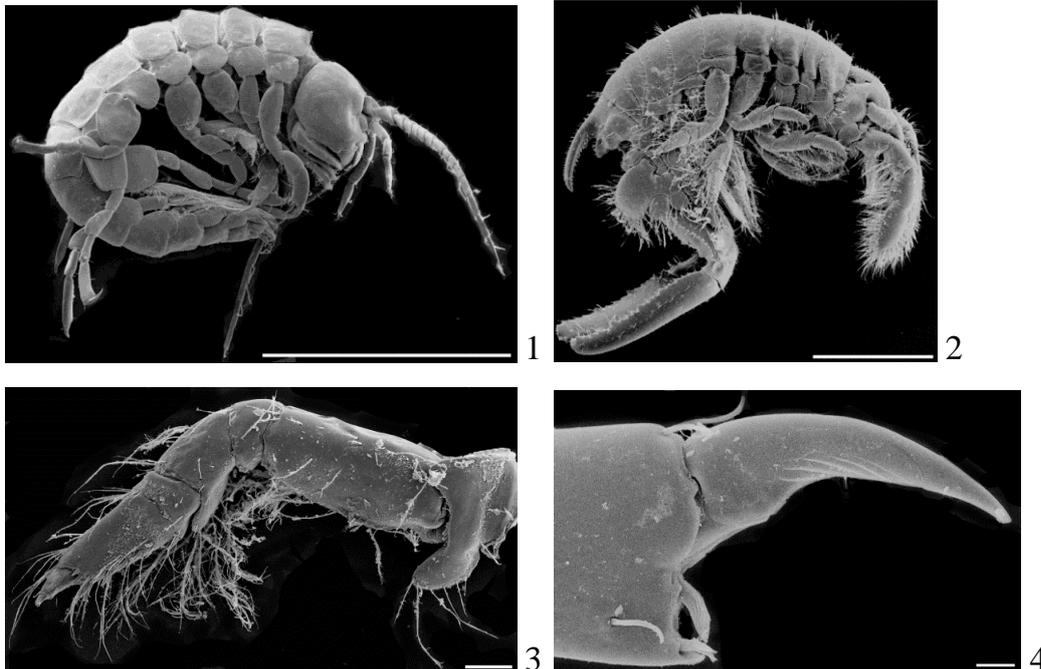
Рисунок 33 — Морфология особей кардиофилидной жизненной формы (*C. baeri*). 1 – внешний вид самки; 2 – гнатопод 1 самка; 3 – гнатопод 2 самка; 4 – уросом с уроподами. Масштаб: 1 – 1 мм; 2-4 – 0,1 мм

К отличительным идиоадаптациям данной жизненной формы возможно отнести более развитую первую пару антенн, чем у других жизненных форм комменсалов, слабо развитые гнатоподы 1 и 2 пар, отличающие данную форму от леуктоидной коломастигидной. Коксальные пластинки развитые, перекрываются и прикрывают брюшную часть переона по бокам выполняя защитную функцию. Уроподы 3 пары «рулевого» типа, но значительно редуцированы относительно гаммаридной жизненной формы.

Вид *C. baeri* отмечен прежде всего как комменсал двустворчатых моллюсков семейства Cardiidae, хотя зарегистрирован также как компонент некоторых бентосных сообществ без этих двустворчатых моллюсков [30; 31].

К группе комменсалов возможно отнести также вид *T. gibbosa* из дексаминоидной жизненной формы кривосинитов, не приобретших особых идиоадаптаций. Однако, комменсализм этого вида частичный, поскольку особи отмечены также в сообществах без организма-хозяина (илистые, песчаные и ракушечные грунты, [31]).

**Амфиподы-перфораторы.** В данную группу в Черном море входит 2 вида перфоратора бианколинидной жизненной формы («бианколинидная» по названию рода *Biancolina*, входящего в данную форму), делающие ходы внутри различных объектов живых (макрофиты, *B. algicola*) и мертвых (древесина, *C. terebrans*). Тело субцилиндрическое. Голова близка к округлой, напоминающей голову насекомого (рис. 34. 1, *B. algicola*; 2, *C. terebrans*).



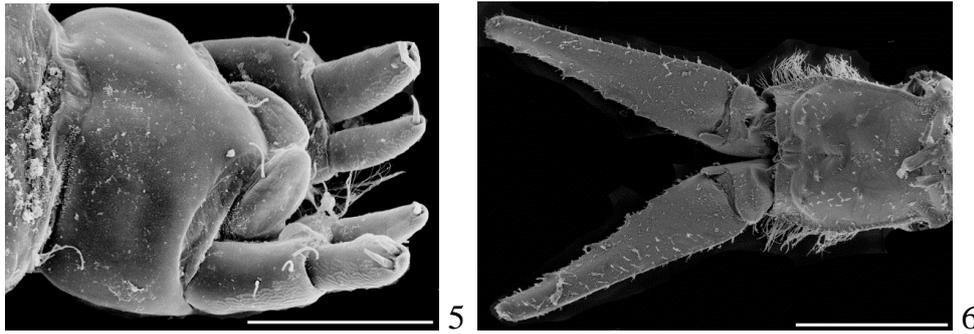


Рисунок 34 — Морфология особей бианколинидной жизненной формы. 1 – внешний вид самки *B. algicola*; 2 – внешний вид самца *C. terebrans*; 3 – переопод 6 *C. terebrans*; 4 – дистальный конец проподального членика переоподы 5 и коготь *B. algicola*; 5 – тельсон и уроподы 3 пары *B. algicola*; 6 – уроподы 3 пары *C. terebrans*. Масштаб: 1, 2 – 1 мм; 3-6 – 0,1 мм

Ротовые органы приспособлены к разгрызанию твердых субстратов. Антенны 1 пары значительно меньше таковых 2 пары (рис. 34. 1, *B. algicola*). Коксальные пластинки не смыкаются, маленькие (ослабление функции защиты брюшной части переона) вследствие жизни в ходах, которые как наружный панцирь защищают амфипод. Когти переопод развитые, проподальные членики переопод или дополнительно усилены крепкими шипами со стороны загиба когтя (рис. 34. 3, *C. terebrans*) или дистальный конец проподуса формирует край со стороны когтя подобный таковому гнатопод, усиленный мощными шипами (рис. 34. 4, *B. algicola*). В обоих случаях усилена функция захвата субстрата. Эпимеральные пластинки небольшие (рис. 34. 1, *B. algicola*; 2, *C. terebrans*). Уроподы 3 пары усилены шипами (рис. 34. 5, *B. algicola*) либо зубцами по краям (рис. 34. 2, 6, *C. terebrans*). Все различия между видами этой жизненной формы связаны либо с обитанием в относительно нежестких поверхностях внутри стеблей крупных бурых макрофитов *E. crinita* и *G. barbata* (*B. algicola*), либо твердых поверхностях внутри древесины (*C. terebrans*). В последнем случае морфология плеона и уросома (дополнительные зубцы, мощные ветви третьих уропод) позволяет животному закрепиться на твердых поверхностях ходов в древесине, так же как и опушенные сегменты тела и опушенные антенны 2 пары. Талломы макрофитов уступают по твердости древесине, и вооружение тела *B. algicola* оказалось достаточным для удержания внутри этих талломов. В любом случае оба вида

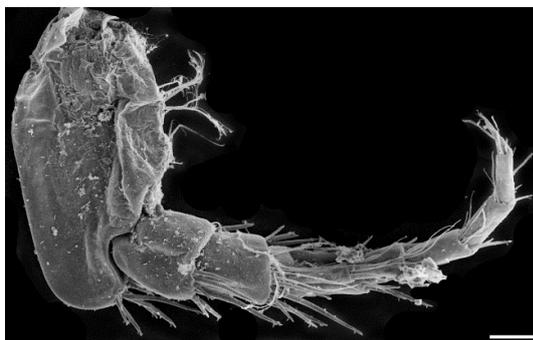
пробуравливают ходы, и общий план тела с перечисленными особенностями этой жизненной формы подходит к обоим видам. Анализ распространения бианколинидной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

**Амфиподы-мезопсаммофилы.** К этой группе в Черном и Азовском морях относятся две жизненные формы, а также представитель талитридной жизненной формы кривосинитов *D. deshayesii*, не приобретший специфических идиоадаптаций.

Батипореидная жизненная форма («батипореидная» по названию рода *Bathyporeia*, входящего в данную форму) в Черном море включает единственный вид – *B. guilliamsoniana*. Тело расширяется от переднего конца к заднему (рис. 34. 1); между 1-м и 2-м члениками стебелька антенны 1 имеется резкий перегиб на  $90^\circ$  и расширение дистального конца 1-го членика, дополнительно защищающего сочленение со 2 члеником стебелька (усиление функции защиты, рис. 35. 1, 2).



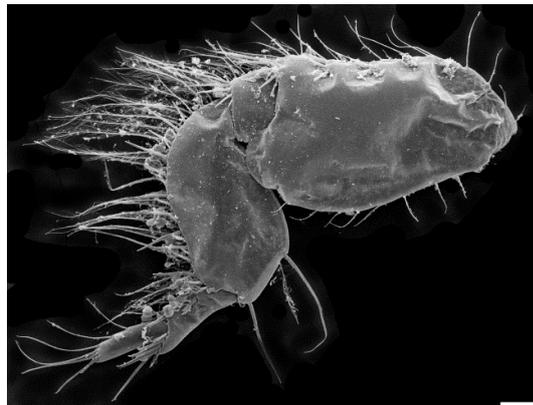
1



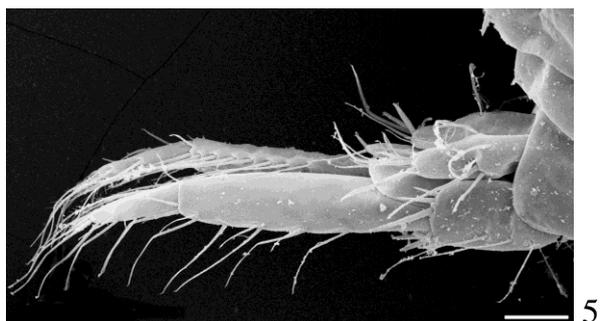
2



3



4



5

Рисунок 35 — Морфология особей батипорейдной жизненной формы (*B. guilliamsoniana*). 1 – внешний вид самки; 2 – антенна 1 пары; 3 – гнатоподы 2; 4 – переопода 6; 5 – уropоды 3. Масштаб: 1 – 1 мм; 3-5 – 0,1 мм

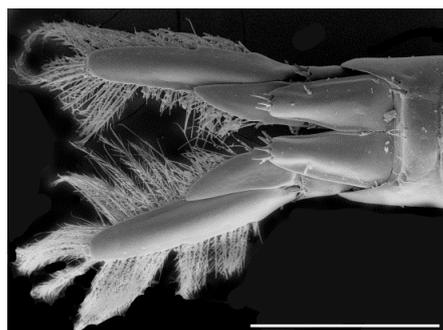
Гнатоподы 2-й пары лишены когтя (рис. 35. 3); переоподы 5-7 пар преобразованы в копательные придатки с развитыми шипами и щетинками (усилена функция копания грунта; рис. 35. 4). Коксальные пластинки 1-4 развитые, перекрывают друг друга (усиление функции защиты брюшной части тела, рис. 35. 1). Уropоды 3 пары с развитой ланцетовидной ветвью, состоящей из 2 члеников, но отсутствует сплошная щетка из щетинок разного типа по бокам (ослабление функции «рулей» при плавании, рис. 35. 1).

Среда обитания батипорейдной жизненной формы – песок, в который особи зарываются (зона глубже прибойной, 10-25 м, [30]). Все вышеуказанные изменения морфологии способствуют повышению эффективности выживания в данной среде. Анализ распространения батипорейдной жизненной формы по биоценозам и регионам Мирового океана будет представлен в разделах 5.1 и 5.2.

В маеотикоидную жизненную форму мезопсаммофилов («маеотикоидная» по названию вида *P. maeoticus*, входящего в данную форму) входят 2 вида из рода *Pontogammarus*. Тело с щетинками и шипами в уросомальной части (рис. 36. 2).



1



2

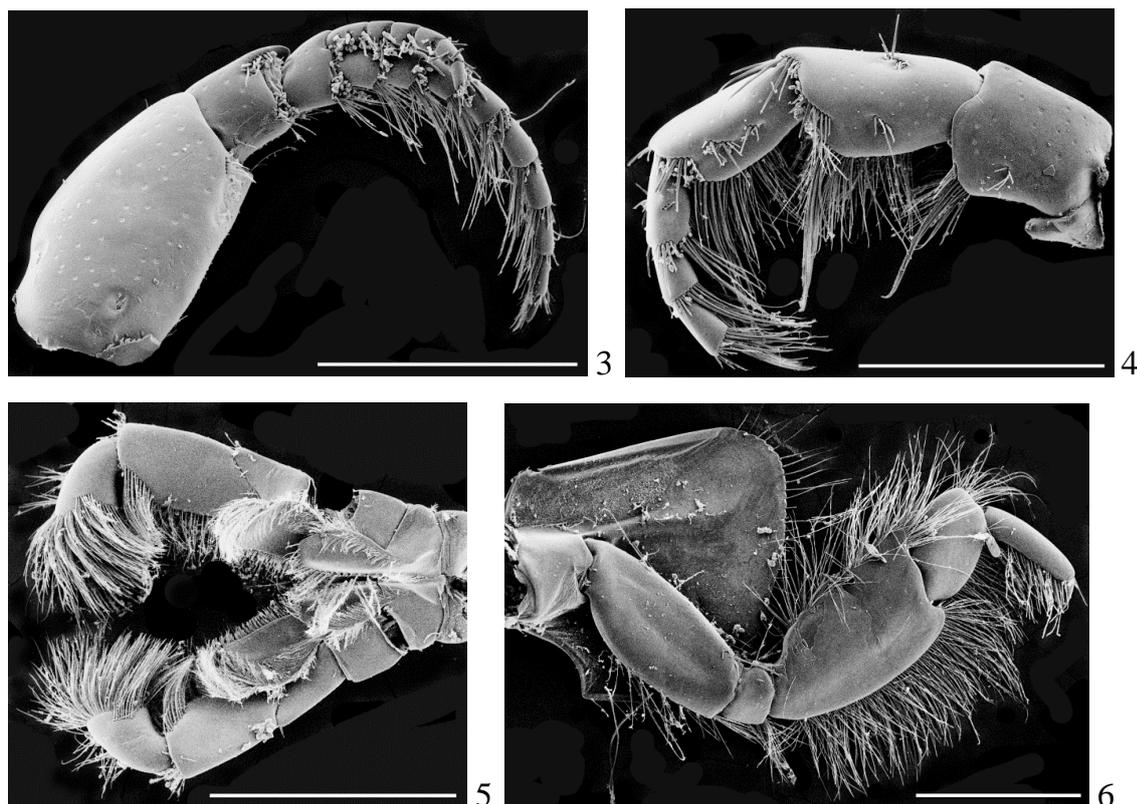


Рисунок 36 — Морфология особей маотикоидной жизненной формы (*P. maoticus*). 1 – внешний вид самца; 2 – третий сегмент уросомы, уropоды 3 и тельсон; 3 – антенна 1 вид с внутренней стороны; 4 – антенна 2, вид с наружной стороны; 5 – максиллипед; 6 – переопод 3. Масштаб: 1 мм.

Антенны массивные, членики стебельков четковидные (рис. 36. 3, 4). Антенны, максиллипеды, переоподы (рис. 36. 3, 4, 6, 7) снабжены сетью щетинок и шипами. Переоподы с развитыми крепкими члениками (рис. 36. 7). Уropоды 3 пары с развитыми наружными ветвями, несущими по бокам густую сеть различных щетинок (усилена функция «рулей» при плавании; рис. 36. 2). В данную жизненную форму входят 2 вида из родов понто-каспийских амфипод – *Pontogammarus* и *Euxinia* (*P. maoticus*, *E. weidemanni*).

Среда обитания представителей маотикоидной жизненной формы – песок мелководья и зоны заплеска, где рачки скапливаются в огромных количествах в толще песка [148]. Все вышеуказанные идиоадаптации улучшают выживание в среде подверженной прибою в сочетании с необходимостью зарываться в толщу песка.

Рассмотрим идиоадаптации морфологических элементов в экоморфе и жизненных формах по сравнению с исходной гаммаридной. Данная жизненная форма выбрана как исходная, поскольку известные окаменелые остатки амфипод наиболее близки к ней [204]. Кроме того, представители гаммаридной жизненной формы обитают в разнообразных биотопах, что является признаком исходной, более древней формы. Преобразования антенн представлены на рис. 37.

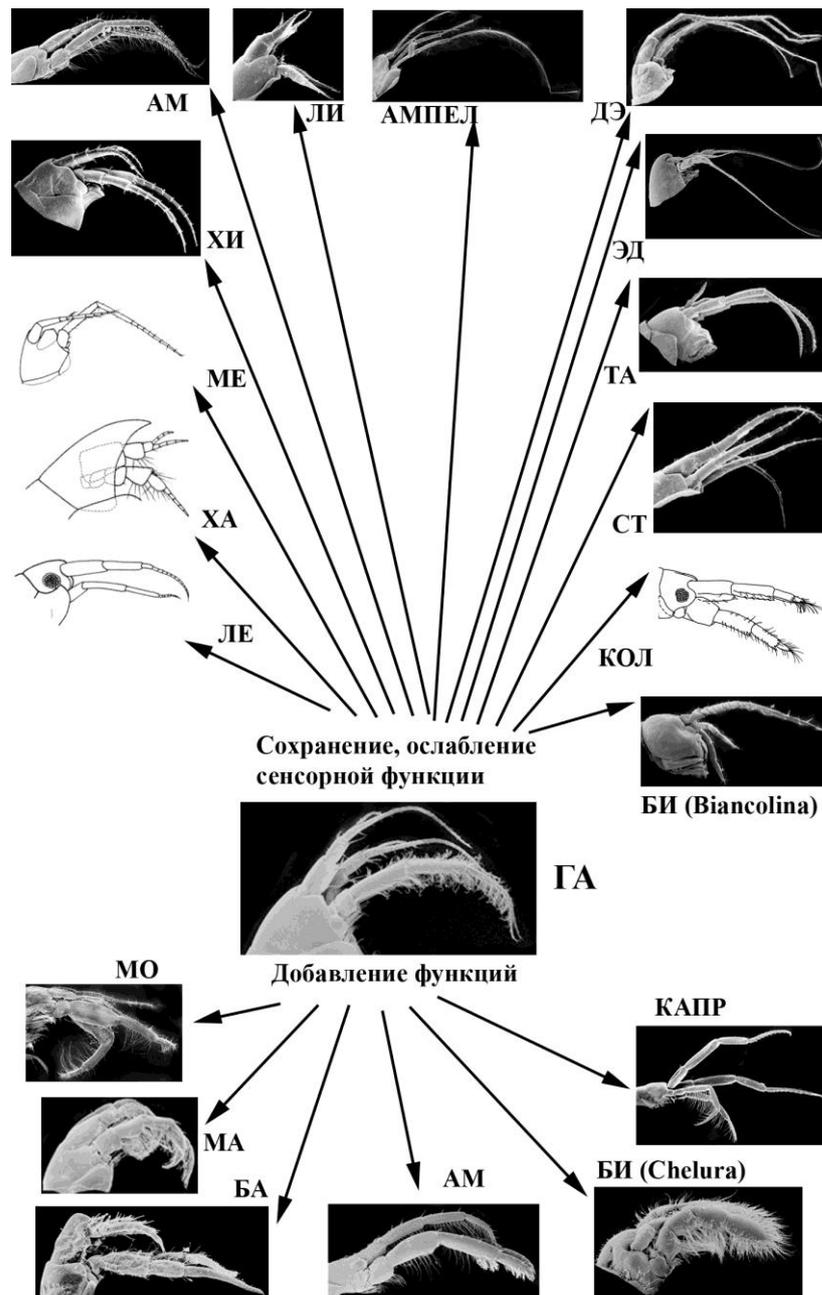


Рисунок 37 — Схема преобразований первой и второй пар антенн у жизненных форм и экоморфы амфипод Черного и Азовского морей по сравнению с исходной «АМ» —

ампитоидная жизненная форма; «АМПЕЛ» – ампелисцидная жизненная форма; «БА» – батипореидная жизненная форма; «БИ (*Biancolina*)» – бианколинидная жизненная форма, род *Biancolina*; «БИ (*Chelura*)» – бианколинидная жизненная форма, род *Chelura*; «ГА» – гаммаридная жизненная форма; «ДЕ» – дексаминидная жизненная форма; «КАПР» – капреллидная экоморфа; «КОЛ» – коломастигидная жизненная форма (рисунок по LeCROY, 2009); «ЛЕ» – леукотоидная жизненная форма (рисунок по Krapp-Schickel, 1989); «ЛИ» – лизианассидная жизненная форма; «МА» – маеотикоидная жизненная форма; «МЕ» – мегалуропиидная жизненная форма; «МО» – монокорофиидная жизненная форма; «СТ» – стенотоидная жизненная форма; «ТА» – талитридная жизненная форма; «ХА» – харпиниидная жизненная форма (рисунок по Karaman, 1993); «ХИ» – хиалидная жизненная форма; «ЭД» – эдицеротидная жизненная форма

Как следует из схемы, у большинства жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей не добавились новые функции к сенсорной (отсутствуют густые щетки щетинок для сгребания предметов, нет усиления члеников для участия в закапывании, отсутствуют крючки и зубцы для захвата). Более того, у ряда жизненных форм сенсорная функция, судя по размерам и вооружению антенн, ослабла (коломастигидная, леукотоидная, частично бианколинидная учитывая род *Biancolina*). Характерно, что укорочение антенн и уменьшения числа щетинок четко выражено у перфораторов и комменсалов, для которых эта функция видимо не так важна, как для других жизненных форм, поскольку среда обитания для них – частично закрытые пространства внутри организмов.

У меньшей части жизненных форм и капреллидной экоморфы лазающих амфипод к сенсорной функции добавились еще несколько. Это функция захвата у монокорофиидной жизненной формы, функция сгребания частиц у части родов ампитоидной жизненной формы (рода *Jassa*, *Plumulojassa*), функция очистки помощью так называемых гребных щетинок (терм. Грезе, большинство видов рода *Caprella* в Черном море), участие в зарывании в песок у маеотикоидной и батипореидной жизненных форм, чистящая функция у некоторых представителей бианколинидной жизненной формы (род *Chelura*).

Таким образом, ослабление сенсорной функции антенн наблюдается в случаях перехода видов к перфорации субстрата или к комменсализму. А добавление функций – при переходе к обитанию в трубках, перфорации или зарыванию в песок. Преобразования глаз представлены на рис. 38.

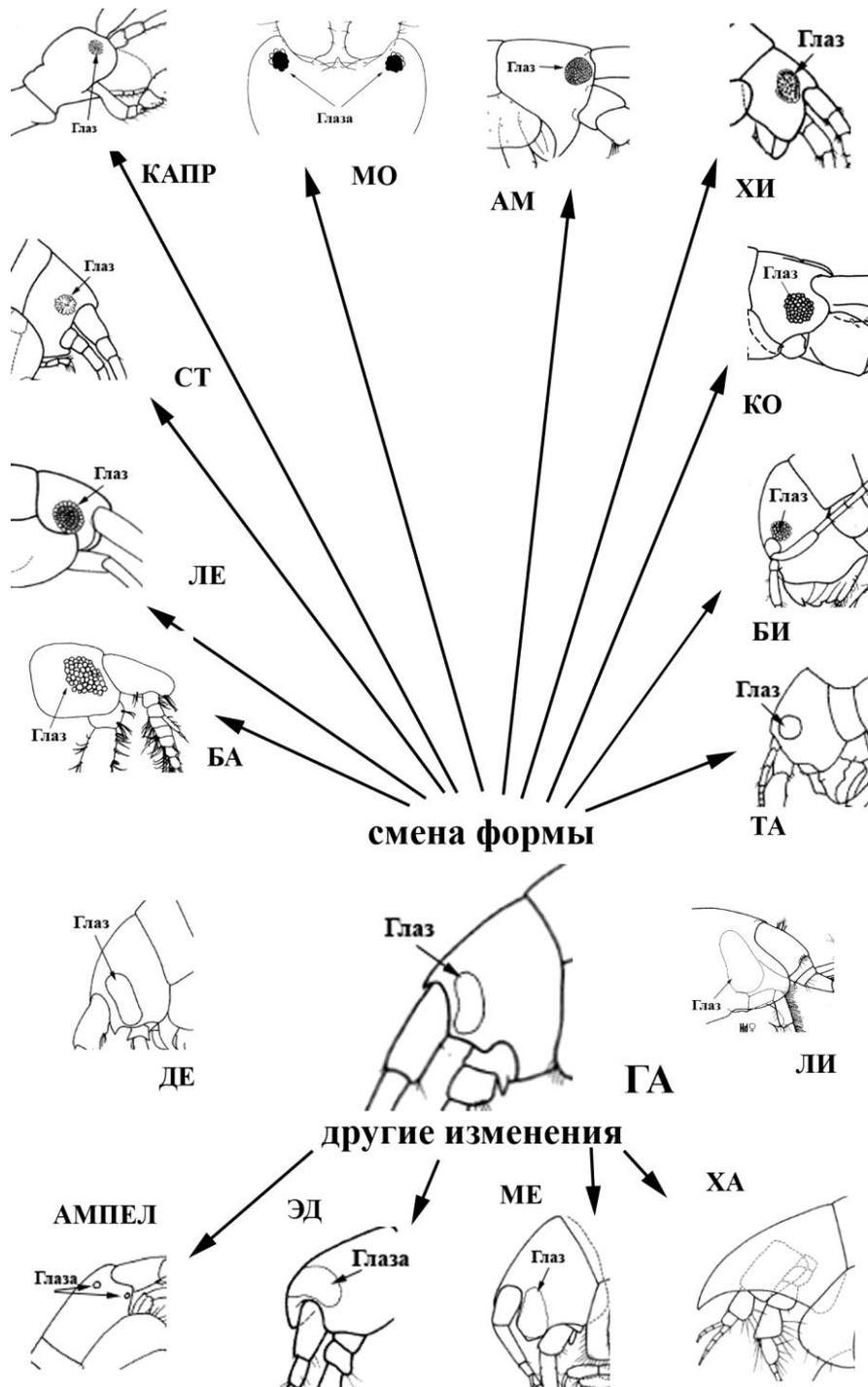


Рисунок 38 — Схема преобразований глаз у жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей по сравнению с исходной (обозначения те же что на рис. 34. «АМ») (по

Krapp-Schickel, 1982); «АМПЕЛ» (по Bellan-Santini, 1982); «БА» (по Bellan-Santini, 1989); «БИ» (по Ruffo, 1982); «ГА» (по Karaman, 1982); «ДЕ» (по Bellan-Santini, 1982); «КОЛ» (по LeCROY, 2009); «ЛЕ» (по Krapp-Schickel, 1989); «ЛИ» (по Divacco & Ruffo, 1989); «МЕ» (по Karaman, 1982); «МО» (по Myers, 1982); «СТ» (по Krapp-Schickel, 1993); «ТА» (по Bellan-Santini, 1993); «ХА» (по Karaman, 1993); «ХИ» (по Krapp-Schickel, 1993); «ЭД» (по Ledoyer, 1993)

В большинстве жизненных форм и капреллидной экоморфе преобразование глаз свелось к изменению формы с бобовидной у гаммаридной жизненной на округлую. У некоторых жизненных форм (дексаминидная, лизианассидная) глаза остались подобны гаммаридным. Наконец, у некоторых жизненных форм глаза либо сместились на спинную часть головы (эдицеротидная жизненная форма), либо сдвинулись вниз (мегалуропидная жизненная форма), либо редуцировали до отдельных глазных линз (ампелисцидная жизненная форма), либо исчезли совсем (харпинидная жизненная форма, род *Harpinia*). Следует отметить, что наибольшие преобразования глаз отмечаются у жизненных форм, обитающих преимущественно внутри толщи детрита на рыхлых субстратах в бентосе. Отметим, что среди ампелисцидной и эдицеротидной жизненных форм в Мировом океане отмечены виды совершенно без глаз. Наиболее вероятно, обитание внутри толщи детрита не требует усиленного зрения, либо положение зрительных органов надо изменять (смещение глаз), либо они не нужны совсем.

У подавляющего большинства жизненных форм защитная функция коксальных пластинок или сохранилась или усилилась. Особенно заметно усиление этой функции у стенотоидной жизненной формы. В меньшинстве форм защитная функция снизилась, коксальные пластинки стали маленькие и в некоторых случаях не смыкаются. Все случаи снижения защитной функции коксальных пластинок связаны либо с трубкожилами, либо с перфораторами, либо с комменсалами т.е. с теми жизненными формами, которые защищены дополнительно либо трубками (трубкожилы, монокорофиидная жизненная форма, отчасти ампитоидная жизненная форма, рода *Erichthonius*, *Centraloecetes*), либо стенками ходов или тканями организма-хозяина. В этом случае защиту брюшной части тела берут на себя внешние оболочки. Эти особенности представлены на рис. 39.

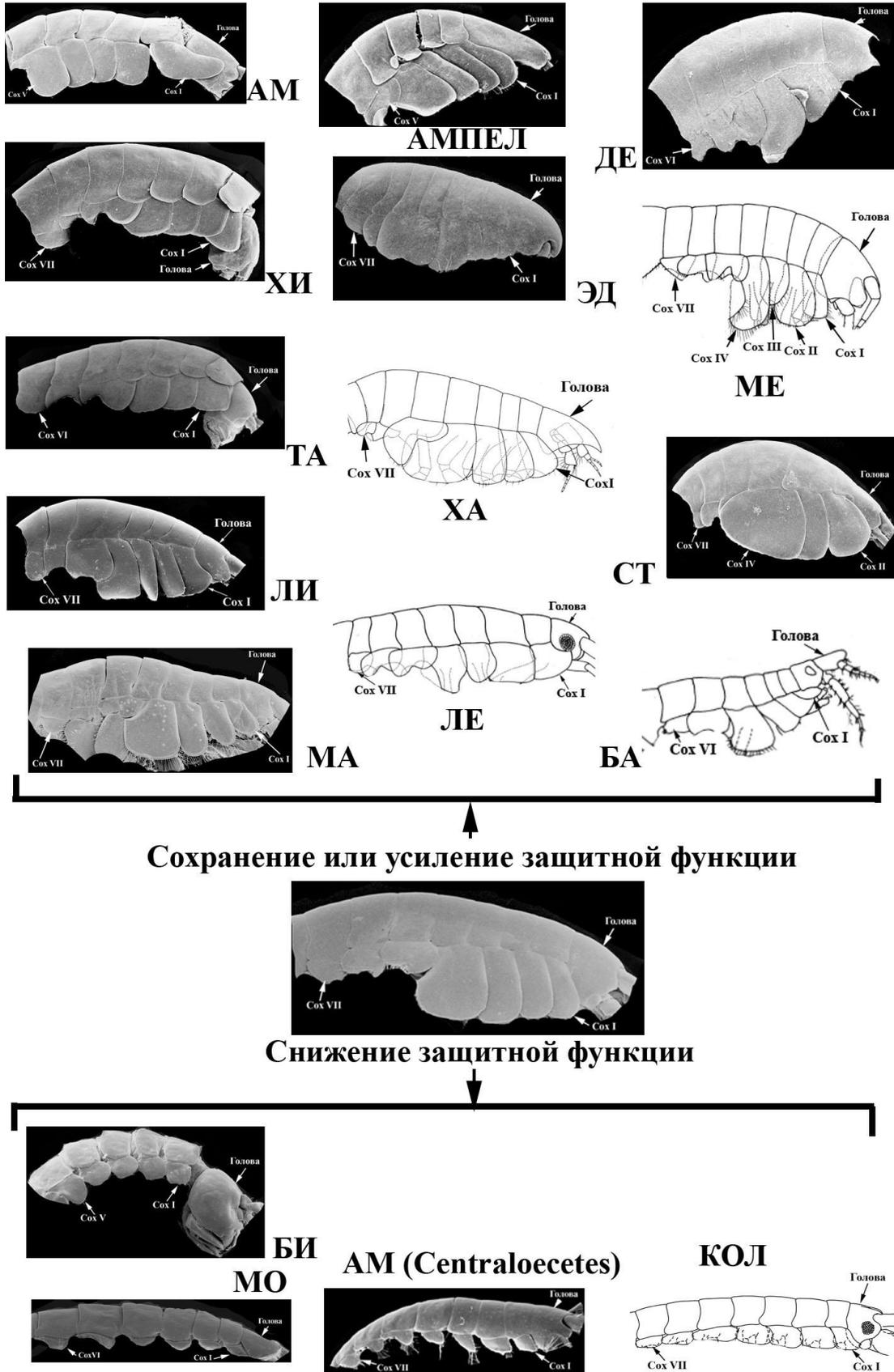


Рисунок 39 — Схема преобразований коксальных пластинок у жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей по сравнению с исходной (обозначения те же что

на рис. 34. «БА» (по Bellan-Santini, 1989); «КОЛ» (по LeCROY, 2009); «ЛЕ» (по Krapp-Schickel, 1989); «МЕ» (по Karaman, 1982); «ХА» (по Karaman, 1993); Cox I-Cox VII – коксальные пластинки 1-7

Преобразования когтей переопод представлены на рис. 40.

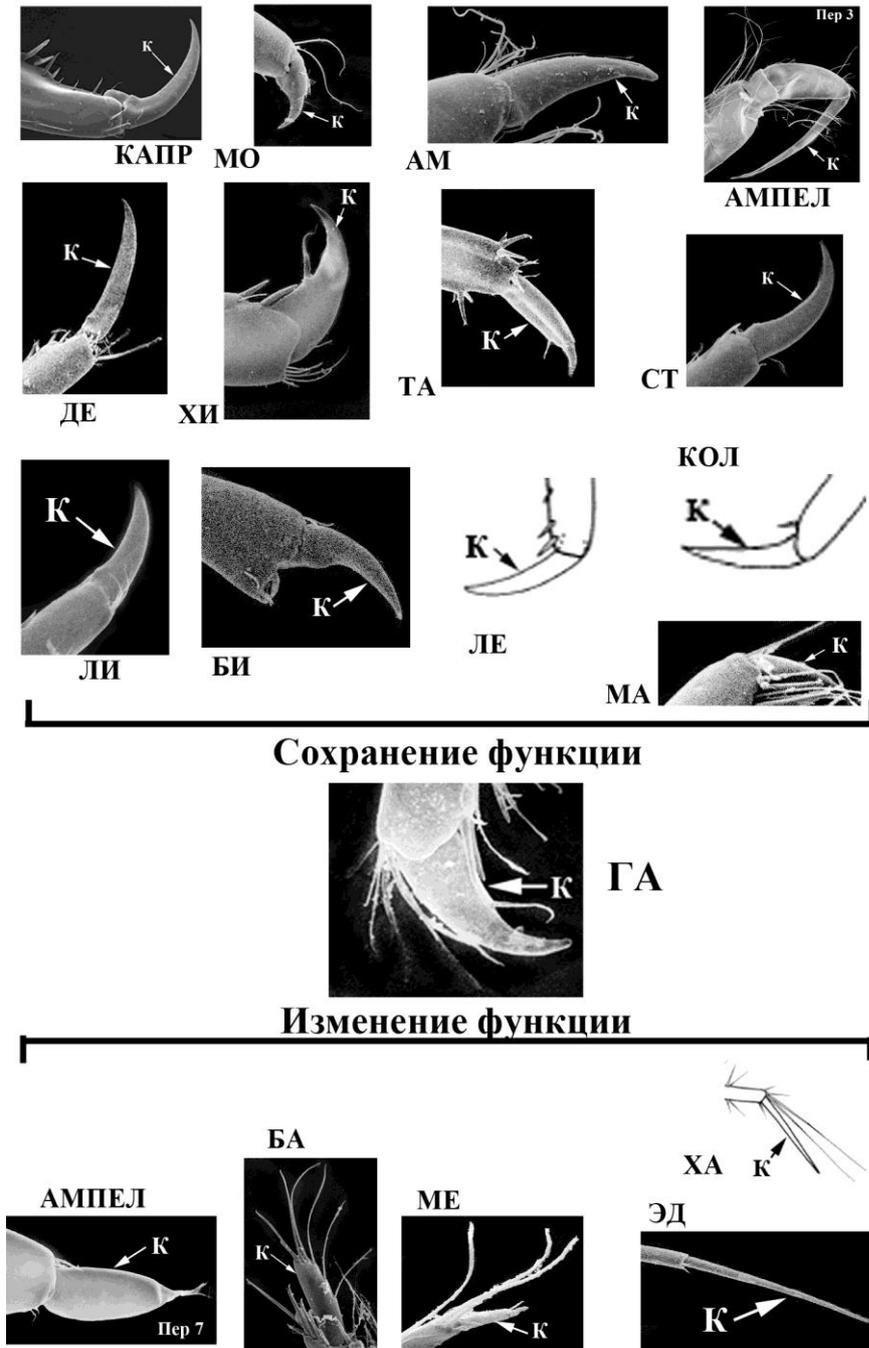


Рисунок 40 — Схема преобразований когтей переопод у жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей по сравнению с исходной (обозначения те же что на рис. 34.

«КОЛ» (по Barnard & Karaman, 1991); «ЛЕ» (по Krapp-Schickel, 1989); «ХА» (по Karaman, 1993); К – коготь; Пер 3, Пер 7 – переоподы 3 и 7 пар

В подавляющем большинстве жизненных форм и капреллидной экоморфе когти сохранили свою функцию захвата (форма в виде загнутых крючков, утончающихся дистально). Все преобразования когтя у некоторых жизненных форм свелись к выпрямлению когтя (эдицеротидная, мегалуропиидная, харпиниидная жизненные формы), либо к затуплению и округлению дистального конца когтя (батипореидная жизненная форма), либо к превращению когтя в каплевидное образование (ампелисцидная жизненная форма, переопод 7). Обращает внимание, что в ряде жизненных форм (ампелисцидная, эдицеротидная) преобразованию подверглись не все когти, а прежде всего когти переопод 7 пары. У эдицеротидной жизненной формы дополнительно когти 3 и 4 пар переопод почти исчезли. Все идиоадаптации когтей относительно исходной жизненной формы отмечены у амфипод, обитающих в детритном слое на рыхлых субстратах, что свидетельствует о специфичности данной среды обитания.

У большинства жизненных форм наблюдается снижение функции ветвей уropод 3 пары как «рулей» при плавании за счет уменьшения щетки щетинок и шипов по бокам. При этом форма ветвей в большинстве таких жизненных форм становится либо заостренной к дистальному концу (дексаминидная, ампелисцидная, лизианассидная, леукотоидная, батипореидная, харпиниидная, коломастигидная жизненные формы), либо лопатовидной (монокорофиидная, мегалуропиидная жизненные формы). Это подтверждается на рис. 41

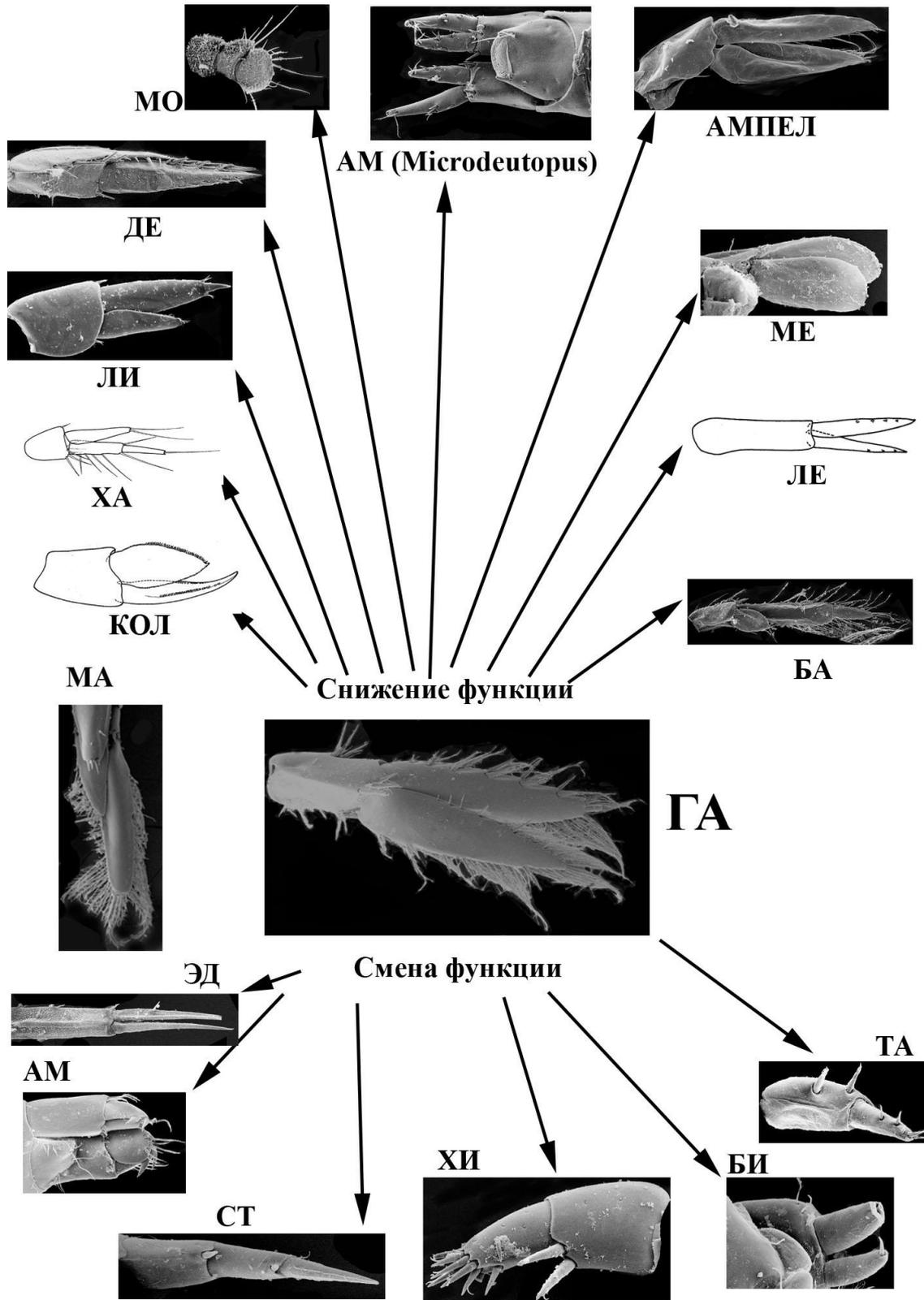


Рисунок 41 — Схема преобразований уropод 3 пары у жизненных форм амфипод Черного и Азовского морей по сравнению с исходной (обозначения те же что на рис. 34. «КОЛ» (по Ruffo, 1982); «ЛЕ» (по Krapp-Schickel, 1989); «ХА» (по Karaman, 1993)

Однако, во всех этих случаях ветви остаются уплощенными. Почти во всех вышеуказанных вариантах жизненных форм особи обитают либо на рыхлом грунте, либо в различных сообществах. В случае смены функций ветви становятся субконическими, не уплощенными, часто укороченными, лишенными щетки щетинок по бокам. В отдельных случаях такие ветви являются частью аппарата для прыгания (хиалидная и талитридная жизненные формы). У некоторых жизненных ветви становятся короткими и крючковидными (смена на функцию зацепа ампитоидная жизненная форма). Среди жизненных форм, у которых прошла смена функции третьей уropоды, три являются типичными обитателями водорослевых сообществ, одна форма характерна для детрита на дне (эдицеротидная), одна форма обитает в супралиторали (талитридная). Во всех случаях необходимость в маневрировании при плавании у них не является критической. Произошедшие перемены данного придатка свидетельствуют о пластичности этих частей тела при возникающей необходимости их преобразования.

Распределение капреллидной экоморфы и жизненных форм амфипод по субстратам, биотопам, экотопам и сообществам представлено в табл. 4.

Таблица 4 – Распределение капреллидной экоморфы и жизненных форм амфипод по субстратам, биотопам, экотопам и сообществам

Экоморфа и жизненные формы	Биотопы, экотопы, сообщества
	Трубкажины
Монокорофиидная жизненная форма	Различные субстраты в зоне без влияния интенсивного прибоя (бухты, эстуарии рек, лиманы, субстраты, удаленные от берега или защищенные от прибоя)
Ампитоидная жизненная форма	Водорослевые ассоциации, перифитон
Ампелицидная жизненная форма	Скопления разлагающихся органических осадков на дне, детрит
	Кривосиниты
Дексаминидная Жизненная форма.	Водорослевые ассоциации, перифитон
Хиалидная жизненная форма.	Водорослевые ассоциации, перифитон
Гаммаридная жизненная форма.	Преимущественно рыхлые субстраты с макрофитами или различными органическими остатками

Капреллидная экоморфа	Водоросли, гидроидные полипы на дне и в перифитоне, детрит
Эдицеротидная жизненная форма.	Детрит на дне
Мегалуропиидная жизненная форма.	Детрит на рыхлых грунтах
Талитридная Жизненная форма.	Супралитораль, выбросы водорослей на различных грунтах, пляжи
Харпиниидная жизненная форма	Детрит на илистых грунтах
Стенотоидная жизненная форма.	Водоросли и детрит, преимущественно в перифитоне
Лизианассидная жизненная форма.	Различные грунты (перифитон, рыхлые)
	Перфораторы
Бианколинидная жизненная форма.	Перфораторы крупных бурых водорослей и древесины
	Мезопсаммофилы
Батипореидная жизненная форма.	Песок глубже зоны прибоя (преимущественно 10-25 м. [30])
Маеотикоидная жизненная форма.	Песок в зоне заплеска и мелководья
	Комменсалы
Коломастигидная жизненная форма.	Губки
Леукотоидная жизненная форма.	Губки, асцидии, различные субстраты
Кардиофилидная жизненная форма	Двустворчатые моллюски семейства Cardiidae, различные субстраты

Проанализировав полученные данные, возможно дать сравнительную характеристику сообществ или экотопов и обитающих в них представителей экоморфы и жизненных форм амфипод (табл. 5).

Таблица 5 – Сравнительная характеристика сообществ или экотопов и обитающих в них представителей экоморфы и жизненных форм амфипод.

Биотопы, экотопы, субстраты	Экоморфа, жизненные формы
Песок в зоне супралиторали	Талитридная жизненная форма кривосинитов ( <i>D. deschayesii</i> )
Выбросы макрофитов на супралиторали пляжей	Талитридная жизненная форма кривосинитов (другие виды)

Песчаные пляжи, заплеск	Маеотикоидная жизненная форма мезопсаммофилов
Галечно-песчаные пляжи	Гаммаридная жизненная форма кривосинитов
Каменисто-валунные пляжи	Хиалидная и гаммаридная жизненные формы кривосинитов
Перифитон, водорослевые ассоциации	Монокорофиидная, ампитоидная, ампелисцидная жизненные формы трубкажилов; капреллидная экоморфа; дексаминидная, хиалидная, гаммаридная, стенотоидная, лизианассидная формы кривосинитов»; бианколинидная жизненная форма перфораторов
Детрит, органические остатки на дне	Капреллидная экоморфа; ампелисцидная жизненная форма трубкажилов; гаммаридная, эдицеротидная, мегалуропиидная, харпиниидная, стенотоидная, лизианассидная жизненные формы кривосинитов
Различные организмы (комменсализм)	Коломастигидная, леукотоидная, кардиофилидная жизненные формы комменсалов; дексаминидная жизненная форма кривосинитов ( <i>T. gibbosa</i> )
Внутри реветины в ходах Толща песка глубже зоны прибора	Бианколинидная жизненная форма комменсалов ( <i>C. terebrans</i> ) Батипорейдная жизненная форма мезопсаммофилов.

Рассмотрим частные случаи идиоадаптаций фрагментов некоторых придатков как примеры приспособления амфипод к среде обитания.

В качестве типичного примера хиалидной жизненной формы кривосинитов рассмотрим представителей родов *Apothyale*, *Hyale*, *Protohyale*: *P. schmidtii*, *A. perieri*, *H. pontica*, *A. crassipes*. Проанализируем некоторые элементы морфологии, которые помогают им выживать в сложных условиях прибойной зоны. Первый элемент – соотношение высоты и ширины тела в области наибольшей коксальной пластинки, поскольку форма тела напрямую отвечает за обтекание его водой и снижение турбулентного воздействия водных струй на тело [1]. Второй – строение конечностей переопод, поскольку эти придатки помогают особям удерживать тело на субстрате, особенно это касается двух последних члеников – проподуса и когтя как элементов захвата субстрата. Третий – строение прыгательных конечностей уропод. Уроподы отвечают за скачкообразное и быстрое передвижение амфипод, что особенно важно при нападении хищников и миграции с опасных участков во время штормов.

Соотношение высоты и ширины тела в области наибольшей коксальной пластинки. Следующие значения этого параметра зарегистрированы для исследуемых видов на примере самцов, поскольку общая форма тела у самцов и самок идентична. Для представителей вида *A. perieri* ширина тела почти во всех случаях меньше высоты.

В среднем соотношение ширины к высоте равно  $0,83 \pm 0,036$ . Из 30 промеренных особей, соотношение высоты к ширине было равно 1 только у двух. Для особей *A. crassipes* данный показатель ближе к 1 (в среднем  $0,99 \pm 0,054$ ). Больше половины особей (53%) имеют соотношение высоты к ширине равное или больше 1. Для представителей вида *P. schmidtii* значение данного показателя оказались в промежутке между двумя вышеуказанными видами (среднее значение  $0,92 \pm 0,041$ ). Для 40% особей отмечено соотношение большее или равное 1. У особей *H. pontica* соотношение (в среднем  $0,96 \pm 0,054$ ) близко к виду *P. schmidtii*. Для 43% особей *H. pontica* отмечено соотношение большее или равное 1. Возможно, различие в соотношении высоты и ширины тела связано с особенностями предпочитаемого участка побережья. Так, особи *A. perieri* заселяет преимущественно наиболее прибойные участки, а *A. crassipes* – более защищенные места. Судя по соотношению высоты к ширине тела особей на прибойных участках, у видов этого рода тело больше сжатое с боков, чем в местообитаниях, относительно защищенных от прибоя.

Морфология члеников переопод. Из всех члеников переопод в наибольшей степени функцию удерживания на субстрате выполняют когти. По этой причине рассмотрим строение и параметры когтей переопод. Для анализа выбрали седьмую пару переопод по причине того, что она наиболее развита у представителей данных родов. Поскольку для удержания на талломах особи используют и проподальные членики, их также анализировали (рис. 42).

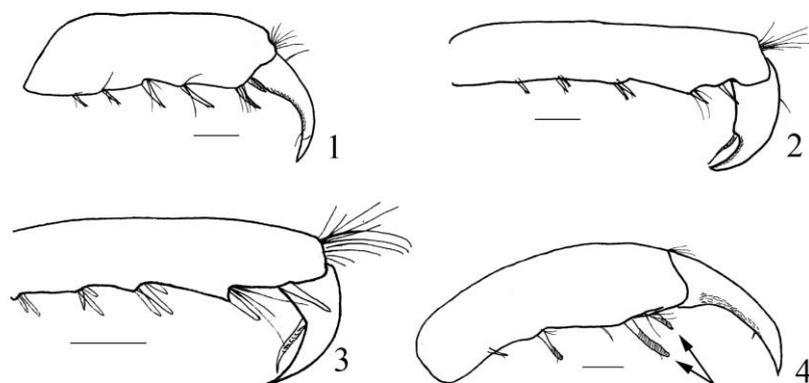


Рисунок 42 — Проподальные членики и когти седьмой пары переопод у видов родов *Apothyale*, *Huyle*, *Protohyale* по [49]. 1– *P. schmidtii*, 2– *A. perieri*, 3 – *A. crassipes*, 4 – *H. pontica*. Стрелки – запирающие шипы. Длина шкалы – 0.1 мм

В лабораторных условиях при движении воды в чашке Петри неоднократно наблюдали особенности удержания особей этих видов на субстрате. Особи прижимали коготь к дистальному концу проподального членика и подобно захвату, фиксировали свое тело на талломе. Дополнительную прочность при захвате таллома придавали шипы на внутренней поверхности проподального членика. Таким образом, важно было исследовать шипы и щетинки проподального членика, а также шипы, щетинки и морфологию когтя.

Два варианта вооружения проподального членика и когтя переопод было отмечено у четырех исследованных видов. Первый вариант характерен для двух видов – *A. perieri* и *A. crassipes* (рис. 42. 2, 3). Проподальный членик вооружен вдоль внутреннего края, как одиночными шипами, так и группами их. При этом два шипа, расположенные около когтя, всегда одиночные, остальные шипы группировались по 2 – 3. Как правило, рядом с шипами отмечается некоторое количество щетинок. Рассмотрим подробнее вооружение двух конечных члеников переопод исследованных видов, поскольку особенности строения играют важную роль в захвате животного субстрата.

*A. perieri*. У самцов со стороны когтя третья группа шипов имеет 1, 2 или 3 шипа (1,5%, 96,5% и 2% особей). Количество шипов в четвертой группе почти идентично третьей. Отмечено 1, 2 или 3 шипа (5%, 92% и 3% особей). Пятая группа шипов была отмечена только у наиболее крупных самцов (60% от всех исследованных). Обычно в этой группе отмечается 1 шип (у 85% самцов), реже 2 шипа (у 25% самцов). Шестая группа была отмечена только у одного крупного самца и представлена единственным шипом. У самок шестая группа шипов не была отмечена, пятая группа отмечалась у одной особи и была представлена двумя шипами. Четвертая группа представлена двумя шипами почти у всех особей (у 91% самок), реже одним шипом (у 9% самок). Третья группа у всех самок была представлена двумя шипами. Таким образом, количество шипов связано с размером особи, как у самцов, так и у самок. С ростом особи количество шипов и групп шипов возрастает, что может быть дополнительным элементом для усиления прикрепления к субстрату.

*A. crassipes*. У самцов со стороны когтя третья группа имеет чаще 3 шипа, реже 2 (у 89% и 11% особей). В четвертой группе отмечено 2 или 3 шипа (у 48% и 52% особей).

У наиболее крупных самцов зарегистрирована пятая группа шипов (1 шип у 36% особей, 2 шипа у 61% особей, 3 шипа у 6% особей). Шестая группа шипов была отмечена только у 3% особей. Группа представлена одиночными шипами. У самок третья группа состоит из 3 (у 83% особей) или 2 шипов (у 17% особей). Четвертая группа состоит из трех вариантов – 1, 2 или 3 шипа (у 4% особей, 83% особей, 16% особей). Пятая группа была отмечена только у 42% особей и включала 1, 2 или 3 шипа (82%, 12%, 6% особей). Шестая группа шипов у самок не отмечена. Общая тенденция – с увеличением размера особей возрастает число шипов и групп.

У *A. perieri* и *A. crassipes* коготь массивный и вооружен в срединной области хорошо развитой щетинкой. Щетинка неравномерно сужается к дистальному концу – более толстая проксимально и резко утончается в дистальной части. Параметры щетинки и ее расположение важно для удержания особи на субстрате (обычно талломы макрофитов) во время движения воды.

Самцы *A. perieri*. Щетинка расположена на некотором расстоянии от основания когтя, в пределах от 0,27 до 0,61 длины когтя (в среднем  $0,42 \pm 0,008$ ). Щетинка короче когтя, в пределах от 0,27 до 0,61 его длины (в среднем  $0,42 \pm 0,008$ ). Самки *A. perieri*. Щетинка также располагается на расстоянии от основания когтя в пределах от 0,24 до 0,5 его длины (в среднем  $0,38 \pm 0,006$ ). Щетинка короче когтя, в пределах от 0,24 до 0,5 его длины (в среднем  $0,38 \pm 0,006$ ).

Самцы *A. crassipes*. Щетинка расположена на расстоянии от основания когтя в пределах от 0,29 до 0,60 его длины (в среднем  $0,45 \pm 0,01$ ). Щетинки короче когтя, в пределах от 0,29 до 0,60 его длины (в среднем  $0,45 \pm 0,01$ ). Самки *A. crassipes*. Щетинка расположена на расстоянии от основания когтя в пределах от 0,31 до 0,67 (в среднем  $0,46 \pm 0,013$ ). Щетинка короче когтя, в пределах от 0,30 до 0,66 его длины (в среднем  $0,46 \pm 0,012$ ). Поверхность толстой части щетинки с насечками, которые наблюдаются также на поверхности внутренней части когтя. Таким образом, особенности морфологического строения щетинки (разная толщина, наличие насечек) а также ее расположение способствует более прочному удержанию особи на субстрате при воздействии волн.

У *H. pontica* и *P. schmidtii* отмечены некоторые отличия в вооружении проподального членика и морфологии когтя от двух предыдущих видов (рис. 41. 1, 4).

Все шипы на внутреннем крае проподуса одиночные и сопровождаются щетинками. Два ближайших к когтю шипа с четко выраженными насечками, особенно у *H. pontica*. Количество шипов меньше чем у предыдущей пары видов.

*P. schmidtii*. У самцов зарегистрировано 5 шипов на проподальном членике. Шестой шип отмечен только у 19% особей. Проподальный членик у всех самок с четырьмя шипами. Щетинка у самцов расположена на расстоянии от основания когтя в пределах от 0,59 до 0,83 (в среднем  $0,71 \pm 0,005$ ). Щетинка короче когтя и составляет от 0,09 до 0,23 его длины (в среднем  $0,16 \pm 0,09$  длины когтя). Щетинка у самок расположена на расстоянии от основания когтя в пределах от 0,55 до 0,83 (в среднем  $0,66 \pm 0,01$ ). Щетинка короче когтя и составляет от 0,10 до 0,20 его длины (в среднем  $0,16 \pm 0,004$  длины когтя). Таким образом, расположение щетинок на когте у самцов несколько дальше, чем у самок, но их длина у обоих полов относительно длины когтя не отличается. Последний момент указывает на важность соотношения длины щетинки на когте и длины когтя.

*H. pontica*. Проподальный членик почти у всех самцов с четырьмя шипами. Пятый шип отмечен редко (у 1% особей). Проподальный членик у всех самок с 3 шипами. Коготь и у самцов и у самок массивный, загнутый и вооружен небольшой щетинкой ближе к дистальному концу. Щетинка не имеет выраженного деления на утолщенную и утонченную части, короче когтя и составляет у самцов от 0,03 до 0,11 его длины (в среднем  $0,06 \pm 0,01$  длины когтя). У самцов она расположена на расстоянии от основания когтя в пределах от 0,56 до 0,75 (в среднем  $0,64 \pm 0,01$ ). Щетинка у самок расположена на расстоянии от основания когтя в пределах от 0,53 до 0,78 (в среднем  $0,66 \pm 0,02$ ). Щетинка короче когтя и составляет от 0,05 до 0,11 его длины (в среднем  $0,07 \pm 0,005$  длины когтя).

Таким образом, явно прослеживается два варианта конструкции проподального членика и когтя, обеспечивающие захват субстрата у исследуемых видов. В первом варианте у видов *A. perieri* и *A. crassipes* важный компонент в прикреплении особи – массивная щетинка, на внутренней поверхности когтя. Эта щетинка является дополнительным фиксатором при захвате особи субстрата. Во втором варианте у видов *H. pontica* и *P. schmidtii* важный компонент захвата удержания особи – ближайшие два шипа к когтю, массивные и несущие насечки. Шероховатая поверхность этих шипов

препятствует скольжению переопода особи по субстрату, фиксируя его на месте захвата субстрата. Роль щетинки на когте при этом минимальна.

Строение уропод. Первые две пары уропод обеспечивают способность прыгать особям. Очень редко у амфипод эти органы могут быть редуцированы в той или иной степени. Для исследованных видов прыгание является одной из главных функций. Прыгание позволяет быстро уйти с опасности, исходящей от абиотического воздействия или от различных хищников (рыб, птиц или других организмов), или быстрее переместиться в более привлекательную среду обитания с точки зрения укрытий и пищи. Соответственно первая и вторая пары уропод у видов хорошо развиты и вооружены крепкими шипами, третья пара более редуцирована (рис. 43).

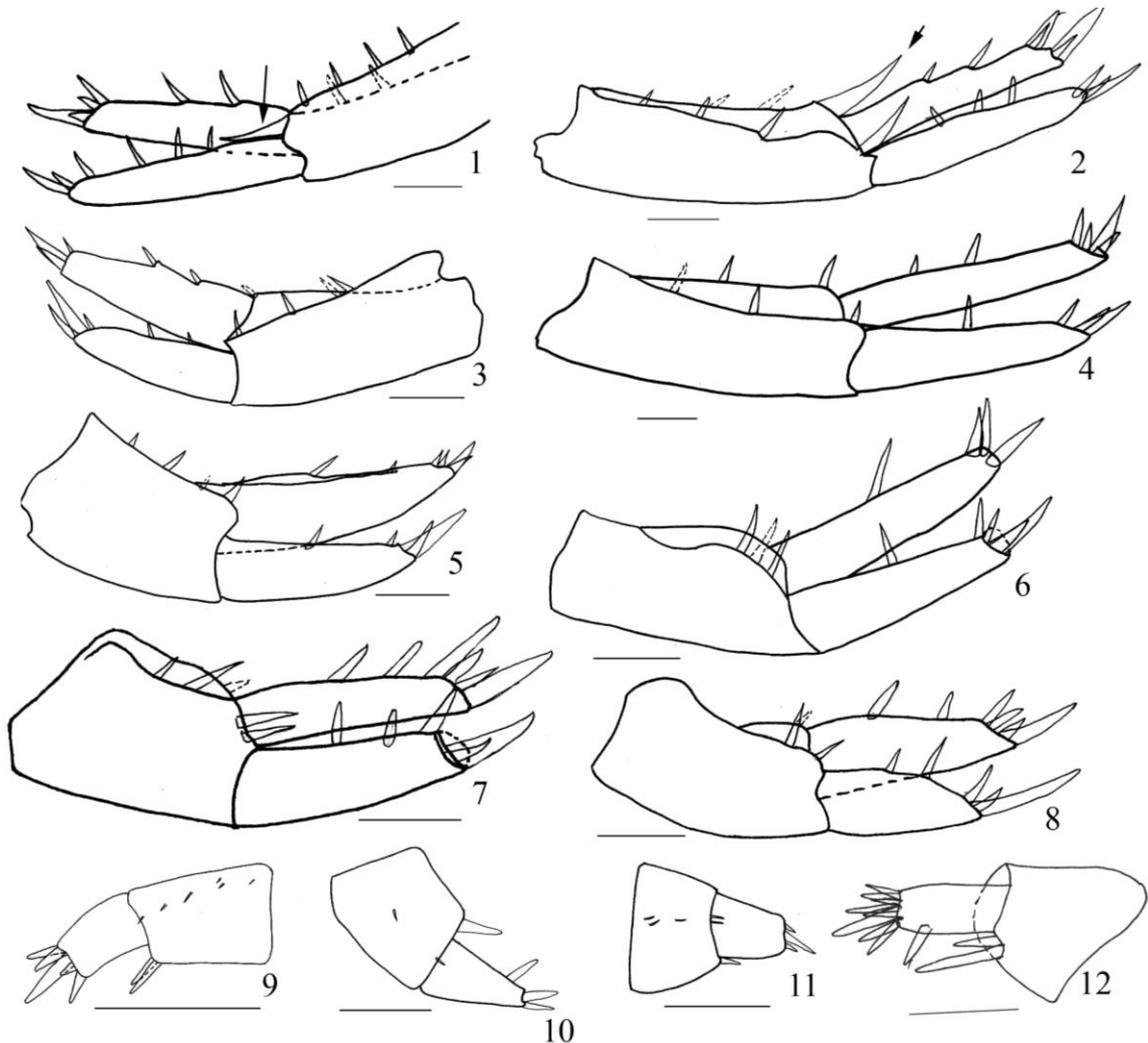


Рисунок 43 — Строение первой (UI), (UII) и третьей (UIII) пар уропод видов родов *Apothyale*, *Huyle*, *Protohyale* по [49]. 1– UI, *P. schmidtii* (стрелкой здесь и далее обозначен

внутренний субтерминальный шип); 2– UI, *A. crassipes*; 3– UI, *H. pontica*; 4– UI, *A. perieri*; 5– UII, *H. pontica*; 6– UII, *A. perieri*; 7– UII, *A. crassipes*; 8 – UII, *P. schmidtii*; 9– UII, *P. schmidtii*; 10– UII, *A. perieri*; 11– UII *H. pontica*; 12– UII, *A. crassipes*. Длина шкалы – 0,1 мм

У уропод первой и второй пар щетинки отсутствуют. Шипы сочетают в себе сенсорные и опорные органы уросомальных ножек. Большая часть боковых и субтерминальных шипов вооружена вблизи дистального конца чувствительным волоском. Каждая уропода включает стебелёк и две ветви – внутреннюю и наружную (рис. 43). Стебелёк вооружен шипами, которые расположены рядами на наружном и внутреннем его крае. Каждая ветвь вооружена обычно одним рядом боковых шипов, хотя изредка наблюдается дополнительные 1-2 шипа, формирующие другой ряд. Кроме того отмечается группа массивных субтерминальных шипов. Наиболее важно исследовать особенности расположения боковых шипов, поскольку шипы на конце ветвей у видов этих родов сходны, что свидетельствует о важности данной конструкции в жизнедеятельности особей (рис. 43). Рассмотрим вооружение трех пар уропод для исследованных видов.

Первая пара уропод (UI). Стебельки. Вооружение наружной стороны. Вооружение этой части стебелька разнообразнее, чем внутренней стороны (Приложение А, табл. 48). У разных видов наиболее частые варианты числа шипов колеблются от 3 до 5. У *A. perieri*, обитающего в прибойной части, наименьшее количество шипов. У особей этого вида нет 4, 5 или 6 шипов. У других видов число вариантов количества шипов колеблется от 3 до 4.

Вооружение внутренней стороны. Из табл. 48 приложения А, видно, что наибольшее число особей всех исследованных видов вооружено 2-мя или 3-мя шипами. Однако у *A. perieri* 3 и 4 шипа отсутствуют даже у самых крупных самцов, а у особей *A. crassipes* и самцов *H. pontica* наблюдается не меньше 2-х шипов. Из всех видов, *A. perieri* обитает на самых прибойных участках твердых субстратов, *A. crassipes* предпочитает самые защищенные местообитания в сообществе перифитона. Таким образом, можно предположить, что в наиболее прибойных местах оптимальнее иметь меньшее количество шипов на внутренней стороне стебельков UI.

Среди шипов стебелька у *A. crassipes* выделяется пара субтерминальных шипов (наружный и внутренний), значительно превышающих по длине толщину стебелька. Они имеют саблевидную форму и направлены параллельно ветвям (рис. 16, стрелка). Внутренний субтерминальный шип несколько больше, чем внешний. У самцов его длина составляет от 0,44 до 0,64 длины внутренней ветви (в среднем  $0,51 \pm 0,011$ ). У самок это соотношение колеблется в пределах 0,42 до 0,70 (в среднем  $0,53 \pm 0,016$ ). Шипы такого размера и формы совершенно отсутствуют у *A. perieri* и *H. pontica*, что позволяет данный признак использовать как хороший маркер вида. К тому же этот признак не зависит от размера особи. У молоди он также заметно выделяется при исследовании уропод животного. У *P. schmidtii* отмечается один длинный субтерминальный шип напротив внутренней ветви UI. Он слегка загнут и ориентирован параллельно ветви. Напротив внешней ветви UI у этого вида отмечается обычный шип. У *A. perieri* и *H. pontica* отмечаются обычные короткие шипы направленные почти перпендикулярно оси стебелька.

Вероятно, длинные субтерминальные шипы на стебельках *A. crassipes* оптимальны для выживания среди камней и валунов, где этот вид наиболее распространен. Особи *P. schmidtii* встречаются на всех вариантах субстрата. Однако они также избегают наиболее прибойных участков.

Вооружение ветвей 1-й пары уропод. Вооружение внешних ветвей у исследованных видов сходно. Преобладает 1 – 2 шипа. Различие лишь в соотношении встречаемости того или иного количества шипов. Внутренние ветви. В ряду исследованных видов наиболее часто встречается от 1 до 3 шипов. Однако *A. perieri* имеет только 1 или 2 шипа, а самцы *P. schmidtii*, имеют больше 1-го шипа.

Из табл. 48 приложения А, следует, что вооружение наружных и внутренних ветвей у исследованных видов примерно одинаково. Но у вида *A. perieri*, обитающего в прибойной части в сообществе обрастания наблюдается наименьшее число шипов. В то же время у видов, избегающих прибойную зону, число шипов может быть наибольшим – до 4 на наружных (*A. crassipes*) или на внутренних (*P. schmidtii*) ветвях.

Вторая пара уропод (UII). Вооружение стебелька. Наружная сторона. По вооружению данной части придатков выделяются особи *A. perieri*, имеющие не более 2 шипов. На внутренней стороне стебелька самцы этого вида вооружены почти

исключительно одним шипом (97%). Редко отмечается 2 или 0 шипов (2,5% и 0,5% самцов). У самок *A. perieri* 99,75% особей имеют 1 шип, 0,25% лишены шипов. *A. crassipes*. У самцов, и самок отмечается только 1 шип. *P. schmidtii*. Почти все самцы вооружены 1-м шипом (98,9%). Только 1,1% особей не имеет шипов. Все самки вооружены 1 шипом. *H. pontica*. У самцов и самок отмечается только 1 шип. У всех видов отмечается близкое количество шипов на внутренней стороне стебелька. Почти все особи вооружены 1-м шипом.

Наружные ветви. Почти все самцы *A. perieri* вооружены одним шипом (99,25%). Только 0,75% особей имеют 2 шипа. У самок один шип имеют 99,75% особей. Два шипа только 0,25%. *A. crassipes*. Самцы имеют 0, 1, 2 или 3 шипа (0,71%, 15%, 80,7%, 3,57% особей). Самки имеют 1, 2 или 3 шипа (55%, 44%, 1% особей). *P. schmidtii*. Самцы вооружены 1-м либо 2-мя шипами (55,3%, 44,7% особей). Самки имеют 0, 1 или 2 шипа (0,57%, 95,5%, 3,96% особей). *H. pontica*. Самцы имеют следующие варианты: 0, 1 или 2 шипа (9%, 90%, 1% особей). У самок либо нет шипов (16%), либо отмечается 1 шип (91% особей). По вооружению этой части придатков сходны *A. perieri* и *H. pontica*, имеющие не больше 2-х шипов.

Внутренние ветви. *A. perieri*. Самцы имеют следующие варианты 0, 1 или 2 шипа (0,25%, 94,5%, 5,25% особей). Почти все самки вооружены 1 шипом (98,5%), реже 2 (1,5%). *A. crassipes*. Самцы имеют 1, 2, 3 или 4 шипа (7,14%, 33,2%, 57,9%, 1,79% особей). Самки имеют следующие варианты: 0, 1, 2 или 3 шипа (0,26%, 22,11%, 40,87%, 36,76% особей). Характерной особенностью данного вида является наличие у некоторых особей одного или двух боковых шипов, образующих наружный ряд вооружения на внутренней ветви 2-й уropоды (рис. 43, стрелка). Такой ряд отсутствует у других видов. *P. schmidtii*. Самцы имеют несколько вариантов: 0, 1 или 2 шипа (1,12%, 20,8%, 78,1% особей). Самки имеют следующие варианты: 0, 1 или 2 шипа (1,12%, 65,17%, 30,71% особей). *H. pontica*. Самцы имеют 1 или 2 шипа (92% и 8% особей). Самки имеют следующие варианты вооружения: 0, 1 или 2 шипа (1,5%, 97%, 1,5% особей). По данному признаку иногда можно достаточно четко выделить *A. crassipes*, который имеет 1 или 2 дополнительных наружных шипа на внутренней ветви 2-й уropоды.

Таким образом, по вооружению первых двух пар уropод можно выделить наиболее важные участки этих придатков, на которые в большей степени повлияли

условия обитания видов. Они снабжены большим количеством шипов, чем другие участки, и у разных видов это количество варьирует. Более разнообразно вооружение первой пары уропод, особенно стебельков (в частности субтерминальные шипы). Наружные ветви вооружены разнообразнее внутренних. Однако, если у первой пары уропод наружные стороны стебельков имеют более разнообразное вооружение, чем внутренние, то ветви второй пары вооружены примерно одинаково. В общем, наружная сторона уропод больше контактирует с окружающей средой, чем внутренняя и естественно она нуждается в большем количестве сенсорных и опорных органов для выживания животного в окружающей среде.

Наиболее массовые представители ампитоидной жизненной формы трубкажилов – *A. ramondi*, *J. marmorata*, *M. gryllotalpa*. Рассмотрим некоторые элементы морфологии, способствующие выживанию амфипод в трубках в сообществе перифитона.

Соотношение высоты и ширины тела. Данное соотношение анализировали в самой широкой части тела в области 3-4 сегмента переона. При расчете ширины учитывали коксальные членики, естественным образом дополняющие ширину корпуса тела. Для *A. ramondi* высота тела составляет от 0,94 до 1,47 его ширины ( $1,00 \pm 0,12$ ), среднее значение  $\pm$  ошибка среднего), для *J. marmorata* – от 0,63 до 0,76 ( $0,68 \pm 0,03$ ), для *M. gryllotalpa* от 0,53 до 1,46 ( $0,79 \pm 0,13$ ). Таким образом, тело трубкажилов в области 3-4 сегмента варьирует от близкого к цилиндрическому до уплощенного в спино-брюшном направлении, что, вероятно, более удобно при жизни в трубке, чем сплющенное с боков тело. Цилиндрическое или сплющенное в спино-брюшном направлении тело полнее заполняет пространство внутри трубки и устойчивее при жизни на твердом субстрате. При этом меньше тратится материала и усилий при постройке трубки.

Соотношение длины седьмой пары переопод и тела. Седьмая пара переопод одна из наиболее длинных, и, как правило, больше вооружена щетинками и/или шипами. При жизни в компактном пространстве трубки длина конечностей весьма важный параметр. Для *A. ramondi* длина седьмой пары переопод составляет от 0,29 до 0,69 длины тела (в среднем  $0,41 \pm 0,104$ ), для *J. marmorata* – от 0,29 до 0,55 (в среднем  $0,42 \pm 0,012$ ), у *M. gryllotalpa* от 0,38 до 0,71 (в среднем  $0,55 \pm 0,018$ ). Таким образом, наибольшая относительная длина седьмой пары переопод к длине тела наблюдается у *M. gryllotalpa*,

хотя в целом средние значения для всех видов близки. Близкое отношение в среднем длины седьмой пары переопод к длине тела указывает на важность данной пропорции для этих видов амфипод-трубкожилов.

Вооружение проподального членика седьмой пары переопод. Проподальный членик седьмой пары переопод вооружен как щетинками, так и шипами. Строение данного членика для особи важно, поскольку обеспечивает в сочетании с когтем закрепление животного на субстрате [13]. Вместе с когтем проподальный членик функционирует как захват, чему помогает вооружение в виде шипов и щетинок. При штормах эта функция жизненно важна. Однако у амфипод-трубкожилов роль вооружения проподального членика может быть снижена благодаря защитной функции трубок. Как правило, проподальный членик вооружен щетинками и/или шипами. Вооружение проподального членика исследованных видов представлено на рис. 44.

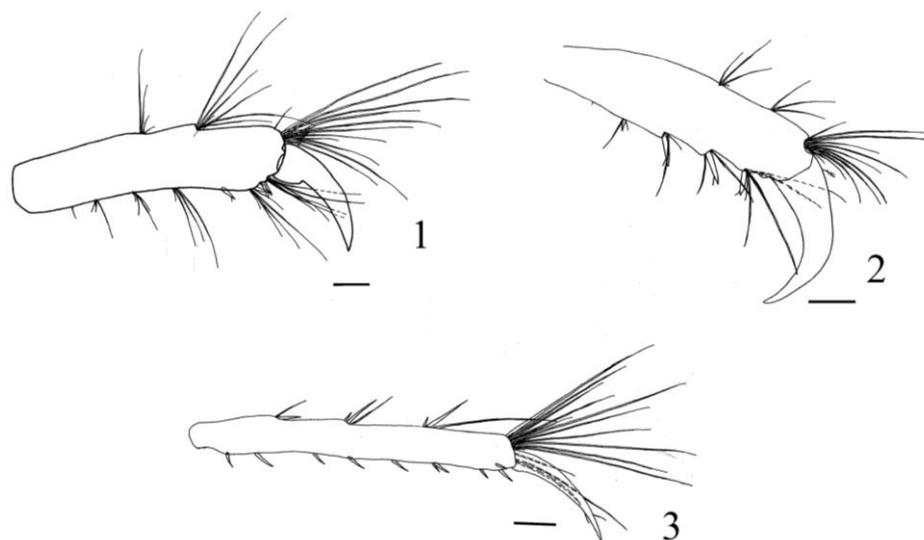


Рисунок 44 — Проподальные членики и когти седьмой пары переопод исследованных амфипод-трубкожилов. 1 – *A. ramondi*; 2 – *J. marmorata*; 3 – *M. gryllotalpa*

Можно выделить 2 группы шипов: на наружной стороне и внутренней стороне членика, около когтя. Шипы на наружной и внутренней сторонах расположены группами. Однако на наружной стороне проподуса шипы присутствуют не у всех исследованных видов. У *A. ramondi* отмечены шипы только на внутренней стороне проподуса у когтя (так называемые запирающие шипы, куда вкладывается коготь при сгибании) и 1 шип вблизи прикрепления когтя. У *J. marmorata* шипы на наружной

стороне проподуса также отсутствуют. Отмечены шипы только с внутренней стороны, они включают пару запирающих шипов у когтя и ряд одиночных шипов от дистального к проксимальному концу проподуса. Количество одиночных шипов колеблется от 3 до 5. У *M. gryllotalpa* отмечены шипы, как на наружной, так и на внутренней стороне проподуса. При этом все шипы тонкие и длинные. На наружном крае зарегистрированы 4 группы шипов. При этом больше выражены группы шипов посередине проподуса. Все группы шипов насчитывают от 0 до 2, но четко прослеживается тенденция увеличения числа шипов от 1-й к 3-й группе; 4-я группа от когтя содержит меньше шипов в среднем, чем три предыдущие группы. Последняя 4-я группа шипов от когтя, в которой наблюдались 1-2 шипа, отмечена только у отдельных экземпляров. Внутренний край проподуса у когтя имеет 2 запирающих шипа. Остальные шипы обычно одиночные, лишь иногда наблюдается маленький дополнительный шипик. Количество шипов на внутреннем крае проподуса колеблется у разных особей от 4 до 9. Таким образом, в ряду исследованных видов наблюдаются разные варианты вооружения проподуса: от наличия шипов только у когтя, до четко выраженных рядов шипов на наружной и внутренней сторонах проподуса. Возможно, что комплексы шипов в этой части тела не играют (за исключением запирающих) значительной функциональной роли при удержании животного на субстрате, скорее они препятствуют скольжению при захвате субстрата. Наибольшее вооружение проподуса шипами отмечено у *M. gryllotalpa*, но шипы тонкие и, скорее всего, участвуют в удержании животного на субстрате.

Соотношение длины когтя седьмой пары переопод и тела. Важная функция когтя – закрепление особи на субстрате. У особей *A. ramondi* длина когтя составляет от 0,029 до 0,039 длины тела (в среднем  $0,032 \pm 0,001$ ). У *J. marmorata* это соотношение лежит в пределах 0,037 – 0,056 (в среднем  $0,046 \pm 0,001$ ). У *M. gryllotalpa* соотношение колеблется от 0,035 до 0,048 (в среднем  $0,04 \pm 0,001$ ). Таким образом, соотношение длины когтя и тела у исследованных видов близко и является стабильным параметром для этих видов трубкожилов, что говорит о важности данного членика для организма, несмотря на защитные функции трубки.

Вооружение уроподальных конечностей. Уроподы – прыгательные ноги выполняют важную функцию быстрого скачкообразного перемещения особей в

пространстве. Это эффективный способ уйти от хищника или настичь добычу. У амфипод-трубкожилов, несмотря на жизнь в трубке, наблюдается весьма развитое вооружение уропод. Вооружение уропод 1-3 пар представлено на рисунке 45.

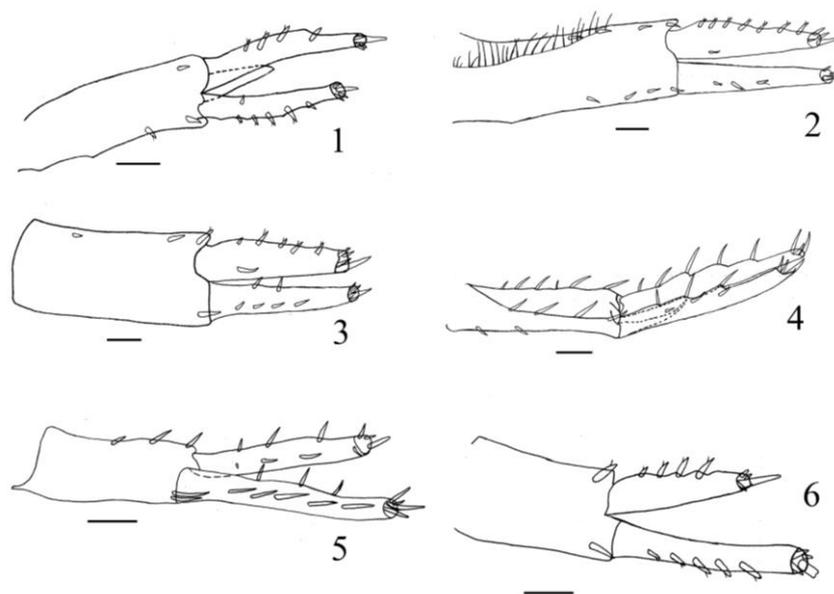


Рисунок 45 — Первые (UI) и вторые (UII) пары уропод амфипод-трубкожилов. 1 – UI, *J. marmorata*; 2 – UI, *A. ramondi*; 3 – UII, *A. ramondi*; 4 – UI, *M. gryllotalpa*; 5 – UII, *M. gryllotalpa*; 6 – UII, *J. marmorata*. Длина шкалы – 0,1 мм

У амфипод, наибольших размеров, как правило, достигает первая пара уропод. У исследованных видов амфипод-трубкожилов уроподы первой пары состоят из стебелька и двух ветвей. Обычно у амфипод уроподы хорошо вооружены шипами и режущими щетинками. У исследованных видов вооружение представлено преимущественно шипами, как на стебельке, так и на ветвях (в данном случае рассматриваются боковые шипы, поскольку вооружение дистального конца ветвей у разных видов сходно). Шипы часто несут чувствительные волоски и дополняют запас прочности самого уропода.

*A. ramondi*. У этого вида отмечены два ряда шипов на стебельке UI с внутреннего и наружного краев и ряд щетинок по наружному краю (рис. 45). Внутренний край вооружен 4 – 7 шипами, наружный: 0 – 7 шипами. Таким образом, вооружение наружного и внутреннего края стебелька близко. На наружной ветви наружный край вооружен значительно больше чем внутренний. Наружная ветвь. На наружном крае отмечается от 4 до 9 шипов, на внутреннем – 0 или 1 шип. Внутренняя ветвь. На

наружном крае отмечается от 1 до 3 шипов, на внутреннем – 0 или 1 шип. Лишнее вооружение внутренних сторон ветвей не несет полезной функции при прыжках, а с наружной стороны дополнительные шипы укрепляют каркас ветвей, что связано с их количеством.

UП меньше чем UИ и вооружен слабее (рис. 45). Стебелек вооружен чуть больше с наружной стороны, чем с внутренней. Количество шипов на наружной стороне колеблется от 1 до 3. На внутренней стороне стебелька отмечается 1 или 2 шипа. Наружная ветвь вооружена больше с наружной стороны, чем с внутренней. На наружной стороне отмечается от 3 до 6 шипов, на внутренней – от 0 до 2. На внутренней ветви наружный край вооружен больше чем внутренний. На наружном крае отмечается от 0 до 5 шипов, на внутреннем – от 0 до 3. Таким образом, наружные края ветвей вооружены больше внутренних, как и у первой пары уропод.

Третья пара уропод (UШ) существенно отличается от двух первых пар по морфологии (рис. 46).

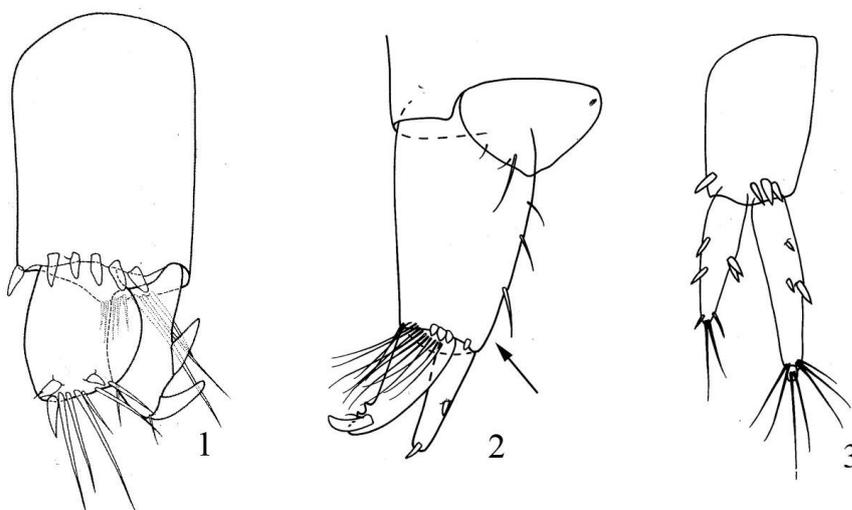


Рисунок 46 — Третьи уроподы (UШ) трубкожилов: 1 – *A. ramondi* по [315]; 2 – *J. marmorata* по [345]; 3 – *M. gryllotalpa* по [344]

*A. ramondi*. Стебелек и ветви значительно меньше, чем у первых двух пар уропод. Стебелек вооружен шипами на дистальном конце, количество которых варьирует. Ветви отличаются от таковых первых двух пар. Наружная ветвь вооружена дистально двумя крупными, повернутыми к головному концу тела особи шипами, и несколькими

щетинок. Внутренняя ветвь вооружена на дистальном конце несколькими толстыми и короткими шипами и группой щетинок. Функционально третий уropод вероятно больше приспособлен для создания трубки (один из элементов прядильного аппарата) и/или удержания в ней, чем для других функций.

*J. marmorata*. UI. Стебелек вооружен шипами практически идентично по внешнему и наружному краям (рис. 46). Наружный край несет от 2 до 6 шипов, внутренний – от 1 до 6 шипов. Наружная и внутренняя ветви вооружены практически только на наружном крае. Наружная ветвь вооружена на наружном крае от 4 до 7 шипов, внутренняя – от 3 до 7, таким образом, вооружение ветвей почти идентично. UII меньше чем UI. Стебелек вооружен одиночными шипами (очень редко шипов нет) с наружного и внутреннего края. Наружная ветвь этой пары уropод несет по наружному краю от 2 до 6 шипов, а по внутреннему краю от 0 до 2 шипов. Внутренняя ветвь вооружена только по наружному краю. Количество шипов колеблется от 3 до 8.

Как и у *A. ramondi*, у вида *J. marmorata* UIII резко отличается от двух первых пар (рис. 46). Стебелек вооружен на дистальном конце рядом щетинок и маленьких шипиков. Ветви равной длины, короче, чем длина стебелька. Наружная ветвь с четко выраженным, загнутым к головному концу особи шипом и несколькими маленькими бугорками на дистальном конце. Внутренняя ветвь с небольшим шипиком на дистальном конце. Функционально третья пара уropод, по-видимому, больше служит для удержания рачка в трубке и при постройке трубки, чем для прыгания.

*M. gryllotalpa*. UI. Стебелек вооружен по наружному краю от 3 до 6 шипов. По внутреннему краю вооружение практически идентично наружного края. Количество шипов от 4 до 7. Наружные ветви вооружены по наружному и внутреннему краям практически идентично. На наружном крае наружной ветви насчитывается от 1 до 4 шипов. На внутреннем крае наружной ветви насчитывается от 2 до 3. Внутренняя ветвь вооружена практически только по наружному краю. На внутреннем крае только у отдельных особей наблюдается единичные шипы. На наружном крае внутренней ветви насчитывается от 2 до 4 шипов.

UII меньше чем UI. Стебелек вооружен по наружному краю от 2 до 3 шипов, по внутреннему краю от 2 до 5. Вероятно, конкретное распределение вооружения связано больше с эволюционными особенностями видов, чем с их образом жизни. Вооружение

ветвей. Наружная ветвь по наружному краю несет от 2 до 4 шипов, по внутреннему – от 0 до 3. Внутренняя ветвь по наружному краю несет от 3 до 6 шипов по внутреннему краю – от 0 до 3. В отличие от двух предыдущих видов УШ сходен по строению с первыми двумя парами, но значительно меньше (рис. 46). Уроподы имеют стебелек и две ветви. Наружная ветвь немного длиннее внутренней. Дистальный край стебелька уропода вооружен несколькими шипами. Обе ветви несут несколько шипов (1-3) по наружному и внутреннему краям. По строению третьей пары уропод *M. gryllotalpa* стоит особняком от двух предыдущих видов. Скорее всего, техника плетения трубки у этого вида отличается от таковой *A. ramondi*, *J. marmorata*. Вероятно, третья пара уропод не используется активно при создании трубки и не играет роли зацепа при закреплении животного на субстрате.

Таким образом, несмотря на разную таксономическую принадлежность всех трех видов внутренняя сторона внутренних ветвей первой пары уропод вооружена наиболее слабо, что вероятно связано с функцией прыгания этих видов. Сходно также вооружение стебелька и ветвей второй пары уропод. С функциональной точки зрения у всех трех видов лишнее вооружение внутренних сторон ветвей может мешать животному при резком отталкивании животного от субстрата, а с наружной стороны дополнительные шипы укрепляют каркас ветвей. Однако по морфологии строение третьей пары уропод бывает разным, что указывает на разную функциональную нагрузку этой пары.

На примере массовых видов гаммаридной жизненной формы кривосинитов из родов *Chaetogammarus*, *Echinogammarus*, обитающих в зоне прибоя, рассмотрим особенности адаптивной морфологии. Морфологические приспособления этих видов довольно сходны, и можно рассмотреть их на примере всех трех массовых видов: *E. foxi*, *C. olivii*, *E. karadagensis*. Эти виды значительно различаются по вооружению гнатопод, что связано с особенностями их питания, но в остальном строение довольно сходно.

Соотношение высоты и ширины тела. Данное соотношение анализировали в самой широкой части тела в области 3-4 сегментов переона. При расчете ширины учитывали коксальные членики, естественным образом дополняющие ширину корпуса тела. Для *E. karadagensis* высота тела составляет от 1 до 1,43 его ширины (в среднем  $1,2 \pm 0,08$ ). Для *C. olivii* это соотношение весьма стабильно и чуть ниже, чем для

предыдущего вида (от 0,91 до 1,17; в среднем  $1 \pm 0,05$ ). Для *E. foxi* соотношение высоты и ширины тела колеблется от 1,05 до 1,44 (в среднем  $1,3 \pm 0,08$ ). Более сжатое с боков тело имеют два вида – *E. karadagensis* и *E. foxi*. Тело этих видов сжато с боков больше, чем у трубкажилов и у видов *Apothyale*, *Huyle*, *Protohyale*, живущих среди макрофитов. Оба вида чаще встречаются в интерстициали среди частиц грунта. Для *C. olivii* соотношение близко к таковому трубкажилов и видов *Apothyale*, *Huyle*, *Protohyale*. Вид *C. olivii* чаще обитает под камнями и среди валунов и в интерстициали встречается реже.

Соотношение длины седьмой переоподы и тела. Седьмая переопода одна из наиболее длинных конечностей тела и, как правило, более вооруженных щетинками и/или шипами. Для вида *E. karadagensis* длина данной пары конечностей составляет от 0,333 до 0,500 длины тела (в среднем  $0,44 \pm 0,01$ ). Для вида *C. olivii* этот показатель колеблется от 0,373 до 0,571 (в среднем  $0,44 \pm 0,01$ ). Для вида *E. foxi* длина данной пары конечностей составляет от 0,313 до 0,484 (в среднем  $0,39 \pm 0,01$ ). Для всех трех видов близки как диапазоны изменчивости этого соотношения, так и его средние значения, что указывает на важную роль данного соотношения для жизнедеятельности их особей.

Вооружение проподального членика седьмой пары переопод.

Проподальный членик переопод играет важную роль у амфипод, как элемент, помогающий укрепляться животному на субстрате [13]. Для видов исследованных родов анализировали вооружение наружной и внутренней части проподального членика этой пары.

*E. karadagensis*. Ближайшая группа шипов со стороны когтя представлена у всех исследованных особей парой запирающих шипов, между которыми вкладывается коготь. Количество шипов во второй группе от когтя колеблется от 0 до 3. В третьей группе от когтя количество шипов меньше, чем во второй. Оно колеблется также от 0 до 3, но особи с 3-мя шипами встречаются значительно реже. Четвертая группа шипов с внутренней стороны у этого вида отсутствует. С наружной стороны также наблюдается 3 группы шипов. В наиболее дистальной группе у места прикрепления когтя насчитывается от 0 до 2 шипов. Во 2-й группе шипов от дистального конца проподуса отмечается от 1 до 2 шипов, причем 2 шипа встречается значительно чаще, чем в 1-й группе. Третья группа шипов наиболее близкая к месту крепления проподуса, насчитывает от 0 до 2 шипов.

*C. olivii*. Ближайшая группа шипов со стороны когтя представлена как у предыдущего вида всегда парой запирающих шипов, в которые вкладывается коготь. Количество шипов во второй группе от когтя колеблется от 2 до 4. В третьей группе от когтя количество шипов колеблется от 2 до 3. Четвертая группа шипов у многих особей отсутствует. Их число колеблется от 0 до 3. С наружной стороны наблюдается 3 группы шипов. В наиболее дистальной группе у места прикрепления когтя насчитывается от 1 до 2 шипов. Во второй группе шипов от дистального конца проподуса отмечается от 2 до 3 шипов. Третья, наиболее близкая к месту крепления проподуса группа шипов, насчитывает от 1 до 2 шипов. Таким образом, наибольшее количество шипов отмечается во второй группе посередине проподального членика, что совпадает с данными для вида *E. karadagensis*.

*E. foxi*. Внутренняя сторона. Ближайшая группа шипов со стороны когтя представлена у всех особей, как и у предыдущих видов, парой запирающих шипов, в которые вкладывается коготь. Количество шипов во второй группе от когтя колеблется от 2 до 3. В третьей группе от когтя количество шипов колеблется от 1 до 2. В четвертой группе значительно чаще, чем в предыдущих группах, и у других видов, шипы отсутствуют. Их число колеблется от 0 до 2. С наружной стороны проподуса наблюдается 3 группы шипов. В наиболее дистальной группе у места прикрепления когтя насчитывается от 1 до 3 шипов. Во второй группе шипов от дистального конца проподуса отмечается от 1 до 2. Третья, наиболее близкая к месту крепления проподуса группа шипов, насчитывает от 0 до 2 шипов. В отличие от предыдущих видов средняя наружная группа шипов не усилена. Число шипов в этой группе даже несколько меньше, чем у предыдущих видов.

Соотношение длины когтя седьмой пары переопод и тела.

Коготь играет важную роль при удержании животного на субстрате. Для *E. karadagensis* длина когтя составляет 0,021 до 0,044 длины тела (в среднем  $0,027 \pm 0,001$ ). Для *C. olivii* соотношение колеблется от 0,028 до 0,036 (в среднем  $0,028 \pm 0,001$ ). Для *E. foxi* этот показатель лежит в пределах от 0,023 до 0,039 (в среднем  $0,028 \pm 0,001$ ). Таким образом, данный параметр для всех представителей рода практически идентичен, что указывает на важность соотношения длины когтя и тела.

Вооружение уropод 1-3 пар. Типичное строение уropод у представителей рода представлено на рис. 47.

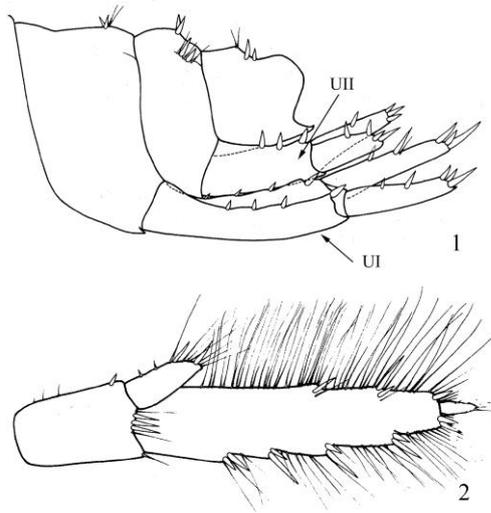


Рисунок 47 — Строение уropодальных придатков рода *Echinogammarus* на примере *E. foxi*, по [299]. 1 – уросом с первой (UI) и второй парой (UII) уropод; 2 – третья пара уropод

*Первая пара уropод (UI).*

*E. karadagiensis*. Стебелек вооружен по наружному краю от 2 до 4 шипами. По внутреннему краю вооружение представлено большим разнообразием шипов. Количество шипов от 0 до 4. Наружные ветви по наружному краю вооружены небольшим количеством шипов 1 или 2. Вооружение внутреннего края наружных ветвей несколько разнообразнее – от 0 до 2 шипов. Внутренние ветви по наружному краю несут от 0 до 2 шипов. Внутренний край внутренних ветвей лишен шипов.

*C. olivii*. UI. Стебелек вооружен по наружному краю от 3 до 6 шипов. По внутреннему краю вооружение представлено большим разнообразием шипов. Количество шипов от 0 до 7. Наружные ветви по наружному краю вооружены от 1 до 3 шипами. По внутреннему краю наружные ветви вооружены от 0 до 3 шипами. Таким образом, вооружение сторон ветвей почти идентично. Внутренние ветви по наружному краю несут от 1 до 4 шипов. По внутреннему краю внутренних ветвей 1 или 2 шипа отмечается у единичных особей, обычно они отсутствуют.

*E. foxi*. UI. Стебелек вооружен по наружному краю от 3 до 6 шипами. На внутреннем крае отмечается от 3 до 6 шипов. Наружные ветви по наружному краю вооружены от 1 до 3 шипов. По внутреннему краю наружные ветви несут от 0 до 2 шипов. Внутренние ветви по наружному краю несут от 1 до 3 шипов. По внутреннему краю внутренних ветвей изредка отмечается 1 шип у единичных особей, чаще они отсутствуют.

Таким образом, для UI четко прослеживается редукция шипов по внутреннему краю у всех 3 видов, что вероятно связано с функцией данных придатков. Наличие шипов в данной части придатков может мешать при скачкообразных передвижениях амфипод. Что касается вооружения других элементов UI, то количество шипов у более крупных видов (*E. foxi*, *C. olivii*) на стебельке и ветвях несколько больше, чем у мелкого вида *E. karadagensis*. Возможно, что каждый шип выполняет опорную функцию для конкретного отрезка длины придатка, и увеличение длины последнего должно сопровождаться увеличением числа шипов.

*Вторая пара уронод (UII).*

*E. karadagensis*. UII более мелкая, чем UI. Стебелек вооружен по наружному краю 1 – 2 шипами. На внутреннем крае отмечается от 0 до 3 шипов. Наружные ветви по наружному краю вооружены от 0 до 2 шипами. По внутреннему краю наружные ветви чаще лишены шипов или реже несут 1 шип. Внутренние ветви по наружному краю несут от 0 до 2 шипов. Внутренний край внутренних ветвей лишен шипов.

*C. olivii*. UII более мелкая, чем UI. Стебелек вооружен по наружному краю от 2 до 5 шипами. На внутреннем крае отмечается от 1 до 4 шипов. Наружные ветви по наружному краю вооружены от 0 до 3 шипов. По внутреннему краю наружные ветви от 0 до 2 шипов. Внутренние ветви по наружному краю несут от 1 до 3 шипов. Внутренние ветви по внутреннему краю редко несут 1 шип. Обычно они лишены шипов.

*E. foxi*. UII более мелкая, чем UI. Стебелек вооружен по наружному краю от 2 до 5 шипами. На внутреннем крае отмечается от 1 до 3 шипов. Наружные ветви по наружному краю вооружены от 0 до 3 шипов. По внутреннему краю наружные ветви вооружены от 0 до 2 шипами. Внутренние ветви по наружному краю несут от 1 до 3 шипов. Внутренние ветви по внутреннему краю лишены шипов.

*Третья пара уropод (UIII).*

Данная пара уropодальных ножек у всех трех видов резко отличается от двух предыдущих пар (рис. 47, 2). Она почти равна по длине первой паре уropод и состоит из стебелька и двух ланцетовидных ветвей. Наружная ветвь длинная, длиннее стебелька. Внутренняя ветвь редуцирована до небольшой пластинки. Стебелек и обе ветви вооружены многочисленными шипами и щетинками. Все элементы строения третьей пары уropод выполняют функцию рулей при плавании животного. Вооружение третьих уropод более крупных видов – *E. foxi*, *C. olivii* имеет больше элементов, чем у мелкого вида *E. karadagensis*.

Из трех исследованных видов более сжатое с боков тело имеют два – *E. karadagensis* и *E. foxi*. Тело третьего вида *C. olivii* более округлое в сечении, приближающееся к таковому, для представителей родов *Apothyale*, *Hyale*, *Protohyale*. Соотношение длины седьмой пары переопод и длины тела у исследованных видов близко. В проподальном членике седьмой пары переопод наибольшее количество шипов отмечается во второй группе посередине членика у видов *E. karadagensis* и *E. foxi*, однако у вида *C. olivii* эта группа слабо представлена.

Некоторые отличия в гаммаридной жизненной форме кривосинитов отмечены между массовыми видами зоны приобья (*Echinogammarus*) и прибрежного бентоса (*Gammarus*). Наиболее приспособленным видом гаммарид в прибрежной зоне бухт и эстуариев в различных биотопах является *G. aequicauda*. В целом строение морфологии данного вида сходно с тем, что наблюдается у рода *Echinogammarus* за исключением третьей пары уropодальных ножек, в которой одинаково хорошо выражены обе ветви. Формирование этих уropодальных ножек у представителей двух вышеупомянутых родов шло по разным направлениям. Рассмотрим морфологические элементы тела вида *G. aequicauda* по схеме использованной ранее для других видов.

Соотношение длины седьмой переоподы и тела. Седьмая пара переопод у этого вида одна из наиболее длинных и более вооруженных щетинками и или шипами конечностей. Длина седьмого переопода составляет от 0,333 до 0,480 длины тела (в среднем  $0,390 \pm 0,01$ ). Довольно узкий диапазон изменчивости свидетельствует о важной роли этого параметра для жизнедеятельности особей этого вида. Более того, эти параметры близки к таковым для рода *Echinogammarus*.

Вооружение проподального членика седьмой пары переопод. Ближайшая группа шипов внутренней стороны проподуса представлена у всех особей парой запиравательных шипов, в которые вкладывается коготь. Количество шипов во второй группе от когтя колеблется в пределах 2 – 3. В третьей группе от когтя количество шипов колеблется также в пределах 2 – 3. В четвертой группе количество шипов колеблется также в пределах 2 – 3. В пятой группе количество шипов колеблется от 0 до 3. В шестой наиболее проксимальной к месту крепления переопода группе шипов отмечено наименьшее количество и, хотя диапазон количества шипов тот же, что у пятой группы – от 0 до 3, особи с 3-мя шипами отмечаются редко. С наружной стороны проподуса отмечается только одна группа шипов на дистальном конце проподуса. Количество шипов в этой группе колеблется от 2 до 4.

Соотношение длины когтя седьмой пары переопод и тела. Для данного вида длина когтя составляет от 0,021 до 0,032 длины тела (в среднем  $0,025 \pm 0,0005$ ). Из значений следует, что данный параметр лежит в узких пределах изменчивости, что указывает на важность этого соотношения для жизнедеятельности особей данного вида.

#### *Вооружение уропод 1-3 пар.*

UI. Наиболее длинные из всех пар. Стебелек вооружен по наружному краю от 4 до 7 шипами. На внутреннем крае отмечается также от 4 до 7 шипов. Наружные ветви по наружному краю вооружены от 2 до 4 шипов. По внутреннему краю наружные ветви несут от 2 до 6 шипов. Внутренние ветви по Наружному краю несут от 3 до 6 шипов. По внутреннему краю внутренних ветвей отмечается от 2 до 5 шипов. Таким образом, в отличие от представителей рода *Echinogammarus* у данного вида почти не выражена редукция шипов на внутреннем крае внутренней ветви. Возможно, это связано с условиями обитания, менее подверженными волновому воздействию (бухты, эстуарии и лиманы).

UII. Данная пара уропод меньше, чем UI. Стебелек вооружен по внешнему краю от 2 до 4 шипов. На внутреннем крае отмечается от 3 до 5 шипов. Наружные ветви по наружному краю вооружены 2 – 3 шипами. По внутреннему краю наружные ветви несут от 2 до 4 шипов. Внутренние ветви по наружному краю несут от 2 до 4 шипов. По внутреннему краю внутренних ветвей отмечается от 0 (единичные особи) до 4 шипов. Как и у предыдущей пары, вооружение уропод у данного вида отличается от

представителей рода *Echinogammarus* менее выраженной редукцией шипов на внутреннем крае внутренней ветви.

УШ (рис. 48). Наиболее отличительный параметр от представителей рода *Echinogammarus*. Обе ветви УШ одинаково хорошо выражены и вооружены группами шипов и щетинок. Как и у рода *Echinogammarus* третья пара уropод играет роль рулей при плавании животного.

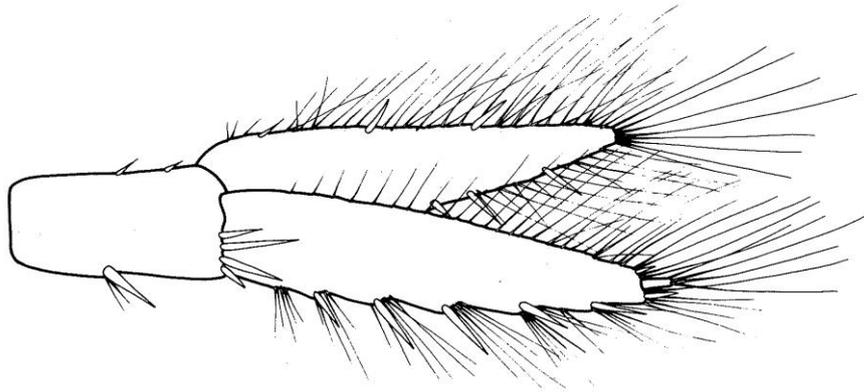


Рисунок 48 — Третий уropод самца *G. aequicauda* по [298]

Таким образом, основной отличительный признак вида *G. aequicauda*, особи которого обитают в различных прибрежных биотопах закрытых бухт и эстуарных районов от представителей рода *Echinogammarus*, обитающих в зоне заплеска как закрытых, так и открытых участков побережья в строении УШ. У вида *G. aequicauda* сохранились в одинаковой степени обе ветви, что позволяет успешно использовать их как эффективные рули при плавании. У представителей рода *Echinogammarus* одна из ветвей редуцирована, что облегчает особям задачу прятаться в маленьких пространствах интерстициали между камнями, галькой и песком, но в то же время использовать оставшуюся ветвь как руль при плавании. Кроме того, у особей *Echinogammarus* сокращается число шипов на внутренних сторонах уropод первой и второй пар, которые присутствуют у особей *G. aequicauda*. Вероятно, сокращение числа шипов этих уropод у видов рода *Echinogammarus* также связано с переходом в другую среду обитания среди интерстициали между камнями, галькой и песком.

## 5.1 Связь капреллидной экоморфы и жизненных форм других групп амфипод со средой обитания

Рассмотрим, связь идиоадаптаций экоморфы лазающих амфипод и жизненные формы других групп амфипод со спецификой среды обитания, которую выбрали эти группы. Начнем с наиболее универсальных идиоадаптаций. Следует отметить, что универсальность идиоадаптаций напрямую связана с объемом тех лимитирующих ресурсов среды обитания, к которым эти идиоадаптации приспособлены. Так, например, капреллидная экоморфа, представленная семейством морских козочек (*Caprellidae*), приспособлена в первую очередь к макрофитам, гидроидным полипам и другим ветвистым структурам, по которым они лазают, за что и получили определение «лазающие» амфиподы [23]. На первый взгляд довольно узкая специализация. Однако, макрофиты являются распространенным субстратом не только в перифитоне, но и на дне, где формируют как ассоциации неприкрепленных макрофитов, так и скопления оторванных водорослей на дне, постепенно разлагающихся и превращающихся в детрит. Учитывая все варианты скоплений макрофитов, следует признать, что они присутствуют на дне повсеместно от уреза воды, до самой большой глубины, в Черном море до границы с сероводородом. Отсюда и распространенность представителей *Caprellidae* почти во всех сообществах бентоса и перифитона, несмотря на их узкую специализацию к ветвистым структурам.

Рассмотрим связь комплексов идиоадаптаций капреллидной экоморфы со средой обитания. Это прежде всего олигомеризация, цефализация, цилиндризация сегментов тела в поперечном сечении, редукция целого ряда придатков (части переопод, всех плеопод, почти всех уропод, эпимеральных пластин), усовершенствование мимикрии тела до предела в плане сходства с фрагментами веточек. К этому добавляется малоподвижность особей, затрудняющая хищникам их поиск. Для успешного передвижения по подобному субстрату у *Caprellidae* сформировались мощные органы удержания на субстрате – захваты на переоподах 5-7 в виде комплекса края ладони проподуса со стороны когтя в сочетании с массивным когтем и зачастую с мощными запирающими шипами на проподусе напротив дистального конца когтя. Это явное

усиление функции захвата обеспечило представителям Caprellidae успешное и прочное закрепление на субстрате, которое необходимо при передвижении по ветвистым структурам при воздействии движения воды среди них. Дополнительно, к этим преимуществам можно добавить широкий спектр питания [30] что способствует повышению эффективности выживания.

Следует отметить, что специфический комплекс идиоадаптаций капреллидной экоморфы представляет отдельное направление в ряду приспособлений амфипод, стоящее особняком от других идиоадаптивных изменений.

Другой комплекс изменений, способствующих приспособлению к целому ряду различных биотопов и сообществ связан с гаммаридной жизненной формой кривосинитов, в первую очередь семейств Gammaridae, Melitidae и всех семейств этой жизненной формы понто-каспийского комплекса Черного и Азовского морей. Следует отметить, что это именно та жизненная форма, предки которой морфологически близкие известны с палеогена (66 млн. лет [68]). Из 18 видов ископаемых амфипод, известных в настоящее время – 17 близки по морфологии к семейству Gammaridae (*Andrussovia*, *Paleogammarus*; [204]). Что же позволило представителям данной жизненной формы настолько успешно заселить разные субстраты, биотопы и сообщества? Одной из важных идиоадаптаций, позволивших представителям выживать в разных условиях является сжатое с боков тело, позволяющее протиснуться в узкое пространство между участками субстрата, резко понижающее выедание особей хищниками (усиление функции защиты). Дополнительно к этой идиоадаптации резкое увеличение маневренности особей, позволяющее им быстро менять направление за счет совершенного строения третьих уropод в виде «рулей» (подробнее описано при анализе жизненных форм), несомненно повышающее выживаемость особей. Третья группа идиоадаптаций, способствующее выживанию – развитая защита с боков чувствительных органов брюшной части переона и плеона, а также потомства у самок, за счет массивных коксальных пластинок, базиподитов переопод 5-7 и эпимеральных пластинок. Все вместе они представляют сплошной защитный орган – щит, снижающий угрозу важным органам (жаберные мешочки, плавательные ножки). У самок это несомненное усиление эффективности защитной функции дополнительно укрепляется широкими пластинками – оостегитами, перекрывающимися и формирующими плотную

выводковую камеру. Безусловно эффективной идиоадаптацией этой жизненной формы является развитая сенсорная функция антенн, часто снабженных у самцов кальцеолами и эстетасками – чувствительными органами, позволяющими отыскивать самок и ориентироваться в пространстве. Еще одна важная идиоадаптация – мощные загнутые когти, работающие в качестве захватов за субстрат в случае необходимости.

Все вышеуказанные изменения морфологии безусловно прогрессивны и способствуют выживанию, однако, в некоторых экотопических группировках они не столь эффективны, как приспособления других экоморф и жизненных форм, что позволило последним успешно конкурировать за выживание. Так, как будет показано в следующих главах, в перифитоне представители гаммаридной жизненной формы кривосинитов не достигают высокой плотности поселений, а зачастую избегают перифитон, предпочитают рыхлые грунты и скопления водорослей на дне. В перифитоне в сочетании с постоянно колышущимися макрофитами, открывающимися то с одной стороны, то с другой хищникам, относительно крупные особи гаммаридной жизненной формы представляют легкую добычу. К тому же пространства между талломами макрофитов постоянно меняют конфигурацию и размеры под воздействием потоков воды, что затрудняет маневрирование с использованием в качестве «рулей» третьих уропод.

Скопления макрофитов, как сложная среда обитания со множеством различных микроусловий и вследствие широкой распространенности по биотопам дали возможность успешного выживания сразу нескольким жизненным формам. Рассмотрим различные пути формирования жизненных форм, успешно приспособившихся к скоплениям макрофитов.

Ампитоидная жизненная форма трубкажилов успешно освоила скопления макрофитов как в перифитоне, так и в скоплениях на дне. Важным преимуществом является постройка трубок, маскирующая особей от хищников и сопровождающаяся рядом идиоадаптаций, усиливающих выживание. Коксальные пластинки 1-4 в пределах этой жизненной формы отражают различную степень выживания в трубках от полностью перекрывающихся (*Ampithoe*, *Cemadusa*, *Pleonexes*), до маленьких, не смыкающихся (*Centraloecetes*, *Erichthonius*). Отсутствие различных шипов или зубцов на сегментах тела несомненно снизило трату энергии и материала на их создание, что стало

полезным для выживания. То же касается неплотного смыкания оостегитов у самок, снизившее затраты на их создание. Роль защиты в данном случае взяла на себя трубка. Наибольшие изменения в данной жизненной форме связаны с питанием и способностью маневрировать с использованием «рулей» при плавании. Вследствие более оседлого образа жизни, у ряда представителей ампитоидной жизненной формы дополнительно к сенсорной функции возникла функция антенн, как органов для улавливания пищи (*Jassa*, *Plumulojassa*, *Orientoecetes*). Стебельки антенн стали более массивные, и стебельки и жгутики покрылись множеством длинных щетинок, формирующих ловчую сеть для пролетающих рядом с особями частиц органики. Это дополнительное приспособление к обычному сбору пищи с использованием гнатопод, несомненно, повысило эффективность питания. Ряд видов пошли дальше в усовершенствовании сбора пищи с помощью ловчей сети. Такая ловчая сеть появилась у них на гнатоподах, которые могут как захватывать пищу обычным образом, так и собирать ее с помощью этой сети (*M. versiculatus*, *Leptocheirus*).

Вторая идиоадаптация затронула функцию использования третьих уропод в качестве «рулей» при плавании. Она оказалась настолько радикальной, что наблюдается смена функций данного органа. У ряда представителей ампитоидной жизненной формы (*Ampithoe*, *Pleonexes*, *Cymadusa*, *Jassa*, *Plumulojassa*) третьи уроподы превратились в короткий придаток с крючками или мощными шипами на конце, совершенно непригодными для маневрирования при плавании, но эффективными как зацепы или органы удержания особей.

Функция удержания особей с помощью когтей как захватов у всех видов ампитоидной жизненной формы не только сохранилась, но и у ряда представителей усилилась мощными запирающими шипами в дистальной части проподуса в место, куда сгибается коготь. Несомненно, это важная функция для ампитоидной жизненной формы, поскольку особям по ряду причин приходится выходить из трубки (повреждение трубки, отрыв субстрата во время шторма, необходимость смены места) и тогда органы захвата совершенно необходимы. У подавляющего большинства представителей сохранилась функция защитного щита, сформированного коксальными пластинками, базиподитами переопод и эпимеральными пластинками. Исключением

является только *C. neapolitanus*, обитающий исключительно на дне в толще детрита и фрагментов рыхлого грунта, где вероятно нет необходимости в защитном щите.

Дексаминидная жизненная форма кривосинитов успешно освоила все варианты скоплений макрофитов – перефитон, скопления оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне лежащих на рыхлом грунте. Основные преимущества этой жизненной формы связаны с усилением защиты тела от хищников и способностью выживать в изменяющихся пространствах между талломами водорослей. Для дополнительной защиты тела у представителей дексаминидной жизненной формы появились зубцы или бугры на спинной части тела, прежде всего в области плеона и уросомы. Антенны удлинились в развитые сенсорные органы, усиливающие способность ориентироваться в сложном окружающем пространстве. Важным положительным моментом, позволившим представителям дексаминидной жизненной формы освоить разные варианты скоплений макрофитов является приспособление к обширному спектру питания – диатомовые, макрофиты, детрит [30], для которого не нужны мощные гнатоподы на одной из пар, отличные от другой пары. Внутри этого способа приспособления к выживанию выделяется вид *N. massiliensis*, отмеченный в том числе в скоплениях детрита на дне (Беллан-Сантини, 1988). При этом жаберные мешочки у него имеют дополнительные складки, повышающие эффективность усваивания кислорода, а соответственно способность выживать в толще детрита, где понижено содержание кислорода, вследствие гниения частиц детрита. Боковой щит у данной жизненной формы, сформированный коксальными пластинками, базиподитами переопод 5-й и 6-й пар и эпимеральными пластинками сохранился, что свидетельствует о важности защитной функции данных идиоадаптаций, повторяющихся у разных жизненных форм.

Особняком стоит монокорофиидная жизненная форма трубкажилов. Представители этой жизненной формы освоили самые разнообразные субстраты и сообщества, но при этом имеют специфическое ограничение, связанное с идиоадаптациями. Особи монокорофиидной жизненной формы избегают участков, подверженных прибою, и ориентируются на те участки побережья, где больше накопление детрита и органики. Основные идиоадаптации, способствующие данному образу жизни следующие. Расширилось разнообразие функций антенн 2 пары, они не

только являются сенсорными органами и участвуют в сгребании пищи, дополнительно для этой жизненной формы они участвуют в захвате предметов, для чего и у самцов и у самок есть шипы и зубцы в соответствующих частях антенн (подробнее при описании жизненных форм). На гнатоподах сформировались длинные группы перистых щетинок, образующих ловчую сеть для маленьких частиц органики. Все вышеуказанные приспособления эффективны только при регулярном поступлении органики к особям, что усложнено при влиянии прибоев, вымывающего и уносящего органику. Тело уплощено сверху вниз, что является эффективной идиоадаптацией, дополнительно скрывающей особей от хищников. Коксальные пластинки не смыкаются, не образуя защитный щит для брюшных органов, за них эту функцию выполняет трубка. Дополнительно маленькие коксальные пластинки не препятствуют обмену кислородом между переоподами, что важно для участков, где велика концентрация взвеси органики, снижающая кислородный обмен. Успешной идиоадаптацией в данных условиях оказалась близкая длина всех переопод, также компактизирующая расположение тела в трубке. Вследствие обитания представителей монокорифидной жизненной формы в тихих бухтах, эстуариях рек и лиманах, или участках побережья, защищенных от влияния обрушивающихся на берег волн, понизилась плавательная активность, что отразилось на изменении формы плеопод – стебельки стали короткими с небольшими ветвями.

К разнообразным средам обитания приспособлена лизианассидная жизненная форма кривосинитов в Черном море представленная двумя родами и двумя видами из инфраотряда *Lysianassida*. Они известны как трупоеды, хищники [222] и детритоеды [30], поэтому не привязаны к конкретному биотопу, а обнаруживаются там, где может быть их пища. Однако, зона обитания одного из них – мелководья перифитона (*N. goesii reductus*), а другого – глубины больше 30 м на дне (*O. humilis*). Антенны 1 пары массивные с боченковидным стебельком и развитым дополнительным жгутиком, что соответствует важности этого органа как сенсорного. Гнатоподы 2-й пары слабые со слабо развитым краем ладони со стороны когтя на проподусе и маленьким когтем (функция захвата ослаблена). Боковой защитный щит из коксальных пластинок, базиподитов переопод 5-7 и эпимеральных пластинок хорошо развит (усилена функция защиты брюшной части тела). Уропод 3 с небольшими ветвями лопастевидно-

конической формы, с отдельными шипами, что указывает на ослабление функции «рулей» при плавании. В целом весь набор идиоадаптаций не имеет явно выраженной специфики к какому либо биотопу, что и позволяет особям выживать в разных сообществах. Однако, в Черном море не отмечены большие скопления особей этих видов [30].

Рассмотрим те жизненные формы, распространение которых имеет большие ограничения, относительно рассмотренных выше. Хиалидная жизненная форма кривосинитов почти целиком обитает в скоплениях макрофитов, но ограничена либо макрофитами в перифитоне, либо в скоплениях оторванных макрофитов в зоне заплеска. Однако, и в перифитоне за исключением двух видов (*P. taurica*, *H. pontica*), другие представители обитают в верхней части глубины преимущественно до 2-3 м. Основные изменения идиоадаптаций пошли по пути успешного выживания среди зарослей макрофитов, подверженных интенсивному воздействию воды, без признаков застоя водных масс. Тело относительно обтекаемое, высокое, сжатое с боков или близкое к цилиндрическому в сечении, сегменты без зубцов и шипов, что облегчает передвижение среди мелких веточек макрофитов. Одна из главных идиоадаптаций – формирование на переоподах из когтей и прилегающих участков проподуса мощных зацепов: когти загнутые, массивные в ряде случаев снабжены мощной щетинкой в середине внутреннего края; на прилегающем участке в месте загиба когтя проподуса формируется группа запирающих мощных шипов часто рифленых для усиления захвата. Во время штормов эти приспособления крайне важны для удержания на субстрате. Как и в большинстве жизненных форм, у хиалидной сохраняется мощный защитный щит по бокам, сформированный из коксальных пластинок, расширенных базиподитов переопод 5-7 пар и эпимеральных пластинок. Уросома всех видов напротив уменьшена, уроподы 3 полностью потеряли функцию «рулей», превратившись в маленькие бугорки с маленькими короткими веточками субцилиндрической формы, вооруженными мощными шипами. Эти уроподы играют роль элемента упора при прыгании, которые особи активно используют при опасности.

Для водорослевых ассоциаций, перифитона с макрофитами и без них характерна стенотоидная жизненная форма кривосинитов. Это одна из наиболее массовых жизненных форм в перифитоне. В Черном море она представлена 2-мя видами из рода

*Stenothoe*. Успешному освоению данной среды обитания способствовал ряд идиоадаптаций. Одними из главных наряду с потреблением различной пищи (42% объема пищевого комка – макрофиты, 50% - детрит, [30]). Играет роль также относительно маленький размер особей (до 7 мм, [30]) и специфическая форма тела, приближающаяся по контуру к овалу. Чрезвычайного развития получил защитный щит по бокам тела, особенно 4 коксальная пластинка, частично закрывающая не только брюшную часть, но и переоподы 3 и 5 пар. Гнатоподы не получили значительного развития, хотя функция захвата сохранилась (край ладони со стороны когтя на проподусе развит, как и сам коготь). Когти переопод развитые, загнутые с явной функцией захвата субстрата, что важно особенно в прибойной зоне во время штормов. Третьи уropоды, однако, претерпели уменьшение, осталась только одна двучленистая ветвь, близкая к конической, с отдельными шипиками на члениках. Такие уropоды практически не приспособлены как «рули» при маневрировании, что и не является необходимым для выживания в зарослях макрофитов. За счет своих маленьких размеров, специфики питания и компактности, особи стенотоидной жизненной формы успешно освоили перифитон без макрофитов, прячась в маленьких углублениях между особями митилид.

Ампелисцидная жизненная форма трубкажилов, несмотря на большой диапазон обитания по глубинам, от 0 до 180 м, ограничена почти исключительно рыхлыми субстратами с наличием детритного слоя. Особи строят рыхлые трубки между частицами детрита. Отличительные идиоадаптации связаны с этой специфической средой обитания. Тело без шипов и зубцов, которые затрудняли бы проживание в трубке. Глаза редуцированы до немногих маленьких линз, что указывает на ослабление необходимости использования зрения при ориентировании. Антенны напротив развиты, с длинными жгутиками, иногда превышающими длину тела, что свидетельствует о важности сенсорной функции. Защитный щит из коксальных пластинок, базиподитов переопод 5-7 и эпимеральных пластинок весьма развит, высокий, что указывает о необходимости защиты органов брюшной части тела от какого-либо воздействия. Гнатоподы и особенно переоподы 4 пары снабжены сложной системой разного типа длинных щетинок, что указывает об использовании сбора пищи ловчей сетью. Когти переопод разные, что свидетельствует о разной идиоадаптации и преобладающей

функции. Когти 3-4 пар переопод весьма длинные, тонкие и загнутые, но не образуют комплекс захвата – нет запирающих шипов, не выражен край ладони со стороны когтя. Скорее всего, подобный захват в типичной среде обитания ампелисцидной жизненной формы не нужен (относительно спокойные воды глубже зоны прибойя). Когти 6 пары напротив короткие крепкие, с дополнительными зубцами, возможно участвуют в удержании животного внутри трубки. Наконец, когти 7 пары вообще не приспособлены к захвату, каплевидные (см. описание жизненных форм). Таким образом, в данной среде обитания не только конечности прибрежи разную функцию, эволюция пошла дальше – разную функцию приобрели когти переопод. Уроподы 3 при этом сохранили функцию «рулей» при плавании (строение по типу «рулей»), но без плотной щетки различных щетинок по бокам ветвей, что говорит об активном, но ограниченном передвижении особей в пределах среды обитания.

Несмотря на множество специфических идиоадаптаций, ампелисцидная жизненная форма оказалась почти полностью ограничена зоной водорослевых матов и детрита на дне. Вышеуказанные идиоадаптации в сумме оказались весьма успешными в выживании в данной среде, что позволило дожить многим видам этой жизненной формы в Мировом океане (318 видов [409]) до наших дней. Однако, скопления оторванных водорослей на дне и детрита – среда весьма специфическая (мало света внутри толщи, рыхлая констстенция), что с одной стороны способствовало приобретению множества идиоадаптаций, а с другой эти идиоадаптации в сумме оказались малоэффективными для выживания в других условиях.

Детрит как среда обитания оказался достаточно разнообразным для формирования нескольких жизненных форм в Черном море. К ним относятся эдицеротидная, мегалуропиидная и харпиниидная жизненные формы кривосинитов. Представители этих жизненных форм ограничены почти исключительно данной средой обитания. Эдицеротидная жизненная форма характеризуется специфическим набором идиоадаптаций. Глаза сдвинуты к верхней части головы и часто слиты в один, что отражает необходимость ориентироваться на свет проникающий сверху. Подобная особенность свидетельствует о том, что само животное находится в толще детрита, между его частицами. Стебельки антенн защищены мощным загнутым рострумом, для защиты от повреждения во время движения особи в толще детрита. Коксальные

пластинки и эпимеральные пластинки формируют два боковых щита разделенных зауженной частью между переоном и плеоном, что указывает на необходимость дополнительной подвижности плеона. Сам плеон увеличен, что указывает на активное плавание. Когти переоподов 3-4 маленькие, почти редуцированные, что свидетельствует об отсутствии необходимости захвата для удержания тела. Когти переоподов 5 и 6 обычного типа, но утончены. Когти переоподов 7 практически не приспособлены к захвату – длинные, прямые, тонкие, приспособленные больше для упора или удержания тела в воткнутом в грунт положении. Сам переопод 7 намного больше предыдущих пар, скорее выполняет роль распорок при фиксации особи на грунте. Уросома узкая, уроподы с тонкими длинными ветвями, без шипов на дистальных концах. Такая конструкция вряд-ли будет эффективна для прыгания, скорее всего это дополнительные распорки на грунте. Таким образом, комплекс идиоадаптаций эффективен преимущественно в этой среде обитания, что и ограничивает распространение представителей эдицеротидной жизненной формы в других биотопах.

Мегалуропидная жизненная форма в Черном море представлена двумя видами из рода *Megaluropus*, особи которых маленькие по размеру (до 4 мм) и малочисленные по плотности поселений, по питанию это виды детритофаги [30]. Обитание в толще детрита отразилось на некоторых морфологических элементах, претерпевших идиоадаптации по сравнению с известными ископаемыми формами (Gammaridae). Глаза увеличились в размерах и сдвинулись вниз головы, вдаваясь за пределы контура в виде валиков. Подобное усиление функции зрения оказалось важным для ориентации в среде со слабым освещением. В отличие от других жизненных форм – обитателей детритной зоны, у которых больше развились другие сенсорные системы, прежде всего антенны (*Ampelisca*, *Perioculodes*), у этой жизненной формы антенны небольшие, но усилилась функция глаз как сенсорных органов. Своеобразную идиоадаптацию претерпел защитный щит в области 1-4 коксальных пластинок: 2 и 4 коксальные пластинки стали больше, чем 1 и 3. Однако, базиподиты 5-7 пар переоподов и эпимеральные пластинки оказались чрезвычайно развитые, усилив защиту брюшной части тела. Гнатоподы претерпели изменения, в результате которых исчезла система жесткого захвата в виде края ладони со стороны когтя на проподусе и самого когтя. Вероятно, в данной среде и подобном питании нет необходимости в таком захвате: глубина обитания 10-25 м [30] а,

следовательно, зона обитания, не подвержена штормам, при которых надо цепляться за субстрат, детритная субстанция рыхлая, пищи достаточно без необходимости прочно ее удерживать. По этой же причине претерпели идиоадаптацию и когти переопод – они стали практически прямыми, тонкими, больше пригодными как распорки для удержания на субстрате, чем захваты. Наиболее близкими к окаменевшим предкам остались уроподы 3, которые имеют ветви даже больше развитые, чем у Gammaridae. Они стали широкими, лопастевидными, хотя и не снабженными плотной щекой различного типа щетинок по бокам. Это свидетельствует о необходимости быстрого маневрирования, видимо в случае нападения хищника.

Харпиниидная жизненная форма в Черном море (2 вида из рода *Harpinia*) отмечена только в прибрежье Турции на глубинах более 70 м на илах с детритом [30]. Среда обитания там настолько слабо освещается, что виды этой жизненной формы потеряли глаза совсем за ненадобностью. При этом над антеннами развился мощный широкий козырек, защищающий антенны (усилилась защитная функция). Антенны у представителей этой жизненной формы небольшие, но развит дополнительный жгутик на антенне 1. Боковой защитный щит значительно увеличен по всей длине особи от 1 коксальной пластинки до 3-й эпимеральной, что указывает на необходимость защиты брюшной части тела в подобной среде. Гнатоподы с развитыми проподальными члениками и когтями, формирующими типичный орган захвата, вероятно виды этого рода в том числе и хищники [222], добычу которых надо удерживать. Когти переопод стали почти прямыми, без запирающих шипов в соответствующих частях проподуса (напротив сгибания когтя), что свидетельствует о смене функции захвата на функцию упора в субстрат. Третьи уроподы существенно уменьшились по сравнению с размерами тела, ветви стали почти коническими с единичными щетинками в разных местах, что свидетельствует о снижении функции «рулей» при плавании.

Рассмотрим те среды обитания и жизненные формы, которые узко приспособлены к этим ограниченным средам обитания.

К выбросам макрофитов и различных органических остатков на пляжах в зоне супралиторали в Черном и Азовском морях приспособлена талитридная жизненная форма кривосинитов семейства Talitridae (*Britorchestia*, *Cryptorchestia*, *Orchestia*, *Platorchestia*, *Speziorchestia*, *Talitrus*). Особи этих видов обитают под выбросами, между

камнями или галькой, иногда зарываются в крупный песок, но в зоне обязательно увлажненной морем. Являясь наземными видами, они, тем не менее, не уходят из зоны пляжей, оставаясь косвенно связанными с морем. Антенны 1 пары очень маленькие, снижающие риск их повреждения при продвижении особей между грубыми частицами. Вследствие неизбежного осушения тела большинство идиоадаптаций связаны с дополнительным сохранением влаги, особенно жаберных мешочков. Сами жаберные мешочки приобрели дополнительную поверхность. Боковой защитный щит намного больше выражен, чем у морских видов. Не только 1-4 коксальные пластинки развиты, но и три оставшихся также, базиподиты 5-7 пар широкие, формирующие часть щита с боков, эпимеральные пластинки развитые. Вследствие питания разлагающимися органическими остатками особям не понадобились мощные гнатоподы первой пары, они стали маленькие со слабо развитым краем со стороны когтя на проподусе и маленьким когтем. Гнатоподы второй пары массивные только у самцов, что указывает на их функцию удержания самок во время спаривания, что известно для амфипод [30]. Все придатки вооружены только шипами, короткими и крепкими, дополнительно защищающими особей от двигающегося субстрата во время штормов. Существенные идиоадаптации произошли с третьими уроподами, совершенно утратившими функцию «рулей» при плавании, они стали короткими и толстыми, единственная ветвь конусовидная, короткая и снабжена шипами. Уроподы 3 превратились в элемент системы для прыгания как упор для 1 и 2 пар уропод. У самок дополнительно усилилась защита потомства; оостегиты стали широкие и сплошным коконом прикрывают яйца. Однако при этом сохранились плеоподы, что свидетельствует об их использовании вероятно во время штормов, в случае, когда особь оказывается в воде.

Несмотря на отсутствие каких-либо глубоких идиоадаптаций, и возможности приспособиться к различным средам обитания, талитридная жизненная форма ограничена узкой полосой пляжа и то при наличии выбросов, как необходимой пищи. Ограничением является отсутствие идиоадаптаций, позволяющих преодолеть осушение тела, большее, чем на пляже и выйти на сушу, подобно мокрицам.

Песок, как среда обитания (именно песок, а не детритный слой на нем) во всех зонах ограниченно заселен амфиподами. Главное препятствие при заселении – размер частиц песка, поскольку для выживания требуются специальные приспособления для

копания, т. е. специфические идиоадаптации. Все три варианта песчаного субстрата: зона супралиторали, зона заплеска и зона ниже прибойной (10-25 м), заселены амфиподами, зарывающимися в грунт, принадлежащими к разным жизненным формам.

В зоне супралиторали в толще песка обитает представитель талитридной жизненной формы кривосинитов – *D. deschayesii*. В отличие от других представителей данной жизненной формы, этот вид пошел по пути более узкой специализации по отношению к среде обитания, а именно обитанию внутри толщи мелкого песка на пляжах меньше подверженных прибою, например в озере Донузлав. Особи роют норы в песке на пляжах вблизи воды. Основные идиоадаптации этого вида данной жизненной формы сохраняются, отличия в большем вооружении шипами придатков тела особенно гнатопод и переопод, что важно для закапывания в песок. Относительная узкая специализация по биотопу привела к ограниченности распространения вида на побережье Крыма – в основном района озера Донузлав.

Зона заплеска и прилегающего мелководья заселяют представители маеотикоидной жизненной формы мезопсаммофилов, принадлежащие к понто-каспийскому роду *Pontogammarus* (*P. maeoticus*; *P. weidemanni*). Среда обитания в зоне заплеска настолько подвижна под воздействием волн, что требует наряду приспособлениями для закапывания, быстроты и маневренности, поскольку зона активно посещается хищниками, прежде всего птицами. Все идиоадаптации, возникшие у маеотикоидной жизненной формы пошли именно по пути маневренности и способности быстро зарыться в песок. Антенны массивные, членики стебельков четковидные, обильно покрытые длинными щетинками. Боковой щит мощный, все элементы (коксовые пластины 1-4, базиподиты переопод 5-7, эпимеральные пластины) перекрывают друг друга, защищая брюшную часть тела от забивания песком. Дополнительной защитой являются многочисленные щетинки не только на конечностях, но и по краям коксовых пластинок и в наружной части первой пары эпимеральных пластинок, дополнительно защищая их от песчинок. Переоподы 5-7 развиты, с мощными, загнутыми когтями, используемыми для закапывания. Быструю маневренность обеспечивают уropоды 3 пары, сформированные по типу «рулей» при маневрировании, с вытянутыми уплощенными ланцетовидными ветвями, по краям покрытыми густой сетью длинных, преимущественно перистых щетинок. Наблюдения

за особями показали, что рачки становятся более активными при набегании волны и взмучивании ей песка, что делает среду в этот момент менее плотной и облегчает передвижение особей.

Набор идиоадаптаций для выживания в постоянно взмучиваемом песке оказался оптимален, но эти идиоадаптации малоэффективны в зоне песка без влияния прибоя, где нет взмучивания среды обитания и облегчения передвижения и нужно зарываться в песок только за счет использования самого тела. В такой среде нужны дополнительные приспособления для успешного погружения в песок, что и наблюдается у единственного представителя батипореидной жизненной формы, мезопсаммофилов, в Черном и Азовском морях представленной видом *B. guilliamsoniana*. Тело особей уменьшено по сравнению с обитающими в заплеске видами рода *Pontogammarus*, и расширяется от головы к абдомену, по форме приближаясь к клину. Первые антенны приобрели дополнительный валик на границе 1-го и 2-го члеников стебелька, защищающий антенну от травмирования во время закапывания. Конечности массивные (особенно базиподиты переопод 5-7), покрытые множеством крепких щетинок и шипов, что важно при зарывании как защита от повреждения. Боковой щит мощный, все элементы (коккальные пластины 1-4, базиподиты переопод 5-7, эпимеральные пластины) перекрывают друг друга, защищая брюшную часть тела от забивания песком. Гнатоподы снабжены длинными щетинками, образующими ловчую сеть для мелких частиц пищи. Вероятно, особи не зарываются целиком без необходимости, а выставляют ловчую сеть для сбора пищи. На использование способа фильтрации как основного указывают не развитые захватывающие органы гнатопод, не сформированный край ладони со стороны когтя, да и когтя у гнатопод 2 пары нет совсем. Переоподы 5-7 пар превращены в мощные копательные органы: с широкими члениками, вооруженными рядами шипов и крепкими щетинками. Необходимость маневренности в данной среде обитания видна при анализе уропод 3 пары, характерного «рулевого» типа с развитыми ветвями, дополнительно состоящими из двух развитых члеников, вооруженных рядами длинных, крепких щетинок. Несмотря на довольно совершенные идиоадаптации к закапыванию в песок исследователи не отмечают, что это массовый вид, указывая и на ограниченность районов, где особи отмечены. В Крыму это Севастополь и Южный Берег Крыма, кроме того отмечено побережье Кавказа. В Азовском море вид отмечается

как крайне редкий [31]. Ограниченность, вероятно, связана с требованиями к структуре песка, прежде всего размеру частиц, которые особи могут отбросить при закапывании. Возможным ограничением может быть заиливание как негативный момент, поскольку особи отмечены в основном на песчаных грунтах [31].

Как и в предыдущих случаях с жизненными формами мезопсаммофилов, специфический набор идиоадаптаций успешен только в этой среде. Например, в перифитоне и среди макрофитов эти приспособления непригодны и будут только затруднять выживание, что и подтверждает отчасти их отсутствие в данных биотопах.

Следующая группа жизненных форм наиболее узко специализирована и соответственно ограничена средой обитания. Это комменсалы различных беспозвоночных и перфораторы.

Бианколинидная жизненная форма перфораторов на первый взгляд включают совершенно разные таксоны, приспособленные к абсолютно разным субстратам – крупным бурым макрофитам видов *E. crinita* и *G. barbata* (*B. algalicola*) или древесины (*C. terebrans*). Однако перфорация субстрата и проживание в ходах внутри него стало причиной образования сходных идиоадаптаций. Прежде всего, это тело, близкое к цилиндрическому, почти округлая голова и преобразованные антенны первой пары небольшие (*B. algalicola*) или интенсивно опушенные (*C. terebrans*). У обоих видов слабо развит боковой защитный щит для переона, коксальные пластинки маленькие, не перекрывающиеся и не защищающие брюшную часть переона. Эпимеральные пластинки также малы и слабо прикрывают плеоподы. Отсутствие развитого бокового щита объясняется защитной ролью ходов, которые делают перфораторы. У обоих видов развиты захватывающие органы на переоподах: состоящие либо из мощных когтей (*C. terebrans*), либо дополнительно усиленные развитым краем ладони со стороны когтя (*B. algalicola*). Несмотря на разную в целом морфологию abdomena и уропод, третьи уроподы снабжены либо крючками, либо зубцами и далеки от типа «рулей» при плавании. Сама разница морфологии abdomena и степени покрытия тела щетинками может быть объяснена разной плотностью самого перфорируемого материала, в ходах которого надо еще и закрепиться. Древесина намного прочнее макрофитов. В гладких, твердых стенках древесины нужны дополнительные щетинки для удержания особи, а также уроподы подобные распоркам, что и видно при анализе морфологии *C. terebrans*. В эластичных,

не жестких стенках крупных макрофитов достаточно воткнуть когти переопод в стенки ходов, чтобы удержаться, и шипы на третьих уроподах как зацепы, что видно из морфологии этих органов. Ограниченности распространения данных жизненных форм способствует также узкий спектр питания – ткани крупных бурых макрофитов [30] или древесина, которая вообще не является морским субстратом, и не образует стабильных скоплений.

Комменсализм на беспозвоночных в одних случаях не привел к образованию отдельных жизненных форм (см. описание дексаминидной жизненной формы кривосинитов – *T. gibbosa*), а в других существенно изменил морфологические признаки, породив ряд идиоадаптаций. В Черном море выявлены три жизненных формы комменсалов – коломастигидная, лейкоотоидная и кардиофилидная.

Коломастигидная жизненная форма представлена в Черном море (прибрежье Турции) видом *C. pusilla*, типичным комменсалом губок. Тело субцилиндрическое, почти лишенное, как и придатки щетинок и шипов, что удобно при продвижении среди тканей губок, вооруженных спикулами. Антенны короткие, но массивные, почти без жгутиков (ослабление сенсорной функции). Защитный боковой щит почти не развит. Коксальные пластинки хоть и перекрываются, но настолько узкие, что практически не закрывают брюшную часть переона, базиподиты переопод 5-7 также не расширены и не защищают брюшную часть переона. Более менее закрыты с боков эпимеральными пластинками только плавательные ножки. Почти полное отсутствие защитного щита объясняется жизнью внутри губок, которые сами выступают как защитная среда. Когти переопод маленькие, что указывает об отсутствии необходимости в захвате субстрата для удержания, поскольку внутри тела губок нет непосредственного влияния волн. Уроподы 3 сохранили элементы «рулевого типа» при плавании (удлиненные, расширенные у основания ветви), но дистальные концы заострены и нет обильного опушения щетинками разного типа по краям.

В общем, обитание внутри губок привело к идиоадаптациям упрощения морфологических элементов, что вообще характерно для многих комменсалов и еще более усиливается у видов паразитов.

*L. spinicarpa*, единственный вид лейкоотоидной жизненной формы в Черном море (исключительно прибрежье Турции), меньше чем предыдущая жизненная форма

изменился по отношению к ископаемым формам амфипод. Тело сжато с боков. Стебельки антенн развиты, но жгутики короткие (ослабление сенсорной функции). Боковые защитные щиты развиты, все элементы (коксовые пластинки 1-4, базиподиты переопод 5-7, эпимеральные пластинки) широкие и перекрываются друг с другом. Гнатоподы обеих пар (особенно второй) развиты. Захват образуется не только проподальным члеником, но и выростом карпального членика. Когти гнатопод небольшие, но типично зажимного типа, загнутые. Уроподы 3 удлинённые, длинный стебелек и длинные ветви заостренного типа (тип «рулей» при плавании), но не снабженные как у представителей Gammaridae, щеткой из длинных щетинок разного типа по бокам (ослаблена функция маневрирования).

Кардиофилидная жизненная форма представлена в Черном и Азовском морях видом *C. baeri*. Специфический образ жизни большей частью внутри двустворчатых моллюсков семейства Cardiidae, привел к ряду идиоадаптаций отличных от двух предыдущих форм комменсалов, а именно изменение соотношения длины 1 и 2 пар антенн (1 пара антенн больше 2-й), изменение соотношения размеров и разная форма гнатопод 1 и 2 пар.

Большее сходство с окаменевшими предками лейкотоидной и кардиофилидной жизненных форм относительно другого комменсала из рода *Colomastix*, объясняется разной с ним степенью комменсализма. Если для *C. pussilla* в качестве среды обитания указываются губки и морские звезды рода *Echinaster* (Ruffo, 1958), то для *L. spinicarpa* указываются помимо губок и асцидии родов *Microcosmus* и *Phallusia*, также основания стволов различных макрофитов [316]. Некоторые представители рода *Leucothoe* в Средиземном море и вовсе указываются не как комменсалы, а как обитатели различных биотопов [316]. Вид *C. baeri* отмечен помимо двустворчатых моллюсков в сообществах бентоса вне кардиид в особях которых данные амфиподы обычно отмечаются. Таким образом, *L. Spinicarpa* и *C. baeri* находятся в гораздо меньшей степени комменсализма, чем *C. pussilla*, что не успело изменить облик этих форм настолько, насколько изменился внешний вид *C. pusilla*.

В итоге данного анализа биотопов сообществ и соответствующих им жизненных форм амфипод и капреллидной экоморфы необходимо отметить следующий момент: распространенность экоморфы и жизненных форм в среде обитания зависит от

количества лимитирующего ресурса, без которого представители этой экоморфы и жизненных форм не могут выжить. Так, например, жизненно важный ресурс для выживания Caprellidae в Черном море (капреллидная экоморфа), макрофиты, гидроидные полипы, либо фрагменты субстрата, по которым они могут лазить (при условии наличия пищи), на первый взгляд специфический ресурс. Однако, он повсеместно распространен как в перифитоне, так и на рыхлых грунтах, вплоть до самой границы с сероводородной зоной в виде скоплений оторванных макрофитов. В результате Caprellidae встречаются в Черном море повсеместно. Противоположный пример – узость распространения Talitridae в супралиторали на пляжах (талитридная жизненная форма кривосинитов). На первый взгляд, наличие органических растительных остатков, которыми питаются представители этой жизненной формы, достаточно не только на пляжах, но и дальше вглубь суши. Однако критически важным ресурсом для этих рачков является достаточно высокая степень увлажнения, без которого они погибают и которое возможно только у самого моря на пляжах. Более того, при анализе на пляжах в отдаленных сухих местах покрытых макрофитами, эти рачки не встречаются, а концентрируются только во влажных низу выбросах. Отсюда возникает резкая ограниченность распространения данной жизненной формы.

Следует отметить, что особенности морфологии могут быть тесно связаны с физиологией, что также влияет на распространенность жизненных форм. Так, вид *N. massiliensis* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов) имеет большую поверхность жабр за счет складок (рис. 19. 2), что позволяет ему выжить в местах, где снижается количество кислорода, например, среди детрита [222]. Представитель той же жизненной формы *D. spinosa* имеет жабры обычного типа, что снижает его возможность выживать в обедненных кислородом средах, таких как скопления детрита на дне, поэтому в данной среде вид не отмечен [222].

Однако, есть ли морфологические идиоадаптации, которые могут ограничить распространение представителей какой-либо экоморфы или жизненной формы в том или ином сообществе или экотопической группе, независимо от количества лимитирующего элемента среды обитания? Что мешает некоторым узкоспециализированным видам распространиться на другие сообщества, помимо диеты или особенностей физиологии? Анализ материала подтверждает, что возможно

выделить несколько групп морфологических идиоадаптаций, относительно узко приспособленных к определенной среде обитания.

Первая группа. Морфологические идиоадаптации настолько громоздки, что могут мешать в выживании, например, среди макрофитов, затрудняя передвижение. Так, массивная третья пара уropод гаммаридной жизненной формы кривосинитов (*Gammarus*, *Echinogammarus*, *Melita* и пр.), приспособленная для маневрирования во время плавания в качестве рулей в бентосных сообществах среди фрагментов грунта, затрудняет передвижение особей среди постоянно колышущихся талломов макрофитов, часто в узких пространствах, что может привести к снижению плотности поселений особей в перефитоне. Подтверждение данного вывода рассмотрено дальше при анализе амфипод перефитона в последующих главах. Вторые и особенно третьи уropоды бианколинидной жизненной формы перфоратора *C. terebrans*, удобные как распорки при удержании в скользких ходах древесины, громоздки для передвижения среди постоянно меняющихся пространств колышущихся макрофитов, что в сочетании со спецификой питания (древесина) совершенно исключает выживание *C. terebrans* в перефитоне и зарослях макрофитов.

Вторая группа идиоадаптаций, затрудняющая выживание в некоторых сообществах и экологических группах или средах обитания – недостаточно эффективные для жизнедеятельности особенности конфигурации тела и придатков. Так, в эдицеротидной жизненной форме кривосинитов, форма когтей (когти почти прямые, тонкие) слабо или совершенно не приспособлена для захвата за субстрат, особенно во время штормов в прибойной зоне, например в перефитоне, что среди других причин практически исключает обнаружение этих видов среди перефитона или зарослей макрофитов в зоне прибоя.

Третью группу идиоадаптаций, ограничивающих распространения составляют кутикулярные образования (шипы, зубцы, щетинки), что способствует сужению сообществ, в которых могут выжить те или иные жизненные формы. Например, вооружение антенн и переопод маеотикоидной жизненной формы мезопсаммофилов из рода *Pontogammarus* (*P. maeticus*; *P. weidemanni*). Антенны и переоподы этих видов чрезвычайно обильно снабжены группами длинных развитых щетинок и шипами, что весьма затруднительно для выживания, например, в перефитоне или в зарослях

макрофитов среди постоянно меняющихся, часто узких пространств при движении макрофитов. Особи регулярно бы запутывались и задерживались в этой среде при движении, что в конечном итоге стало бы причиной тотального выедания хищниками, которые постоянно посещают перифитон или заросли макрофитов. Противоположный пример, слабое вооружение комменсалов, у которых не только отсутствуют зубцы на спине, но и существенно сокращено количество шипов и щетинок на конечностях, а сами оставшиеся шипы или щетинки короткие. Выживание внутри организмов хозяев с большим количеством шипов и щетинок было бы весьма затруднено, особи постоянно цеплялись бы за препятствия. В результате эволюция привела к резкому снижению вооружения особей кутикулярными образованиями. Практически у всех трубкожиллов отсутствуют зубцы и шипы на спине, поскольку их наличие затрудняло бы перемещение внутри трубки, зубцы постоянно бы цеплялись за стенки трубки, повреждая ее.

Наконец, еще одна группа признаков важна в выживании и способна сузить выживание экоморф и жизненных форм – размер особей и конфигурация самого тела безотносительно к придаткам. Крупные размеры особей кривосинитов, таких как представители гаммаридной жизненной формы, например, в перифитоне являются дополнительным негативным признаком, поскольку перифитон практически весь доступен хищникам при движении макрофитов под воздействием воды. Мелкоразмерные виды могут укрыться в небольших углублениях среди сидячих беспозвоночных перифитона и в пространствах среди талломов. Однако, для крупноразмерных особей амфипод это значительно усложнено, не только по вышеуказанным причинам, но и вследствие наличия других беспозвоночных в перифитоне, которые нередко сами являются хищниками, например полихеты семейства *Nereididae* Blainville, 1818, или различные крабы и креветки.

Форма тела, особенно степень уплощенности, чрезвычайно важны для выживания. Узкое тело удобно для пространства между камнями или галькой, что способствует выживанию в таких экстремальных средах как заплеск галечно-песчаных и каменистых пляжей, что и наблюдается на примере представителей гаммаридной жизненной формы кривосинитов (*Melita*, *Echinogammarus*). Однако, в жизни внутри перфорированных ходов эффективнее округлое в сечении тело, поскольку облегчает

поворот особей вокруг оси тела без зацепления за стенки ходов, что и наблюдается на примере бианколинидной жизненной формы перфораторов (*B. algicola*, *C. terebrans*).

Рассмотрим морфологические идиоадаптации, способствующие широкому распространению представителей экоморф. Прежде всего из них следует исключить перечисленные выше (1. Идиоадаптации, препятствующие свободному перемещению особей в пространстве. 2. Идиоадаптации, снижающие эффективность функций выживания при экстремальных условиях, напр. неэффективное крепление особей к субстрату когтями из-за прямой формы когтей. 3. Различные кутикулярные образования для тех жизненных форм, где они мешают выживанию. 4. Размеры тела там, где представители жизненных форм могут быть уязвимы для хищников. 5. Особенности формы тела безотносительно придатков – степень сжатости с боков или сверху вниз).

Один из комплексов идиоадаптаций, повышающих выживание в различных условиях для кривосинитов – наличие зубцов на сегментах тела. Если для трубкажилов, перфораторов и мезопсаммофилов эти образования являются нежелательными, затрудняющими передвижение, то для кривосинитов это дополнительная защита от хищников, что и реализовалось на примере многих семейств кривосинитов в Средиземном море (см. анализ распространения капреллидной экоморфы и жизненных форм амфипод для Средиземного моря и Мирового океана). В данной акватории отмечено 10 семейств, 21 род, 49 видов этой жизненной формы, обитающих в разных биоценозах и экологических группах и в большом диапазоне глубины (до 4690 м по [222]). При этом практически все таксоны (икл. *Lepchinella*) имеют зубцы, направленные назад или скошенные назад, что важно при передвижении вперед среди объектов со сложной конфигурацией (среди макрофитов, гидроидных полипов, фрагментов грунта и др.). Направленные назад зубцы не препятствуют передвижению вперед и одновременно выполняют защитную роль. Подобные идиоадаптации оказались настолько эффективны, что реализовались в самых разных таксонах амфипод.

Следующий комплекс элементов морфологии, способствующий широкому распространению – гладкая кутикула, обтекаемая форма, наиболее высокая в середине тела (с учетом четвертой пары коксальных пластинок). Типичным примером реализации данного комплекса является лизианассидная жизненная форма кривосинитов, представленная подавляющим большинством таксонов обширного инфраотряда

*Lysianassidira*. Только в Средиземном море жизненная форма с подобным комплексом идиоадаптаций представлена 14 семействами 30 родами и 56 видами. Представители с подобным комплексом идиоадаптаций освоили различные биоценозы, часть из них стали комменсалами беспозвоночных, паразитами рыб. Этому способствует широкий спектр питания от детрита до трупов животных и до питания живыми тканями организмов (комменсалы беспозвоночных, паразиты рыб). При этом особенности данной жизненной формы, касающиеся морфологии первой пары антенн и второй пары гнатопод (см. анализ жизненных форм) оказались универсальными для выживания и практически неизменными в самых разных условиях.

Отдельная группа идиоадаптаций, связанных с капреллидной экоморфой вследствие широкого распространения субстрата, пригодного для лазания также оказалась универсальной для распространения в разных биоценозах Мирового океана. Так, в Средиземном море представители этой экоморфы отмечены в 10 биоценозах из 17-ти (см. разд. 5.2). Кроме того, представители данной экоморфы успешно освоили образ жизни, характерный для комменсалов различных беспозвоночных [23].

## **5.2 Распространенность жизненных форм и капреллидной экоморфы амфипод в пределах Мирового океана**

Рассмотренные для Черного и Азовского морей какпреллидная экоморфа и жизненные формы других групп амфипод, носят глобальный характер в пределах всего Мирового океана. В качестве сравнения рассмотрим крупный полносолёный водоем вблизи Черного моря – Средиземное море и далее в пределах всего Мирового океана. В Средиземном море богатая фауна амфипод (446 видов, [222]) была подробно изучена в течение многих десятилетий [222]. В Средиземном море прослеживаются почти все жизненные формы и выделенная капреллидная экоморфа, исключая отдельные жизненные формы, связанные с понто-каспийскими амфиподами (маеотикоидная жизненная форма мезопсаммофилов, кадиофилидная жизненная форма комменсалов). В качестве подтверждения рассмотрим, как выделенные в Черном море жизненные формы амфипод проявляют себя в Средиземном море, и какие сообщества и биотопы заселяют.

Далее рассмотрим насколько распространены носители экоморфы и жизненных форм в Мировом океане.

Капреллидная экоморфа (сем. Caprellidae) широко распространена в Средиземном море и включает 9 родов (*Caprella* Lamarck, 1801; *Deutella* Mayer, 1890; *Liropus* Mayer, 1890; *Pariambus* Stebbing, 1888; *Parvipalpus* Mayer, 1890; *Pedoculina* Carausu, 1941; *Phthisica* Slabber, 1769; *Pseudolirius* Mayer, 1890; *Pseudoprotella* Mayer, 1890), 23 вида, что значительно больше, чем в Черном море. Все виды этой экоморфы в Средиземном море сохраняют описанные выше идиоадаптации, способствующие успешному приспособлению особей к лазанию на различных удобных субстратах. Проанализируем область распространения этой экоморфы по биоценозам и экотопическим группировкам, опираясь на обширные материалы, предоставленные в работе [222] (табл. 6).

Таблица 6 – Распространение представителей капреллидной экоморфы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	14
2	Кораллиновые макрофиты	3
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	5
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	3
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	--
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	6
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	--
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	3
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	1
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	3
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	1
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	--
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	--

Как следует из таблицы, половина видов (14) приурочено, как и в Черном море к макрофитам и перифитону. Приуроченность остальных видов к различным рыхлым грунтам и детриту не противоречит таковому в Черном море, поскольку и в Черном

море представители этой экоморфы широко отмечены на рыхлых грунтах, где есть детрит и различные твердые предметы, по которым возможно лазить (мидиевые и фазеолиновые илы на глубине 40 и более м). Поскольку в Средиземном море отсутствует сероводородный слой, представители этой экоморфы опускаются глубже до глубины 300 м (*Parvipalpus major* Carausu, 1941, по [222]). Представители данной экоморфы в Средиземном море отмечены в 10 биоценозах и экотопических группировках из 17-ти, что свидетельствует о широкой приспособленности этой экоморфы к различным условиям обитания. По данным Василенко [23], в Мировом океане представители этой экоморфы опускаются намного глубже до глубины 2300 м. При этом она отмечает, что батимальные виды поселяются на различных крупных организмах – гидроидах, мшанках и губках, т.е. на тех субстратах, по которым возможно лазить, что делает их также облигатными комменсалами [23]. Представители этой экоморфы встречаются практически во всем Мировом океане, что отражает успешность приобретенных идиоадаптаций для выживания в разных условиях. Так, например, один вид *P. marina* отмечен в Аравийском море [377], Бискайском заливе [209], Карибском море [338], Мозамбике [262], Северном море [336] и других регионах. Вид *S. danilevskii* помимо Черного и Средиземного морей отмечен в Бразилии [322], Японском море [325], южной Африке [263], северной части Атлантического океана [258] и других регионах.

*Амфиподы-трубкожилы.* Все три жизненные формы трубкожилов представлены в Средиземном море. Монокорофиидная жизненная форма включает 4 рода (*Apororophium* Bousfield & Hoover, 1997; *Corophium* Latreille, 1806; *Medicorophium* Bousfield & Hoover, 1997; *Monocorophium* Bousfield & Hoover, 1997) и 10 видов. Основываясь на обширных данных по экологии представителей данной жизненной формы в Средиземном море [222], рассмотрим ее распространение (табл. 7).

Таблица 7 – Распространение представителей монокорофиидной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	4
2	Кораллиновые макрофиты	--

3	Морская трава <i>Posidonia</i>	3
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	4
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	1
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	6
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	2
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	6
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	1
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	1
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	2
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	4
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	2
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	1

Из таблицы следует, что представители данной жизненной формы обитают в разных биоценозах. Из 17 выделенных биоценозов, виды отмечены в 13-ти, т.е. в подавляющем большинстве. Исключением оказались только супралитораль, кораллигеновые макрофиты, и два биоценоза песка в средней литорали. Распространение по биоценозам в Средиземном море полностью соответствует таковому в Черном море, несмотря на разную соленость в этих двух водоемах. В работе [222] не указываются, есть ли предпочтение участков без влияния прилива, однако отмечается, что больше половины видов (6 из 10) отмечены в биоценозах поверхностных илистых песков защищенных территорий, что, в общем, согласуется с Черным морем. В Мировом океане представители данной жизненной формы широко распространены. Так, вид *M. acherusicum* отмечен в северной части Тихого океана [274], южной части Атлантического океана [240], Австралии [277], Южно-Китайском море, Индийском океане, Японском море, побережье Южной Аляски и Британской Колумбии [339], США [396], Карибском море [338], Северном море [413], Венесуэлле [338] и других регионах. Такое же широкое распространение получил вид *M. insidiosum*. Таким образом, даже эти два представителя данной жизненной формы показывают успешность освоения вод Мирового океана. Количество представителей этой жизненной формы

может различаться в тех или иных областях Мирового океана, но фактом остается широкое распространение этой жизненной формы по Мировому океану.

Ампитоидная жизненная форма трубкажилов в Средиземном море охватывает 7 семейств, 21 род (*Ampithoidae* – *Ampithoe* Leach, 1814; *Cymadusa* Savigny, 1816; *Pleonexes* Spence Bate, 1857; *Sunamphitoe* Spence Bate, 1857; *Aoridae* – *Aora* Krøyer, 1845; *Lembos* Spence Bate, 1857; *Microdeutopus* Costa, 1853; *Corophiidae* – *Cheiriphotis* Walker, 1904; *Leptocheirus* Zaddach, 1844; *Isaeidae* – *Isaea* H. Milne Edwards, 1830; *Ischyroceridae* – *Centraloecetes* Just, 1983; *Erichthonius* H. Milne Edwards, 1830; *Ischyrocerus* Krøyer, 1838; *Jassa* Leach, 1814; *Microjassa* Stebbing, 1899; *Plumulojassa* Conlan, 2021; *Siphonoecetes* Krøyer, 1845; *Microprotopidae* – *Microprotopus* Norman, 1867; *Photidae* – *Gammaropsis* Lilljeborg, 1855; *Megamphopus* Norman, 1869; *Photis* Krøyer, 1842) и 68 видов. По полученным данным (Беллан-Сантини 1998) в Средиземном море распределение видов по биоценозам и экотопическим группировкам следующее (табл. 8).

Таблица 8 – Распространение представителей ампитоидной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	44
2	Кораллиновые макрофиты	6
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	26
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	6
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	--
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	14
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	2
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	4
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	13
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	7
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	9
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	12
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	7

Из таблицы следует, что представители этой жизненной формы прежде всего обитатели сообществ связанных с макрофитами и морскими травами. Даже на рыхлых грунтах, где меньшее число видов было отмечено, макрофиты присутствуют в виде оторванных фрагментов или неприкрепленных форм, что облегчает выживание особям, прикрепляющихся к ним и/или питаясь ими. Распространение представителей данной жизненной формы в Средиземном море в целом совпадает с таковым в Черном море, несмотря на разную соленость и зараженность большей части вод Черного моря сероводородом. В пределах Мирового океана представители ампитоидной жизненной формы широко распространены, что подтверждает факт высокой эффективности данных идиоадаптаций к выживанию. Так, *M. gryllotalpa* (Aoridae) был зарегистрирован в Бискайском заливе [209], Английском канале [248], северной Атлантике [223]. Вид *J. marmorata* (Ischyrocseridae) зарегистрирован в северной части Тихого океана [246], южной части Атлантического океана [240], Аргентине [339], Новой Зеландии [289], США [396], Чили [339] и других регионах.

Ампелисцидная жизненная форма трубкажилов в Средиземном море представлена 3 родами (*Ampelisca* Krøyer, 1842; *Byblis* Voeck, 1871; *Haploops* Liljeborg, 1856) и 32 видами. Распределение видов этой жизненной формы по биотопам и эктопическим группировкам представлено в табл. 9 [222].

Таблица 9 – Распространение представителей ампелисцидной жизненной формы по биоценозам и эктопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и эктопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	3
2	Кораллиновые макрофиты	2
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	3
4	Перифитон (эктопическая группировка, терм. [159])	--
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	1
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	8
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	3

12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	2
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	14
14	Биоценозы илисто-щепнистых грунтов.	11
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	16
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	21
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	12

Из таблицы следует, что в Средиземном море представители этой жизненной формы обитают почти исключительно на рыхлых грунтах с примесью детрита, и почти не встречаются среди макрофитов или морских трав. Это распределение по биоценозам и экотопам полностью соответствует таковому в Черном море, что указывает на относительно высокую специализацию идиоадаптаций к подобной среде обитания (см. описание жизненных форм). Распределение по диапазону глубины в Средиземном море намного шире, поскольку отсутствует сероводородная зона (0-644 м, [222]). Данная жизненная форма имеет практически всесветное распространение, что свидетельствует о высокой эффективности приобретенных идиоадаптаций для выживания. Так *A. diadema* отмечена в Бискайском заливе [209], северной части Атлантического океана [223], Мозамбике [262], южной Африке [212] и других регионах. *A. spinipes* кроме побережья европейской части Атлантического океана [407], отмечена также в Карибском море и побережье Коста Рики [338].

*Кривосиниты*. Дексаминидная жизненная форма в Средиземном море представлена намного шире, чем в Черном – 10 семейств, 21 род (*Iphimediidae* – *Goboldus* Krapp-Schickel, 1974; *Iphimedia* Rathke, 1843; *Calliopiidae* – *Apherusa* Walker, 1891; *Cressidae* – *Cressa* Boeck, 1871; *Dexaminidae* – *Dexamine* Leach, 1814; *Tritaeta* Boeck, 1876; *Lepeschinnelidae* – *Lepeschinella* Stebbing, 1908; *Atylidae* – *Nototropis* Costa, 1853; *Epimeriidae* – *Epimeria* Costa in Hope, 1851; *Pardaliscidae* – *Arculfia* J.L. Barnard, 1961; *Halice* Boeck, 1871, 1 вид; *Nicippe* Bruzelius, 1859; *Pardalisca* Krøyer, 1842; *Pardaliscoides* Stebbing, 1888; *Pleustidae* – *Pleusymetes* J.L. Barnard, 1969; *Stenopleustes* G. O. Sars, 1893; *Synopiidae* – *Bruzelia* Boeck, 1871; *Ileraustroe* J.L. Barnard, 1972; *Pseudotiron* Chevreux, 1895; *Syrrhoe* Goes, 1866; *Syrrhoites* G. O. Sars, 1893) и 49 видов. Такое широкое распространение этой жизненной формы у представителей разных

семейств свидетельствует о высокой эффективности данного комплекса идиоадаптаций к среде обитания. Рассмотрим распределение по биоценозам и экотопическим группировкам видов данной жизненной формы в Средиземном море (табл. 10).

Таблица 10 – Распространение представителей дексаминидной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	21
2	Кораллиновые макрофиты	7
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	13
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	1
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	2
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	4
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	--
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	--
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	9
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	8
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	5
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	10
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	21

Из таблицы следует, что представители данной жизненной формы распространились на разных биоценозах и экотопических группировках. Значительная часть их приспособилась к водорослевым сообществам и морским травам. Однако не меньшая часть освоила биоценозы наибольших глубин с рыхлыми грунтами, на которых может присутствовать детрит. Отдельные виды опустились до глубины 4690 м (*Pseudotiron bouvieri* Chevreux, 1895; [222]). В Черном море вследствие зараженности вод сероводородом, диапазон глубины для представителей данной жизненной формы ограничен, но они отмечены также в разных биоценозах и экотопических группировках, что соответствует таковым в Средиземном море. В Мировом океане данная жизненная форма распространена очень широко, что свидетельствует о высокой эффективности идиоадаптаций в пределах Мирового океана. Так *D. thea* помимо Черного и

Средиземного морей отмечен в Ирландии [278], Северном море [255], Великобритании [248]. Вид *N. guttatus* (Atylidae) помимо Черного и Средиземного морей зарегистрирован в северной Атлантике [223] и южной Африке [263]. Представители рода *Iphimedia* Средиземного моря зарегистрированы в Южной Африке (*Iphimedia capicola* К.Н. Barnard, 1932; [212]), Индо-Вост. Пацифике (*Iphimedia damawan* Lowry & Myers, 2003; [329]), Южном океане (*Iphimedia imparilabia* Watling & Holman, 1980; [250; 275] и других регионах Мирового океана.

Хиалидная жизненная форма в Средиземном море представлена более широко, чем в Черном море. В нее входят 3 семейства, 6 родов (Dogielinotidae – *Parhyalella* Kunkel, 1910; Hyalidae – *Apohyale* Bousfield & Hendrycks, 2002; *Hyale* Rathke, 1836; *Parhyale* Stebbing, 1897; *Protohyale* Bousfield & Hendrycks, 2002; Kuriidae – *Micropythia* Krapp-Schickel, 1976) и 12 видов. Информация по распределению видов этой жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам представлена в табл. 11 [222].

Таблица 11 – Распространение представителей хиалидной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	10
2	Кораллиновые макрофиты	--
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	1
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	--
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	1
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	--
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	--
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	--
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	--
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	--
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	--
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	--
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	--
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	--

Из таблицы следует, что виды четко приурочены к водорослевым сообществам, что соответствует распределению в Черном море. Распределение по глубине в Средиземном море ограничено верхними 40 м воды [222], что очень близко к Черному морю (35 м, [30]). В Мировом океане эта жизненная форма широко распространена, что свидетельствует об успешных идиоадаптациях, повысивших эффективность выживания в глобальном масштабе. Так, *A. perieri* (Hyalidae) отмечен кроме Черного и Средиземного морей в Атлантическом океане [225], Мексике, Венесуэле, Кубе [338]. Представители рода *Parhyale* отмечены в Тайланде (*P. aquilina* Costa, 1853 [247]); Персидском заливе (*P. basrensis* Salman, 1986 [364]); Карибском бассейне (*P. fascigera* Stebbing, 1897 [338]); Японии и Филиппинах (*P. hachijoensis* Hiwatari, 2002 [283]) и других регионах Мирового океана.

Гаммаридная жизненная форма в Средиземном море представлена 4-мя семействами, 11-ю родами (Cheirocratidae – *Cheirocratus* Norman, 1867; Gammaridae – *Chaetogammarus* Martynov, 1924; *Echinogammarus* Stebbing, 1899; *Gammarus* Fabricius, 1775; *Longigammarus* G.S. Karaman, 1970; *Lunulogammarus* Krapp-Schickel, Ruffo & Schiecke, 1994; *Rhipidogammarus* Stock, 1971; Maeridae – *Ceradocus* Costa, 1853; *Maerella* Chevreux, 1911; Melitidae – *Abludomelita* Karaman, 1981; *Melita* Leach, 1814, 2 вида) и 28 видами. Распределение по биоценозам и экотопическим группировкам представлено в табл. 12 [222].

Таблица 12 – Распространение представителей гаммаридной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	11
2	Кораллиновые макрофиты	5
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	4
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	--
5	Супралиторальная область	2
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	16
7	Биоценозы среднелиторального песка	4
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	5
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	7
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	2

11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	1
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	--
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	3
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	2
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	1
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	2
17	Биоценозы батиальных и абиссальных илов	1

Из таблицы следует, что виды распространены в разных биоценозах, но наиболее предпочитаемые – биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка и фотофильные макрофиты. В Черном море среда обитания представителей данной жизненной формы соответствует таковой в Средиземном море – это в первую очередь различные рыхлые грунты и реже в зарослях макрофитов и перифитоне. Данная жизненная форма широко представлена в Мировом океане, что указывает на успешные идиоадаптации для выживания в различных регионах. Так, представители только одного рода *Gammarus* (Gammaridae) отмечены помимо Черного и Средиземного морей в других регионах – северной части Атлантического океана (*Gammarus chevreuxi* Sexton, 1913; [223]); Балтийском море (*Gammarus inaequicauda* Stock, 1966 [305]); США (*Gammarus jenneri* Bynum & Fox, 1997 [233]); Канаде (*Gammarus lawrencianus* Bousfield, 1956 [226]); Мексике (*Gammarus lecroyae* Thoma & Heart, 2009 [383]); Тунисе и Мадагаскаре (*Gammarus ledoyeri* G. Karaman, 1987 [301]); Карибском море (*Gammarus mucronatus* Say, 1818 [338]). Представители рода *Melita* (Melitidae) зарегистрированы в северной части Тихого океана (*Melita alaskensis* Jarret & Bousfield, 1996 [294]); Китае (*Melita koreana* Stephensen, 1944 [327]); Индии и Южной Африке (*Melita zelandica* Stebbing, 1904 [321; 212]); Карибском море (*Melita nitida* S.I. Smith in Verrill, 1873 [338.]) и других регионах.

Эдицеротидная жизненная форма в Средиземном море представлена намного шире, чем в Черном море. В табл. 13 представлены данные по распространению видов данной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам [222].

Таблица 13 – Распространение представителей эдicerотидной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	2
2	Кораллиновые макрофиты	1
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	--
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	--
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	--
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	7
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	1
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	3
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	3
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	--
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	6
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	4
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	9

Она включает семейство Oedicerotidae, 8 родов (*Arrhis* Stebbing, 1906; *Deflexilodes* Bousfield & Chevrier, 1996; *Kroyera* Spence Bate, 1857; *Monoculodes* Simpson 1853; *Oediceroides* Stebbing, 1888; *Perioculodes* G.O. Sars, 1892; *Pontocrates* Boeck, 1871; *Synchelidium* G.O. Sars, 1892) и 16 видов.

Из таблицы следует, что представители данной жизненной формы в Средиземном море почти исключительно обитатели рыхлых грунтов, часто илов с примесью детрита. Это полностью соответствует распределению представителей этой жизненной формы в Черном море. Виды в Средиземном море опускаются весьма глубоко – до глубины 2660 м. Однако и в Черном море они охватили почти всю доступную глубину почти до сероводородного слоя (130 м, [30]). В Мировом океане данная жизненная форма распространена повсеместно, что указывает на успешное использование приобретенных идиоадаптаций. Так, представители рода *Synchelidium* помимо Черного и Средиземного морей отмечены в Мозамбике и Северной части Атлантического океана (*Synchelidium haplocheles* (Grube, 1864) [212; 223]); Японии (*Synchelidium longisegmentum* Hirayama & Takeuchi, 1993 [282]), Корею (*Synchelidium trioostegitum* Jo, 1990 [295]). Множество

родов, представляющих эту жизненную форму, отмечены в Северном Ледовитом океане. Так, в этом регионе отмечены следующие рода: *Gulbarentsia* Stebbing, 1894; *Oediceros* Krøyer, 1842; *Paroediceros* G.O. Sars, 1892; *Arrhis* Stebbing, 1906; *Aceroides* G.O. Sars, 1892; *Westwoodilla* Spence Bate, 1862; *Bathymedon* G.O. Sars, 1892; *Monoculopsis* G.O. Sars, 1892 [64].

Мегалуропидная жизненная форма в Средиземном море полностью совпадает с таковой в Черном море и представлена двумя видами рода *Megaluropus* Hoek, 1889 (Megaluropidae). Из всех выделенных биоценозов и экотопических группировок представители этой жизненной формы были отмечены только в биоценозе морской травы *Posidonia* и в биоценозах мелкого, хорошо отсортированного песка [222]. В Черном море представители этой жизненной формы отмечены также на песчаных грунтах [31]. Таким образом, данная жизненная форма четко ориентируется на определенную среду обитания, к чему приспособлены и изменения в морфологии некоторых элементов тела. Специфические изменения в морфологии тела и узкая приспособленность возможно стали одной из причин малого числа видов Megaluropidae в Мировом океане в целом. В настоящее время в данное семейство включает 4 рода и всего 16 видов [410]. Помимо Черного и Средиземного морей представители этой жизненной формы отмечены в южной Африке (*M. agilis* [212]); Красном море (*Megaluropus agabaensis* Lyons & Myers, 1993 [333]); Мадагаскаре (*Megaluropus excavatus* Ledoyer, 1979 [324]); Панаме (*Gibberosus coebaensis* Ortiz & Lalana, 2002 [350]); США (*Gibberosus falciformis* (J.L. Barnard, 1969) [214]); Австралии (*Gibberosus udarus* Hughes, 2009 [287]). Таким образом, несмотря на малое число видов этой жизненной формы, приобретенные идиоадаптации оказались успешными в разных частях Мирового океана.

В талитридную жизненную форму в побережье Средиземного моря входит семейство Talitridae, включающее 9 родов (*Britorchestia* Lowry & Borjiah, 2012; *Cryptorchestia* Lowry & Fanini, 2013; *Deshayesorchestia* Ruffo, 2004; *Macarorchestia* Stock, 1889; *Orchestia* Leach, 1814; *Platorchestia* Bousfield, 1982; *Sardorchestia* Ruffo in Tafani, Ugolini, Bazzicalupo, Mengoni & Ruffo, 2004 *Speziorchestia* Lowty & Myers, 2019; *Talitrus* Latreille, 1872) и 13 видов. Все они обитают в супралиторали на пляжах. Распределение представителей данной жизненной формы в супралиторали Средиземного моря

полностью совпадает с таковым в Черном море. Данная жизненная форма распространена на побережье почти всего Мирового океана. Так, вид *P. platensis* отмечен помимо побережий Черного и Средиземного морей в странах Балтийского моря [376], побережье Южного океана [250], побережье Карибского моря [338], побережье северной части Атлантического океана [225], побережье южной части Атлантического океана [365]. Таким образом, приобретенные идиоадаптации оказались успешными для выживания в различных условиях побережий Мирового океана.

Харпиниидная жизненная форма в Средиземном море более широко представлена, чем в Черном море и включает семейство Phoxocephalidae с 4-мя родами (*Harpinia* Voeck, 1876; *Metaphoxus* Bonnier, 1896; *Paraphoxus* Sars, 1891; *Phoxocephalus* Stebbing, 1888) и 13-тью видами [304]. Глаза могут отсутствовать (род *Harpinia*), или присутствовать (другие рода), но все остальные идиоадаптации остаются те же. Распределение по биоценозам и экотопическим группировкам представлено в табл. 14 [222].

Таблица 14 – Распространение представителей харпиниидной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	--
2	Кораллиновые макрофиты	1
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	--
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	--
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	1
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	5
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	--
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	2
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	5
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	4
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	9
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	5
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	7

Как следует из распределения числа видов в таблице, представители данной жизненной формы обитают почти исключительно на рыхлых грунтах, преимущественно илах с примесью детрита на глубине до 2854 м [222]. Все описанные идиоадаптации к данной жизненной форме повышают эффективность выживания в подобной среде. В Черном море представители этой жизненной формы были обнаружены также на илах на глубине около 70 м [31]. Представители данной жизненной формы отмечены в разных регионах Мирового океана. Так, небольшой род *Phoxocephalus*, насчитывающий 8 видов, отмечен в северной части Атлантического океана (*Phoxocephalus aquosus* Karaman, 1985 [223]); Японии и Китая (*Phoxocephalus geniculatus* (Stimpson, 1856) [382]); бухте Кобсук, США (*Phoxocephalus holbolli* (Krøyer, 1842) [386]); Малазии (*Phoxocephalus tiomanensis* Shin, Azman & Kim, 2015 [373]). Широкая распространенность представителей данной жизненной формы свидетельствует об эффективности приобретенных идиоадаптаций для выживания в разных регионах Мирового океана.

Стенотоидная жизненная форма представлена в Средиземном море более широко, чем в Черном море. Она включает семейство Stenothoidae, род *Stenothoe* и 11 видов. Распределение видов данной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам представлено в табл. 15 [222].

Таблица 15 – Распространение представителей стенотоидной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	7
2	Кораллиновые макрофиты	3
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	3
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	1
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	--
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	1
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	

Продолжение таблицы 15

11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	3
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	--
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	2
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	2
17	Биоценозы батиальных и абиссальных илов	2

Из таблицы следует, что подавляющее число видов обитает среди макрофитов и морских трав, и только некоторые отмечены на рыхлых грунтах. Максимальная глубина для Средиземного моря – 1360 м [222]. Распределение в Черном море по глубине более ограничено из-за сероводородного слоя воды, в литературе указывается глубина 75 м [30]. Данные для Средиземного моря полностью подтверждают таковые для Черного моря, свидетельствуя об успешных идиоадаптациях к подобной среде обитания. Представители рода *Stenothoe* широко распространены в Мировом океане. Так *S. monoculoides* отмечен помимо Черного и Средиземного морей в северной части Атлантического океана [225], *Stenothoe allinga* J.L. Barnard в Австралии [216], *Stenothoe aucklandicus* Stephensen, 1927 на островах Новой Зеландии [380], *Stenothoe boloceropsis* Krapp-Schickel, Haussermann & Vader, 2015 в Чили [319], *Stenothoe gallensis* Walker, 1904 в Мексиканском заливе, Индийском океане, Новой Зеландии, северной части Атлантического океана [357; 262; 398; 223]. Таким образом, приобретенные идиоадаптации оказались весьма эффективными для выживания в различных условиях Мирового океана.

Лизианассидная жизненная форма в Средиземном море представлена значительно шире, чем в Черном. Она включает 14 семейств 30 родов (*Acidostomatidae* – *Acidostoma* Lilleborg, 1865; *Aristiidae* – *Aristias* Boeck, 1871; *Perrierella* Chevreux & Bouvier, 1892; *Endevouridae* – *Ansayara* J.L. Barnard, 1964; *Kergueleniidae* – *Kerguelenia* Stebbing, 1888; *Lysianassidae* – *Acosta* Ozdicmen, 2012; *Lysianassa* H. Milne Edwards, 1830; *Nannonyx* Sars, 1890; *Socarnes* Boeck, 1871; *Opisidae* – *Normanion* Bonnier, 1893; *Podoprionella* G.O. Sars, 1895; *Pakynidae* – *Prachynella* J.L. Barnard, 1964; *Podoprionidae* – *Podoprion* Chevreux, 1891; *Scopeloheiridae* – *Aroui* Chevreux, 1911; *Scopelocheirus* Spence Bate, 1857;

Sophrosynidae – *Sophrosyne* Stebbing, 1888; Trischizostomatidae – *Trischizostoma* Boeck, 1861; Tryphosidae – *Hippomedon* Boeck, 1871; *Lepidepcreum* Spence Bate & Westwood, 1868; *Lysianella* G.O. Sars, 1883; *Onesimoides* Stebbing, 1888; *Orchomene* Boeck, 1871; *Orchomenella* Sars, 1890; *Paracentromedon* Chevreux & Fage, 1925; *Paralysianopsis* Schellenberg, 1931; *Tryphosella* Bonnier, 1893; *Tryphosites* G.O. Sars, 1891; Uristidae – *Ichnopus* Costa, 1853; *Tmetonyx* Stebbing, 1906; Valettiopsidae – *Valettietta* Lincoln & Thurston, 1983) и 56 видов. Данные по распределению по биоценозам и экотопическим группировкам представлены в табл. 16 [222].

Таблица 16 – Распространение представителей лизианассидной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	9
2	Кораллиновые макрофиты	4
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	7
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	--
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	--
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	10
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	--
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	3
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	15
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	7
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	23
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	25
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	33

Как следует из таблицы, подавляющее большинство видов обитает на рыхлых грунтах, часто с примесью детрита, меньшая часть отмечена на макрофитах и морских травах. Следует отметить, что часть видов некоторых родов данной жизненной формы являются комменсалами морских беспозвоночных и эктопаразитами рыб (рода *Acidostoma*, *Acosta*, *Aristias*, *Aroui*, *Lysianassa*, *Orchomene*, *Trischizostoma*), а некоторые виды – трупоеды (род *Orchomenella*). Таким образом, они привязаны не к сообществу, а

конкретному хозяину или местам где на дне лежат трупы. Эти обстоятельства указывают на успешное освоение разных средств обитания, в том числе с использованием описанных для этой жизненной формы идиоадаптаций.

В Черном море представители данной жизненной формы обнаружены в тех же биоценозах, что и в Средиземном море – частично на макрофитах (*Nannonyx*), частично на рыхлых грунтах (*Orchomene*). В Мировом океане представители этой жизненной формы распространены повсеместно. Так, только в Северном Ледовитом океане отмечены представители родов *Onisimus* Boeck, 1871; *Cyclocaris* Stebbing, 1888; *Paralibrotus* Stephensen, 1923; *Paratryphosites* Stebbing, 1899; *Orchomene* Boeck, 1871; *Socarnoides* Stebbing, 1888; *Menigrates* Boeck, 1871; *Schisturella* Norman, 1900; *Aristias* Boeck, 1871; *Ambasia* Boeck, 1871; *Ambasiella* Schellenberg, 1935; *Anonyx* Krøyer, 1838; *Hippomedon* Boeck, 1871; *Centromedon* G.O. Sars, 1891; *Cheirimedon* Stebbing, 1888; *Tryphosa* Boeck, 1871; *Eurythenes* S. I. Smith in Scudder, 1882; *Tmetonyx* Stebbing, 1906; *Lepidepecreum* Spence Bate & Westwood, 1868; *Lepidepecreella* Schellenberg, 1926; *Orchomenella* Sars, 1890 [64]. Представители рода *Orchomene* Boeck, 1871, помимо Черного и Средиземного морей, отмечены также в Северном Ледовитом океане [64], Северной части Атлантического океана [223], Калифорнии, США [213], Японии [281], южной части Африки [263], бассейна Карибского моря [338]. Таким образом, данная жизненная форма приобрела идиоадаптации, позволившие ей успешно выживать в самых разных условиях Мирового океана.

*Амфиподы-комменсалы.* Коломастигидная жизненная форма в Средиземном море представлена абсолютно так же как и в Черном море единственным видом из рода *Colomastix* (*C. pusilla*). Среда обитания та же что и в Черном море – губки, но добавляется еще представители морских звезд (*Echinaster* [362]). Это указывает на высокую степень комменсализма. Все отмеченные идиоадаптации повышают эффективность выживания именно в ходах внутри губок. В Мировом океане эта жизненная форма широко представлена. Так представители рода *Colomastix* отмечены в Мадагаскаре (*Colomastix armata* Ledoyer, 1979 [324]); Японии (*Colomastix asumai* Hirayama & Kikuchi, 1980 [280]); Аргентине (*Colomastix bastidai* Alonso de Pina, 1993 [202]); Мексиканском заливе (*Colomastix bousfieldi* LeCroy, 1995 [256]); водах Южного океана (*Colomastix castellata* К.Н. Barnard, 1932 [250]). Таким образом, приобретенные

идиоадаптации оказались весьма эффективными для выживания в различных регионах Мирового океана.

Леукотоидная жизненная форма в Средиземном море представлена гораздо шире, чем в Черном море, и включает семейство Leucothoidae, род *Leucothoe* и 10 видов. Однако, комменсализм этой жизненной формы не настолько выражен, как у первой жизненной формы амфипод-комменсалов. Из 10 видов только *L. richiardii* отмечена на асцидиях, *L. spinicarpa* на губках и асцидиях, *L. venetiarum* на губках и гидроидных полипах. Остальные виды зарегистрированы в различных биоценозах. По данным [222] распределение видов этой жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам выглядит следующим образом (табл 17).

Таблица 17 – Распространение представителей леукотоидной жизненной формы по биоценозам и экотопическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экотопические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	2
2	Кораллиновые макрофиты	--
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	2
4	Перифитон (экотопическая группировка, терм. [159])	1
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	--
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	3
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	--
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	2
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	4
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	--
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	6
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	4
17	Биоценозы батимальных и абиссальных илов	3

Из таблицы следует, что представители данной жизненной формы отмечены как обитатели различных биоценозов. Однако в монографии по амфиподам Мирового океана [217] виды рода *Leucothoe* обозначены как комменсалы губок, асцидий и двустворчатых моллюсков.

Следует отметить, что комменсализм *Leucothoe* не настолько глубок как таковой *Colomastix*, так как сохраняется сжатое с боков тело, в целом не очень эффективное в жизни внутри ходов и крупные гнатоподы, также не очень удобные в ходах внутри тел беспозвоночных. Однако, отсутствие шипов и зубцов на сегментах тела и короткие антенны уже повышают эффективность выживания в роли комменсалов, что закрепилось в морфологии данного рода. В Мировом океане представители данной жизненной формы широко распространены. Так, представители рода *Leucothoe* помимо Черного и Средиземного морей отмечены в Марокко (*Leucothoe acanthopus* Schellenberg, 1928 [400]); Австралии (*Leucothoe adelphe* White & Thomas, 2009 [399]); южной Африке (*Leucothoe affinis* Stimpson, 1855 [400]); Японии (*Leucothoe akaisen* White & Reimer, 2012 [401]); акватории Красного моря (*Leucothoe alani* White & Krapp-Schickel, 2017 [403]); Калифорнии, США (*Leucothoe alata* J.L. Barnard, 1959 [400]); Антарктиды (*Leucothoe Antarctica* Pfeffer, 1888 [400]). Таким образом, приобретенные идиоадаптации оказались эффективными в выживании в различных регионах Мирового океана.

*Амфиподы-перфораторы.* В Средиземном море, как и в Черном перфораторы представлены той же самой бианколинидной жизненной формой и теми же видами (*B. algalicola*, *C. terebrans*). *C. terebrans* в Средиземном море ограничен древесиной, а *B. algalicola* кроме видов крупных бурых макрофитов, отмеченных в Черном море, перфорирует различные макрофиты. В Мировом океане, несмотря на малое число видов (*Biancolina* 7 видов; *Chelura* 1 вид; [408]), представители этой жизненной формы отмечены широко. Так, представители рода *Biancolina* зарегистрированы в Австралии (*Biancolina japonica* Ishimaru, 1996 [288]); северной части Атлантического океана (*B. algalicola* [223]); в акватории Мексиканского залива (*Biancolina brassicacephala* Lowry, 1974 [256]); акватории Гавайских островов (*Biancolina mauihina* J.L. Barnard, 1972 [215]); Японском море (*Biancolina obtusata* Tzvetkova, 1976 [192]). Единственный вид рода *Chelura* – *C. terebrans* помимо Черного и Средиземного морей отмечен в северной части Атлантического океана [258], Новой Зеландии [398], южной Африке [263]. Таким образом, приобретенные идиоадаптации оказались эффективными для выживания в различных регионах Мирового океана.

*Мезопсаммофилы.* В Средиземном море данная группа представлена двумя жизненными формами. Вследствие отсутствия понто-каспийских представителей из

рода *Pontogammarus*, отсутствует маеотикоидная жизненная форма. Батипорейдная жизненная форма охватывает различные глубины от зоны заплеска до 75 м [222] и включает семейство Bathyporeiidae, род *Bathyporeia* Lindstrom, 1855 и 10 видов. Распределение видов по биоценозам и экологическим группировкам представлено в табл. 18 [222].

Таблица 18 – Распространение представителей батипорейдной жизненной формы по биоценозам и экологическим группировкам в Средиземном море

№№ сообществ	Биоценозы и экологические группировки (классификация по [222])	Количество видов
1	Фотофильные макрофиты	--
2	Кораллиновые макрофиты	--
3	Морская трава <i>Posidonia</i>	--
4	Перифитон (экологическая группировка, терм. [159])	--
5	Супралиторальная область	--
6	Биоценозы среднелиторального крупнозернистого песка	--
7	Биоценозы среднелиторального песка	--
8	Биоценозы мелкого песка на прибрежном мелководье	3
9	Биоценозы мелкого хорошо отсортированного песка	10
10	Биоценозы эвригалинных и эвритермных лагун.	--
11	Биоценозы поверхностных илистых песков защищенных территорий.	--
12	Биоценозы крупнозернистых песков и мелкого гравия под донным течением	--
13	Биоценозы прибрежных детритовых отложений	--
14	Биоценозы илисто-щебнистых грунтов.	--
15	Биоценозы прибрежных терригенных илов.	2
16	Биоценозы детритовых отложений кромки шельфа	--
17	Биоценозы батидальных и абиссальных илов	--

Из таблицы следует, что почти все виды ограничены песчаным грунтом. Только 2 вида зарегистрированы в прибрежных терригенных илах, что подтверждает четкую приуроченность данной жизненной формы к обитанию в толще песка. Помимо Черного и Средиземного морей представители рода *Bathyporeia* отмечены в южной Африке (*Bathyporeia chevreuxi* d'Udekem d'Acoz & Vader, 2005 [389]); северной части Атлантического океана (*Bathyporeia elegans* Watkin, 1938 [223.]); Западной Африке (*Bathyporeia ledoyeri* d'Udekem d'Acoz & Menioui, 2004 [388]); США (*Bathyporeia parkeri* Bousfield, 1973 [227]). Таким образом, несмотря на то, что представители данной жизненной формы ограничены Атлантическим океаном, встречаются они в различных

широтах, что свидетельствует о широкой приспособленности приобретенных идиоадаптаций к различным условиям.

Вторая группа, как и в Черном море, представлена зарывающимся в песок супралиторали представителем талитридной жизненной формы кривосинитов – *D. deshayesii*. Данный вид не приобрел специфических идиоадаптаций, отличных от других видов 6-й жизненной формы, но приспособился к зарыванию в песок, что свидетельствует об эффективности данных идиоадаптаций к обитанию не только под скоплениями выброшенных макрофитов и других объектов в супралиторали, но и зарыванию в песок. Следует отметить, что и другие виды этой жизненной формы способны перемещаться в интерстециали между камнями и гравием, что еще больше расширяет эффективность произошедших в процессе эволюции идиоадаптаций.

**Заключение по главе 5.** Таким образом, все амфиподы в Чёрном море можно разделить на несколько групп – трубкажилы, кривосинитов, перфораторы и мезопсаммофилы. Выделены три жизненных формы трубкажилов – монокорофиидная, ампитоидная и ампелисцидная. На различных субстратах в зоне со слабым влиянием прибоя (бухты, устья рек, лагуны) встречается монокорофиидная жизненная форма (*Corophiidae* – *Chelicorophium*, *Corophium*, *Mediciriphium*, *Monocorophium*). Отличительные признаки – тело сжато сверху вниз, антенны 2 пары с мощными шипами или крючками, плеоподы и переоподы короткие, уropоды 3 небольшие округлые. Ампитоидная жизненная форма (*Ampithoe*, *Cymadusa*, *Pleonexes*, *Centraloecetes*) отмечена в сообществах с наличием макрофитов или детрита. Тело округлое в сечении, переоподы разной длины, плеоподы обычного типа. Ампелисцидная жизненная форма (*Ampelisca*) зарегистрирована почти исключительно в зоне детрита на рыхлых грунтах. Глаза редуцированы до отдельных глазных линз, переоподы 4 пары с обильным опушением щетинок разного типа по бокам, когти на переоподах разного типа – от загнутых до выпрямленных, форма базиподитов 6 и 7 пар переопод различается.

В группе кривосинитов в Чёрном и Азовском морях выделено 9 жизненных форм и одна капреллидная экоморфа. Все приобретенные идиоадаптации, которые будут рассмотрены ниже, непосредственно связаны с требованиями той или иной среды обитания. Кавпреллидная экоморфа характеризуется палочковидным телом, редукцией

части придатков, олигомеризацией сегментов и цефализацией, совершенной системой захвата на переоподах 5-7 в виде мощного когтя и прилегающей части проподального членика а также совершенной мимикрией под веточки макрофитов и гидроидных полипов. Обитает среди макрофитов и других ветвистых субстратов в разных сообществах.

Среди макрофитов, реже детрита, в различных сообществах отмечено 4 жизненных формы кривосинитов (дексаминидная, хиалидная, гаммаридная, стенотоидная). Десаминидная жизненная форма (*Apherusa*, *Dexamine*, *Gammarellus*, *Nototropis*, *Tritaeta*) с сегментами тела вооружеными зубцами на спинной стороне, гнатоподы обеих пар сходны по морфологии, уropоды 3 в виде небольших рулей не вооруженных обильно по бокам щетинками разного типа.

Хиалидная жизненная форма (*Hyalidae*, *Cardiophilus*) с сегментами тела без зубцов или шипов, коксальные пластинки, базиподиты переопод 5-7 и эпимеральные пластинки хорошо развиты, переоподы с мощными загнутыми когтями для прочного захвата субстрата, уropоды 3 пары слабые, не приспособленные для маневрирования и не вооруженные группами щетинок разного типа.

Гаммаридная жизненная форма (*Gammaridae* в том числе понто-каспийские виды) с уросомом, вооруженным на спинной стороне зубцами и/или шипами и щетинками, коксальные пластинки, базиподиты переопод 5-7 и эпимеральные пластинки хорошо развиты, защищают брюшную часть тела; уropоды 3 пары развиты, ланцетоподобные, вооруженные по бокам шипами и группами щетинок разного типа, выполняющие функцию рулей при плавании.

Стенотоидная жизненная форма (*Stenothoe*) с телом без зубцов и шипов на сегментах, ротовые органы частично редуцированы, чрезвычайно развита 4 коксальная пластинка, уropоды 3 пары палочковидные маленькие, не приспособленные для функции «рулей» при плавании.

В зоне супралиторали обитает талитридная жизненная форма (*Talitridae* – *Deschayesorchestia*, *Orchestia*, *Platorchestia* и др.), отличающаяся маленькой антенной 1 пары, развитыми коксальными пластинками, базиподитами 5-7 пар переопод и эпимеральными пластинками, формирующими защитный щит от высыхания; придатки

вооружены только шипами; уropоды 3 пары почти маленькие бугорковидные, не приспособленные к функции «рулей» при плавании.

Лизианассидная жизненная форма (*Lysianassidae* – *Nannonyx*, *Orchomene*) не привязана к какому-либо типу сообществ. Тело с сегментами без шипов, антенны 1 пары со вздутым стебельком, короткие; коксальные пластинки, базиподиты переопод 5-7 и эпимеральные пластинки развиты, формируя защитный щит для брюшной части тела; гнатоподы 2 пары специфические, слабо развитые, тонкие, с карпальным и проподальным члениками сходного размера, покрытыми щеткой щетинок; уropоды 3 пары типа «рулей», но небольшие и не покрытые щеткой щетинок разного типа.

Три жизненных формы (эдицеротидная, мегалуропиидная и харпиниидная) связаны с детритом на дне. Эдицеротидная жизненная форма (*Oedicerotidae* – *Periocolodes*, *Deflexilodes*, *Synchelidium*) с развитыми антеннами; глаза сдвинуты на спинную часть или отсутствуют; между коксальными пластинками и базиподитами переопод образуется сужение; переопод 7 намного больше остальных пар; когти переопод тонкие и почти прямые; уropоды тонкие, сужающиеся дистально, без шипов на дистальном конце.

Мегалуропиидная жизненная форма (*Megaluropus*) с сегментами тела без зубцов и шипов; глаза сдвинуты вниз головы; размеры коксальных пластинок чередуются: 2 и 4 больше, чем 1 и 3. Гнатоподы слабо развитые, когти переопод выпрямленные, не приспособленные для захвата субстрата, уropоды 3 развиты по типу «рулей» при плавании.

Харпиниидная жизненная форма (*Harpinia*) преимущественно обитатель детрита на илах (70 м и глубже). Глаза отсутствуют или слабо развиты; над антеннами широкий козырек; 6-я пара переопод намного больше остальных пар; базиподиты переопод 6 и 7 разной формы; когти переопод почти прямые; уropоды 3 с лопастями, сужающимися дистально со слабым вооружением редкими щетинками.

Среди мезопсаммофилов выделено 2 жизненных формы и один представитель талитридной жизненной формы кривосинитов (*Deschayesorchestia*), не приобретший специфических идиоадаптаций. Батипореидная жизненная форма мезопсаммофилов (*Bathyporeia*) обитает в песке ниже зоны прибоя. Тело без зубцов или шипов на сегментах, расширяется от головы к абдомену, антенны 1-й пары с резким перегибом и

развитым выростом на первом сегменте стебелька; коксальные пластинки 1-4 развиты и защищают брюшную часть тела; переоподы 5-7 пар превращены в копательные придатки – с мощными члениками, вооруженными шипами и различными щетинками; уроподы 3 пары в виде «рулей», но без сплошной щетки щетинок по бокам.

Маеотикоидная жизненная форма мезопсаммофилов (*Pontogammarus* – *P. maeoticus*; *P. weidmanni*) с придатками, покрытыми длинными, многочисленными щетинками разного типа; антенны массивные; переоподы 5-7 с развитыми крепкими члениками, приспособленными для копания; уроподы 3 пары с развитыми наружными лопастями, несущими по бокам густую сеть различных щетинок (тип «рулей»).

Перфораторы (*Biancolina* – крупные бурые макрофиты, *Chelura* – древесина) относятся к одной жизненной форме – бианколинидной. Тело субцилиндрическое, голова субглобулярная, напоминающая голову насекомого, переоподы близкие по длине, небольшие, коксальные пластинки маленькие, не закрывают брюшную часть тела по бокам; уроподы 3 пары либо с крючками, либо с зубцами.

У комменсалов выделены 3 жизненных формы и один представитель дексаминидной жизненной формы кривосинитов (*Tritaeta*), не приобретший специфических идиоадаптаций. Коломастигидная жизненная форма (*Colomastix* – *C. pusilla*, комменсал губок, морских звезд) отличается субцилиндрическим телом с редкими мелкими щетинками на придатках; жгутики антенн почти редуцированы; коксальные пластинки узкие, не закрывающие брюшную часть переона; переоподы близкие по длине, их когти короткие; ветви 3-й пары уропод не развиты в ланцетовидные лопасти, с различными щетинками по краям.

Леукотоидная жизненная форма менее специализирована на комменсализме (*Leucothoe*, комменсал губок, асцидий, а также различные сообщества) с телом, сжатым с боков; слабо выраженные редкие щетинки на придатках; антенны со слабо развитыми жгутиками; гнатоподы 1 и 2 пар с развитым выростом карпуса; когти переоподов развитые, но слабо загнутые. Уроподы 3-й пары с ветвями не ланцетовидной формы, без щетки разного типа щетинок.

Кардиофилидная жизненная форма комменсалов (*C. baeri*) не полностью специализированна форма как и леукотоидная. Тело сжато с боков, антенны 1 пары стали длиннее, чем 2-й, гнатоподы 2 пары меньше, чем 1-й и другой формы.

Почти все вышеуказанные жизненные формы всех групп амфипод (искл. маеотикоидная жизненная форма мезопсаммофилов и кардиофолодния жизненная форма комменсалов, обе понто-каспийские) отмечены широко во всем Мировом океане.

Распространенность той или иной жизненной формы или экоморфы амфипод зависит от двух важных составляющих: а) степени приспособленности в том числе с помощью идиоадаптаций, к тому или иному типу сообществ и б) распространенностью того ресурса, который является лимитирующим для той или иной жизненной формы или экоморфы. В случае широко распространенного лимитирующего ресурса даже относительно узкоспециализированная экоморфа (пример капреллидная экоморфа) или жизненная форма будет отмечаться в различных сообществах.

Второй путь широкого распространения – отсутствие идиоадаптаций, высоко специализированных только к определенным условиям обитания, которые в других условиях: а) препятствуют свободному перемещению в пространстве (напр. развитые третьи уropоды представителей рода *Echinogammarus* или специфические уropоды *C. terebrans*, затрудняют маневрирование в перефитоне), б) ослабляющих ту или иную важную функцию в каком-либо сообществе (напр. слабые выпрямленные когти переопод некоторых жизненных форм в зоне прибоя), в) относительно крупные размеры тела там, где представители жизненных форм могут быть уязвимы для хищников (напр. крупные представители рода *Gammarus* в перефитоне). Отсутствие идиоадаптаций, узкоспециализированных к определенным условиям, привело к заселению различных сообществ, например, представителями лизианассидной жизненной формы кривосинитов (*Lysianassidae*).

Таксономическое и морфофункциональное разнообразие амфипод, как и любой другой группы, зависит от особенностей окружающей среды, поддерживающей выживание одних видов, и препятствующей выживанию других. Отсюда принципиально важным является оценка и анализ распределение видов, жизненных форм и экоморф по биотопам и сообществам, как в качественном, так и в количественном аспектах. Анализ сложившейся ситуации представлен в следующей главе, связанной с экологией амфипод, элементами их биологии и поведения. В материалах главы использованы следующие работы автора: [46; 48; 49; 265].

## ГЛАВА 6 АМФИПОДЫ ПЕРИФИТОНА ПРИБРЕЖЬЯ КРЫМА

### 6.1 Характеристика перифитона исследованных районов

Для анализа сообществ на твердых поверхностях был выбран термин «перифитон» предложенный А.Л. Бенингом в 1924 г [7, 159].

Перифитон по Бенингу – население субстратов, вводимых в воду человеком. Однако, как показали наши исследования, на скалах расположенных над дном, состав сообществ принципиально не отличается от такового искусственных конструкций [41, 42, 43, 56], поэтому их также включили в анализ, кроме того, выделенный по характеру субстрата эпилитон (население на скалах, камнях) все равно входит в понятие «перифитон» [159]. Обычно перифитон составляет ряд таксонов [13, 32; 33; 34; 36; 39; 41; 42; 43; 45; 53; 264]. Амфиподы вошли во все исследованные образцы перифитона, что обычно для Мирового океана [52; 200; 357].

В перифитоне побережья Крыма зарегистрировано 275 видов макроорганизмов – макрофитов и беспозвоночных [39; 40; 41; 42; 43; 46]: макроводоросли: Algae – Chlorophyta (22 вида), Rhodophyta (51), Phaeophyta (13); беспозвоночные: Porifera (идентифицирован 1 вид), Cnidaria (16), Platyhelminthes (идентифицирован 1 вид), Annelida (56), Arthropoda – Cirripedia (1), Decapoda (12), Isopoda (7), Tanaidacea (3), Amphipoda (42), Pantopoda (3), Mollusca – Polyplacophora (2), Bivalvia (6), Gastropoda (24), Bryozoa (11), Chordata (4). Макрофиты идентифицированы к.б.н. Евстигнеевой И. К., Polychaeta – д.б.н. Муриной В. В и к.б.н. Лисицкой Е.В. В фитообрастании большинство видов относятся к Rhodophyta. Среди беспозвоночных наибольшее разнообразие отмечено у Polychaeta, Amphipoda и Gastropoda. На всех станциях, где брали пробы перифитона, около 2/3 видового состава приходилось на долю беспозвоночных. Всего идентифицировали 108 видов макрофитов и 167 видов беспозвоночных.

Несмотря на различное расположение, конструкцию и географическое положение исследуемых станций (искусственных конструкций, скал), соотношение числа видов в ряду таксонов довольно стабильное (в %, при размере исследуемой площади не менее 1 м<sup>2</sup> поверхности субстрата). Это видно на примере четырех различных станций (рис. 49).

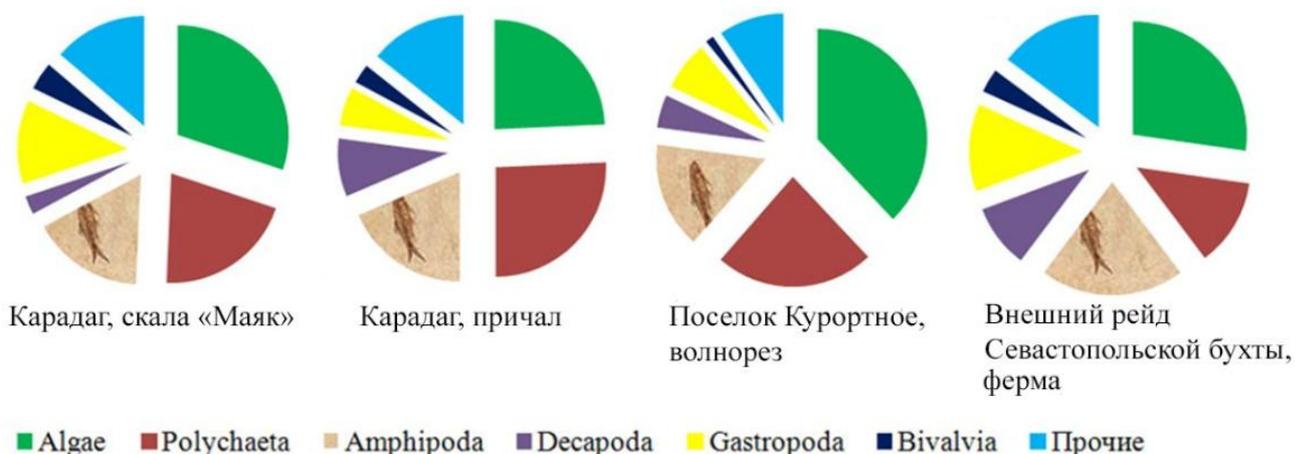


Рисунок 49 — Соотношение числа видов между таксонами в сообществах перифитона на различных станциях

При исследовании общего массива качественных и количественных данных необходимо учитывать высокую степень агрегированности амфипод и мозаичности самого перифитона, не поддающихся анализу на уровне проб или станций. Более приемлемым оказалось сравнение на основе сообществ с учетом видов-эдификаторов. В перифитоне побережья Крыма таким эдификатором является двустворчатый моллюск мидия *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 – многолетний вид, создающий специфическую архитектуру этого сообщества, относительно крупный по размерам по сравнению с другими беспозвоночными (далее будет обозначена как «сообщество с мидией эдификатором»). Однако, мидия не единственный вид, определяющий формирование поселений амфипод.

По ряду причин важное влияние на выживание амфипод оказывают макрофиты. Во-первых, они продуцируют биомассу, нередко сходную или превышающую таковую мидии, причем со сложной разветвленной трехмерной структурой. Во-вторых, большинство видов амфипод и особенно массовых, являются типичными обитателями макрофитов поселяющихся на них и питающихся ими [30, 133]. Соотношение биомассы макрофитов и мидии встречается в перифитоне полном диапазоне – от преобладания мидий (при почти полном отсутствии макрофитов или их небольшой биомассе), до преобладания макрофитов (при почти полном отсутствии мидий или их небольшой биомассе). Учитывая вышеуказанные обстоятельства, весь массив данных по

амфиподам перифитона разделен следующим образом: первый вариант сообщества – преобладание биомассы мидий (от почти полного отсутствия макрофитов до их биомассы на порядок ниже таковой мидий); второй вариант – сходное соотношение биомассы мидий и макрофитов (биомасса мидий и макрофитов одного порядка); третий вариант – преобладание биомассы макрофитов (от почти полного отсутствия мидий до их биомассы на порядок ниже таковой макрофитов). Все вышеуказанные варианты были отнесены к «сообщества с мидией-эдификатором».

В специфических условиях, меньше распространенных на твердых субстратах побережья (полное отсутствие макрофитов и мидий на некоторых поверхностях бетонных конструкций, подверженных прибою) была выделена еще одна сообщество, где видом-эдификатором является двустворчатый моллюск митилястер – *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791). В последующем анализе данный вариант будет обозначен как «сообщество с митилястером-эдификатором». Особи этого моллюска относительно небольшие (до 2,5 см), обычно образуют щетки на поверхности субстрата. Хотя площадь таких участков меньше по сравнению с площадью, занятой сообществом с мидией-эдификатором, тем не менее, особенности распределения показателей амфипод в данной сообщество также рассмотрены.

Выбраны и проанализированы три варианта групп амфипод – амфиподы в целом, трубкожилы и кривосиниты. Каждая из этих групп разбита на все вышеуказанные сообщества и проанализирована для двух случаев: береговых твердых субстратов (конструкций гидротехнического назначения, скал) и для конструкций, подвешенных в пелагиали на расстоянии от берега (конструкции морских ферм). В данной главе будут рассмотрены показатели амфипод в целом и там где необходимо будет дан анализ амфипод по экологическим группам: трубкожилов, кривосинитов и перфораторов.

## **6.2 Видовой состав, экологические характеристики и таксономическое своеобразие амфипод перифитона**

*Оценка охваченности разнообразия амфипод.* Для оценки охваченности разнообразия амфипод на основе отобранных проб был использован метод “sample rarefraction” [276]. В результате проведенных расчетов были получены графики

отражающие охваченность видового разнообразия амфипод во всех сообществах (рис. 50).

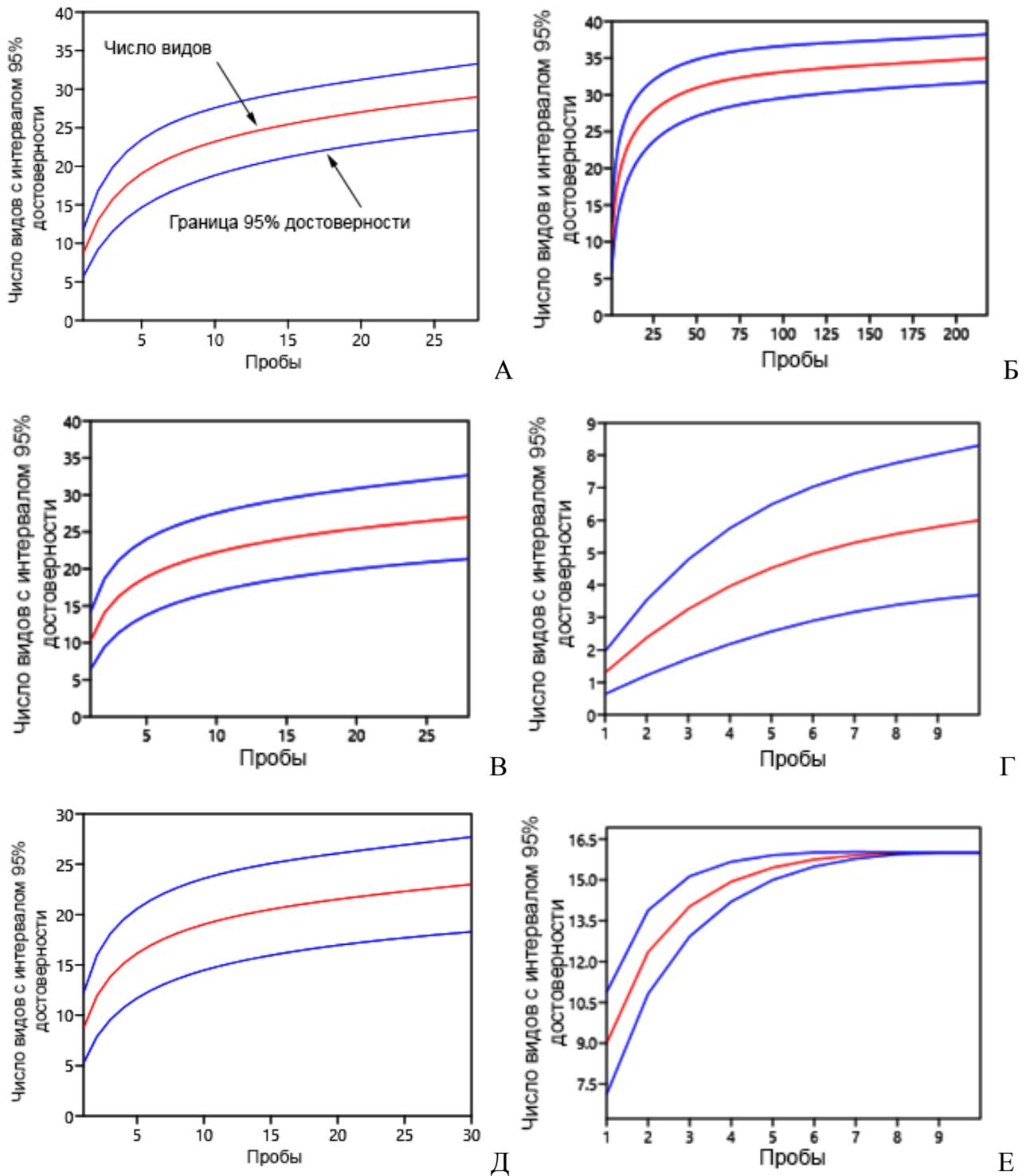


Рисунок 50 — Графики накопления обнаруженных видов амфипод в ряду проб (метод рарификация по пробам). А – перифитон береговых твердых субстратов, сообщество с мидией-эдификатором, преобладает биомасса мидии; Б – перифитон береговых твердых

субстратов, сообщество с мидией-эдификатором, преобладает биомасса макрофитов; В – перифитон береговых твердых субстратов, сообщество с мидией-эдификатором, биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Г – перифитон береговых твердых субстратов, сообщество с митилястером-эдификатором; Д – перифитон подвешенных в пелагиали конструкций, преобладает биомасса макрофитов; Е – перифитон подвешенных в пелагиали конструкций, биомасса мидии и макрофитов одного порядка

Как следует из графиков, во всех исследованных вариантах сообществ, как береговых, так и подвешенных в пелагиали, отобрано достаточно проб для оценки параметров разнообразия и количественных показателей амфипод (кривые вышли на плато). Еще один вариант сообщества с мидией-эдификатором и преобладанием биомассы мидий в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций был также исследован. Однако, малое количество проб (4) не позволило проанализировать его в большинстве видов анализов. В дальнейшем анализ проводили по тем вариантам сообществ, количество проб в которых было достаточно для оценки параметров разнообразия.

*Таксономическое разнообразие амфипод.* В результате анализа среднего таксономического своеобразия  $\Delta^+$  (дельта) и индекса вариабельности  $\Lambda^+$  (лямбда), [по 395], для всех амфипод исследованного перифитона выявлено следующее. По индексу таксономического своеобразия амфиподы перифитона расположены ниже среднеожидаемой величины таксономического разнообразия, а амфиподы Крымского побережья – выше (рис. 51, А). Расположение амфипод перифитона ниже среднеожидаемой величины указывает на пригодность этого биотопа не для всех таксонов амфипод (семейств, родов), которые зарегистрированы в Чёрном и Азовском морях. Однако, точки  $\Delta^+$  амфипод перифитона и амфипод Крымского побережья на графике расположены внутри 95% вероятностной воронки, что свидетельствует о структуре таксоцена в целом соответствующей естественному соотношению таксонов и отсутствию жесткого ограничивающего фактора.

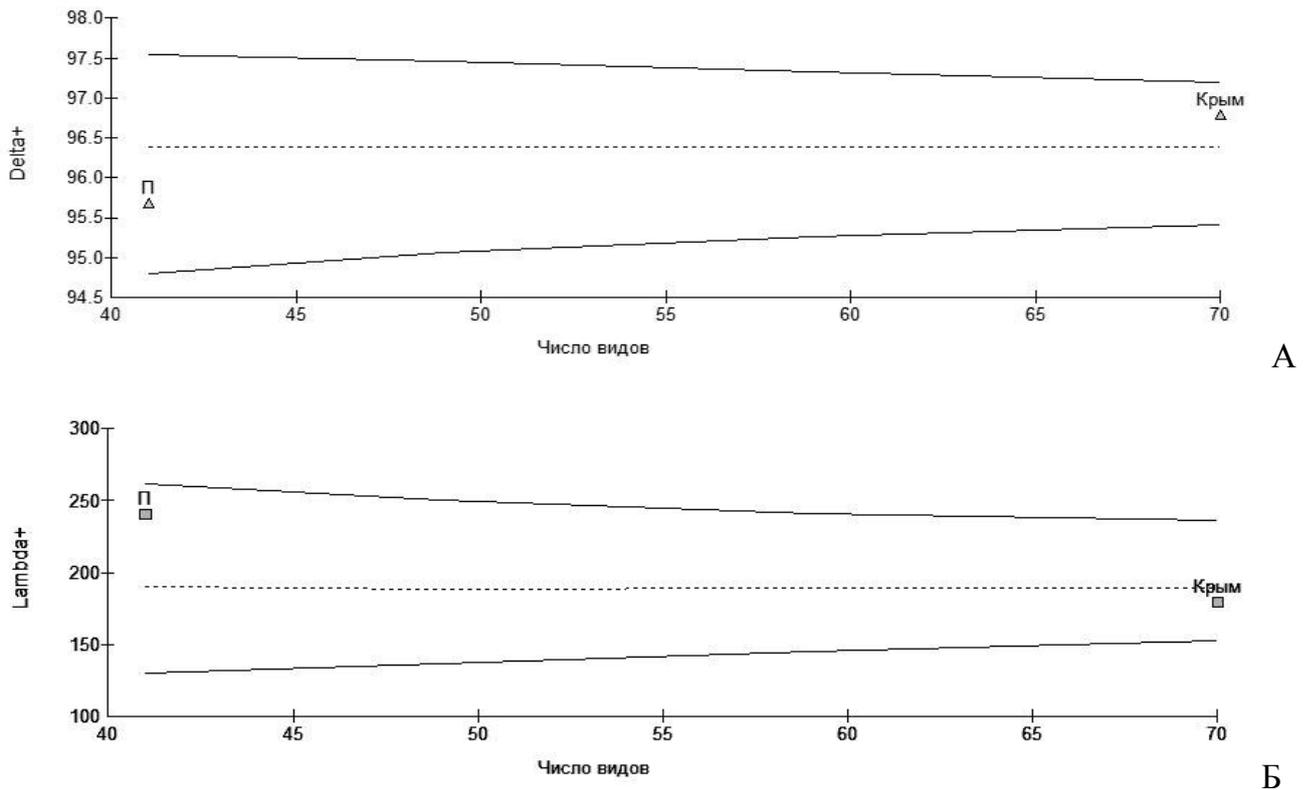


Рисунок 51 — Значения индексов таксономического своеобразия  $\Delta^+$  (А) и варибельности  $\Lambda^+$  (Б) для таксоцена амфипод перифитона побережья Крыма (П) и амфипод всех биотопов побережья Крыма, рассчитанных на основе общего мастер-листа Чёрного моря [60]

По значению индекса варибельности  $\Lambda^+$  (рис. 51, Б), амфиподы перифитона, как и амфиподы всех исследованных биотопов Крымского побережья, входят в 95% вероятностную воронку, что отражает варибельность, соответствующую в целом всему Чёрному морю. Однако точка, соответствующая амфиподам перифитона Крымского побережья, расположена выше среднеожидаемой величины (пунктира), что указывает на более низкую варибельность таксономического разнообразия, чем отмечено в среднем по Чёрному морю.

Расположение значений для амфипод перифитона внутри вероятностной воронки важно для дальнейшего анализа, поскольку указывает на естественное соотношение таксонов амфипод внутри этого сообщества. Это в свою очередь позволяет оценить ситуацию с амфиподами в перифитоне, как в естественном элементе прибрежной экосистемы.

### 6.3 Сравнение качественных и количественных показателей амфипод

В перифитоне оценка качественных и количественных показателей анализируемых групп амфипод сопряжена с рядом проблем. С одной стороны, соотношение видового разнообразия таксонов в этом сообществе относительно стабильно (рис. 49). С другой стороны, показатели количественного распределения особей почти всех видов беспозвоночных, включая наиболее массовые, отражают агрегированность особей в пространстве, что вызывает ряд проблем с методикой сравнения показателей амфипод. Дополнительную трудность вызывает распределение показателей видов амфипод на уровне станций, не соответствующее нормальному распределению (вследствие агрегированности). Так, по данным индекса Лексиса (среднее квадратическое отклонение делится на квадратный корень из средней численности на пробу) распределение особей амфипод было сильно агрегировано (при значении индекса Лексиса больше 1 распределение считается агрегированным).

В результате анализа данных, в сообщества с мидией-эдификатором в перифитоне береговых твердых субстратов значения индекса Лексиса были следующие: 141,12 (вариант с преобладанием биомассы мидий); 259,71 (вариант с преобладанием биомассы макрофитов); 84,99 (вариант с биомассой мидий и макрофитов одного порядка). В сообщества с митилястером-эдификатором значение индекса Лексиса составило 16,95. В перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций в сообщества с мидией-эдификатором были получены следующие значения индекса Лексиса: 197,21 (преобладает биомасса мидий); 181,36 (преобладает биомасса макрофитов); 371,36 (биомасса мидий и макрофитов одного порядка).

При высоких значениях агрегированности не прослеживается связь со средней плотностью амфипод. Так, при средней плотности амфипод  $12369 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$  проекционной площади субстрата, в варианте с преобладанием биомассы мидий в сообщества с мидией-эдификатором перифитона береговых твердых субстратов значения индекса Лексиса было 141,12. В то же время, в варианте с преобладанием биомассы макрофитов в сообщества с мидией-эдификатором этого же перифитона значения индекса Лексиса составило 259,71 при средней плотности амфипод  $9649 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ , существенно более

низкой, чем в варианте с преобладанием биомассы мидий. По всей видимости, кроме плотности амфипод как таковой, на распределение особей влияют факторы и параметры среды обитания. При преобладании биомассы макрофитов в перифитоне береговых твердых субстратов, возможно, среда обитания сама больше мозаична, чем в варианте с преобладанием биомассы мидий в том же перифитоне, что создает дополнительную неравномерность в распределении особей амфипод.

В результате, на фоне этих особенностей, существенно ограничивается набор статистических методов многомерной статистики и анализа разнообразия. В данном случае помимо индексов видового разнообразия были применены методы непараметрической статистики: кластерного анализа (с бутстреп поддержкой) и метод непараметрического многомерного шкалирования (NMDS).

### 6.3.1 Структура таксоцена амфипод

*Анализ структуры амфипод перифитона с использованием кластеризации и ординации для береговых конструкций. Результаты кластеризации (с бутстреп поддержкой) и NMDS анализа для береговых конструкций представлены на рис 52.*

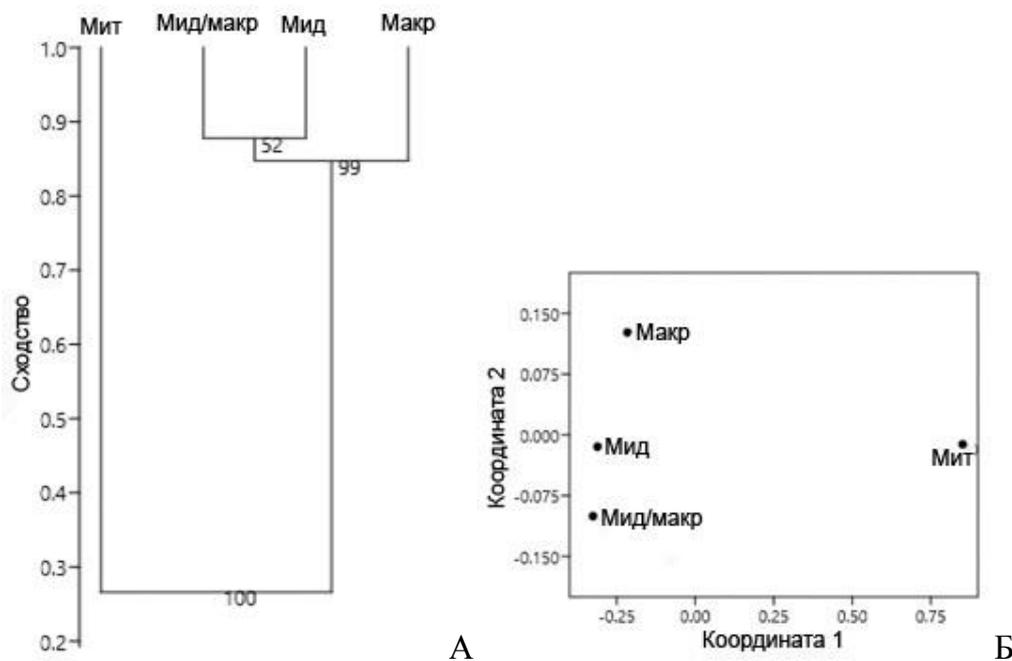


Рисунок 52 — Дендрограммы и графики NMDS анализа для амфипод перифитона береговых конструкций. Мера сходства – индекс Брея-Кертиса. Режим

«присутствие/отсутствие». Мид – преобладание биомассы мидии; Мид/макр –биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Макр – преобладание биомассы макрофитов; Мит – митилястер-эдификатор

Результат кластеризации данных массивов показал отсутствие значимого различия сочетаний видов амфипод в разных сочетаниях биомассы мидии и макрофитов, поскольку мера сходства велика (0,88 для береговых конструкций). Бутстреп поддержка также указывает на значимость сходства (52 и 99 для береговых конструкций). Между сообществом с митилястером-эдификатором и сообществом с мидией-эдификатором сходство незначимо (0,27 для береговых конструкций), что подтверждается высоким значением бутстреп поддержки (100 в обоих случаях). Практически та же тенденция отмечена для результатов NMDS анализа. Точка, соответствующая сообществу с митилястером-эдификатором существенно дальше отстоит от остальных вариантов для береговых станций.

Сходство вариантов соотношения биомассы мидии как эдификатора и макрофитов для сочетания видов амфипод в целом, возможно, объяснить несколькими накладывающимися друг на друга моментами. Во-первых, в подавляющем большинстве случаев мидии и макрофиты имеют размеры тел значительно больше, чем амфиподы, они являются сесильными организмами и, являясь для амфипод субстратом и средой обитания, обеспечивают им успешное и сходное выживание. Во-вторых, подавляющее большинство видов амфипод из исследованного перифитона – характерные виды для макрофитов [30, 133] или перифитона [389].

Различие сообщества между доминированием митилястера и другими вариантами, в первую очередь, объясняется бедностью видового состава амфипод с митилястером-эдификатором (8 видов амфипод при митилястере-эдификаторе и 42 видов при мидии-эдификаторе). Исчезновение мидии и макрофитов из перифитона приводит к обеднению архитектуры сообщества, представляющего из себя в случае с митилястером тонкую корку до 2 см толщиной, в которой мало укрытий от хищников, регулярно посещающих перифитон (рыбы, крабы, креветки). Факт активного посещения хищниками перифитона с митилястером-эдификатором многократно наблюдали при сборе материала. К тому же размер митилястеров относительно близок к таковым для

ряда видов амфипод, а при плотном расположении моллюсков очень мало микроубежищ. Дополнительную трудность в перифитоне с митилястером-эдификатором создает отсутствие макрофитов, которые являются пищей ряда видов амфипод, что приводит к их уходу из таких участков. Наконец, высокая волновая активность на участках, где расположены фрагменты сообщества с митилястером-эдификатором, на фоне малого числа укрытий, приводит к дополнительным трудностям для выживания амфипод.

Для перифитона, подвешенного в пелагиали на расстоянии от берега (конструкции мидийных ферм), отсутствовала сообщество с митилястером-эдификатором. Результаты кластеризации (с бутстреп поддержкой) и NMDS анализа для подобного варианта перифитона представлены на рис 53.

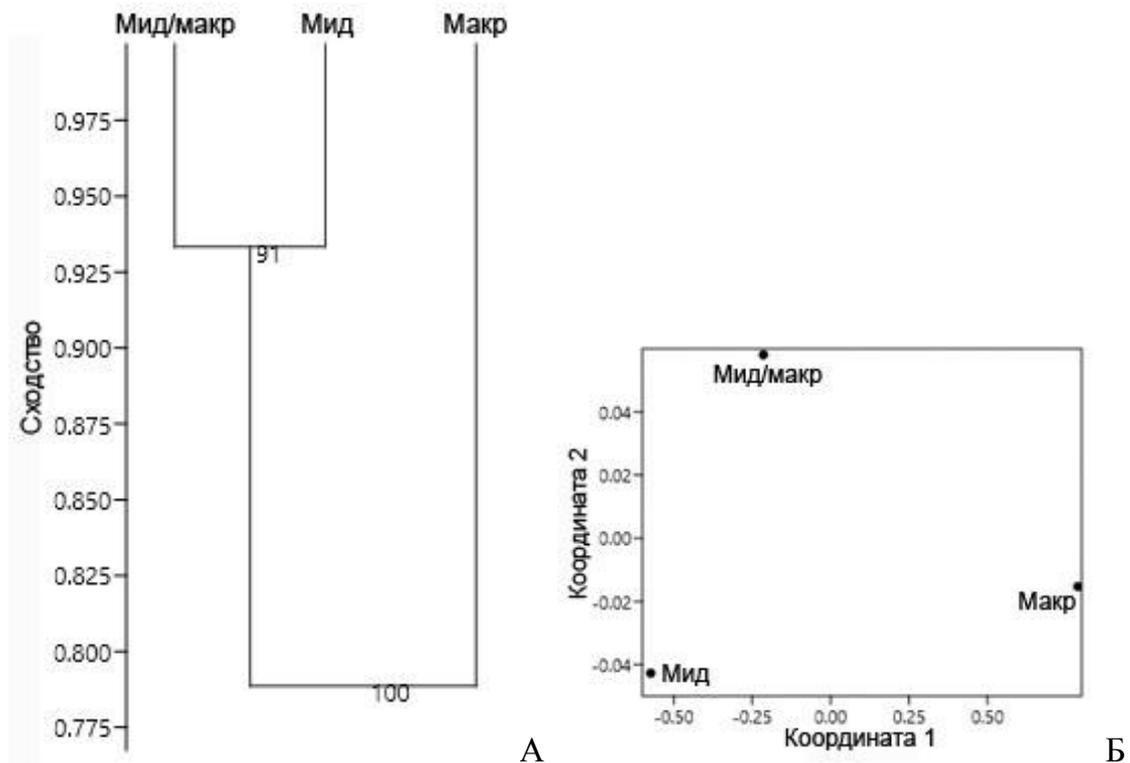


Рисунок 53 — Дендрограмма (А) и график NMDS анализа (Б) для всех видов амфипод из перифитона морских ферм. Мера сходства – индекс Брея-Кертиса. Режим «присутствие/отсутствие». Мид – преобладание биомассы мидии; Мид/макр – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Макр – преобладание биомассы макрофитов

Все три варианта сочетаний биомассы мидии как эдификатора и биомассы макрофитов имеют высокое значимое сходство по результатам кластеризации (рис. 2б) на что указывают значения индекса Брея-Кертиса (0,78 и 0,93). Бутстреп поддержка подтверждает сходство между вариантами (91 и 100). График NMDS анализа отражает отсутствие какого-либо отдельного большего сходства между парами вариантов. Все они равнозначно удалены на поле графика. Ситуация между вариантами сочетаний биомассы мидий и макрофитов практически такая же, как и для береговых конструкций. Сочетание видов амфипод остается стабильным во всем ряду исследованных вариантов, что указывает на стабильность среды обитания для амфипод с одной стороны, и высокую приспособленность видов этих ракообразных с другой. Отсутствие сообщества с митилястером как видом эдификатором в перифитоне морских ферм свидетельствует о более благоприятных условиях для мидий и макрофитов в целом, чем на береговых конструкциях.

*Видовое разнообразие амфипод из береговых твердых субстратов.*

*Число видов.* Число видов в пробах один из наиболее простых, но наиболее показательных параметров надвидовых образований. Безусловно, число видов связано с количеством отбираемых проб. Однако можно сравнить данные разных массивов при перерасчете этой величины на одну пробу. Важным моментом может быть сравнение числа видов с какими-либо свойствами среды обитания, влияние которых может быть важным для исследуемого объекта. Для амфипод перифитона одним из наиболее важных элементов среды являются макрофиты, которые обеспечивают пищу и убежища многим видам амфипод из вышеуказанного списка для перифитона. В данной части рассмотрим число видов амфипод, а также есть ли влияние на него параметров макрофитов (число видов макрофитов, индекс полидоминантности макрофитов, индекс равномерности J макрофитов).

*Перифитон береговых твердых субстратов.*

*Сообщество с мидией-эдификатором.* Распределение числа видов амфипод по пробам представлено на рис. 54.

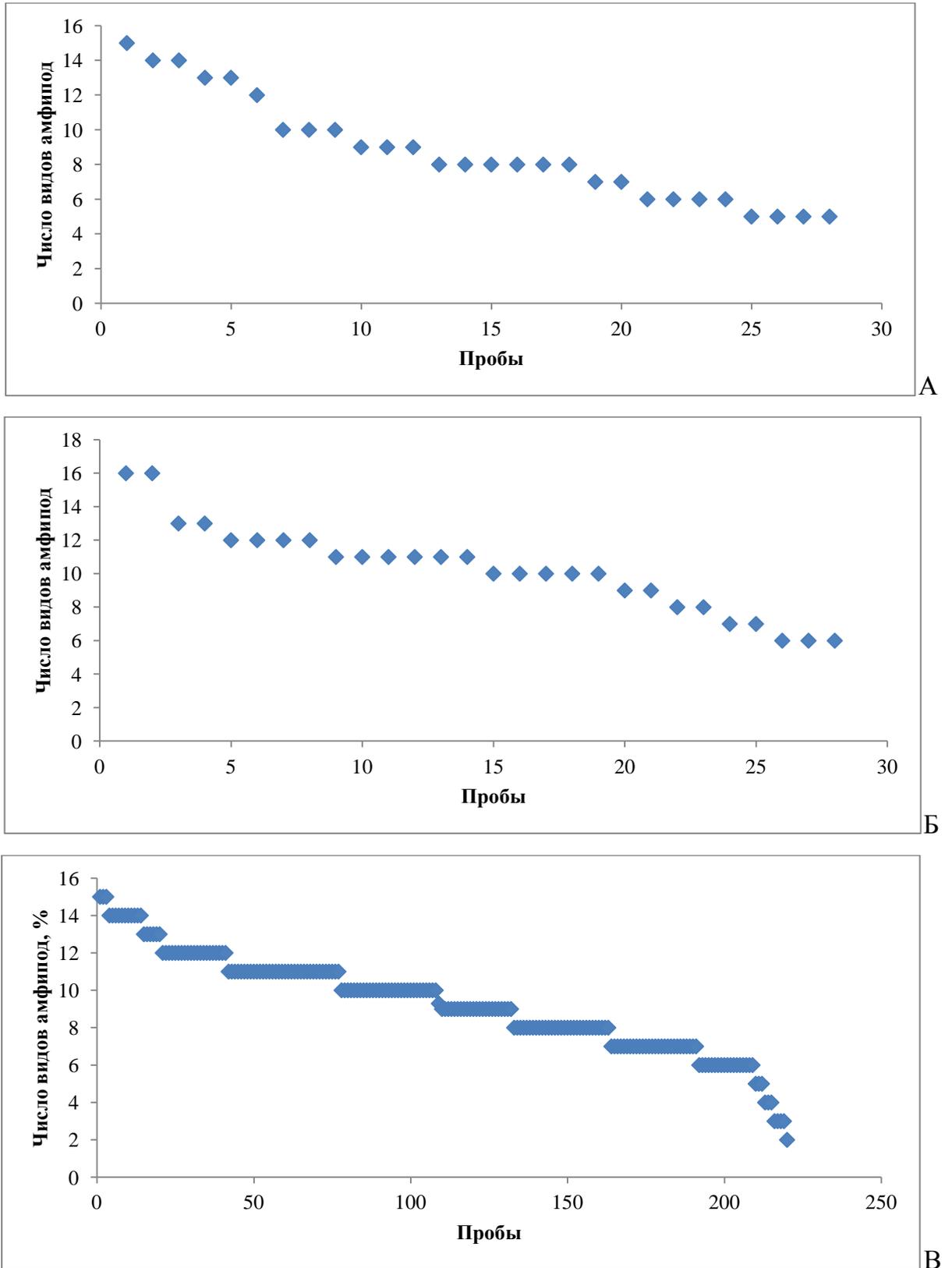


Рисунок 54 — Распределение числа видов амфипод по пробам в перифитоне береговых твердых субстратов в сообществе с мидией-эдификатором. А – преобладает биомасса

мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

Во всех вариантах наиболее часто повторяются средние значения числа видов в пробах (8 – вариант с преобладанием биомассы мидий; 12 – вариант с биомассой мидии и макрофитов одного порядка; в диапазоне от 7 до 11 в варианте с преобладанием биомассы макрофитов). Такое распределение более характерно при влиянии множества факторов или параметров на то или иное число видов в конкретных участках перифитона. Это подтверждается большими значениями коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и величинами числа видов (рис. 55).

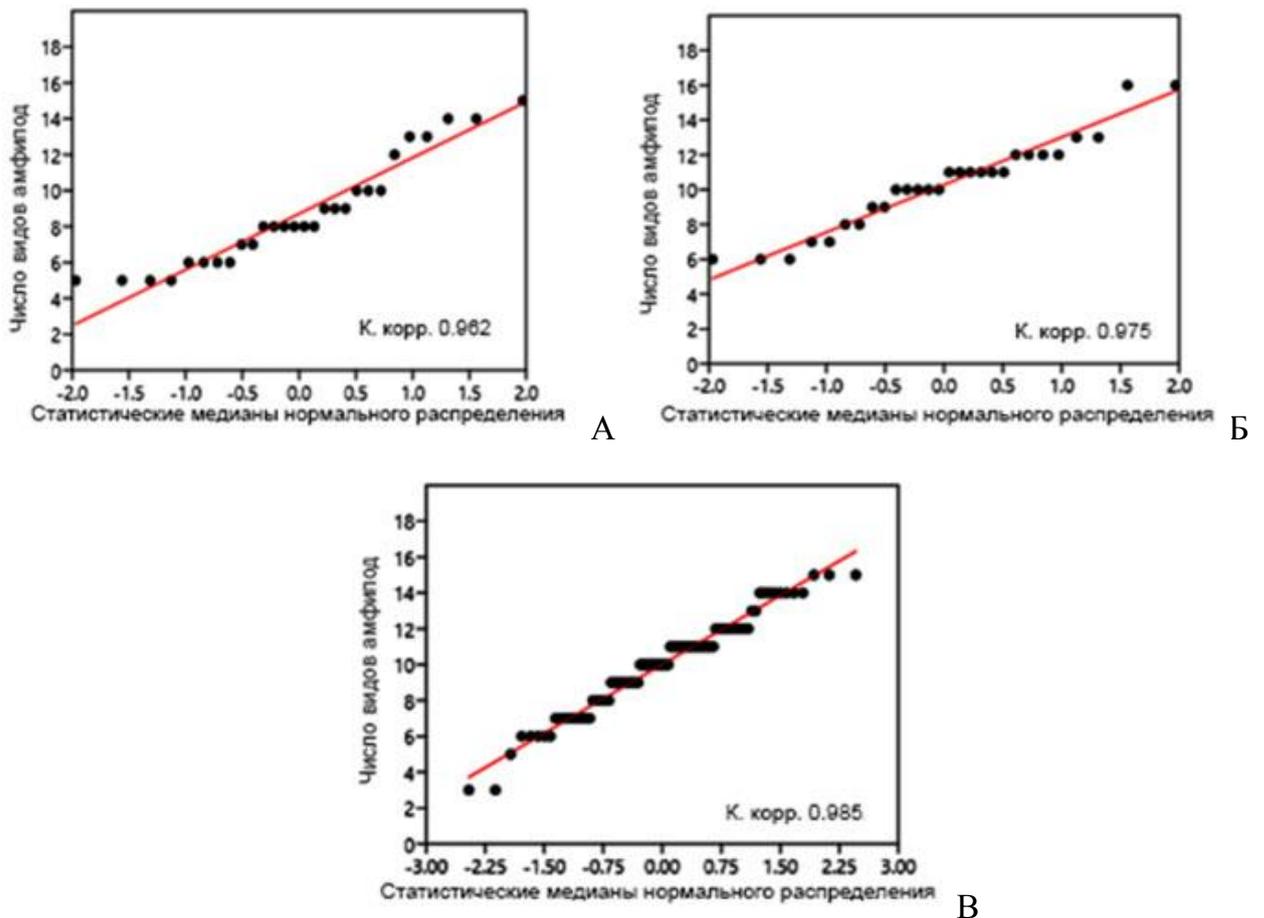


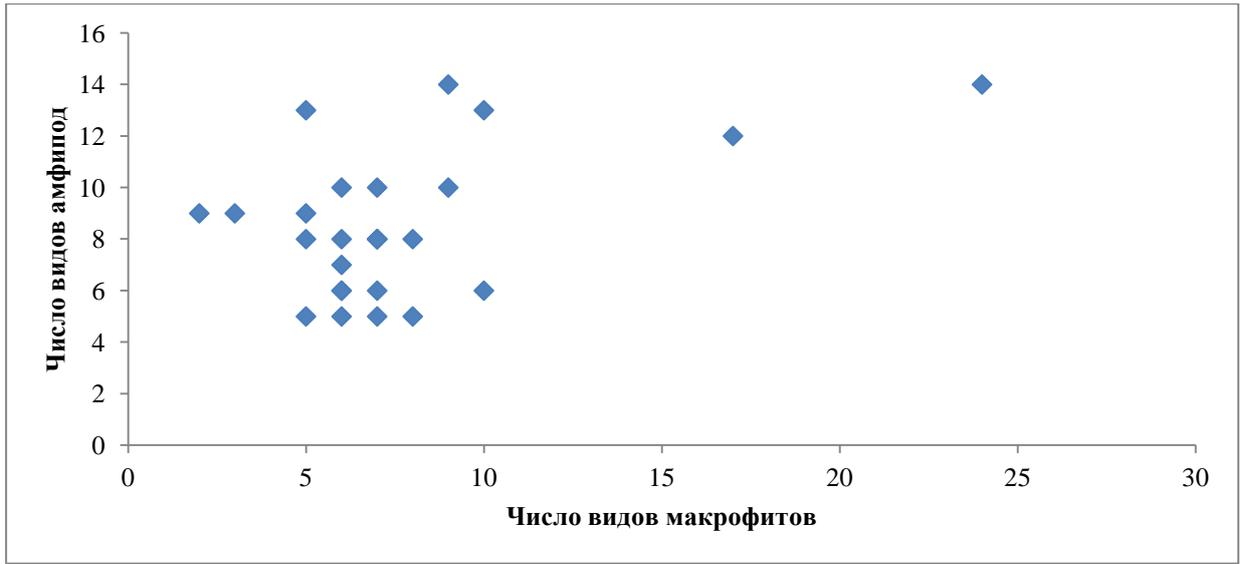
Рисунок 55 — Соответствие распределения числа видов амфипод нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых твердых субстратов. А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного

порядка; В – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и числом видов

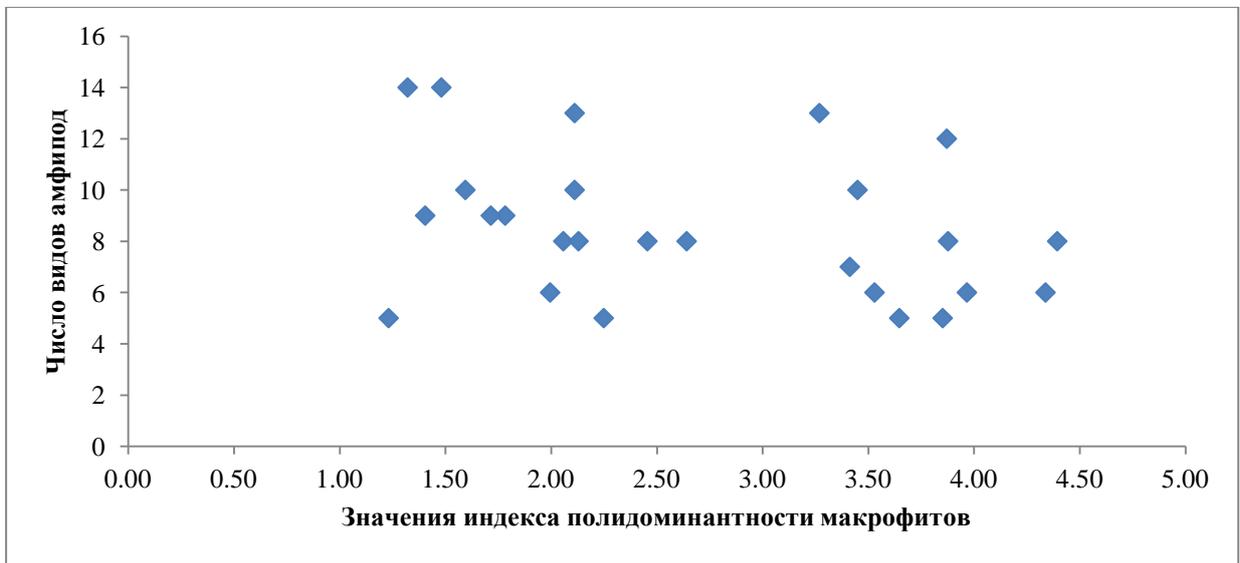
Среднее число видов амфипод в варианте с преобладанием биомассы мидий составило  $8,71 \pm 0,57$ ; в варианте с биомассой мидии и амфипод одного порядка –  $10,29 \pm 0,50$ ; в варианте с преобладанием биомассы макрофитов –  $9,00 \pm 0,17$ . Из всех вариантов наибольшее число видов амфипод в среднем отмечено в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка.

Подобное различие в числе видов амфипод между тремя вариантами сообщества может быть связано с особенностями конфигурации сообщества в этих вариантах. Преобладание биомассы макрофитов обеспечивает конфигурацию сообщества преимущественно из сильно разветвленных поверхностей, как правило, покачивающихся под воздействием волн. Преобладание биомассы мидий формирует иную конфигурацию сообщества в виде отдельных цельных элементов (мидий), создающих трехмерную структуру с неровной поверхностью, между отдельными элементами имеются пространства, куда можно спрятаться. Оба варианта создают разную, но по сути однотипную для каждого из них конфигурацию. В варианте, когда биомасса мидии и макрофитов одного порядка, обе конфигурации накладываются друг на друга в разной комбинации, образуя более сложное, новое сочетание поверхностей, что может быть положительным фактором для амфипод, особенно в плане убежищ, способствуя вселению в сообщество большего числа видов. Следует добавить, что по своим предпочтениям виды, идентифицированные в данном перифитоне, неоднородны; есть виды, типичные для макрофитов, виды, предпочитающие мидийные поселения, виды узкоспециализированные по среде обитания и, наконец, редкие виды. При биомассе мидий и макрофитов одного порядка оптимальным образом сочетаются условия для большинства видов амфипод с разной потребностью к среде обитания.

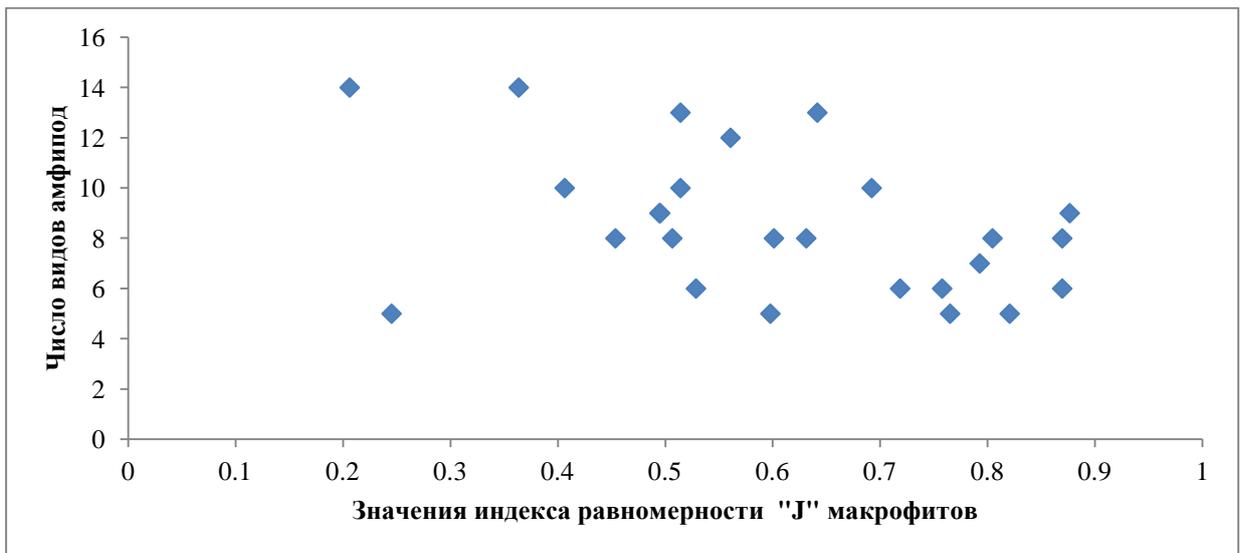
Поскольку большинство амфипод характерны или обычны в зарослях макрофитов, дополнительно был проведен анализ показателей разнообразия макрофитов по сравнению с числом видов амфипод. Результаты анализа представлены на рис. 56.



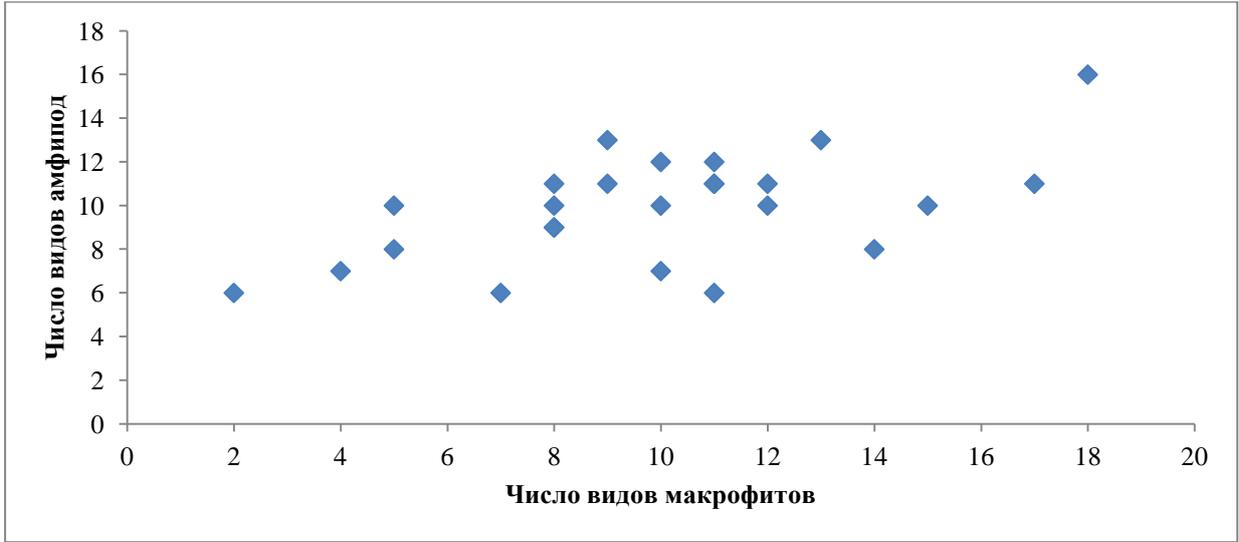
А



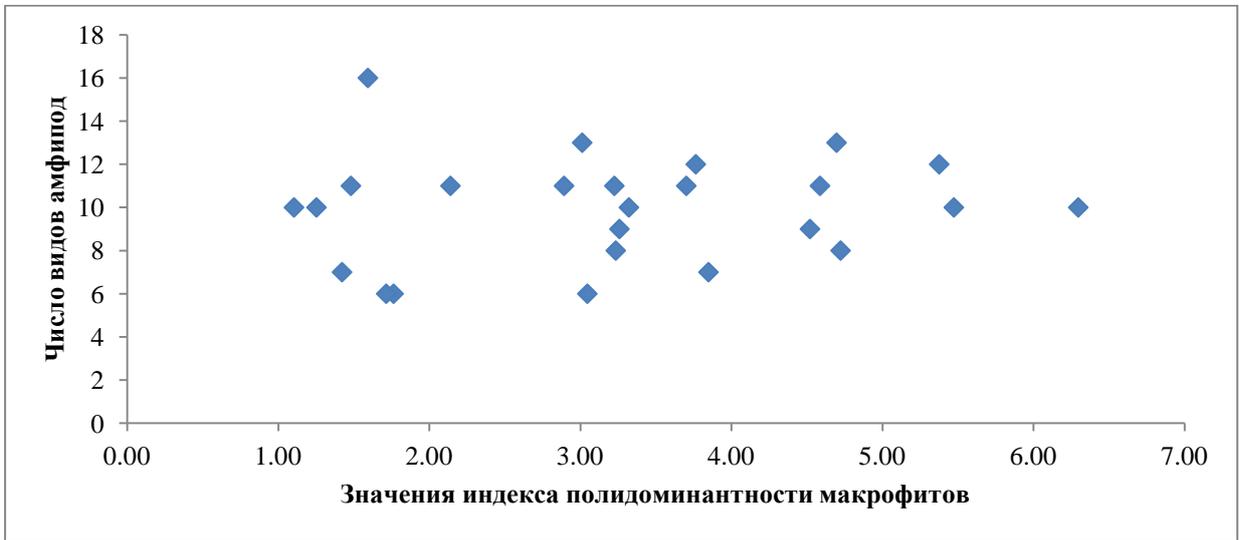
Б



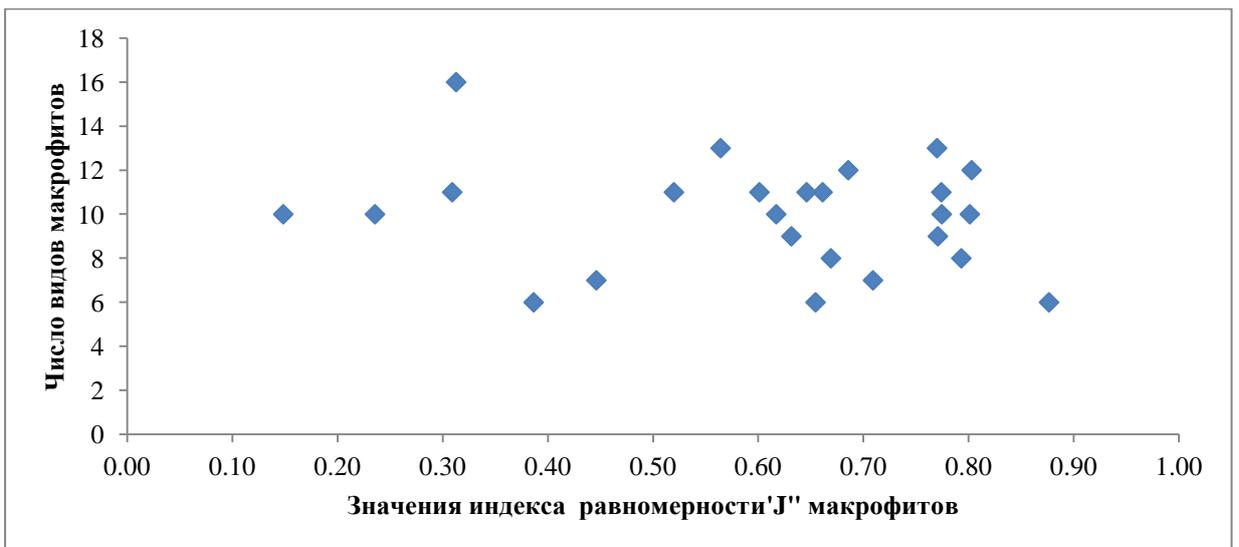
В



Г



Д



Е

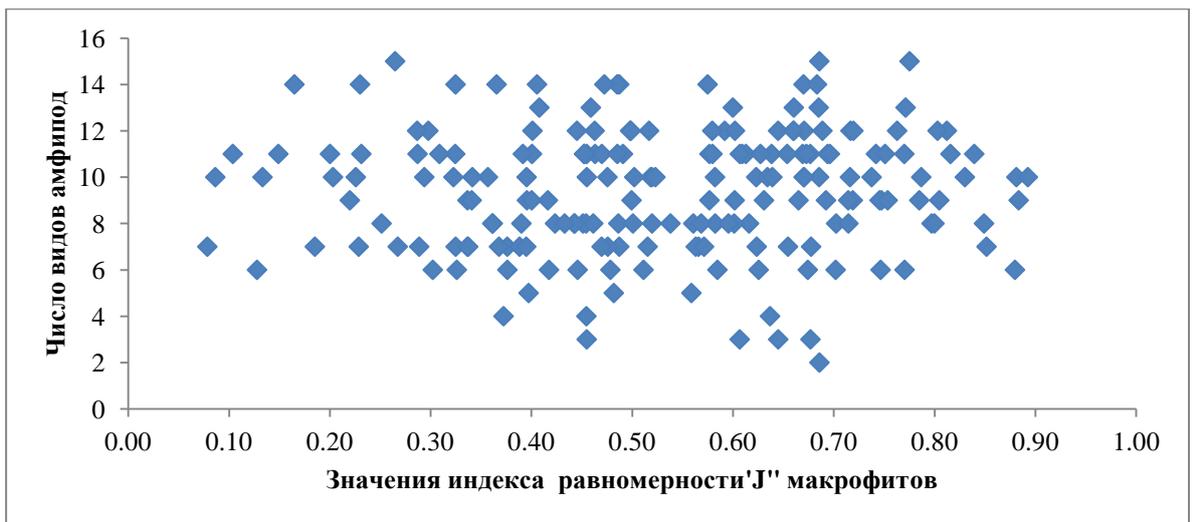
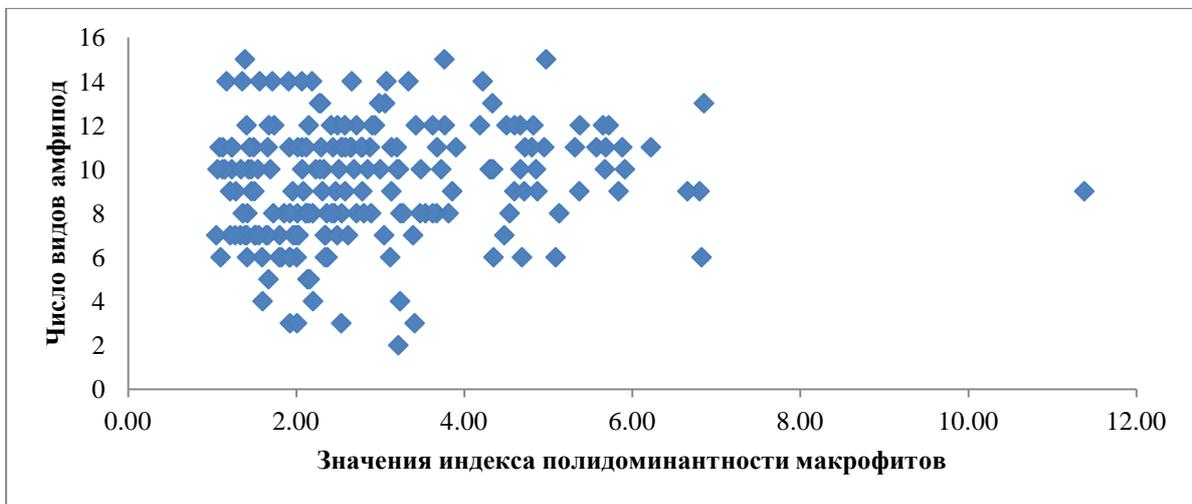
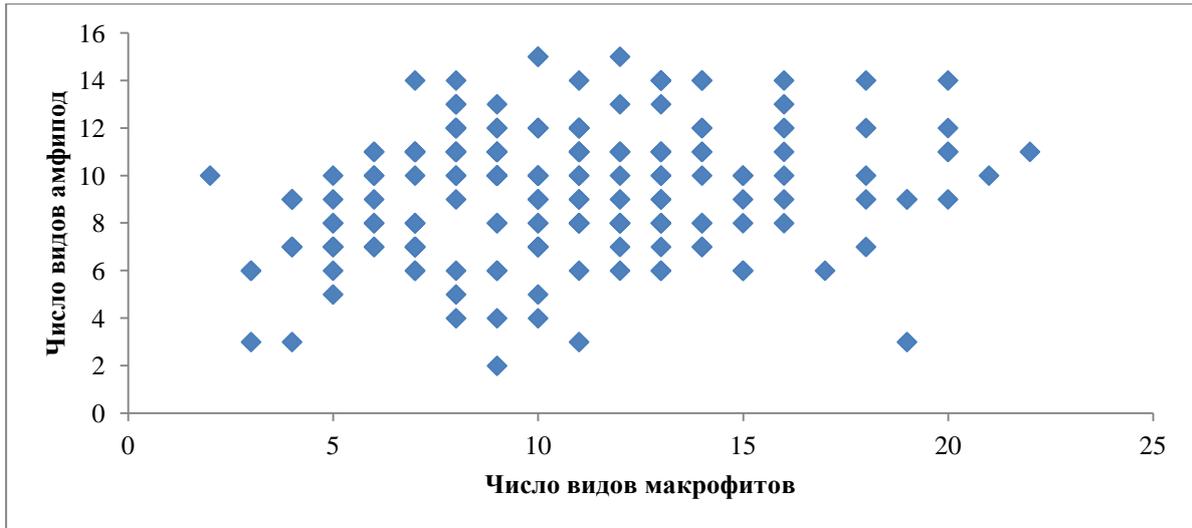


Рисунок 56 — Распределение числа видов амфипод в зависимости от параметров разнообразия макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых твердых субстратов. А-В – вариант с преобладанием биомассы мидий; Г-Е – вариант с

биомассой мидии и макрофитов одного порядка; Ж-И – вариант с преобладанием биомассы макрофитов

Во всех вариантах сообщества с мидией-эдификатором ни по одному параметру разнообразия макрофитов не удалось найти какую-либо тенденцию изменения числа видов амфипод. Это свидетельствует о том, что амфиподы ориентируются на какие-то конкретные виды макрофитов больше, чем на их разнообразие. По конфигурации разнообразие подавляющего большинства видов макрофитов мало различается. Это, как правило, сложно разветвленные талломы или нитевидные структуры, реже листовидные структуры, образующие сходный тип конфигурации среды обитания для амфипод.

Дополнительно к этому, отдельные виды амфипод ориентируются не на макрофиты, а на мидий, что снижает вероятность влияния параметров разнообразия макрофитов на число видов амфипод. Обращает внимание тот факт, что число видов макрофитов во всех вариантах сообщества примерно одинаковое – 25 видов, диапазон значений равномерности распределения также сходен, различаются только значения индекса полидоминантности для макрофитов и то не принципиально (от 1 до 6 почти для всех проб). Таким образом, для амфипод среда обитания, обеспечиваемая макрофитами, примерно одинакова в трех исследованных вариантах сообщества.

Кроме показателей разнообразия макрофитов также проанализировано распределение числа видов амфипод в зависимости от суммарной биомассы макрофитов, поскольку макрофиты есть часть среды обитания и важны для амфипод. Результаты анализа представлены на рис. 57.

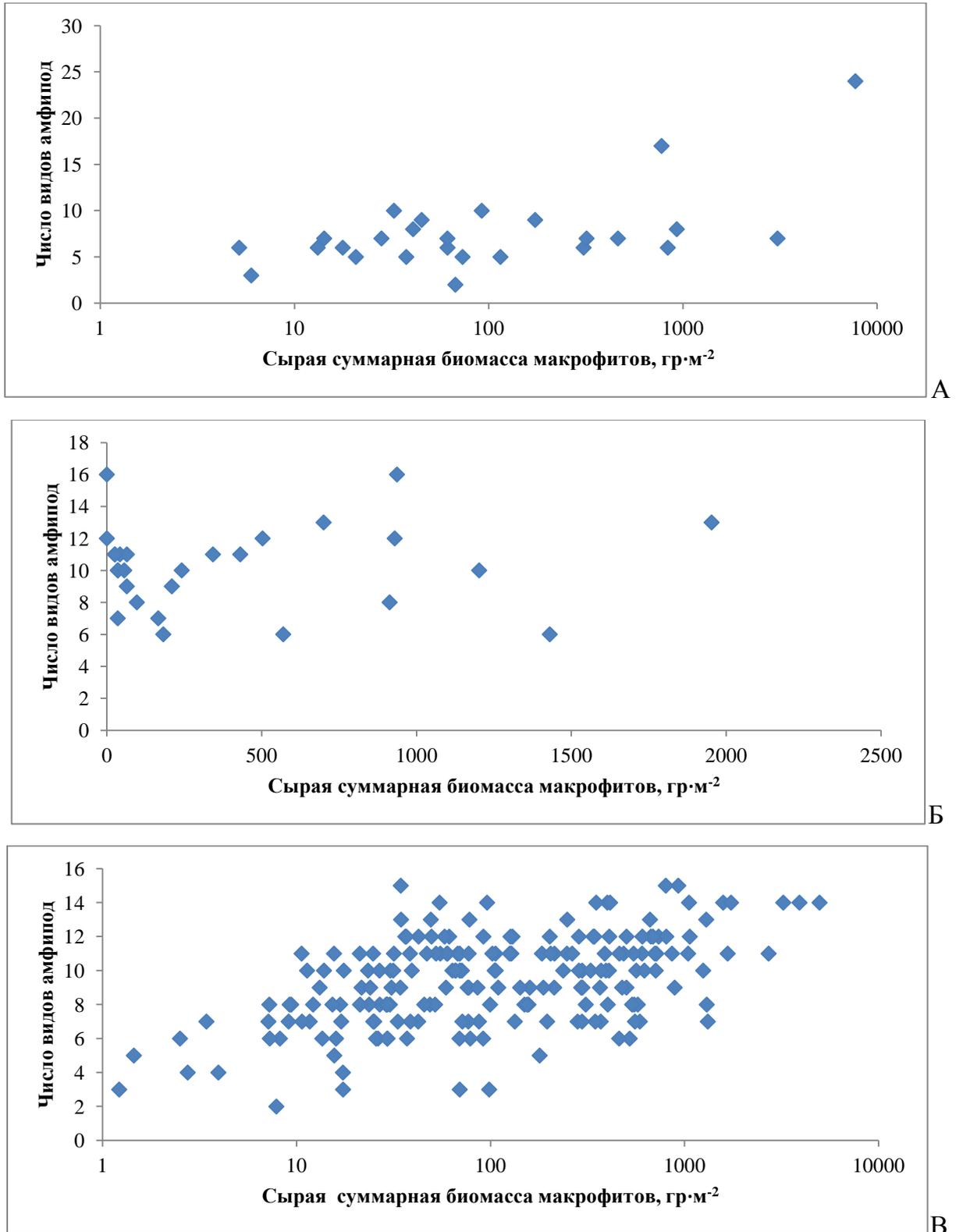


Рисунок 57 — Распределение числа видов амфипод в поле значений суммарной биомассы макрофитов в вариантах сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых твердых субстратов. А – биомасса мидий преобладает; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – биомасса макрофитов преобладает

Ни в одном из вариантов сообщества с мидией-эдификатором перифитона береговых твердых субстратов не выявлено определенной тенденции изменения числа видов амфипод при возрастании суммарной биомассы макрофитов. Подобный результат еще раз подтверждает предположение, что для амфипод важнее конкретные виды макрофитов и их параметры, чем суммарная биомасса всех макрофитов перифитона.

*Сообщество с митилястером-эдификатором.* Распределение числа видов амфипод по пробам представлено на рис. 58.

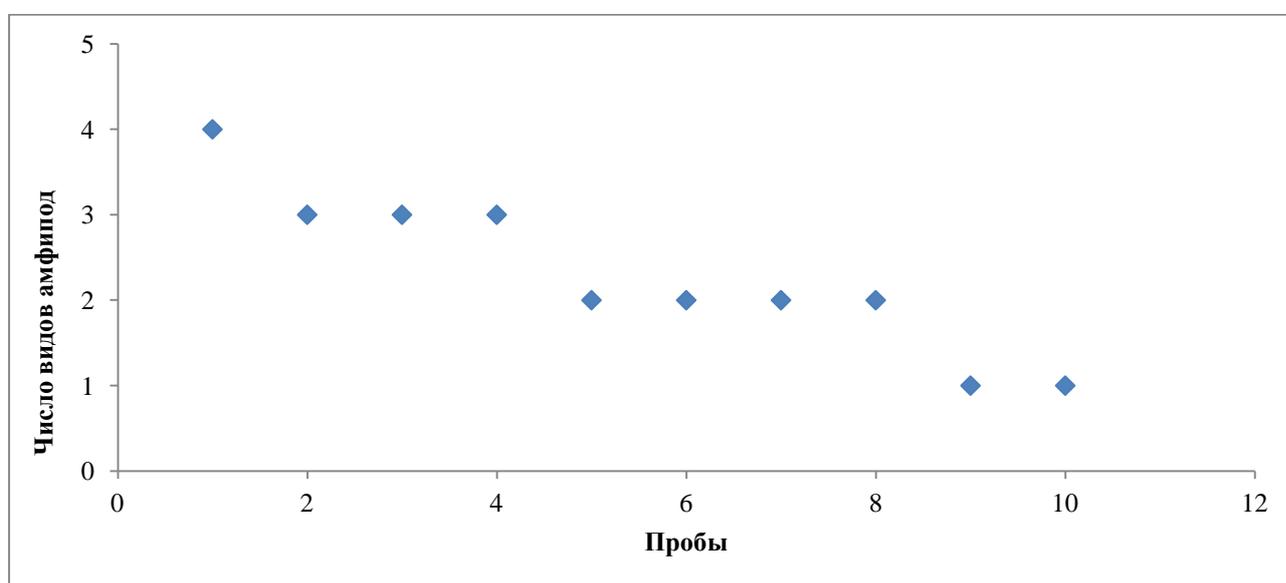


Рисунок 58 — Распределение числа видов амфипод по пробам в перифитоне береговых твердых субстратов в сообществе с митилястером-эдификатором

Распределение числа видов амфипод в сообщества с митилястером-эдификатором показывает значительное обеднение по сравнению с мидией-эдификатором. В данной сообщества в 90% проб отмечено от 1 до 3 видов амфипод, что в несколько раз меньше, чем в сообщества с мидией-эдификатором. Среди причин можно выделить бедную, однообразную конфигурацию такого варианта сообщества перифитона, малая его толщина (до 2 см), отсутствие макрофитов, плотные щетки митилястеров, между которыми почти нет щелей и укрытий достаточного для амфипод размера, делают этот вариант непривлекательным для подавляющего числа видов амфипод, отмеченных в перифитоне.

*Перифитон подвешенных в пелагиали конструкций.* Распределение числа видов амфипод в пробах представлено на рис. 59. Вследствие малого числа проб в варианте с преобладанием биомассы мидии (4 пробы), данный вариант был опущен при дальнейшем анализе.

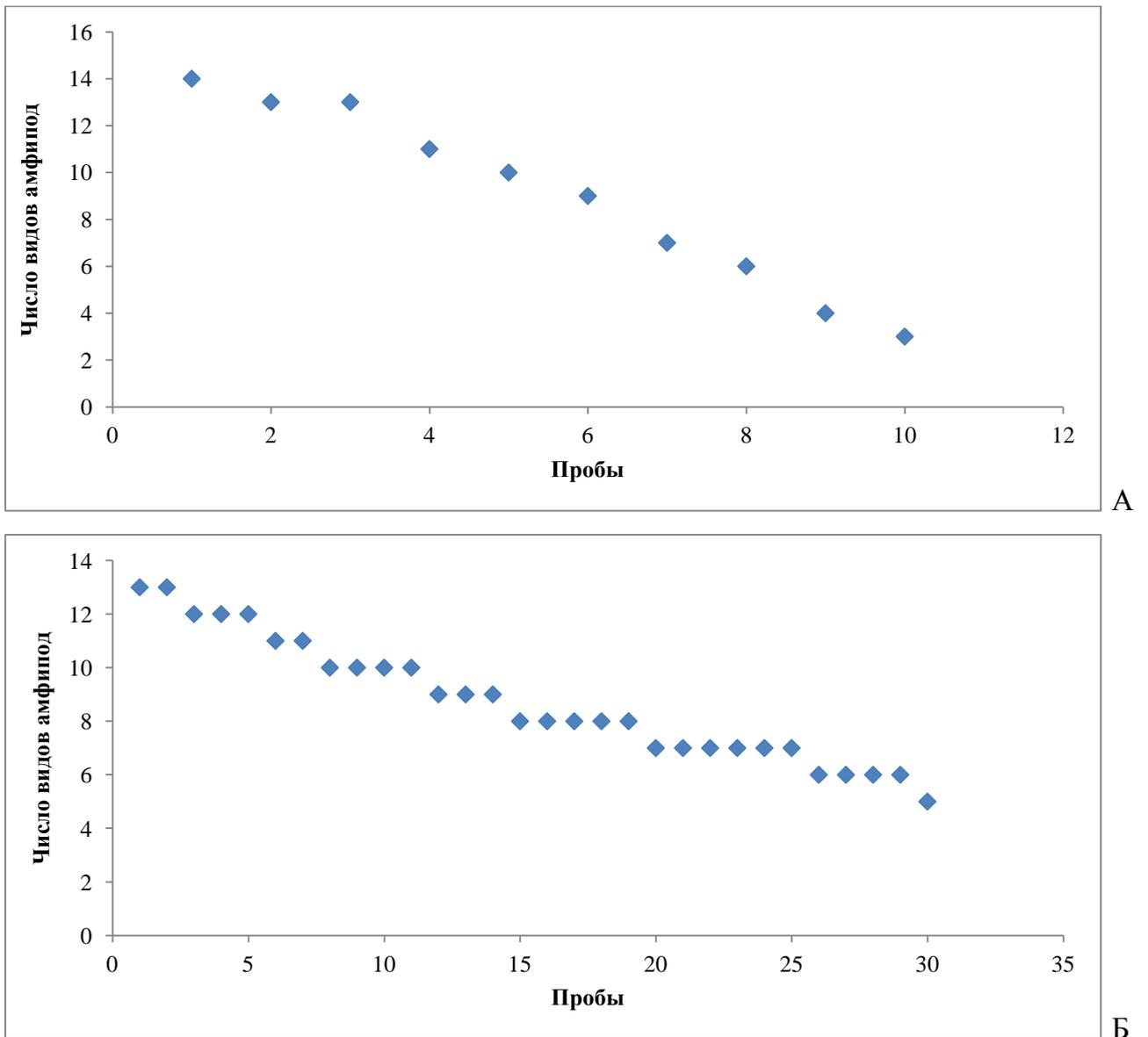


Рисунок 59 — Распределение числа видов амфипод по пробам в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций в сообществе с мидией-эдификатором. А – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; Б – преобладает биомасса макрофитов

Распределение числа видов амфипод по пробам имеет разный характер в исследованных вариантах сообщества. В варианте с биомассой мидии и макрофитов

одного порядка почти ни одно из значений числа видов не повторяется, что свидетельствует о разнообразии условий обитания. В варианте с преобладанием биомассы макрофитов почти все значения числа видов повторяются, причем наибольшее число повторений отмечено для величин меньше средней (7 и 8 видов), что свидетельствует о двух моментах: повторяющейся ситуации на разных участках перифитона для этого показателя амфипод, и о преобладании ограниченной среды обитания в ряду исследованных участков. Средние значения значимо не отличались между двумя вариантами перифитона, подвешенных в пелагиали субстратов: при преобладании биомассы макрофитов среднее значение составило 8,73; а в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов была одного порядка – 9,00. Эти величины значимо не отличаются от вариантов перифитона береговых твердых субстратов. Можно отметить, что по средним значениям число видов во всей сообщества с мидией-эдификатором принципиальных различий нет независимо от того, находится ли перифитон в пелагиали, или расположен на береговых субстратах.

На распределение числа видов амфипод влияет множество факторов и/или параметров среды обитания, что приближает массив данных к нормальному распределению. Более того – сами эти факторы и параметры взаимодействуют между собой. На тесную связь одновременного влияния множества факторов и параметров и числа видов амфипод ряда исследованных площадок указывает высокие значения коэффициента корреляции между показателями нормального распределения и распределением величин числа видов (рис. 60).

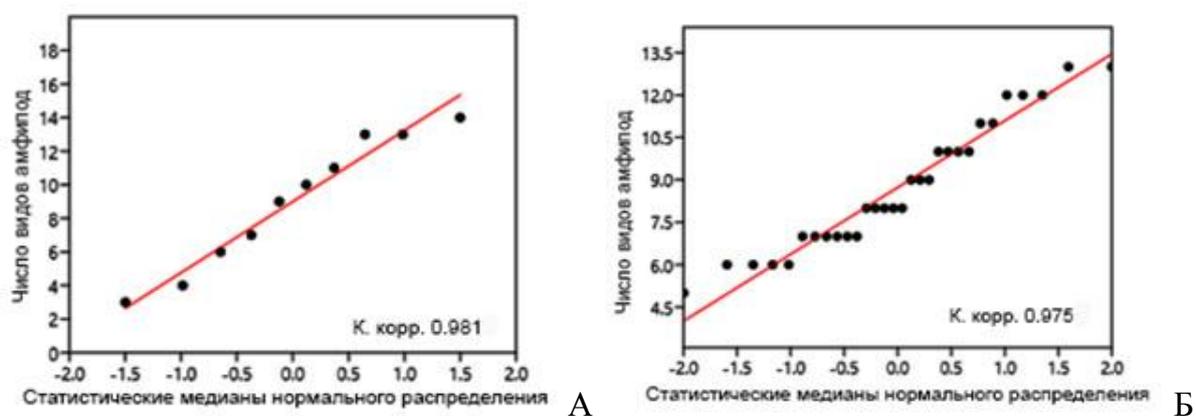


Рисунок 60 — Соответствие распределения числа видов амфипод нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в

пелагиали конструкций. А – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Б – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между показателями нормального распределения и числом видов

*Анализ видового разнообразия с использованием индексов.* Для выбора оптимальных индексов видового разнообразия были предварительно проанализированы следующие индексы: Шеннона, H [3; 8; 156; 251; 354; 366, 372]; выравненности, E [5; 157; 164; 356, 374]; доминирования Симпсона D [3; 8; 72; 153; 241; 351; 375, 392]; Бергер-Паркера [73; 224; 239; 411]; Симпсона (в форме 1-D или вероятность межвидовых встреч [3]); видового богатства Маргалефа [3; 162; 334; 335, 346; 358; 393]; полидоминантности Вильямса [3; 404] и др. В результате предварительного отбора были выбраны индексы полидоминантности Вильямса и равномерности распределения «J». Выбор индекса полидоминантности Вильямса совпал с мнением ряда исследователей о нем, как о лучшей мере оценки разнообразия [3; 156]. По мнению Ю.А. Песенко из пяти проанализированных индексов индекс полидоминантности единственный отвечающий шести требованиям [156]. Выбор индекса равномерности распределения «J» (индекс Е. Пиелу, в котором разнообразие Шеннона делится на логарифм числа таксонов, т.е. насколько особи равномерно распределены между таксонами) сделан после сравнения с другими индексами по причине его стабильности, что позволило уловить основные тенденции изменения видового разнообразия в различных вариантах сообществ.

*Индекс полидоминантности.* Значения индекса полидоминантности в сообщества с мидией-эдификатором перифитона субстратов, расположенных на берегу, колеблются в следующих диапазонах: от 1,52 до 6,78 в варианте с преобладанием биомассы мидий (медиана – 2,98); от 1,13 до 7,63 в варианте с преобладанием биомассы макрофитов (медиана – 3,76); от 1,34 до 6,87 в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов были одного порядка (медиана – 3,36). Как следует из вышеуказанных данных, диапазоны значений в исследованных вариантах близки, можно отметить только некоторую тенденцию к большему разнообразию в варианте с преобладанием биомассы макрофитов. Это свидетельствует о стабильности ресурсов среды обитания для

амфипод, обеспечивающих видовое разнообразие, в целом близкое в вышеуказанных вариантах

Еще один важный момент отражен в графиках соответствия распределения значений индекса полидоминантности показателям нормального распределения в исследованной сообществе с мидией-эдификатором (рис. 61).

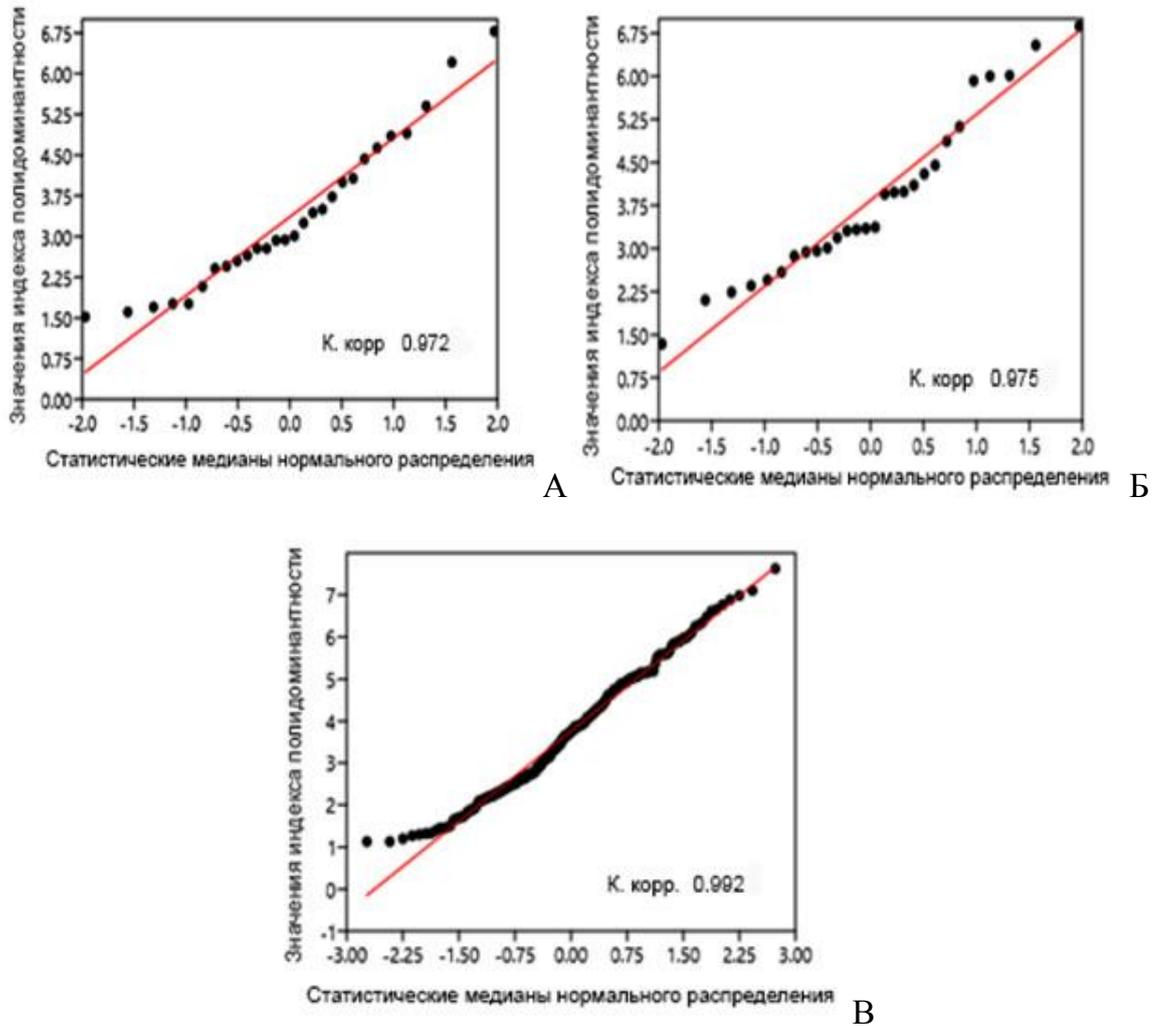


Рисунок 61 — Соответствие распределения значений индекса полидоминантности нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона субстратов, расположенных на берегу. А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между показателями нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности

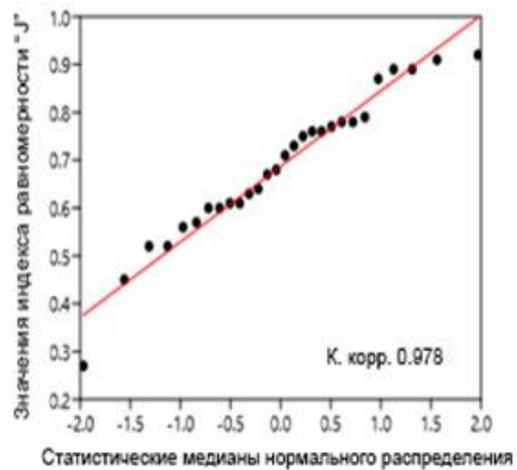
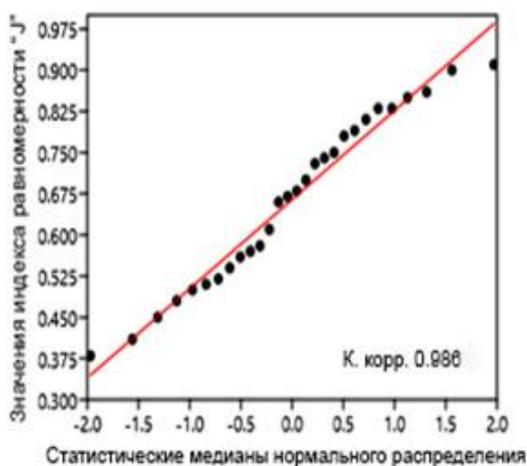
Как следует из графиков на рис. 61, распределение индексов полидоминантности во всех трех вариантах сообщества с мидией-эдификатором вышеуказанного перифитона, весьма близко к нормальному, что подтверждают высокие значения коэффициентов корреляции между параметрами нормального распределения и распределением величин индекса полидоминантности, а также сам график. Таким образом, эффект одновременного влияния множества факторов и параметров на формирование видового разнообразия амфипод велик.

Эти два момента (влияние множества факторов и параметров с одной стороны и ограниченность среды обитания, имеющей предел вселения особей с другой) свидетельствуют, что, несмотря на мозаичность самого перифитона, набор повторяющихся характерных вариантов конфигурации этого сообщества ограничен. Это накладывает определенные ограничения в формировании видового разнообразия амфипод, а сочетание вариантов конфигураций случайно, что обеспечивает соответствие распределения значений индекса нормальному.

Сами свойства твердой среды обитания, какой является перифитон, отсутствие рыхлого грунта (слоя песка, гальки, гравия или ила) в нем накладывает жесткое ограничение для ряда видов амфипод, зарывающихся в грунт. Дополнительное ограничение возникает для видов амфипод, питающихся организмами ограниченными рыхлыми грунтами. Еще один класс ограничений связан с узкими условиями обитания некоторых видов, для которых необходима специфическая среда обитания: либо губки, либо заросли гидроидных полипов, или некоторые виды водорослей, которые встречаются в перифитоне в небольших количествах и нерегулярно, что не позволяет этим видам амфипод развить большие значения плотности, сравнимые с таковой лидеров. Наконец, ряд видов, отмеченных в перифитоне, не характерны для него, но при этом являются массовыми обитателями других сред обитания – песчаных или галечно-песчаных пляжей, скоплений оторванных макрофитов на дне или рыхлых грунтов бентоса. Эти виды также не формируют значения плотности, сопоставимые с таковой лидеров перифитона. Результатом этих ограничений является обычное крайне неравномерное распределение плотности видов амфипод с одной стороны, и ограниченный список амфипод в перифитоне с другой, что и создает стабильность в диапазоне значений видового разнообразия индекса полидоминантности.

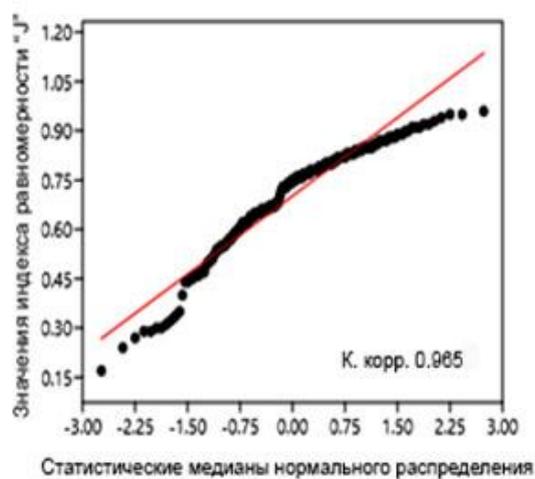
*Индекс равномерности распределения «J».* Значения индекса равномерности распределения в сообщества с мидией-эдификатором перифитона субстратов, расположенных на берегу, колеблются в следующих диапазонах: от 0,38 до 0,91 в варианте с преобладанием биомассы мидий (медиана – 0,68); от 0,17 до 0,96 в варианте с преобладанием биомассы макрофитов (медиана – 0,75); от 0,27 до 0,92 в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов были одного порядка (медиана – 0,70). Как следует из полученных данных, диапазоны значений индекса и их медианы близки, что указывает на стабильность среды обитания с одной стороны, и на ограниченность – с другой.

Само значение медианы выше 0,50, в случае данного индекса, указывает на преобладание участков перифитона с более равномерным распределением численности амфипод, поскольку по индексу равномерности распределения Пиелу, чем равномернее представлены особи разных видов, тем значения индекса ближе к 1. Возможно, такая особенность связана со слабой межвидовой конкуренцией вследствие использования разных участков перифитона и разного состава пищи, или количество пищи достаточно для многих видов амфипод в данном перифитоне. Второй важный момент отражен в графиках соответствия распределения значений индекса равномерности распределения статистическим медианам нормального распределения в исследованной сообщества с мидией-эдификатором (рис. 62).



А

Б



В

Рисунок 62 — Соответствие распределения значений индекса равномерности распределения  $J$  нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона субстратов, расположенных на берегу. А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса равномерности распределения  $J$

Высокие значения коэффициента корреляции отражают близость распределения величин индекса нормальному распределению. Все вышеуказанные моменты (близость к нормальному распределению, сходство диапазонов и медиан значений индекса) в трех исследованных вариантах сообщества свидетельствуют о стабильности данной сообщества перифитона субстратов, расположенных на берегу, для формирования видового разнообразия амфипод. Что касается ограниченности вариантов индекса равномерности распределения, то она почти не проявляется, поскольку минимальные и максимальные значения индекса в данных вариантах охватывают большую часть предельно возможной шкалы этого индекса (от 0 до 1).

*Сообщество с митилястером-эдификатором.* Расчеты видового разнообразия по индексам в этой сообщества оказались невозможными по причине крайне малого числа видов в пробах. В большинстве проб амфиподы представлены 1-2 видами, что делает невозможным анализ. Сам по себе вышеуказанный факт свидетельствует о сложной, малоприспособной или даже непригодной среде обитания для большинства видов амфипод

в данной сообщества. Из 42 видов амфипод, отмеченных в перифитоне в данной сообщества, обнаружено 7.

*Видовое разнообразие амфипод из подвешенных в пелагиали конструкций.*

Вследствие малого числа проб в сообщества с мидией-эдификатором в варианте преобладания биомассы мидий (4 пробы), анализ видового разнообразия проводился на двух вариантах: преобладание биомассы макрофитов, а также биомассы макрофитов и мидий одного порядка.

*Индекс полидоминантности.* Значения индекса полидоминантности в сообщества с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций колеблются в следующих диапазонах: от 1,02 до 5,19 в варианте с преобладанием биомассы макрофитов (медиана – 3,04); от 1,01 до 5,07 в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов были одного порядка (медиана – 2,21). И диапазоны значений индекса и их медианы очень близки, что указывает на стабильность и сходство сред обитания для формирования видового разнообразия амфипод. В то же время это свидетельствует и об ограниченности данной среды обитания в обоих вариантах, сужающей диапазон возможных значений видового разнообразия амфипод в ряду конкретных участков перифитона.

Второй важный момент отражен в графиках соответствия распределения значений индекса полидоминантности статистическим медианам нормального распределения в исследованной сообщества с мидией-эдификатором (рис. 63).

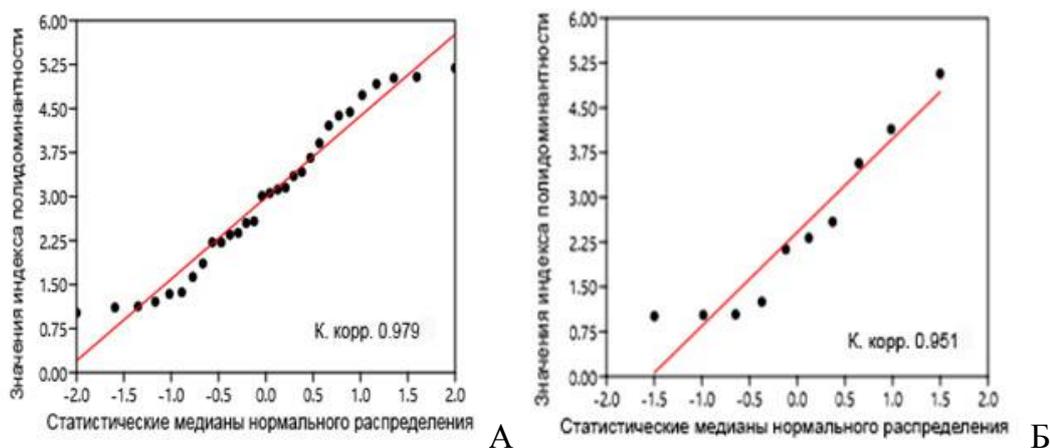


Рисунок 63 — Соответствие распределения значений индекса полидоминантности нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором в перифитоне

подвешенных в пелагиали субстратов. А – преобладает биомасса макрофитов; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности

Значения коэффициентов корреляции между рядами величин индекса и параметрами нормального распределения весьма велики, что отражает большую роль сочетания влияний различных факторов и параметров среды в формировании видового разнообразия амфипод в данных вариантах сообщества. Таким образом, формирование видового разнообразия амфипод в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций в вышеуказанных вариантах сообщества с одной стороны зависит от одновременного влияния множества факторов и параметров, а с другой – ограниченности среды обитания.

*Индекс равномерности распределения «J».* Значения индекса равномерности распределения в сообщества с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций колеблются в следующих диапазонах: от 0,03 до 0,92 в варианте с преобладанием биомассы макрофитов (медиана – 0,62); от 0,02 до 0,74 в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов были одного порядка (медиана – 0,47). Можно отметить некоторое отличие между вариантами по равномерности распределения. Максимальные значения индекса и медианы несколько выше в варианте с преобладанием биомассы макрофитов, что указывает на более выравненные плотности поселений амфипод в этом варианте сообщества по сравнению с вариантом, где биомасса мидий и макрофитов одного порядка. Возможно, это связано с большим разнообразием микроусловий среды обитания для формирования плотности поселений амфипод в случаях с преобладанием биомассы макрофитов.

С увеличением вклада мидий в общую биомассу перифитона преимущество в заселении получают немногие виды, такие как *J. marmorata* (ампитоидная жизненная форма трубкажилов), а доли численности других видов снижаются, что отражается на значениях индекса равномерности распределения. В случае с биомассой мидии и макрофитов одного порядка доля числа особей *J. marmorata* может составлять до 95% от суммарной плотности всех видов амфипод, что не наблюдается при преобладании

биомассы макрофитов. Подобное различие между вариантами данного перифитона, возможно, отражает недостаток убежищ для других видов амфипод кроме *J. marmorata* с возрастанием биомассы мидий, которое усиливается конкурентным исключением других видов из участков, плотно заселенных особями *J. marmorata*. Особи образуют скопления, где трубки расположены вплотную друг к другу, что исключает вселение других видов.

Второй важный момент отражен в графиках соответствия распределения значений индекса равномерности распределения параметрам нормального распределения в исследованной сообщества с мидией-эдификатором (рис. 64).

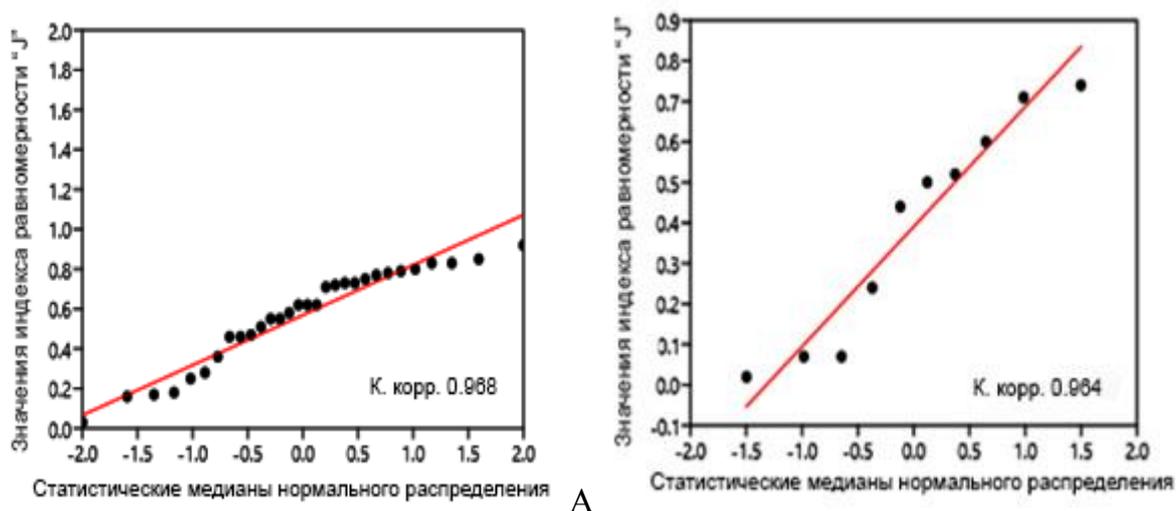


Рисунок 64 — Соответствие распределения значений индекса равномерности распределения « $J$ » нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором в перифитоне подвешенных в пелагиали субстратов. А – преобладает биомасса макрофитов; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности

Высокие значения коэффициента корреляции между значениями индекса равномерности распределения и параметрами нормального распределения указывают на важную роль одновременного влияния факторов и параметров среды в распределении равномерности плотностей между видами амфипод в данных вариантах сообщества с мидией-эдификатором в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций.

При сравнении диапазонов индекса полидоминантности в соответствующих вариантах берегового и подвешенного в пелагиали перифитона выявлены большие возможности среды обитания для амфипод на перифитоне береговых субстратов. Так, в варианте сообщества с мидией-эдификатором при преобладании биомассы макрофитов на перифитоне береговых субстратов индекс полидоминантности достиг значения 7,63; тогда как в этом же варианте перифитона морских ферм максимальное значения индекса составило 5,19. В варианте этой же сообщества с биомассой мидии и макрофитов одного порядка в перифитоне береговых субстратов наибольшее значение индекса полидоминантности было 6,87; а в перифитоне мидийных ферм – 5,07. Причина больших значений индекса, а соответственно и видового разнообразия в перифитоне береговых субстратов, по-видимому в большем разнообразии конфигурации самого субстрата, особенно скал, по сравнению с однообразными элементами морских ферм. Большее разнообразие конфигурации перифитона обеспечивает соответственно большее разнообразие микроусловий для амфипод, что увеличивает число видов и их разнообразие.

Равномерность распределения плотности. В соответствие со значением индекса «J» в перифитоне морских ферм чаще и более выражена неравномерность (явное преобладание одного или немногих видов) отсутствующая в перифитоне береговых субстратов. Так, в варианте с преобладанием биомассы макрофитов береговых субстратов наименьшим значением индекса «J» было 0,17, тогда как в перифитоне морских ферм в том же варианте наименьшим значением было 0,03. Еще больше разница оказалась в варианте, где биомасса мидий и макрофитов была одного порядка. Для перифитона береговых субстратов наименьшее значение оказалось 0,27; тогда как для соответствующего варианта перифитона морских ферм, наименьшим было значение 0,02, а до наименьшего значения береговых субстратов отмечено еще три площадки на морских фермах со значениями, меньше 0,27. Причина различия между береговыми субстратами и конструкциями мидийных ферм в специфичности и, возможно, большем однообразии условий среды обитания на фермах, дающих преимущества отдельным видам, например *J. marmorata*, достигающему на конструкциях ферм плотности более 100000 экз·м<sup>-2</sup> проекционной поверхности субстрата, что на 2 порядка превышает остальные виды амфипод.

Встречаемость. Сообщество с мидией-эдификатором. Для перифитона береговых субстратов распределение встречаемости всех зарегистрированных видов амфипод представлено на рис 65.

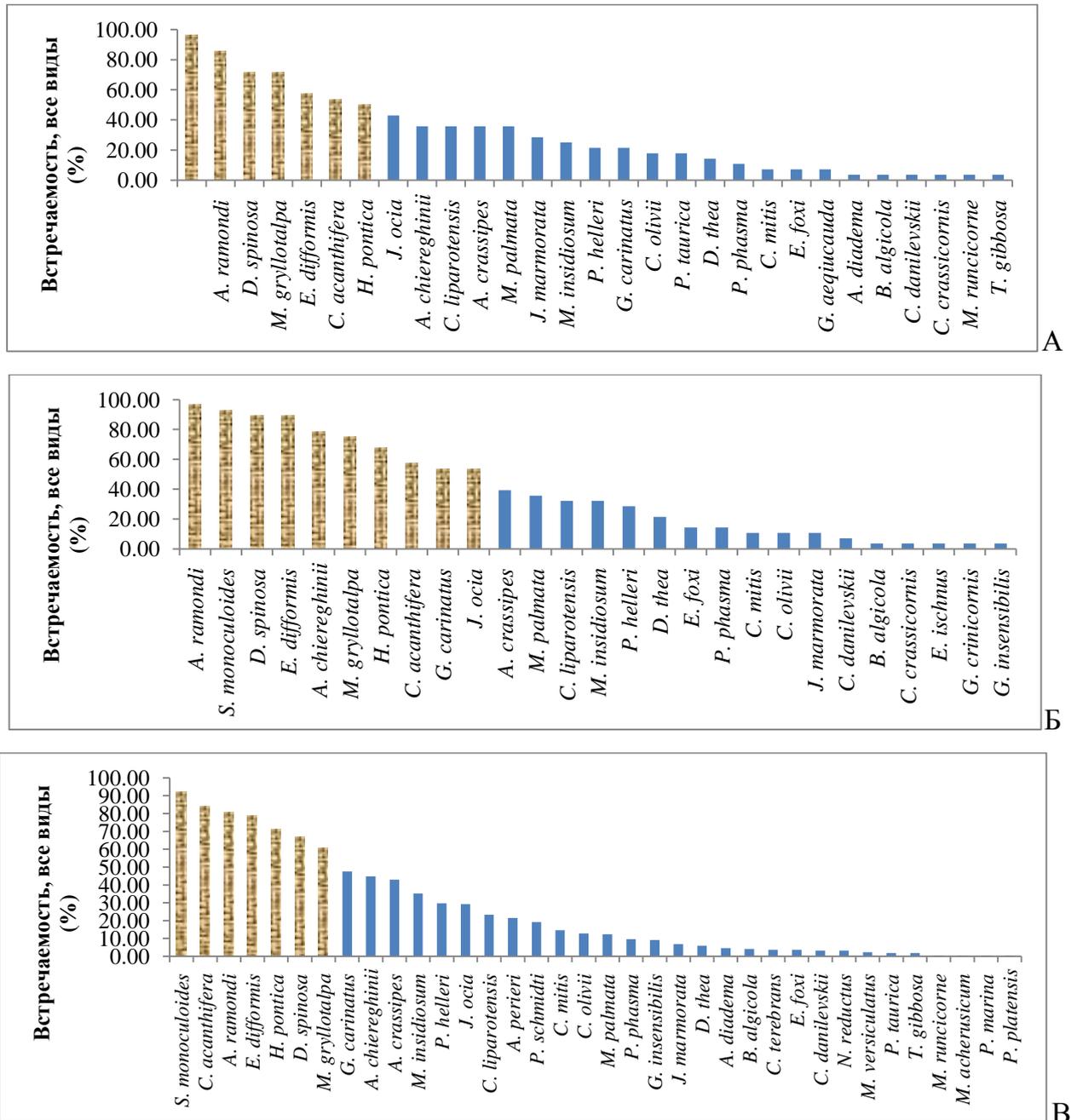


Рисунок 65 — Встречаемость (в %) всех зарегистрированных видов амфипод в сообществе с мидией-эдификатором для перифитона береговых субстратов. Виды, встречаемость которых выше 50% выделены отдельно. А – преобладание биомассы мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладание биомассы макрофитов

Для перифитона береговых субстратов отмечено сходное число видов выше 50% встречаемости при всех трех вариантах сообщества с мидией-эдификатором. При преобладании биомассы мидии или макрофитов отмечено по 7 видов, при биомассе мидий и макрофитов одного порядка – 10 видов. Из них представители различных жизненных форм и капреллидной экоморфы на примере *C. acanthifera*. Из жизненных форм амфипод, выделенных в Черном море, более успешно заселили перифитон ампитоидная жизненная форма трубкажилов (*A. ramondi*, *M. gryllotalpa*, *E. difformis*); дексаминидная жизненная форма кривосинитов (*D. spinosa*); хиалидная жизненная форма кривосинитов (*H. pontica*) и стенотоидная жизненная форма кривосинитов (*S. monoculoides*). Все они отмечены в данной категории во всех трех вариантах сообщества. Подавляющее большинство их были отмечены ранее как типичные для макрофитов [30, 31, 133]. Виды *A. chiereghinii* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов) и *J. ocia* (ампитоидная жизненная форма трубкажилов) отмечены в категории встречаемости выше 50% только в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка. Успех вышеуказанных видов в освоении перифитона береговых субстратов тесно связан в том числе и с функциональной морфологией. Ни один из видов монокорофиидной жизненной формы трубкажилов, гаммаридной и лизианассидной жизненных форм кривосинитов, а также бианколинидной жизненной формы перфораторов не отмечены с встречаемостью выше 50%, что свидетельствует о наличии определенных препятствий в заселении перифитона этими жизненными формами.

Для ряда видов – это особенности придатков, участвующих в добыче пищи и спектре пригодной пищи. Так, среди только представители ампитоидной жизненной формы имеют более 50% встречаемости. Причина успеха в более широком спектре потребления пищи и использовании других придатков для ее сбора. Виды ампитоидной жизненной формы трубкажилов используют для сбора пищи преимущественно гнатоподы и потребляют не только детрит, но и макрофиты и диатомовые водоросли (*A. ramondi*, *M. gryllotalpa*, *E. difformis*, *J. ocia*) [30]. Ни один из видов монокорофиидной жизненной формы (виды родов *Monocorophium* – *M. acherusicum*, *M. insidiosum*; *Medicorophium* – *M. runcicorne*) не достиг встречаемости 50%. Эти виды являются

детритофагами и используют для добычи пищи вторую пару антенн и ловчий аппарат гнатопод, не собирающий, а фильтрующий пищу из воды. Такой способ добычи пищи эффективен при наличии значительного количества детрита и взвеси, что в перифитоне не всегда обеспечивается. Вероятно, большая ограниченность в пищевом спектре и особенности сбора пищи оказались менее эффективными для трубкожилов монокорофидной жизненной формы в данной среде обитания.

Среди кривосинитов не все жизненные формы одинаково достигли встречаемости выше 50%. Успешное заселение перифитона видами *S. monoculoides* (стенотоидная жизненная форма кривосинитов) и *H. pontica* (хиалидная жизненная форма кривосинитов) отчасти связано с успешной максировкой в этой среде обитания (тело либо почти прозрачно, либо мимикрически раскрашено), кроме того у них небольшие размеры. *D. spinosa*, *A. chiereghinii* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов) имеют преимущество в виде зубцов на спине (защита от хищников) и скрытность. *S. acanthifera* (капреллидная экоморфа кривосинитов) имеет преимущество за счет максимальной мимикрии, когда не только окраска тела, но и его морфология максимально подражает фрагментам макрофитов. Виды этой экоморфы малоподвижны и держатся, как правило, между талломами макрофитов или гидроидных полипов.

Из всех выделенных в Черном и Азовском морях групп амфипод (трубкожила, кривосиниты, перфораторы, комменсалы, мезопсаммофилы) только кривосиниты представлены в перифитоне с мидией-эдификатором в категории выше 50% встречаемости. Однако и жизненные формы кривосинитов с учетом числа видов, которые относятся к этим жизненным формам в общем для Черного моря по эффективности освоения перифитона разные. Дексаминидная жизненная форма включает четыре вида: *D. spinosa*, *D. thea*, *T. gibbosa*, *A. chiereghinii*. Половина из них (*D. spinosa*, *A. chiereghinii*) попали в категорию с встречаемостью выше 50%. Из 9 видов хиалидной жизненной формы в категорию встречаемости выше 50% попал только один вид (*H. pontica*). Из 2-х видов стенотоидной жизненной формы в эту категорию попал один (*S. monoculoides*). Из 7 видов капреллидной экоморфы только один вид – *S. acanthifera* преодолел встречаемость выше 50% (14% от всего списка).

Низкие значения относительного числа видов экоморфы и некоторых жизненных форм, преодолевших 50% встречаемость, свидетельствуют о влиянии различных

факторов и параметров на встречаемость. Отчасти это можно проследить при анализе видов, не достигших 10% встречаемости.

Два вида трубкажилов, чья встречаемость оказалась ниже 10%, относятся к монокорофиидной жизненной форме (*M. runcicorne*, *M. acherusicum*). Возможные причины их малой встречаемости описаны выше при анализе видов монокорофиидной жизненной формы трубкажилов. Два вида трубкажилов со встречаемостью ниже 10% относятся к ампитоидной жизненной форме (*C. crassicornis*, *M. versiculatus*). К этой же категории относится представитель ампелисцидной жизненной формы трубкажилов – *A. diadema*. Все они имеют специфические требования к среде обитания, либо малочисленны. Вид *C. crassicornis* встречается среди макрофитов, но нигде не образует скоплений [31]. В наших исследованиях вид был малочисленным и встречался преимущественно в бухте Ласпи (Южный Берег Крыма). *A. diadema* – типичный обитатель илов и песков [31], что не характерно для перифитона. *M. versiculatus* обычно заселяет песчаные с ракушкой и наилком грунты на глубине более 10 м [30, 31]. В наших исследованиях встречался редко.

Для дексаминидной жизненной формы кривосинитов в категорию встречаемости ниже 10% во всех трех вариантах сообщества попал *T. gibbosa*. Данный вид узкоспециализирован к обитанию среди губок (комменсализм), которые в свою очередь мало представлены в перифитоне Черного моря, что, вероятно, ограничивает распространение вышеуказанного вида. В одном из вариантов сообщества с преобладанием биомассы макрофитов в категорию ниже 10% встречаемости попал вид *D. thea*. Этот вид обнаружен недавно и его распространение ограничено преимущественно бухтой Ласпи. В других местах он встречался единично. Вполне вероятно, что вид является недавним вселенцем и еще не освоил перифитон побережья Крыма.

Для кривосинитов, относящихся к хиалидной жизненной форме, в категорию с встречаемостью ниже 10% попал *P. taurica*; к талитридной – *P. platensis*, к лизианассидной – *N. goesi reductus*. Все представители перфораторов попали в категорию ниже 10% встречаемости (*B. algalicola*, *C. terebrans*). Все вышеуказанные виды имеют специфику в требованиях к среде обитания. *P. platensis* – наземный вид талитридной жизненной формы, заселяющий скопления выброшенных морем

макрофитов в зоне супралиторали и его появление в перифитоне случайно. *P. taurica* описан как новый вид для науки относительно недавно и обнаружен узколокально в районе Карадага, бухты Ласпи и мыса Мартьян. Виды *B. algicola* и *C. terebrans* (бианколинидная жизненная форма перфораторов) очень узко приспособлены к среде обитания. *B. algicola* перфорирует стебли бурых макрофитов видов *Gongolaria barbata* (Stackh.) Kuntze и *Ericaria crinita* (Duby) Molinari et Guiry и его распространение ограничено этими макрофитами, которые в свою очередь в перифитоне встречаются нерегулярно. *C. terebrans* обитает исключительно в древесине и его распространение ограничено теми элементами субстрата, которые содержат древесину. Наконец, вид *N. goesi reductus* – редкий и малоизученный вид лизианассидной жизненной формы во всех биотопах, где он был обнаружен [31].

Для кривосинитов, относящихся к гаммаридной жизненной форме, в категорию с встречаемостью ниже 10% попали большинство видов не понто-каспийского комплекса (75% от всего списка): *C. olivii*, *G. insensibilis*, *E. foxi*, *G. aequicauda*, *G. crinicornis*, *E. ischnus*. Почти все они массовые обитатели различных рыхлых грунтов от зоны заплеска галечно-песчаных и каменистых пляжей (*C. olivii*, *E. foxi*, *E. ischnus*), до различных рыхлых грунтов бентоса в сочетании с макрофитами и детритом на дне (*G. insensibilis*, *G. aequicauda*, *G. crinicornis*). *G. crinicornis* малочисленен и не очень широко распространен в прибрежье Крыма [31]. Среда обитания большинства этих видов – интерстациональ между частицами грунта или область под камнями, к чему успешно приспособлено их тело (уплощенное с боков, третьи уropоды в виде «рулей» для быстрого маневрирования между частицами) и перифитон как среда не очень хорошо подходит этим видам. В результате их встречаемость снижается.

Все виды капреллидной экоморфы приурочены либо к макрофитам, либо к гидроидным полипам. Из 7 видов данной экоморфы, 4 вида: *C. mitis*, *C. danilevskii*, *P. phasma*, *P. marina* имели встречаемость ниже 10%. Практически все они имеют специфические требования к среде обитания. *P. marina* почти исключительно заселяет биотопы глубже 20 м [31] и в зоне перифитона оказывается редко. *P. phasma* предпочитает заросли гидроидных полипов [31], которые в перифитоне редко достигают значительной биомассы (почти исключительно на коллекторах морских ферм). *C. mitis* и *C. danilevskii* предпочитают заросли бурых макрофитов родов *E. crinita*, *G. barbata* и

распространение этих видов амфипод ограничено данными видами макрофитов, которые в свою очередь в перифитоне встречаются нерегулярно.

Средние значения встречаемости для трех вариантов в сообщества с мидией-эдификатором оказались невысокими. При преобладании биомассы мидий средние значения составили  $(30,00 \pm 4,93)$  %, для варианта с преобладанием биомассы макрофитов –  $(25,81 \pm 4,30)$  %, для варианта с биомассой мидии и макрофитов одного порядка –  $(38,10 \pm 6,21)$  %. Значения близки и статистически достоверно не отличаются друг от друга. Небольшие величины средних значений встречаемости для всех трех вариантов сообщества свидетельствуют об избирательности амфипод, в целом как группы, по ряду причин, среди которых возможность скрыться от хищников и наличие пригодной пищи. Возможна также межвидовая конкуренция за конкретные местообитания.

*Сообщество с митилястером-эдификатором.* Иная ситуация складывается с распределением встречаемости в случае с митилястером-эдификатором (рис. 66).

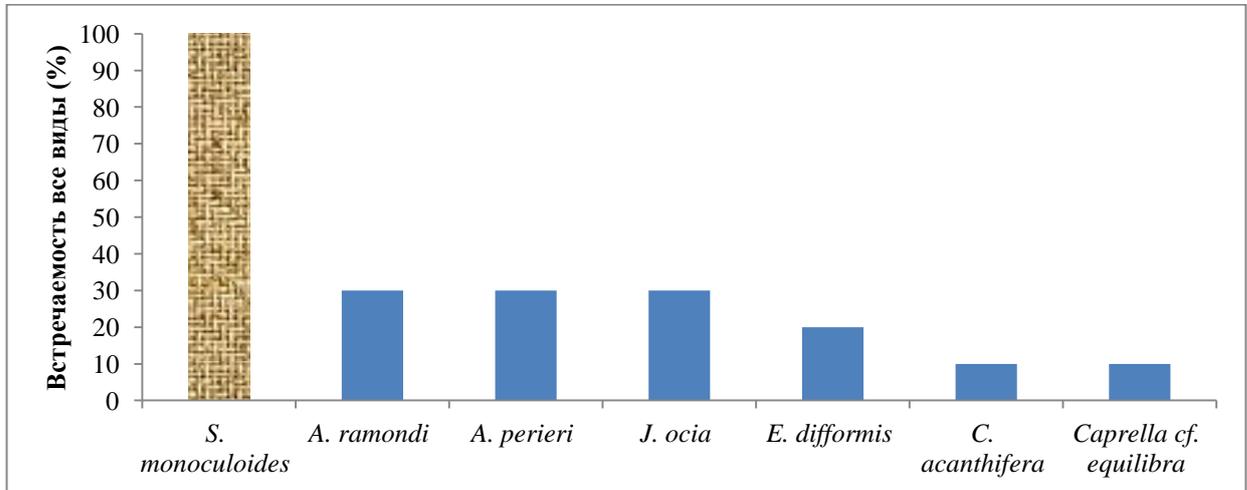


Рисунок 66 — Встречаемость амфипод для перифитона береговых твердых субстратов в сообществе с митилястером-эдификатором. Единственный вид со встречаемостью 50% (*S. monoculoides*) отмечен узором

*S. monoculoides* (стенотоидная жизненная форма кривосинитов) – единственный вид, встречаемость которого превысила 50% в этой сообщества. Особи этого вида мелкие (до 3 мм), почти прозрачные с мелкими пятнами, обладают компактным телом,

что позволяет им укрыться даже в небольших углублениях. По питанию данный вид, как и большинство видов амфипод в перифитоне, – полифаг [30]. Встречаемость всех остальных видов ниже 50%. В данной сообщество преимуществ получили трубкожилы ампитоидной жизненной формы (*A. ramondi*, *J. ocia*, *E. difformis*), а также кривосинитов хиалидной жизненной формы (*A. perieri*) и капреллидной экоморфы (*C. acanthifera*, *C. cf. equilibra*). Представители дексаминидной и гаммаридной жизненных форм кривосинитов отсутствовали совсем. Вероятно, их защита от хищников в данной сообщество эффективно не работает, несмотря на наличие шипов на спине (дексаминида жизненная форма) и способность быстро плавать и маневрировать (гаммаридная жизненная форма). Особи гаммаридной жизненной формы слишком крупны, чтобы успешно прятаться среди митилястеров, а для особей дексаминидной жизненной формы недостаточно пищи, поскольку, например для *D. spinosa*, нужны преимущественно макрофиты [30], которые отсутствовали в данной сообщество.

При всем отличии сообществ с митилястером-эдификатором от таковой с мидией-эдификатором, значения средней встречаемости обеих сообществ близки. Средняя встречаемость всех амфипод в сообщество с митилястером-эдификатором –  $(32,86 \pm 11,68) \%$ , что неотличимо от величин в сообщество с мидией-эдификатором. Подобное постоянство средней встречаемости в разных сообществох свидетельствует в целом о стабильности структуры перифитона (набора вариантов конфигурации, наличие пищи) для амфипод, которые смогли там выжить, и о возможных механизмах межвидовых взаимодействий, регулирующих в целом встречаемость.

*Перифитон подвешенных в пелагиали конструкций.* Сообщество с митилястером-эдификатором в данном случае не была обнаружена. Во всех фрагментах либо присутствовали мидии, либо макрофиты, либо и мидии и макрофиты. Отмечена только сообщество с мидией-эдификатором. Для перифитона конструкций, подвешенных в пелагиали на расстоянии от берега, распределение встречаемости представлено на рис. 67. Следует отметить, что вариант преобладания биомассы мидий в пробах встречался мало (4 пробы), поэтому рассмотрим два варианта: преобладание биомассы макрофитов, или биомасса мидий и макрофитов одного порядка.

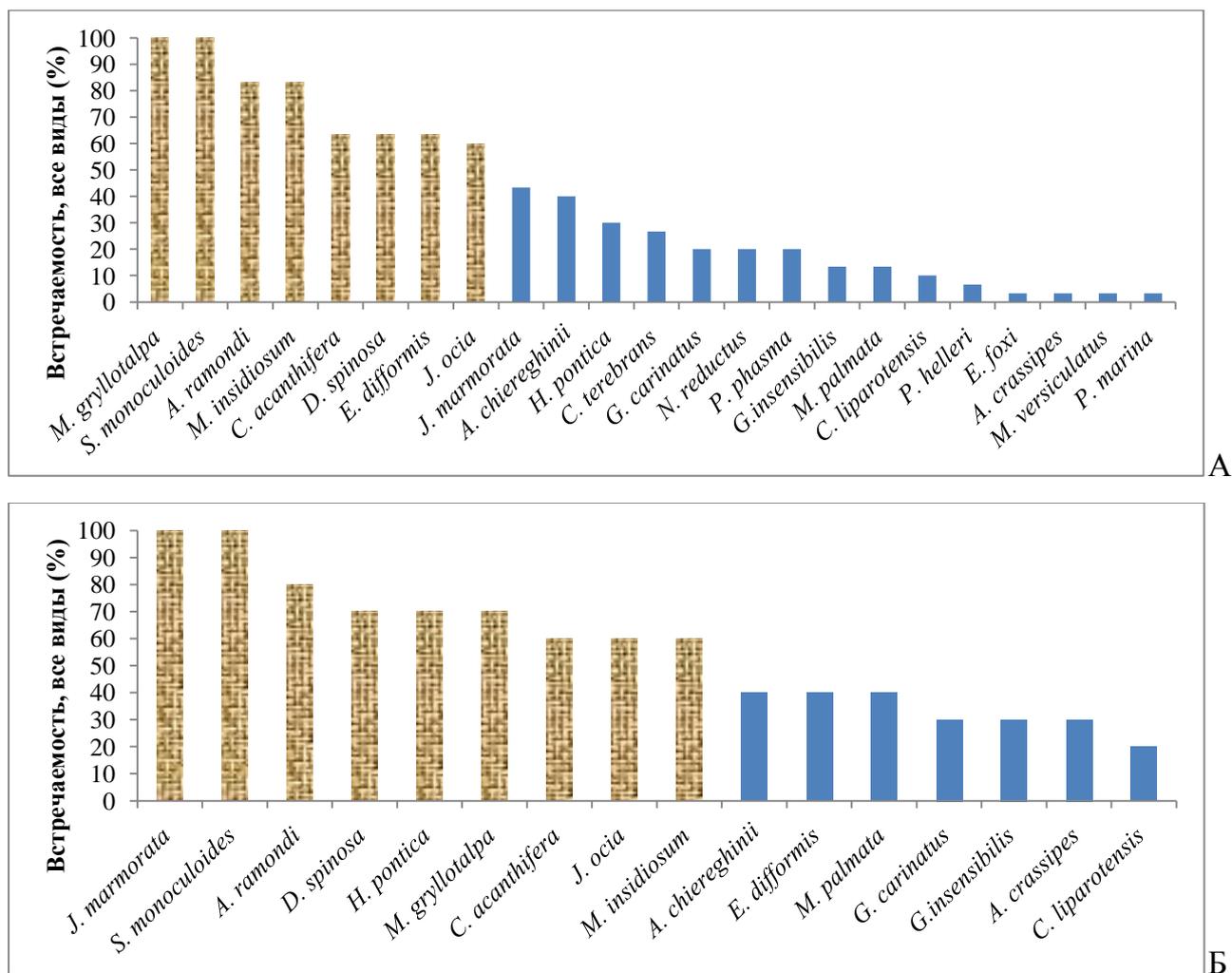


Рисунок 67 — Встречаемость амфипод в сообщества с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. Отдельно обозначены виды, встречаемость которых выше 50%. А – преобладание биомассы макрофитов; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка

При преобладании в перифитоне биомассы макрофитов, в категории выше 50% встречаемости отмечено 8 видов амфипод, относящихся к капреллидной экоморфе и различным жизненным формам. Виды обеих жизненных форм трубкажилов (монокорофиидная и ампитоидная) встречены в данной категории. Монокорофиидная жизненная форма представлена видом *M. insidiosum* (33% от всех видов этой жизненной формы без учета понто-каспийского рода *Chelicorophium* и представителей некоторых видов других родов, ограниченных эстуариями рек и распресненными лиманами), а ампитоидная – видами *M. gryllotalpa*, *A. ramondi*, *E. difformis*, *J. ocia* (33% от всех видов этой жизненной формы). Таким образом, обе жизненные формы в равной степени

оказались представлены в категории встречаемости выше 50%. Вероятно, наряду с макрофитами и диатомовыми водорослями, как обычной пищи представителей ампитоидной жизненной формы трубочкилов, оказалось достаточно детрита для питания особей *M. insidiosum* – представителей монокорофиидной жизненной формы.

Две жизненные формы (дексаминидная и стенотоидная) кривосинитов отмечены в категории встречаемости выше 50%. Особи гаммаридной жизненной формы активные пловцы с относительно крупными размерами. Эта форма отсутствовала в данной категории. Дексаминидная жизненная форма представлена видом *D. spinosa* (10% от всех видов этой жизненной формы). Стенотоидная жизненная форма кривосинитов представлена видом *S. monoculoides* (50% от всех видов этой жизненной формы). Капреллидная экоморфа представлена видом *C. acanthifera* (13% от всех видов данной экоморфы). В условиях такого перифитона преимущество получили, прежде всего, мимикрия и возможность укрыться в трубках от выедания хищниками, относительно небольшие размеры тела, компактность тела или, наоборот, предельное сходство с фрагментами макрофитов или гидроидных полипов, а также наличие шипов на спине, затрудняющих выедание хищниками. Активное плавание и относительно крупные размеры тела оказались менее эффективными в выживании в данном варианте перифитона.

Малая эффективность приспособлений гаммаридной жизненной формы кривосинитов в этом перифитоне (развитые третьи уropоды, играющие роль «рулей» при плавании, относительно крупные размеры тела) подтверждается при анализе категории встречаемости ниже 10%. Именно в эту категорию попал представитель гаммаридной жизненной формы *E. foxi*, чья обычная среда обитания – зона заплеска галечно-песчаных пляжей. Кроме вышеуказанного вида, в данной категории отмечены еще 4 вида. Все они со специфическими требованиями. Два вида – представители ампитоидной жизненной формы трубочкилов: *P. helleri* и *M. versiculatus*. Оба вида ограничены определенными условиями: *P. helleri* заселяет преимущественно заросли бурых макрофитов родов *E. crinita* и *G. barbata*. Но в перифитоне морских ферм эти виды макрофитов практически отсутствуют. *M. versiculatus* характерен на рыхлых грунтах, преимущественно гальки с ракушей и наилком [31], т.е. в условиях, практически отсутствующих в перифитоне.

Один вид *A. crassipes* представляет хиалидную жизненную форму в этой категории (до 10% встречаемости) и его ограничение связано с обитанием преимущественно в макрофитах перифитона береговых субстратов. На расстоянии от берега в подвешенном состоянии субстрата данный вид не смог распространиться в таком варианте перифитона. Возможно, недостаток привычной пищи ограничили заселение субстрата этим видом. Один вид капреллидной экоморфы *P. marina* отмечен в категории встречаемости ниже 10%. Данный вид обычно обитает глубже 20 м на дне [30, 31], а носители морских ферм ограничены глубиной 10 м и подвешены на расстоянии от дна, что затрудняет заселение этим видом перифитона. Ограничение данного вида глубиной обычно выше 20 м, возможно, связано с особенностями его морфологии. Длинные тонкие ноги всех пар переопод, частично отсутствующие у других родов данной экоморфы в Чёрном море, могут затруднять передвижение особей в случае высокой волновой активности, и ударного воздействия волн, которая глубже 20 м практически отсутствует.

В сообществе с мидией-эдификатором в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка отмечено 9 видов амфипод с 50% встречаемостью и выше (более 50% всего списка) капреллидной экоморфы и ряда жизненных форм. В данной категории отмечены монокорофиидная и ампитоидная жизненные формы трубкожилков. Монокорофиидная жизненная форма представлена видом *M. insidiosum* (33% от всех видов этой жизненной формы без учета понто-каспийского рода *Chelicorophium* и представителей некоторых видов других родов, ограниченных эстуариями рек и распресненными лиманами), а ампитоидная – видами *J. marmorata*, *A. ramondi*, *M. gryllotalpa*, *J. ocia* (20% от всех видов данной жизненной формы). Ситуация и причины сходны с той, что описаны для варианта перифитона подвешенных в пелагиали конструкций с преобладанием биомассы макрофитов.

Три жизненных формы кривосинитов в категории встречаемости 50% и выше отмечены в данном варианте сообщества с мидией-эдификатором. Дексаминидная жизненная форма представлена видом *D. spinosa*; стенотоидная – видом *S. monoculoides* и хиалидная – *H. pontica*. Капреллидная экоморфа представлена видом *C. acanthifera*. Полностью, как и в варианте с преобладанием биомассы макрофитов, в этой категории отсутствовала гаммаридная жизненная форма активных пловцов с относительно

крупным телом. Почти все виды жизненных форм и экоморфа в данной категории (50% встречаемости и выше) те же, что и в варианте с преобладанием биомассы макрофитов, что указывает на отсутствие принципиальных различий для вышеуказанных видов в двух вариантах сообщества. Вид *H. pontica* (хиалидная жизненная форма кривосинитов) отсутствовал в категории встречаемости 50% и выше при преобладании биомассы макрофитов, и его встречаемость в том варианте была средней (30% встречаемости). Вероятно, в сочетании биомассы мидий и макрофитов одного порядка для вида *H. pontica* больше возможности спрятаться от хищников, что способствует более интенсивному заселению перифитона.

Количество проб (10) не позволяет проанализировать в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка категории меньше 10% встречаемости.

Значения средней встречаемости в данной сообщества с мидией-эдификатором в случае подвешенных в пелагиали конструкций различаются между вариантами. При преобладании биомассы макрофитов, средняя встречаемость очень сходна с тем же вариантом береговых субстратов:  $(28,67 \pm 7,11)\%$  для подвешенных в пелагиали конструкций;  $(25,81 \pm 4,30)\%$  для береговых субстратов. Однако, при биомассе мидии и макрофитов одного порядка, в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций средняя встречаемость составила  $(56,25 \pm 6,18)\%$ , тогда как в этом же варианте береговых субстратов она была значимо ниже с учетом ошибки средней –  $(38,10 \pm 6,21)\%$ . Разница, казалось бы, очевидна. Но, сравнивая списки видов в обоих случаях, следует отметить, что в береговых субстратах список видов значительно больше такового подвешенных в пелагиали элементах фермы. Процедура выделения видов, общих в обоих случаях, и последующий расчет средней встречаемости, а также учет ее ошибки только по ним, показал практически идентичные значения:  $(56,25 \pm 6,18)\%$  для перифитона с биомассой мидии и макрофитов одного порядка в пелагиали и  $(56,70 \pm 7,09)\%$  для береговых субстратов в том же варианте. В целом, в данном варианте и данной сообщества разница оказалась в пользу береговых субстратов, где ряд видов, отсутствующих в перифитоне элементов мидийных ферм, дополнительно заселил перифитон береговых субстратов.

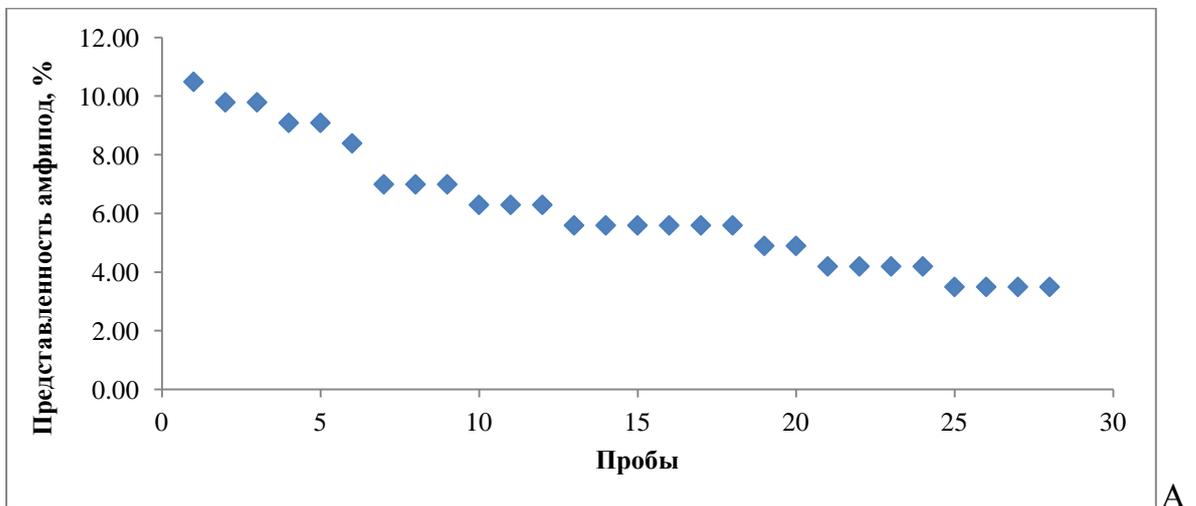
Следует отметить одно различие между перифитоном береговых субстратов и перифитоном элементов мидийных ферм. В перифитоне береговых субстратов в категории встречаемости 50% и выше отсутствует монокорофидная жизненная форма

трубкожилов, тогда как в перифитоне элементов мидийных ферм эта жизненная форма представлена видом *M. insidiosum*. Вероятно, условия в перифитоне береговых субстратов не обеспечивают достаточно большого количества детрита для питания этого детритофага и фильтратора, тогда как в перифитоне элементов мидийных ферм такие условия имеются.

*Представленность амфипод в перифитоне.* Сравнить число обнаруженных видов в пробах более надежно с числом видов амфипод всего Чёрного и Азовского морей, поскольку такой полный список на уровне морей мало изменяется, тотального вселения видов не происходит, как и массового вымирания, а появление или исчезновение отдельных видов мало влияет на величину числа видов общего списка. Исходя из этого, проанализирована представленность для всех вариантов сообществ.

*Перифитон береговых субстратов.*

*Сообщество с мидией-эдификатором.* В сообществе отмечено следующее распределение представленности амфипод по отношению ко всему списку амфипод Чёрного и Азовского морей (рис. 68).



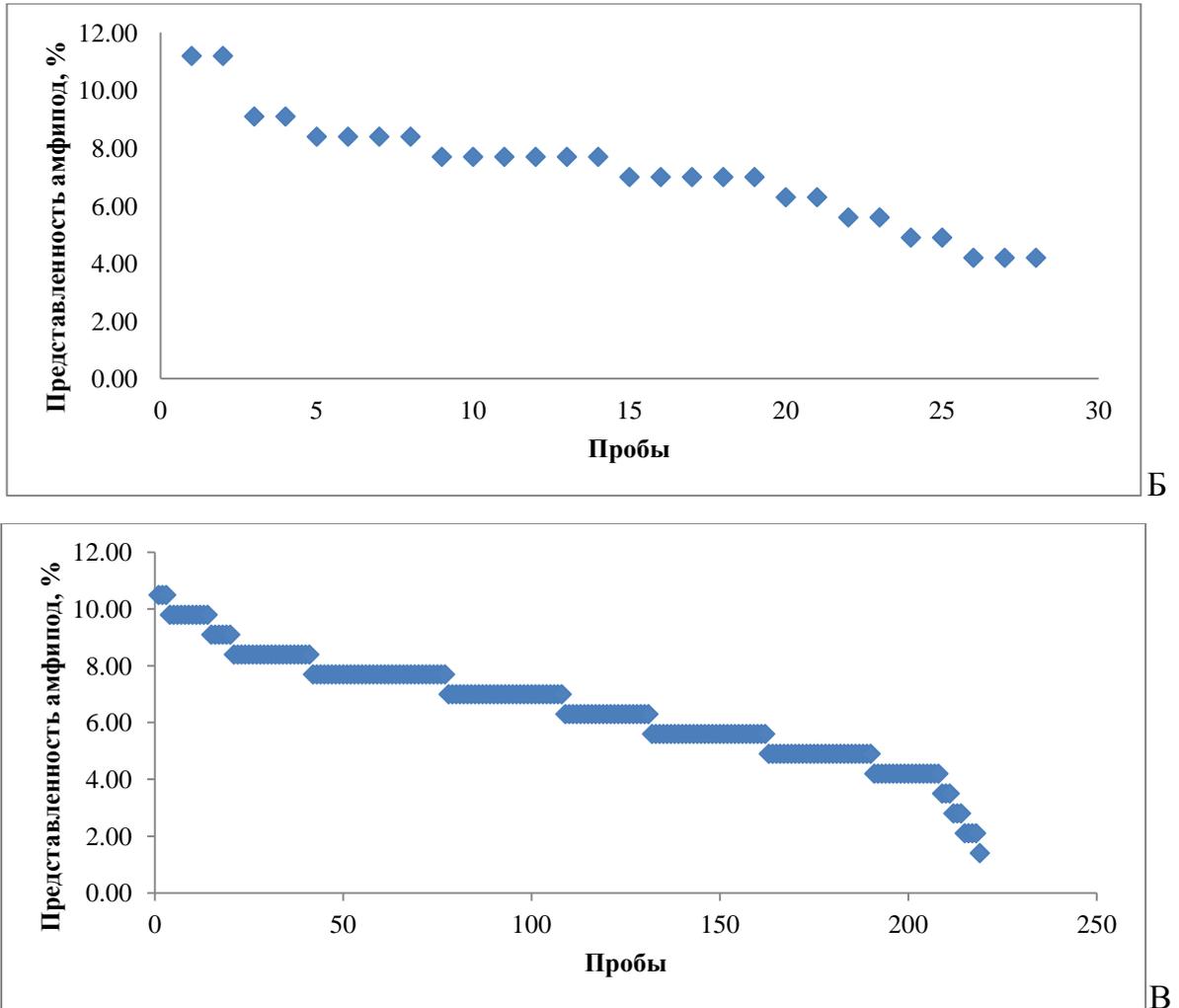


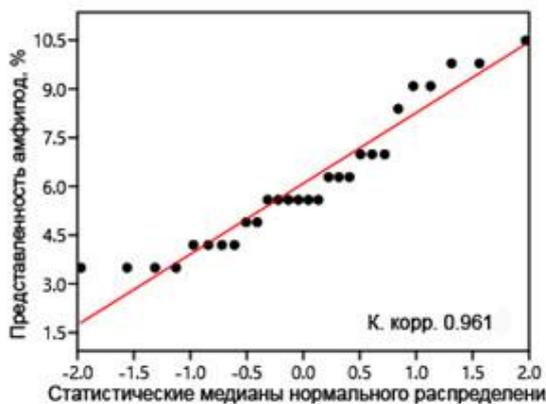
Рисунок 68 — Распределение значений представленности в пробах (% от всего списка амфипод Чёрного и Азовского морей, включающего 143 вида) в сообществе с мидией-эдификатором для перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

В сообществе с мидией-эдификатором во всех вариантах преобладают средние значения представленности (рис. 68). В варианте с преобладанием биомассы мидий это 5,5% от всего списка Чёрного и Азовского морей; в варианте с биомассой мидии и макрофитов – 6,99 и 7,69%; в варианте с преобладанием биомассы макрофитов – несколько значений, близких к середине шкалы (5,59; 6,99; 7,69). Среднее значение представленности  $\pm$  ошибка среднего при преобладании биомассы мидии составляет

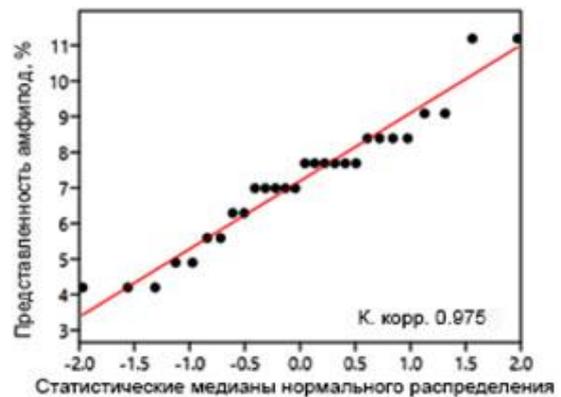
( $6,09 \pm 0,40$ )%; при преобладании биомассы макрофитов – ( $6,50 \pm 0,12$ )%; в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка – ( $7,19 \pm 0,35$ )%.

Относительно низкое значение ошибки среднего во всех трех вариантах свидетельствует как о стабильности этой величины, так и о некоторых ограничениях для вселения видов амфипод. Причин может быть несколько. Среди них, непригодность перифитона для видов амфипод, приспособленных к обитанию на рыхлых субстратах, илу или песке. Так, ни в одной исследованной пробе перифитона не были обнаружены представители семейств Atylidae (дексаминидная жизненная форма кривосинитов), Bathyporeiidae (батипорейдная жизненная форма кривосинитов), Behningiellidae (кардиофилидная жизненная форма комменсалов), Microtoporidae (ампитоидная жизненная форма трубкажилов), Oedicerotidae (эдицеротидная жизненная форма кривосинитов). Не исключено, что это связано как пищевым спектром, так и с потребностью прятаться от хищников, зарываясь, например, вглубь рыхлого субстрата (Bathyporeiidae), который отсутствует в перифитоне. Представители понто-каспийской фауны также отсутствовали в исследованном перифитоне. Само их присутствие возможно, но только в перифитоне тех участков моря, где имеется устойчивое распреснение (эстуарии крупных рек и распресненных лиманов).

Сравнение значений представленности с параметрами нормального распределения показало высокие коэффициенты корреляции между ними и близость эмпирических значений линии нормального распределения (рис. 69).



А



Б

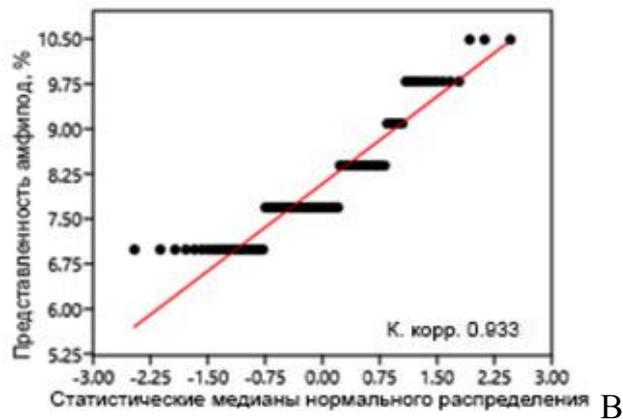


Рисунок 69 — Соответствие распределения значений представленности амфипод нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором в перифитоне береговых субстратов. А — преобладает биомасса мидии; Б — биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В — преобладает биомасса макрофитов; К. корр. — значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и величинами представленности

Большие значения коэффициента корреляции между вышеуказанными величинами отражают существенную роль одновременного воздействия факторов и параметров среды обитания в процессе формирования числа видов в перифитоне. Среди множества действующих факторов и параметров можно выделить хищничество рыб и крупных беспозвоночных, которые случайным образом могут выедать часть особей, что может в итоге повлиять на число видов.

*Сообщество с митилястером-эдификатором.* В сообществе с митилястером-эдификатором отмечено следующее распределение представленности амфипод по отношению ко всему списку амфипод Чёрного и Азовского морей (рис. 70).

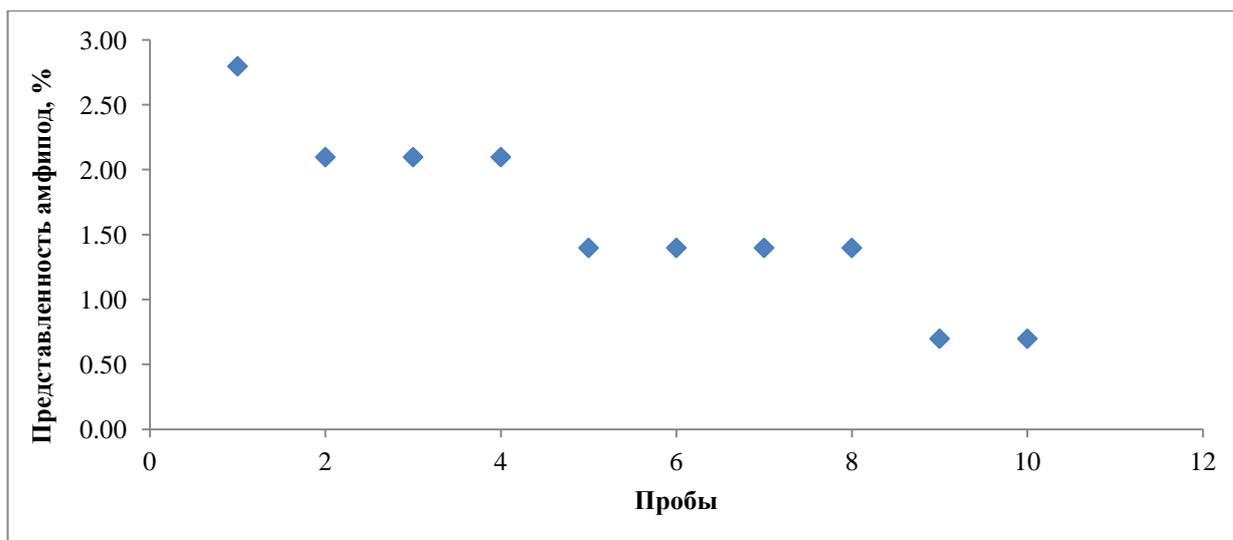


Рисунок 70 — Распределение значений представленности в пробах (% от всего списка видов амфипод Чёрного и Азовского морей) в сообществе с митилястером-эдификатором для перифитона береговых твердых субстратов

Вследствие малого числа проб выделить преобладающие значения представленности не представляется возможным. Можно только указать тенденцию возрастания числа значений к середине шкалы. При этом наибольшие значения представленности намного меньше, чем в сообществе с мидией эдификатором, что свидетельствует о бедности среды обитания для амфипод. Средняя представленность также значимо ниже ( $1,61 \pm 0,21$ )%, чем в сообществе с мидией-эдификатором. Причины обеднения видового состава и снижения показателя представленности описаны при анализе встречаемости. Основные причины – упрощение конфигурации сообщества, выпадение макрофитов, служащих пищей и убежищем ряда видов, суровая среда обитания (прибойная зона).

*Перифитон подвешенных в пелагиали конструкций.* Из анализируемых вариантов этого перифитона с мидией-эдификатором исключен вариант с преобладанием биомассы мидий по причине малого числа проб (4). Отсутствует также сообщество с митилястером-эдификатором. В сообществе с мидией-эдификатором отмечено следующее распределение представленности амфипод по отношению ко всему списку амфипод Чёрного и Азовского морей (рис. 71).

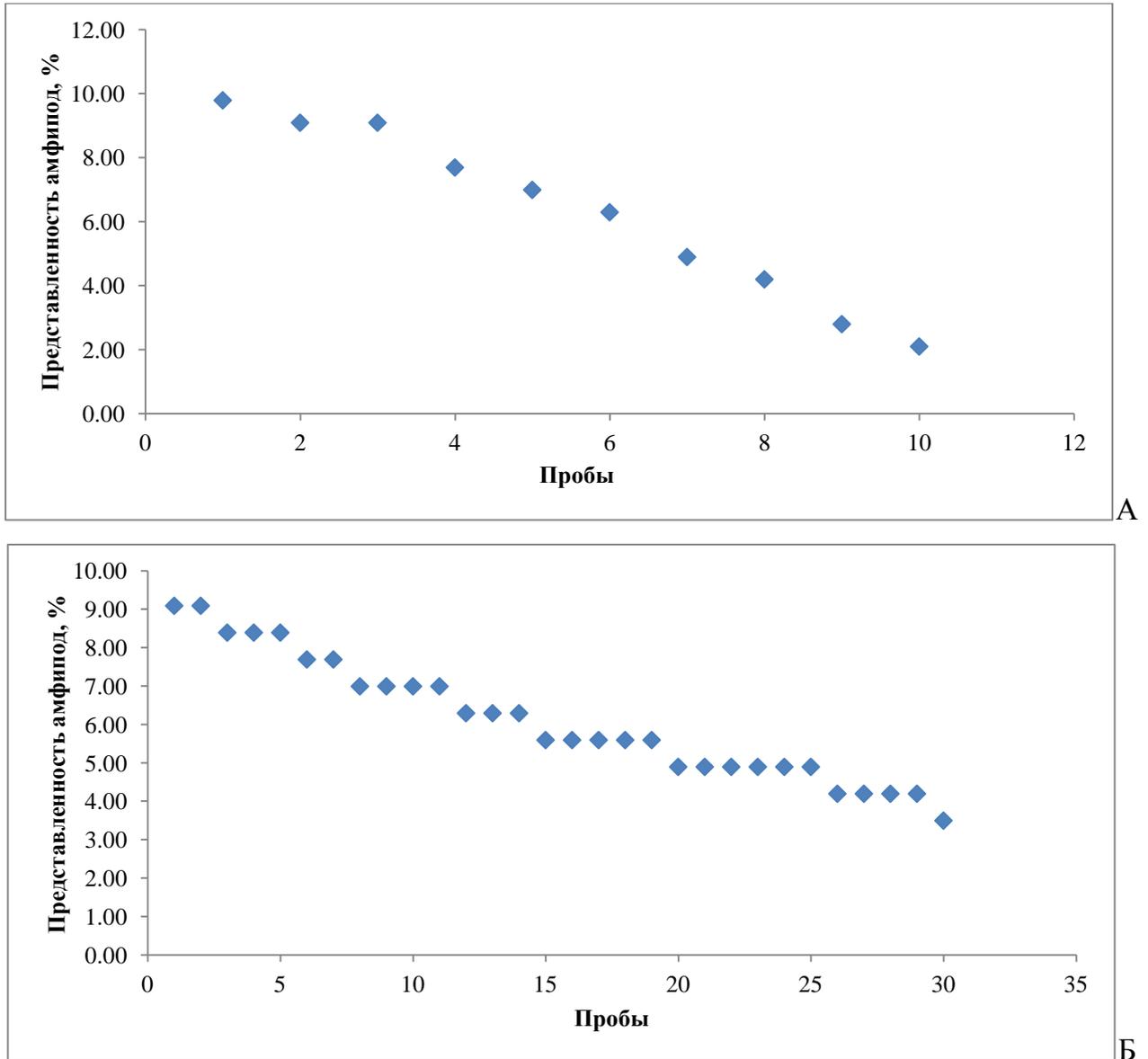


Рисунок 71 — Распределение значений представленности в пробах (% от всего списка амфипод Чёрного и Азовского морей) в сообществе с мидией-эдификатором для перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А – биомасса мидии и макрофитов одного порядка, Б – преобладает биомасса макрофитов

В варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка почти нет повторяющихся значений представленности, что указывает на отсутствие каких-либо типичных состояний перифитона с одной стороны, и на разнообразие условий в ряду исследованных фрагментов перифитона с другой. В варианте с преобладанием биомассы макрофитов явно выделяются величины представленности, повторяющиеся в нескольких пробах (4,90; 5,59). Эти варианты по значениям представленности ниже

среднего значения ( $6,29 \pm 0,86$ )% или входят в нижнюю часть диапазона ошибки среднего, что свидетельствует о большом числе участков в перифитоне с меньшим потенциалом для вселения амфипод, чем это возможно в среднем.

Среднее значение представленности для варианта с преобладанием биомассы макрофитов составило ( $6,11 \pm 0,29$ )%, а в варианте, когда биомасса макрофитов и мидий одного порядка – ( $6,29 \pm 0,86$ )%, что отражает отсутствие значимого различия между вариантами данной сообщества. Более того, эти величины значимо не отличаются от соответствующих вариантов перифитона береговых субстратов. Это отражает жесткие ограничения в возможностях вселения амфипод, несмотря на разное положение субстратов (береговое с контактом с дном и удаленное от берега в пелагиали без контакта с дном).

Сопоставление эмпирических значений представленности с параметрами нормального распределения дано на рис. 72.

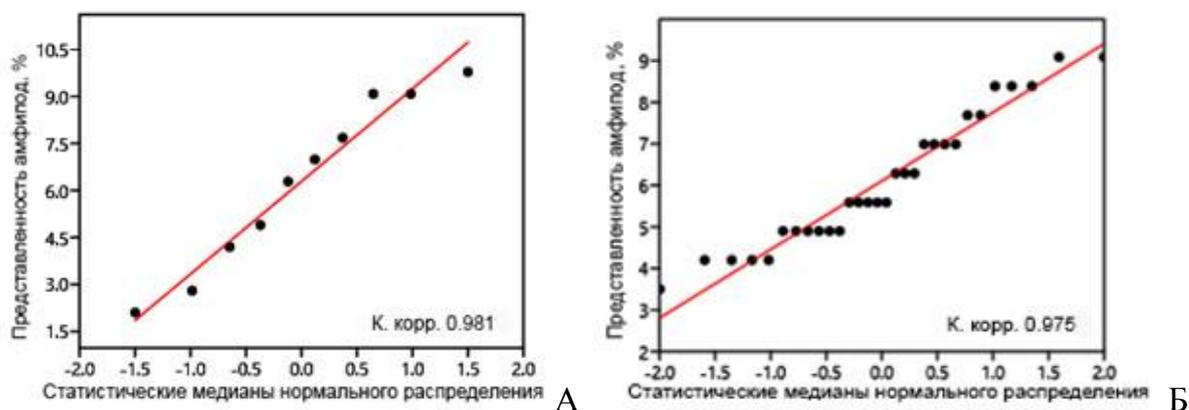


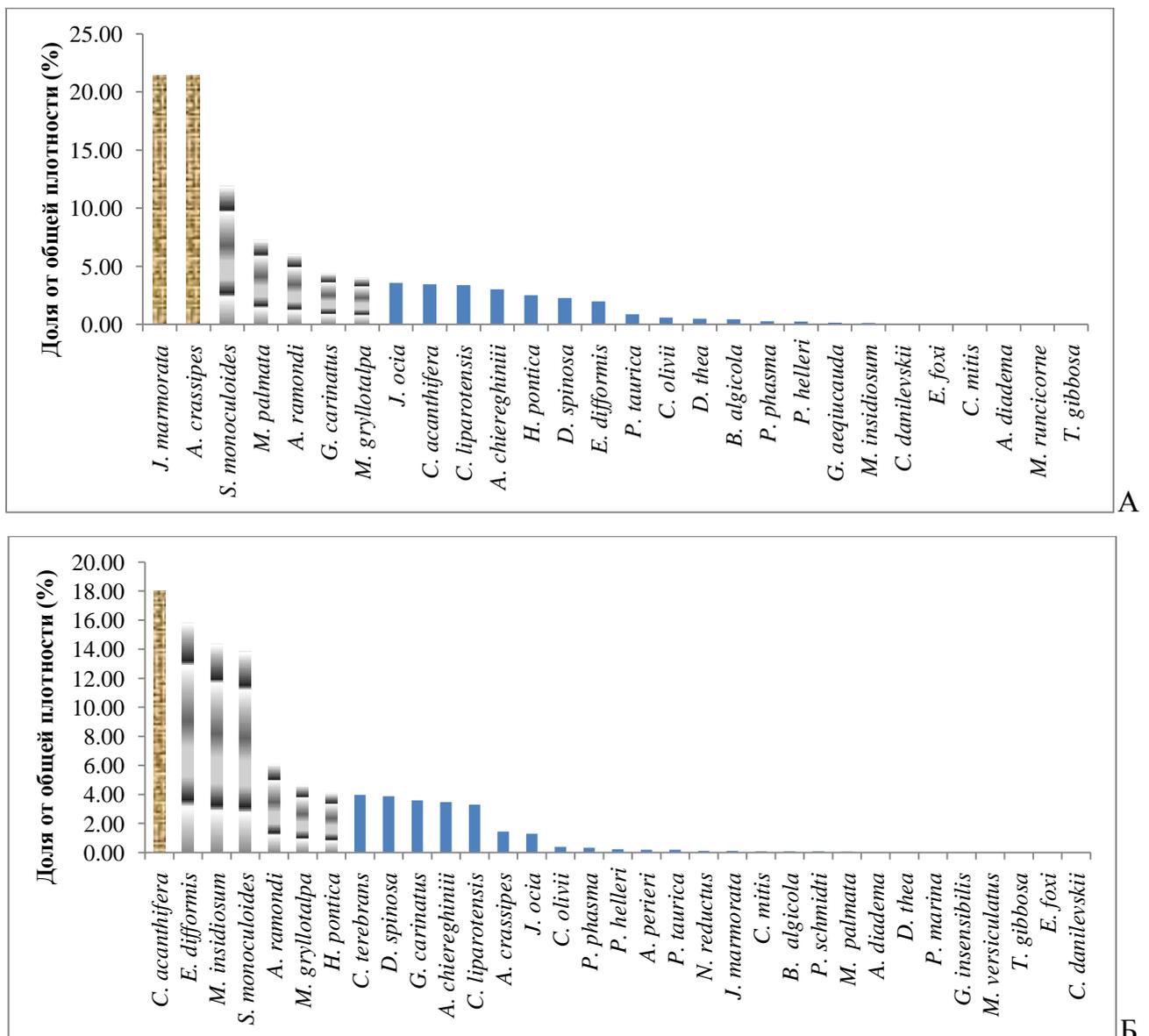
Рисунок 72 — Соответствие распределения значений представленности амфипод нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций. А – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Б – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и величинами представленности

Высокие значения коэффициентов корреляции между параметрами нормального распределения и значениями представленности отражают значительную роль

случайности как результата одновременного влияния факторов и параметров среды обитания в формировании числа видов на участках перифитона.

*Доли видов от общей плотности.* Анализ доли видов от общей плотности тесно связан с различными вариантами классификации этого показателя. Одна из них (шкала Любарского [122]) взята для анализа долей видов в общей плотности амфипод, которая формируется в перифитоне.

*Перифитон береговых твердых субстратов.* Соотношение долей плотности видов амфипод от их общей плотности, в трех вариантах сообщества мидии представлено на рис. 73.



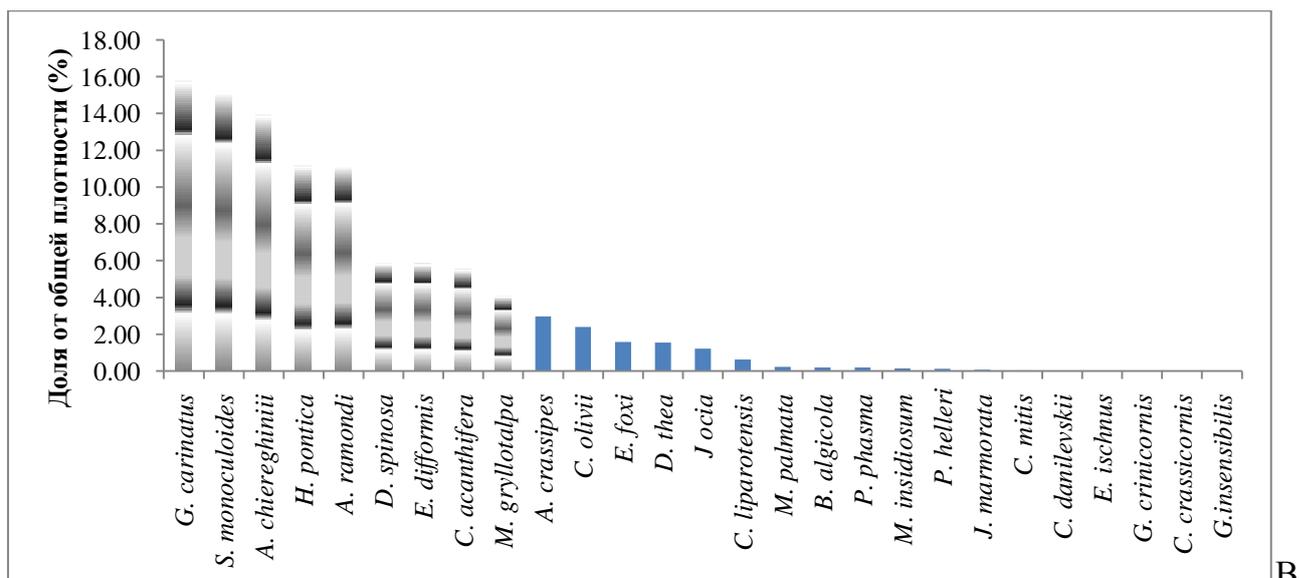


Рисунок 73 — Распределение долей плотности видов амфипод от общей плотности (в %) в сообществе с мидией-эдификатором для перифитона береговых субстратов. Отдельно окрашены столбики, обозначающие виды субдоминанты (выше 16%), виды второстепенные (выше 4%) и виды малозначимые; А – преобладает суммарная биомасса мидии; Б – преобладает суммарная биомасса макрофитов; В – суммарная биомасса мидии и макрофитов одного порядка

При сравнении данных гистограмм выявляются несколько особенностей. Первая касается отсутствия видов субдоминантов в варианте, с биомассой мидий и макрофитов одного порядка. При этом в вариантах с преобладанием биомассой мидий или макрофитов такие виды субдоминанты присутствуют. Это различие, вероятно, тесно связано с разнообразием микроусловий среды обитания, которой в данном случае является для амфипод перифитон. Чем разнообразнее условия среды обитания, тем меньше виды будут получать преимущество в плотности заселения субстрата, и тем меньше будет появляться абсолютных доминант, доминант или субдоминант. Известно, что в наиболее монотонных местообитаниях преимущество в плотности получают немногие виды, или даже один вид, особенно в суровых условиях, например в прибойной зоне скал открытого побережья [8]. Чем больше доля одного вида от суммарной плотности данной группы, тем однообразнее условия, предоставляющие одни и те же преимущества виду-лидеру.

Увеличение разнообразия условий позволяет другим видам получать преимущества на тех или иных участках и доля вида лидера от общей численности будет снижаться. Отсутствие даже видов субдоминантов в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка, свидетельствует о высоком разнообразии местообитаний на участках перифитона, предоставляющих благоприятные условия для большего числа видов амфипод. В результате плотность видов амфипод оказывается в значительной степени сбалансированной. Таким образом, из трех вариантов сообщества с мидией-эдификатором, наиболее благоприятный вариант, когда биомасса мидии и макрофитов одного порядка.

Вторая особенность касается видов-субдоминантов в вариантах с преобладанием биомассы мидии или макрофитов. Эти виды-субдоминанты разные. Если в варианте с преобладанием биомассы мидий видами субдоминантами оказались представитель ампитоидной жизненной формы трубкажилов *J. marmorata* и хиалидной жизненной формы кривосинитов *A. crassipes*, то при преобладании биомассы макрофитов выявлен один вид субдоминант – *C. acanthifera*, представитель капреллидной экоморфы. Более того, виды субдоминанты в варианте с преобладанием биомассы мидии и в варианте с преобладанием биомассы макрофитов, не достигли даже категории второстепенных видов, а оказались в низшей категории малозначимых. Подобная разница в видовом составе видов субдоминантов свидетельствует о различии условий обитания для них в двух вышеуказанных вариантах.

Вид *C. acanthifera* отмечался ранее как типичный обитатель макрофитов [30], что и подтвердилось в данном случае, а вид *J. marmorata* был отмечен как характерный вид перифитона на искусственных конструкциях [30, 222], что возможно дополнить предпочтением этим видом поселений мидий. Вид *A. crassipes* указан как характерный в мидийных щетках [30, 219], что и подтверждается его попаданием в категорию субдоминанта при преобладании биомассы мидий.

Сопоставляя данные с особенностями морфологии, следует отметить, что преимущество в плотности получили виды, способные эффективно маскироваться. Так, *C. acanthifera* (капреллидная экоморфа) – пример наиболее выраженной мимикрии под фрагменты макрофитов или гидроидных полипов. *J. marmorata* (ампитоидная жизненная форма трубкажилов) успешно маскируется в трубках, а *A. crassipes* (хиалидная

жизненная форма кривосинитов), вероятно, активно использует пространство между особями мидий, к тому же обладает мимикрической окраской. Другие способы выживания других жизненных форм (наличие шипов на спине – дексаминидная жизненная форма кривосинитов; способность активно плавать и быстро маневрировать – гаммаридная жизненная форма кривосинитов) оказались менее успешными в перифитоне для достижения высокой плотности. Причины отсутствия монокорофиидной жизненной формы трубкажилов среди субдоминантов те же, что указаны при анализе встречаемости, а именно способ добычи пищи с использованием антенн второй пары и ловчей сети гнатопод, предполагающий достаточное наличие детрита и взвеси, основной пищи представителей монокорофиидной жизненной формы трубкажилов.

Третья особенность связана с типичными видами амфипод в перифитоне: *S. monoculoides*, *A. ramondi*, *M. gryllotalpa*. Все три вида отмечены как второстепенные во всех трех вариантах сообщества с мидией-эдификатором. Постоянство этих видов в данной категории отражает универсальность их приспособлений к выживанию в перифитоне. Два вида из трех *A. ramondi*, *M. gryllotalpa* относятся к ампитоидной жизненной форме трубкажилов, который отличается более широким пищевым спектром, включающий помимо детрита диатомовые водоросли и макрофиты [30], использование гнатопод при добывании пищи, что дополняется постройкой трубок, обеспечивающих возможность более успешно спрятаться от хищников. Третий вид *S. monoculoides* относится к стенотоидной жизненной форме кривосинитов, но имеет дополнительные преимущества: криптическую окраску, почти полную прозрачность, малые размеры компактного тела и широкий спектр питания [30].

Большинство видов оказались в категории малозначимых, что указывает на определенные препятствия в достижении относительно высоких значений плотности. Причины, препятствующие видам достигать высокой плотности, те же, что препятствуют достижению высокой встречаемости. Для ряда видов преимущественно гаммаридной жизненной формы кривосинитов (рода *Gammarus*, *Echinogammarus*, *Chaetogammarus*, *Melita*) перифитон не является характерной средой обитания. Это массовые и обычные виды донных грунтов. Часть видов редкие или малочисленные во всех средах обитания, где они были обнаружены (*C. mitis*, *N. goesi reductus*, *G.*

*crinicornis*). Другая группа видов, попавших в низшую категорию малозначимых (*M. versiculatus*, *P. marina*, *M. runcicorne*), обитают обычно глубже 10 или 20 м, в зоне, где перифитон мало представлен. Отдельная группа – узко приспособленная к определенной среде в перифитоне (*C. danilevskii*, *T. gibbosa*, *P. phasma*, *B. algicola*), ограниченная наличием губок, гидроидных полипов или видов бурых водорослей родов *E. crinita* и *G. barbata* нерегулярно встречающихся в перифитоне. Наконец, есть виды, обнаруженные в Чёрном море относительно недавно (после 2000 г.), и, вероятно, еще не освоившие побережье Крыма (*P. taurica*, *D. thea*).

*Сообщество с митилястером-эдификатором.* Соотношение долей от общей плотности видов амфипод, зарегистрированных в сообществе митилястера представлено на рис. 74.

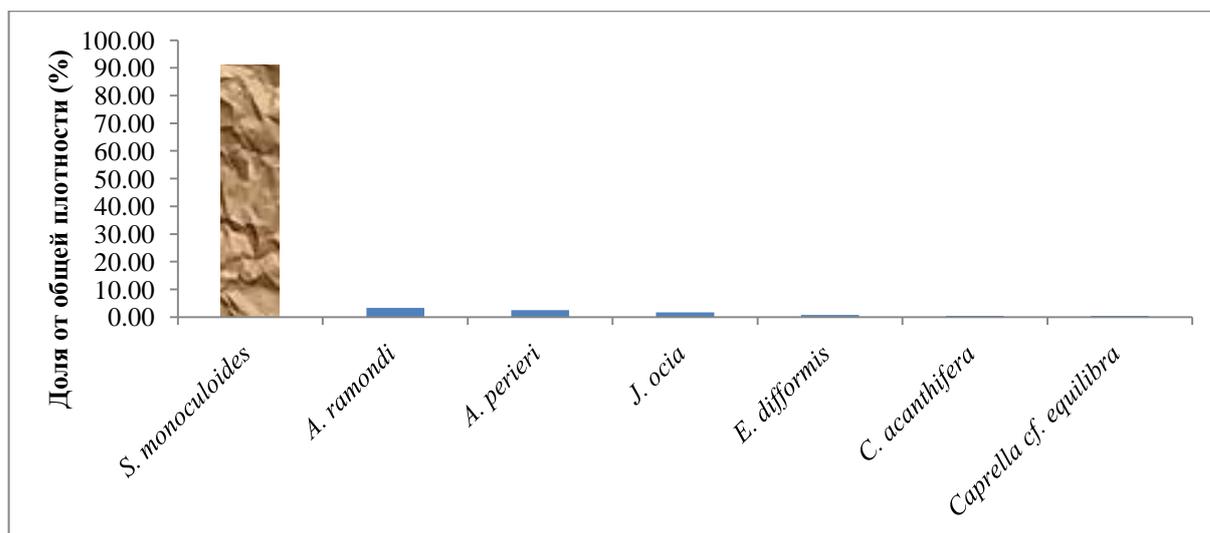
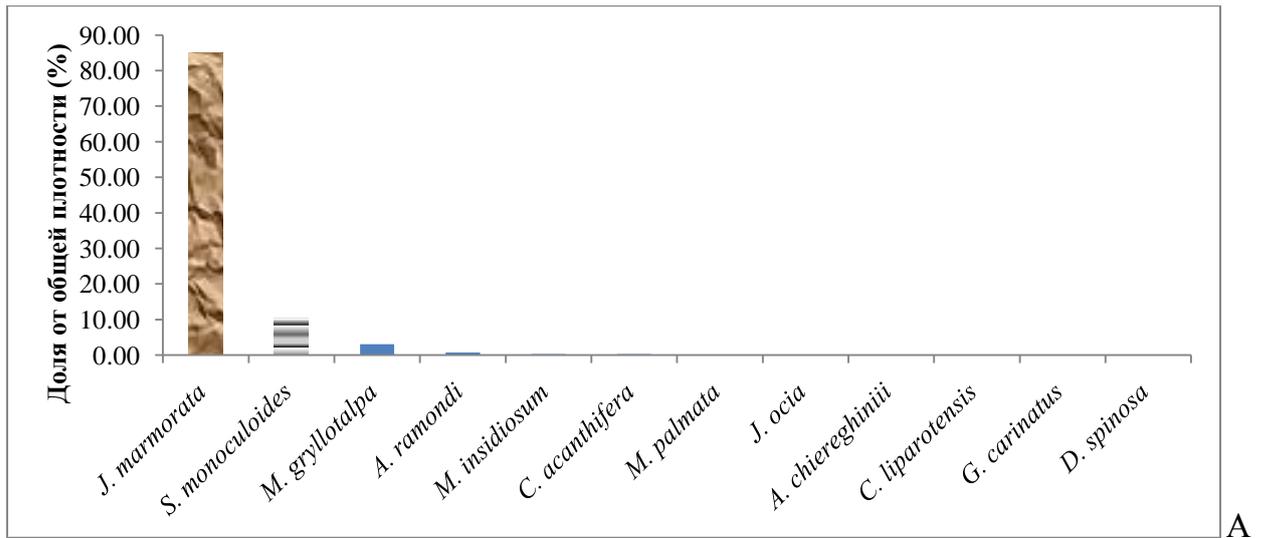


Рисунок 74 — Распределение долей плотности амфипод от их общей плотности (%) в сообществе с митилястером-эдификатором для перифитона береговых субстратов. Отдельно окрашен столбик, обозначающий вид абсолютный доминант *S. monoculoides*, остальные виды малозначимые

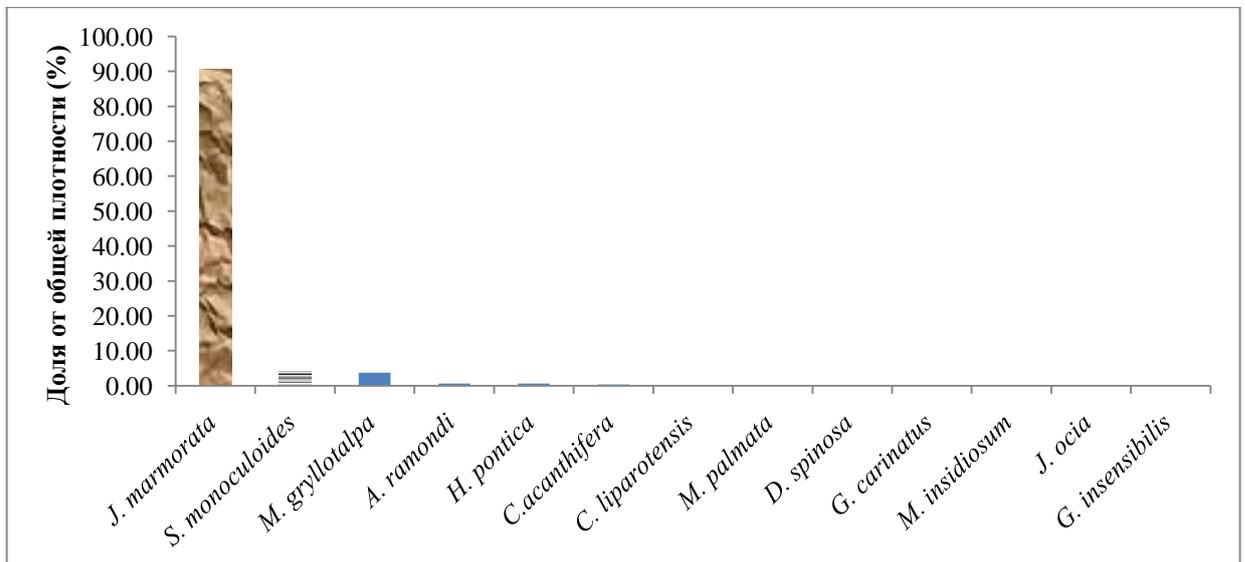
В отличие от сообщества с мидией-эдификатором, в данной сообщества условия среды обитания очень однородны и преимущество получает один вид – *S. monoculoides* (стенотоидная жизненная форма кривосинитов). Таким образом, преимущества данной среды, обеспечивают вышеуказанному виду не только максимальную встречаемость, но и плотность, на порядок выше всех остальных. Мелкие размеры особей (до 3 мм), компактность, обеспечивающая возможность скрыться даже в маленьких углублениях,

почти прозрачное тело с элементами криптической окраски, широкий спектр питания, оказались оптимальными в этих условиях.

*Перифитон подвешенных в пелагиали конструкций.* Соотношение долей плотности видов от их общей плотности в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций представлено на рис. 75.



А



Б

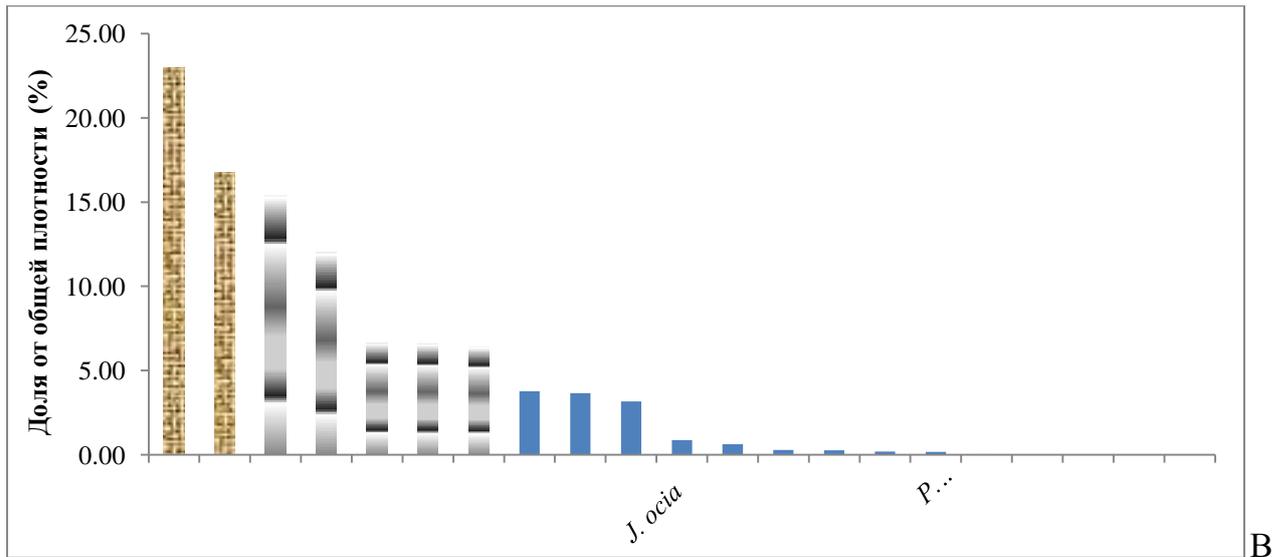


Рисунок 75 — Распределение долей плотности видов от их общей плотности (%) в сообществе с мидией-эдификатором для перифитона береговых субстратов. Столбики, покрашенные различным образом, обозначают различные категории: абсолютные доминанты (более 80%); субдоминанты (более 15%); второстепенные (более 4%); малозначимые (менее 4%). А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

Распределение плотности видов в случае преобладания биомассы мидий или биомассы мидий и макрофитов одного порядка сходное. Резко выделяется вид абсолютный доминант (*J. marmorata* – ампитоидная жизненная форма трубочкилов), чья доля от суммарной плотности составляет 85% и 91% соответственно для двух вышеуказанных вариантов. Явно отличается ситуация в варианте, когда биомасса макрофитов преобладает. Исчезает категория абсолютного доминанта. Доля вида *J. marmorata* становится 12% от суммарной плотности, что соответствует категории второстепенных. Максимальной категории субдоминанта при этом достигают другие виды – *M. insidiosum* (монокорофиидная жизненная форма трубочкилов) и *S. monoculoides* (стенотоидная жизненная форма кривосинитов). Соотношение плотности видов амфипод становится более сбалансированным. Появляется группа пяти второстепенных видов: *C. acanthifera* (капреллидная экоморфа), *J. marmorata*, *M. gryllotalpa*, *E. difformis* (три представителя ампитоидной жизненной формы трубочкилов), *C. terebrans* (бианколинидная жизненная форма перфоратора).

Различие видов и жизненных форм при преобладании биомассы мидии или когда биомасса мидии и макрофитов одного порядка, наиболее вероятно, связано с конфигурацией сообщества. При преобладании биомассы мидии или биомасса мидии и макрофитов одного порядка конфигурацию сообщества формирует в первую очередь мидия. При преобладании биомассы макрофитов конфигурация усложняется, поскольку образуется сложная трехмерная разветвленная система, где возможно накопление большей массы детрита, чем в предыдущих вариантах. Большее накопление детрита предоставляет больше пищи для *M. insidiosum* как типичного детритофага, но затрудняет выживание вида *J. marmorata*, предпочитающего более открытую поверхность мидийных щеток. Сложность конфигурации сообщества при преобладании биомассы макрофитов, наличие пищи и убежищ для ряда видов амфипод, приводит к возрастанию плотности этих видов и, как следствие, к более сбалансированному соотношению плотности.

Единственный вид среди кривосинитов *S. monoculoides* (стенотоидная жизненная форма) достиг состояния субдоминанта и то только в случае с преобладанием биомассы макрофитов. Особей этого вида отличает компактность тела, выраженная маскировочная окраска. Однако этот вид имеет еще дополнительное преимущество – маленькие размеры тела (до 3 мм), позволяющие особям прятаться в мелких углублениях, которые другим видам недоступны. В дополнение к этим качествам можно добавить широкий спектр питания [30], что делает данный вид успешно выживающим в перифитоне. В случае с преобладанием биомассы мидий или биомассы мидий и макрофитов одного порядка для *S. monoculoides* появляется дополнительная трудность – массовые поселения вида-трубкожила *J. marmorata*, чьи особи строят трубки вплотную друг к другу, образуя зачастую сплошной слой. Это затрудняет выживание *S. monoculoides* и их доля от общей плотности снижается до категории второстепенного.

Удаленность от берега и от дна способствовали снижению числа видов, для которых характерны рыхлые грунты (виды гаммаридной жизненной формы: *Gammarus*, *Echinogammarus*, *Chaetogammarus*, *Melita*). Виды родов *Echinogammarus*, *Chaetogammaru*, обитающих в заплеске, выпали из состава сообщества совсем, а род *Gammarus* оказался представленным видом *G. insensibilis*, численность которого оказалась в наименьшей категории малозначимых. *M. palmata* обычно обитает на дне

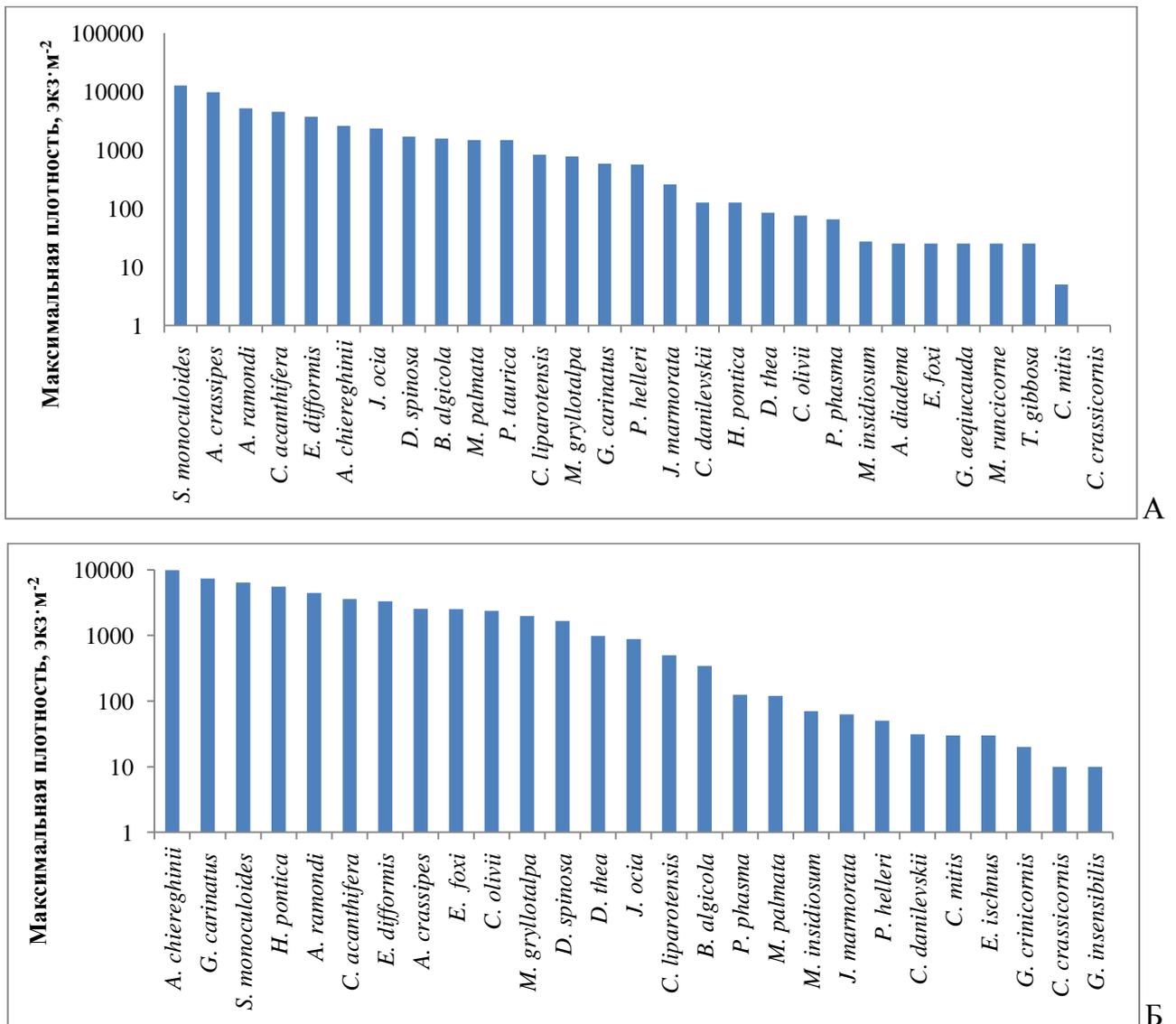
среди камней или гальки. В данном случае очевидно наличие барьера для этих видов, хотя удаление от берега (50 м) и от дна (4 м) вроде бы невелико. В категорию малозначимых также попали виды, узко специализированные по некоторым параметрам среды: *P. phasma*, *C. liparotensis*, *P. marina*. Первые два вида предпочитают скопления столонов гидроидных полипов, а третий вид преимущественно обитает на глубине ниже 20 м, вне зоны расположения коллекторов мидийных ферм. Один вид *N. goesi reductus* редок во всех биотопах, где его обнаруживали.

Однако среди видов из категории малозначимых (до 4% от суммарной плотности) в перифитоне морских ферм попали виды, которые в перифитоне береговых субстратов относятся к более высокой категории – второстепенные или субдоминанты. К таким видам относятся трубкожилы ампитоидной жизненной формы: *A. ramondi*, *J. ocia*, *P. helleri*, кривосинитов – дексаминидной (*D. spinosa*, *A. chiereghinii*) и хиалидной (*A. crassipes*, *H. pontica*) жизненных форм. Принадлежность к жизненным формам и характерным признакам этих жизненных форм не может быть препятствием для достижения видами, попавшими в перифитоне морских ферм в низшую категорию малозначимых, более высоких категорий, поскольку представители этих же жизненных форм оказались в высших категориях (*S. monoculoides*, *J. marmorata*). Возможно, в данном случае играет роль межвидовая конкуренция, по крайней мере, с массовым видом *J. marmorata*, образующим плотные моновидовые скопления, и снижающим количества доступного субстрата для других видов.

*Максимальная плотность популяции.* Анализ максимальной плотности популяции тесно сопряжен с правилом оптимума в соответствие с которым «для организма или популяции имеется определенный диапазон наиболее благоприятного (оптимального) значения фактора» [112]. Максимальная плотность популяции при этом обычно приурочена к зоне оптимума [112], то есть наибольшая плотность возникает по причине наибольшей возможности данной среды обитания обеспечить такую плотность. Обычно одна и та же среда обитания обеспечивает разные максимальные возможности для разных видов, что отражается на различной максимальной плотности популяции. Наибольший интерес при анализе такой ситуации представляют виды, чья максимальная плотность больше других исследованных. Анализ таких видов может помочь в понимании механизмов успеха выживания этих видов, в которые наряду с прочими

может войти и функциональная морфология. Роль функциональной морфологии особенно важна, если лимитирующим фактором становится число и качество убежищ, где особи могут спрятаться от хищника. Для амфипод, обитающих в перифитоне, возможность спрятаться от хищников – один из важнейших элементов выживания. Рассмотрим распределение максимальной плотности амфипод в сообществах и их вариантах.

*Перифитон береговых субстратов.* Распределение максимальной плотности амфипод для сообщества с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов представлено на рис. 76.



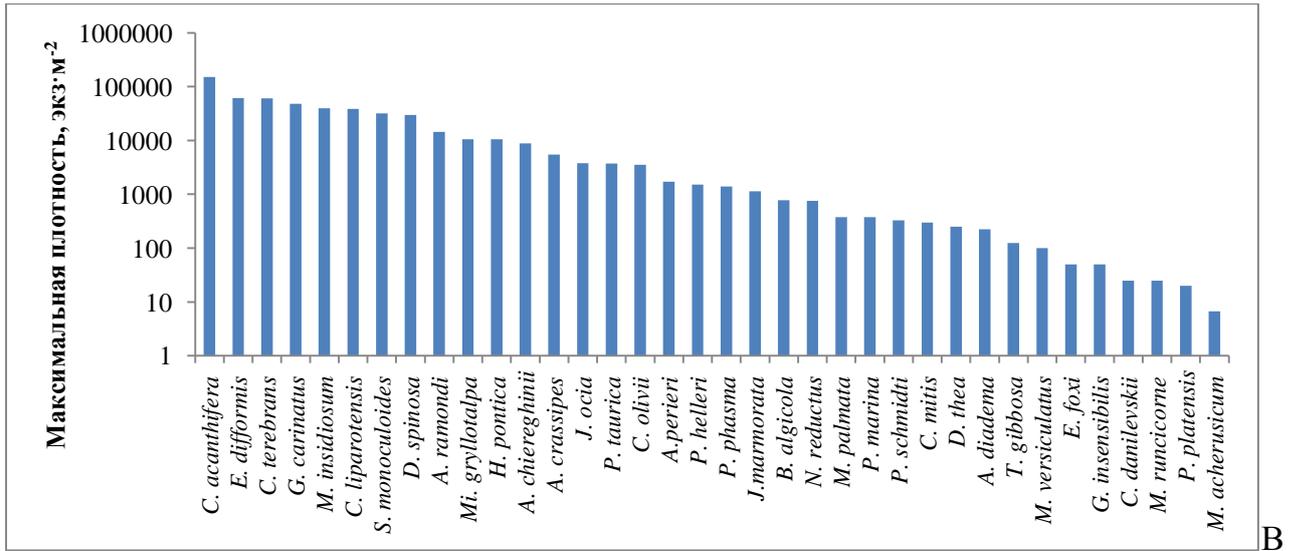


Рисунок 76 — Распределение максимальной плотности видов в сообществе с мидией-эдификатором для перифитона береговых твердых субстратов. А — преобладает биомасса мидии; Б — биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В — преобладает биомасса макрофитов

Из полученных графиков можно проанализировать несколько моментов. Первый — во всех трех вариантах сообщества явно выделяются виды, чья максимальная плотность существенно выше, чем у остальных видов. Это виды-лидеры по освоению данной среды обитания. Второй — в трех вариантах сообщества виды-лидеры разные: в варианте, когда преобладает биомасса мидии, наиболее успешными по данному показателю оказались 2 вида — *S. monoculoides* (стенотоидная жизненная форма кривосинитов) и *A. crassipes* (хиалидная жизненная форма кривосинитов). При биомассе мидии и макрофитов одного порядка успешным видом оказался *A. chieraghinii* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов); в варианте, когда преобладала биомасса макрофитов, в наибольшей степени освоил среду обитания вид *C. acanthifera* (капреллидная экоморфа). Отметим, что ни один вид трубкажилов не попал в категорию лидеров по максимальной плотности.

Наиболее успешные виды по этому показателю в трех вариантах сообщества тесно связаны с особенностями морфологии и принадлежности их в большинстве случаев к разным жизненным формам. Хотя все они относятся к кривосинитам: *S. monoculoides* и *A. crassipes* относятся к разным жизненным формам, а *C. acanthifera* — к

отдельной капреллидной экоморфе. Успех вида *C. acanthifera* в варианте с преобладанием биомассы макрофитов явно связан с почти совершенной мимикрией под фрагменты макрофитов и по окраске, и по внешнему виду. Чем больше биомасса макрофитов, тем больше будет возможности особям *C. acanthifera* спрятаться от хищника, что способствует увеличению плотности. Дополнительно к вышесказанному особи *C. acanthifera* потребляют в пищу различные ресурсы: диатомовые водоросли, макрофиты и детрит [30], что повышает возможность особям выжить.

На успех видов *S. monoculoides* и *A. crassipes* при доминировании биомассы мидий наряду с пищевыми потребностями [30] влияет присущие этим жизненным формам особенности морфологии – компактное тело, которое помогает легко спрятаться даже среди относительно небольших углублений, и камуфляжная окраска покровов, что в итоге затрудняет их поиск хищникам, и способствует выживанию. Успешному выживанию особей *A. chierighinii* в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов одного порядка, среди прочих причин способствуют особенности морфологии присущие дексаминидной жизненной форме – наличие зубцов на спине, затрудняющих поедание хищником, компактное тело и камуфляжная окраска, выражающаяся в сложном сочетании различных цветовых пятен по всему телу, что делает этот вид трудноотличимым от субстрата. Дополнительно можно отметить небольшие размеры тела (до 6 мм) и особенности передвижения (вид малоактивный, передвигается короткими скачками от убежища к убежищу [31]).

Отличительными моментами данных распределений максимальной плотности является отсутствие трубок среди наиболее успешных. Для трубок этот показатель отличается от других показателей. Если по встречаемости и распределению долей от суммарной плотности трубки отмечены как одни из наиболее успешных, то по максимальной плотности их нет среди наиболее успешных видов. Причин может быть несколько, и одна из них – недостаток пригодного субстрата для постройки такого количества трубок, чтобы обеспечить высокие значения максимальной плотности среди других видов. Перифитон обильно заселен особями разнообразных таксонов беспозвоночных и в случае потребности необходимого пригодного пространства для трубки может просто не хватить места. Кривосиниты, не имеют такой потребности строить трубки, и способны быстро менять положение или затаиться в случае

опасности, что позволяет им формировать плотные поселения с высокой максимальной плотностью.

Кроме трубкажилов еще и жизненная форма кривосинитов (гаммаридная) не достигла наибольших значений максимальной плотности среди исследуемых видов. В данном сообществе такие признаки как относительно крупные размеры тела, наличие развитых третьих уropод, помогающие активно и быстро маневрировать при передвижении, оказались не очень успешными, с одной стороны из-за выедания хищниками (крупные особи уязвимее), а с другой – особенностями конфигурации перифитона, мешающими активному маневрированию. «Лес» из расположенных близко талломов макрофитов, да еще и постоянно меняющим свое положение под воздействием воды, явно затрудняет активное плавание внутри него.

Таким образом, во всех трех вариантах сообщества с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов отмечается явное преобладание максимальной плотности у немногих видов на фоне малых значений максимальной плотности подавляющего большинства других. Причина такого распределения в ограниченности ресурсов среды обитания, прежде всего, пищи и убежищ от хищников. В случае захвата значительной части ресурсов одним-двумя видами, для остальных остается мало ресурсов, которые понемногу между большинством видов разделяются. Кроме того, надо учитывать, что ряд видов имеют специфические потребности в результате узкой специализации по субстрату. Само по себе преобладание в наибольших значениях максимальной плотности разных видов с разной морфологией в трех вариантах данного перифитона свидетельствует не просто о мозаичности перифитона как такового, но и о наличии внутри этого сообщества качественно разных состояний конфигурации и ресурсов, дающих преимущества то одной жизненной форме, то другой.

Сравнение распределений видов амфипод по максимальной плотности в трех вариантах перифитона береговых субстратов в сообществе с мидией-эдификатором представлено на рис. 77. Для облегчения анализа распределений были оставлены виды, встреченные во всех трех вариантах, а распределения ранжированы по шкале максимальной плотности варианта с преобладанием биомассы макрофитов.

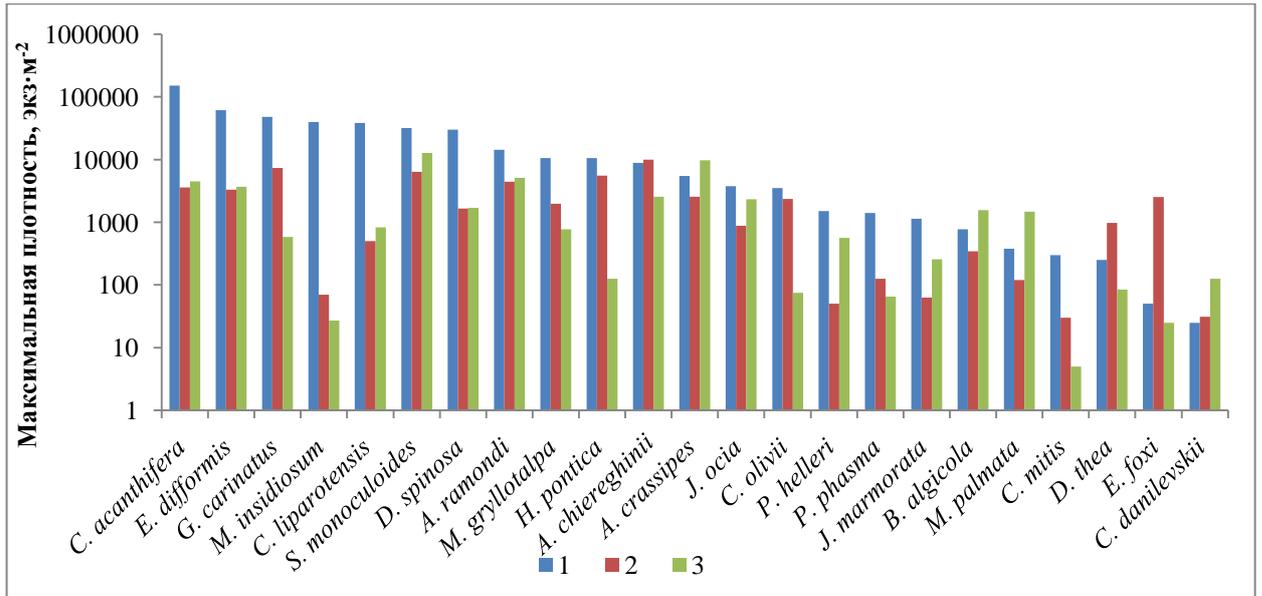


Рисунок 77 — Распределение максимальной плотности видов в сообществе с мидией-эдификатором для перифитона береговых субстратов. 1 – преобладает биомасса макрофитов; 2 – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; 3 – биомасса мидий преобладает

Данный график отражает мнение [30, 133], что большая часть указанных видов амфипод на графике характерна для сообществ макрофитов. Максимальная плотность этих видов выше в варианте с преобладанием биомассы макрофитов. Только отдельные виды выбиваются из этой общей тенденции. Их значения при преобладании биомассы мидий или биомассы мидий и макрофитов одного порядка равны таковым преобладания биомассы макрофитов, или же выше последних. Это представители кривосинитов дексаминидной жизненной формы (*D. thea*) хиалидной жизненной формы (*A. chiereghinii*, *A. crassipes*); гаммаридной жизненной формы (*C. olivii*, *E. foxi*, *M. palmata*); капреллидной экоморфы (*C. danilevskii*); а также представитель бианколинидной жизненной формы перфораторов (*B. algicola*). Одни из них не характерны для перифитона, а их типичной средой обитания являются рыхлые грунты (*C. olivii*, *M. palmata*, *E. foxi*). Для других необходимы особые условия, либо наличие представителей родов *E. crinita* и *G. barbata* (*B. algicola*, *C. danilevskii*), либо больше мидий (*A. chiereghinii*, *A. crassipes*), либо вид поселился в Чёрном море недавно и еще не освоил перифитон (*D. thea*).

В сообществе перифитона береговых субстратов с митилястером-эдификатором оказалось мало значений для выявления максимальной плотности и анализ не проводили.

*Перифитон подвешенных в пелагиали конструкций.* Распределение максимальной плотности амфипод для сообщества с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций представлено на рис. 78.

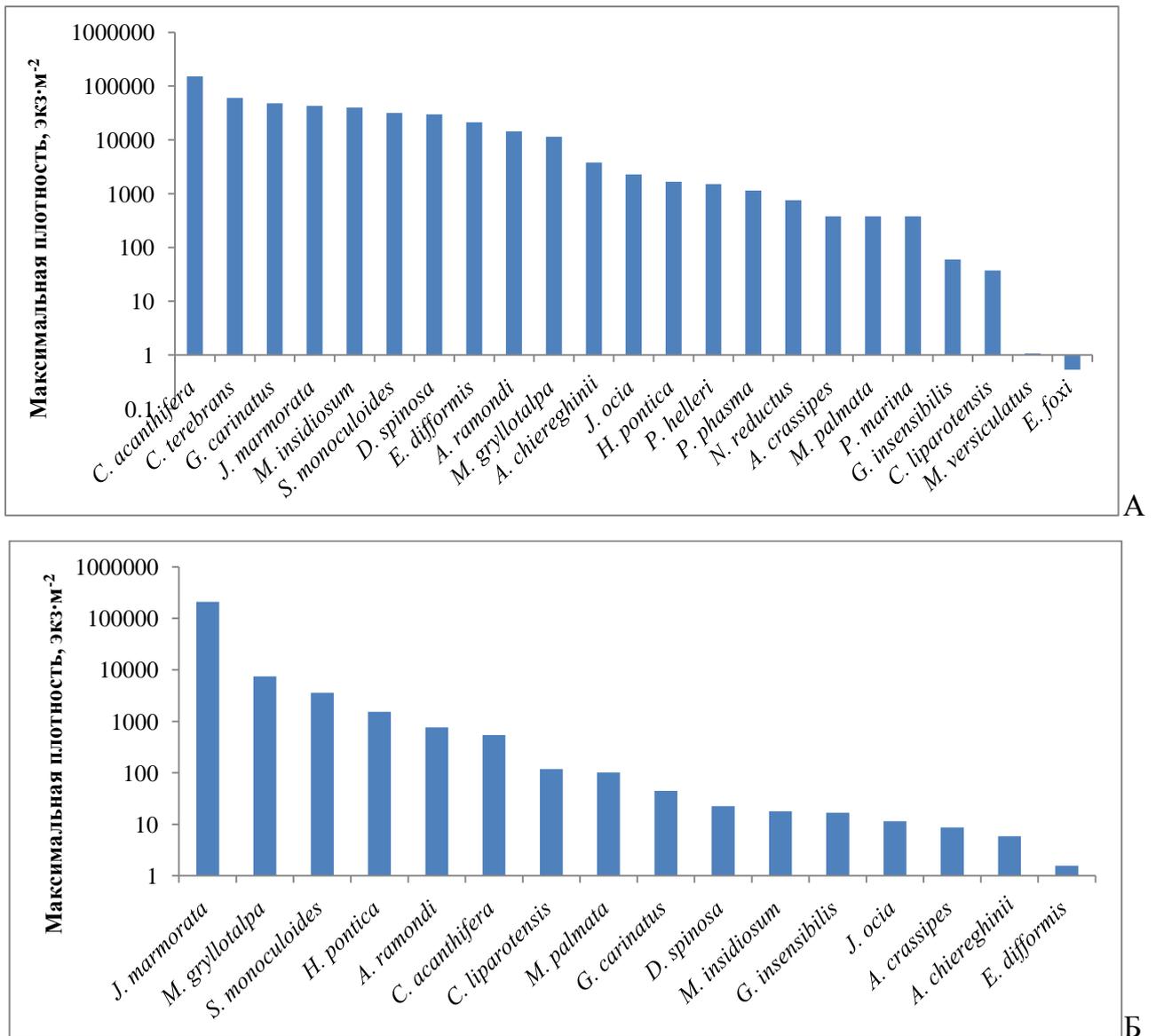


Рисунок 78 — Распределение максимальной плотности видов в сообществах с мидией-эдификатором для перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А – преобладает биомасса макрофитов; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка

Как и для перифитона береговых субстратов, различаются виды в двух вышеуказанных вариантах. В варианте, когда преобладает биомасса макрофитов, наиболее успешный вид – *C. acanthifera*, а в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов одного порядка – *J. marmorata*. Виды не просто разные, они относятся к разным группам: капреллидной экоморфы кривосинитов (*C. acanthifera*) и ампитоидной жизненной формы трубкожилов (*J. marmorata*). В обоих вариантах максимальная плотность лидеров на порядок (*C. acanthifera*) или два (*J. marmorata*) превосходит этот показатель для остальных видов.

В варианте с преобладанием биомассы макрофитов, вид *C. acanthifera* оказался тем же самым, что и в том же варианте для перифитона береговых субстратов, что свидетельствует о высокой приспособленности данного вида к подобной среде обитания. Его преимущества рассмотрены выше при описании максимальной плотности в перифитоне береговых субстратов. Однако в случае, когда биомасса мидии и макрофитов одного порядка, виды с наибольшей максимальной плотностью не просто разные, а принадлежащие к разным группам. В случае береговых субстратов это дексаминидная жизненная форма кривосинитов (*A. chiereghinii*), а в случае подвешенных в пелагиали конструкций трубкожил ампитоидной жизненной формы (*J. marmorata*). Из всех пяти проанализированных состояний перифитона, только в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций, а именно в варианте, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка, лидером по максимальной плотности стал вид-трубкожил.

Особь *J. marmorata* четко приурочены к мидиям, что показано выше при анализе соотношения плотности амфипод, а также встречаемости амфипод. Возможными причинами являются оптимальные условия для *J. marmorata* – конфигурация сообщества, а именно, сложная по конфигурации поверхность мидийных щеток, предоставляющая особям *J. marmorata* площадь для постройки и крепления трубок, к тому же не колеблющаяся подобно макрофитам под воздействием волн. Дополнительным положительным моментом может быть высокая подвижность воды, омывающей коллектора со всех сторон и предоставляющая пищу (взвесь), а также кислород для дыхания. Преимущество этому виду дала также способность формировать

плотные поселения, где трубки особей расположены вплотную друг к другу, а в случае оптимальных условий образовывать обширные поселения.

Сравнение распределений видов амфипод по максимальной плотности в двух вариантах перифитона подвешенных в пелагиали конструкций в сообществе с мидией-эдификатором представлено на рис. 79.

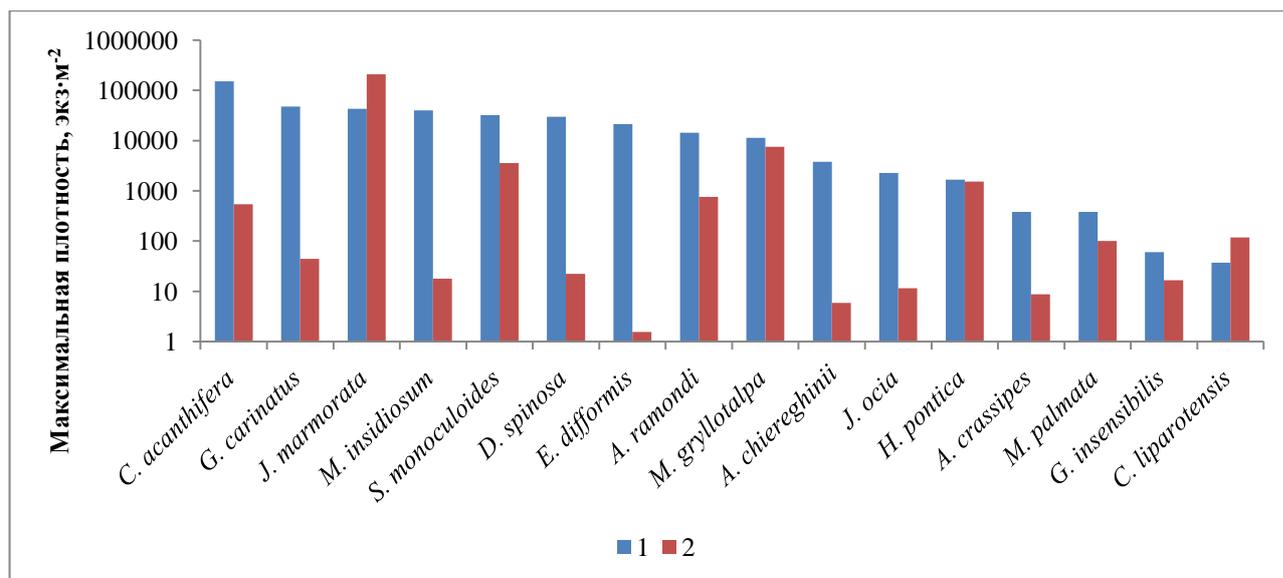


Рисунок 79 — Распределение максимальной плотности видов в сообществе с мидией-эдификатором для перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. 1 – преобладает биомасса макрофитов; 2 – биомасса мидии и макрофитов одного порядка

Подавляющее большинство видов амфипод в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций имеет максимальную плотность значительно выше в варианте с преобладанием биомассы макрофитов. Это подтверждает мнение И.И. Грезе и Е.Б. Маккавеевой [30, 133], что виды, указанные на гистограмме, относятся к характерным для макрофитов. Отмечено всего 4 вида, чья максимальная плотность выше в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов одного порядка: *J. marmorata*, *M. gryllotalpa*, *H. pontica*, *C. liparotensis*. Они имеют либо специфические требования к среде обитания (*C. liparotensis* предпочитает скопления столонов гидроидных полипов, *H. pontica* предпочитает узкий диапазон глубины до 1 м в перифитоне береговых твердых субстратов), либо, как показано выше в анализе встречаемости и доле от общей плотности, предпочитают мидийные поселения (*J.*

*marmorata*, *M. gryllotalpa*). Два вида из них (*J. marmorata*, *M. gryllotalpa*) представляют трубочкилов ампитоидной жизненной формы с относительно широким спектром питания, и использованием гнатопод как орудия сбора пищи. Вид *H. pontica* – представитель хиалидной жизненной формы кривосинитов, которой присуще компактное тело, удобное для перемещения между мидиями, и камуфляжная окраска, повышающая возможность выживания. Наконец, четвертый вид *C. liparotensis* представляет капреллидную экоморфу кривосинитов, максимально приближенных по форме к веткам гидроидных полипов или макрофитов, и камуфляжной окраской, что делает особей этого вида максимально скрытыми от хищников.

*Суммарная плотность амфипод.* Для понимания механизмов и особенностей формирования плотности организмов важен анализ не только отдельных видов. Таксоны, представленные в сообществе рядом видов, также являются элементом сообщества и их характеристики тоже важны для понимания процессов формирования тех или иных показателей сообщества. Несмотря на разное число видов, формирующих суммарную плотность какого-либо таксона, сама суммарная плотность напрямую зависит от возможностей среды обитания, от того, сколько там пищи и убежищ, позволяющих скрыться от хищников. Таким образом, можно проанализировать особенности формирования суммарной плотности амфипод в сообществах перифитона береговых субстратов и подвешенных в пелагиали конструкций. Число видов может также влиять на суммарную плотность в случае с конкуренцией за субстрат и/или пищу.

*Перифитон береговых субстратов.*

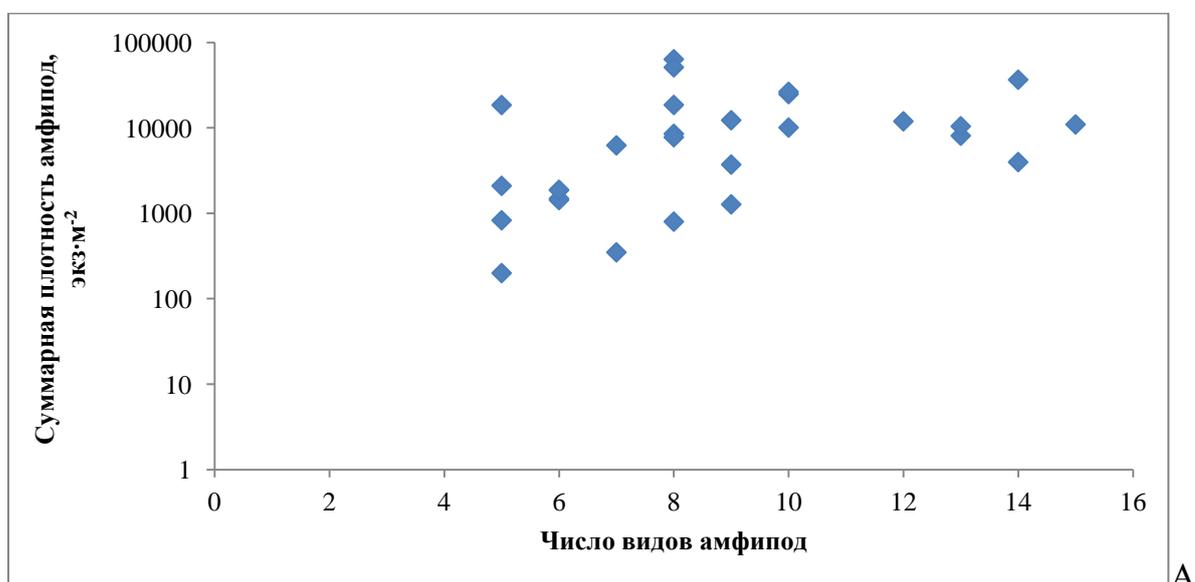
*Сообщество с мидией-эдификатором.* Суммарная плотность амфипод во всех вариантах сообщества изменяется в широких пределах (табл. 19).

Таблица 19 — Параметры суммарной плотности амфипод в ряду исследованных вариантов сообщества с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов

<b>Варианты сообщества с мидией эдификатором</b>	<b>Диапазоны колебаний суммарной плотности амфипод, экз.·м<sup>-2</sup></b>	<b>Среднее значение суммарной плотности амфипод, экз.·м<sup>-2</sup></b>
Преобладает биомасса мидий	200 – 63625	12369 ± 2967
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	1190 – 25031	6110 ± 1256
Преобладает биомасса макрофитов	70 – 183525	8851 ± 1528

Большие диапазоны значений суммарной плотности амфипод во всех вариантах сообщества (несколько порядков) и высокие значения ошибки среднего указывают на большой диапазон условий в перифитоне от малопригодных участков до участков с высокой степенью пригодности. Из всех вариантов сообщества по среднему значению с учетом ошибки среднего значимо отличается только вариант, когда биомасса мидий преобладает. Суммарная плотность амфипод в этом варианте значимо выше. Возможно, причиной такого преимущества варианта кроется в плотности двух массовых видов *J. marmorata* и *A. crassipes*, формирующих плотные поселения более чем в десятки тысяч особей на кв. метр в мидийных щетках. Так, в перифитоне скалы «Маяк» суммарная плотность обоих видов составила  $60600 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$  проекционной поверхности субстрата, что составило 95% от всей суммарной плотности всех видов амфипод в этой пробе.

В результате сравнения числа видов и суммарной плотности амфипод не выявлено какой-либо тенденции изменения данного показателя амфипод при возрастании числа видов этих ракообразных (рис. 80).



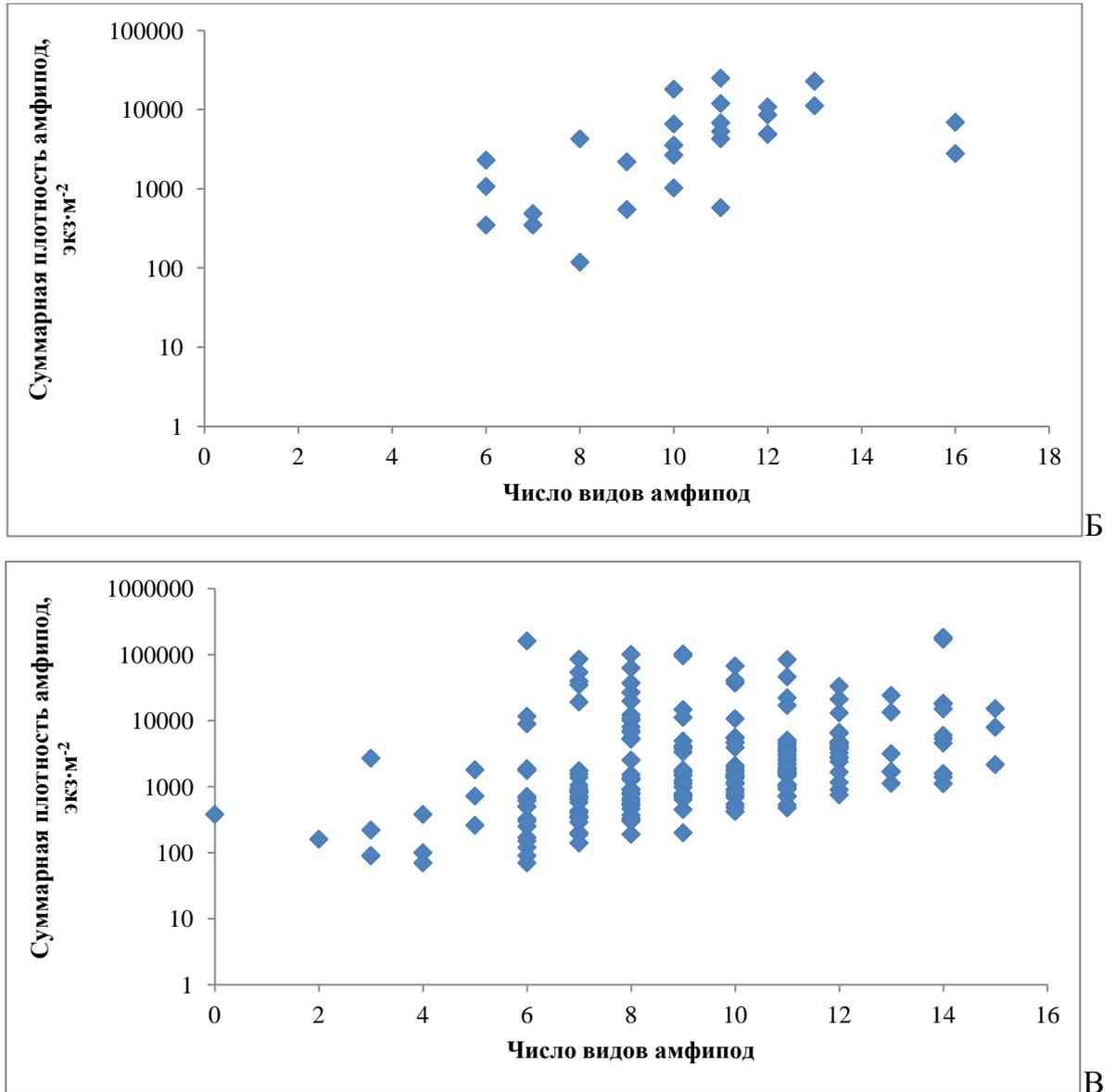


Рисунок 80 — Распределение суммарной плотности амфипод по шкале значений числа видов данных ракообразных в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

Отсутствие какой-либо тенденции в изменении суммарной плотности амфипод при увеличении или снижении числа видов этих ракообразных отражает отсутствие выраженных межвидовых отношений, что может быть связано с использованием разных участков перифитона и/или различного спектра пищи. Как подтверждение этого, высокие значения коэффициентов корреляции между показателями нормального распределения и значениями суммарной плотности в большинстве вариантов

сообщества, что свидетельствует о значительной роли одновременного воздействия факторов и параметров среды обитания на формирование суммарной плотности (рис. 81).

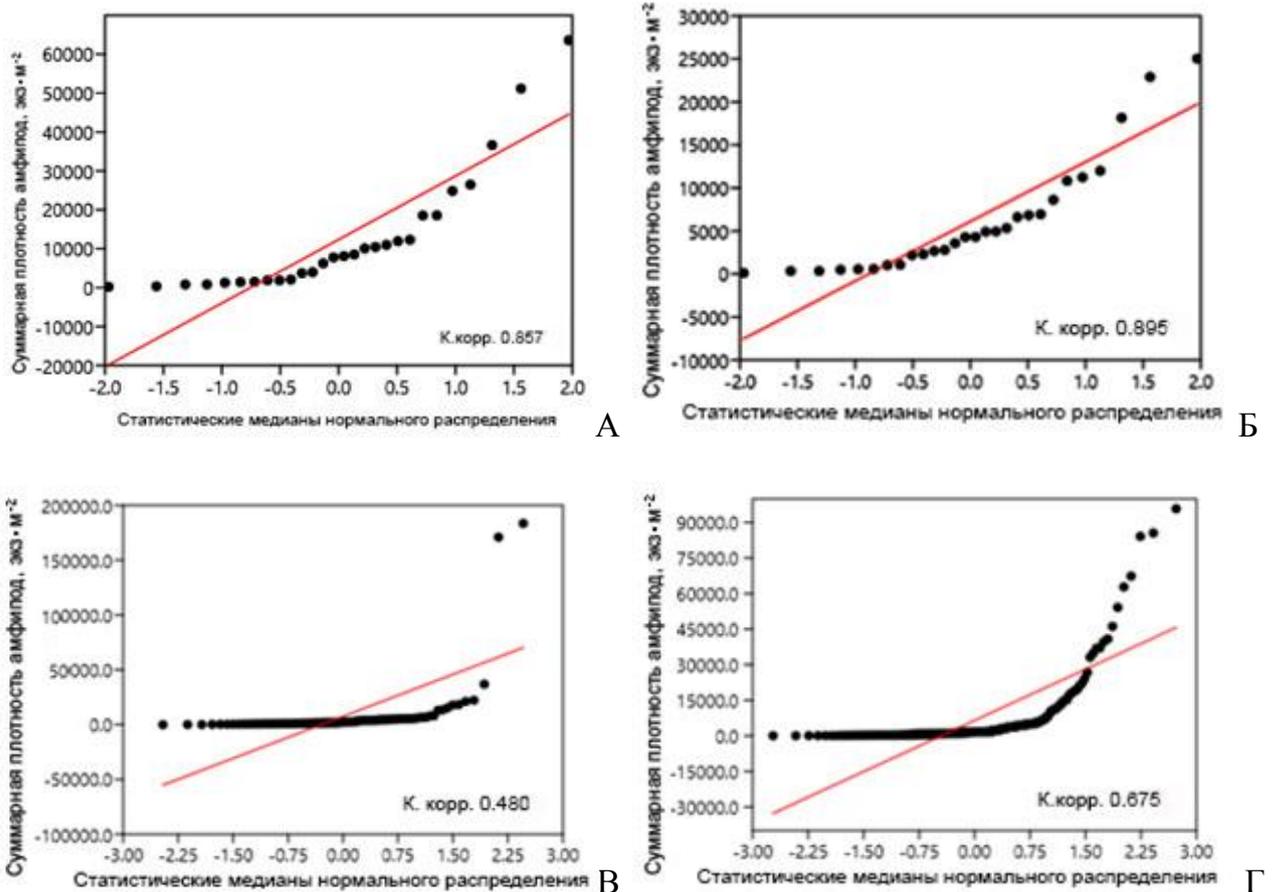
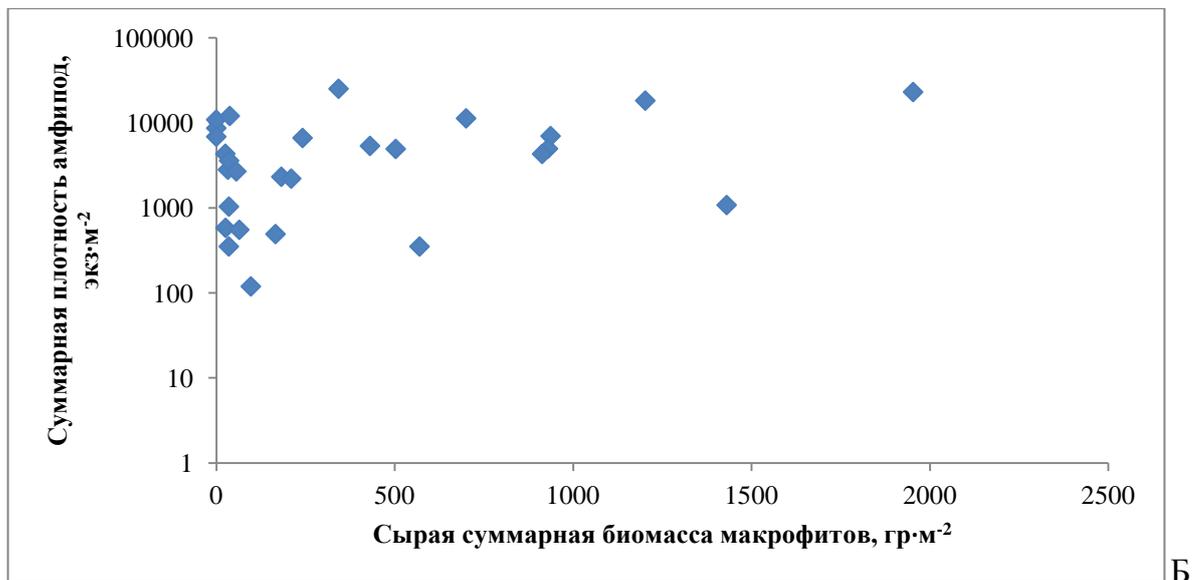
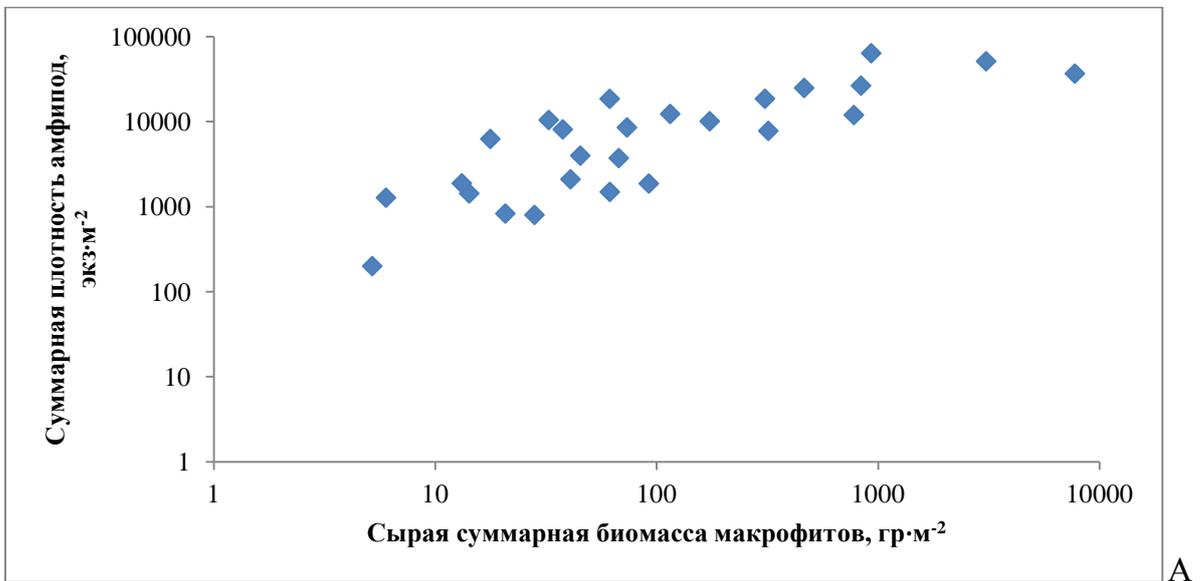


Рисунок 81 — Соответствие распределения суммарной плотности амфипод показателям нормального распределения в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов, все значения; Г – преобладает биомасса макрофитов без значений наибольшего порядка (больше 10000 экз·м<sup>-2</sup>); К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин суммарной плотности амфипод

В двух вариантах сообщества с мидией-эдификатором (преобладает биомасса мидий и мидий и макрофитов одного порядка) одновременное влияние ряда факторов и параметров среды обитания играет существенную роль в формировании суммарной

плотности амфипод. В варианте с преобладанием биомассы макрофитов значение коэффициента корреляции низкое (рис 81, В), однако, после удаления пяти значений с наибольшим порядком плотности (больше 10000 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>) из 219-ти, значения коэффициента корреляции становятся высокими. Таким образом, в данном варианте наряду со случайностью существенную роль играет достаточно мощный положительный фактор, способствующий формированию высоких значений суммарной плотности (больше 10000 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>). Логичное предположение, что этот фактор – наиболее высокие значения суммарной биомассы макрофитов частично подтвердилось анализом последующих графиков (рис. 82).



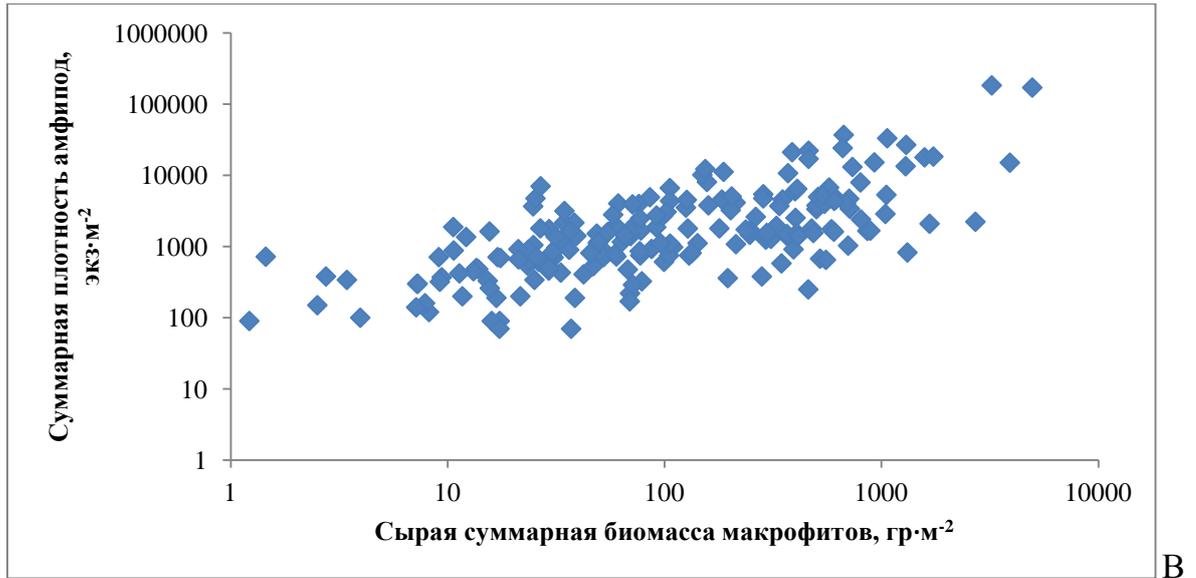


Рисунок 82 — Распределение суммарной плотности амфипод в поле значений суммарной биомассы макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

В варианте с преобладанием биомассы макрофитов (рис 82, В) тенденция почти не выражена, а при сходных наибольших значениях суммарной биомассы макрофитов, суммарная плотность амфипод различается на порядки. Следовательно, влияет еще какой-то фактор, или сочетание нескольких факторов.

В варианте с преобладанием биомассы мидий небольшая положительная роль суммарной биомассы макрофитов в формировании суммарной плотности амфипод прослеживается, но остается большое влияние случайности (рис. 82, А). Наконец, в варианте, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка нет выраженной тенденции в изменении суммарной плотности амфипод при снижении либо увеличении суммарной биомассы макрофитов (рис. 82, Б). Распределение суммарной плотности амфипод в поле значений числа видов макрофитов представлено на рис. 83.

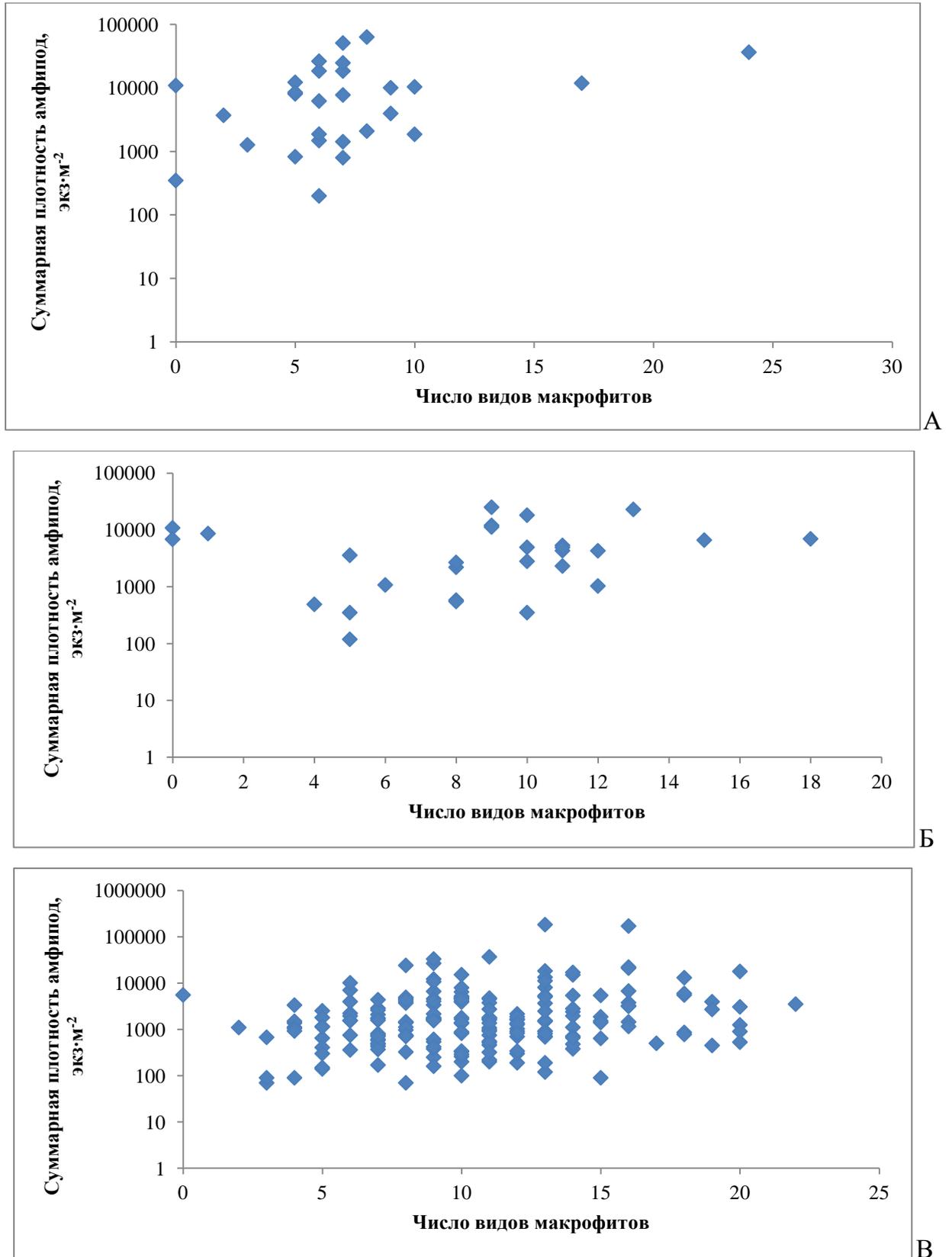
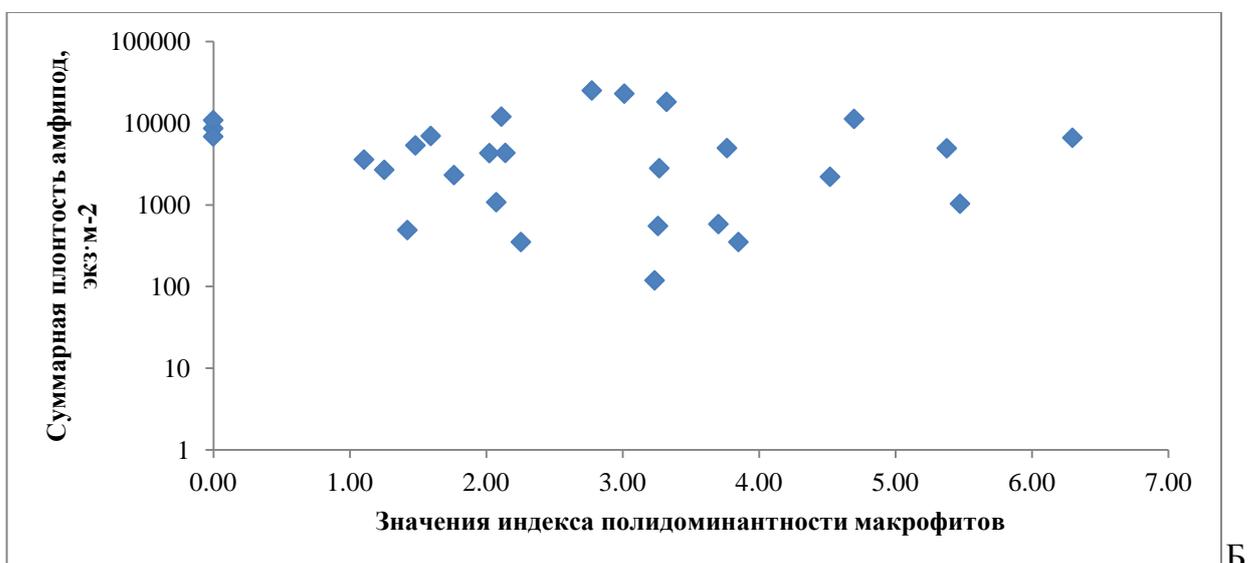
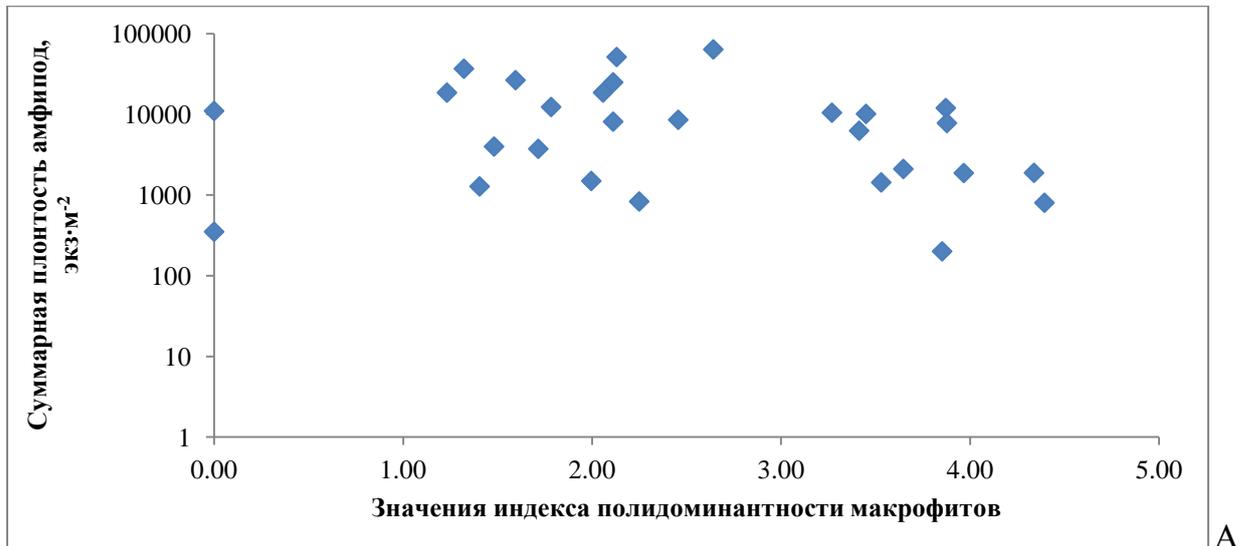


Рисунок 83 — Распределение суммарной плотности амфипод в поле значений числа видов макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых

субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

Из полученных распределений суммарной плотности амфипод в поле значений числа видов макрофитов следует, что нет выраженного влияния числа видов макрофитов как параметра сообщества на конкретные значения суммарной плотности амфипод. Это еще раз подтверждает предположение, что для амфипод важны отдельные виды макрофитов, а не макрофиты в целом как компонент сообщества перифитона.

Распределение значений суммарной плотности амфипод в полях значений показателей разнообразия макрофитов представлены на рис. 84 и 85.



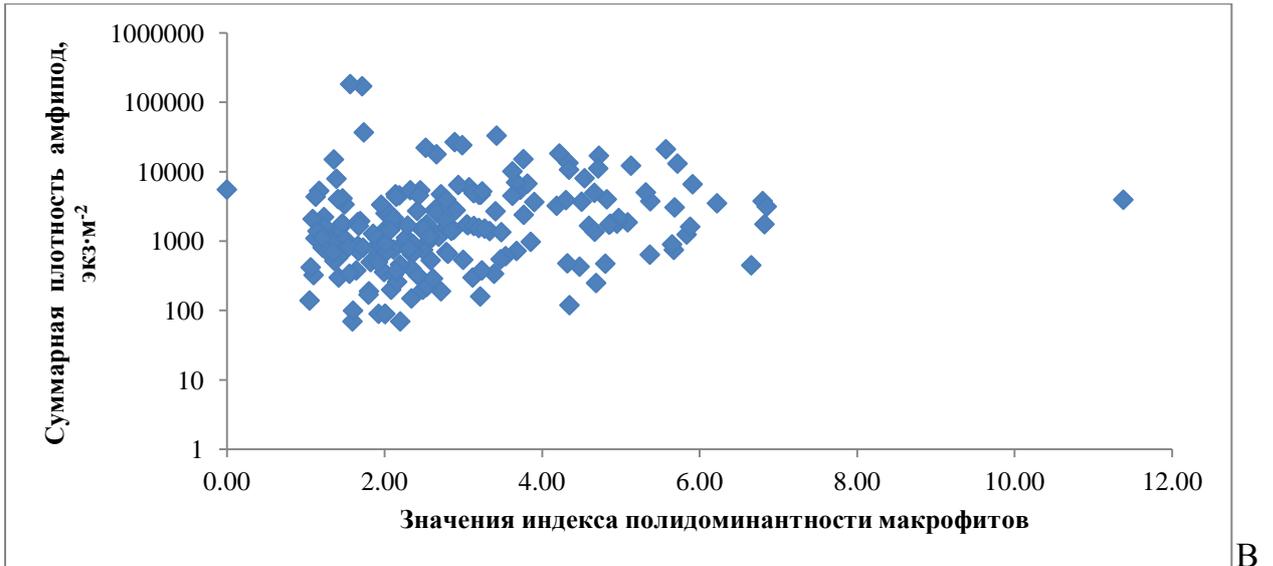
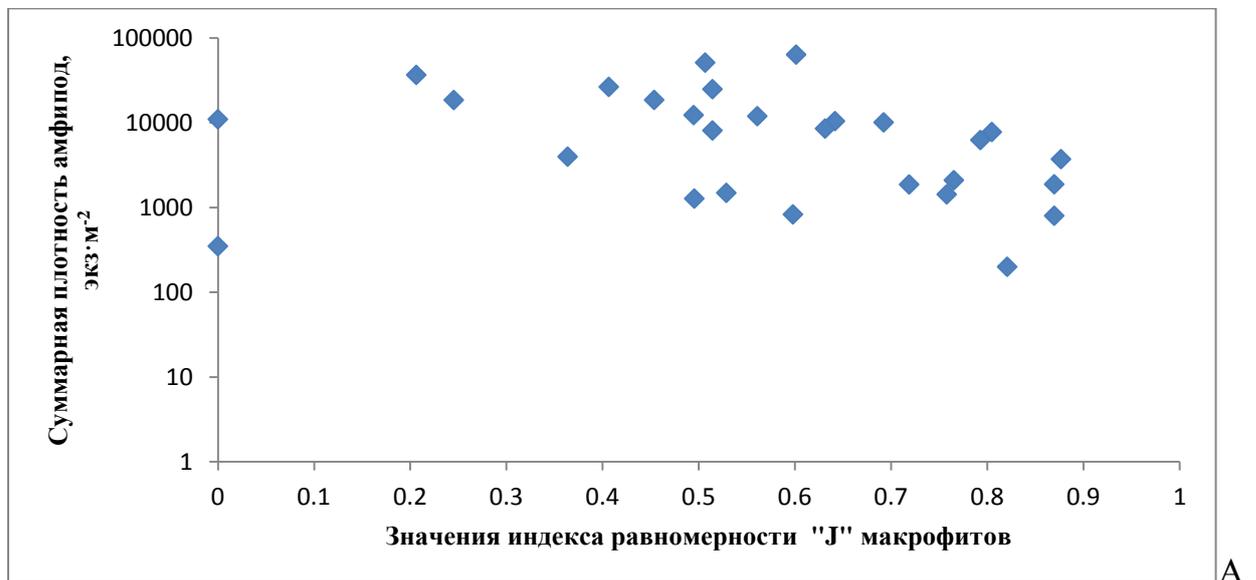


Рисунок 84 — Распределение суммарной плотности амфипод в поле значений индекса полидоминантности макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов



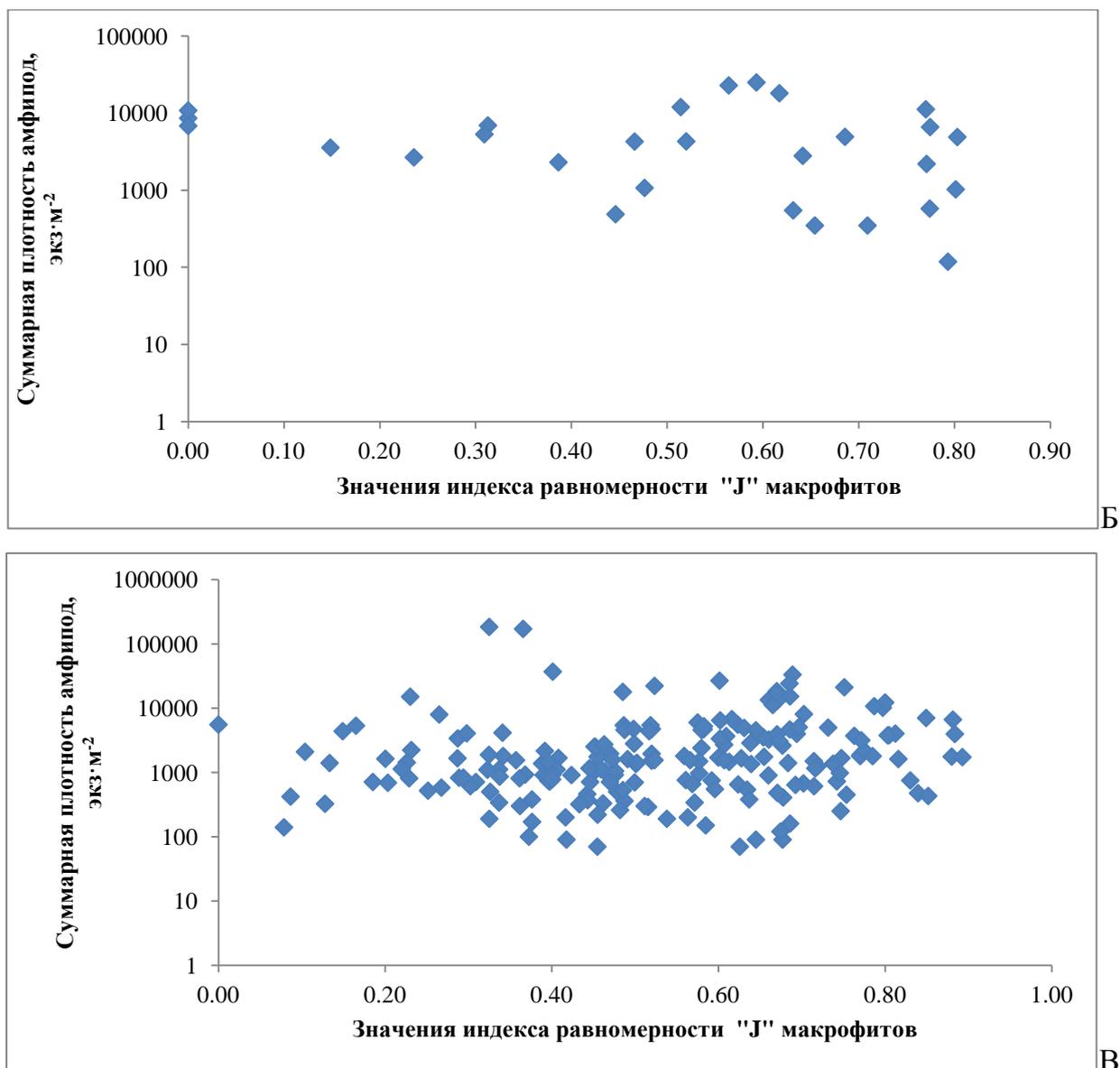


Рисунок 85 — Распределение суммарной плотности амфипод в поле значений индекса равномерности «J» макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

Как следует из рисунков 84 и 85, нет явного влияния показателей разнообразия макрофитов на суммарную плотность амфипод. Это можно объяснить избирательностью амфипод конкретных видов макрофитов, что не отражают графики 84, 85. Для разных видов амфипод макрофиты могут быть различными. Дополнительное влияние на формирование суммарной плотности амфипод оказывают те виды амфипод, которые могут от макрофитов и не зависеть, амфиподы случайные в перифитоне или

редкие. Все эти моменты снижают возможное влияние показателей разнообразия макрофитов на суммарную плотность амфипод.

*Сообщество с митилястером-эдификатором.* Сообщество с митилястером-эдификатором отличается от сообщества с мидией-эдификатором значительно меньшей суммарной плотностью амфипод. Диапазон плотности от 264 до 1789 экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>, среднее значение – (716  $\pm$  143) экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>. Причины отчасти кроются в однообразной конфигурации самого перифитона в виде не толстого слоя (максимум 2 см толщиной), а также отсутствием макрофитов и мидий, которые необходимы для многих видов амфипод. Дополнительную сложность создает открытость поверхности данного перифитона, снижающую возможность амфиподам скрыться от хищников, а также расположение в прибойных участках побережья. Распределение суммарной плотности амфипод в поле значений числа видов амфипод представлено на рис. 86.

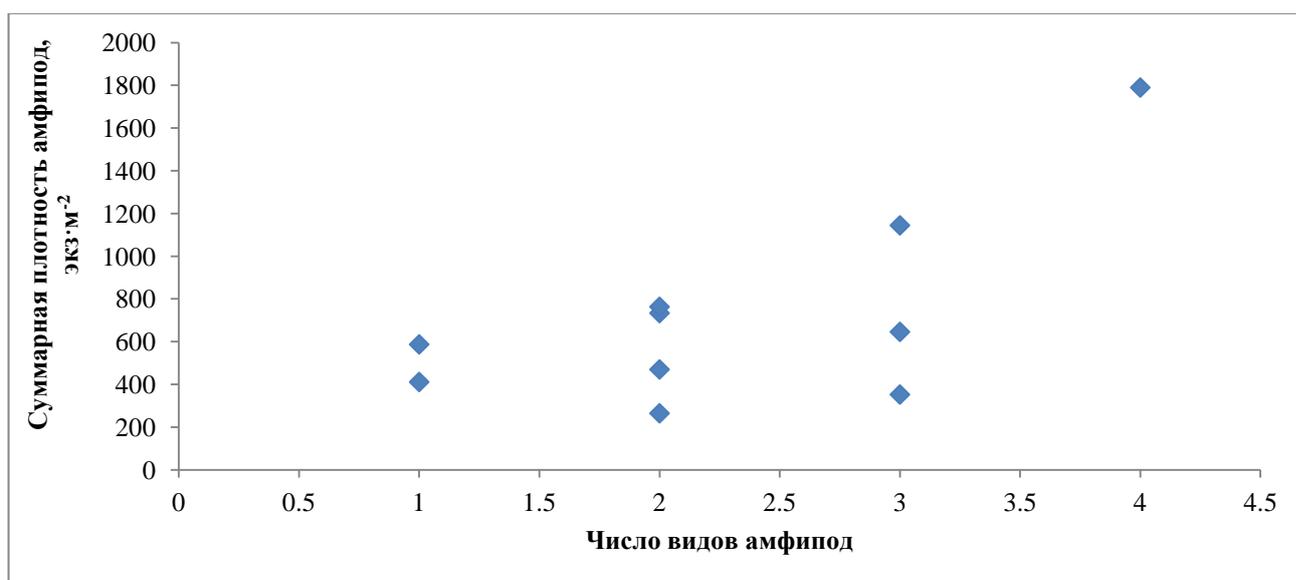


Рисунок 86 — Распределение суммарной плотности амфипод в поле значений числа видов амфипод в сообществе с митилястером-эдификатором перифитона береговых субстратов

Как следует из рис. 86, есть слабо выраженная тенденция в изменении суммарной плотности амфипод с увеличением числа видов. В какой-то мере каждый вселяющийся вид добавляет свою плотность к уже имеющимся. Однако значительную роль в данном моменте играет и случайность (рис. 87).

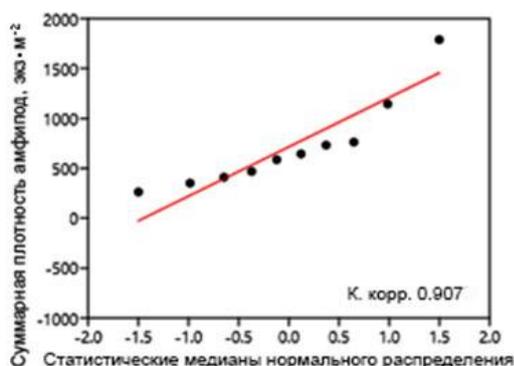


Рисунок 87 — Соответствие распределения суммарной плотности амфипод показателям нормального распределения в сообществе с митилястером-эдификатором перифитона береговых субстратов

Высокое значение коэффициента корреляции параметров нормального распределения и величин суммарной плотности свидетельствуют, что на конкретные значения суммарной плотности оказывают влияние множество факторов и параметров.

*Перифитон подвешенных в пелагиали конструкций.* В данном перифитоне присутствует только одно сообщество с мидией-эдификатором. Из анализа исключен вариант с преобладанием биомассы мидии по причине малого числа проб (4).

Суммарная плотность амфипод в обоих вариантах сообщества изменяется в широких пределах (табл. 20). Как видно из таблицы, диапазоны суммарной плотности между двумя вариантами сообщества близки, а средние значения статистически значимо не отличаются. Это указывает на то, что оба варианта сообщества представляют равные возможности для амфипод.

Таблица 20 — Параметры суммарной плотности амфипод в ряду исследованных вариантов сообщества с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций

Варианты сообщества с мидией эдификатором	Диапазоны колебаний суммарной плотности амфипод, экз·м <sup>-2</sup>	Среднее значение суммарной плотности амфипод, экз·м <sup>-2</sup>
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	36 – 211919	30270 ± 20446
Преобладает биомасса макрофитов	527 – 161481	43620 ± 6912

Распределение суммарной плотности амфипод по шкале числа видов амфипод представлено на рис. 88.

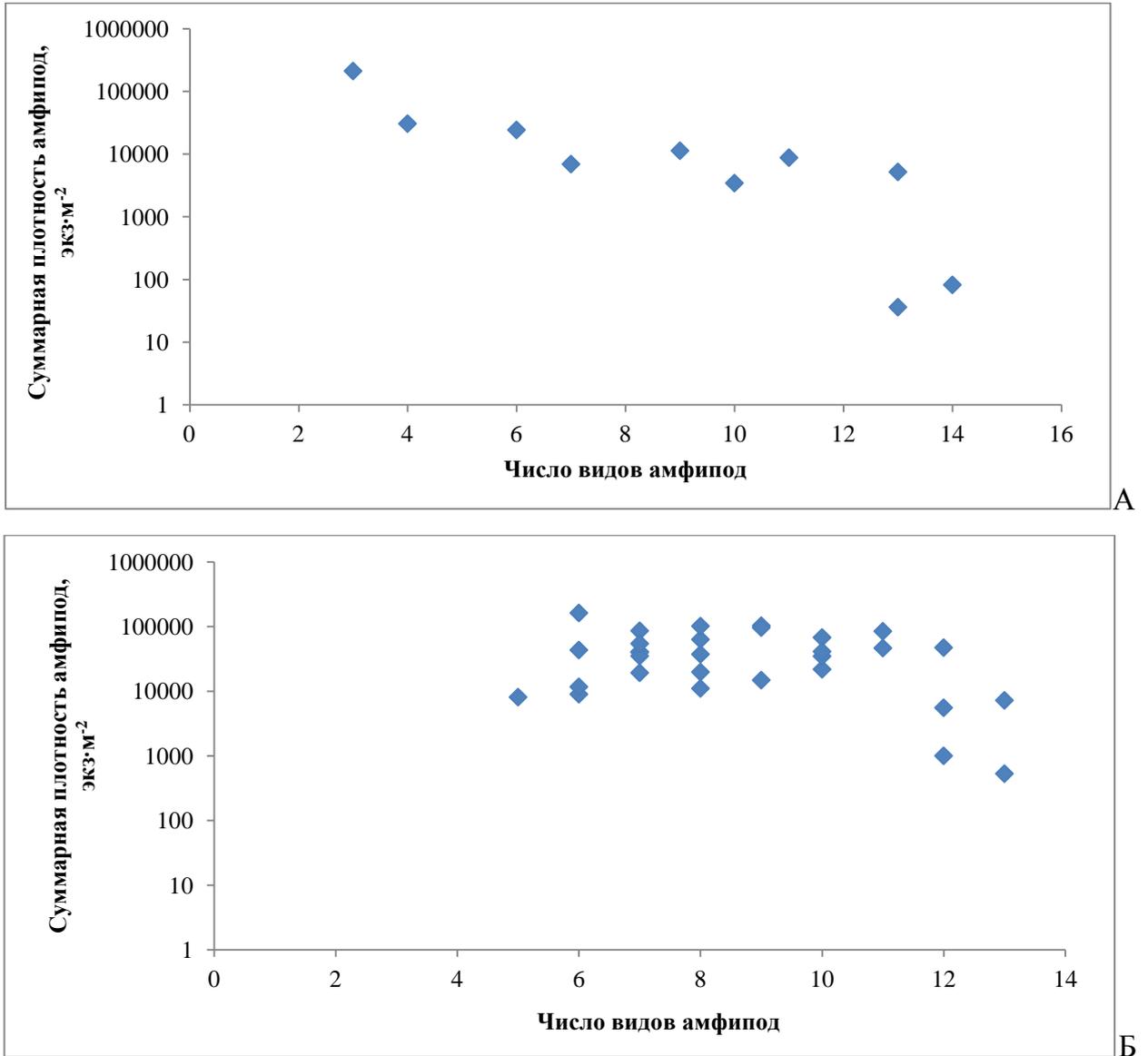


Рисунок 88 — Распределение суммарной плотности амфипод в поле значений числа видов амфипод в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А — биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Б — преобладает биомасса макрофитов

В обоих вариантах не прослеживается какой-либо тенденции в изменении величин суммарной плотности амфипод при увеличении или снижении числа видов

этих ракообразных. Значительная роль случайности в формировании суммарной плотности амфипод подтверждается на рис. 89.

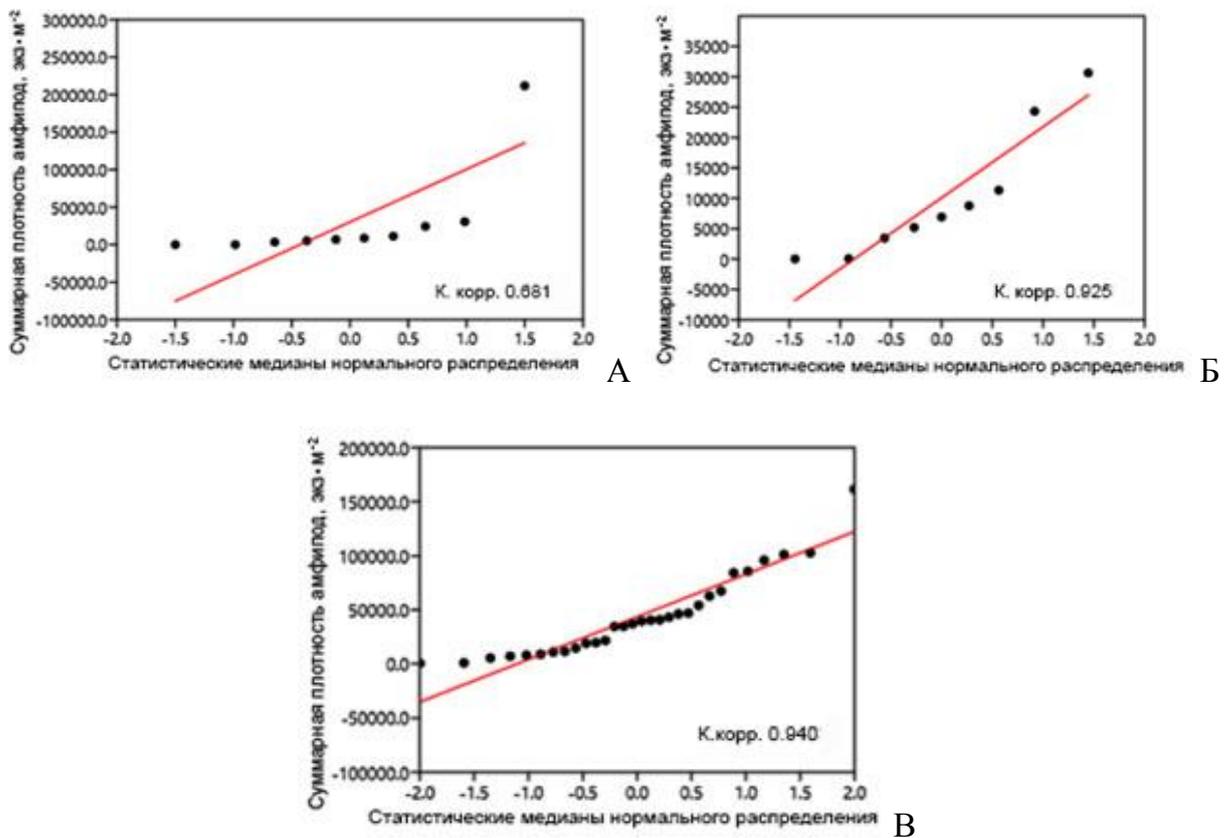


Рисунок 89 — Соответствие распределения суммарной плотности амфипод показателям нормального распределения в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А – биомасса мидий и макрофитов одного порядка, все значения; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка, без максимального значения; В – преобладает биомасса макрофитов

В варианте с биомассой мидий и макрофитов одного порядка значение коэффициента корреляции параметров нормального распределения и величин суммарной плотности амфипод близко к среднему (рис. 89, А). Однако, исключение единственного наибольшего значения, на порядок превышающего все остальные, повышает величину коэффициента корреляции почти до предельных значений (рис 89, Б). В целом, влияние случайности на распределение суммарной плотности в этом варианте велико, но в единичных случаях добавляется выделяющееся влияние какого-то

положительного фактора или параметра. Следует отметить, что экстремально высокая суммарная плотность амфипод в данной пробе и в данном варианте сообщества возникла по причине чрезвычайно высокой плотности одного вида – *J. marmorata*, доля особей которого составила 99% от всех особей амфипод. Следовательно, этот усиливающий параметр или фактор является важным именно для этого конкретного вида. Возможно, это особенности конфигурации перифитона в данной пробе, позволившие особям данного вида сформировать такую высокую плотность.

В варианте с преобладанием биомассы макрофитов значение к. корр. параметров нормального распределения и величин суммарной плотности амфипод высокое, что отражает важность случайности в накоплении особей амфипод в перифитоне.

**Заключение по главе 6.** Амфиподы – стабильная часть перифитона в прибрежье Чёрного моря. В перифитоне прибрежья Крыма таксономическое своеобразие амфипод соответствует таковой всего Чёрного моря, но вариабельность таксономического своеобразия ( $\Lambda^+$ ) ниже, что указывает на ограничения в выживании, прежде всего форм, требующих наличие рыхлого грунта. Распределение амфипод в перифитоне агрегировано. Сообщество с митилястером-эдификатором при отсутствии макрофитов и мидий значительно отличается от таковой с мидией-эдификатором (кластеризация и бутстреп поддержка). В сообществе с митилястером-эдификатором резко уменьшается число видов амфипод. Среди причин однородность конфигурации, мало убежищ (углублений, щелей), отсутствие пищи для амфипод-фитофагов. В ряду вариантов сочетания биомассы мидий и макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором нет значимого различия по спискам видов.

В сообществе с мидией-эдификатором при анализе распределения числа видов, значений индексов разнообразия, представленности амфипод, суммарной плотности амфипод, параметры и показатели амфипод распределяются близко к нормальному распределению, что указывает на множество влияющих факторов и параметров. Для перифитона подвешенных в пелагиали конструкций это распределение числа видов.

Выявлены следующие отличия показателей амфипод в вариантах сочетания биомассы мидий и макрофитов в перифитоне береговых субстратов.

1. При биомассе мидий и макрофитов одного порядка число видов значительно выше, других вариантов сочетания биомасс. Виды достигают максимум статуса

второстепенных, что указывает на оптимальное сочетание ресурсов для амфипод в данном варианте.

2. Виды субдоминанты в вариантах сообщества разные: при преобладании биомассы макрофитов – *C. acanthifera*, при преобладании биомассы мидий – *J. marmorata* и *A. crassipes*. Причина в адаптации: *C. acanthifera* – типичный обитатель макрофитов, а *J. marmorata* характерный обитатель перифитона искусственных конструкций [30, 222].
3. По максимальной плотности при преобладании биомассы мидий лидер *S. monoculoides*, при биомассе мидий и макрофитов одного порядка – *A. chiereghinii*, при преобладании биомассы макрофитов – *C. acanthifera*, т.е. виды разные. Все они трубки не строят, но адаптивная морфология разная: *C. acanthifera* мимикрирует под макрофиты, *A. chiereghinii* мелкоразмерные, с маскировочной окраской, *S. monoculoides* – мелкоразмерные, тело компактное, окраска маскировочная.
4. Большинство видов амфипод в перифитоне береговых субстратов имеют более высокую максимальную плотность при преобладании биомассы макрофитов.

В перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций по доле от суммарной плотности и максимальной плотности при преобладании биомассы макрофитов лидер – *C. acanthifera*, типичный обитатель макрофитов [30], в двух других вариантах абсолютный доминант *J. marmorata*, характерный для перифитона искусственных конструкций [222]. Амфиподы не связаны с показателями макрофитов: числом видов, значением индекса полидоминантности, значением индекса равномерности «J».

Между перифитоном береговых субстратов и подвешенных в пелагиали конструкций отмечены следующие отличия:

1. В перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций больше выражена неравномерность распределения плотности видов (вероятная причина доминирование *J. marmorata*).
2. В перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций, с встречаемостью выше 50% отмечен вид монокорифидной жизненной формы трубкажилов *M. insidiosum*, отсутствующей в этой категории в перифитоне береговых субстратов.

3. По максимальной плотности в перифитоне подвешенных в пелагиали субстратов при биомассе макрофитов и мидии одного порядка доминирует *J. marmorata*, а на береговых конструкциях – *A. chiereghinii*.

В перифитоне береговых субстратов между вариантами сочетания биомассы мидий и макрофитов нет значимых отличий по индексу полидоминантности, индексу выравненности «J», нет абсолютных доминант и доминант (по шкале Любарского); сходна доля видов с встречаемостью выше 50%.

Между перифитоном, подвешенным в пелагиали, и на береговых субстратах в случае с преобладанием биомассы макрофитов нет отличий по лидеру (*C. acanthifera*). Сходны распределение суммарной плотности и встречаемости.

Семь видов с встречаемостью выше 50% для перифитона береговых субстратов типичны для водорослей и перифитона (*A. ramondi*, *S. monoculoides*, *D. spinosa*, *C. acanthifera*, *M. gryllotalpa*, *E. difformis*, *H. pontica*). Их успешное выживание связано с морфологией придатков, участвующих в добыче пищи и пищевым спектром. Преимущественно это виды полифаги (детрит, макрофиты, диатомовые водоросли [30]). Эффективны компактность или мимикрия под макрофиты, защитная окраска тела и использование гнатопод. Менее удачны относительно крупные размеры тела, наличие развитых третьих уropод «рулей», использование гнатопод в сочетании с антеннами как сложной ловчей сети для сбора детрита. Ограничивают выживание узкая специализация, например, приспособленность к жизни в губках, гидроидных полипов или холодолюбивость. (*G. carinatus*).

В перифитоне береговых субстратов, среди лидеров по максимальной плотности нет трубкажилов. В перифитоне подвешенных в пелагиали субстратов подавляющее большинство видов имеют максимальную плотность выше в варианте с преобладанием биомассы макрофитов.

В перифитоне береговых субстратов не выявлено какой-либо тенденции при сравнении суммарной плотности амфипод и количества видов. Зависимости суммарной плотности амфипод от показателей макрофитов (биомассы, числа видов, индекса полидоминантности, индекса равномерности «J») не выявлено.

*Сообщество с митилястером-эдификатором.* Сообщество характеризуется бедностью видового состава (в среднем  $2,3 \pm 0,30$  вида на пробу), малой встречаемостью,

малой плотностью всех видов и суммарной плотностью, кроме *S. monoculoides*. Единственный вид, успешно освоивший эту среду, мелкоразмерный *S. monoculoides*, который в дополнение к малой длине особей компактен, обладает маскировочной окраской и питается различной пищей, что в сумме дало ему преимущество. В материалах главы использованы следующие работы автора: [32; 33; 34; 36; 39; 40, 41; 42; 43; 45; 46, 53; 56, 60, 264].

## ГЛАВА 7 ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ АМФИПОД В ПЕРИФИТОНЕ ПРИБРЕЖЬЯ КРЫМА

*Экологические группы амфипод.* Из всех выделенных экологических групп амфипод в Черном и Азовском морях (трубкожилы; кривосиниты; мезопсаммофилы; перфораторы; комменсалы) в перифитоне Черного моря отмечаются почти исключительно две – трубкожилы и кривосиниты. Очень незначительно в перифитоне представлены перфораторы бианколинидной жизненной формы (*B. algalicola*, *C. terebrans*), представленные в весьма специфических локальных условиях (*B. algalicola* – крупные бурые макрофиты *E. crinita* и *G. barbata*, *C. terebrans* – древесина). Амфиподы-перфораторы также будут проанализированы в данной главе.

Трубкожилы отличаются малоподвижным образом жизни, стараясь не удаляться далеко от построенной трубки, а после разрушения трубки строят новую [30]. Для них характерно образование достаточно плотных поселений на выбранном пригодном субстрате. Кривофилы, напротив, либо активно перемещаются по субстрату, либо прячутся в каких-либо микро углублениях, или же маскируются под соответствующий субстрат.

К трубкожилам относится 27 видов. Из табл. 21 видно, что в Чёрном море кривосинитов обитает почти вдвое больше, чем трубкожилов.

Таблица 21 — Список видов трубкожилов и кривосинитов (без понто-каспийской фауны) Чёрного и Азовского морей [30; 31; 265].

Виды трубкожилов	Виды кривосинитов
<i>Ampelisca diadema</i> (A. Costa, 1853)	<i>Apherusa chierighinii</i> Giordani-Soika, 1949 (Приложение А, рис. 138)
<i>Ampelisca pseudosarsi</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	<i>Apothyale crassipes</i> (Heller, 1866) (Приложение А, рис. 136)
<i>Ampelisca pseudospinimana</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	<i>Apothyale perieri</i> (Lucas, 1849)
<i>Ampelisca spinipes</i> Boeck, 1861	<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	<i>Caprella danilevskii</i> Czerniavski, 1868

---

<i>Centraloecetes cf. neapolitanus</i> (Schiecke, 1978) [270]	<i>Caprella cf. equilibra</i> Say, 1818 (Приложение А, рис. 143) [271]
<i>Cheirocratus sundevalli</i> (Rathke, 1843)	<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879
<i>Crassicorophium crassicorne</i> (Bruzelius, 1859)	<i>Caprella mitis</i> Mayer, 1890
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1857)	<i>Caprella rapax</i> Mayer, 1890
<i>Erichthonius difformis</i> H. Milne-Edwards, 1830	<i>Chaetogammarus olivii</i> (H. Milne-Edwards, 1830)
<i>Erichthonius punctatus</i> (Spence Bate, 1857)	<i>Cryptorchestia cavimana</i> (Heller, 1865)
<i>Jassa marmorata</i> Holmes, 1905 (Приложение А, рис. 137)	<i>Deflexilodes gibbosus</i> (Chevreux, 1888)
<i>Plumulojassa ocia</i> (Spence Bate, 1862)	<i>Deflexilodes griseus</i> (DellaValle, 1893)
<i>Leptocheirus pilosus</i> Zaddach, 1844	<i>Deshayesorhestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)
<i>Medicorophium runcicorne</i> (DellaValle, 1893)	<i>Dexamine spiniventris</i> (Costa, 1853)
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869	<i>Dexamine spinosa</i> (Montagui, 1813)
<i>Microdeutopus algicola</i> DellaValle, 1893	<i>Dexamine thea</i> Boeck, 1861
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke, 1843)	<i>Echinogammarus foxi</i> (Schellenberg, 1928) (Приложение А, рис. 141)
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	<i>Echinogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1899)
<i>Microdeutopus stationis</i> DellaValle, 1893	<i>Echinogammarus karadagiensis</i> Grintsov, 2009 (Приложение А, рис. 134)
<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)	<i>Gammarellus carinatus</i> (Rathke, 1843)
<i>Microprotopus longimanus</i> Chevreux, 1887	<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)
<i>Microprotopus maculatus</i> Norman, 1867	<i>Gammarus crinicornis</i> Stock, 1966
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1966
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawfort, 1937) (Приложение А, рис. 139)	<i>Gammarus subtypicus</i> Stock, 1966
<i>Photis longicaudata</i> (Spence Bate & Westwood, 1862)	<i>Harpinia crenulata</i> (Boeck, 1871)
<i>Pleonexes helleri</i> (Karaman, 1975)	<i>Harpinia dellavallei</i> Chevreux, 1910
<i>Siphonoecetes (Centraloecetes) dellavallei</i> Stebbing, 1899	<i>Hyale pontica</i> Rathke, 1847
	<i>Megaluropus massiliensis</i> Ledoyer, 1976
	<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)
	<i>Melita cf. setiflagella</i> Yamato, 1988 [59]
	<i>Nannonyx goesi reductus</i> Greze, 1975
	<i>Nototropis guttatus</i> Costa, 1853
	<i>Nototropis massiliensis</i> Bellan-Santini, 1975 (Приложение А, рис. 140)
	<i>Orchestia gammarellus</i> (Pallas, 1766)
	<i>Orchestia mediterranea</i> Costa, 1853
	<i>Orchestia montagui</i> Audouin, 1826
	<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)
	<i>Parhyale aquilina</i> (Costa, 1857)

---

	<i>Parhyale taurica</i> Grintsov, 2009
	<i>Periocolodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)
	<i>Phthisica marina</i> Slabber, 1869
	<i>Platorchestia platensis</i> (Krøyer, 1845) (Приложение А, рис. 142)
	<i>Protoyale (Boreohyale) camptonyx</i> (Heller, 1866)
	<i>Protoyale (Protohyale) schmidtii</i> (Heller, 1866)
	<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)
	<i>Stenothoe marina</i> (Spence Bate, 1856)
	<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)
	<i>Speziorchestia stephensi</i> Cecchini, 1928
	<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906
	<i>Talitrus saltator</i> (Montagu, 1808)
	<i>Tritaeta gibbosa</i> (Spence Bate, 1862)
Всего 27 видов	Всего 52 вида

В перифитоне это соотношение числа трубкажилов и кривосинитов, в целом подтверждается (табл. 22).

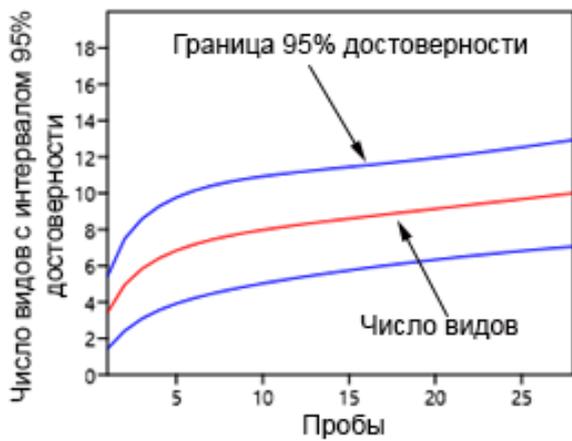
Таблица 22 — Соотношение числа трубкажилов и кривосинитов, в вариантах соотношения биомассы мидий и макрофитов в сообществах с мидией-эдификатором и митилястером-эдификатором перифитона береговых субстратов и подвешенных в пелагиали конструкций

Варианты сообществ	Трубкажилы, число видов (% от всех видов)	Кривосиниты, число видов (% от всех видов)
Сообщество с мидией-эдификатором		
Преобладает биомасса мидии, береговые субстраты	10 (34%)	19 (66%)
Биомасса мидии и макрофитов одного порядка, береговые субстраты	8 (30%)	19 (70%)
Преобладает биомасса макрофитов, береговые субстраты	11 (31%)	25 (69%)
Биомасса мидии и макрофитов одного порядка, мидийные фермы	6 (38%)	10 (62%)
Преобладает биомасса макрофитов, мидийные фермы	8 (35%)	15 (65%)

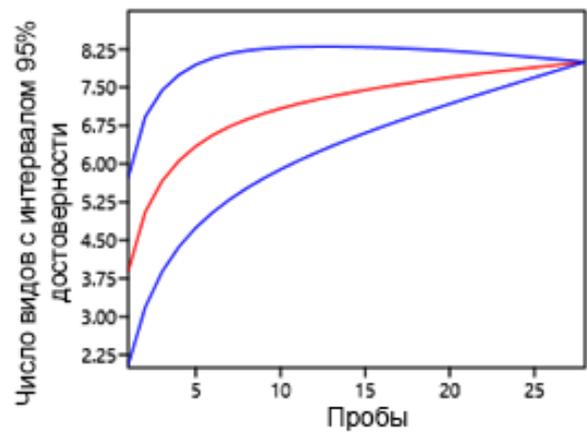
Сообщество с митилястером-эдификатором		
Биомасса митилястеров преобладает, мидии и макрофиты отсутствуют, береговые субстраты	3 (43%)	4 (57%)

Некоторое отличие отмечено для перифитона с митилястером-эдификатором (повышенная доля трубочкилов).

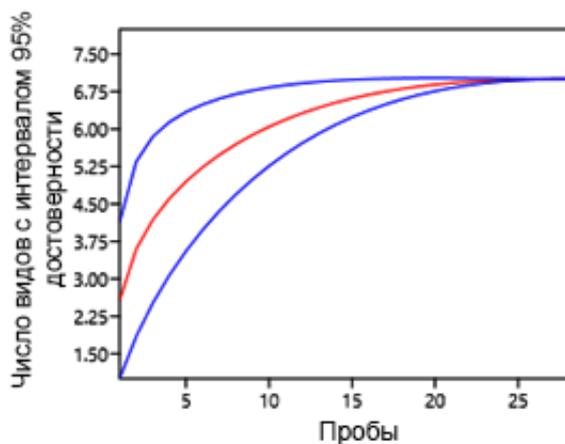
Для оценки охваченности разнообразия амфипод двух экологических групп на основе отобранных проб был использован метод “sample rarefaction” [276]. В результате проведенных расчетов получены графики, отражающие охваченность видового разнообразия трубочкилов и кривосинитов во всех сообществах (рис. 90, 91).



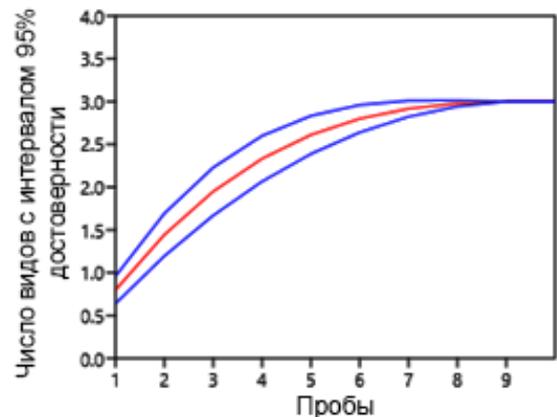
А



Б



В



Г

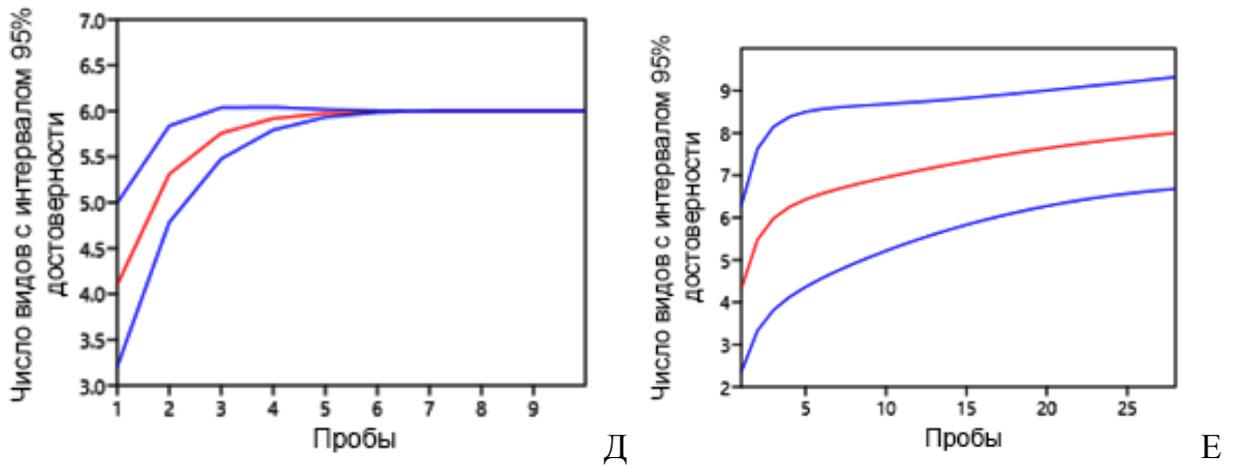
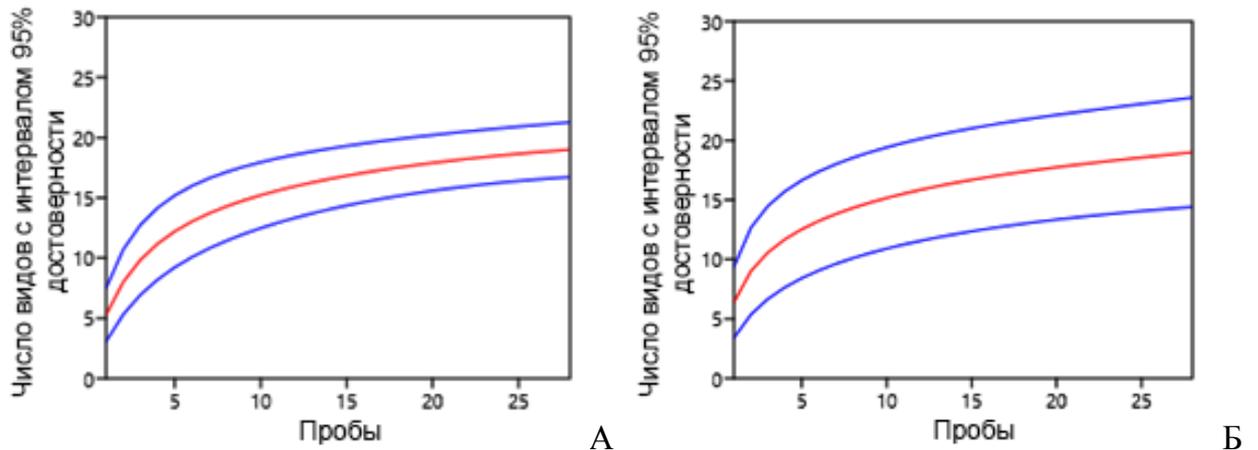


Рисунок 90 — Графики накопления видов трубочкилов в ряду проанализированных проб (метод разрезания по пробам). А – перифитон береговых субстратов, сообщество с мидией-эдификатором, преобладает биомасса мидии; Б – перифитон береговых субстратов, сообщество с мидией-эдификатором, биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – перифитон береговых субстратов, сообщество с мидией-эдификатором, преобладает биомасса макрофитов; Г – перифитон береговых субстратов, сообщество с митилиастером-эдификатором; Д – перифитон подвешенных в пелагиали конструкций, биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Е – перифитон подвешенных в пелагиали конструкций, преобладает биомасса макрофитов



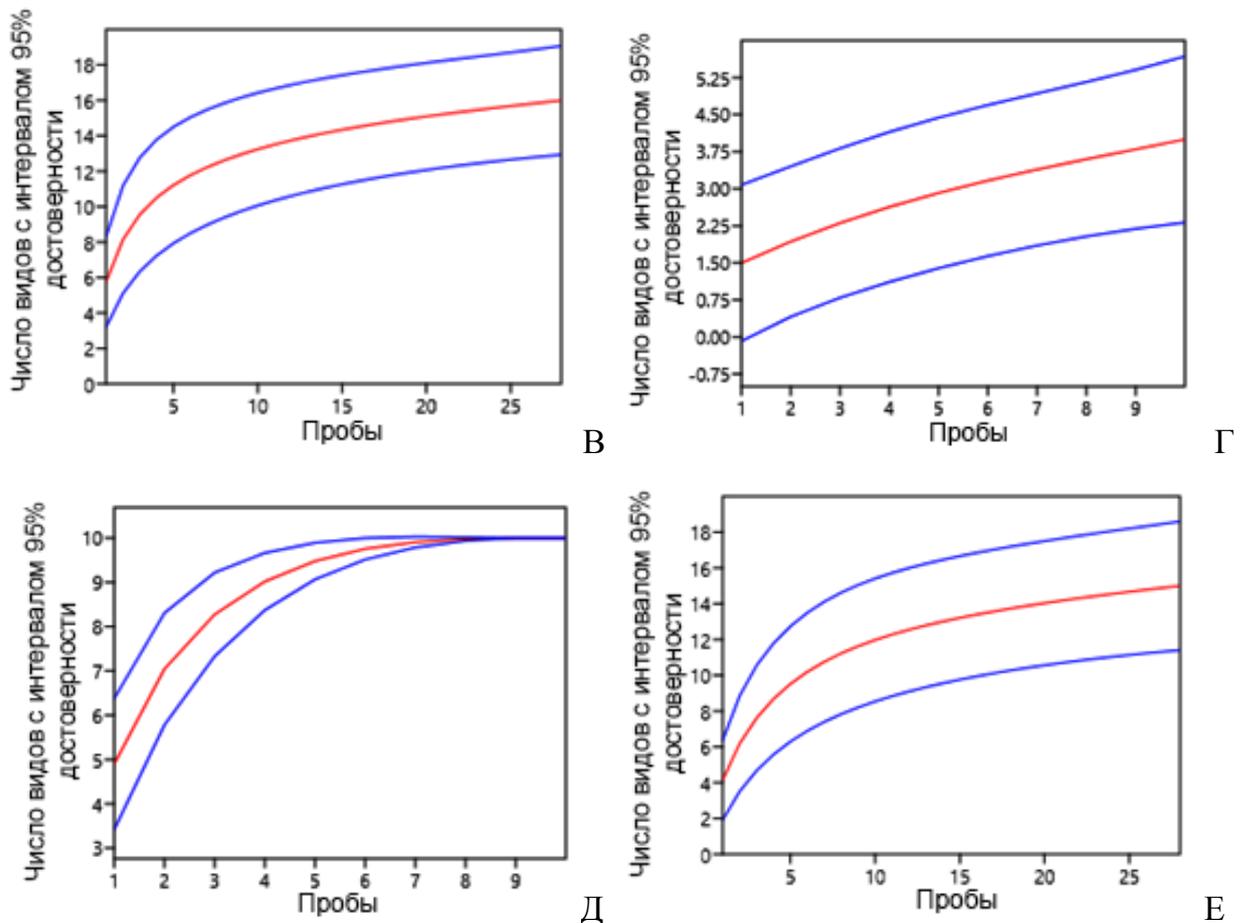


Рисунок 91 — Графики накопления видов кривосинитов, в ряду проанализированных проб (метод разрежения по пробам). А – перифитон береговых субстратов, сообщество с мидией-эдификатором, преобладает биомасса мидии; Б – перифитон береговых субстратов, сообщество с мидией-эдификатором, биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – перифитон береговых субстратов, сообщество с мидией-эдификатором, преобладает биомасса макрофитов; Г – перифитон береговых субстратов, сообщество с митилястером-эдификатором; Д – перифитон подвешенных в пелагиали конструкций, биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Е – перифитон подвешенных в пелагиали конструкций, преобладает биомасса макрофитов

Почти во всех вариантах сообществ и для трубкажилов, и для кривосинитов, кривые вышли на плато (рис. 90 и 91), что свидетельствует о достаточном объеме взятых выборок для дальнейшего анализа. Единственный вариант для кривосинитов – сообщество с митилястером-эдификатором береговых субстратов, где кривая не вышла на плато. Этот случай для данного варианта будет учтен при анализе результатов.

Частично параметры трубокжилов и кривосинитов были рассмотрены выше в главе посвященной всем амфиподам (встречаемость, максимальная плотность, доли от общей плотности). Рассмотрим особенности качественного и количественного распределения особей двух экологических групп амфипод в соответствующих прибрежных биотопах с использованием следующих методов: кластерный анализ (с бутстреп поддержкой), анализ индексов видового разнообразия, анализ числа видов со сравнением показателей количественных и разнообразия макрофитов, представленность обеих экологических групп.

### 7.1 Качественные параметры трубокжилов и кривосинитов

Особи амфипод обеих экологических групп распределяются в пространстве агрегировано. На это указывают высокие значения индекса Лексиса в обоих сообществах как для перифитона береговых субстратов, так и для перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. Для трубокжилов и кривосинитов отмечены следующие величины индекса Лексиса и среднего значения плотности (табл. 23). Из анализа исключили вариант с преобладанием биомассы мидий в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций из-за малого числа проб (4).

Таблица 23 — Значения индекса Лексиса и среднего значения плотности амфипод двух экологических групп в вариантах сообществ перифитона береговых субстратов и перифитона подвешенных в пелагиали конструкций

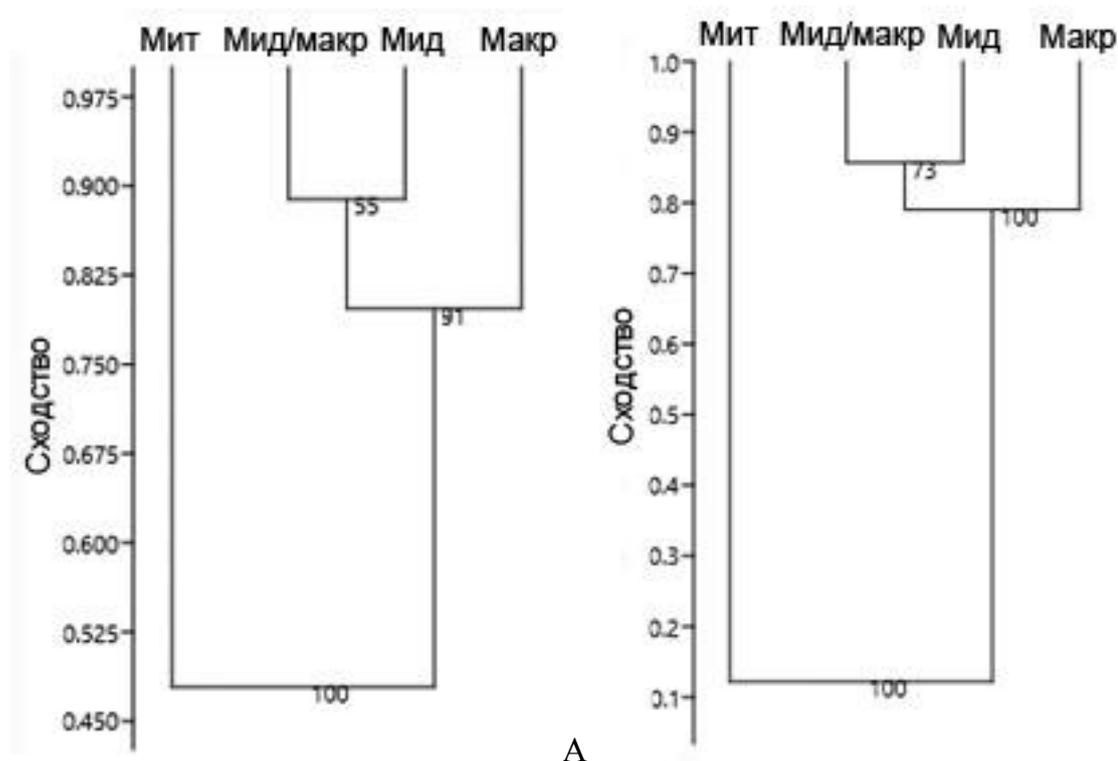
Варианты сообществ	Трубокжилы	Кривосиниты
Перифитон береговых субстратов, сообщество с мидией-эдификатором		
Преобладает биомасса мидий	Индекс Лексиса – 107,97; Среднее значение плотности – 4635 экз. · м <sup>-2</sup>	Индекс Лексиса – 113,33; Среднее значение плотности – 7734 экз. · м <sup>-2</sup>
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка.	Индекс Лексиса – 58,02; Среднее значение плотности – 1385 экз. · м <sup>-2</sup>	Индекс Лексиса – 75,62; Среднее значение плотности – 4724 экз. · м <sup>-2</sup>
Преобладает биомасса макрофитов	Индекс Лексиса – 179,42; Среднее значение плотности – 4121 экз. · м <sup>-2</sup>	Индекс Лексиса – 229,85; Среднее значение плотности – 5528 экз. · м <sup>-2</sup>

Перифитон береговых субстратов, сообщество с митилястером-эдификатором		
Мидии и макрофиты отсутствуют	Индекс Лексиса – 7,22; Среднее значение плотности – 41 экз.·м <sup>-2</sup>	Индекс Лексиса – 16,09; Среднее значение плотности – 675 экз.·м <sup>-2</sup>
Перифитон подвешенных в пелагиали конструкций, сообщество с мидией-эдификатором		
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	Индекс Лексиса – 379,11; Среднее значение плотности – 28711 экз.·м <sup>-2</sup>	Индекс Лексиса – 37,86; Среднее значение плотности – 1558 экз.·м <sup>-2</sup>
Преобладает биомасса макрофитов	Индекс Лексиса – 126,78; Среднее значение плотности – 22876 экз.·м <sup>-2</sup>	Индекс Лексиса – 225,63; Среднее значение плотности – 20744 экз.·м <sup>-2</sup>

Как следует из табл. 23, все значения Лексиса отражают сильную агрегированность особей во всех вариантах. Вследствие высокой степени агрегированности особей многие методы статистического анализа исключены. Все последующие методы те же, что использованы для анализа амфипод в целом.

*Анализ структуры амфипод двух экологических групп с использованием кластеризации и ординации для перифитона береговых конструкций.*

Результаты кластеризации видовых составов трубкожилов и кривосинитов представлены на рис. 92.



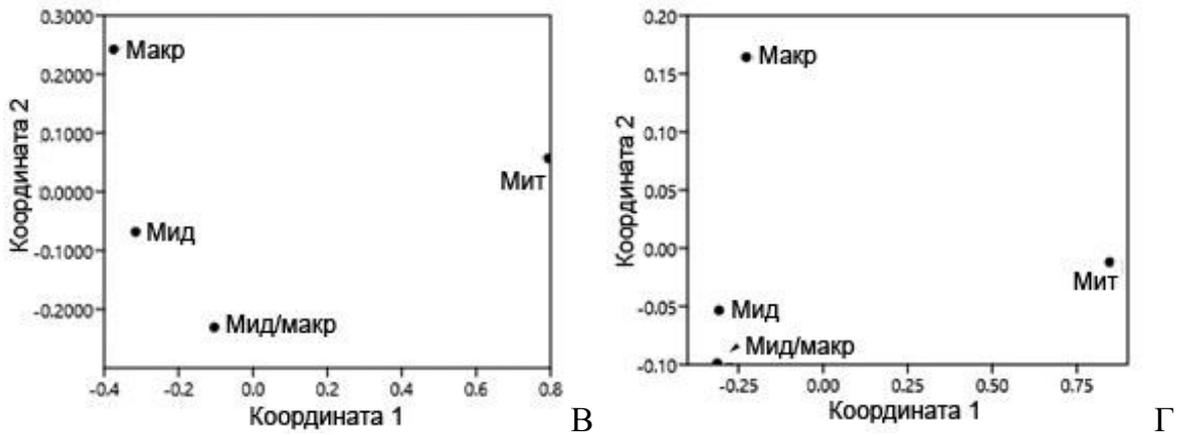


Рисунок 92 — Дендрограммы и графики NMDS анализа для трубокжилов (А, В) и кривосинитов (Б, Г) из перифитона береговых субстратов. Мера сходства – индекс Брея-Кертиса. Режим «присутствие/отсутствие». «Мид» – преобладание биомассы мидии; «Мид/макр» – биомассы мидии и макрофитов одного порядка; «Макр» – преобладание биомассы макрофитов; «Мит» – митилястер-эдификатор

В сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов среди сочетаний биомассы мидии и макрофитов в сообществе, нет значимого различия, как у трубокжилов, так и у кривосинитов, как по значениям индекса Брея-Кертиса, так и для бутстреп поддержки. В сообществе с митилястером-эдификатором разница для трубокжилов больше, чем внутри сообщества с мидией-эдификатором. Однако значение индекса Брея-Кертиса существенно выше, чем в аналогичном случае для кривосинитов. Если эта разница для трубокжилов составляет 0,5 (рис. 92, А), то для кривосинитов – 0,12 (рис. 92, Б). Подобное различие можно объяснить большей приспособленностью трубокжилов к перифитону, где митилястер-эдификатор. Дополнительные возможности выжить трубокжилам предоставляют трубки, которые скрывают их от хищников.

*Анализ структуры амфипод двух экологических групп с использованием кластеризации и ординации для конструкций в пелагиали (мидийные фермы).*

Результаты кластеризации (с бутстреп поддержкой) и NMDS анализа для всего массива данных двух экологических групп представлены на рис 93.

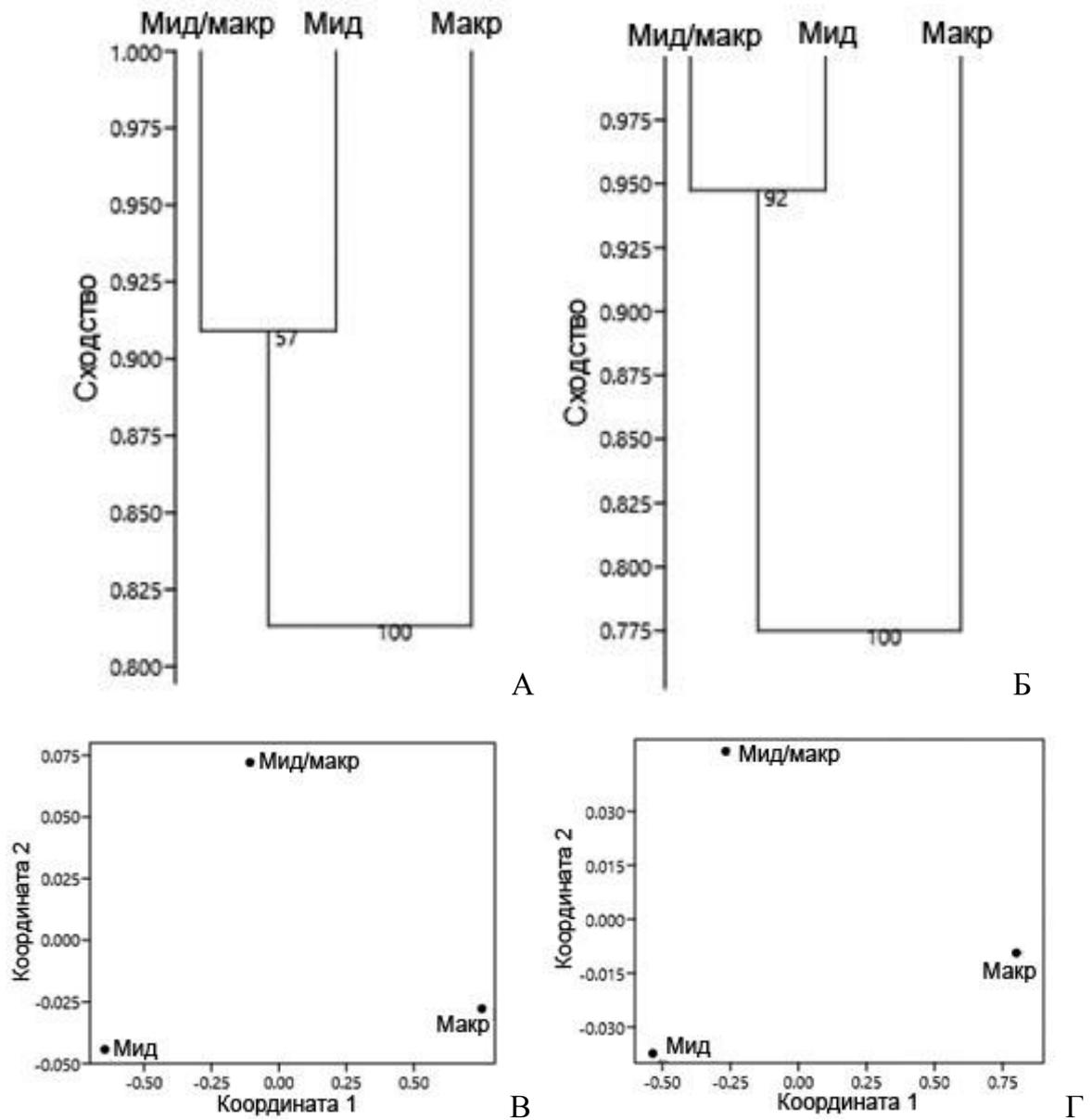


Рисунок 93 — Дендрограмма и график NMDS анализа для трубкажилов (А, В) и кривосинитов (Б, Г), из перифитона мидийных ферм. Мера сходства – индекс Брея-Кертиса. Режим «присутствие/отсутствие». «Мид» – преобладание биомассы мидии; «Мид/макр» – биомассы мидии и макрофитов одного порядка; «Макр» – преобладание биомассы макрофитов

В отличие от береговых конструкций, в перифитоне мидийных ферм отсутствует сообщество с митилястером-эдификатором. Сообщество с мидией представлена во всех отобранных пробах. Как и для береговых конструкций, в перифитоне мидийных ферм, сходство сочетаний видов трубкажилов и кривосинитов значимо (индекс Брея-Кертиса

0,80 и 0,90 для трубкажилов, а также 0,78 и 0,95 для кривосинитов). Это подтверждается высокими величинами бутстреп поддержки (57 и 100 для трубкажилов, а также 92 и 100 для кривосинитов). Таким образом, обе экологические группы амфипод одинаково успешно выживают в перифитоне мидийных ферм при разном сочетании биомассы мидии и макрофитов. Графики NMDS анализа практически идентичны для обеих групп, где все выбранные варианты данного сообщества равнозначно отстоят друг от друга, что также указывает на высокую способность амфипод этих групп выживать в данном перифитоне.

*Число видов.*

*Береговые субстраты.* Из анализа числа видов перифитона береговых субстратов исключили сообщество с митилястером-эдификатором, по причине малого числа видов в пробах у обеих экологических групп амфипод (оп 1-2 видов в пробах)

*Сообщество с мидией-эдификатором.* Показатели числа видов трубкажилов и кривосинитов, представлены в табл. 24.

Таблица 24 — Показатели числа видов амфипод сообщества с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов

<b>Варианты сообщества с мидией-эдификатором</b>	<b>Трубкажилов, диапазоны числа видов (по пробам)</b>	<b>Кривосиниты, диапазоны числа видов (по пробам)</b>
Преобладает биомасса мидий	от 1 до 7 видов	от 3 до 9 видов
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	от 1 до 7 видов	от 4 до 10 видов
Преобладает биомасса макрофитов	от 1 до 7 видов	от 1 до 11 видов

Для трубкажилов ни один из вариантов данного сообщества не отличается от остальных. Все показатели представляют фактически единый элемент среды обитания. При этом реализуется вселение в отдельные фрагменты перифитона подавляющего большинства от всех видов трубкажилов, выявленных в этом перифитоне. Так, из 10 видов трубкажилов в варианте с преобладанием биомассы макрофитов, в отдельные фрагменты перифитона вселяется 7 видов; в варианте с биомассой мидий и макрофитов одного порядка – 7 видов из 8; в варианте с преобладанием биомассы макрофитов – 7 видов из 11. Данное обстоятельство свидетельствует в принципе о высокой

приспособленности трубкожилов к данному перифитону. Однако мозаичность перифитона и его разная пригодность между отдельными участками ограничивает вселение видов в отдельные фрагменты данного сообщества, в результате чего на некоторых участках можно найти лишь 1 вид или вовсе не найти трубкожилов. Как правило, это оголенные участки с почти не выраженными макрофитами, интенсивно посещаемые хищниками.

Для кривосинитов, между вариантами данного перифитона имеются некоторые небольшие отличия. При преобладании биомассы макрофитов шире диапазон числа видов, чем двух других вариантах. Между двумя другими вариантами отличий меньше. Однако, пределы диапазонов принципиально не отличаются.

Насыщенность видами данной экологической группы амфипод исследованных фрагментов перифитона ниже, чем для трубкожилов. Наибольшее число отмеченных видов в расчете на 1 пробу по всем вариантам сообщества составляет примерно половину списка всех выявленных видов; 9 видов из 19 для варианта с преобладанием биомассы мидий; 10 видов из 19 для варианта с биомассой мидии и макрофитов одного порядка; 11 видов из 25 в варианте с преобладанием биомассы макрофитов. Это свидетельствует о меньшей эффективности заселять данный перифитон у кривосинитов, по сравнению с трубкожилами. Отчасти это объясняется разным составом кривосинитов, в который входят редкие виды, виды с жесткими требованиями к среде обитания и виды, для которых перифитон не является основной средой обитания.

На формирование числа видов амфипод обеих экологических групп существенное влияние оказывает случайность, обусловленная в свою очередь одновременным воздействием множества факторов, которые к тому же и сами взаимодействуют между собой. Соответствие показателей нормального распределения и исследованных данных подтверждается на графиках и значениях коэффициента корреляции между медианами нормального распределения и данными по числу видов (рис. 94).

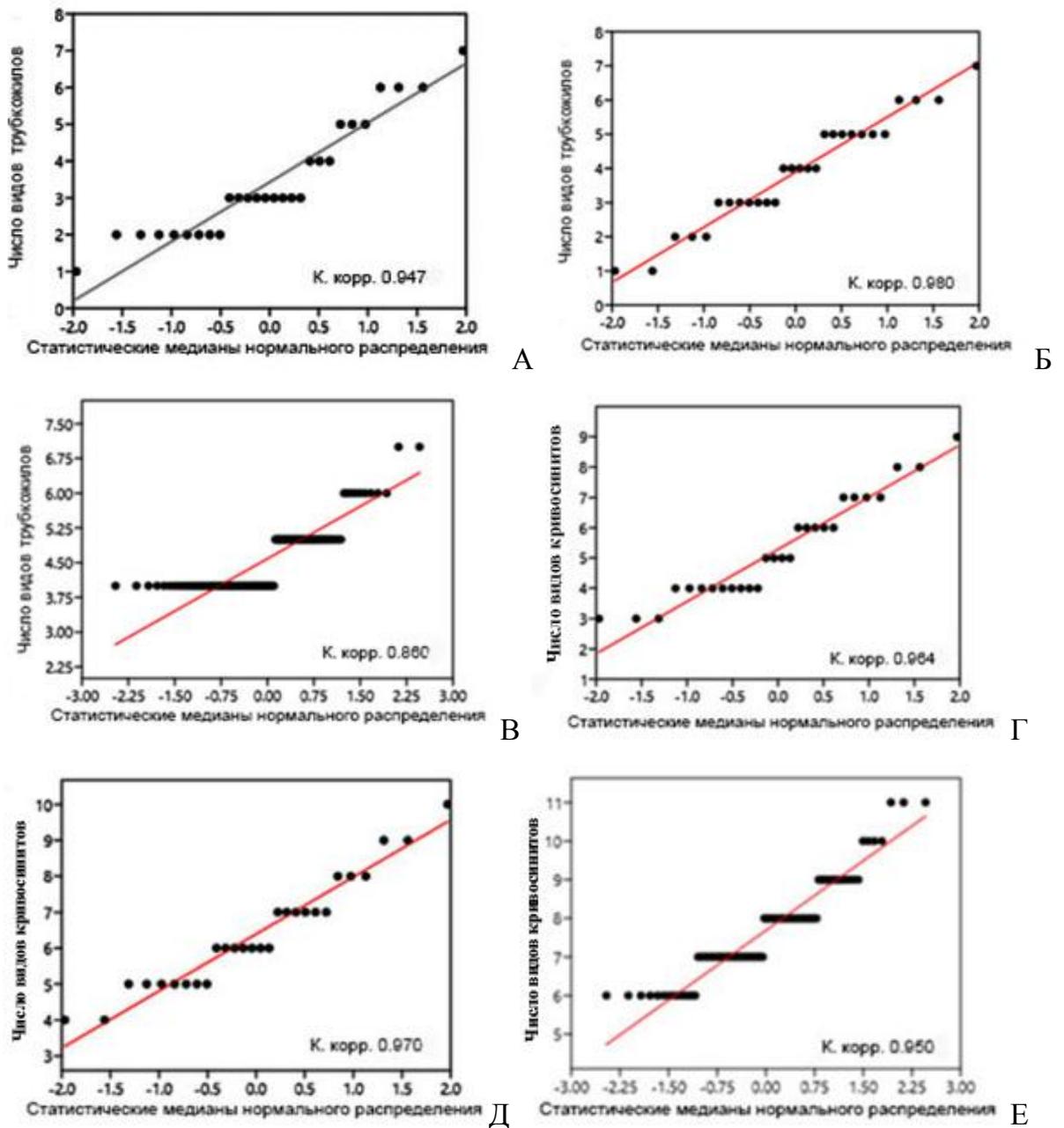
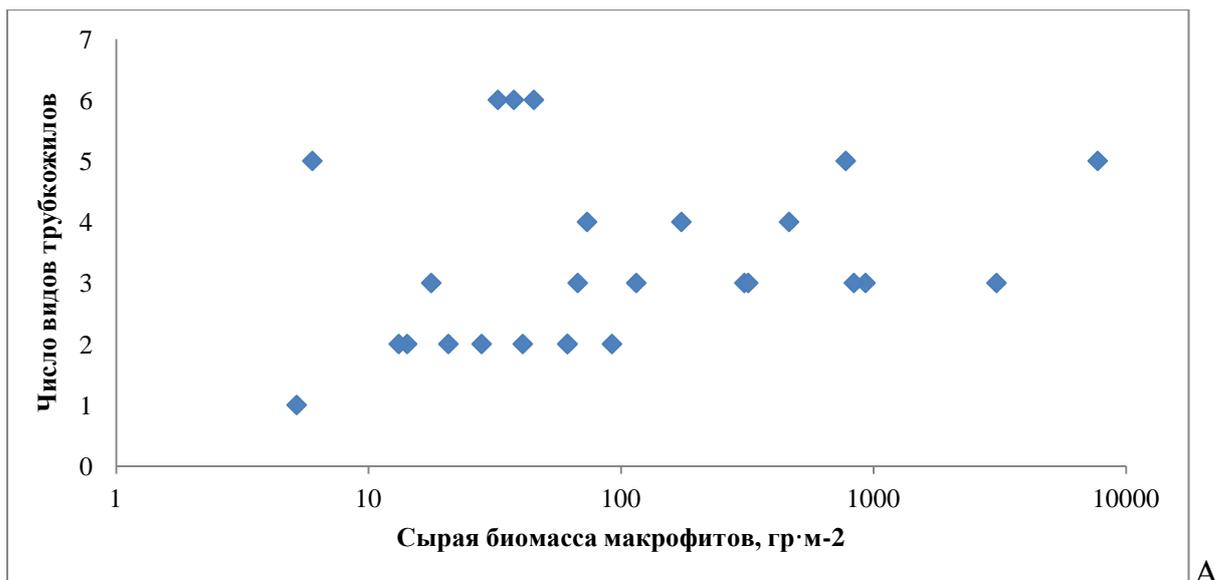


Рисунок 94 — Соответствие распределения числа видов трубокжиллов (А-В) и кривосинитов (Г-Е), нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределением числа видов

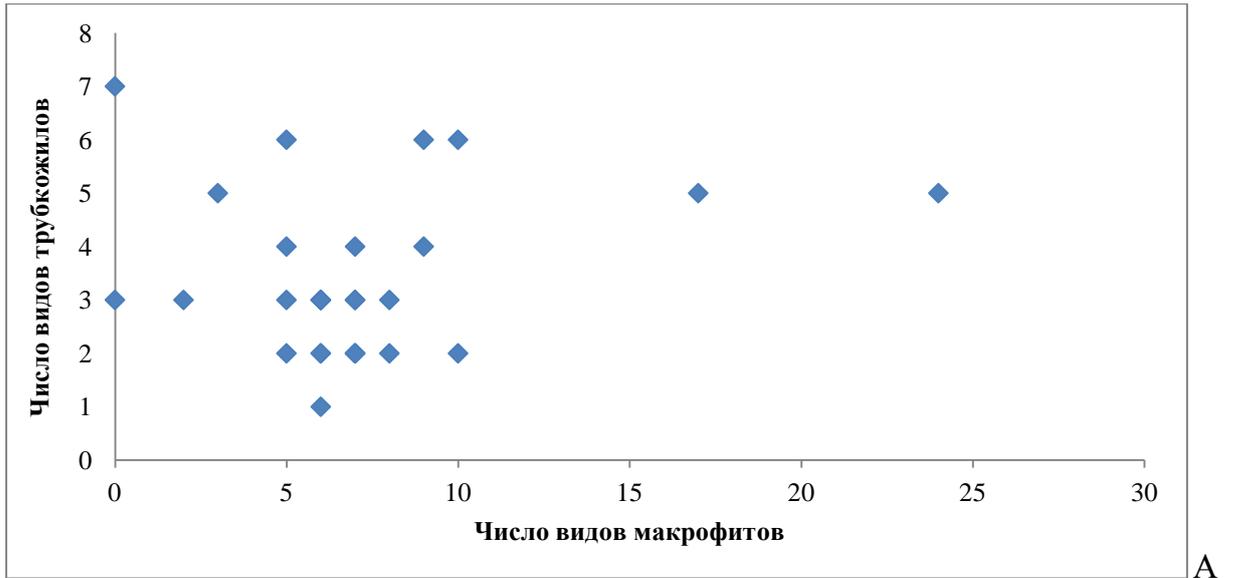
Все корреляции между статистическими медианами нормального распределения и распределением числа видов имеют высокие значения для всех вариантов сообществ как трубочкилов, так и кривосинитов. Это отражает значительную роль случайности в формировании числа видов на участках перифитона.

Поскольку большую роль для амфипод играют макрофиты, как источник питания и среда, в которой можно укрыться от хищников [30, 31, 133], отдельно проанализировано распределение числа видов амфипод обеих экологических групп и показателей обилия и разнообразия макрофитов (суммарная биомасса макрофитов, число видов макрофитов, индекс полидоминантности макрофитов, индекс равномерности «J» макрофитов). Результаты сравнения представлены на рисунках 95-98.

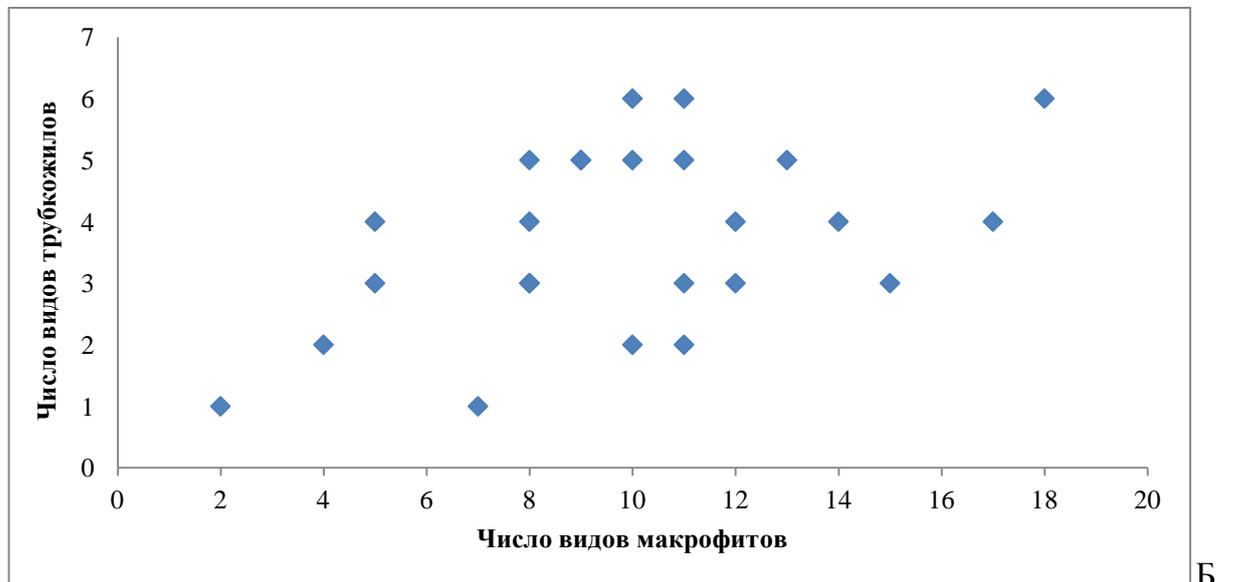




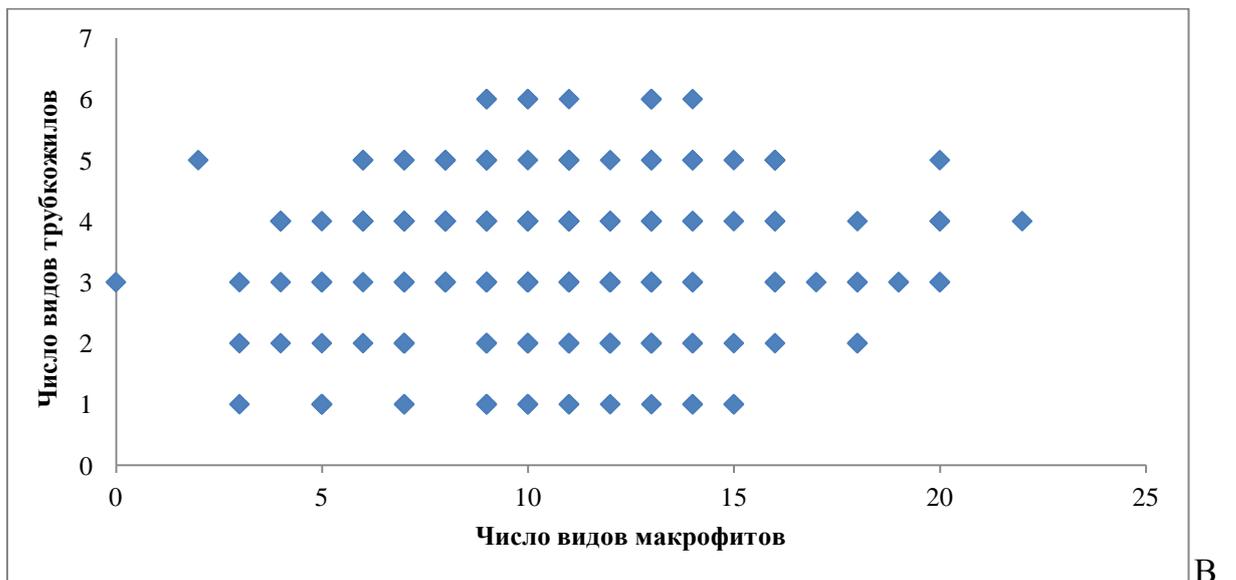




А



Б



Б

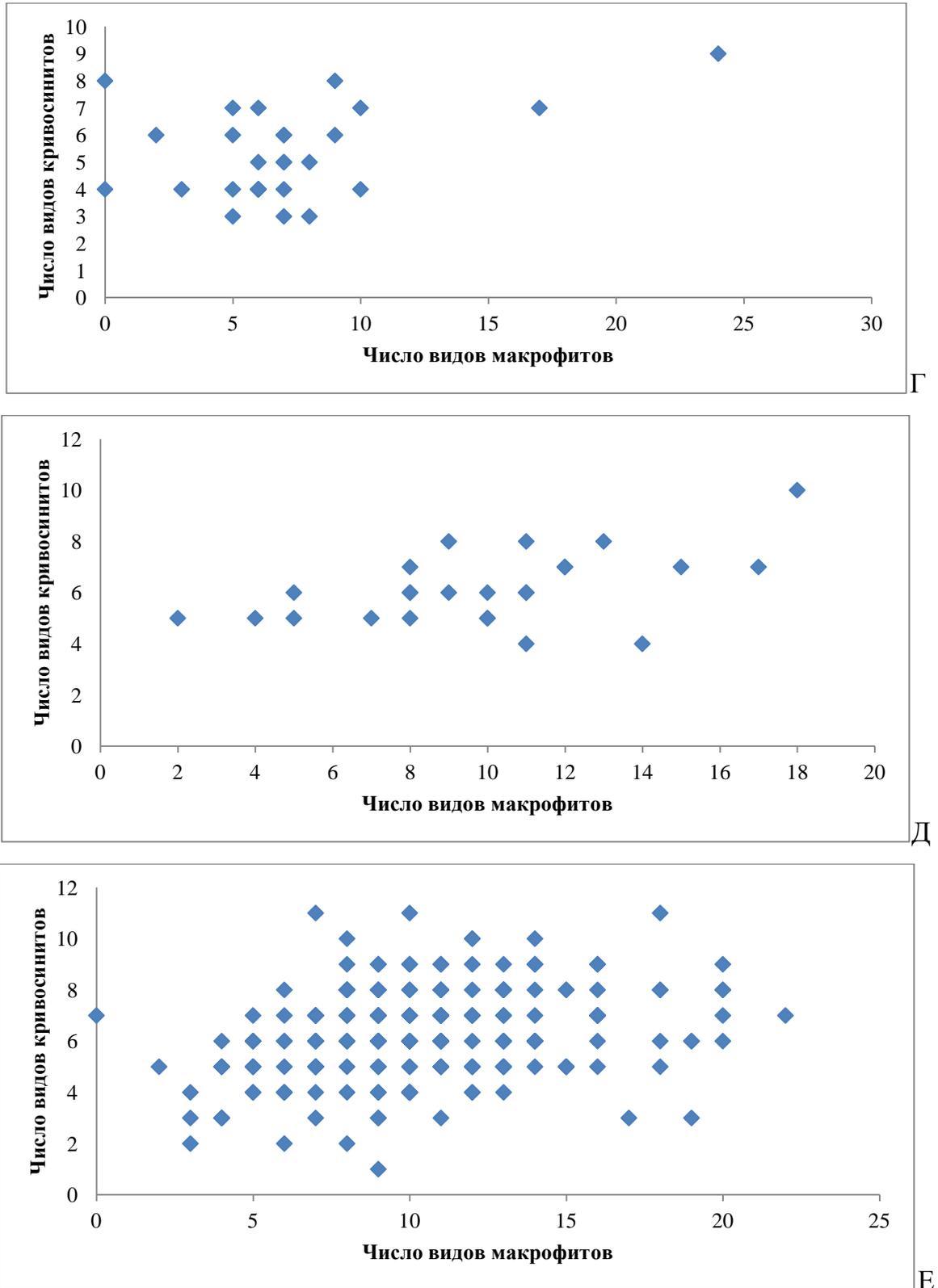
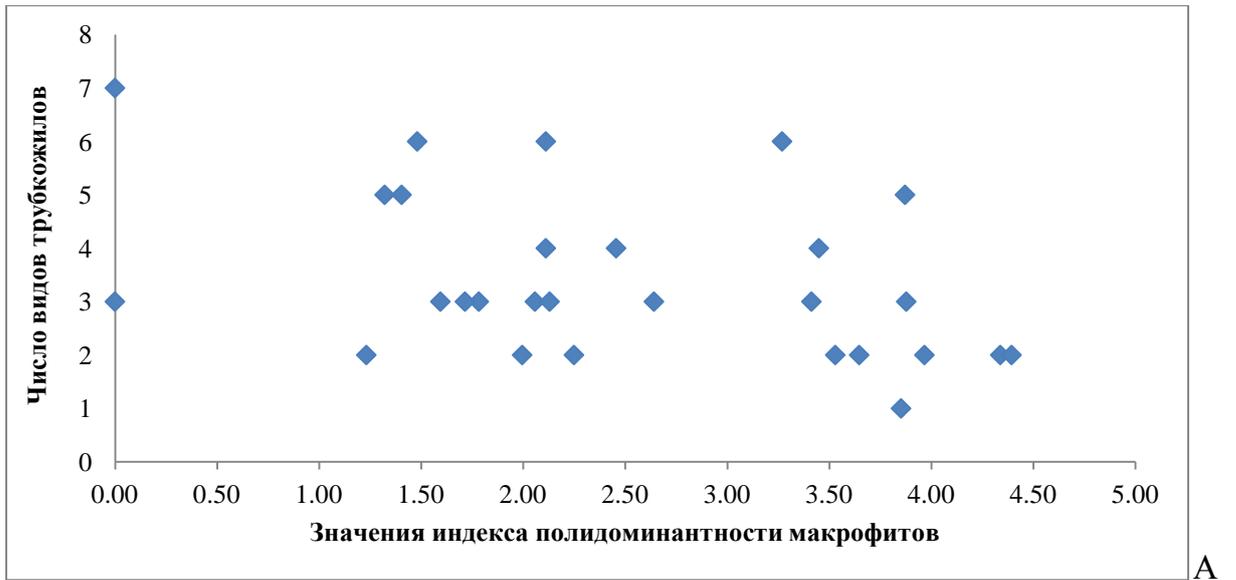
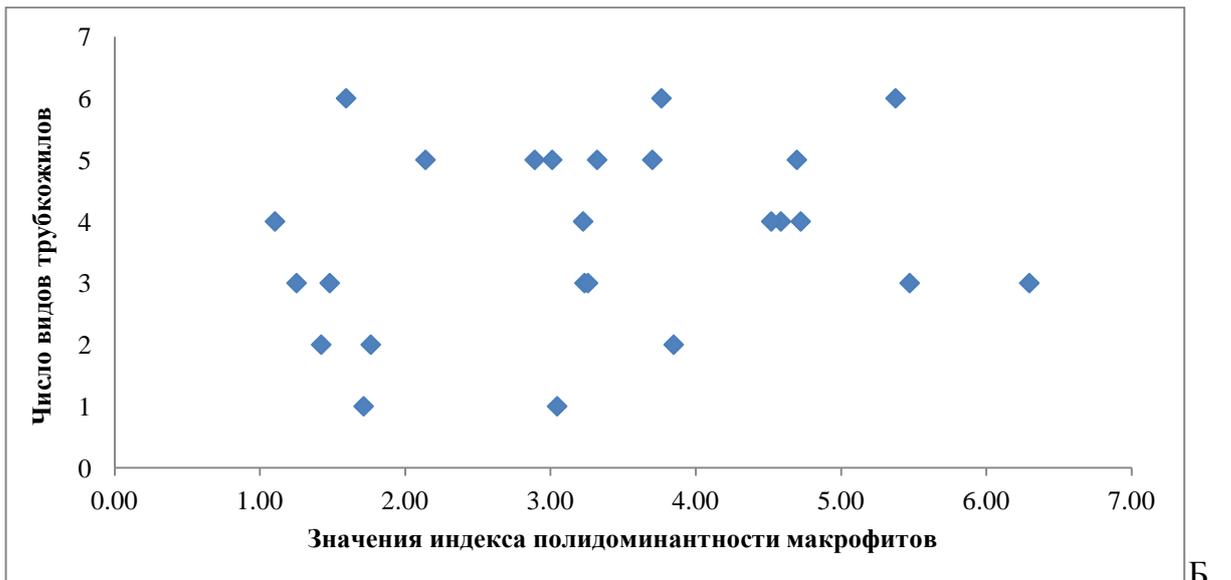


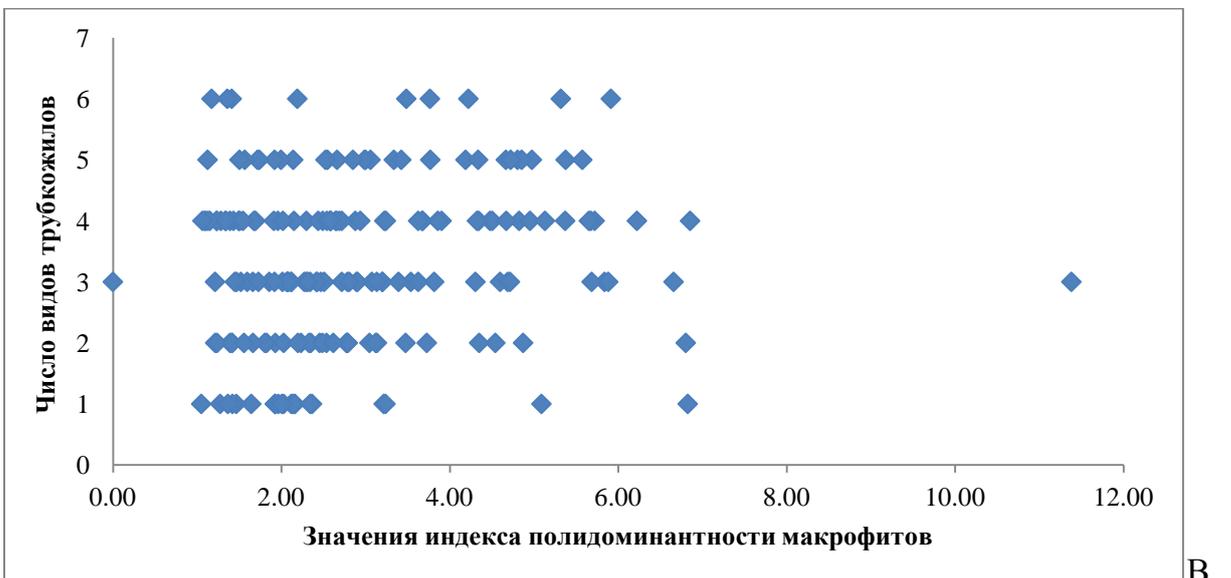
Рисунок 96 — Распределение числа видов трубкажилов (А-В) и кривосинитов (Г-Е) в поле значений числа видов макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А, Г – преобладает биомасса мидий; Б, Д – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В, Е – преобладает биомасса макрофитов



А



Б



В

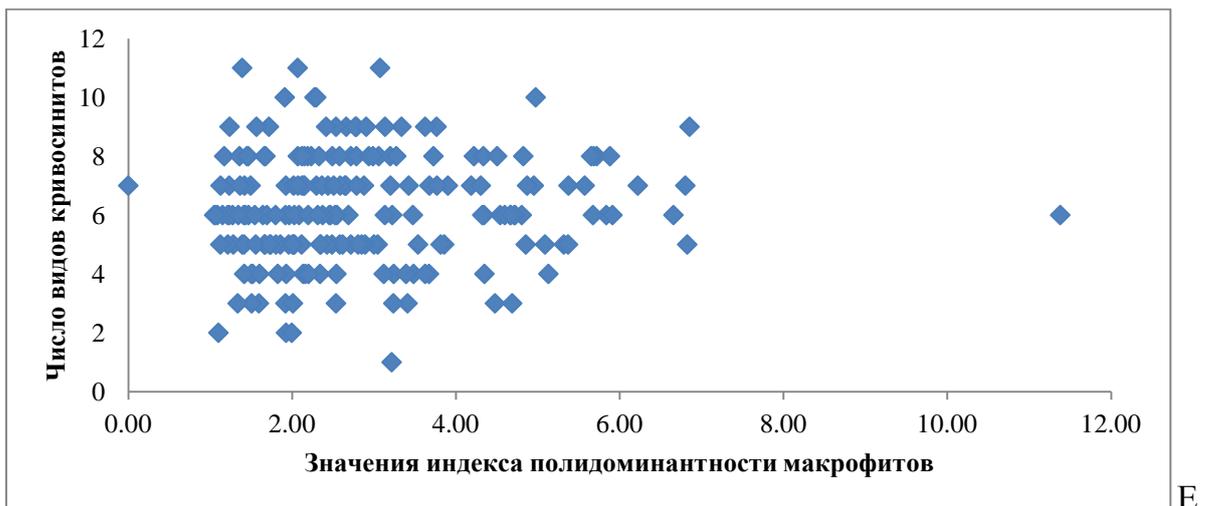
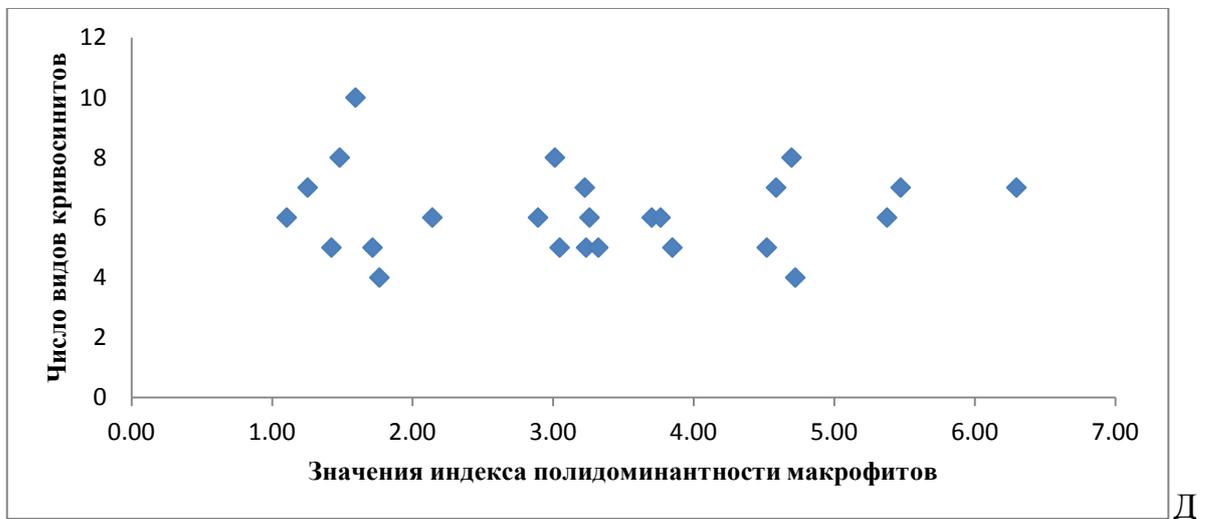
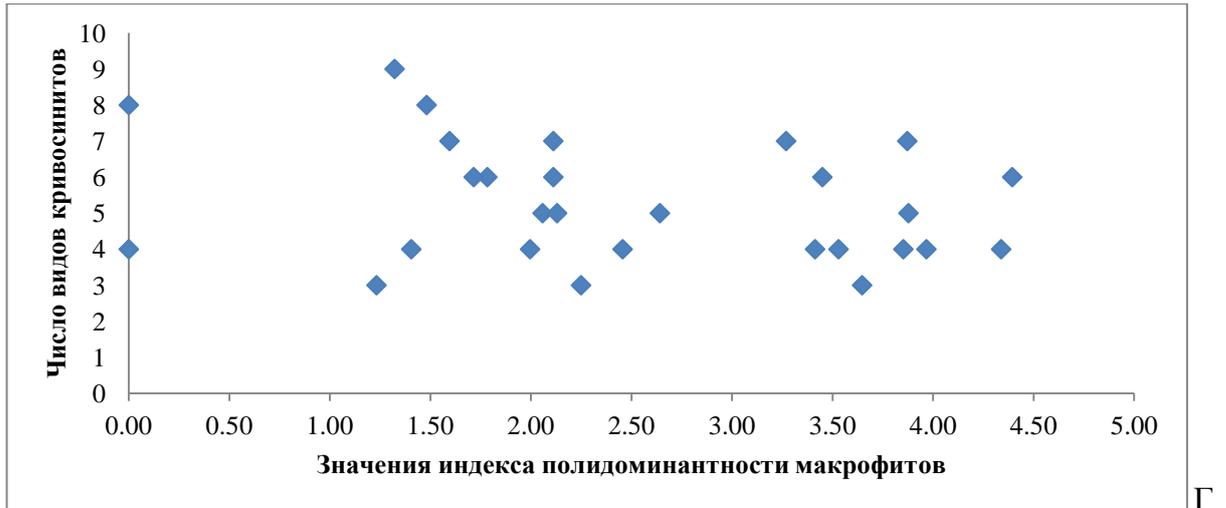
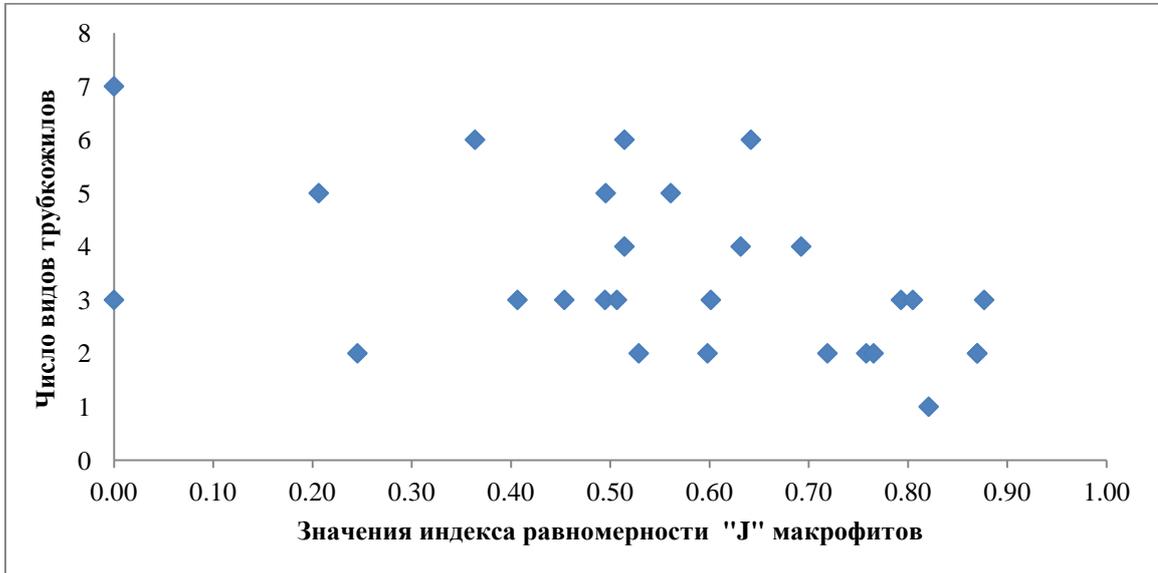
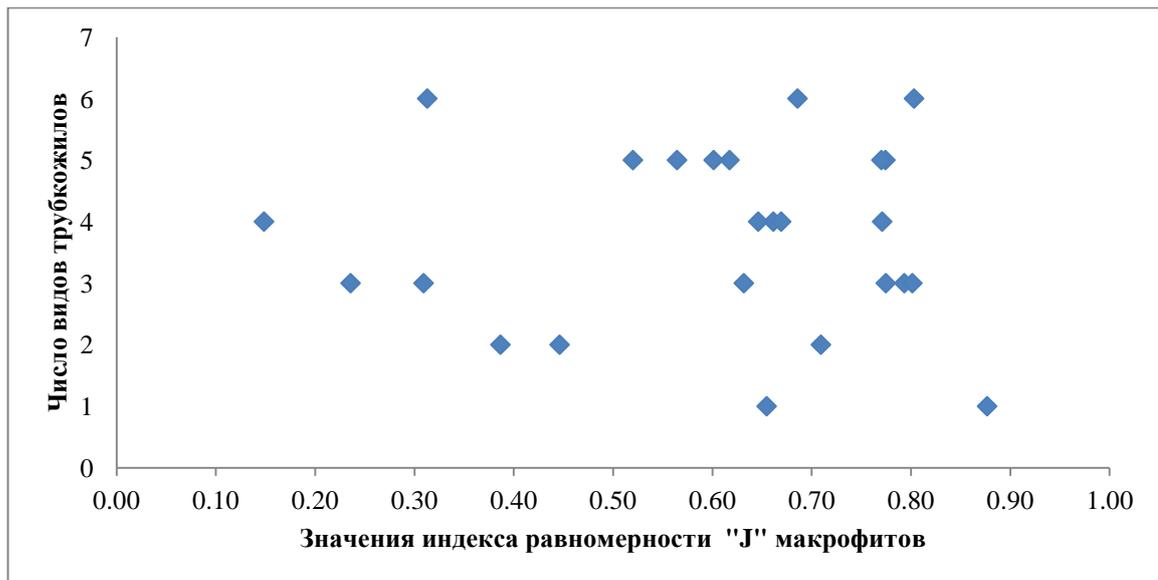


Рисунок 97 — Распределение числа видов трубкажилов (А-В) и кривосинитов (Г-Е) в поле значений индекса полидоминантности макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А, Г – преобладает биомасса мидий;

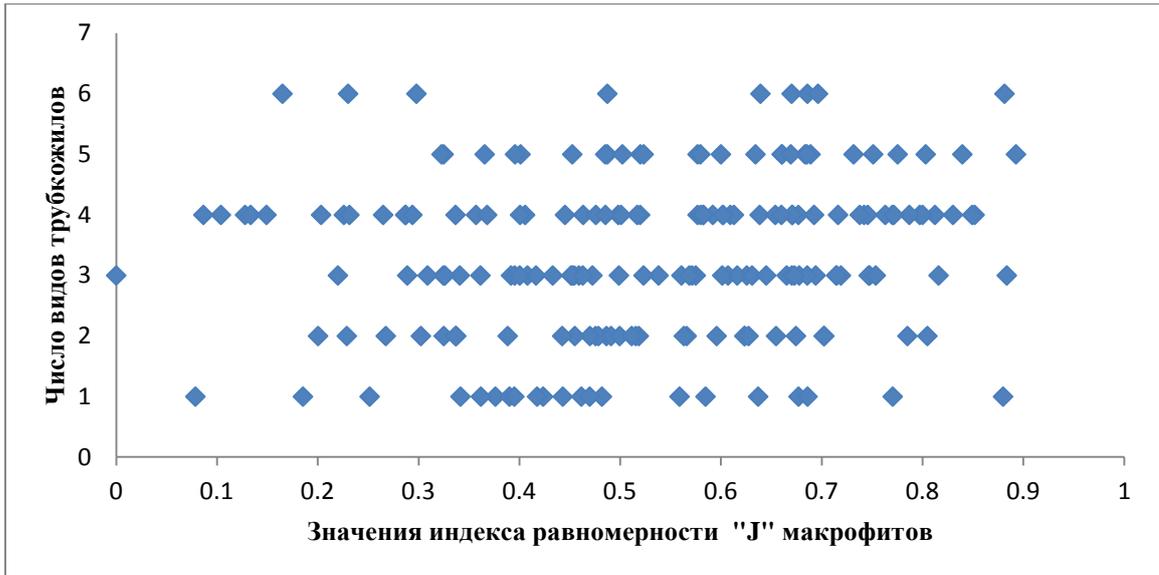
Б, Д – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В, Е – преобладает биомасса макрофитов



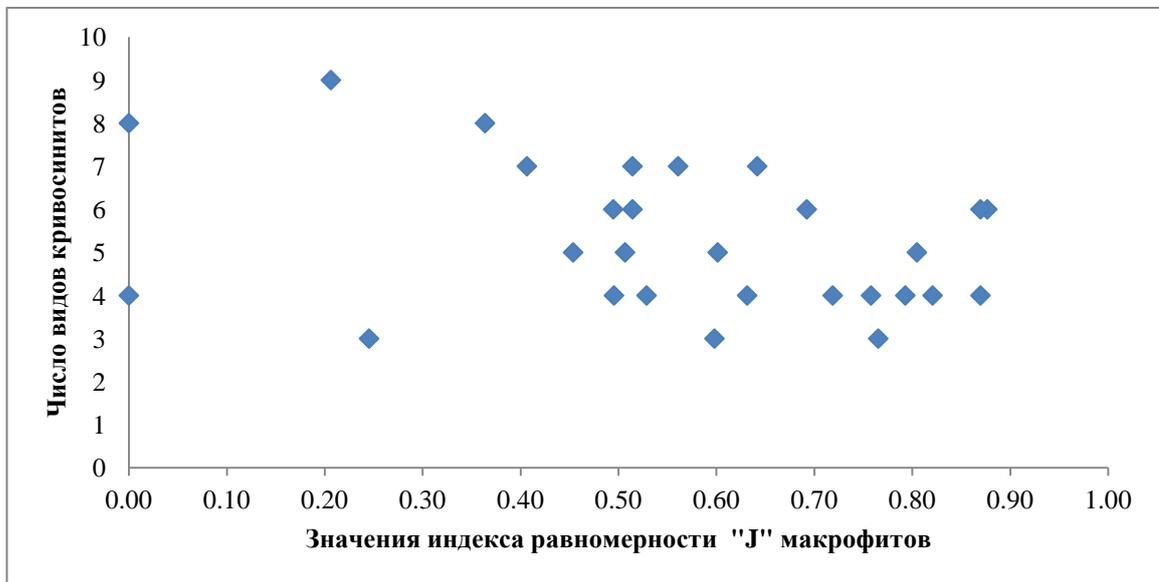
А



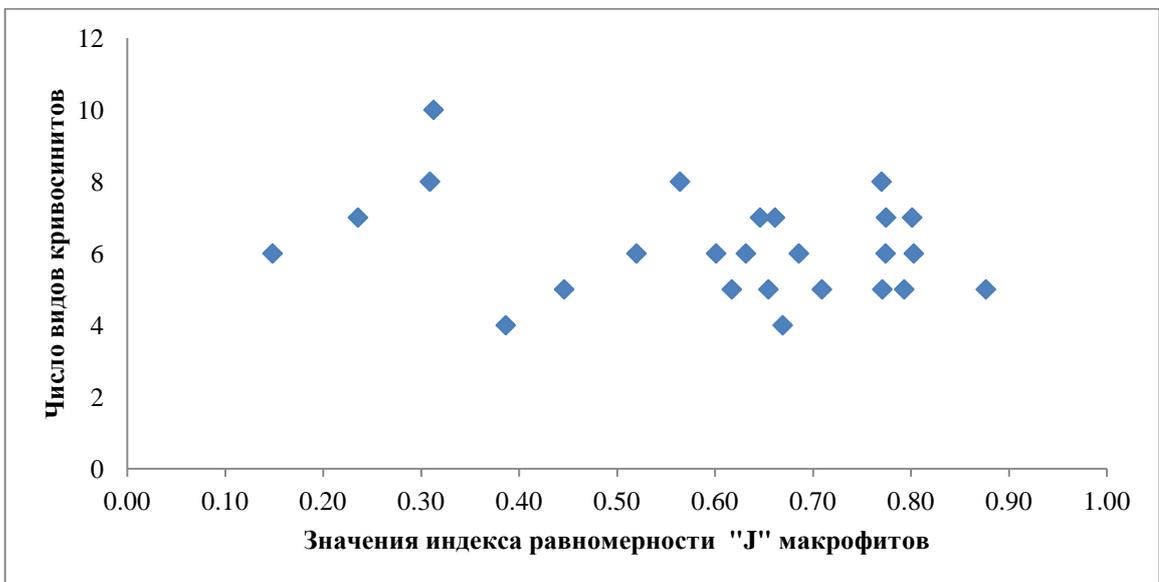
Б



В



Г



Д

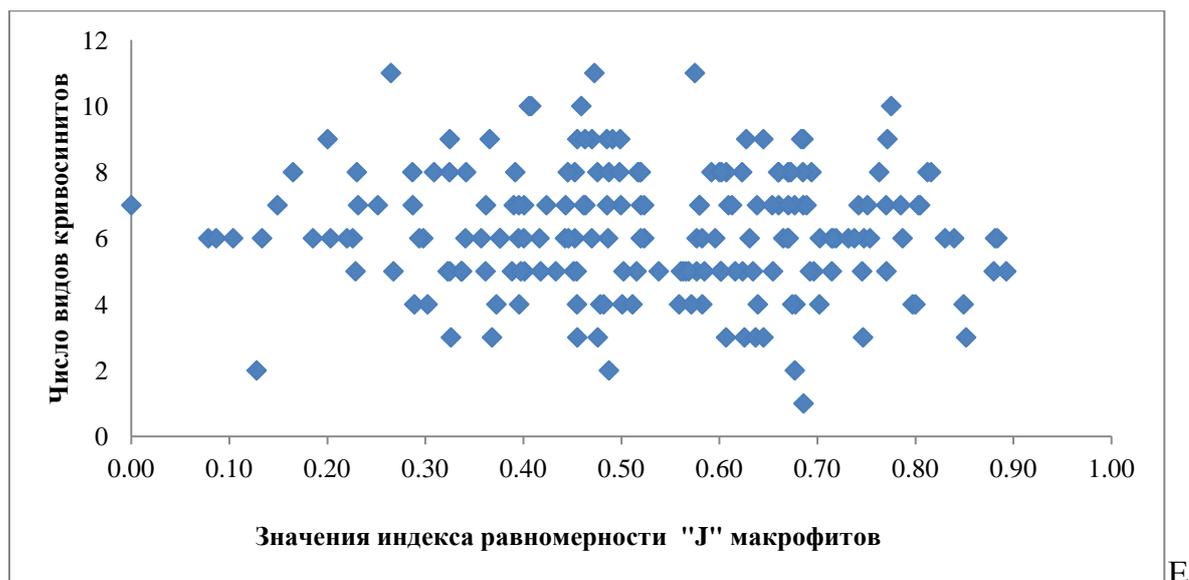


Рисунок 98 — Распределение числа видов трубкажилов (А-В) и кривосинитов (Г-Е), в поле значений индекса равномерности «J» макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А, Г – преобладает биомасса мидий; Б, Д – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В, Е – преобладает биомасса макрофитов

По всем показателям макрофитов и числа видов обеих экологических групп амфипод не прослеживается какой-либо тенденции, распределение значений числа видов хаотично, что указывает на отсутствие явного влияния показателей обилия и разнообразия макрофитов на формирование числа видов амфипод в ряду исследованных площадок. С данными по влиянию макрофитов в работах [30, 31, 133] противоречия нет, поскольку амфиподы могут ориентироваться на отдельные виды макрофитов, изменение биомассы которых может не совпадать с суммарной биомассой макрофитов в целом. То же касается показателей видового разнообразия макрофитов. Если амфиподы ориентируются на отдельные виды макрофитов, то общие показатели видового разнообразия макрофитов никак влиять на число видов амфипод не могут. Дополнительно следует отметить, что среди амфипод есть виды, поселяющиеся в перифитоне безотносительно макрофитов, случайные виды или редкие виды, и их вклад в общее число видов еще больше разбалансирует какую-либо ориентацию амфипод обеих экологических групп на показатели макрофитов в целом.

*Подвешенные в пелагиали конструкции.* Из анализа числа видов перифитона подвешенных в пелагиали конструкций исключили вариант сообщества с мидией-эдификатором, в котором преобладала биомасса мидий по причине малого числа проб (4 пробы).

*Сообщество с мидией-эдификатором.* Показатели числа видов трубочкилов и кривосинитов, представлены в табл. 25. Диапазоны колебаний числа видов близки по всем вариантам сочетаний биомассы мидий и макрофитов, что свидетельствует о высокой приспособленности амфипод к данной среде обитания. Подобная стабильность параметров свидетельствует о единстве среды обитания для обеих экологических групп амфипод в изученных вариантах сообщества с мидией-эдификатором в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций. С другой стороны обе экологические группы в равной мере эффективно освоили эту среду обитания.

Таблица 25 — Показатели числа видов амфипод сообщества с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций

<b>Варианты сообщества с мидией-эдификатором</b>	<b>Трубочкилы, диапазоны числа видов</b>	<b>Кривосиниты, диапазоны-числа видов</b>
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	от 1 до 6 видов	от 2 до 8 видов
Преобладает биомасса макрофитов	от 2 до 7 видов	от 2 до 7 видов

Одной из возможных причин сходности условий обитания в перифитоне, подвешенном в пелагиали, может быть более однообразные конфигурации самого перифитона, чем у береговых твердых субстратов. Конструкции мидийных фермы модульные, они представляют собой повторяющиеся по форме элементы, и ориентированы одинаково, а поверхность береговых твердых субстратов может быть разной (скалы) или ориентированной по-разному (волнорезы). Дополнительное различие вносит разный характер воздействия волн на поверхность субстратов. Если конструкции мидийных ферм практически не сопротивляются волнам, двигаясь согласно движению воды, то береговые субстраты в полной мере испытывают ударную силу волн на стадии обрушения, причем испытывают по-разному в различных участках.

Как и в перифитоне береговых субстратов, в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций значительную роль в формировании числа видов амфипод обеих экологических групп играет случайность, вследствие влияния множества факторов и параметров среды, которые и сами взаимодействуют между собой. На существенное влияние случайности указывают высокие значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и числом видов амфипод в обеих экологических группах (рис. 99).

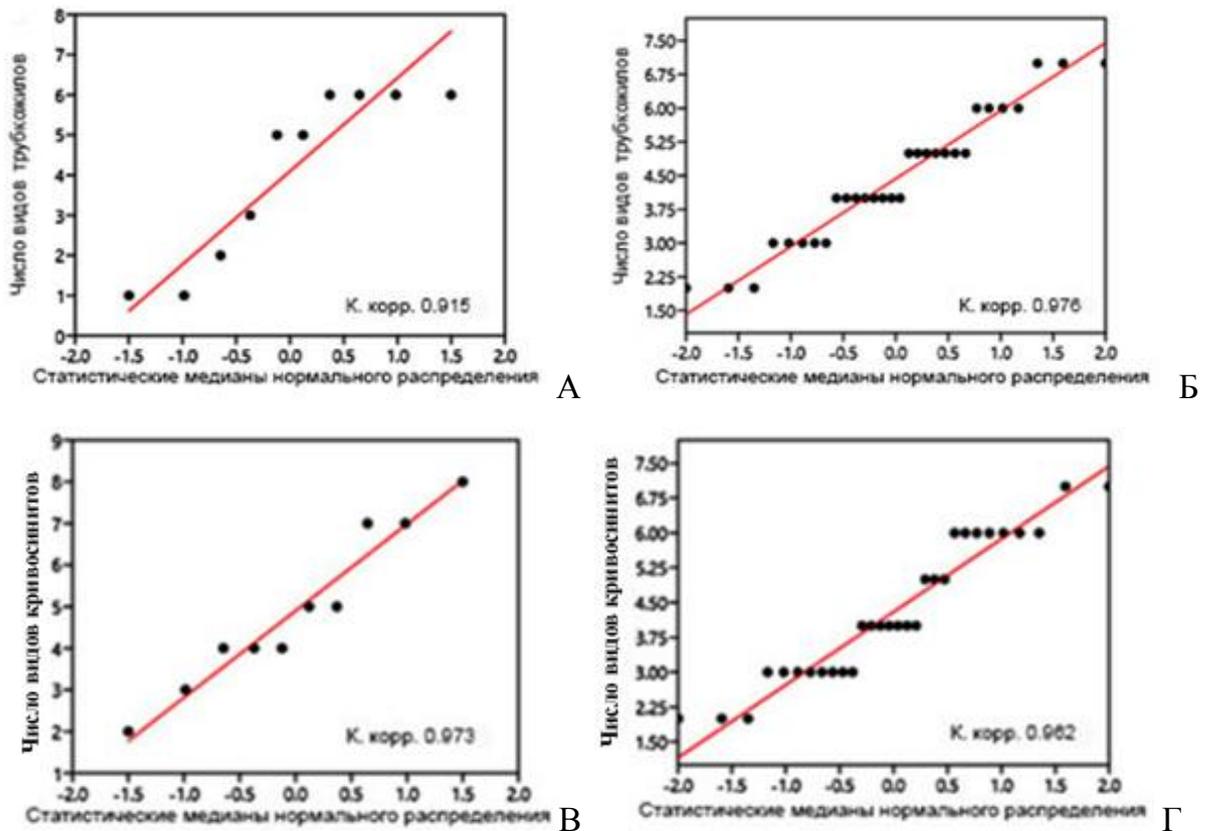


Рисунок 99 — Соответствие распределения числа видов трубочкожилов (А, Б) и кривосинитов (В, Г) нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Б – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределением числа видов

Вследствие малого числа проб, в которых проводили идентификацию макрофитов, сравнение числа видов амфипод обеих экологических групп с

показателями макрофитов для перифитона подвешенных в пелагиали конструкций не проводили.

*Анализ видового разнообразия трубкажилов и кривосинитов с использованием индексов.*

*Береговые субстраты.*

Выбор индексов видового разнообразия обсуждался при соответствующем анализе для всех амфипод в целом. Из анализа видового разнообразия было исключено сообщество с митилястером-эдификатором вследствие малого числа видов двух экологических групп, не позволяющего рассчитать индексы.

*Индекс полидоминантности.* Диапазоны и медианы значений индекса полидоминантности в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов для двух экологических групп амфипод представлены в табл. 26.

Таблица 26 — Диапазоны и медианы значений индекса полидоминантности в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов для трубкажилов и кривосинитов

<b>Варианты сообщества с мидией-эдификатором</b>	<b>Трубкажилов. Диапазоны значений (медианы)</b>	<b>Кривосиниты. Диапазоны значений (медианы)</b>
Биомасса мидий преобладает	1,06 – 3,49 (1,64)	1,07 – 4,13 (2,41)
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	1,17 – 3,74 (2,29)	1,29 – 5,40 (2,70)
Биомасса макрофитов преобладает	1,09 – 4,25 (2,07)	1,03 – 5,79 (2,74)

Для трубкажилов можно говорить только о тенденции увеличения разнообразия в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов одного порядка (наибольшее значение медианы), хотя максимальное значение из всех вариантов индекса было отмечено для варианта с преобладанием биомассы макрофитов. По всем параметрам наименьшие значения у варианта с преобладанием биомассы мидий. Однако сами по себе выявленные пределы и медианы близки. Можно только предположить, что в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка более сложная и разнообразная конфигурация сообщества, что чаще способствует большей возможности вселения особей амфипод разных видов в перифитон относительно других вариантов. В варианте

с преобладанием биомассы макрофитов изредка возникают условия, когда видовое разнообразие амфипод становится выше, чем в варианте с биомассой мидий и макрофитов одного порядка. Наконец, в варианте с преобладанием биомассы мидий, большая часть конфигурации перифитона формируется мидиями, что более однообразно по конфигурации, чем в вариантах с биомассой мидий и макрофитов одного порядка или варианте, когда биомасса макрофитов преобладает.

Конфигурация, создаваемая мидиями – бугристая, неровная поверхность с углублениями между отдельными особями, что существенно однообразнее, чем таковая, создаваемая сильно разветвленными макрофитами. К тому же макрофиты для трубочкилов являются дополнительно и пищей и убежищем, а мидии – только неровной поверхностью. Единственное общее для мидий и макрофитов – они имеют микрообост, который потребляют в пищу трубочкилы, но самих мидий трубочкилы не едят (по крайней мере, живых), а вот макрофиты многих видов употребляются амфиподами этой экологической группы [30, 31]. Таким образом, некое сбалансированное соотношение биомассы мидий и макрофитов оказывается оптимальным для формирования видового разнообразия трубочкилов.

Почти всё описанное выше для трубочкилов также верно и для кривосинитов. Для трубочкилов отмечено наибольшее значение видового разнообразия и медианы (2,74) при преобладании биомассы макрофитов. Для кривосинитов, макрофиты оказываются еще более важными, чем для трубочкилов. Отчасти это можно объяснить разными способами укрытия от хищников. Трубочкилы могут скрыться внутри замаскированных трубок и на открытой поверхности мидий, тогда как далеко не всем кривосинитов можно эффективно укрыться только с помощью маскировки покровов тела, да и углубления между мидиями часто заняты другими беспозвоночными – полихетами, немуртинами и пр. Таким образом, макрофиты для многих видов кривосинитов – единственно эффективное укрытие от хищников в перифитоне береговых субстратов.

Сравнение индексов полидоминантности между трубочкилами и кривосинитами привело к следующему факту. Значения индекса выше, хотя и незначительно, у кривосинитов, что указывает на большее видовое разнообразие этой экологической группы по отношению к трубочкилам. Это согласуется с соотношением числа видов

кривосинитов и трубкожилов. Последних в два раза меньше, чем кривосинитов. Соответствие значений индекса полидоминантности двух экологических групп амфипод в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов нормальному распределению приведено на рис. 100, 101.

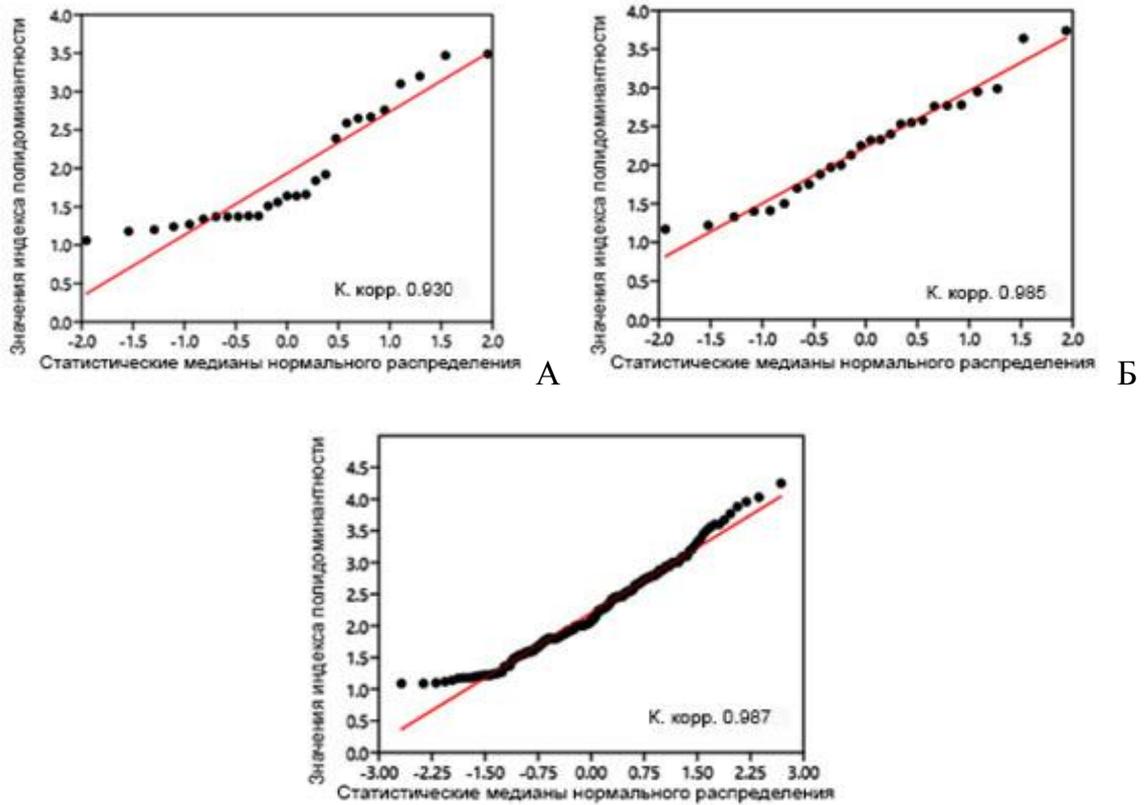


Рисунок 100 — Соответствие распределения значений индекса полидоминантности для трубкожилов нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности

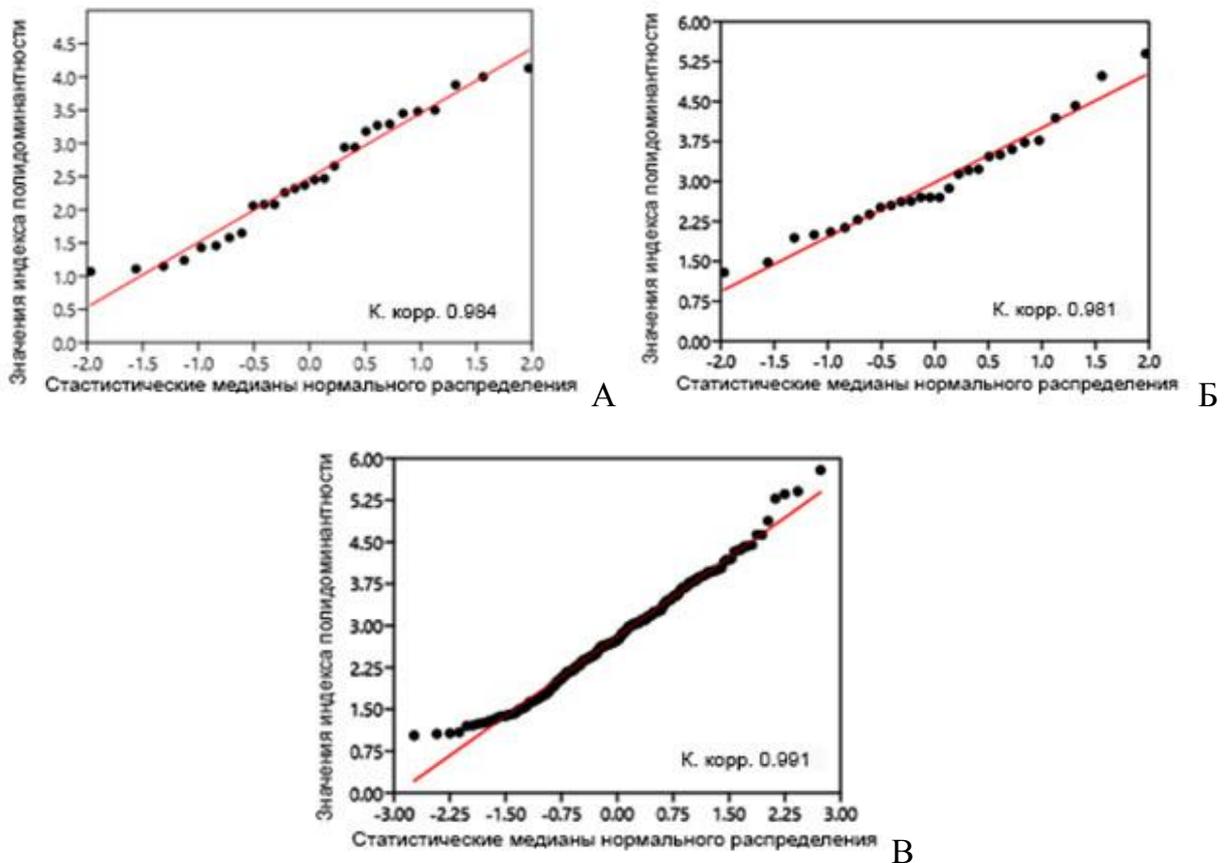


Рисунок 101 — Соответствие распределения значений индекса полидоминантности для кривосинитов, нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности

Соответствие распределения значений индекса полидоминантности и показателей нормального распределения очень высоко. Для трубкажилов коэффициенты корреляции колеблются от 0,931 до 0,988; а для кривосинитов – от 0,982 до 0,991. Высокие значения коэффициентов корреляции отражают главную роль случайности в формировании видového разнообразия обеих групп амфипод во всех исследованных вариантах сообщества. Нет выраженного негативного или позитивного параметра, явно нарушающего влияние случайности в формировании видového разнообразия.

*Индекс равномерности распределения «J».* Диапазоны и медианы значений индекса равномерности распределения «J» в сообществе с мидией-эдификатором

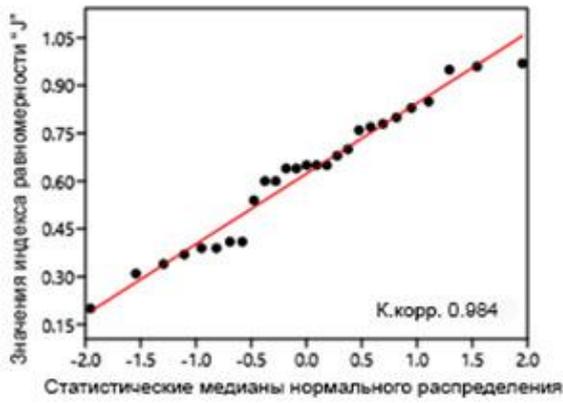
перифитона береговых субстратов для двух экологических групп амфипод представлены в табл. 27.

Таблица 27 — Диапазоны и медианы значений индекса равномерности распределения «J» в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов для трубкажилов и кривосинитов

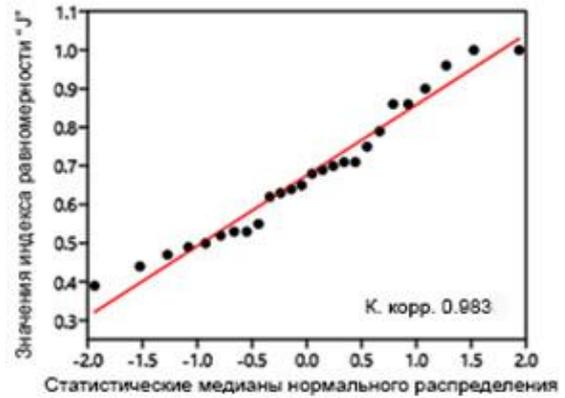
<b>Варианты сообщества с мидией-эдификатором</b>	<b>Трубкажилы. Диапазоны значений (медианы)</b>	<b>Кривосиниты. Диапазоны значений (медианы)</b>
Биомасса мидий преобладает	0,20 – 0,96 (0,65)	0,11 – 0,89 (0,70)
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	0,39 – 1,00 (0,67)	0,26 – 0,97 (0,69)
Биомасса макрофитов преобладает	0,15 – 1,00 (0,77)	0,11 – 1,00 (0,72)

Диапазоны значений индекса равномерности в группе трубкажилов весьма близки и составляют большую часть теоретически возможного диапазона индекса (от 0 до 1). Значения медиан также весьма близки в трех исследованных вариантах сообщества. Следовательно, нельзя утверждать, что по данному показателю варианты сообщества существенно отличаются между собой. Можно отметить только тенденцию к более равномерному распределению видов в данной сообщества при биомассе мидии и макрофитов одного порядка (минимальное значение индекса 0,39). Возможно, это связано с большим разнообразием и/или количеством убежищ для амфипод, если биомасса мидий и макрофитов будет одного порядка. В случае, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка, в общую конфигурацию перифитона оба компонента вносят более-менее сходный вклад, конфигурация становится сложнее, и возможностей для трубкажилов – больше.

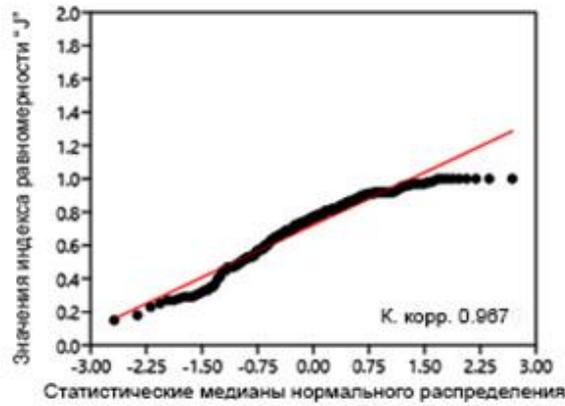
Для кривосинитов различия в показателях индекса еще меньше, что не позволяет выделить какие-либо варианты, имеющие преимущества. Между трубкажилами и кривосинитами также нет выраженного различия, показатели близки. Возможной причиной является главная роль в формировании этой стороны видового разнообразия (равномерность распределения видов) случайности, что подтверждается рис. 102, 103.



А

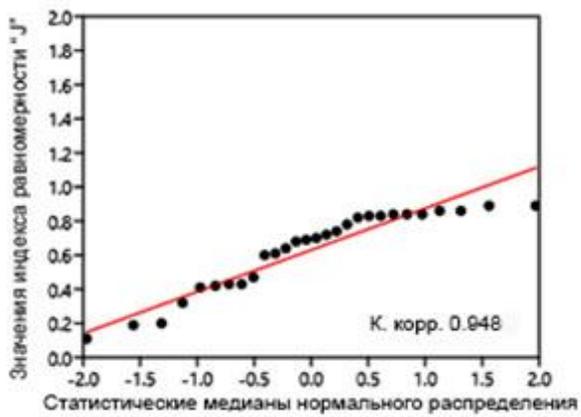


Б

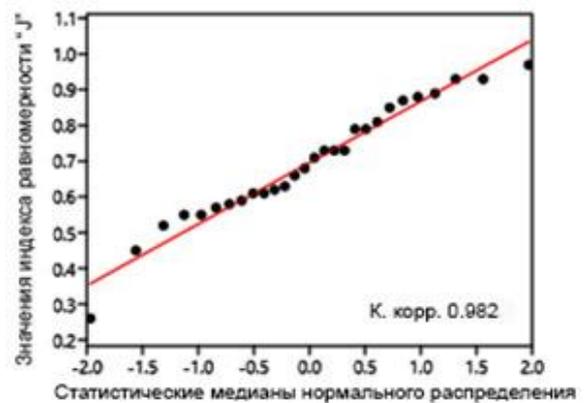


В

Рисунок 102 — Соответствие распределения значений индекса равномерности распределения «J» для трубокжилов нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности



А



Б

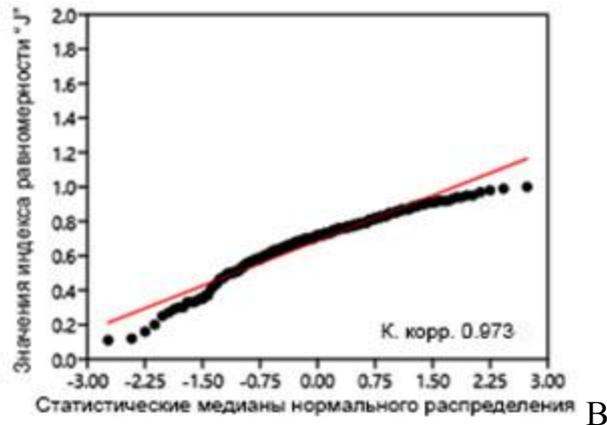


Рисунок 103 — Соответствие распределения значений индекса равномерности распределения «J» для кривосинитов нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидии; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности

Как видно из графиков на рис. 102, 103, а также высоких значений коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и величинами индекса, в обеих экологических группах амфипод распределения значений индекса очень близки нормальному распределению. Это указывает на главную роль случайности в формировании видового разнообразия, в частности в выравнивании видов амфипод обеих экологических групп, а также на отсутствие явного влияния каких-либо отдельных негативных или позитивных факторов.

*Подвешенные в пелагиали конструкции.* Из анализа видового разнообразия исключен вариант с преобладанием биомассы мидий поскольку недостаточно проб для анализа (4 пробы).

*Индекс полидоминантности.* Диапазоны и медианы значений индекса полидоминантности в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций для двух экологических групп амфипод представлены в табл. 28.

Таблица 28 — Диапазоны и медианы значений индекса полидоминантности в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций для трубкожилов и кривосинитов

<b>Варианты сообщества с мидией-эдификатором</b>	<b>Трубкожилы. Диапазоны значений (медианы)</b>	<b>Кривосиниты. Диапазоны значений (медианы)</b>
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	1,00 – 4,94 (2,15)	1,08 – 3,71 (1,83)
Биомасса макрофитов преобладает	1,00 – 3,67 (1,89)	1,03 – 4,33 (2,03)

Показатели индекса близки для трубкожилов. Можно только указать некоторую тенденцию увеличения видового разнообразия в варианте, когда биомассы мидии и макрофитов одного порядка, вероятно, по причине более разнообразной конфигурации перифитона, чем в варианте с преобладанием биомассы макрофитов. Для кривосинитов можно отметить также близость показателей. Однако ситуация у этой группы иная, тенденция отражает большее разнообразие в случае с преобладанием биомассы макрофитов, чем с биомассой мидий и макрофитов одного порядка. Различия в тенденциях между двумя экологическими группами может быть связано с разными тактиками укрытия от хищников. У трубкожилов сама трубка является элементом маскировки, и они могут эффективно спрятаться на поверхности мидий. Для кривосинитов больше возможности спрятаться среди макрофитов, чем на поверхности мидий или между моллюсками в углублениях, часто к тому же занятых другими беспозвоночными. Между трубкожилами и кривосинитами нет принципиальной разницы в величинах индекса, что указывает в целом на сходную эффективность освоения данного местообитания представителями обеих экологических групп. Это подтверждается сравнением показателей нормального распределения и распределения значений для обеих групп (рис. 104, 105).

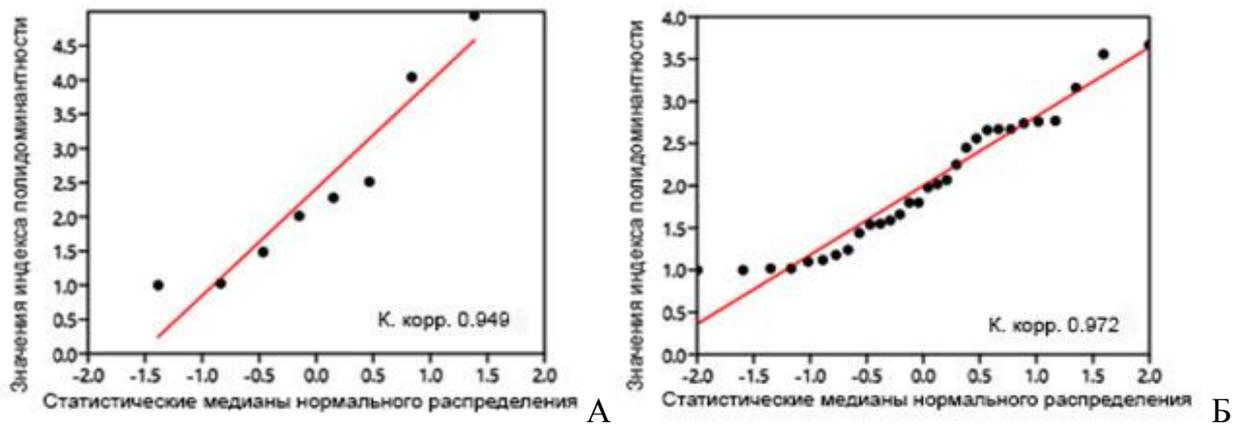


Рисунок 104 — Соответствие распределения значений индекса полидоминантности для трубокжилов нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Б – преобладает биомасса макрофитов; «К. корр.» – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности

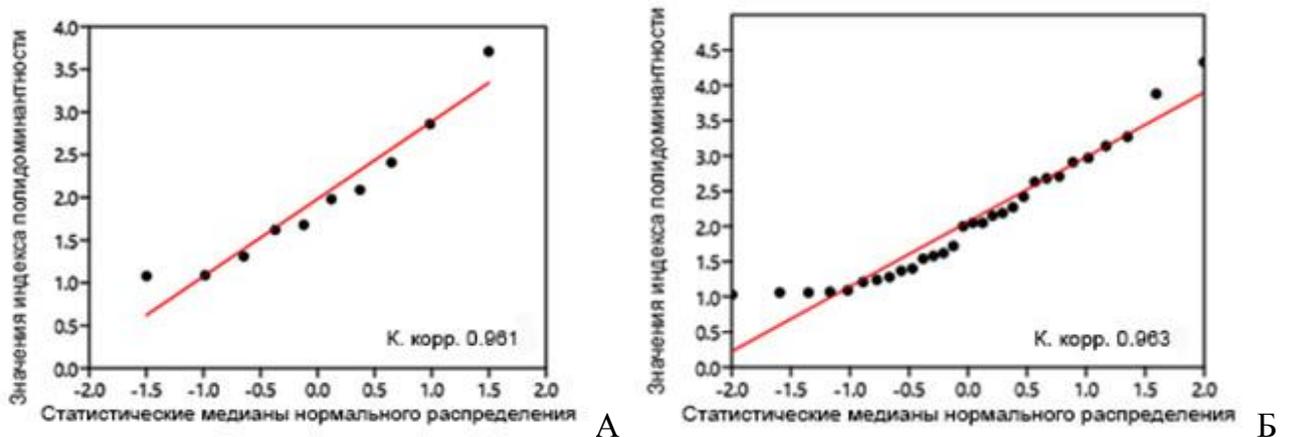


Рисунок 105 — Соответствие распределения значений индекса полидоминантности для кривосинитов нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Б – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – коэффициент корреляции между параметрами нормального распределения и индекса полидоминантности

Для трубкажилов и кривосинитов, главная роль в формировании видового разнообразия отведена случайности, что, в общем, весьма распространено в природе. На это указывают высокие значения коэффициента корреляции показателей нормального распределения и распределения величин индекса. Следовательно, в целом мало влияние отдельных негативных или позитивных факторов на формирование видового разнообразия в этих экологических группах амфипод.

*Индекс равномерности распределения «J».* Диапазоны и медианы значений индекса равномерности распределения «J» в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций для двух экологических групп амфипод представлены в табл. 29.

Таблица 29 — Диапазоны и медианы значений индекса равномерности распределения «J» в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций для трубкажилов и кривосинитов

<b>Варианты сообщества с мидией-эдификатором</b>	<b>Трубкажилы. Диапазоны значений (медианы значений)</b>	<b>Кривосиниты. Диапазоны значений (медианы значений)</b>
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	0,01 – 0,94 (0,55)	0,10 – 0,99 (0,59)
Биомасса макрофитов преобладает	0,01 – 0,96 (0,62)	0,08 – 0,99 (0,59)

Значения индекса между вариантами сообщества очень близки внутри как отдельных экологических групп амфипод, так и между ними. Это указывает на стабильность среды обитания для амфипод обеих групп. Кроме того, диапазоны значений индекса почти равны теоретически возможным, что свидетельствует о стабильном разнообразии различных участков перифитона для вселения особей разных видов амфипод и формирования плотностей поселений этих видов. Наблюдается спектр почти от абсолютного преобладания одного вида, до практически одинаковой представленности всех видов этих групп в перифитоне. Главную роль в этом процессе играет случайность, что подтверждается рис. 106, 107.

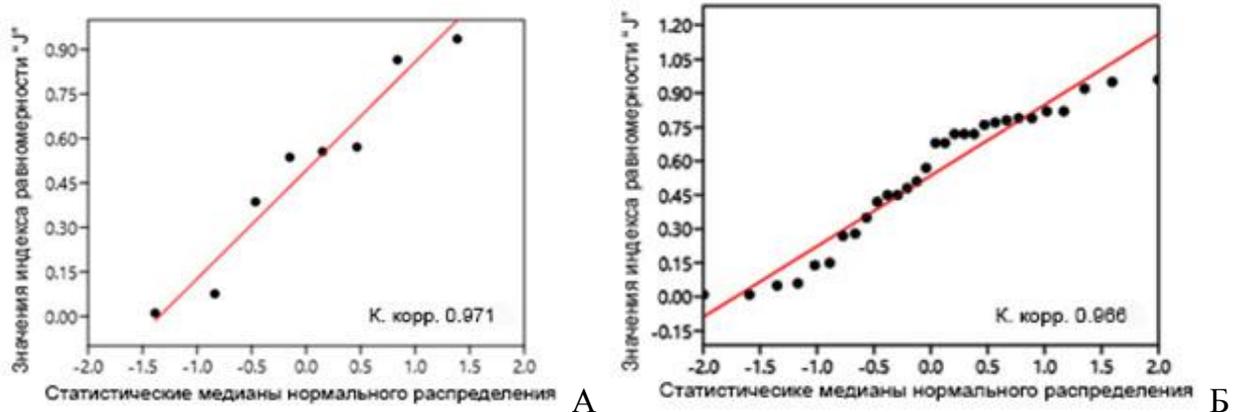


Рисунок 106 — Соответствие распределения значений индекса равномерности распределения «J» для трубокжилов нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Б – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности

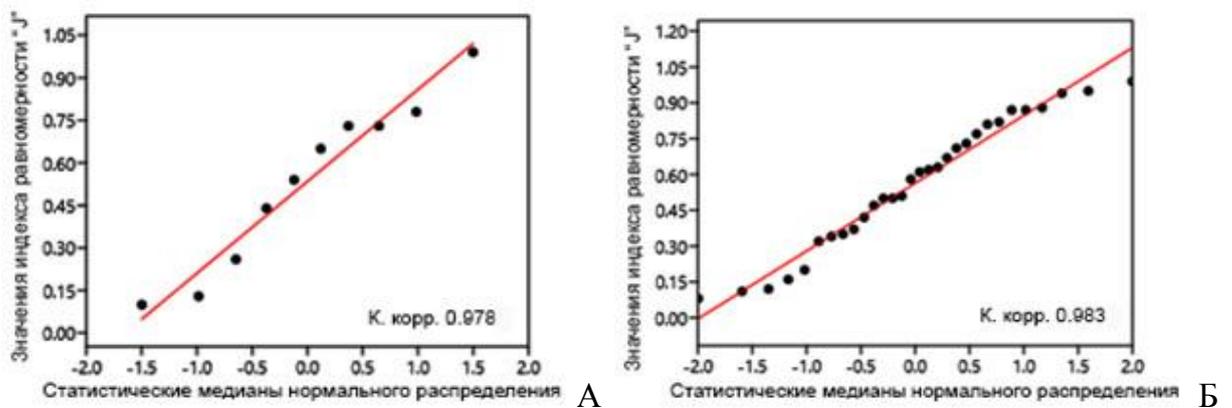
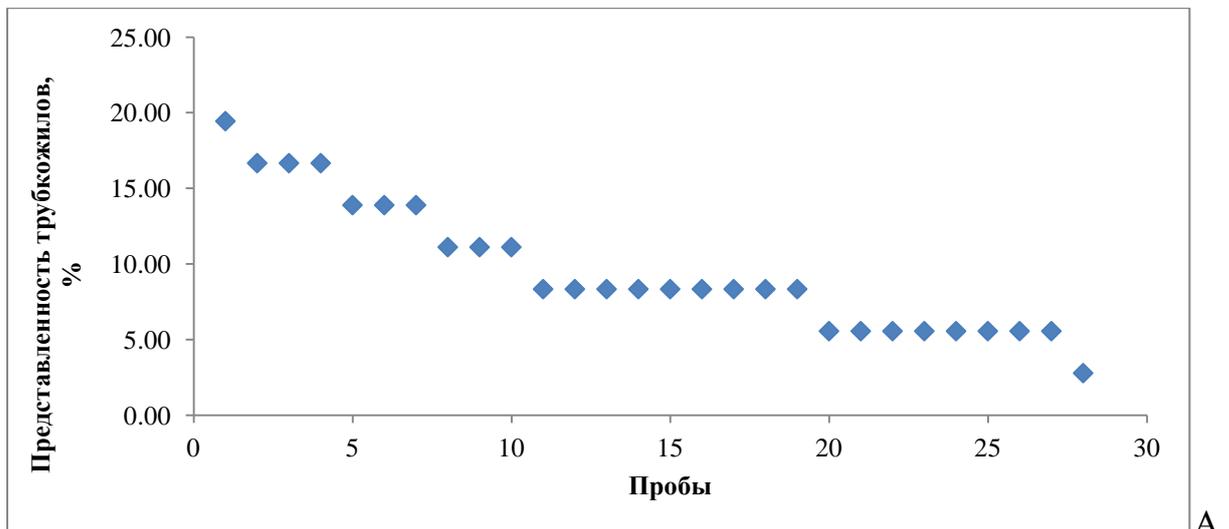


Рисунок 107 — Соответствие распределения значений индекса равномерности распределения «J» для кривосинитов и нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Б – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин индекса полидоминантности

Для обеих экологических групп как графики, так и высокие значения коэффициента корреляции между показателями нормального распределения и индекса,

указывают на главную роль случайности в этом параметре, а также отсутствие значительного влияния, в целом, отдельных негативных или позитивных параметров или факторов, что является важным для успешного выживания особей данного таксона. При наличии преимущественного влияния позитивного или негативного фактора или параметра выживание становится более затруднительным, поскольку вносится элемент нестабильности этими влияющими факторами или параметрами. Сами по себе эти факторы или параметры менее стабильные, чем одновременное влияние множества факторов или параметров. Ориентация амфипод на множество разных факторов и параметров, создает запас стабильности в их выживании, при отсутствии одного из параметров возможно выжить при наличии другого и т.п.

*Представленность трубкажилов и кривосинитов.* Для двух экологических групп представленность рассчитана по отношению к полному списку соответствующих групп для Чёрного и Азовского морей (36 и 107 видов для амфипод трубкажилов и амфипод, не строящих трубки). Представленность трубкажилов (% от всех видов трубкажилов) и кривосинитов (% от всех видов кривосинитов), в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов дана на рис. 108, 109.



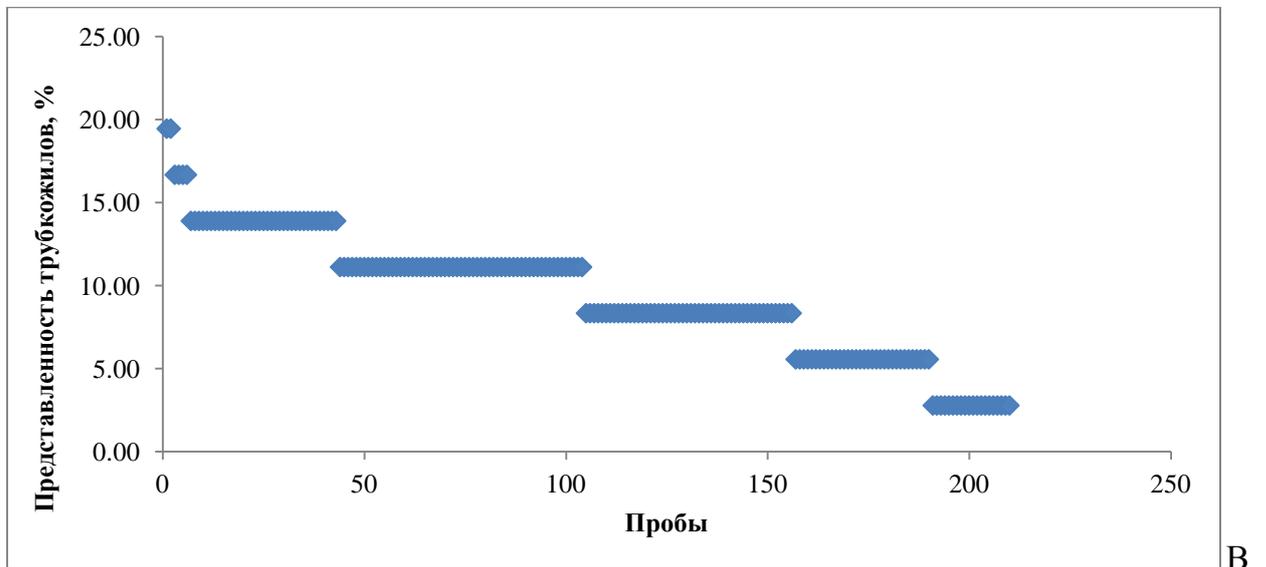
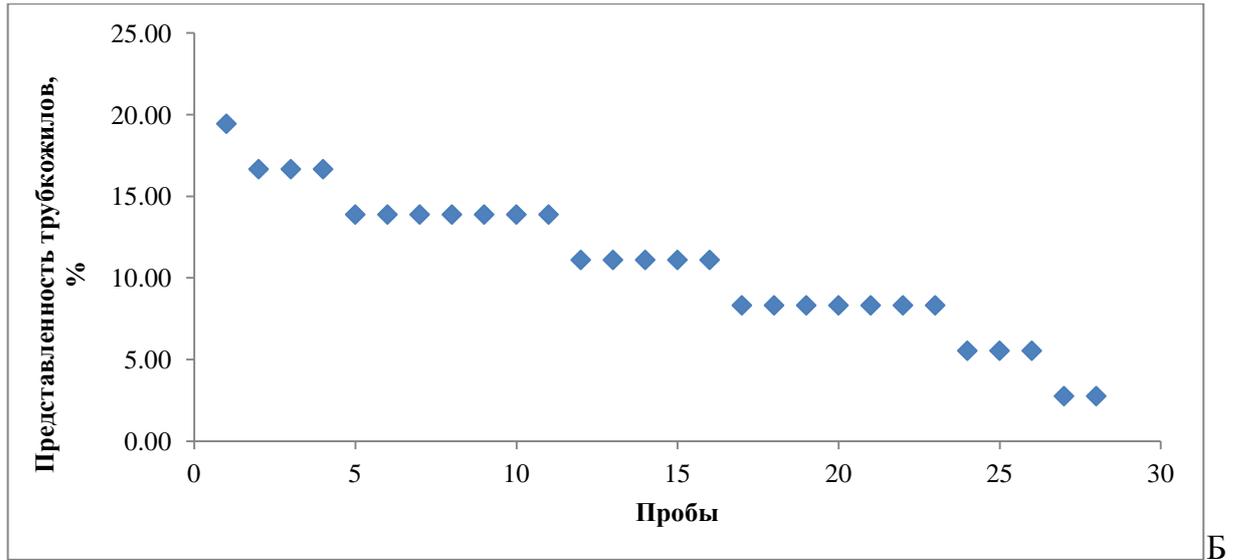
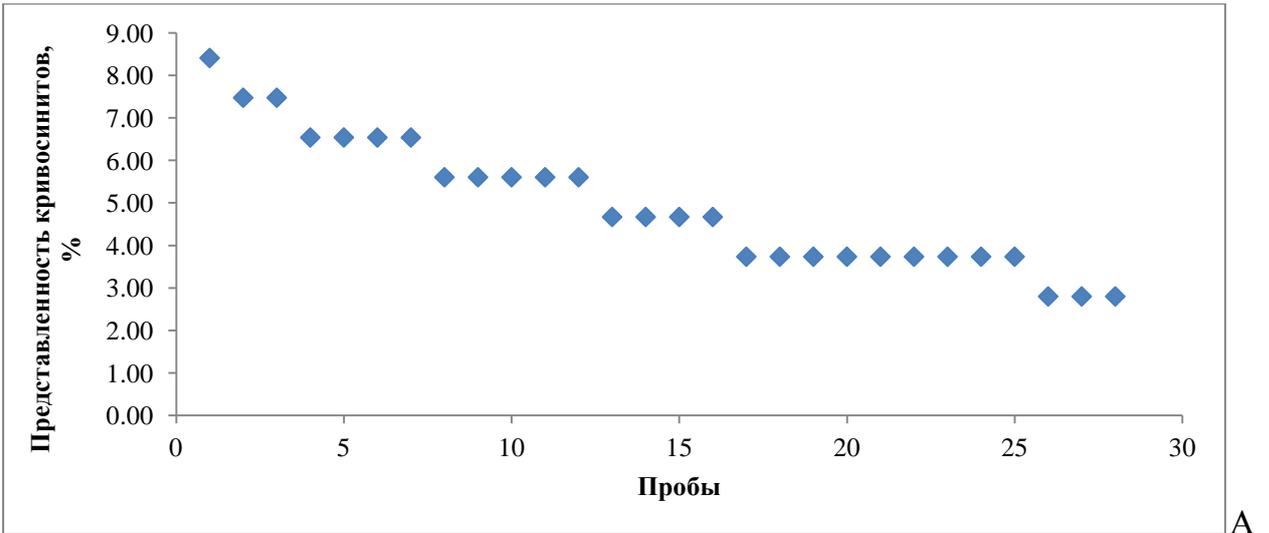
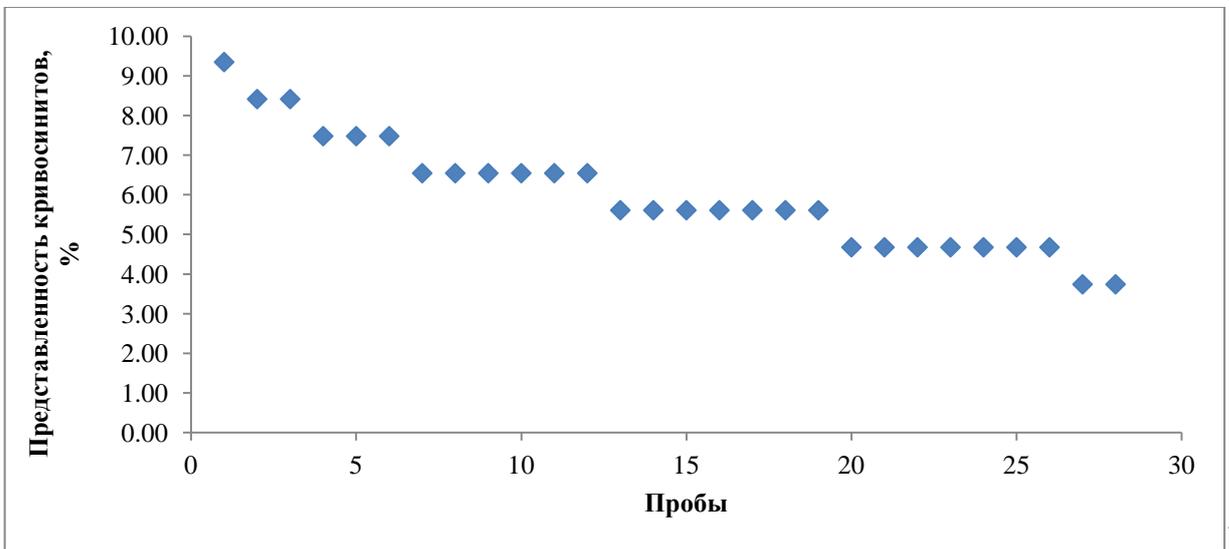


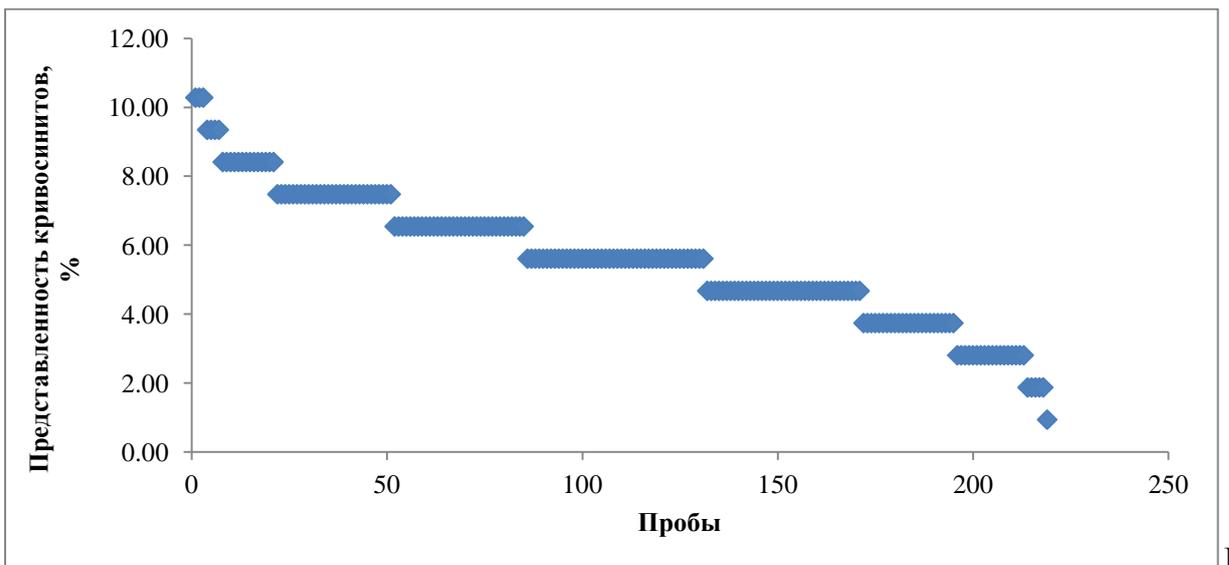
Рисунок 108 — Распределение значений представленности трубокжиллов по пробам в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов



А



Б



В

Рисунок 109 — Распределение значений представленности кривосинитов, по пробам в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает

биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

Как по трубкожилам, так и по кривосинитам прослеживается одно и то же отличие. Если в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка и в варианте с преобладанием биомассы макрофитов наибольшее число повторений значений представленности отмечается в середине ряда значений, то в варианте с преобладанием биомассы мидии наибольшее число повторений приходится на величины ниже середины ряда. Подобное различие указывает на влияние какого-то негативного фактора или параметра в последнем варианте, не позволяющего увеличить представленность на площадках перифитона. Возможно, это однообразная специфическая конфигурация перифитона, ограничивающая поселения особей в нем.

В двух предыдущих вариантах распределение представленности близко к нормальному. Обращает внимание факт, проявляющийся во всех вариантах – значительно большие величины представленности у трубкожилов по отношению к таковым кривосинитов. Если представленность для трубкожилов достигает 20%, то для кривосинитов, она едва превышает 10%, и то только в варианте при преобладании биомассы макрофитов. Это указывает, что трубкожилы как группа успешнее освоили перифитон, чем кривосиниты. Возможно, что трубкожилы эволюционно приспособлялись именно к твердому субстрату, обычно идеально подходящему для прикрепления трубок, тогда как кривосиниты, приспособлялись к разным субстратам: жизни в интерстециали, на илу, под камнями и пр. Расположение значений представленности в сравнении с показателями нормального распределения дано на рис. 110. Как следует из графиков, во всех вариантах сообщества для обеих групп амфипод, значения коэффициента корреляции велики (от 0,837 до 0,980). Это указывает на значительную роль случайности, вызванной одновременным воздействием многих факторов и параметров на данный показатель.

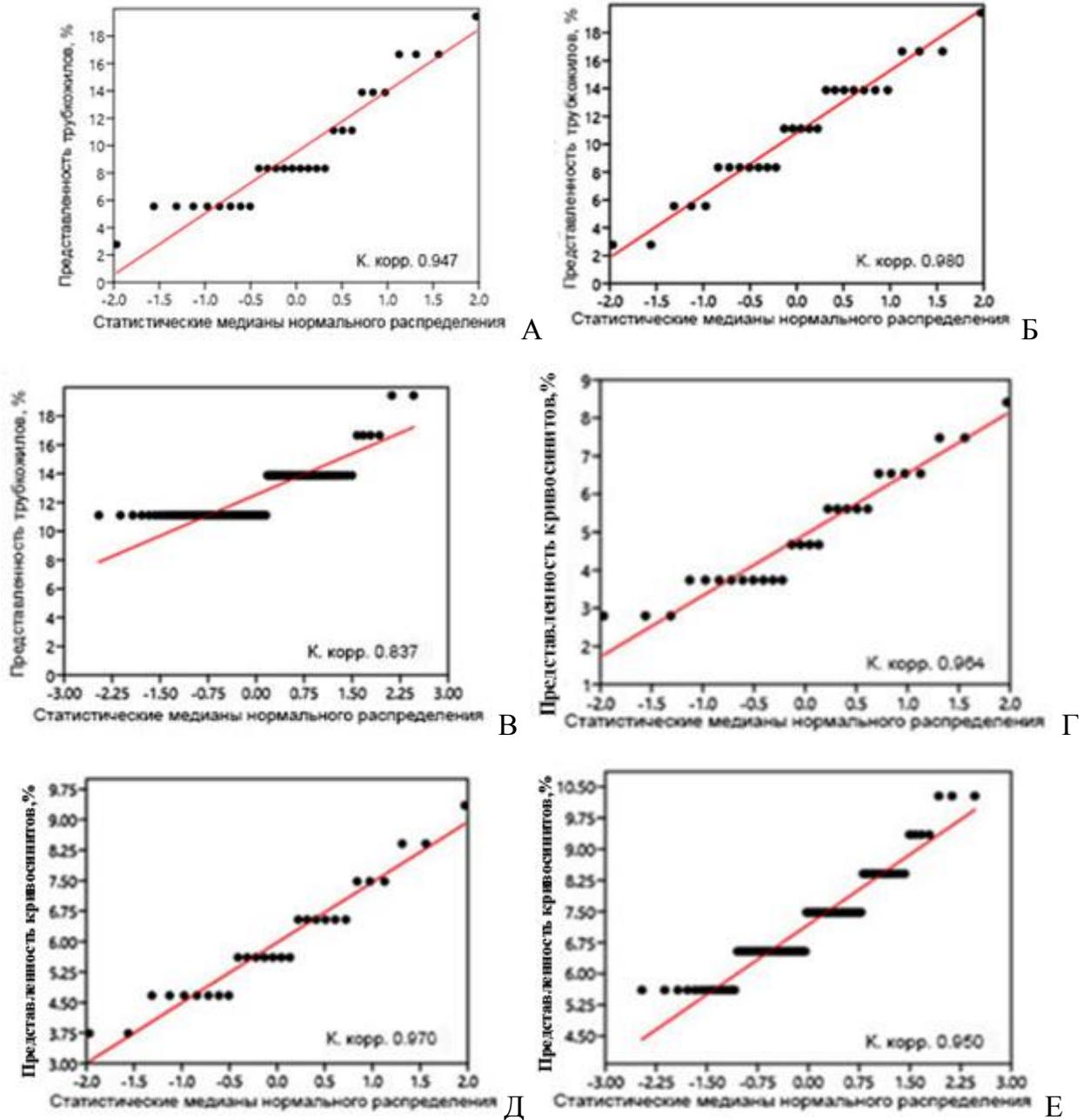


Рисунок 110 — Соответствие распределения значений представленности трубокочилов (А-В) и кривосинитов (Г-Е), нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А, Г – преобладает биомасса мидии; Б, Д – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В, Е – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин представленности

*Сообщество с митилястером-эдификатором.* Для трубокочилов не выявлено каких-либо изменений показателя в пробах. Во всех пробах, где присутствовали

трубкожилы, величина представленности равна 2,78%. Вследствие этого, дальнейший анализ по этой группе не проводили. Следует отметить только, что эта величина значительно ниже, чем таковые для сообщества с мидией-эдификатором. Распределение значений представленности для кривосинитов, дано на рис. 111.

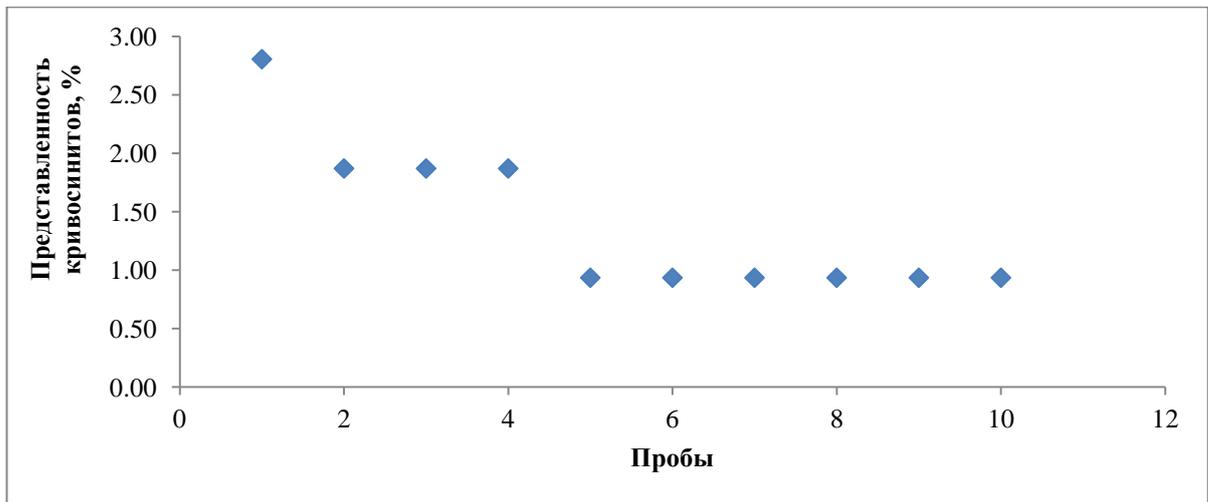


Рисунок 111 — Распределение значений представленности кривосинитов, в сообществе с митилястером-эдификатором перифитона береговых субстратов

Из графика следует два момента. Первый – значения представленности намного меньше, чем таковые для сообщества с мидией-эдификатором: максимум 2,80% для сообщества с митилястером-эдификатором и 10,28% для сообщества с мидией-эдификатором. Второй – большинство значений приходится на наименьшие из выявленных величин показателя (0,93%). Оба момента указывают на малоприспособленность среды обитания в сообществе с митилястером-эдификатором для большинства видов кривосинитов. Негативными составляющими элементами являются отсутствие макрофитов и мидий, малая толщина самого перифитона (до 2 см) однообразие и бедность конфигурации этого варианта сообщества, расположение в прибойной зоне.

*Перифитон подвешенных в пелагиали конструкций.* Из анализа исключен вариант с преобладанием биомассы мидий по причине малого числа проб (4). Распределение представленности амфипод обеих групп в сообществе с мидией-эдификатором дано на рис. 112.

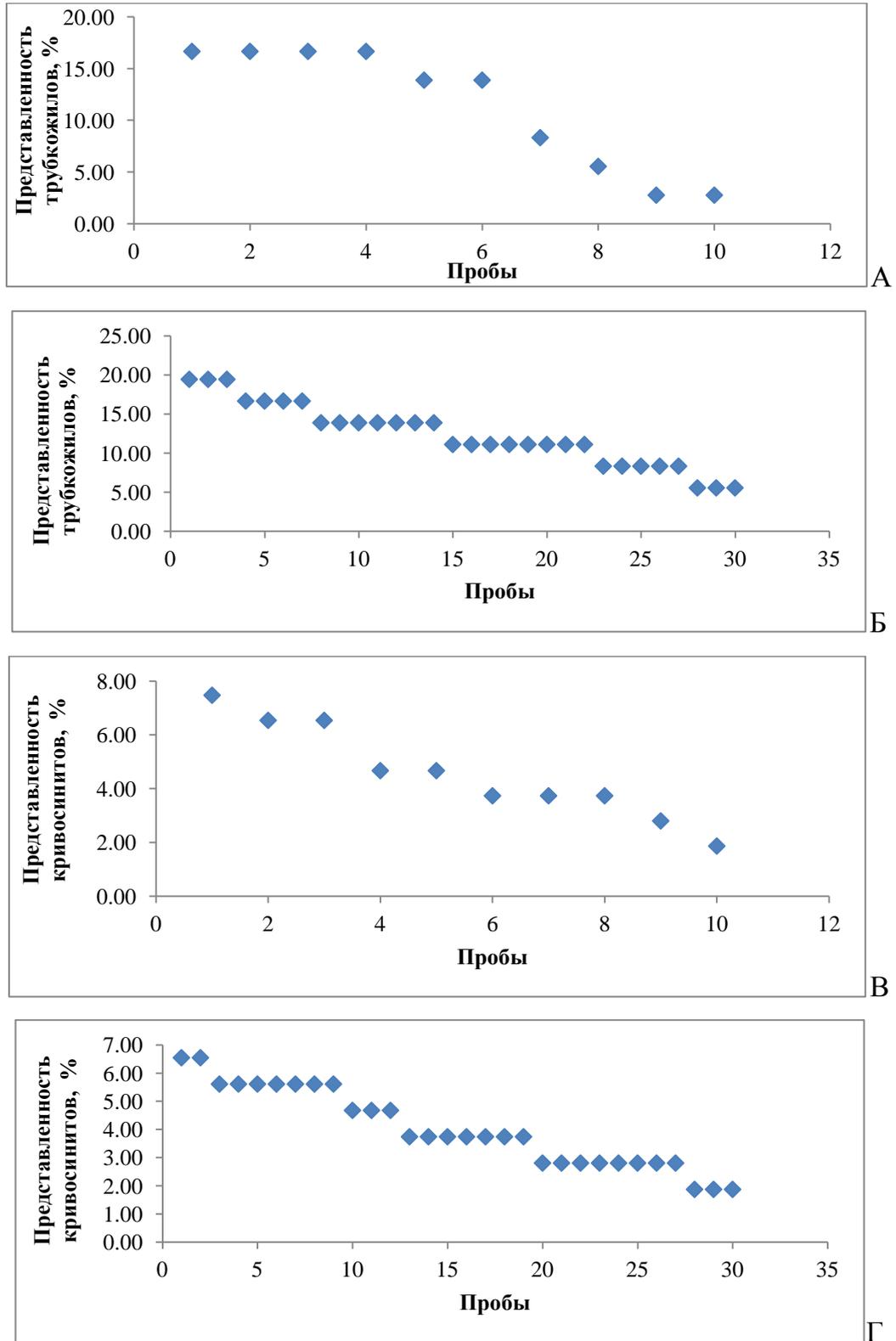


Рисунок 112 — Распределение значений представленности трубокжиллов (А, Б) и кривосинитов (В, Г), по пробам в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А, В – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В, Г – преобладает биомасса макрофитов

В обоих вариантах сообщества возникают условия во фрагментах сообщества сходные для формирования представленности. На это указывают повторяющиеся значения показателя. Значительную роль в данном процессе играет случайность, что следует из рис. 113.

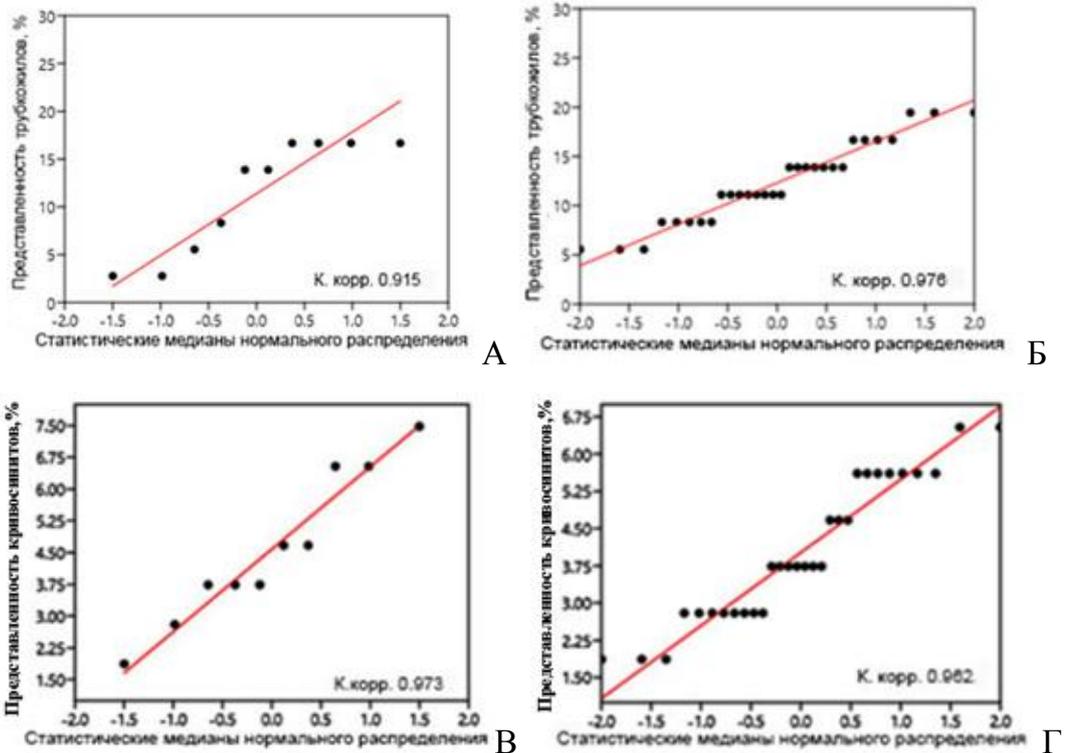


Рисунок 113 — Соответствие распределения значений представленности амфипод-трубочкилов (А, Б) и кривосинитов (В, Г), нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А, В – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Б, Г – преобладает биомасса макрофитов; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и распределения величин представленности

На значительную роль случайности во всех вариантах в данном процессе указывают высокие значения коэффициентов корреляции между показателями нормального распределения и величинами представленности.

*Суммарная плотность амфипод двух экологических групп.*

Две экологические группы амфипод – трубкожилы и кривосинитов, являются компонентами сообщества перифитона. Следовательно, можно проанализировать суммарную плотность амфипод этих групп как отдельных компонентов перифитона.

*Перифитон береговых субстратов.*

*Сообщество с мидией-эдификатором.* Диапазоны изменений значений суммарной плотности и статистики для амфипод обеих экологических групп в вариантах сообщества с мидией-эдификатором представлены в табл. 30.

Таблица 30 — Диапазоны значений суммарной плотности амфипод двух экологических групп в вариантах сообщества с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов

Варианты сообщества	Трубкожилы. Диапазоны значений суммарной плотности, экз.·м <sup>-2</sup>	Кривосиниты. Диапазоны значений суммарной плотности, экз.·м <sup>-2</sup>
Преобладает биомасса мидий	30-32525 (4634 ± 1390)	170-47025 (7734 ± 1884)
Биомасса мидий и макрофитов одного порядка	31-9001 (1385 ± 408)	88-19438 (4725 ± 983)
Преобладает биомасса макрофитов	10-72650 (4298 ± 810)	30-156557 (5527 ± 1155)

В экологической группе трубкожилов из всех вариантов значимо отличается вариант с биомассой мидии и макрофитов одного порядка. Среднее значение суммарной плотности с учетом ошибки среднего значимо ниже, чем в двух других вариантах, та же тенденция прослеживается при сравнении диапазонов суммарной плотности. Одной из возможных причин могут быть разные массовые виды в различных вариантах. Для варианта с преобладанием биомассы мидий – это *J. marmorata* – вид, предпочитающий поселения мидий с высокой плотностью поселений в таком сообществе (до 25800 экз.·м<sup>-2</sup>). В варианте с преобладанием биомассы макрофитов таким наиболее массовым видом является *E. difformis*, с высокой плотностью поселений (до 61400 экз.·м<sup>-2</sup>). Ни один из этих видов не имеет такой плотности поселений в варианте, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка. Максимальная плотность *E. difformis* в последнем варианте составила 3313 экз.·м<sup>-2</sup>, а *J. marmorata* еще меньше – 63 экз.·м<sup>-2</sup>. Кроме того, ни один из видов амфипод-трубкожилов не дал максимальной плотности выше 4438 экз.·м<sup>-2</sup> (А.

*ramondi*), тогда как в варианте с преобладанием биомассы мидий таких видов было 3 (*A. ramondi*, *J. ocia*, *M. gryllotalpa*), а в варианте с преобладанием биомассы макрофитов – 2 (*A. ramondi*, *M. gryllotalpa*).

Отметим, что среди этих видов *A. ramondi*, который достиг максимальной плотности в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка  $4438 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ , в варианте с преобладанием биомассы мидий –  $5125 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ , а в варианте с преобладанием биомассы макрофитов –  $14394 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ . Среди причин более низкой суммарной плотности в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка, можно назвать следующую: для массовых видов трубкожилов, хорошо приспособленных к мидиям или макрофитам, в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка, недостаточно субстрата для формирования поселений или пригодному субстрату мешают другие компоненты сообщества, мидиям макрофиты (для *J. marmorata*), или наоборот, макрофитам мидии (для *E. difformis*). В результате усложнения в формировании поселений самых массовых видов, суммарная плотность трубкожилов в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка падает.

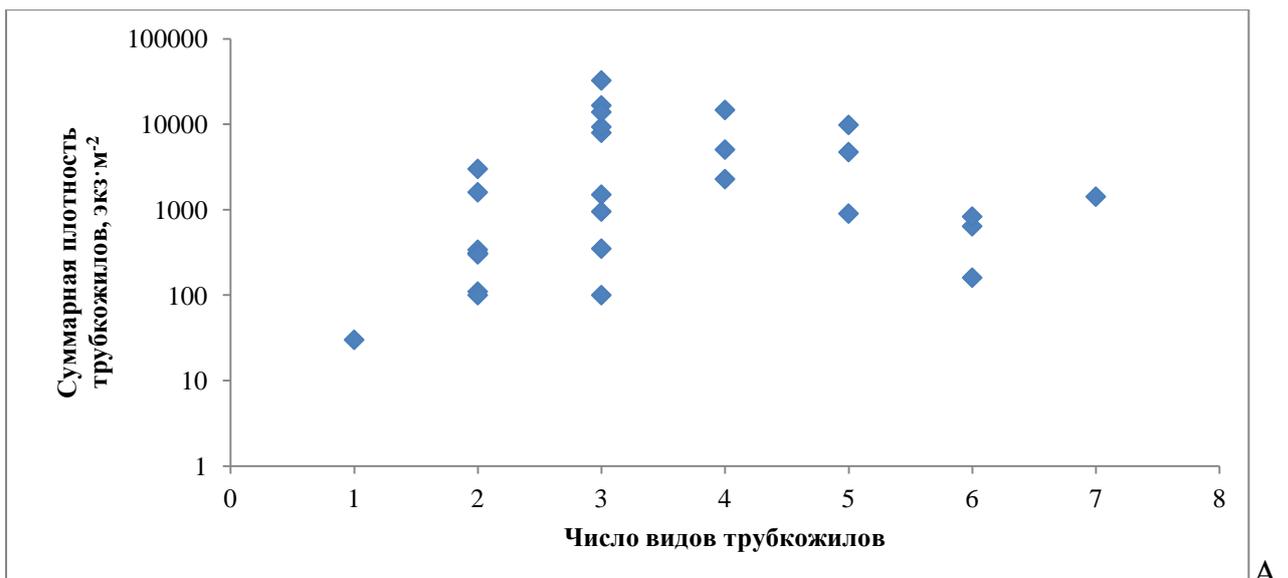
В экологической группе кривосинитов не выявлено значимых отличий по суммарной плотности между вариантами, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка и когда преобладает биомасса макрофитов. Это свидетельствует о большей приспособленности кривосинитов к двум вариантам. Среди причин – возможное отсутствие необходимости крепить трубки к субстрату. Если трубку строить не надо, то можно и более активно перемещаться среди перифитона, прячась в новых микроубежищах. Причем сделать это кривосиниты могут быстро, тогда как трубкожилам надо найти не занятое место, да еще и скрытое от хищников.

Единственное отличие выявлено между вариантом, когда биомасса макрофитов и мидий одного порядка и вариантом, когда преобладает биомасса мидий. В последнем варианте среднее значение суммарной плотности значимо выше, хотя и близко. Возможной причиной может быть более сложные условия для наиболее массового вида в варианте с преобладанием биомассы мидий – *A. crassipes*, максимальная плотность поселений которого при преобладании биомассы мидий –  $45500 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ , а в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка –  $2540 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ , то есть на порядок ниже. Одной из причин для этого вида может быть резкое снижение числа убежищ в варианте,

когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка, возможно из-за конкуренции с другими беспозвоночными, уже занявшими эти убежища.

При преобладании биомассы мидий конфигурация перифитона упрощается, и пространство становится более открытым для хищников. Сжатое с боков, компактное тело *A. crassipes* (хиалидная жизненная форма кривосинитов), дополнительно имеющее окраску, скрывающую особи от хищников, легко может спрятаться в щелях и углублениях между особями мидий, что доступно не всем беспозвоночным. В результате конкуренция за укрытия снижается, что позволяет *A. crassipes* наращивать высокую численность, существенно влияющую на суммарную численность этой экологической группы. При биомассе мидий и макрофитов одного порядка конфигурация сообщества усложняется, добавляются объемные заросли макрофитов, скрывающие больше беспозвоночных, чем открытые щетки мидий, возрастает конкуренция за убежища, появляется больше мелких хищников (креветки, полихеты), и в результате снижается плотность самого массового вида кривосинитов, что негативно сказывается и на суммарной плотности этой группы.

Сравнение числа видов амфипод двух экологических групп и их суммарной плотности представлено на рис. 114, 115.



А

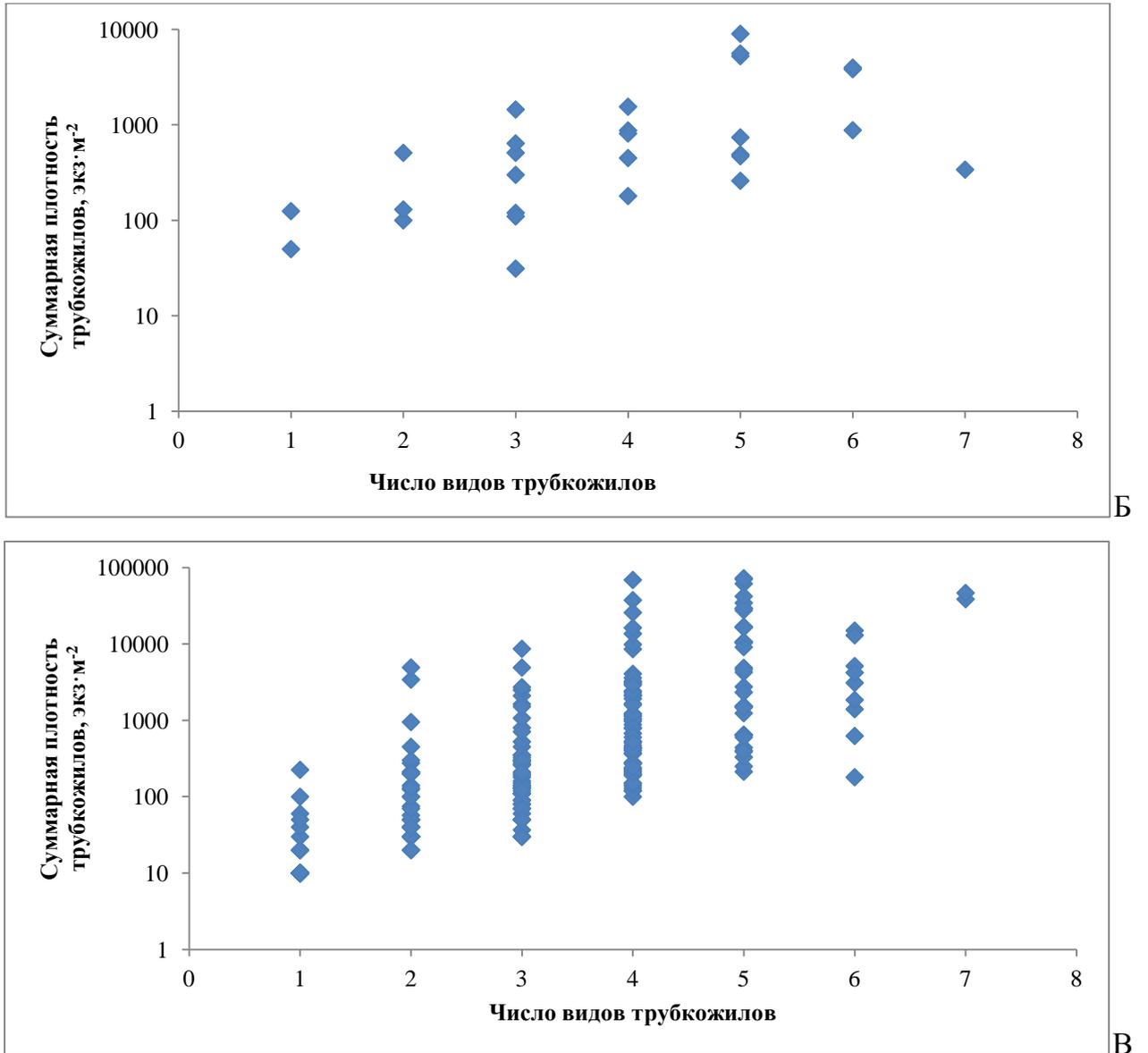


Рисунок 114 — Распределение значений суммарной плотности трубкажилов в поле величин числа видов этой экологической группы амфипод в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макробиоты одного порядка; В – преобладает биомасса макробиоты

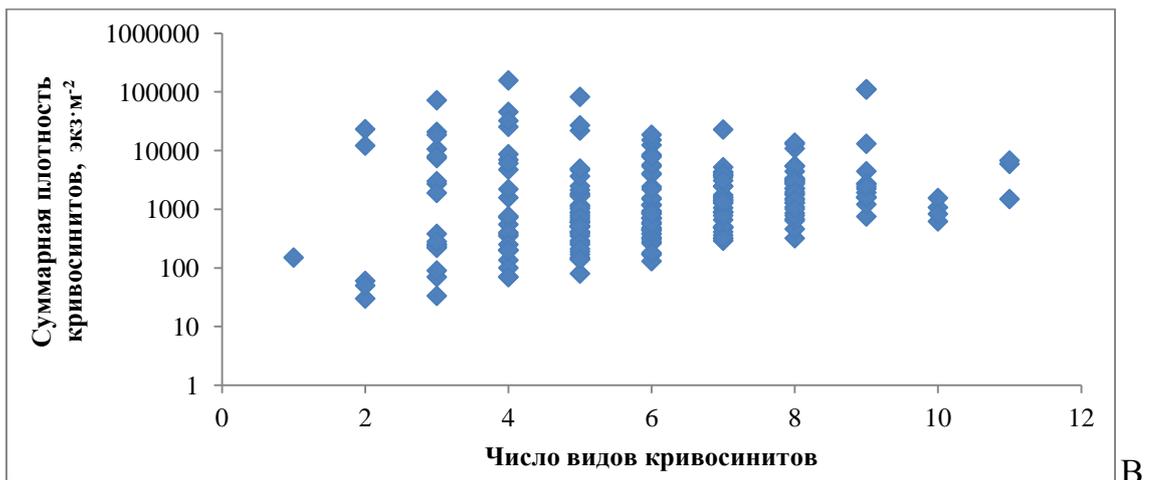
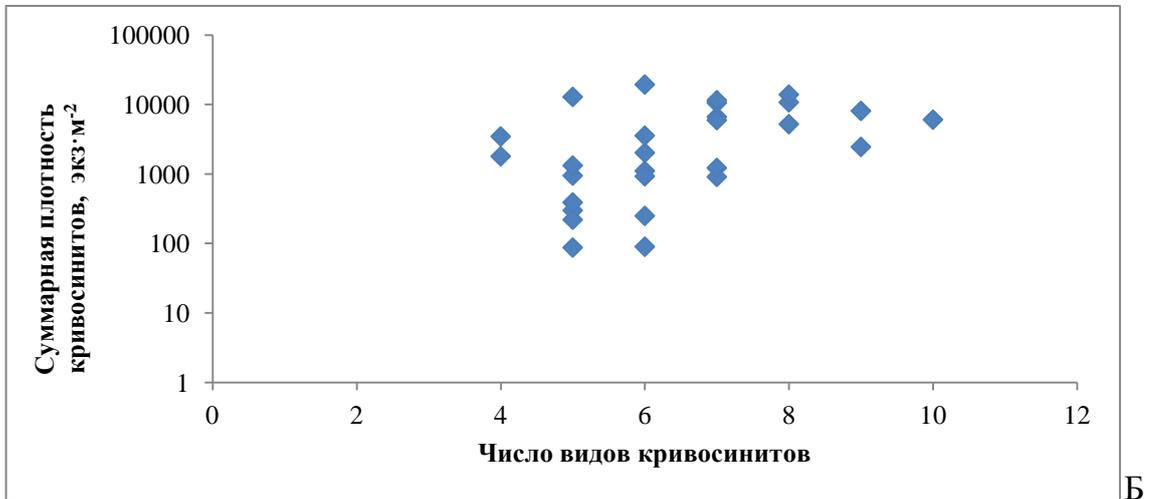
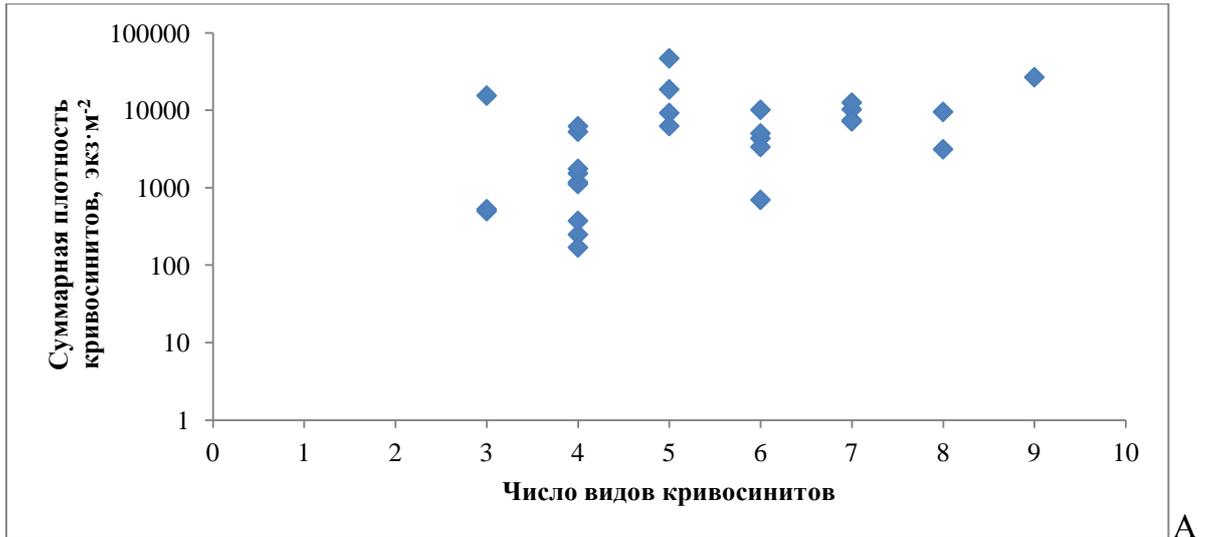
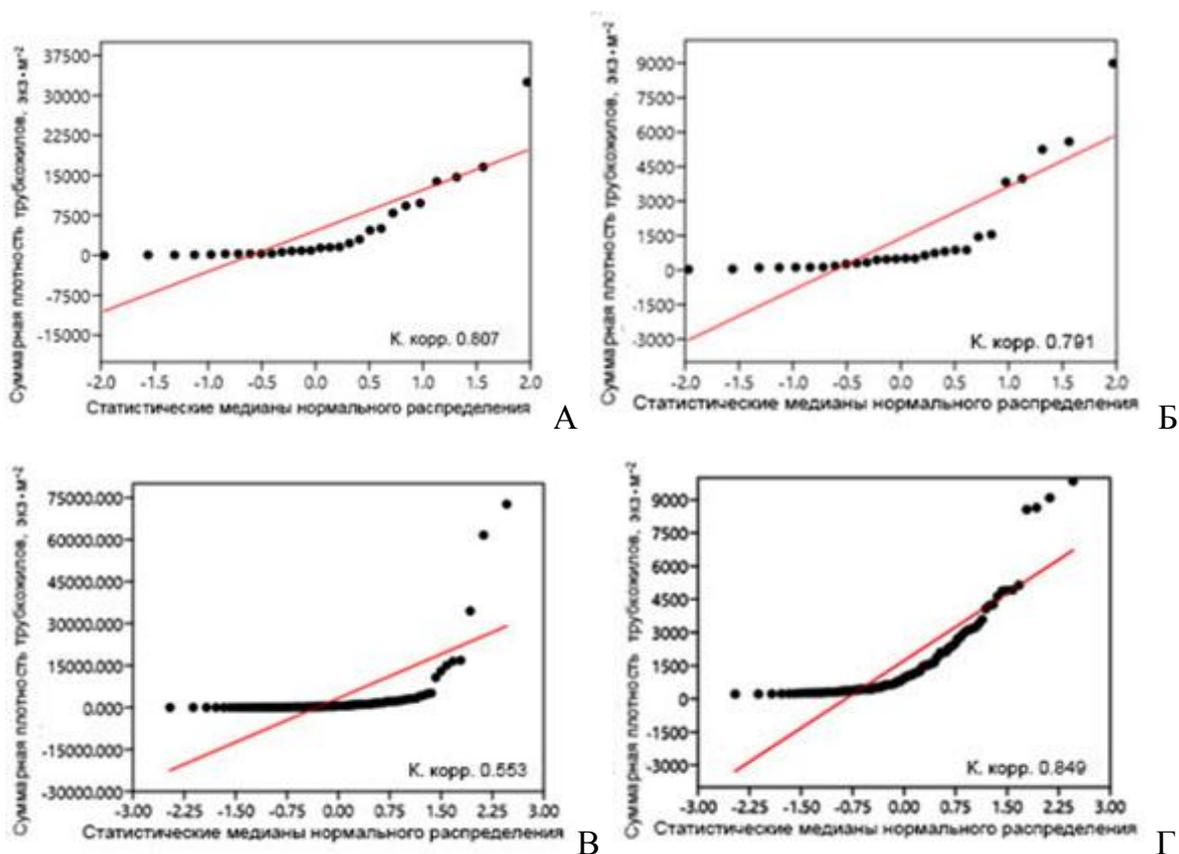


Рисунок 115 — Распределение значений суммарной плотности кривосинитов в поле величин числа видов этой экологической группы амфипод в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

Из трех вариантов сообщества для трубокжилов только в одном (преобладает биомасса мидий, рис 114, В) прослеживается неявная тенденция возрастания суммарной плотности до 4-5 видов этой экологической группы на пробу. Тенденция отражает некий процесс, при котором каждый вновь появляющийся вид добавляет дополнительно некоторое число особей к уже имеющимся, что способствует возрастанию суммарной плотности. По другим вариантам сообщества не отмечено какой-либо тенденции.

Во всех трех вариантах сообщества для кривосинитов не выявлено никаких тенденций изменения суммарной плотности при возрастании числа видов этой экологической группы (рис. 115). Возможно, что отсутствие какой-либо тенденции в обеих экологических группах амфипод свидетельствует о существенной роли случайности в проявлении той или иной величины суммарной плотности на том или ином участке перифитона. Это отчасти подтверждается графиками соответствия параметров нормального распределения и эмпирических значений суммарной плотности (рис. 116).



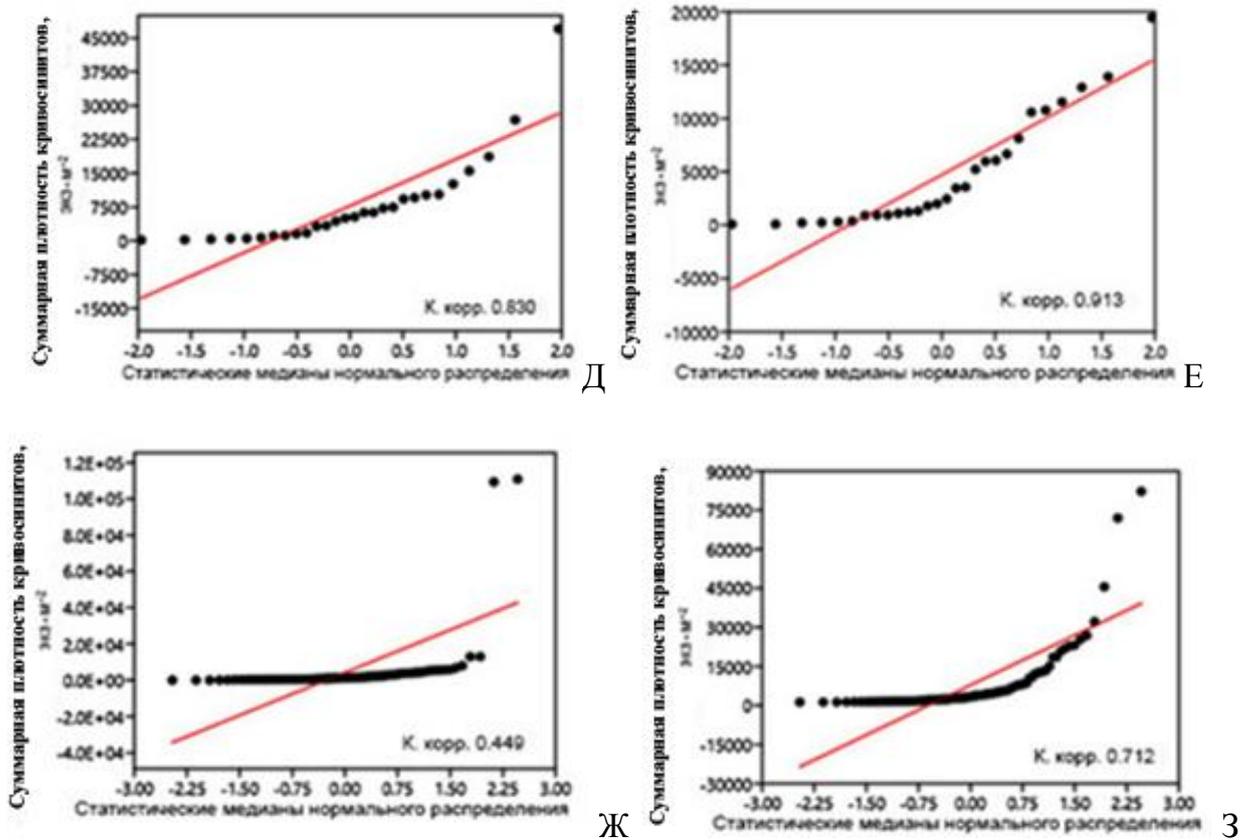


Рисунок 116 — Соответствие распределения значений суммарной плотности трубокжилов (А-Г) и кривосинитов (Д-З), нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором в перифитоне береговых субстратов. А, Д – преобладает биомасса макрофитов; Б, Е – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; В, Ж – преобладает биомасса мидий; Г, З – преобладает суммарная биомасса мидий, пробы с наибольшей суммарной плотностью исключены из анализа; К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и суммарной плотностью амфипод

Для трубокжилов из всех вариантов сообщества при преобладании биомассы макрофитов существенно снижается значение коэффициента корреляции с параметрами нормального распределения (рис 116, В), что отмечается на фоне некоего тренда возрастания суммарной плотности с увеличением числа видов этой экологической группы. Возможно, что роль случайности в данном варианте сообщества для трубокжилов меньше, чем для других вариантов. Однако при удалении наибольших значений суммарной плотности из анализа (суммарная плотность более 10000 экз·м<sup>-2</sup>,

23 пробы из 210) резко возрастает значения коэффициента корреляции до 0,849 (рис. 116, Г), и роль случайности в проявлении той или иной величины суммарной плотности также возрастает. Вероятно, помимо случайности, есть влияние какого-то выделяющегося положительного фактора или параметра, или нескольких факторов и параметров, резко увеличивающих суммарную плотность трубокжилов. Кроме дополнительно вносимого числа особей вселяющимися видами, возможно положительную роль играет возрастание суммарной биомассы мидий как дополнительной среды для вселения.

Для кривосинитов, распределение суммарной плотности особей очень сходно с таковым трубокжилов. В двух вариантах: при преобладании биомассы мидий и в варианте, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка, влияние случайности велико, что отражено в высоких значениях коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и эмпирическими данными суммарной плотности. Однако, как и у трубокжилов, в варианте с преобладанием биомассы макрофитов значение коэффициента корреляции примерно такое же низкое (0,450), что отражает снижение влияния случайности на распределение суммарной плотности амфипод этой экологической группы. Но, в отличие от трубокжилов, нет какого-либо тренда изменения суммарной плотности при возрастании числа видов амфипод этой группы (рис. 115). Следовательно, процесс накопления суммарной плотности не связан с числом видов. При удалении 3 наибольших значений из 219 (свыше 100000 экз.·м<sup>-2</sup>), значение коэффициента корреляции резко возрастает до 0,712 (рис. 116, З). Следовательно, как и у трубокжилов, помимо случайности в отдельных немногих случаях влияет выделяющийся положительный фактор или параметр или факторы и параметры, способствующие резкому возрастанию суммарной плотности. Как будет показано ниже, определенную положительную роль играет суммарная биомасса макрофитов как ресурс для питания и укрытия от хищников. Распределение значений суммарной плотности амфипод обеих экологических групп от суммарной биомассы макрофитов показано на рис. 117, 118.

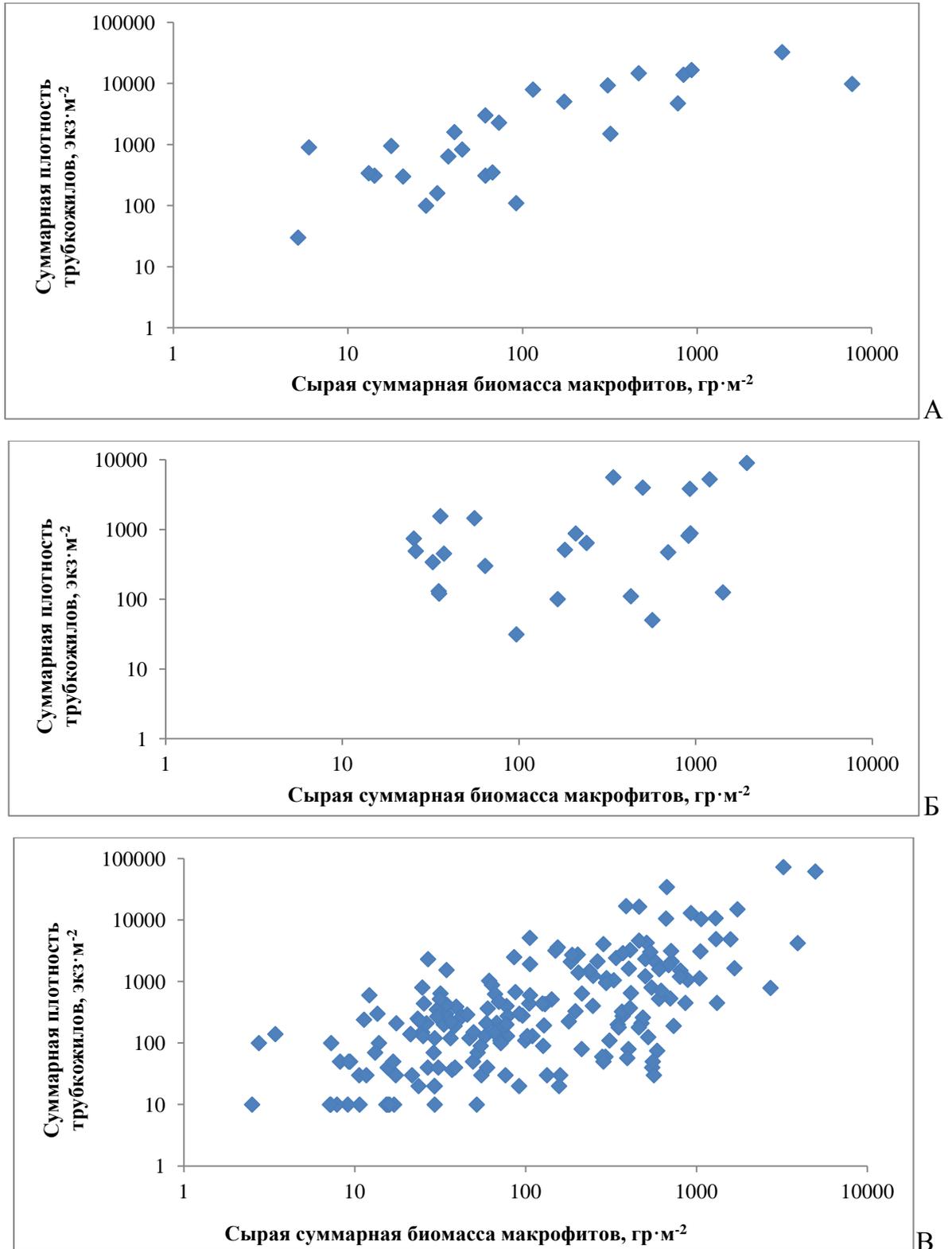


Рисунок 117 — Распределение значений суммарной плотности трубокжиллов по шкале значений суммарной биомассы макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

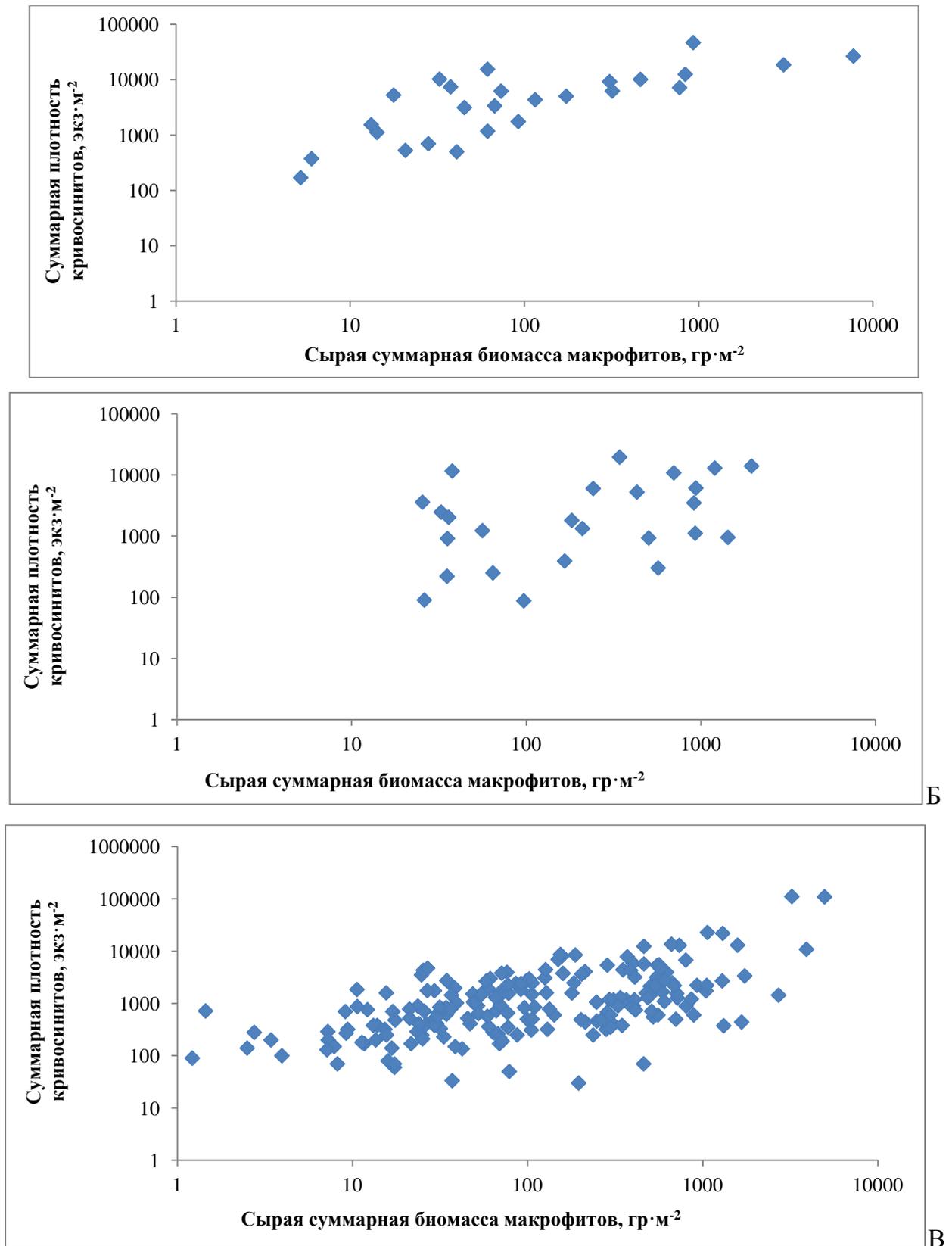


Рисунок 118 — Распределение значений суммарной плотности кривосинитов, по шкале значений суммарной биомассы макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором

перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

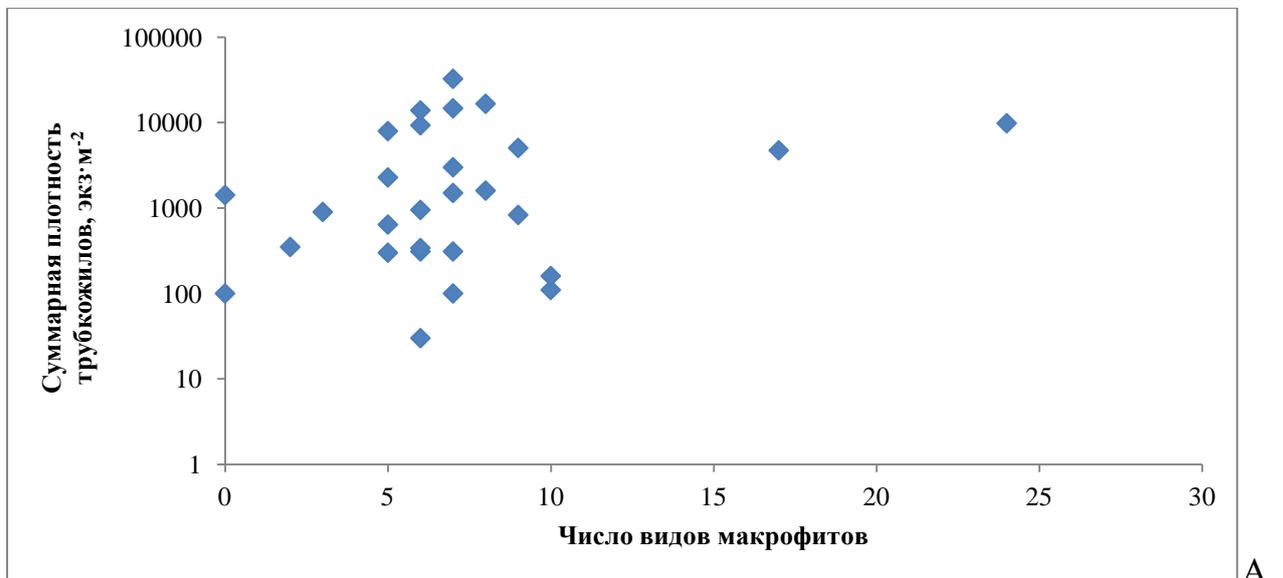
Для трубкажилов прослеживается некоторая тенденция увеличения суммарной плотности амфипод этой группы при возрастании биомассы макрофитов в двух вариантах: при преобладании биомассы мидий, и при преобладании биомассы макрофитов. В варианте с преобладанием биомассы мидий можно рассчитать значения рангового коэффициента Кенделла между биомассой макрофитов и суммарной плотности трубкажилов (ряды значений монотонно изменяются, значения в рядах близки). Значение рангового коэффициента Кенделла равно 0,62, что по шкале Чеддока соответствует средней силе корреляции. Для варианта с преобладанием биомассы макрофитов рассчитать такой коэффициент невозможно по причине немоного изменения суммарной плотности трубкажилов. Вероятно, в данных вариантах макрофиты, разрастаясь, предоставляют дополнительный субстрат и пищу особям этой экологической группе амфипод, что способствует увеличению значений суммарной плотности. Однако эта тенденция слабее выражена, чем можно было бы ожидать при главном влиянии биомассы макрофитов на вселение особей.

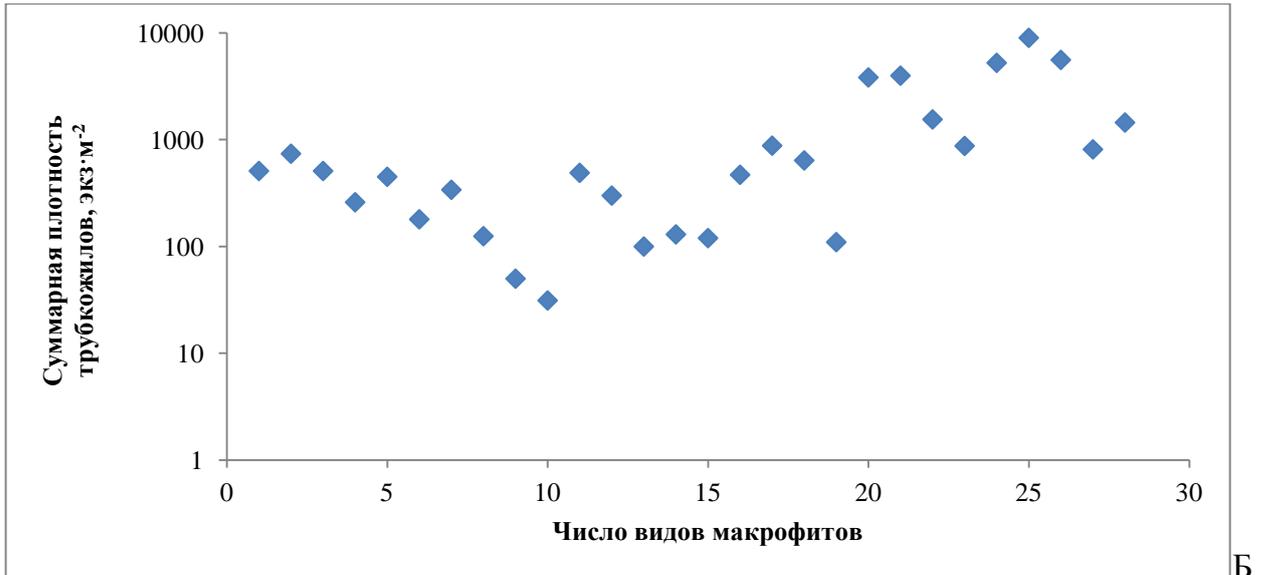
В варианте, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка, не прослеживается какой-либо тенденции изменения суммарной плотности трубкажилов при возрастании биомассы макрофитов (рис. 117, Б). Значения ранговой корреляции Кенделла 0,22, что соответствует очень слабой силе корреляции по шкале Чеддока. Причины снижения роли биомассы макрофитов на суммарную плотность трубкажилов остаются пока невыявленными. Возможно, это взаимодействие трубкажилов с другими беспозвоночными в сообществе, которые, достигают наибольшей плотности в этом варианте и препятствуют наращиванию плотности трубкажилам при увеличении биомассы макрофитов. В любом случае, в сообществе велика роль случайности, что отражается на высоком значении коэффициентов корреляции между параметрами нормального распределения и суммарной плотности трубкажилов (рис. 117, Б).

В варианте сообщества, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка, не прослеживается явной тенденции возрастания суммарной плотности кривосинитов при увеличении биомассы макрофитов (рис. 118, Б). Значения рангового коэффициента

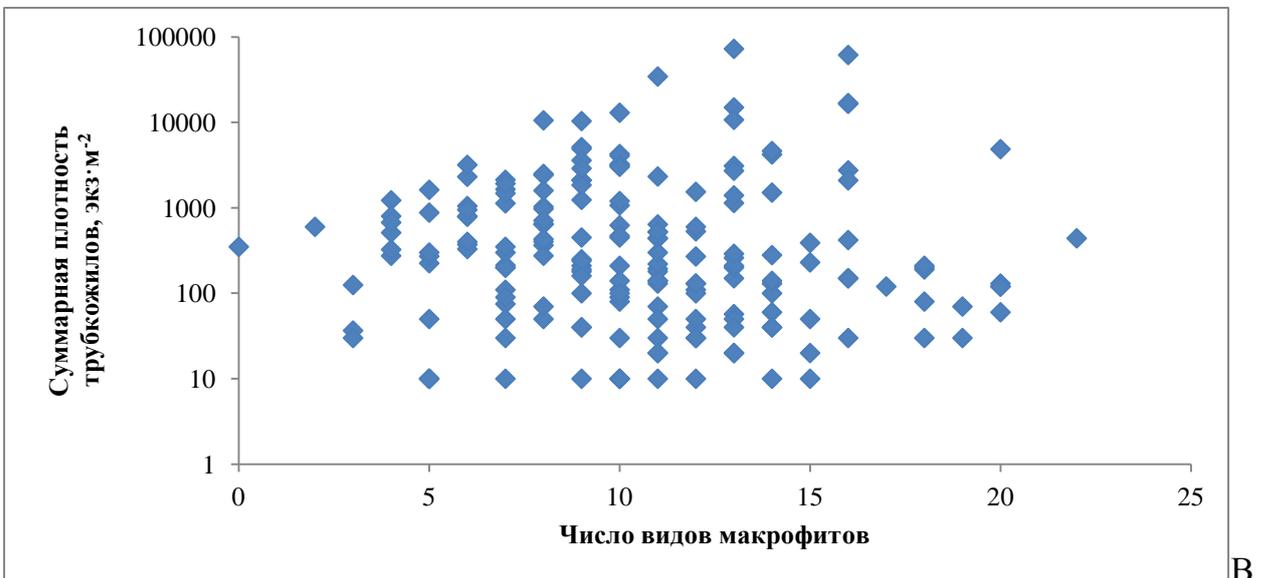
Кенделла равно 0,21 (очень слабая по шкале Чеддока). При этом влияние случайности высоко, что отражается на высоком значении коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и эмпирическими величинами суммарной плотности для этой экологической группы (рис 116, коэффициент корреляции 0,913). Для двух других вариантов сообщества при преобладании биомассы мидий или макрофитов прослеживается тенденция увеличения суммарной плотности амфипод этой группы при возрастании биомассы макрофитов (рис 118, А и В). Рассчитанное для варианта с преобладанием биомассы мидий значение рангового коэффициента Кенделла между биомассой макрофитов и суммарной плотностью кривосинитов, равно 0,61 (средняя по шкале Чеддока). Для варианта с преобладанием биомассы макрофитов рассчитать такой коэффициент невозможно по причине немонотонного изменения величин суммарной плотности кривосинитов. Таким образом, в обоих вышеуказанных вариантах сообщества один из параметров, положительно влияющих на суммарную плотность кривосинитов, – суммарная биомасса макрофитов.

Распределение суммарной плотности амфипод двух экологических групп в полях значений показателей обилия макрофитов представлены на рис. 119-121.

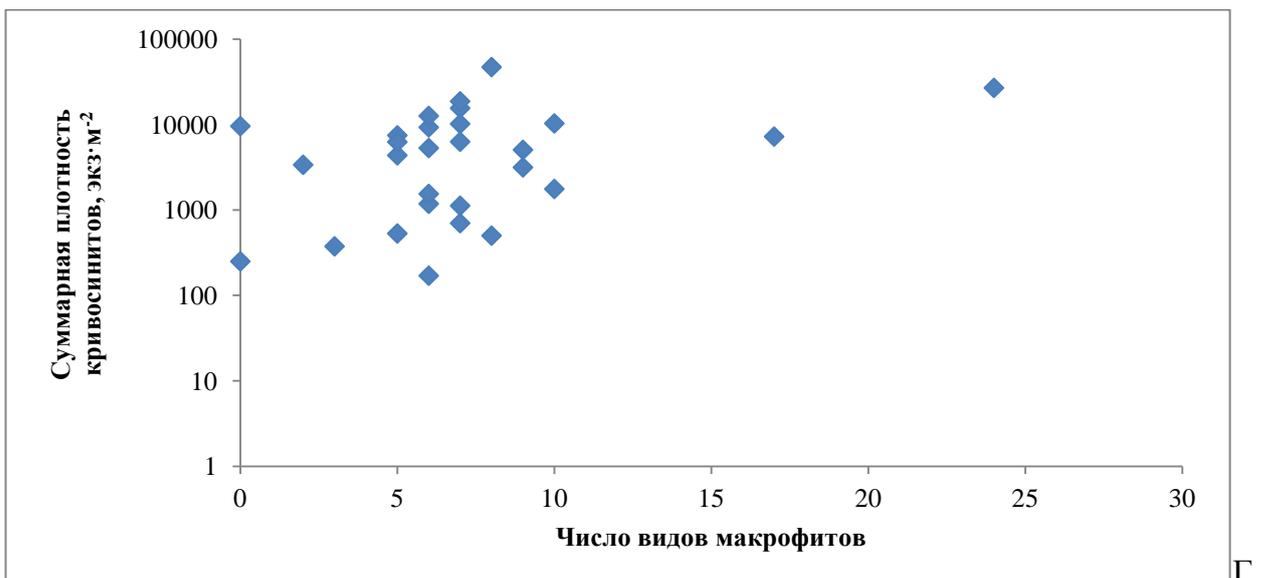




Б



Б



Г

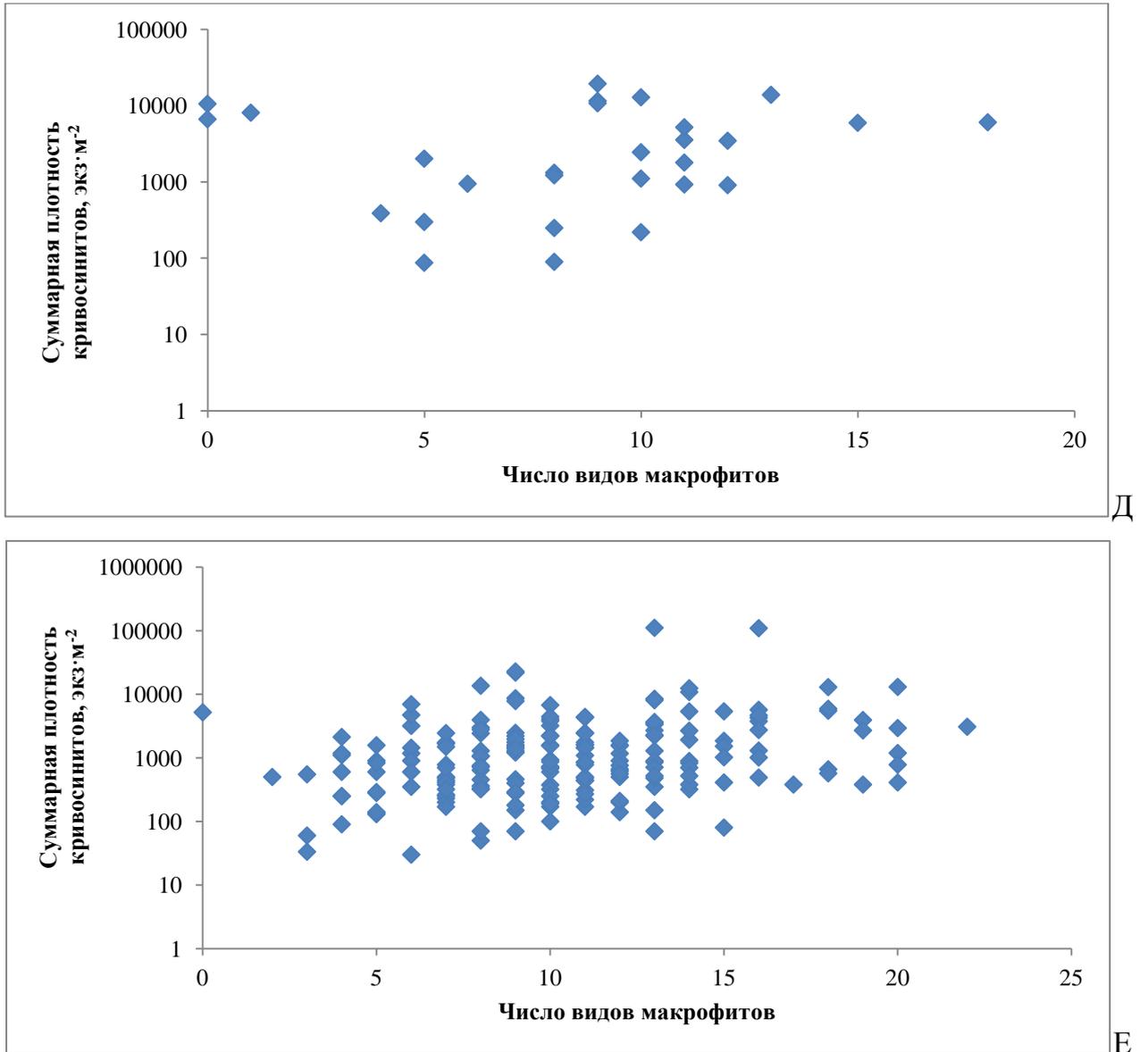
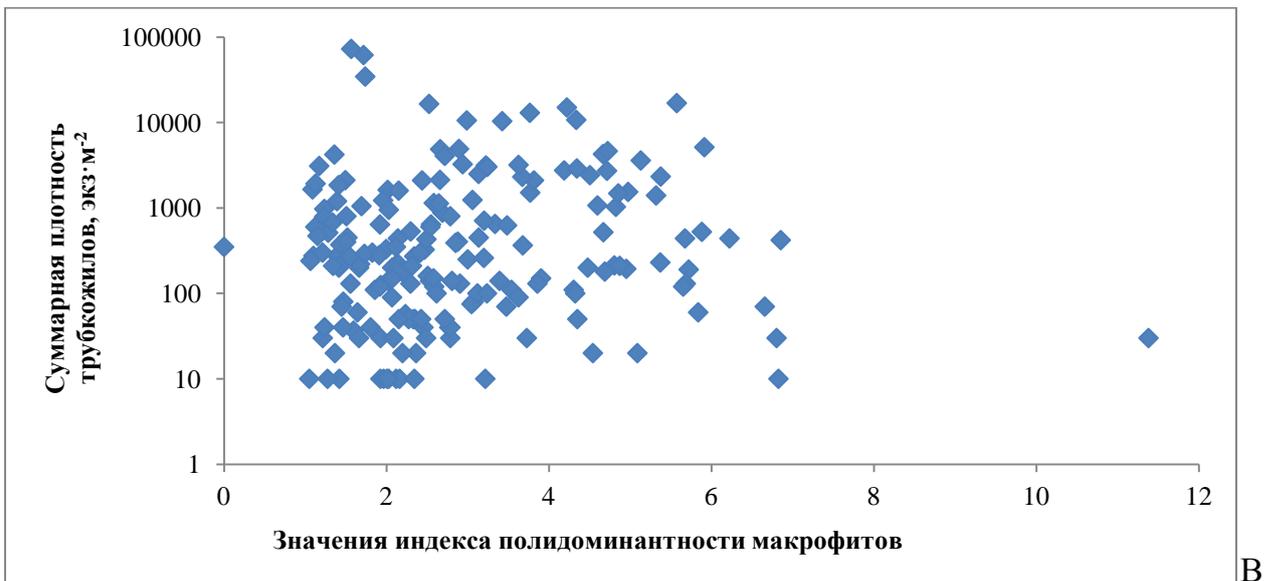
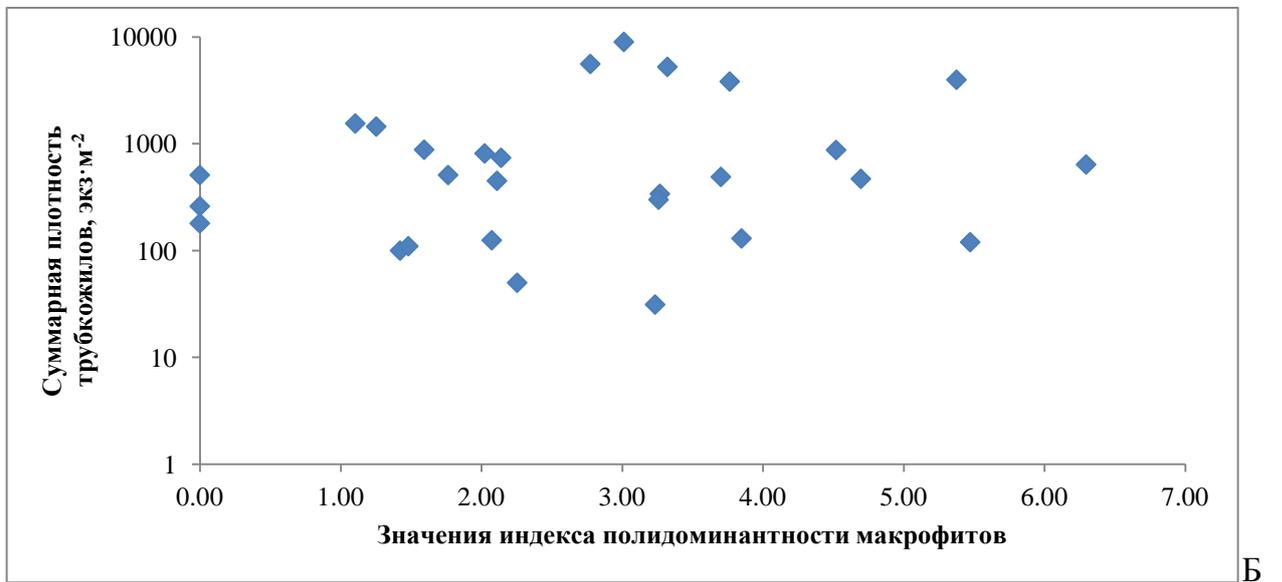
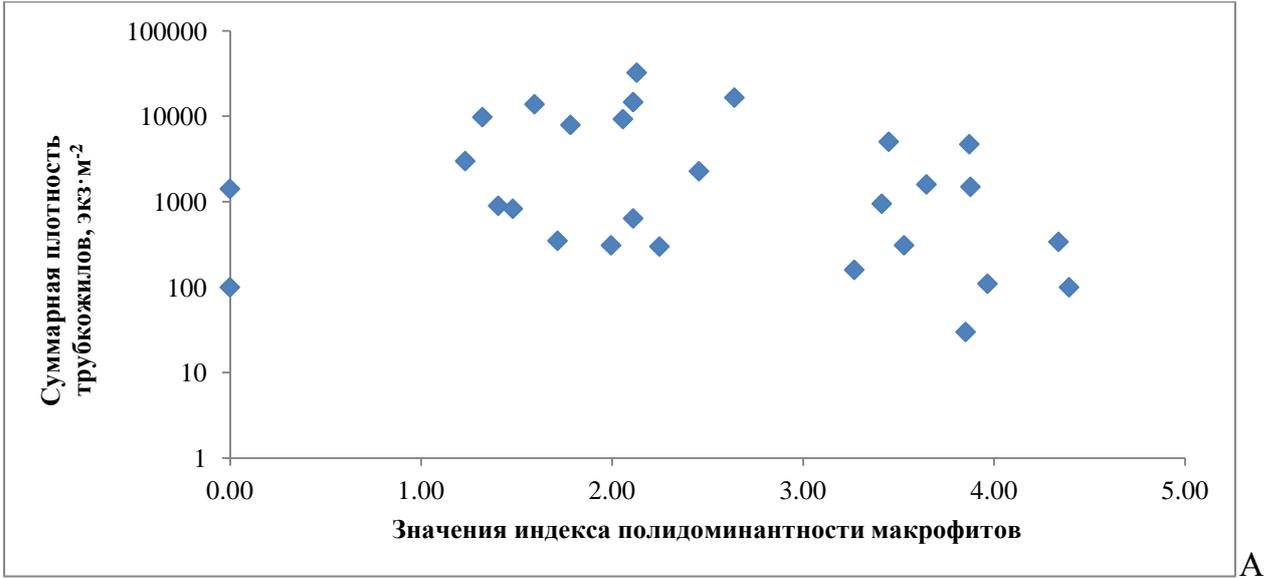


Рисунок 119 — Распределение значений суммарной плотности трубочкилов (А-В) и кривосинитов (Г-Е) по шкале значений числа видов макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А, Г – преобладает биомасса мидий; Б, Д – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В, Е – преобладает биомасса макрофитов



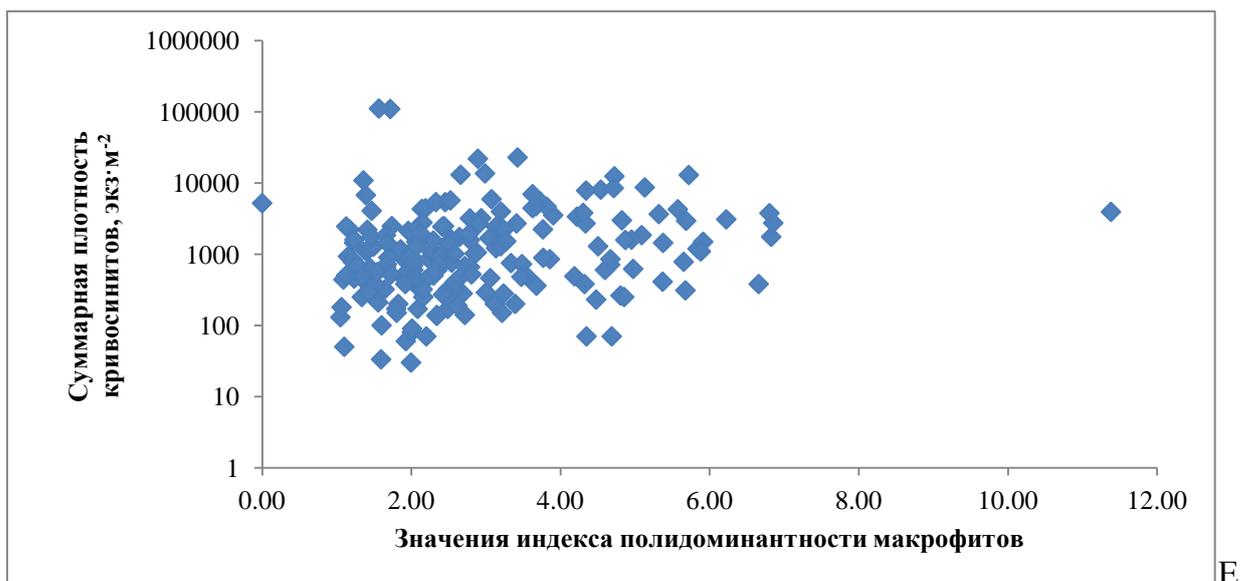
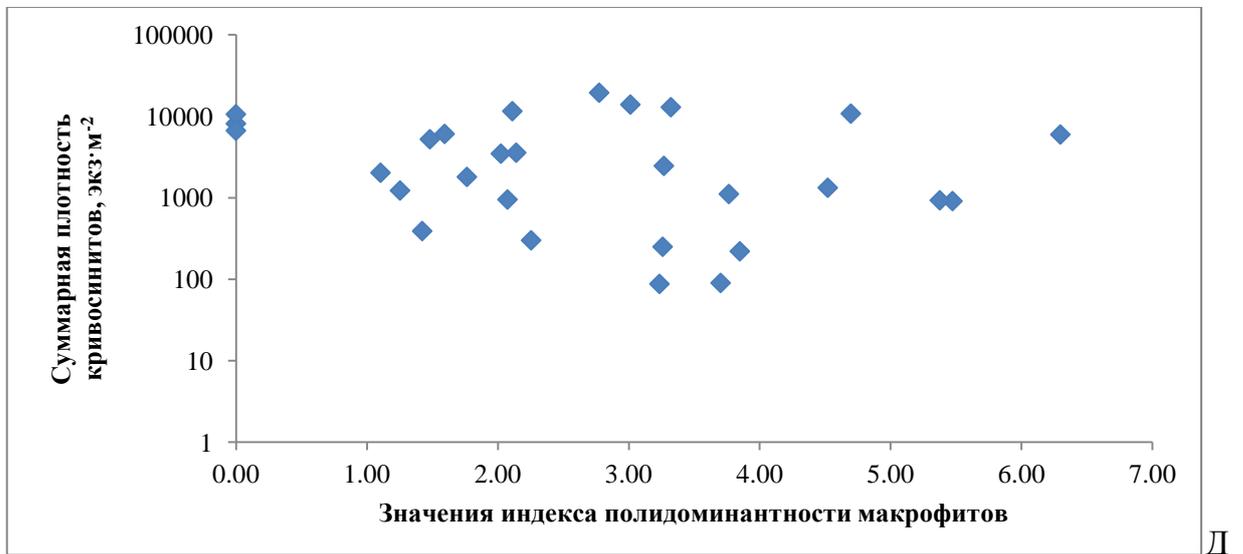
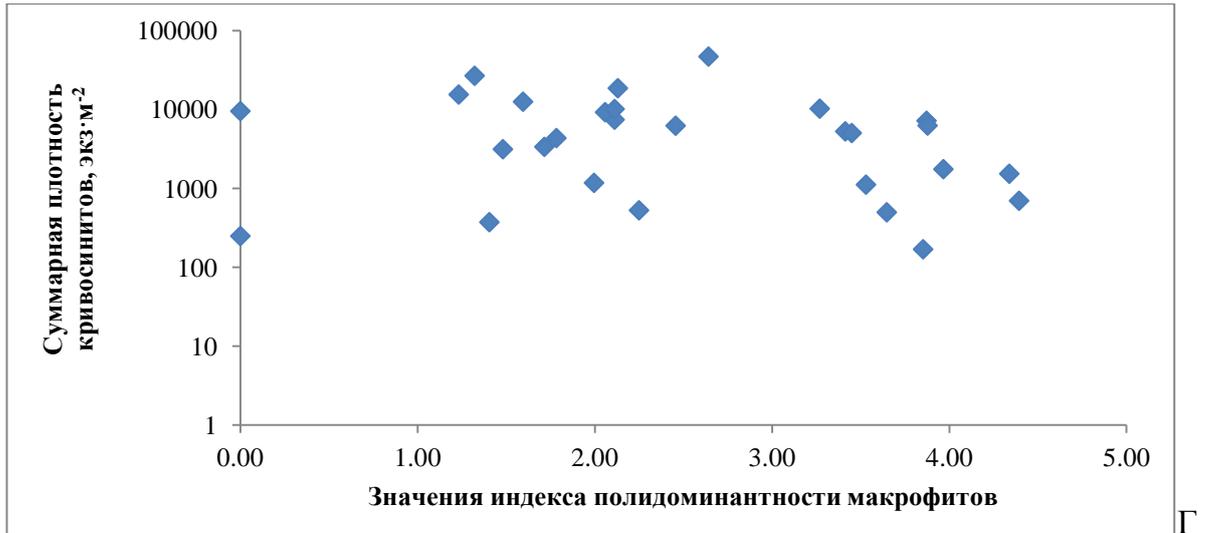
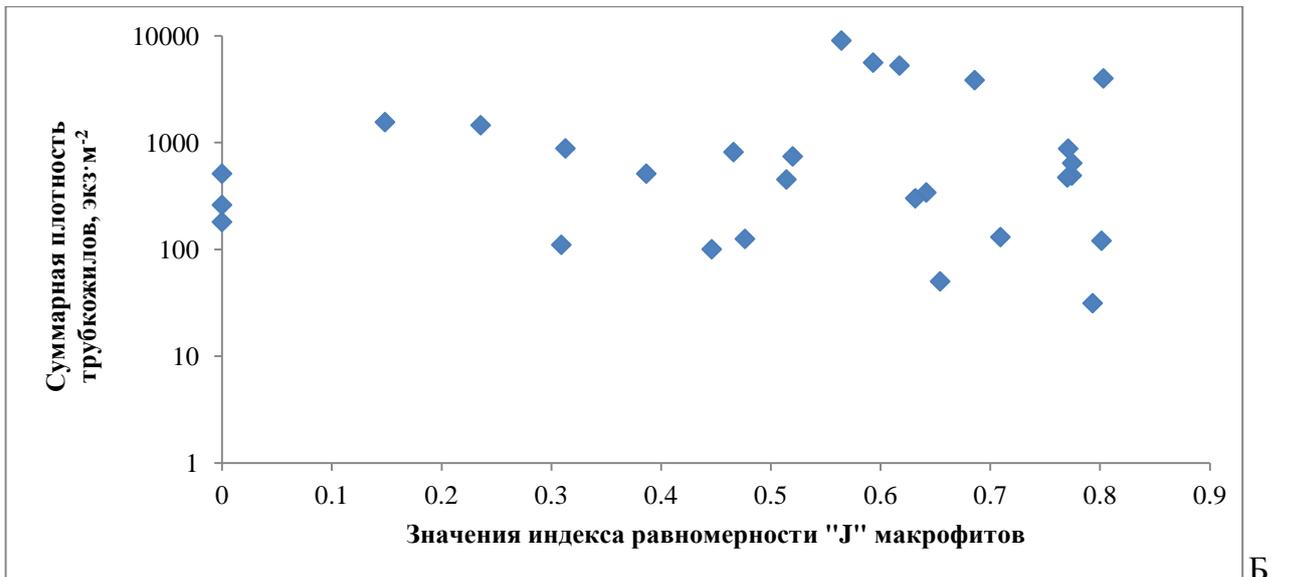
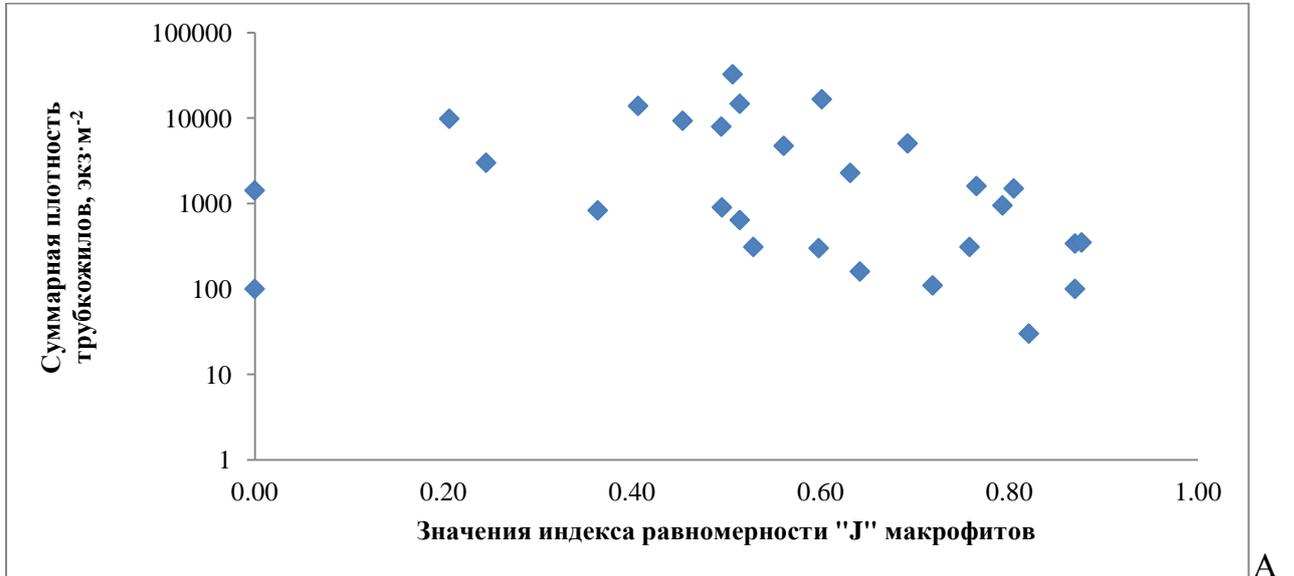
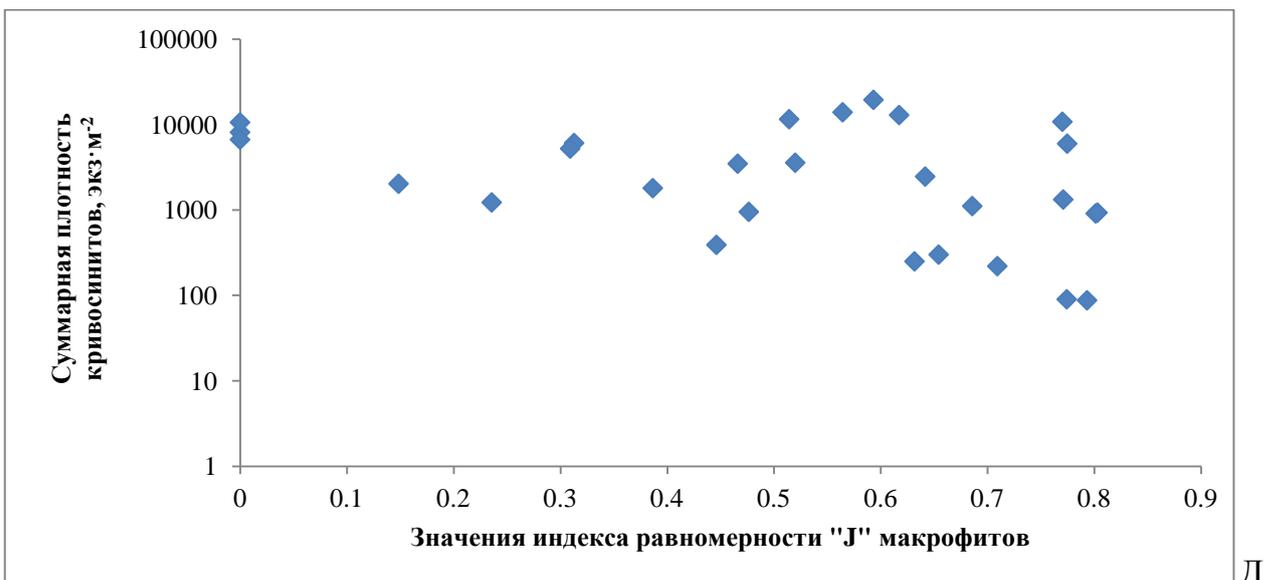
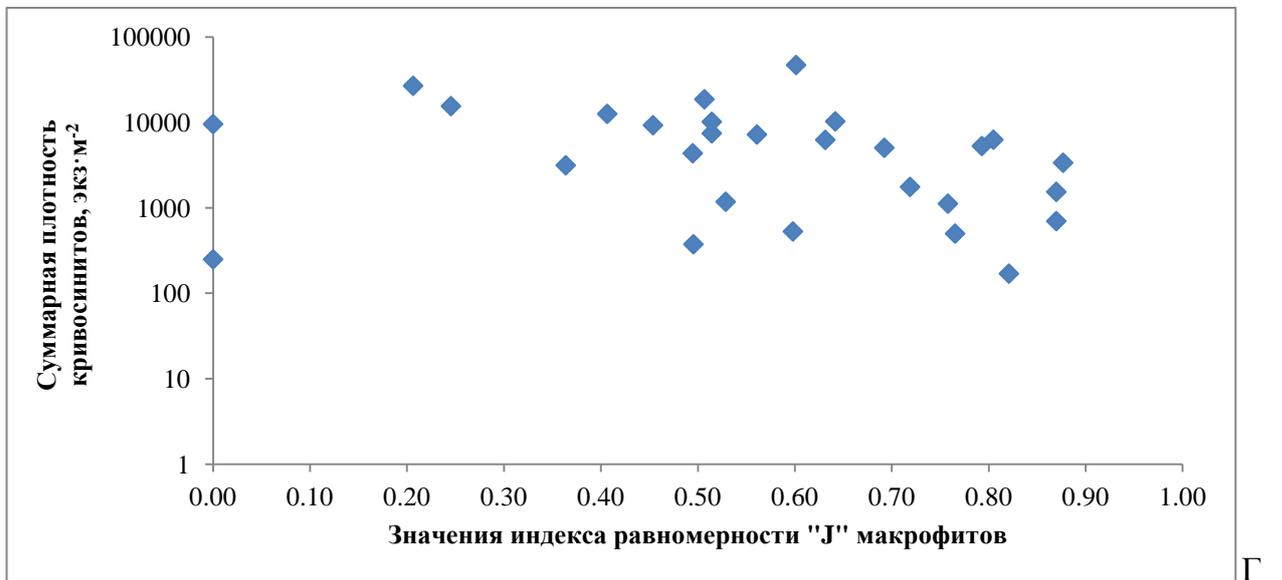
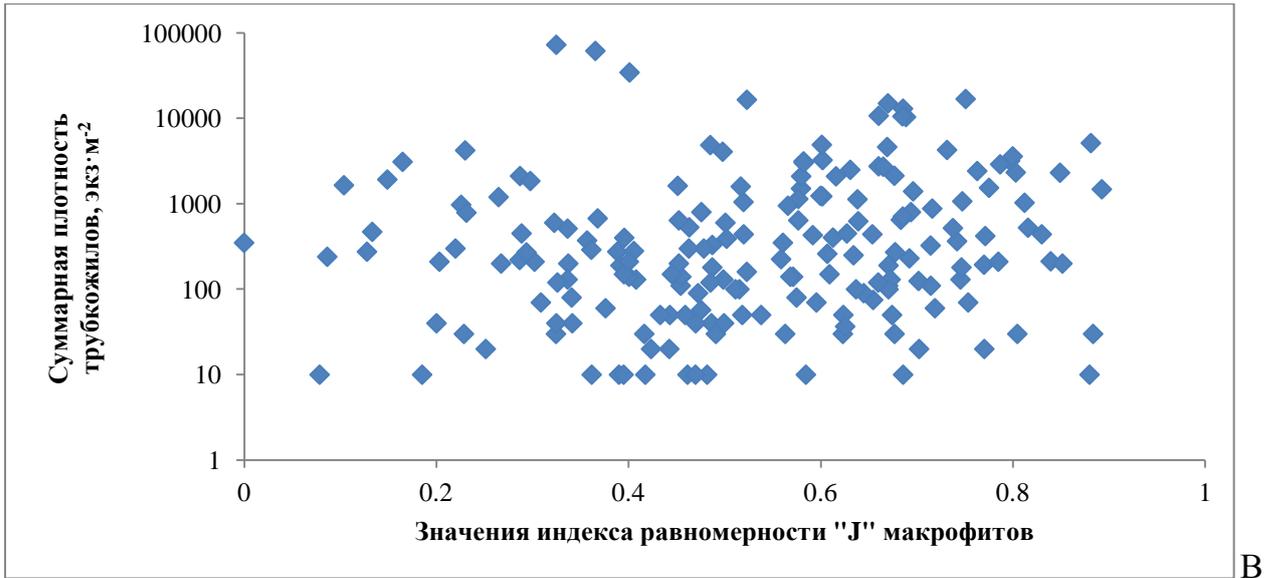


Рисунок 120 — Распределение значений суммарной плотности трубочилов (А-В) и кривосинитов (Г-Е) по шкале значений индекса полидоминантности макрофитов в

сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А, Г – преобладает биомасса мидий; Б, Д – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В, Е – преобладает биомасса макрофитов





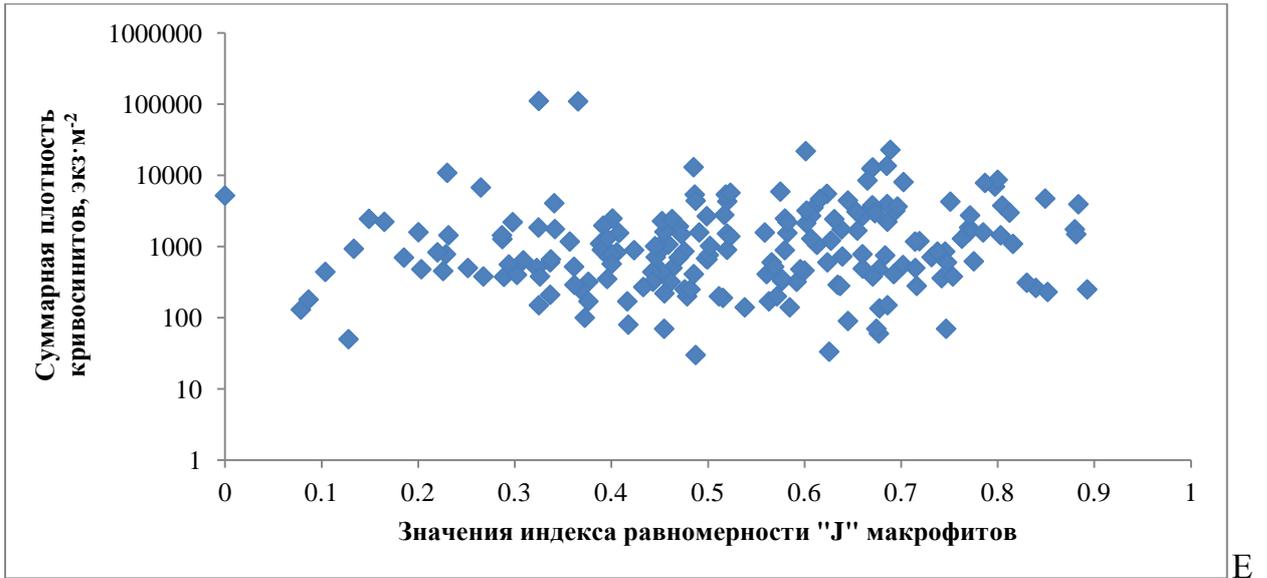


Рисунок 121 — Распределение значений суммарной плотности трубочкилов (А-В), и кривосинитов (Г-Е) по шкале значений индекса равномерности «J» макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А, Г – преобладает биомасса мидий; Б, Д – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В, Е – преобладает биомасса макрофитов

В отличие от суммарной биомассы макрофитов все остальные показатели макрофитов (число видов, индекс полидоминантности, индекс равномерности «J») заметного влияния на суммарную плотность не оказывают. Это следует из формы «облаков» распределений суммарной плотности амфипод обеих экологических групп в полях значений соответствующих параметров макрофитов.

Кроме анализа вышеуказанных параметров, также проанализировано возможное влияние особей одной экологической группы на другую. Распределение суммарной плотности кривосинитов по шкале значений суммарной плотности трубочкилов представлено на рис. 122.

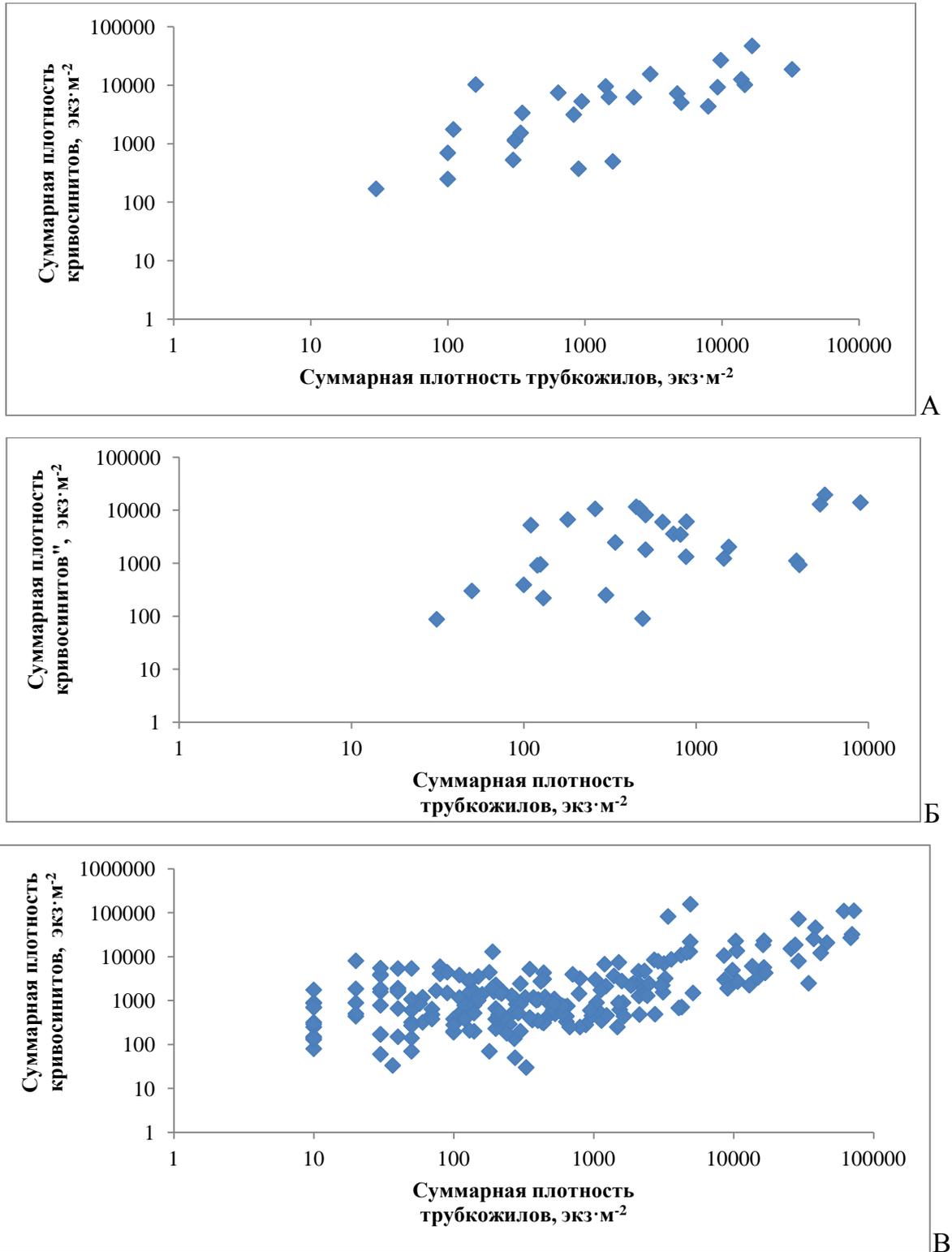


Рисунок 122 — Распределение значений суммарной плотности кривосинитов по шкале значений суммарной плотности трубочкилов в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов. А – преобладает биомасса мидий; Б – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; В – преобладает биомасса макрофитов

Ни в одном из вариантов сообщества нет негативного влияния одной из экологических групп на другую. Более того, все распределения значений свидетельствуют либо об отсутствии явного влияния, либо о совместном возрастании суммарной плотности на одних и тех же участках. Так, в варианте с преобладанием биомассы мидий значение рангового коэффициента Кенделла равно 0,56 (средняя по шкале Чеддока). По-видимому, для формирования поселений амфиподам важны не их сородичи из другой экологической группы, а другие факторы или параметры, например, суммарная биомасса макрофитов.

Таким образом, можно сделать вывод, что на суммарную плотность амфипод обеих экологических групп оказывает влияние случайность, а также отчасти суммарная биомасса макрофитов. При этом влияние суммарной биомассы макрофитов больше выражено в вариантах сообщества, когда преобладает биомасса мидий или суммарная биомасса макрофитов. Число видов самих амфипод соответствующих экологических групп оказывает заметное влияние только у трубкажилов и только в варианте с преобладанием суммарной биомассы макрофитов. Особи одних экологических групп явно не вытесняют особей других экологических групп амфипод.

*Сообщество с митилиастером-эдификатором.* Поскольку количество видов амфипод в обеих экологических группах мало (от 1 до 3), сравнение суммарной плотности с этим показателем не проводили. Из-за отсутствия макрофитов в сообществе сравнительного анализа с параметрами макрофитов не проводили. Соответствие эмпирических значений суммарной плотности амфипод обеих экологических групп параметрам нормального распределения представлено на рис. 123.

Поскольку значения коэффициентов корреляции высокие (выше 0,85), роль случайности в формировании суммарной плотности амфипод обеих экологических групп велика. Влияния представителей одной экологической группы на другую не выявлено, по крайней мере, по суммарной плотности амфипод.

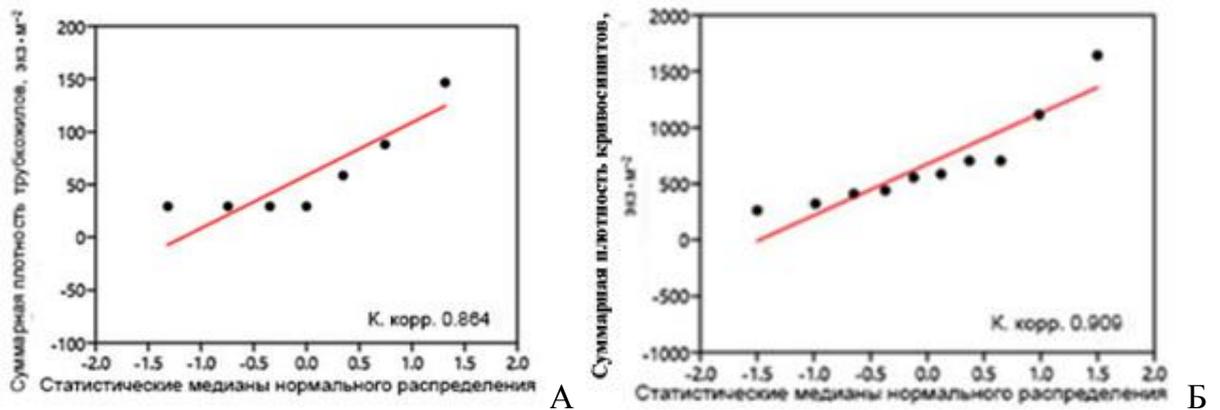


Рисунок 123 — Соответствие распределения значений суммарной плотности трубкожилов (А) и кривосинитов (Б), нормальному распределению в сообществе с митилястером-эдификатором в перифитоне береговых субстратов. К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и суммарной плотности амфипод экологических групп

Соответствие значений суммарной плотности двух экологических групп амфипод представлено на рис. 124.

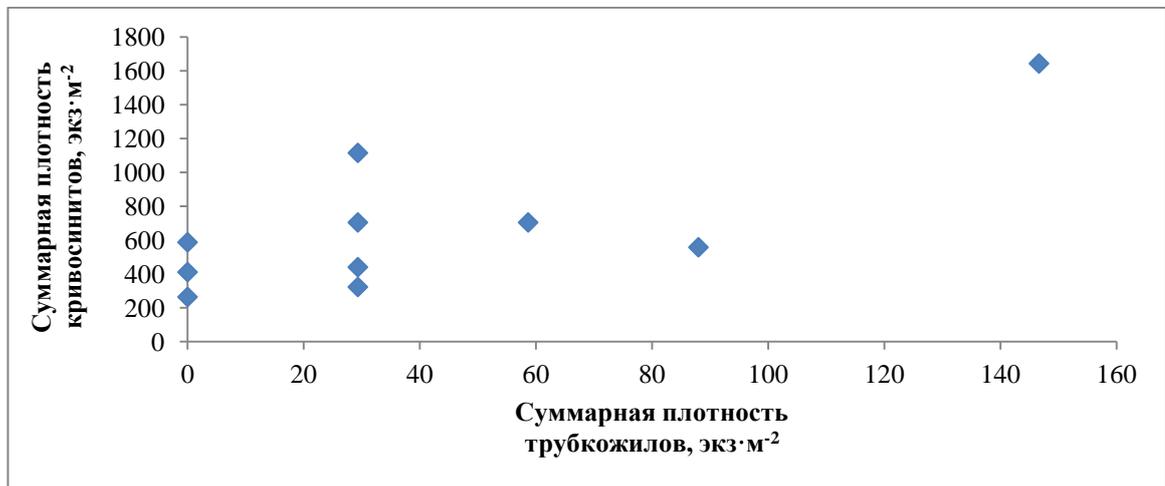
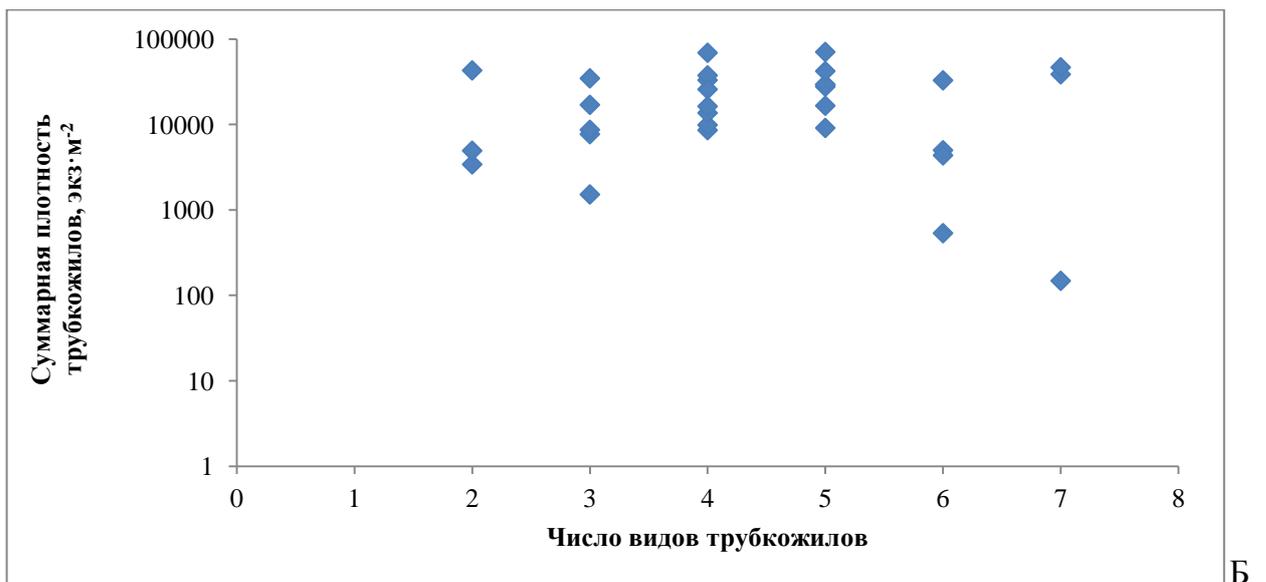
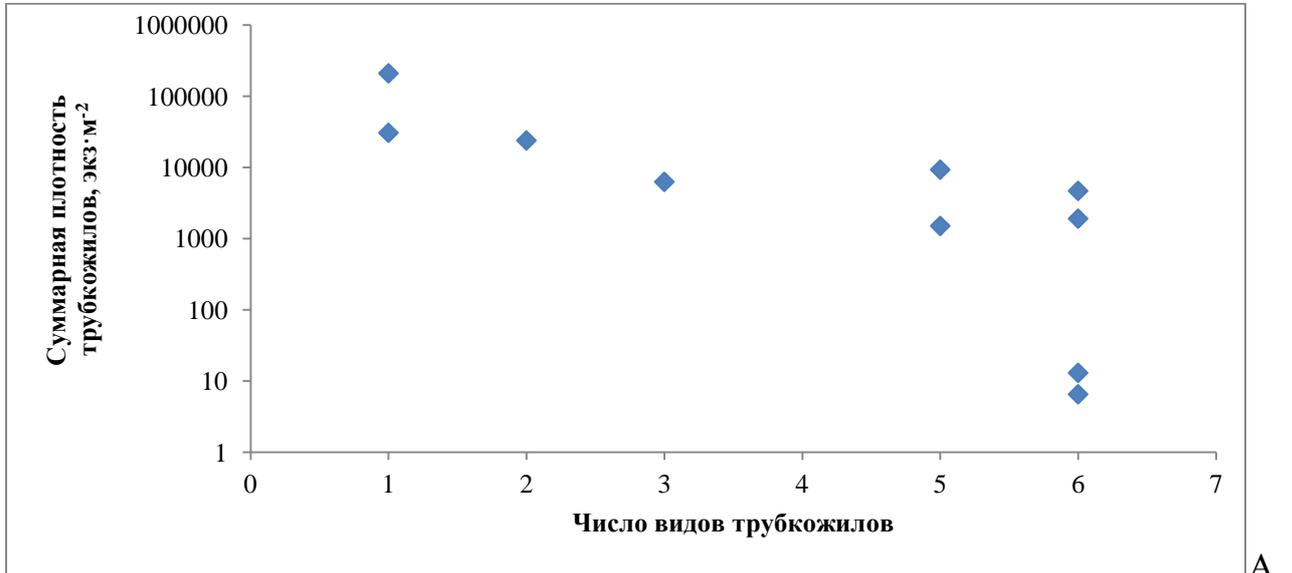


Рисунок 124 — Соответствие значений суммарной плотности трубкожилов и кривосинитов, в сообществе с митилястером-эдификатором перифитона береговых субстратов

*Перифитон подвешенных в пелагиали конструкций.* Перифитон включает только одно сообщество с мидией-эдификатором. Из анализа исключен вариант с преобладанием биомассы мидий по причине малого числа проб (4 пробы).

Распределение значений суммарной плотности амфипод обеих экологических групп в поле значений число видов амфипод этих групп представлено на рис. 125.



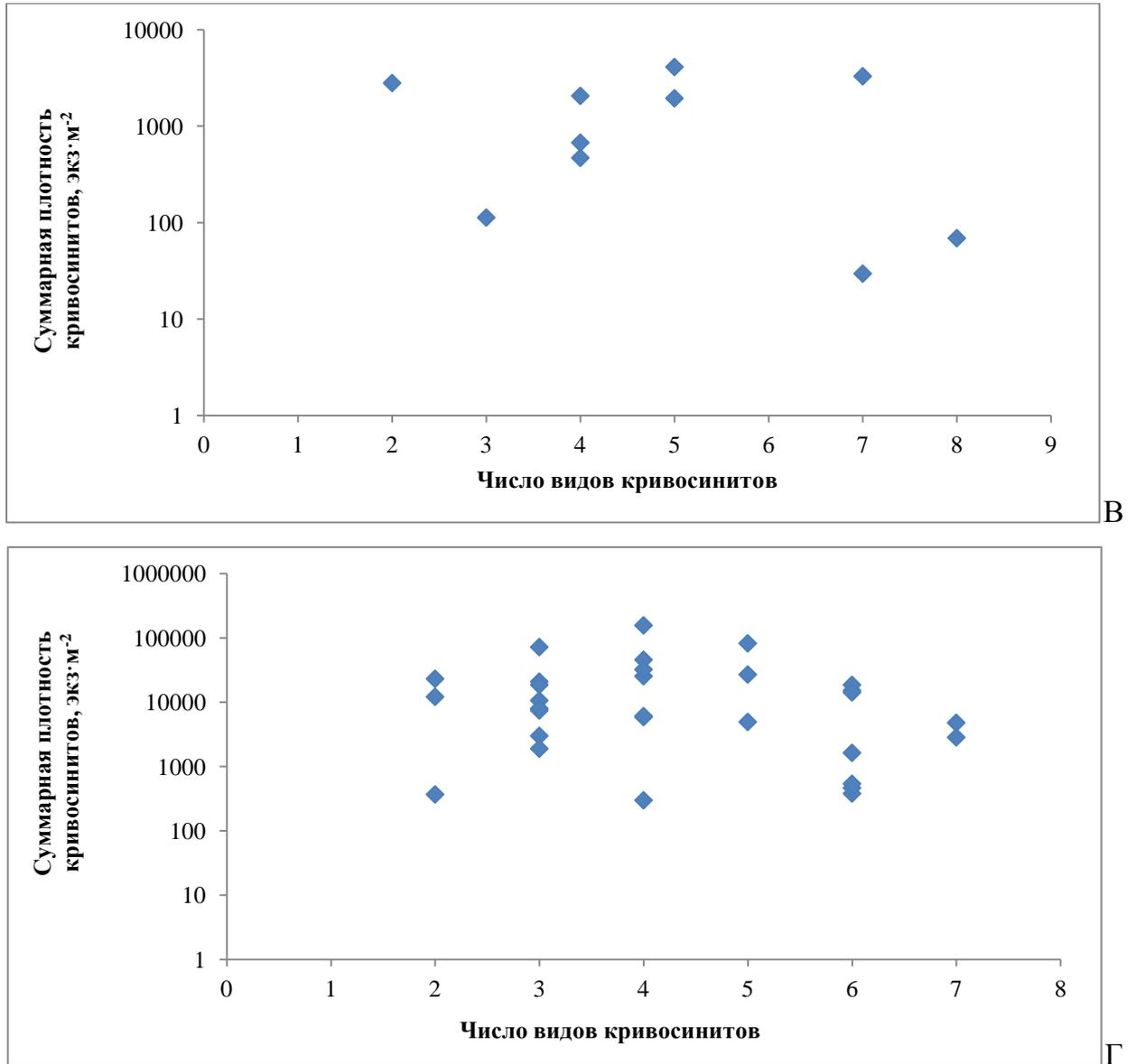


Рисунок 125 — Распределение значений суммарной плотности трубкажилов (А, Б) и кривосинитов (В, Г), в поле значений числа видов этих экологических групп сообщества с мидией-эдификатором перифитона подвешенных в пелагиали конструкций. А, В – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; Б, Г – преобладает биомасса макрофитов

Как следует из графиков на рис. 125, не прослеживается какой-либо выраженной тенденции изменения суммарной плотности амфипод в обеих экологических группах при увеличении числа видов амфипод этих групп. При этом роль случайности в формировании той или иной плотности достаточно очевидна, что следует из графиков на рис. 126.

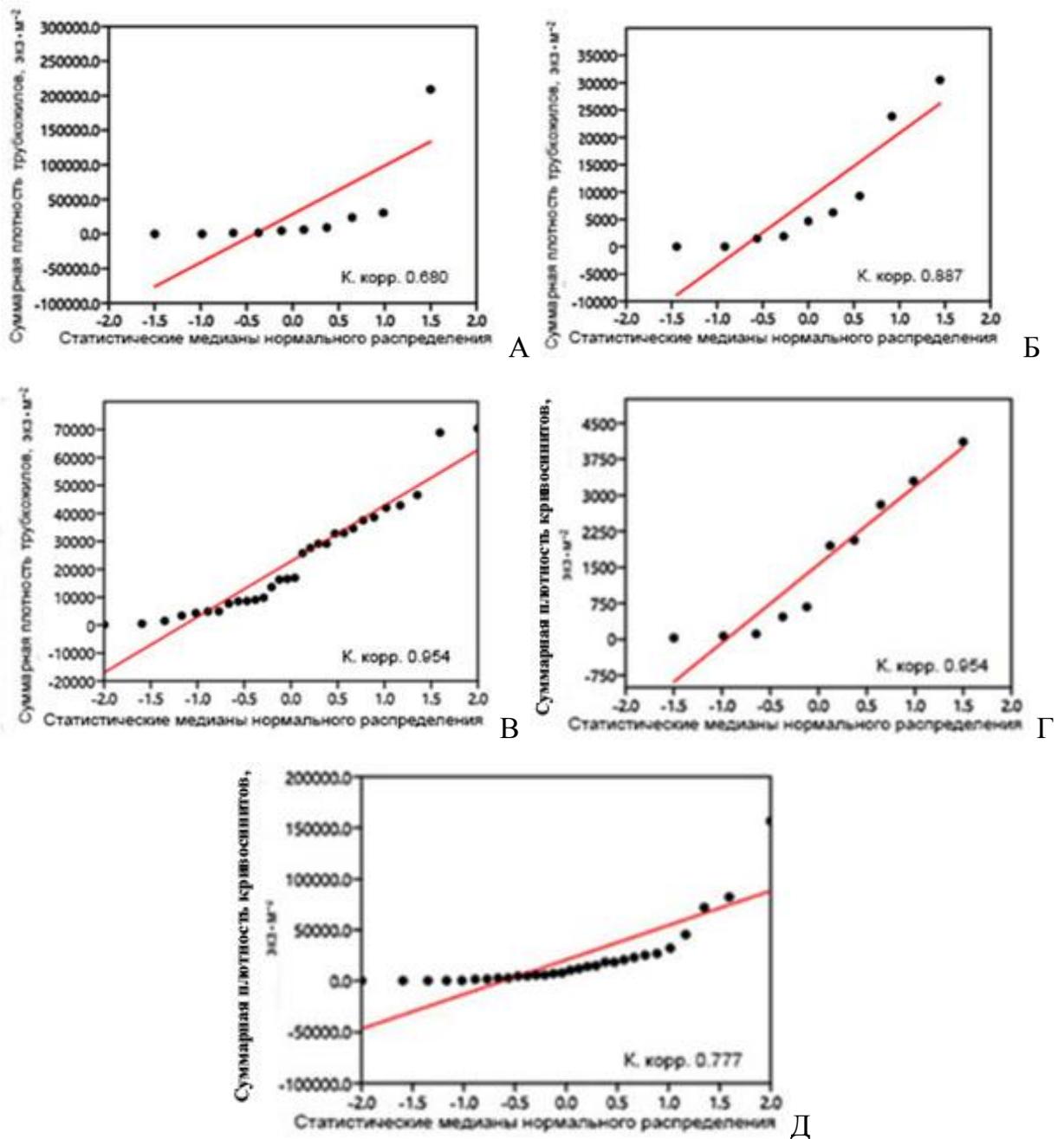
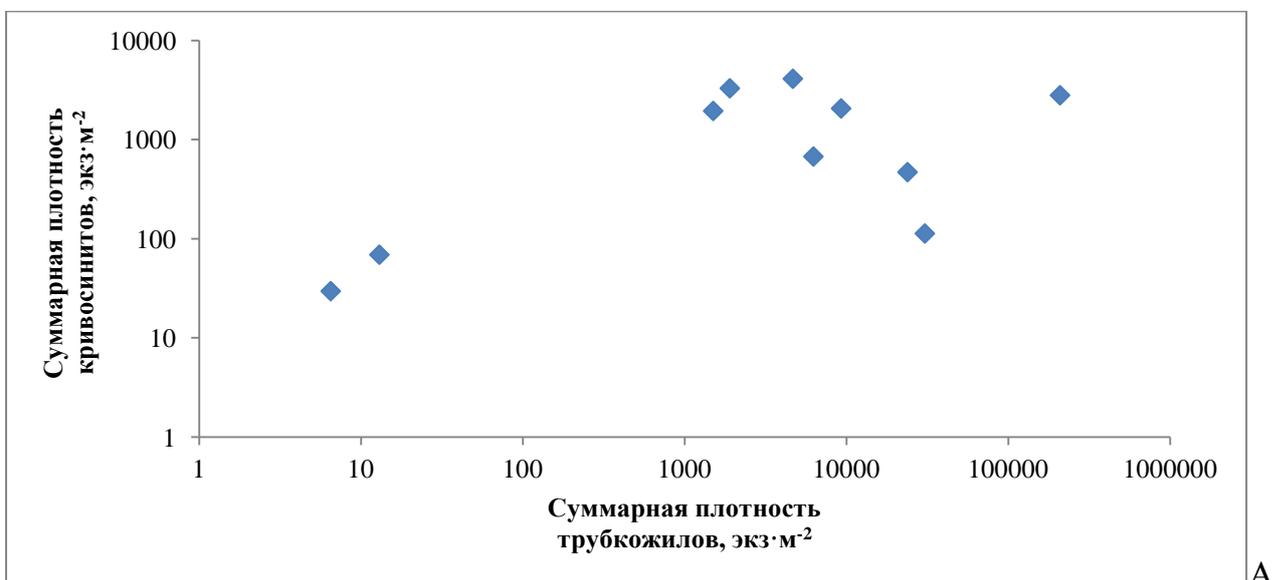


Рисунок 126 — Соответствие распределения значений суммарной плотности трубочкилов (А-В) и кривосинитов (Г, Д) нормальному распределению в сообществе с мидией-эдификатором в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций. А – биомасса мидии и макрофитов одного порядка, все данные; Б – биомасса мидии и макрофитов одного порядка без максимального значения; В – преобладает биомасса макрофитов; Г – биомасса мидии и макрофитов одного порядка; Д – преобладает биомасса макрофитов. К. корр. – значения коэффициента корреляции между параметрами нормального распределения и суммарной плотности амфипод экологических групп

Во всех случаях значения коэффициента корреляции параметров нормального распределения и эмпирических значений суммарной плотности велики. Наименьшая из них 0,680 отмечена для суммарной плотности трубочкилов в варианте, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка. Однако после удаления из расчета наибольшего значения суммарной плотности величина коэффициента корреляции существенно возрастает. Это свидетельствует о положительном параметре или факторе, резко увеличивающим суммарную плотность и действующим помимо случайности. Для кривосинитов в обоих вариантах сообщества роль случайности высока, поскольку значения коэффициента корреляции выше 0,9.

Соответствие значений суммарной плотности трубочкилов и кривосинитов для обоих вариантов сообщества представлено на рис. 127. Как следует из графиков, нет явно выраженного взаимного влияния амфипод двух экологических групп друг на друга. Поскольку недостаточно данных по параметрам макрофитов, сравнительный анализ для перифитона подвешенных в пелагиали субстратов не проводили.



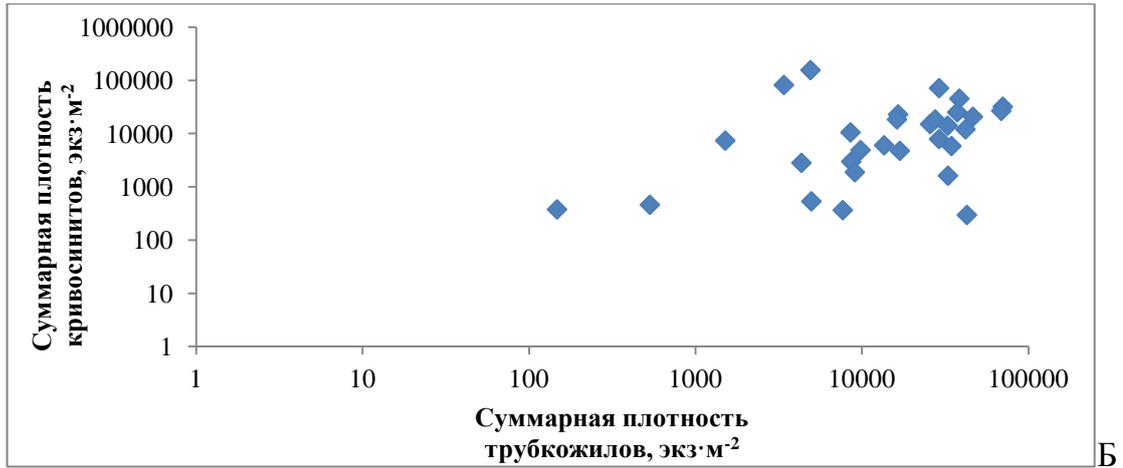


Рисунок 127 — Соответствие значений суммарной плотности трубокочиллов и кривосинитов. А – биомасса мидий и макрофитов одного порядка; Б – преобладает биомасса макрофитов

*Экологические характеристики амфипод перифитона побережья Крыма.*

В результате исследований (включая качественные сборы) и данных из литературных источников можно предоставить информацию об экологических характеристиках амфипод, идентифицированных в перифитоне Крымского побережья (табл. 31).

Таблица 31 — Экологические характеристики видов амфипод, зарегистрированных в перифитоне. Максимальная плотность представлена по данным 399 количественных проб перифитона, проанализированных автором

Вид амфипод. Экологическая группа, жизненная форма, экоморфа	Местообитание	Максимальная плотность амфипод, экз.·м <sup>-2</sup>
<i>A. chiereghinii</i> кривосинит, хиалидная жизненная форма.	Чёрное море: преимущественно сообщества с макрофитами [10; 39; 40; 42; 45; 47; 56; 58; 265]. Средиземное море: среди макрофитов, в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig и перифитоне [222].	9906
<i>A. crassipes</i> кривосинит, хиалидная жизненная форма.	Чёрное море: почти исключительно среди макрофитов и перифитона [10; 30; 39; 40; 42; 45; 54; 56; 58]; предпочитает зону заплеска твердого субстрата; Средиземное море: отмечен среди макрофитов [222].	45500

<i>A. perieri</i> кривосинит, хиалидная жизненная форма.	Чёрное море: почти исключительно среди макрофитов и перифитона [10; 40; 30; 47; 54; 265]. Предпочитает зону заплеска твердого субстрата. Средиземное море: отмечен среди макрофитов [222]	4400
<i>A. diadema</i> трубкожил, ампелисцидная жизненная форма	Чёрное море: преимущественно рыхлые грунты бентоса [30; 31; 133]. Редок в перифитоне [30; 47]. Средиземное море: илистые пески со скоплением детрита, илы со скоплением детрита [222]	225
<i>A. ramondi</i> трубкожил, ампитоидная жизненная форма	Чёрное море: макрофиты как на твердом субстрате, так и на рыхлом грунте [10; 30; 31; 39; 42; 45; 47; 56; 58; 133; 265]. Средиземное море: среди макрофитов и в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig [222].	14394
<i>B. algicola</i> перфоратор, бианколинидная жизненная форма	Чёрное море: почти исключительно заросли макрофитов <i>E. crinita</i> и <i>G. barbata</i> [30; 31; 133]. Отмечен в перифитоне [10; 42; 45; 47; 56; 265]. Средиземное море: среди макрофитов [222].	1563
<i>C. acanthifera</i> кривосинит, капреллидная экоморфа.	Чёрное море: заросли макрофитов и в перифитоне [10; 30; 31; 39; 42; 45; 47; 54; 56; 58; 133; 265]. Средиземное море: среди макрофитов, в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig и перифитоне [222].	151516
<i>C. crassicornis</i> трубкожил, ампитоидная жизненная форма	Чёрное море: заросли макрофитов на дне и в перифитоне [10; 30; 31; 40; 133; 265;]. Средиземное море: среди макрофитов и в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig [222].	10
<i>C. danilevskii</i> кривосинит, капреллидная экоморфа.	Чёрное море: преимущественно среди талломов макрофитов <i>E. crinita</i> и <i>G. barbata</i> [31] и <i>Phyllophora Nägeli</i> , 1847 [133]. Отмечен в перифитоне [10; 42; 45; 47; 56; 265]. Средиземное море: среди макрофитов <i>E. crinita</i> и <i>G. barbata</i> , <i>Sargassum</i> C. Agardh, (1820) и мшанок рода <i>Bugula</i> Oken, 1815 [219, 222].	125
<i>C. liparotensis</i> кривосинит, капреллидная экоморфа	Чёрное море: преимущественно среди гидроидных полипов и в зарослях макрофитов [10; 30; 31; 39; 42; 45; 56; 58; 133; 265]. Средиземное море: среди макрофитов, гидроидных полипов, губок, мшанок и асцидий [219, 222]	38400
<i>C. mitis</i> кривосинит, капреллидная экоморфа	Чёрное море: среди макрофитов до 12 м глубины [10; 30; 31; 39; 42; 47; 56; 133; 265]. Средиземное море: среди макрофитов [219, 222].	300
<i>C. olivii</i> кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Чёрное море: типичный обитатель заплеска галечно-песчаных пляжей [30; 31]. В перифитоне отмечается нерегулярно [10; 40; 47; 265]. Средиземное море: среди макрофитов и прибрежных песков [219, 222].	3520

<i>C. terebrans</i> перфоратор, бианколинидная жизненная форма.	Чёрное море: обитает исключительно среди древесины [31]. Средиземное море: погруженная в воду древесина [218, 222].	60606
<i>D. spinosa</i> кривосинит, дексаминидная жизненная форма.	Чёрное море: обитатель различных субстратов преимущественно с наличием макрофитов и в перифитоне [10; 30; 31; 39; 40; 42; 45; 47; 56; 58; 133; 265]. Средиземное море: среди макрофитов, в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig, на участках прибрежного песка и гравия [218, 222].	29924
<i>D. thea</i> кривосинит, дексаминидная жизненная форма	Чёрное море: обнаружен впервые в 2004 г в перифитоне среди макрофитов в бухте Ласпи [45; 265; 267; 268]. Средиземное море: среди макрофитов [222].	980
<i>E. difformis</i> трубкожил, ампитоидная жизненная форма	Чёрное море: заросли макрофитов и перифитон [10; 30; 31; 39; 42; 45; 47; 56; 58; 133; 265]. Средиземное море: среди морских трав морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig [222].	61400
<i>E. foxi</i> кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Чёрное море: типичный обитатель заплеска галечно-песчанного пляжа. В перифитоне отмечен нерегулярно [10; 42; 45; 47; 56; 58; 265]. Средиземное море: распресненные участки побережья под камнями и в песке [218, 222].	2520
<i>E. ischnus</i> кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Чёрное море: типичный обитатель заплеска галечно-песчанного пляжа [31]. В перифитоне редок [47]. В пределах Черного моря отмечается в лиманах и дельтах рек, преимущественно среди камней, часто у уреза воды [148]. Средиземное море: не отмечен [218, 222].	30
<i>G. aequicauda</i> кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Чёрное море: типичный обитатель рыхлых грунтов бентоса с примесью макрофитов [31]. В перифитоне встречается нерегулярно [40; 265]. Средиземное море: среди макрофитов под камнями и в прибрежных песках [218, 222].	250
<i>G. carinatus</i> кривосинит, дексаминидная жизненная форма.	Холодолобивый, сезонный в прибрежье вид (зимне-весенний период). В холодный период заселяет заросли макрофитов [31]. В перифитоне сезонно массовый [10; 40; 45; 47; 54; 58; 265]. Средиземное море: не отмечен.	47720
<i>G. crinicornis</i> кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Чёрное море: типичный обитатель рыхлых грунтов бентоса с примесью макрофитов [31]. Средиземное море: среди макрофитов, в лагунах с притоком пресных вод, в прибрежных песках и гравии [218, 222].	20

<i>G. insensibilis</i> кривосинит, гаммаридная жизненная форма	Чёрное море: типичный обитатель рыхлых грунтов бентоса с примесью макрофитов и в зарослях морских трав [31]. В перифитоне отмечен мало [10; 47; 58]. Средиземное море: среди макрофитов, на участках с притоком пресных вод, в прибрежных песках и гравии [218, 222].	604
<i>H. pontica</i> кривосинит, хиалидная жизненная форма	Чёрное море: характерный обитатель зарослей макрофитов [31] и перифитона [10; 39; 40; 42; 45; 47; 56; 58; 265]. Средиземное море: среди макрофитов [219, 222].	10560
<i>J. marmorata</i> трубкожил, ампитоидная жизненная форма	Чёрное море: отмечен среди макрофитов [31]. Типичный обитатель перифитона [10; 42; 45; 47; 56; 58; 265]. Средиземное море: среди макрофитов губок, асцидий, перифитон искусственных конструкций [222].	209116
<i>P. ocia</i> трубкожил, ампитоидная жизненная форма	Чёрное море: отмечен среди макрофитов [31] и в перифитоне [10; 39; 42; 45; 47; 56; 58; 265]. Средиземное море: среди макрофитов [222].	5800
<i>M. acherusicum</i> трубкожил, монокорофиидная жизненная форма.	Чёрное море: отмечен в перифитоне [39; 47; 265]. Средиземное море: среди макрофитов, асцидий и в перифитоне искусственных конструкций [218, 222].	7
<i>M. gryllotalpa</i> трубкожил, ампитоидная жизненная форма.	Чёрное море: среди макрофитов, на ракушечнике и илу [31] и в перифитоне [10; 39; 42; 45; 47; 56; 58; 265]. Средиземное море: среди макрофитов, асцидий, раковин моллюсков и в перифитоне особенно искусственных конструкций [218, 222].	11394
<i>M. insidiosum</i> трубкожил, монокорофиидная жизненная форма.	Чёрное море: отмечен в перифитоне [10; 39; 47; 56; 58; 265]. Средиземное море: среди макрофитов, илистых песках лагун и в перифитоне [218, 222].	39773
<i>M. palmata</i> кривосинит, гаммаридная жизненная форма	Чёрное море: среди макрофитов, песок, песок с галькой, камни [31] и перифитон [10; 39; 40; 42; 47; 56; 58; 265]. Средиземное море: среди макрофитов, под камнями и в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig [218, 222].	14750
<i>M. runcicorne</i> трубкожил, монокорофиидная жизненная форма.	Чёрное море: глубже 10 м. преимущественно илистые грунты [31] отмечен в перифитоне [10; 47; 56]. Средиземное море: илистые пески и прибрежные терригенные илы [218, 222].	25
<i>M. versiculatus</i> трубкожил, ампитоидная жизненная форма.	Чёрное море: глубже 15 м. преимущественно песчаные и ракушечные грунты [31] отмечен в перифитоне [10; 47; 56]. Средиземное море: среди макрофитов и в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig [218, 222].	100

<i>N. goesi reductus</i> кривосинит, лизианассидная жизненная форма.	Чёрное море: среди макрофитов <i>E. crinita</i> и <i>G. barbata</i> [31] и в перифитоне [10; 47; 56; 265]. Средиземное море: не отмечен.	758
<i>N. guttatus</i> кривосинит, дексаминидная жизненная форма.	Чёрное море: среди макрофитов <i>E. crinita</i> и <i>G. barbata</i> [31] в перифитоне [10]. Средиземное море: в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig [222].	---
<i>N. massiliensis</i> кривосинит, дексаминидная жизненная форма.	Чёрное море: в перифитоне [10]. Средиземное море: грунты с детритом [222].	---
<i>P. helleri</i> трубкожил, ампитоидная жизненная форма	Чёрное море: преимущественно среди макрофитов. Обычен в перифитоне [10; 30; 40; 42; 47; 56; 265]. Средиземное море: среди макрофитов и в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig [222].	1515
<i>P. marina</i> кривосинит, капреллидная экоморфа.	Чёрное море: обычно глубже 20 м на мидиевых илах. На мелководье среди макрофитов губок и гидроидных полипов [31] и в перифитоне [265]. Средиземное море: среди макрофитов, в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig, рыхлые грунты с детритом [219, 222].	379
<i>P. phasma</i> кривосинит, капреллидная экоморфа	Чёрное море: среди макрофитов, гидроидных полипов [31] и в перифитоне [10; 41; 42; 47; 56; 265]. Средиземное море: среди макрофитов, в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig, [219, 222].	1400
<i>P. platensis</i> кривосинит, талитридная жизненная форма.	Чёрное море: супралитораль среди выброшенных морем макрофитов [31] и в перифитоне [40; 47]. Средиземное море: супралитораль, под макрофитами [219, 222].	20
<i>P. schmidtii</i> кривосинит, хиалидная жизненная форма.	Чёрное море: отмечен в перифитоне [10; 40; 45; 54; 265]. Средиземное море: среди макрофитов [219, 222].	6080
<i>P. taurica</i> кривосинит, хиалидная жизненная форма.	Чёрное море: новый для науки вид, обнаружен в Крыму в 2003 г. Отмечен в перифитоне [10; 40; 45; 47; 56]. Средиземное море: не отмечен.	3750
<i>S. monoculoides</i> кривосинит, стенотоидная жизненная форма.	Чёрное море: среди макрофитов [31] и в перифитоне [10; 39; 42; 45; 56; 58; 265]. Средиземное море: среди макрофитов и в зарослях морских трав рода <i>Posidonia</i> K.D. Koenig [219, 222].	31818
<i>T. gibbosa</i> кривосинит, дексаминидная жизненная форма.	Чёрное море: илестые, песчаные, ракушечные грунты [31] и в перифитоне (преимущественно в губках) [10; 40; 47; 56; 265]. Средиземное море: среди губок и иглокожих [218, 222].	125

## 7.2 Экология и биология амфипод рыхлых грунтов и скоплений оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне побережья Крыма

Выделенные экологические группы амфипод Черного и Азовского морей, не представлены четко на этих субстратах как это было показано в перифитоне. Имеются представители тех или иных групп, но зачастую некоторые экологические группы отсутствуют. Поэтому анализ полученных данных целесообразнее рассматривать в целом для амфипод, упоминая в тексте принадлежность к экологическим группам.

### 7.2.1 Амфиподы скоплений оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне

Амфиподы проанализированы из проб, отобранных в скоплениях оторванных и неприкрепленных форм водорослей (далее «скоплений») на дне бухты Казачьей [69]. Из фрагментов скоплений, отобранных на глубине 8 м, выделено 7 видов. Четыре вида амфипод отмечены во всех пробах: *A. ramondi*, *M. gryllotalpa* (ампитоидная жизненная форма трубкажилов), *D. spinosa* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов), *G. insensibilis* (гаммаридная жизненная форма кривосинитов). Явным доминантом является *G. insensibilis*, диапазон плотности которого колебался на 2 порядка (от 71 до 2432 экз.·м<sup>-2</sup>). Диапазоны плотности всех остальных видов, как минимум, на порядок ниже: *A. ramondi* – от 22 до 272 экз.·м<sup>-2</sup>; *M. gryllotalpa* – от 3 до 148 экз.·м<sup>-2</sup>; *D. spinosa* – от 3 до 122 экз.·м<sup>-2</sup>. Три других вида амфипод имеют еще меньшую плотность: *N. massiliensis* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов) встречен в одной пробе. Его плотность 2 экз.·м<sup>-2</sup>. *M. acherusicum* (монокорофиидная жизненная форма трубкажилов) отмечен в 2 пробах из десяти с плотностью 2 и 4 экз.·м<sup>-2</sup>. *M. maculatus* (ампитоидная жизненная форма трубкажилов) зарегистрирован в единственной пробе с плотностью 2 экз.·м<sup>-2</sup>. Последние три вида амфипод можно отнести к случайным для данного биотопа.

В скоплениях на дне на глубине 15 м зарегистрировано еще меньше видов амфипод – 4, причем, только *G. insensibilis* отмечен во всех четырех пробах. Диапазон его плотности колебался от 188 до 5344 экз.·м<sup>-2</sup>. Диапазон плотности других видов, как минимум, на порядок ниже. *A. ramondi* зарегистрирован в трех пробах из четырех с

узким диапазоном от 6 до 18 экз.·м<sup>-2</sup>. *D. spinosa* зафиксирован также в трех пробах из 4, с диапазоном плотности от 5 до 74 экз.·м<sup>-2</sup>. Наконец, особи вида *M. gryllotalpa* отмечены только в 1 пробе с плотностью 8 экз.·м<sup>-2</sup>.

Поскольку и на 8 м, и на 15-метровой глубине биотоп был практически одинаков, для анализа плотности доминирующего и других видов амфипод мы объединили все данные. Плотность явно доминирующего вида *G. insensibilis* и двух других постоянных видов биотопа *A. ramondi* и *M. gryllotalpa* изменяется в противоположных направлениях, что отражается в отрицательных парных корреляциях этих видов. Так, значение парной корреляции *G. insensibilis* и *A. ramondi* равно -0.55, а парной корреляции *G. insensibilis* и *M. gryllotalpa* – -0.56. Тенденции противоположного изменения плотности этих видов, скорее всего, отражают хищничество особей *G. insensibilis* на них, что приводит к вытеснению других видов амфипод особями *G. insensibilis* из участков концентрации их особей. Известно, что *G. insensibilis* полифаг и в состав его пищи входят беспозвоночные [30]. В экспериментах *G. insensibilis* охотно поедает мясо мидий и представителей собственного рода [30]. При увеличении плотности вида-доминанта вероятность обнаружения и поедания других видов амфипод возрастает, и в результате снижается плотность *A. ramondi* и *M. gryllotalpa*.

В состав амфипод данного биотопа входят как трубкожилы (*A. ramondi*, *M. acherusicum*, *M. gryllotalpa*), так и кривосинитов (*D. spinosa*, *N. massiliensis*, *G. insensibilis*). Из-за явного доминирования представителя кривосинитов *G. insensibilis*, их плотность явно преобладает и составляет в среднем для 8 м глубины 262,75 экз.·м<sup>-2</sup>, для 15 м – 516,69 экз.·м<sup>-2</sup>. Плотность трубкожилов на порядок ниже. Для 8 м – 53,69 экз.·м<sup>-2</sup>, для 15 м – 3,16 экз.·м<sup>-2</sup>. Таким образом, крупный, активный и достаточно агрессивный доминант *G. insensibilis* практически определяет соотношение двух экологических групп в данном биотопе. Вследствие попадания доминанта *G. insensibilis* в группу амфипод, не типичных для водорослей, их плотность на порядок выше, чем амфипод, характерных для прикрепленных водорослей [30]. Так, для не типичных для прикрепленных водорослей амфипод плотность в среднем составляет 213,47 экз.·м<sup>-2</sup> на глубине 8 м и 407,00 экз.·м<sup>-2</sup> на глубине 10 м. Для амфипод, типичных для прикрепленных водорослей, плотность в среднем составляет 72,37 экз.·м<sup>-2</sup> на глубине 8 м и 20,63 экз.·м<sup>-2</sup> на глубине 10 м.

Таким образом, скопления оторванных водорослей и неприкрепленных форм водорослей на дне, как среда обитания амфипод, существенно отличаются от водорослей перифитона. Вероятно, *G. insensibilis* не выживает в водорослях перифитона, доступных для хищных рыб практически на любом участке. В скоплениях при относительно толстом слое, не подверженных постоянным колебаниям в соответствии с движением воды, особи *G. insensibilis* могут скрыться от хищников, что способствует увеличению плотности особей этого вида.

Встречаемость амфипод оценивали на глубине 8 м. Оба вида амфипод, типичные для прикрепленных водорослей, встречаются во всех пробах скоплений (100% встречаемость). Из 5 видов амфипод, не типичных для прикрепленных водорослей, во всех пробах встречены два вида – *G. insensibilis* и *M. gryllotalpa*. Остальные 3 вида имеют низкую встречаемость: *M. acherusicum* – 20%, *N. massiliensis* и *M. maculatus* – по 10%. Из 3 видов трубкажилов *A. ramondi* и *M. gryllotalpa* зарегистрированы во всех пробах, *M. acherusicum* найден в 20% проб, *M. maculatus* отмечен в 10% проб. Из 4 видов кривосинитов, *D. spinosa*, *G. insensibilis* зафиксированы во всех пробах, а вид – *N. massiliensis* в 10% проб. Подобное распределение отражает отсутствие преобладания типичных или не типичных для прикрепленных водорослей амфипод. В обеих группах отмечены виды со 100% встречаемостью.

Анализ долей от суммарной плотности показал, что единственный вид *G. insensibilis* (вид, не типичный для водорослей, из группы кривосинитов) является абсолютным доминантом (83%), два вида – *A. ramondi*, *M. gryllotalpa* – зарегистрированы как второстепенные, остальные – как малозначимые (меньше 4% суммарной плотности). Таким образом, по данному показателю сообщество обеднено по структуре – отсутствуют доминанты и субдоминанты, а все виды, кроме абсолютного доминанта, попали в категорию второстепенных и малозначимых.

### **7.2.2 Амфиподы пляжей, зоны заплеска и мелководий**

Пляжи и зона заплеска побережья Крыма включает несколько типов грунтов: песок, песок с галькой, галька, камни, валуны и скалы. Нами исследованы амфиподы галечно-песчаных, а также каменистых и скалистых пляжей.

*Галечно-песчаные пляжи* морей и океанов являются одним из характерных местообитаний амфипод [30; 31; 46; 53; 64; 137; 210; 261; 265; 266; 299; 370; 381; 391]. Это основная зона местообитаний многих видов амфипод инфраотряда Talitrida [13; 38; 50; 57; 219; 220; 221; 265; 331].

В прибрежье Крыма галечно-песчаные пляжи расположены преимущественно от юго-запада до юго-востока. Гранулометрический состав типичного галечно-песчаного участка, населенного представителями наиболее массового рода *Echinogammarus*, представлен в табл. 42 приложения А.

Известно, что особи амфипод заплеска, галечно-песчаного пляжа передвигаются вслед за перемещением волнами пригодного для них субстрата. Молодь часто поселяется отдельно на песке с меньшим размером частиц. Семь видов кривосинитов, отмечены в заплеске смешанного галечно-песчаного грунта. Они принадлежат к 4 родам – *Apothyale* (хиалидная жизненная форма кривосинитов, немногочисленные), *Chaetogammarus*, *Echinogammarus* (наиболее представленные, гаммаридная жизненная форма кривосинитов), *Deshayeorchestia* (талитридная жизненная форма кривосинитов), и *Parhyale* (хиалидная жизненная форма кривосинитов). Изредка отмечали представителей других родов, однако, это были случайные особи, характерные для других биотопов. Распространение *D. deshayesii* ограничено районом озера Донузлав и прилегающих участков открытого моря, где на песчаных пляжах особи этого вида роют норки. Виды родов *Chaetogammarus*, *Echinogammarus* отмечены в заплеске всех галечно-песчаных пляжей, где проводили исследования. Зарегистрировано четыре вида этих родов: *E. foxi*, *E. ischnus*, *C. olivii*, *E. karadagiensis*. Особи всех четырех видов обитают в интерстециальном пространстве между частицами грунта.

Наиболее широко распространены в береговой линии от запада до востока Крыма два вида – *E. foxi* и *C. olivii*; один вид *E. ischnus* малочисленен и встречается нечасто в основном от юга до востока Крыма; один вид *E. karadagiensis* встречен от бухты Ласпи на юге до юго-востока Крыма в районе Карадага. Единственный вид рода *Apothyale* – *A. crassipes* (Heller, 1866) в зоне заплеска галечно-песчаных пляжей, зарегистрирован на участках заплеска с примесью выброшенных макрофитов, под которыми скапливаются его особи. В основном особи этого вида обнаружены в зоне заплеска пляжей от юго-запада до юго-востока Крыма. Род *Parhyale* представлен единственным видом *P. taurica*,

особи которого встречены между галькой в зоне заплеска заповедника мыс Мартьян и бухты Ласпи. Распределение амфипод по районам исследований представлено в таблице 32. В данной зоне совершенно отсутствуют трубкожилы, комменсалы, перфораторы, капреллидная экоморфа кривосинитов, батипореидная жизненная форма мезопсаммофилов, а также другие жизненные формы кривосинитов.

Таблица 32 — Список видов амфипод из зоны заплеска галечных, галечно-песчаных и песчаных пляжей и их распределение в прибрежье Крыма

Виды амфипод	Районы					
	1	2	3	4	5	6
<i>D. deshayesii</i>					+	
<i>E. foxi</i>		+	+	+		+
<i>E. ischnus</i>			+	+		
<i>E. karadagiensis</i>			+	+		
<i>C. olivii</i>		+	+	+	+	
<i>A. crassipes</i>		+	+	+		
<i>P. taurica</i>	+			+		

Примечание: 1 – Мыс Мартьян; 2 – побережье Севастополя; 3 – Карадаг; 4 – бухта Ласпи; 5 – оз. Донузлав; 6 – мыс Тарханкут

Из всех отмеченных видов наиболее исследована биология и экология двух массовых видов рода *Echinogammarus* – *E. foxi* и *E. karadagiensis* на примере заплеска галечно-песчаного пляжа бухта Ласпи в 2010 – 2011 гг. [53]. Оба вида заселяют преимущественно участки с преобладанием гальки размером от 0,56 см и крупнее, причем толщина такого слоя должна быть минимум 2 – 3 см. Для обоих видов отмечены периоды синхронного размножения особей. Подобная тенденция характерна для ряда видов амфипод [30].

Соотношение самцов и самок является одним из важнейших показателей, отражающий половой состав популяции, обеспечивающий успех в формировании следующих поколений видов. В Чёрном море половой состав популяций амфипод изучала И.И. Грезе [30] на примере ряда массовых видов: *G. carinatus*, *D. spinosa*, *A. ramondi*, *C. olivii*, *G. insensibilis*, *G. equicauda*, *P. helleri*, *E. difformis*, *A. diadema*, *A. bispinosa*. Вопросы, связанные с половым составом амфипод, освещены также в других

работах [12; 110; 134; 378; 379]. Нами продолжены исследования половой структуры популяций массовых видов амфипод [53; 268].

*E. foxi*. Первый период относительно большой доли взрослых особей, в которой преобладали самки, отмечен в мае 2010 г. (табл. 33).

Таблица 33 — Соотношение самок с яйцами и самцов *E. karadagensis* и *E. foxi*

Даты отбора проб	<i>E. foxi</i>		<i>E. karadagensis</i>	
	Самки с яйцами, экз.	Самцы, экз.	Самки с яйцами, экз.	Самцы, экз.
28.02.2010	7	1	3	19
12.05.2010	25	5	31	14
08.07.2010	0	1	2	1
18.08.2010	5	0	0	6
16.09.2010	11	7	19	5
28.10.2010	13	7	13	8
17.11.2010	25	25	12	13
15.12.2010	12	10	0	15
20.01.2011	4	3	8	13

К июлю резко изменяется соотношение полов, когда из 100 просмотренных особей только 1 самец оказался взрослым, а самок с яйцами вообще не было отмечено. С августа начинается увеличение числа взрослых особей, которое достигает максимума в ноябре и снижается к январю. В среднем, в течение года наблюдений в популяции *E. foxi* преобладали самки –  $(66 \pm 5,45)$  % от всех отмеченных взрослых особей были самки и  $(34 \pm 5,46)$  % – самцы.

*E. karadagensis*. Первое возрастание числа самок с яйцами наблюдали с февраля, достигало максимума в мае и снижалось к июлю (табл. 33). В августе возникает пауза в размножении, когда из 100 просмотренных особей выявлено только 6 взрослых самцов, а взрослые самки отсутствовали вообще. Второй период увеличения числа самок с яйцами для *E. karadagensis* отмечен с сентября по ноябрь, при этом максимальное количество самок с яйцами отмечено в сентябре. В среднем за год доля самок с яйцами от общего числа просмотренных взрослых составляет  $(36 \pm 10,95)$  %, а доля взрослых самцов –  $(64 \pm 10,94)$  %.

*Соотношение молодежи и взрослых особей.* По данному показателю можно оценить, в каком состоянии находится популяция: активного роста (преобладает молодежь) или угасания (отсутствие молодежи или малая доля молодежи) [8]. Динамику размерного и

возрастного состава популяции, тесно связанную с соотношением молодежи и взрослых особей на примере некоторых массовых видов (*G. carinatus*, *D. spinosa*, *A. ramondi*, *C. olivii*, *G. insensibilis*, *G. equicauda*, *P. helleri*, *E. difformis*, *A. diadema*, *A. bispinosa*) подробно изучала И.И. Грезе [30]. Она указала на сходство в динамике размножения и развития вида *A. diadema* с родственным видом из северных морей [297], что отражает важность динамики размножения.

В работе [53] представлены результаты соотношения молодежи и взрослых особей двух характерных видов заплеска галечно-песчаных пляжей – *E. foxi* и *E. karadagiensis*.

*E. foxi*. В июле зарегистрировано возрастание доли молодежи в популяции (табл. 34). Однако в ноябре не отмечено возрастание молодежи вслед за вторым пиком числа самок с яйцами. Одна из причин несоответствия – вероятная миграция молодежи в участки с более мелкой фракцией грунта. Такие участки исключительно с молодежью найдены на том же пляже. По всей видимости, образование «детских садов» для этого вида вызвано избеганием молодежью каннибализма, который широко известен для гаммарусов [30].

Таблица 34 — Соотношение молодежи и взрослых *E. karadagiensis* и *E. foxi*

Даты отбора проб	<i>E. foxi</i>		<i>E. karadagiensis</i>	
	Молодь, экз.	Взрослые, экз.	Молодь, экз.	Взрослые, экз.
28.02.2010	12	38	18	32
12.05.2010	2	48	1	49
08.07.2010	41	9	47	3
18.08.2010	25	25	35	15
16.09.2010	19	31	16	34
28.10.2010	9	41	19	31
17.11.2010	0	50	23	27
15.12.2010	0	56	43	7
20.01.2011	13	42	36	14

*E. karadagiensis*. Доля молодежи в весенне-летний период возрастает в июле вслед за максимумом числа самок с яйцами в мае (табл. 35). Второе увеличение доли молодежи зарегистрировано с сентября по январь вслед за возрастанием доли самок с яйцами. При этом наибольшая доля молодежи отмечена в декабре, и в январе остающаяся высокой.

Соотношение длины взрослых самок и самцов [53] (табл. 35).

*E. foxi*. Для этого вида длина самок с яйцами была в среднем за год значительно ниже, чем у самцов: средняя длина у самцов ( $7,15 \pm 0,35$ ) мм, у самок с яйцами ( $5,51 \pm 0,25$ )

мм. Таким образом, в целом за год средняя длина самок с яйцами значимо ниже, чем у самцов.

Таблица 35 — Средняя длина взрослых самок с яйцами и самцов *E. karadagensis* и *E. foxi*, мм

Даты отбора проб	<i>E. foxi</i>		<i>E. karadagensis</i>	
	Самки с яйцами	Самцы	Самки с яйцами	Самцы
28.02.2010	5,64±0,11	-	5,66±0,67	4,95±0,08
12.05.2010	6,33±0,23	7,10±0,70	5,19±0,08	5,75±0,15
08.07.2010	-	-	-	-
18.08.2010	4,30±0,20	-	-	4,83±0,11
16.09.2010	4,73±0,14	6,64±0,42	4,32±0,06	5,40±0,10
28.10.2010	5,35±0,11	8,36±0,26	4,62±0,13	5,06±0,11
17.11.2010	5,82±0,09	7,46±0,30	4,75±0,15	5,58±0,12
15.12.2010	5,75±0,25	7,10±0,32	-	5,70±0,11
20.01.2011	6,13±0,24	6,50±0,50	5,75±0,19	5,74±0,15

Примечание. Прочерк – отсутствие взрослых особей соответствующего пола.

Самки с яйцами с наибольшей длиной тела выявлены только в мае. Значимо от него не отличается январь. Наименьшая длина самок с яйцами отмечена в августе-сентябре. Частично эти данные согласуются с таковыми И.И. Грезе [30], в которых для ряда видов указано, что наибольшая длина взрослых особей приходится на зимние месяцы. Вероятно, теплая вода способствует снижению среднего размера взрослых самок с яйцами, а холодная – напротив, к увеличению размера. Однако разница в среднем по длине самок с яйцами невелика – отличие менее чем на 1,7 мм.

Данные по самцам отсутствовали по трем месяцам, поэтому можно проанализировать информацию только по некоторым месяцам. Наиболее крупные особи отмечены в октябре, а наиболее мелкие – в сентябре и январе. Какой-либо тенденции по сезонному изменению размеров самцов не прослеживается. При этом разница в среднем по длине самцов невелика – отличие менее чем на 1,5 мм.

*E. karadagensis*. Для данного вида в среднем за год средняя длина самцов была (5,48 ± 0,05) мм, а самок с яйцами – (4,93 ± 0,06) мм. Таким образом, в целом средняя длина самок с яйцами значимо ниже таковой самцов. Наиболее крупные самки с яйцами отмечены в феврале и январе. Как и для предыдущего вида, данные согласуются с таковыми для ряда видов у И.И. Грезе [30]. Длина самок с яйцами в мае значимо не

отличается от таковой в феврале. Наименьшая, значимо отличная от всех длина самок с яйцами приходится на сентябрь, в период наиболее теплой воды. У самцов не выделен месяц со значимо отличной от всех остальных месяцев наблюдений длиной. Разница не превышает 1,5 мм.

*Количество яиц у самок.* Анализу плодовитости у самок амфипод некоторых видов в Чёрном море посвящен ряд работ [12; 30; 197]. В работе [53] исследована плодовитость двух характерных видов заплеска галечно-песчаных пляжей – *E. foxi* и *E. karadagiensis*.

Для *E. foxi* зарегистрировано от 2 до 22 яиц на 1 самку при индивидуальной длине тела от 4 до 8 мм. Длина яиц изменялась от 0,40 до 0,65 мм. Для *E. karadagiensis* зафиксировано от 1 до 3 яиц на 1 самку при индивидуальной длине тела от 4 до 7 мм. Длина яиц изменялась от 0,55 до 0,70 мм. Таким образом, количество яиц у самок *E. foxi* существенно превышает таковое для *E. karadagiensis*, хотя размеры яиц значительно не отличаются.

*Особенности экологии.* Анализ заселения амфиподами участков крымского побережья показал, что *E. karadagiensis* избегает галечно-песчаные пляжи с примесью глины или заиления. Особи этого вида встречаются в относительно чистых от взвеси и глины районах. Поселения *E. foxi* отмечены как для чистых от взвеси районов (например, в бухте Ласпи), так и на участках с примесью глины и взвеси (например, на пляже у биостанции Карадага). Одной из причин ограничения в расселении *E. karadagiensis* может быть особенность его морфологии. Гнатоподы как самцов, так и самок, а также часть ротовых придатков покрыта длинными перистыми щетинками, которые подобно вееру распускаются в воде и участвуют в сборе пищи (способ фильтрации). Таким образом, вид является фильтратором-сестонофагом. В условиях мутной воды или заиленного грунта ловчая сеть особей забивается частицами глины или ила, что может привести к гибели особей. У *E. foxi* таких перистых щетинок нет, особи питаются, как и большинство гаммарусов, собирая фрагменты пищи гнатоподами.

*Каменистые пляжи.* Под камнями на открытом побережье, кроме *E. foxi*, *C. olivii*, *A. crassipes*, отмечены немногочисленные поселения других видов – *P. oscia* (амфипода-трубкожил, хиалидная жизненная форма), *A. perieri* (хиалидная жизненная форма кривосинитов) (табл. 36). В бухтах (например, района Инкермана) с регулярным

поступлением пресной воды рекой или с субмариной разгрузкой под камнями встречен *G. aequicauda* (гаммаридная жизненная форма кривосинитов).

Таблица 36 — Список видов амфипод зоны заплеска каменистых пляжей и их распределение на побережье Крыма

Виды амфипод	Объекты исследования						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>E. foxi</i>		+	+	+	+		
<i>C. olivii</i>		+	+	+			
<i>G. aequicauda</i>						+	+
<i>A. crassipes</i>	+	+	+	+			
<i>A. perieri</i>	+	+	+	+			
<i>J. ocia</i>		+	+	+			

Обозначения: 1 – Мыс Мартыян; 2 – побережье Севастополя; 3 – Карадаг; 4 – бухта Ласпи; 5 – мыс Тарханкут, 6 – Казачья бухта (Севастополь), 7 – Инкерман (Севастопольская бухта, кутовая часть близ р. Черная)

Наиболее многочисленны, как и в зоне галечно-песчаных пляжей, два вида – *E. foxi*, *C. olivii* (гаммаридная жизненная форма кривосинитов). Средняя длина особей *E. foxi*, живущих под камнями, во все периоды наблюдений значительно больше, чем в галечно-песчаном грунте (табл. 37). В массе особи этого вида обнаружены под камнями только в зимне-весенний период с февраля по май, в то время как в зоне галечно-песчаного пляжа они отмечаются в течение всего года. Наиболее вероятно, крупные особи в зимне-весенний период скапливаются с целью размножения под камнями, и далее либо мигрируют в другую зону, либо отмирают. Последнее характерно, например, для *E. olivii*, когда к маю резко уменьшается число самок, вынашивающих яйца [30].

Таблица 37 — Средняя длина амфипод *E. foxi* в районе б. Ласпи, мм

Даты отбора проб	Галька-песок	Камни
09.04.2009	5,48±0,30	7,83±0,43
14.05.2009	3,87±0,30	9,69±0,30
09.02.2010	4,50±0,13	7,23±0,28
12.05.2010	5,99±0,20	7,10±0,23

*Амфиподы песка и гравия мелководий.* Песок и гравий мелководий активно заселяется амфиподами [30; 31; 64; 191; 200; 210; 257; 261; 298; 299; 357; 359; 370; 391].

В районе внешнего рейда Севастопольской бухты в песке идентифицировано 13 видов амфипод. Количественные показатели трех наиболее характерных видов представлены в табл. 38.

Таблица 38 — Среднее количество особей трех наиболее характерных видов и доля особей каждого вида от общего числа амфипод песка на дне гавани внешнего рейда Севастопольской бухты. Глубина 4-5 м

Виды амфипод	Среднее количество	Доля от общего числа особей, %
<i>M. gryllotalpa</i>	40,50 ± 11,95	72,65
<i>M. cf. maculatus</i>	7,50 ± 3,72	13,45
<i>N. massiliensis</i>	4,13 ± 0,99	7,40

Большинство выявленных особей принадлежат одному виду амфиподе-трубкожилу *M. gryllotalpa* (ампитоидная жизненная форма трубкожилов), массовому виду сообщества перифитона, особенно мидийных коллекторов морских ферм. Этот вид – доминант по доле от общей плотности и значимо превосходит остальные по числу особей. Следующий по числу особей вид *M. cf. maculatus* малоизучен (ампитоидная жизненная форма трубкожилов), и его таксономическая идентификация требует дополнительных исследований. В данном сообществе этот вид является второстепенным. Третий вид *N. massiliensis* (дексаминоидная жизненная форма кривосинитов) по числу особей также входит в категорию второстепенных. Это типичный вид, обитающий среди оторванных водорослей, скапливающихся на дне на глубине до 10 м.

Остальные 10 видов в данном биотопе относятся к категории малозначимых, поскольку их доля от общей плотности не превышает 4% (*Ampelisca* sp. – ампелисцидная жизненная форма трубкожилов; *A. ramondi*, *P. helleri*, *C. cf. napolitanus* – ампитоидная жизненная форма трубкожилов; *B. algicola* – бианколинидная жизненная форма перфораторов; *C. acanthifera* – представитель капреллидной экоморфы кривосинитов; *D. spinosa* – дексаминоидная жизненная форма кривосинитов; *Gammarus* sp. *uvv*, *M. palmata* – гаммаридная жизненная форма кривосинитов; *S. monoculoides* – стенотоидная жизненная форма кривосинитов). Большинство отмеченных видов характерно для сообщества перифитона и водорослей. Некоторые виды (*Ampelisca* sp;

*M. palmata*; *C. dellavallei*) характерны для рыхлых грунтов разных типов. Так, *M. palmata* более характерен для гравия или гальки, а для *C. cf. napolitanus* необходимы пустые раковины или кусочки клешней крабов, в которых они прячутся, или частицы грунта из которых они строят трубки. Из-за наличия некоторого количества обрывком макрофитов на песчаном и гравийном дне среди амфипод присутствуют и характерные для макрофитов виды.

В результате проведенных исследований собрана информация по амфиподам некоторых биотопов, представленная в табл. 39.

Таблица 39 — Список видов амфипод, обнаруженных в прибрежных биотопах: супралитораль, выбросы макрофитов (СМ), песчаные пляжи (ПП), галечно-песчаные пляжи (ГП), каменистые пляжи (КП), песок и гравий мелководья (ПГМ), (до 4 м глубины), скопления оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне (СОВ), (до 15 м глубины)

Виды амфипод, экологическая группа, жизненные формы, экоморфа	Районы регистрации и биотопы
<i>A. chiereghinii</i> . Кривосинит, дексаминидная жизненная форма	Озеро Донузлав (СОВ), Лебяжьи острова (ВМ)
<i>A. crassipes</i> . Кривосинит, хиалидная жизненная форма	Бухта Ласпи (ГП, КП), Карадаг (ГП, КП), Севастополь (ГП, КП), мыс Мартьян (ГП, КП),
<i>A. diadema</i> . Трубкажил, ампелицидная жизненная форма.	Озеро Донузлав (СОВ), Лебяжьи острова (СОВ)
<i>A. perieri</i> . Кривосинит, хиалидная жизненная форма	Бухта Ласпи (КП), Карадаг (КП), Севастополь (КП), мыс Мартьян (КП)
<i>A. ramondi</i> . Трубкажил, ампитоидная жизненная форма.	Бухта Казачья (СОВ), Севастополь (СОВ, ПГМ), озеро Донузлав (СОВ), Лебяжьи острова (СОВ)
<i>B. algalicola</i> . Перфоратор, бианколинидная жизненная форма.	Озеро Донузлав (СОВ)
<i>D. deshayesii</i> . Кривосинит, талитридная жизненная форма	Озеро Донузлав (ПП)
<i>D. spinosa</i> . Кривосинит, дексаминидная жизненная форма.	Бухта Казачья (СОВ), Севастополь (СОВ, ПГМ), озеро Донузлав (СОВ), Лебяжьи острова (СОВ)
<i>C. acanthifera</i> . Кривосинит, капреллидная экоморфа.	Севастополь (ПГМ), озеро Донузлав (СОВ)
<i>C. cf. neapolitanus</i> . Трубкажил, ампитоидная жизненная форма.	Севастополь (ПГМ)
<i>C. liparotensis</i> . Кривосинит, капреллидная экоморфа.	Озеро Донузлав (СОВ)

<i>C. olivii</i> . Кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Бухта Ласпи (ГП, КП), Карадаг (ГП, КП), Севастополь (ГП, КП), Мыс Казантип, Азовское море (ГП), мыс Мартьян (ГП)
<i>E. difformis</i> . Трубкажил, ампитоидная жизненная форма.	озеро Донузлав (СОВ), Лебяжьи острова (СОВ)
<i>E. foxi</i> . Кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Бухта Ласпи (ГП, КП), Карадаг (ГП, КП), Севастополь (ГП, КП), мыс Тарханкут (ГП, КП), Лебяжьи острова (ПП), Мыс Казантип, Азовское море (ГП), мыс Мартьян (ГП)
<i>E. ischnus</i> . Кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Бухта Ласпи (ГП), Карадаг (ГП),
<i>E. karadagiensis</i> . Кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Бухта Ласпи (ГП), Карадаг (ГП),
<i>G. aequicauda</i> . Кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Бухта Казачья (КП), Инкерман (КП), озеро Донузлав (СОВ), Лебяжьи острова (СОВ), Мыс Казантип, Азовское море (ПГМ)
<i>G. insensibilis</i> . Кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Бухта Казачья (СОВ), озеро Донузлав (СОВ), бухта Ласпи (СОВ), Севастополь (СОВ)
<i>J. ocia</i> . Трубкажил, ампитоидная жизненная форма.	Бухта Ласпи (КП), Карадаг (КП), Севастополь (КП),
<i>M. acherusicum</i> . Трубкажил, монокорофиидная жизненная форма.	Бухта Казачья (СОВ), озеро Донузлав (СОВ)
<i>M. gryllotalpa</i> . Трубкажил, ампитоидная жизненная форма.	Бухта Казачья (СОВ), Севастополь (ПГМ), озеро Донузлав (СОВ), Лебяжьи острова (СОВ)
<i>M. insidiosum</i> . Трубкажил, монокорофиидная жизненная форма.	Лебяжьи острова (СОВ)
<i>M. maculatus</i> . Трубкажил, ампитоидная жизненная форма.	Бухта Казачья (СОВ), Севастополь (ПГМ), Лебяжьи острова (СОВ)
<i>M. palmata</i> . Кривосинит, гаммаридная жизненная форма.	Севастополь (ПГМ), озеро Донузлав (СОВ), мыс Мартьян (ГП)
<i>N. guttatus</i> . Кривосинит, дексаминидная жизненная форма.	Мыс Казантип, Азовское море (ПГМ)
<i>N. massiliensis</i> . Кривосинит, дексаминидная жизненная форма.	Бухта Казачья (СОВ), Севастополь (ПГМ), Лебяжьи острова (СОВ), озеро Донузлав (СОВ)
<i>O. bottae</i> . Кривосинит, талитридная жизненная форма.	Мыс Казантип, Азовское море (СМ)
<i>O. gammarellus</i> . Кривосинит, талитридная жизненная форма.	Севастополь (СМ)
<i>O. mediterranea</i> . Кривосинит, талитридная жизненная форма.	Севастополь (СМ)
<i>O. montagui</i> . Кривосинит, талитридная жизненная форма.	Лебяжьи острова (СМ), Севастополь (СМ)
<i>P. helleri</i> . Трубкажил, талитридная жизненная форма.	Севастополь (ПГМ), озеро Донузлав (СОВ)
<i>P. maoticus</i> . Кривосинит, маеотикоидная жизненная форма.	Мыс Казантип, Азовское море (ПП)

<i>P. platensis</i> . Кривосинит, талитридная жизненная форма.	Бухта Ласпи (СМ), Карадаг (СМ),
<i>P. taurica</i> . Кривосинит, хиалидная жизненная форма.	Бухта Ласпи (ГП), Карадаг (ГП), мыс Мартьян (ГП, КП)
<i>S. monoculoides</i> . Кривосинит, стеноидная жизненная форма.	Севастополь (ПГМ), озеро Донузлав (СОВ), Лебязьи острова (СОВ)

**Заключение по главе 7.** Сообщество с мидией эдификатором. В Чёрном море доля трубкажилов составляет около 30%, а кривосинитов около 70% от всех видов амфипод. То же соотношение выявлено для амфипод перифитона данной сообщества как береговых субстратов, так и подвешенных в пелагиали конструкций. При этом отмечено как сходство, так и отличия по ряду параметров амфипод обеих экологических групп.

В пределах перифитона береговых субстратов между вариантами сочетаний биомассы мидий и макрофитов не выявлены отличия по следующим параметрам: спискам видов (кластерный анализ) обеих экологических групп амфипод; числу видов трубкажилов; числу видов кривосинитов, в двух вариантах сочетаний биомассы (преобладание биомассы макрофитов, а также биомасса мидий и макрофитов одного порядка); индексу равномерности распределения «J» обеих экологических групп амфипод; суммарной плотности кривосинитов.

В пределах перифитона подвешенных в пелагиали конструкций между вариантами сочетаний биомассы в сообществе с мидией-эдификатором не выявлены отличия по следующим параметрам: спискам видов (результаты кластерного анализа), обеих экологических групп амфипод; значениям индекса полидоминантности у обеих экологических групп.

В пределах перифитона береговых субстратов между вариантами сочетаний биомассы в сообществе с мидией-эдификатором отмечены отличия по следующим параметрам:

1. При преобладании биомассы мидий снижаются следующие показатели амфипод относительно других вариантов сочетания биомассы: ниже значения индекса полидоминантности и значения представленности.

2. Суммарная плотность трубкажилов значимо ниже в варианте с биомассой одного порядка мидий и макрофитов. Причина в различных видах доминантах между тремя вариантами сочетания биомассы в этом сообществе, вкладывающих основную долю в суммарную плотность амфипод. Оба вида, отмеченные при преобладании биомассы мидий (*J. marmorata*) или макрофитов (*E. difformis*), не дали высокой плотности при биомассе мидий и макрофитов одного порядка.

Параметры обеих экологических групп амфипод согласованы с нормальным распределением по следующим параметрам: распределением числа видов, величинами индексов полидоминантности и равномерности распределения «J», представленности, суммарной плотности. Это свидетельствует об отсутствии влияния одного или немногих факторов или параметров среды на формирование тех или иных величин вышеуказанных параметров.

Несколько снижается сила корреляции распределения суммарной плотности и параметров нормального распределения в случае с преобладанием биомассы мидий для обеих экологических групп амфипод. Исключение проб с наибольшей суммарной плотностью в этом варианте привело к увеличению коэффициента корреляции между распределением суммарной плотности и нормальным распределением, что указывает на наличие мощного положительного параметра, способствующего увеличению суммарной плотности амфипод.

В перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций между вариантами сочетаний биомассы в сообществе с мидией-эдификатором не выявлены отличия по сочетанию видов амфипод обеих экологических групп (кластерный анализ и бутстреп поддержка).

Распределение числа видов амфипод обеих экологических групп не согласовано с параметрами макрофитов (биомасса, число видов, индекс полидоминантности, индекс равномерности «J»). Суммарная плотность амфипод имеет тенденцию к возрастанию только с ростом биомассы макрофитов.

Биомасса макрофитов оказывает положительное влияние на суммарную плотность амфипод обеих экологических групп в перифитоне береговых субстратов только в вариантах с преобладанием биомассы мидий или в случае с преобладанием

биомассы макрофитов над таковой мидии. При биомассе мидий и макрофитов одного порядка, не выявлено тенденции.

Сравнение показателей двух экологических групп выявило следующие моменты:

1. Индекс полидоминантности трубкожилов ниже, чем у кривосинитов для береговых субстратов (видов кривосинитов больше).

2. Представленность трубкожилов выше, чем кривосинитов.

3. При сравнении суммарной плотности двух экологических групп не выявлено негативное воздействие одной на другую. Более того, при возрастании суммарной плотности трубкожилов отмечено увеличение таковой кривосинитов.

4. В пределах перифитона подвешенных в пелагиали конструкций отмечено возрастание разнообразия кривосинитов в варианте с преобладанием биомассы макрофитов. Для трубкожилов такая тенденция не отмечена.

Сообщество с митилястером-эдификатором (перифитон береговых субстратов), отсутствуют мидии и макрофиты. Значимое снижение величины по сравнению с сообществом с мидией-эдификатором выявлено по следующим параметрам: по списку видов (результат кластерного анализа и бутстреп поддержки) и представленности.

В сообществе с митилястером-эдификатором отмечены высокие значения коэффициента корреляции между распределением суммарной плотности амфипод обеих экологических групп и нормальным распределением, указывая на значительную роль случайности

У амфипод водорослевых матов выделяется абсолютный доминант – *G. insensibilis*. С возрастанием глубины число видов в данном биотопе снижается. Во всех пробах отмечено только 2 вида – *G. insensibilis* и *M. gryllotalpa*, что указывает на ограниченность среды обитания для групп амфипод.

В интерстециали галечно-песчаных пляжей зарегистрировано 7 видов амфипод, относящихся к 4 родам, наиболее представлен род *Echinogammarus* (*E. foxi*, *E. ischnus*, *E. karadagiensis*). Ряд видов ограничен отдельными участками Крымского побережья (*E. karadagiensis*, *P. taurica*). Соотношение взрослых самцов и самок массовых видов в среднем за год может различаться (*E. foxi* преобладали самки, *E. karadagiensis* – преобладали самцы). Пики числа самок с яйцами для обоих видов приходятся на осень и весну. Наиболее крупные самки с яйцами отмечены в зимне-весенние месяцы. Для вида

*E. foxi* отмечены участки пляжа с более мелкой фракцией, заселенные только молодью этого вида («детские сады»). Два из трех видов (*E. foxi*, *C. olivii*) отмечены также под камнями. При этом под камнями размер особей значимо больше, чем среди гальки и песка. В материалах главы использованы следующие работы автора: [10; 38; 39; 40; 42; 45; 46; 47; 50; 53; 54; 56; 57; 58; 62; 69; 200; 265; 266; 270; 271].

## ГЛАВА 8 ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА И КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АМФИПОД В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ

*Распределение амфипод по глубине.* Распределение амфипод (без группы понто-каспийских видов) по глубине представлено в табл. 49 приложения А. Их распределение тесно связано с особенностями биологии, с одной стороны, и влиянием окружающей среды – с другой. По распределению по глубине можно выделить несколько групп амфипод. Первая – амфиподы семейства Talitridae (*Britorchestia*, *Cryptorchestia*, *Deshayesorchestia*, *Orchestia*, *Platorchestia*, *Speziorchestia*, *Talitrus*). Все они относятся к талитридной жизненной форме кривосинитов и ограничены зоной пляжей выше уреза воды, где прячутся под скоплениями выброшенных водорослей и камнями или роют норки в песке. Подобная приуроченность к данной зоне объясняется тем, что все представители Talitridae в пределах Чёрного и Азовского морей – амфибийные виды, не способные жить в воде. Фактически они являются наземными видами.

В противоположность этой узкоспециализированной группе, представители рода *Ampelisca* (*A. diadema*), относящихся к ампелисцидной жизненной форме трубкожилков, населяют наибольший диапазон глубины вплоть до максимальных, пригодных для жизни горизонтов, отмеченных в Чёрном море (200 м) [222]. Причина такого относительно большого диапазона тесно связана с набором биотопов, предпочитаемым этим видом. Это, в первую очередь, – илистые и илисто-песчаные грунты с примесью детрита, или скопления детрита, которые присутствуют в изобилии на глубине 100 м и более. Поскольку такие грунты нередки и на мелководье, например, в закрытых бухтах, то и верхняя граница распространения этого вида по глубине начинается от 2-3 м. Температура здесь не играет значимой роли, поскольку все виды амфипод, отмеченные в Чёрном и Азовском морях выживают при зимней температуре 5-6°C, а близкая к этим значениям температура присутствует на глубине 100 м и более.

Все остальные виды обитают на глубинах от 0 до 150 м. У берегов Румынии на глубине 100-125 м регистрировали только 3 вида: *A. diadema*, *M. anomalus*, *P. marina* [235]. В монографии [208] отмечено 5 видов амфипод (*A. diadema*, *A. bispinosa*, *M. anomalus*, *M. gibbosus*, *P. marina*), достигших глубины 100 – 150 м. Они относятся к

разным экологическим группам и жизненным формам. Всего таких видов 6. Третья группа из 23 видов ограничена зоной инфралиторали до глубины 35-40 м [222]. Если проанализировать все эти виды (Приложение А, табл. 50), их зона обитания ограничена специфическими биотопами, так или иначе связанными с прикрепленными водорослями на твердых поверхностях, перифитоном или скоплениями водорослей на мелководье. Обычно глубже 40 м в Чёрном море твердые субстраты и сообщества на них редки. Это субстраты небольшого объема искусственного происхождения, часто заиленные или занесенные песком. Отсюда возникает ограниченность распространения данных видов по глубине.

Другая группа из 6 видов (Приложение А, табл. 50), опускается в зону глубже 40 м, которая указана в [222]. Перечень биотопов, в которых эти виды зарегистрированы, существенно шире, чем для предыдущей группы. Это – скопления водорослей, ракушняк, детритные скопления, мидии, сообщества других двустворчатых моллюсков на рыхлых субстратах, губки и пр. Такой широкий спектр биотопов, указывающий на успешное приспособление данных видов к среде обитания, обеспечил им заселение большего диапазона глубины. Наконец, *C. terebrans* (бианколинидная жизненная форма, перфоратор) обитает только на древесине, на которой живет и питается, поэтому с глубиной нет определенной связи.

*Распределение по биотопам.* Распределение видов по биоценозам (по [100]) и эпифитонам (по [133]) представлено в табл. 50 приложения А, В работах М.И. Киселевой [86; 87; 87; 88; 89; 90; 91; 92; 93; 95; 96; 97; 98; 99; 100] представлен состав биоценозов, куда входят и амфиподы рыхлых грунтов Чёрного моря. Единственный вид, отмеченный во всех биоценозах рыхлых грунтов это – *A. diadema* (ампелисцидная жизненная форма трубкажилов). Еще один вид – *M. runcicorne* (монокорофиидная жизненная форма трубкажилов) обнаружен в большинстве биоценозов рыхлых грунтов. Распространение подавляющего большинства видов в исследованных биоценозах рыхлых грунтов ограничено немногими биоценозами. На рыхлых грунтах выявлено 11 видов [100], тогда как в зарослях макрофитов и морских трав – 19. При этом *D. spinosa* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов) зарегистрирован во всех сообществах макрофитов, а 8 видов отмечены в большинстве эпифитонов, тогда как для рыхлых грунтов только 2 из 11 видов найдены в большинстве биоценозов. Практически все

виды, зарегистрированные на рыхлых грунтах (исключение *M. runcicorne*), отмечены также в сообществах макрофитов. Иными словами, амфиподы в Чёрном море в основном предпочитают макрофиты и морские травы, в меньшей степени заселяя рыхлые грунты.

В работах [30; 126; 133] выделены виды амфипод – *A. vaillanti*, *E. difformis*, *D. spinosa*, *A. bispinosa*, *B. cuniculus*, *P. helleri*, *G. crassicornis*, *S. monoculoides*, характерные для сообществ водорослей. Они относятся к разным экологическим группам и жизненным формам. Некоторые из них (*A. vaillanti*, *B. cuniculus*, *P. helleri*, *G. crassicornis*) в настоящее время сведены в синонимы. Для сообществ неприкрепленных видов макрофитов, например, в районе Филлофорного поля Зернова, исследователями [208; 342] указывается 19 видов амфипод, из числа которых И.И. Грезе отмечает *G. insensibilis*, *A. bispinosa*, *M. palmata*, *C. acanthifera*, *M. gryllotalpa*, как характерные для водорослей [30]. Однако в прибрежных сообществах перифитона некоторые из этих видов (*G. insensibilis*, *M. palmata*) малочисленны, встречаются изредка или локальны [39; 40; 41; 42; 43; 46].

Распределение амфипод по субстратам и биотопам [39; 40; 41; 42; 43; 44; 46] представлено в табл. 51 приложения А. Фактически нет ни одного вида амфипод, который был бы встречен во всех исследованных субстратах. Наиболее богато амфиподы представлены на бетонных конструкциях у берега, элементах конструкций мидийных ферм, а также скалах. Наиболее бедные биотопы – ил, галька на дне, песчаные пляжи, морские травы, конструкции, расположенные далеко от берега (например, буйки мидийной фермы), ракуша на дне.

По плотности ракуша является наиболее бедным биотопом для амфипод, в среднем – 122 экз.·м<sup>-2</sup> [30]. Далее следует мелководный ил (222 экз.·м<sup>-2</sup>), илистый песок (293 экз.·м<sup>-2</sup>); мидиевый ил (379 экз.·м<sup>-2</sup>); песок (396 экз.·м<sup>-2</sup>); песок с ракушей (409 экз.·м<sup>-2</sup>) и фазеолиновый ил (1362 экз.·м<sup>-2</sup>). Высокая плотность амфипод в фазеолиновом илу образуется за счет трех видов – *A. diadema* (ампелисцидная жизненная форма трубкожилов); *C. acanthifera*, *P. marina* (капреллидная экоморфа кривосинитов). В зарослях филлофоры на поле Зернова плотность в среднем составляет 408 экз.·м<sup>-2</sup>. В зарослях цистозиры плотность может достигать 13260 экз.·м<sup>-2</sup> [125].

Особенности распределения таксономического состава амфипод по биотопам наглядно иллюстрирует анализ их индекса таксономического своеобозначия  $\Delta^+$  (дельта) и индекса вариабельности  $\Lambda^+$  (лямбда) [395]. По индексу дельта амфиподы трех основных биотопов расположены ниже линии средне ожидаемой величины для всего списка амфипод Чёрного моря, но при этом не вышли за пределы 95% вероятностной воронки (рис. 120, А). Это характеризует таксономическую структуру как иерархически менее разнообразную, чем в среднем по Чёрному морю, но соответствующую естественному природному состоянию. Однако каждый из биотопов расположен на шкале в соответствии со своим количеством видов, что позволяет судить о трех разных сложившихся потенциалах сред обитания амфипод.

Наиболее богатый видами биотоп – перифитон. Более низкая величина дельта в перифитоне обусловлена отсутствием некоторых семейств (*Bathyporeiidae*, *Oedicerotidae*), зарегистрированных в Чёрном море вследствие специфичности перифитона. Такая особенность отмечена не только для Чёрного моря. Так, в дальневосточных морях на днищах судов в перифитоне не обнаружены представители целых семейств: *Lysianassidae*, *Photidae*, *Oedicerotidae*, обычных в прибрежной зоне тех морей [79].

По значению индекса вариабельности лямбда (рис. 128, Б), таксономические комплексы амфипод всех трех основных биотопов попали в 95% вероятностную воронку и находятся выше линии средне ожидаемой величины для Чёрного моря, что отражает пониженную вариабельность по сравнению со средне ожидаемой величиной. Однако все они расположены на своих значениях числа видов, что указывает дополнительно на разный потенциал среды обитания в трех биотопах для амфипод, наибольший из которых – перифитон.

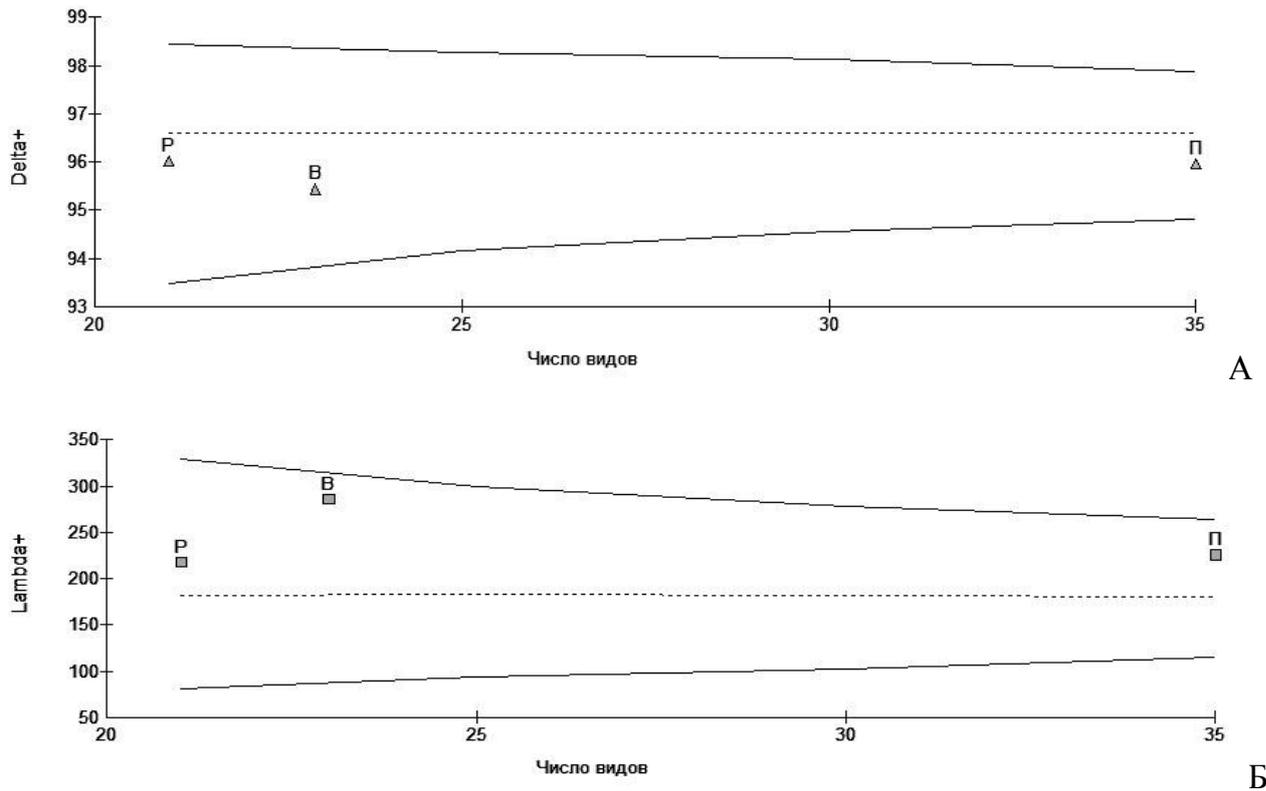


Рисунок 128 — Значения индексов таксономического своеобразия  $\Delta^+$  (А) и вариабельности  $\Lambda^+$  (Б) для таксоцена амфипод трех основных биотопов Чёрного и Азовского морей, рассчитанных на основе общего мастер-листа. Р – рыхлые грунты, В – неприкрепленные водоросли, П – перифитон

Дендрограмма, построенной на основе индекса Брея-Кертиса в режиме «присутствие/отсутствие», отражает высокую степень сходства видовых комплексов, поскольку минимальные значения индекса выше 55% (рис. 129).

Анализ таксономического своеобразия  $\Delta^+$  (дельта) и индекса вариабельности  $\Lambda^+$  (лямбда) по более мелким биотопам показал следующее (рис 130, А, Б).

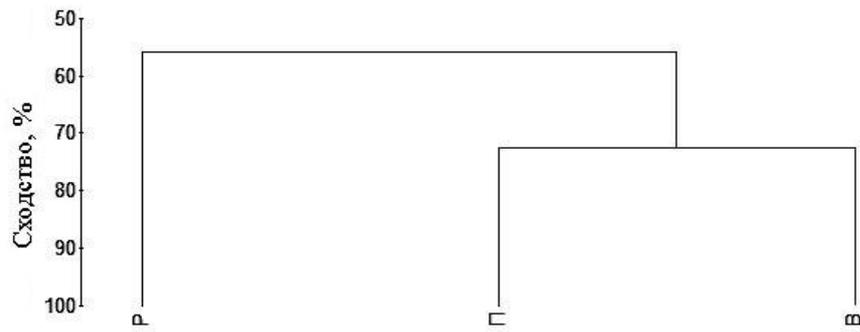


Рисунок 129 — Дендрограмма относительного сходства основных биотопов (по индексу Брея-Кертиса на основе фаунистических списков, в режиме «присутствие/отсутствие»). Р – рыхлые грунты, В – водоросли на дне, морские травы, П – перифитон

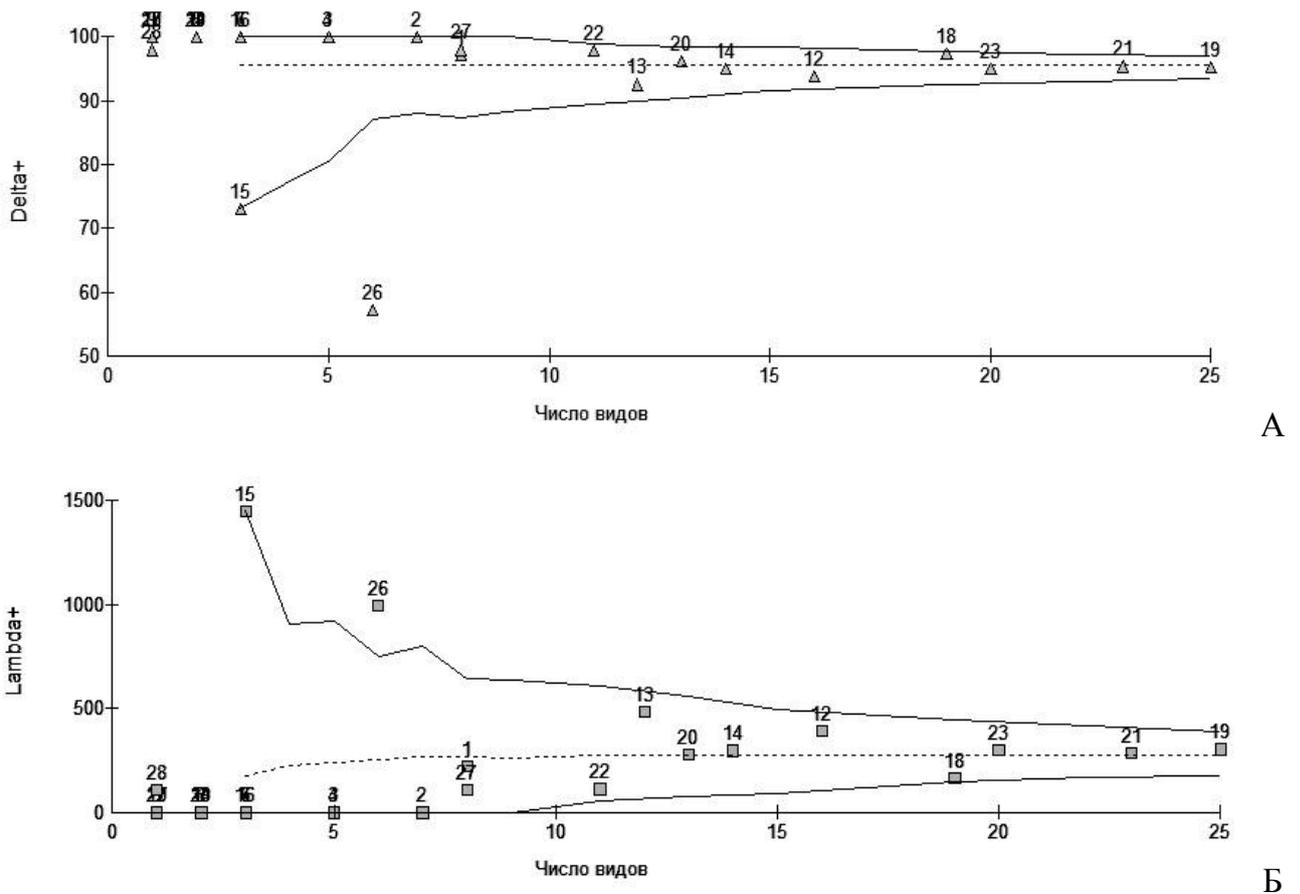


Рисунок 130 — Значения индексов таксономического своеобразия  $\Delta^+$  (А) и варибельности  $\Lambda^+$  (Б) для таксоцена амфипод различных биотопов Чёрного и Азовского морей, рассчитанных на основе общего мастер-листа. 1 – биоценоз *Ch. gallina*; 2 – биоценоз *M. galloprovincialis*; 3 – биоценоз *M. phaseolina*; 4 – биоценоз *T. neritea*+ *D.*

*pugilator*; 5 – биоценоз *L. mediterraneum*; 6 – биоценоз *G. minima*; 7 – биоценоз *P. rudis*; 8 – биоценоз *U. pusilla* + *P. rudis*; 9 – биоценоз *P. simile*; 10 – биоценоз *M. palmata*; 11 – биоценоз *A. stepanovi*; 12 – сообщество с доминированием с доминированием *E. crinita* и *G. barbata*; 13 – сообщество с доминированием *Phyllophora* spp; 14 – сообщество с доминированием *Zostera* spp.; 15 – сообщество с доминированием *Ruppia* spp; 16 – сообщество с доминированием Characeae; 17 – ил; 18 – водоросли на дне, водоросли на камнях; 19 – бетонные конструкции у берега; 20 – рыбацкие ставники, сети океанариумов, сети на дне; 21 – элементы мидийных и устричных ферм; 22 – железные прибрежные сооружения; 23 – скалы; 24 – галька на дне; 25 – песчаные пляжи; 26 – галечно-песчаные пляжи, заплеск; 27 – камни на дне, заплеск; 28 – морские травы; 29 – причальная железная бочка, 2 км от берега; 30 – ракуша на дне

Почти все биотопы попали в вероятностную воронку как для таксономического своеобозия (рис. 130, А), так и для вариабельности (рис. 130, Б). Единственный биотоп, где среда экстремальна для выживания – галечно-песчаные пляжи, оказалась за пределами вероятностной воронки, что указывает на наличие жестких ограничений данной среды обитания, по всей видимости, влияния штормов в сочетании с воздействием солнечной активности. Наиболее богаты видами бетонные конструкции у берегов (точка 19 на рис. 130).

Результаты МДС анализа показывают высокую степень сходства почти всех биотопов, за исключением песчаных пляжей (точка 25), (рис. 131). При этом функция стресса низка, что позволяет утверждать о соответствии визуального изображения реальному сходству видовых составов. Сами песчаные пляжи (точка 25) характеризуются очень малым числом видов и родов.

Кластерный анализ относительного сходства биотопов на основе индекса Брея-Кертиса показал разделение видовых составов амфипод исследованных биотопов на три больших кластера и ряд мелких на уровне значения индекса Брея-Кертиса 35% (рис. 132).

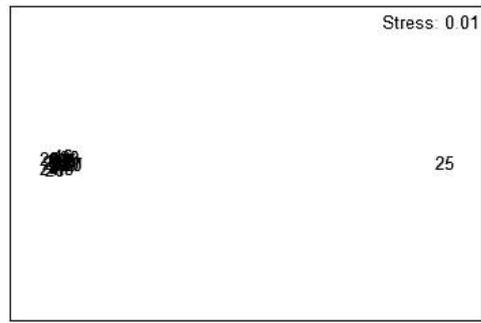


Рисунок 131 — Результаты МДС анализа для исследованных биотопов (индекс сходства Брея-Кертиса, трансформированная матрица в режиме присутствие/отсутствие, функция стресса 0,01)

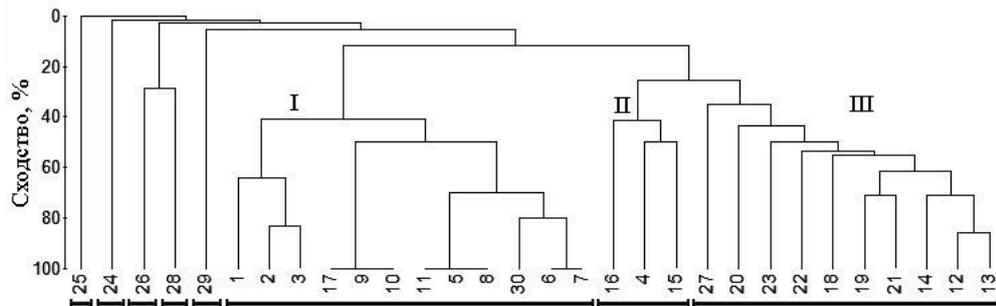


Рисунок 132 — Дендрограмма относительного сходства исследованных биотопов (по индексу Брея-Кертиса на основе фаунистических списков, в режиме «присутствие/отсутствие»). Обозначения те же, что на рис. 130

Кластер I можно охарактеризовать как комплекс амфипод рыхлых грунтов, в котором четко выделяются небольшие подкластеры биотопов с высокой степенью сходства внутри них (индекс Брея-Кертиса от 75% и выше). Кластер II – как комплекс амфипод мелководья с присутствием морских трав и харовых водорослей. Кластер III – преимущественно как комплекс амфипод перифитона и водорослей на твердых субстратах. Наконец, наблюдается ряд отдельных мелких кластеров, включающих пляжи, гальку на дне, морские травы и удаленный на 2 км от берега субстрат (причальная бочка). Все мелкие кластеры характеризуются бедным качественным и количественным составом амфипод.

Рассмотрим несколько важных моментов в адаптации амфипод двух экологических групп к биотопам. Амфиподы двух групп – трубкожилы и кривосиниты представляют два способа выживания. Трубкожилы выработали специфическое поведение – малоподвижность, стремление находиться внутри построенной трубки. Это поведение сочетается с физиологическими и морфологическими отличиями: способность вырабатывать с помощью специфических желез секрета для постройки трубок, оостегиты самок узкие и длинные, не образующие сплошной камеры [64], тело без шипов на спинных сегментах часто более округлое в сечении или сплюснутое в спино-брюшном направлении, конечности вооружены железами, образующими секрет для строительства трубок и поэтому утолщены на определенных сегментах переопод, третьи пары уropод компактные, часто с редуцированными ветвями, несущими в ряде случаев загнутые крючки и шипы (табл. 3).

Однако подобный способ выживания трубкожилов сопряжен как с преимуществами в одних биотопах, так и с недостатками в других. Так, в сообществе перифитона трубкожилы имеют относительно стабильный во времени субстрат, позволяющий построить трубки особям и выживать там необходимое время для продолжения рода. Дополнительно перифитон обеспечивает трубкожилам различную пищу – детрит, микроводоросли, мелких беспозвоночных. В результате плотность особей некоторых видов трубкожилов может достигать сотен тысяч экз. на м<sup>2</sup> проекционной поверхности субстрата. Однако этот способ выживания оказался совершенно непригоден для подвижного субстрата, такого как песок с галькой в зоне заплеска на пляжах. В условиях постоянного движения частиц грунта, сопряженного с перетиранием той или иной части, выживание трубкожилов оказалось невозможным.

Сложной средой для выживания оказалась и среда с супердоминированием активного относительно крупного всеядного вида, например *G. insensibilis*, среди скоплений неприкрепленных водорослей на дне. В результате плотность трубкожилов оказывается в таких биотопах низкой. Также сложной средой обитания для трубкожилов оказался рыхлый грунт на дне, перемещаемый движением воды. К тому же такая среда обитания больше открыта хищникам, чем перифитон или сообщества прикрепленных водорослей. В результате трубкожилы либо отсутствуют в таких средах, либо их плотность невелика.

Кривосиниты, имеют несколько вариантов выживания. По морфологии можно выделить следующие варианты: наличие шипов или выступов на поверхности тела, затрудняющих поедание хищниками; способность маскироваться под окружающий субстрат; мелкие размеры, имитация фрагментов макрофитов или гидроидных полипов. К морфологическим вариантам адаптации добавляются различные поведенческие тактики: быстрое и непредсказуемое для хищников передвижение; затаивание в микроубежищах. Разнообразие морфологии и поведения для кривосинитов, обеспечило им выживание практически в любых средах прибрежья. Так, в зоне заплеска галечно-песчаных пляжей преимущество получили быстро передвигающиеся виды с уплощенным с боков телом (представители родов *Echinogammarus*, *Chaetogammarus*), а в скоплениях неприкрепленных водорослей на дне – относительно крупные, быстро передвигающиеся всеядные виды (виды рода *Gammarus*). На рыхлых грунтах, не прикрытых слоем детрита или относительно крупными фрагментами субстрата (камнями, фрагментами искусственных конструкций и т. д.), или сообществами с доминированием двустворчатых моллюсков *M. galloprovincialis* или *Modiolula phaseolina* (Philippi, 1844), преимущественно обитают формы, способные зарываться в грунт или маскирующиеся с помощью окраски покровов. В перифитоне или водорослевых сообществах все вышеперечисленные варианты морфологии и поведения оказались также успешными, что способствовало увеличению как видового разнообразия кривосинитов, так и их количественному показателю (плотность скоплений особей).

Распределение амфипод по биотопам ограничивается группой различных факторов и параметров среды обитания. Наибольшим фактором, ограничивающим расселение амфипод в пределах акватории Чёрного моря, является соленость, которая лимитирует заселение некоторыми видами амфипод исключительно те участки прибрежья Турции, куда поступает средиземноморская вода через пролив Босфор [371]. В настоящее время известно 17 таких видов, зарегистрированных только в прибрежье Турции [30, 265].

Некоторые параметры окружающей среды связаны с ограничением распространения амфипод по диапазону доступных глубин (зона без сероводорода). Это, прежде всего, распределение биотопов по глубине и приуроченность видов

амфипод к ним. Твердые субстраты искусственного происхождения (якоря буюв, затонувшие корабли, фрагменты бетонных конструкций и пр.) могут присутствовать практически на любой глубине, но их объемы по отношению с площади дна относительно невелики. К тому же, чем больше глубина, тем интенсивнее идут процессы заиления, предметы часто погружены в осадок. Отсюда распространение амфипод, приуроченных к твердым субстратам, покрытым перифитоном, оказывается ограничено определенным диапазоном глубины, вследствие ограниченности самого твердого субстрата.

Для представителей семейства Talitridae особенности их биологии и физиологии (неспособность жить в воде), резко сужает их ареал до пределов пляжей, где они живут под скоплением выброшенных водорослей или камней. Для *C. terebrans* таким специфическим ограничением является наличие древесины, в которой данный вид живет и питается. Однако подобные ограничения касаются небольшого числа видов. Некоторые виды приспособились ко всему диапазону глубины, где отсутствует сероводород (до 200 м, *A. diadema*, *A. bispinosa*, *M. anomalus*, *M. gibbosus*, *P. marina*).

Ряд видов амфипод (15 видов) приспособились к большему разнообразию условий обитания и смогли освоить относительно большой диапазон глубины (больше 40 м). Значительно число видов (10 видов сем. Talitridae и *C. terebrans*), а также видов, заселяющих небольшое число биотопов (24 вида, диапазон глубины до 35 м). По ряду видов ситуация в Чёрном море неизвестна (17 видов, обитающих в прибрежье Турции, а также виды, отмеченные в прибрежье Болгарии). Однако большая группа амфипод (34 вида) ограничена в распределении. В свое время об этом писала И.И. Грезе [30], отмечая, что наибольшее разнообразие амфипод ограничено глубиной 35 м.

Разнообразие видов тех или иных таксонов в сообществах – тема, которую затрагивают многие исследователи. В результате были выделены четыре основные причины увеличения видового разнообразия [8]: сообщество может содержать большее число видов по причине большего диапазона ресурсов для них; видов может быть больше по причине более узкой специализации каждого из них в сообществе; ниши видов могут больше перекрываться, что позволяет им выживать в сообществе; ресурсы среды обитания в конкретном сообществе могут полнее использоваться видами, что увеличивает число видов. Каждый из этих четырех случаев может проявляться как

самостоятельно, так и в сочетании с другими причинами. Отсюда следует вывод, насколько сложно выявить причины в каждом конкретном случае.

Среди конкретных биотопов и сообществ, охваченных исследователями, наиболее бедным по видовому разнообразию амфипод оказался биотоп галечно-песчаных пляжей, а конкретно их зона заплеска. Скорее всего, основная причина этого кроется в практически постоянном перемещении гальки и песка под воздействием волн. Это препятствует поселению здесь практически всех трубкожилов, что в свою очередь резко сужает видовое разнообразие биотопа, а отсутствие прикрепленных форм макрофитов или массовых сидячих беспозвоночных препятствует вселению целого ряда жизненных форм кривосинитов. Специфика галечно-песчаного пляжа (постоянная подвижность частиц грунта и отсутствие прикрепленных форм) ограничивает возможность выживания исключительно видами, которые имеют сдавленное с боков тело, и придатки, обеспечивающие быстро передвигаться и менять направление (третьи уropоды в виде вытянутых пластин «рулевого» типа) между частицами грунта. Таких видов оказалось немного – это, в первую очередь, представители родов *Echinogammarus* и *Chaetogammarus*. Амфиподы этих родов питаются детритом, имеют сдавленное с боков тело, развитый третий уropод, позволяющий им быстро менять направление передвижения подобно рулям. Известно также, что в штормовую погоду особи этих видов способны мигрировать на глубину 1-3 м [30]. В соответствии с классификацией, указанной в [8], основная причина бедности данного биотопа – очень узкий диапазон ресурсов для выживания.

Следующий бедный биотоп – заросли морской травы *Ruppia* spp. (рис 130 А, Б). Специфика данного биотопа тесно связана как с основным видом *Ruppia* spp., так и с особенностями его строения и состава клеток. Обычно это – мелководные участки в относительно закрытых районах, часто распресненных, заросшие почти исключительно морской травой. Сами растения, как правило, не обрастают сидячими организмами, а их клетки включают повышенное содержание кремния, что делает их малопригодными как пищевого ресурса для фитофагов. Растения часто формируют плотно расположенные друг к другу стебли, внутри скопления которых возможно затруднение поступления кислорода и пищи. Все перечисленное выше резко сужают диапазон ресурсов для выживания особей, что способствует малому числу видов амфипод, заселяющих их.

Некоторые биотопы можно объединить в группы и охарактеризовать их для оценки распределения амфипод. Так, ценозы рыхлых грунтов можно рассмотреть как группу, что отражено в данных на дендрограмме (рис. 130). Они характеризуются пестротой составов, что и отражено в результатах дендрограммы. При отсутствии скоплений раковин или/и неприкрепленных макрофитов, или слоя детрита, рыхлые грунты, в первую очередь, представляют возможности для форм, способных или зарываться в грунт, или имеющих успешные для выживания варианты маскировки. При наличии скоплений раковин, макрофитов или детрита, возможности для выживания существенно возрастают, поскольку появляется множество микроубежищ, где особи амфипод могут прятаться от хищников.

Наибольшее видовое разнообразие амфипод отмечено для сообществ перифитона. Подобная среда обитания сочетает в себе ряд свойств, в совокупности предоставляющих амфиподам наибольший диапазон ресурсов. Во-первых, это – относительно стабильная среда, поскольку крупные по отношению к амфиподам прикрепленные организмы обеспечивают устойчивое разнообразие микроубежищ. Во-вторых, относительное разнообразие беспозвоночных и макрофитов обеспечивает амфиподам большой спектр пищевых ресурсов, что привлекает разные виды этих ракообразных. В-третьих, перифитон занимает значительную площадь в прибрежной зоне, как по причине наличия скальных грунтов, так и вследствие активной постройки различных гидротехнических сооружений и создания морских ферм. Большая площадь, занимаемая перифитоном, облегчает вселение различных видов амфипод и, как следствие, способствует возрастанию их видового разнообразия. Таким образом, перифитон имеет наибольший диапазон ресурсов для амфипод в Чёрном море.

Снижению видового разнообразия амфипод, а также их качественных и количественных показателей способствует отсутствие макрофитов в перифитоне, особенно в сочетании с прибойной зоной и малой толщиной перифитона. Большинство видов, типичных для водорослевых сообществ и указанных в [30], выпадает из такого варианта сообщества. Из 42 вида амфипод, зарегистрированных в перифитоне, при отсутствии макрофитов в прибойной зоне отмечено всего 8, при этом половина видов выявлены только в 10-30% всех исследованных проб. Подобное обеднение указывает на важную роль макрофитов в перифитоне как элемента среды обитания для амфипод.

**Заключение по главе 8.** Амфиподы в Чёрном море ограничены диапазоном глубины обитания от 0 м до 184 м, но до предельной глубины опускаются только 5 видов (*A. diadema*, *A. bispinosa*, *M. anomalus*, *M. gibbosus*, *P. marina*). Явно выделяется также группа супралиторальных видов, обитающих в скоплениях водорослей или песке на пляжах. Подавляющее большинство видов ограничены зонами инфралиторали и циркулиторали [222]. На распределение амфипод по глубине влияет характер размещения биотопов, к которым приурочены амфиподы. Виды амфипод, жестко приуроченные к сообществам твердых субстратов или организмам, более ограничены по диапазону глубины, чем виды, живущие в различных биотопах или обитающие на рыхлых субстратах вследствие снижения доли твердых субстратов с возрастанием глубины. По крайней мере, 34 вида амфипод ограничены в распределении по глубине.

Амфиподы отмечены во всех биотопах прибрежной зоны Чёрного и Азовского морей. Из трех наиболее крупных биотопов – рыхлые грунты, водоросли и перифитон наибольшее число видов отмечено в перифитоне. Однако таксономическое разнообразие его ниже, чем для всех амфипод Чёрного моря вследствие отсутствия некоторых семейств. Различие видового состава амфипод трех наибольших биотопов (рыхлые грунты, водоросли и перифитон) не значимо, поскольку по данным индекса Брея-Кертиса величина показателя высока – выше 55%, что указывает на сходство большинства таксонов в данных биотопах. Из всех изученных биотопов наиболее экстремальным оказались галечно-песчаные пляжи, подверженные периодическому воздействию волновой активности.

В результате кластерного анализа исследованных биотопов можно выделить три наибольших из них – комплекс рыхлых грунтов, комплекс харовых водорослей и морских трав и комплекс перифитона и водорослей на твердых субстратах. Амфиподы в Чёрном море предпочитают перифитон и макрофиты. Из объектов, заселенных перифитоном, наибольшее число видов амфипод приходится на скалы, бетонные береговые конструкции и элементы морских ферм.

Биотопы и сообщества побережья Чёрного и Азовского морей весьма неравномерно заселены амфиподами. Наиболее бедными средами для амфипод является заплеск галечно-песчаных пляжей и сообщества с доминированием морской травы *Ruppia* spp. Отличительными особенностями обеих сред является скудость пищевых

ресурсов. Для сообщества с доминированием *Ruppia* spp. добавляется распреснение, в условиях которого этот вид морской травы преимущественно растет. Для заплеска галечно-песчаных пляжей добавляется экстремальная подвижность самого субстрата, постоянно перемещаемого волнами. В результате число видов амфипод в вышеуказанных средах резко снижается до нескольких, наиболее приспособившихся видов. Наибольшее число видов амфипод зарегистрировано для перифитона и водорослевых сообществ, где относительная стабильность среды обитания, наличие множества микроубежищ, различной пищи обеспечивает амфиподам наиболее благоприятную среду для выживания.

Трубкажиры и кривосиниты выработали два способа выживания, в которых в комплексе сочетаются особенности морфологии, поведения, биологии и экологии. Трубкажиры имеют эффективные элементы приспособления для выживания в перифитоне и водорослевых сообществах, но уязвимы в биотопах, где субстрат регулярно перемещается под воздействием волн (заплеск галечно-песчаного пляжа), либо супердоминирования крупного хищного вида амфипод, либо неустойчивого рыхлого грунта на дне, где нет достаточного количества убежищ. Кривосиниты, оказались более приспособлены к выживанию в вышеуказанных средах, недоступных или малодоступных для трубкажилов, что свидетельствует об их большем потенциале к выживанию.

В пределах одного из наиболее крупных сообществ прибрежья – перифитона можно выделить более экстремальную среду для амфипод – отсутствие макрофитов. Для выживания амфипод здесь отсутствует необходимая пища и достаточное количество убежищ. В материалах главы использованы следующие работы автора: [39; 40; 41; 42; 43; 44; 46; 62; 265].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Амфиподы Чёрного и Азовского морей включают 143 вида, относящихся к 66 родам, 26 семействам, 3 подотрядам, которых условно можно разделить на 2 группы, пространственно разделенные по акватории. Первая группа представители понто-каспийской фауны, включающие 43 вида, обитающих почти исключительно в распресненной зоне эстуариев рек и лиманов при солености, как правило, не выше 3‰. Многие из этих видов населят также распресненные участки Азовского моря. Вторая группа насчитывает 100 видов, регистрируемых по всей акватории Чёрного моря, но неравномерно в разных ее регионах. Наибольшее число видов отмечено для побережья Турции (81) и Крыма (73), а наименьшее – для побережья Кавказа (24).

Из всех регионов по показателям таксономического своеобразия ( $\Delta^+$ , дельта;  $\Lambda^+$ , лямбда) выделяются два: северо-западная и восточная часть Чёрного моря (побережье Кавказа). Северо-западная часть характеризуется низким таксономическим своеобразием относительно всего моря. Причина – малое число родов и семейств на фоне большого числа видов в родах. Для восточного региона, напротив, отмечено повышенное таксономическое своеобразие по отношению ко всему морю, что объясняется тем, что в родах и семействах малое число видов. Оба региона выпадают из 95% вероятностной воронки, что отличается от средне ожидаемого вариабельности структуры таксономического древа Чёрного и Азовского морей.

Причины сложившегося таксономического своеобразия лежат в истории Чёрного и Азовского морей, ситуацией в настоящее время и деятельностью человека, завозящего в эти акватории новые виды. Динамичность изменения таксономического состава амфипод показана в обширных сводках [29; 265]. За это время изменилось примерно треть общего списка амфипод в результате изменений в таксономии, вселения и открытия новых видов.

Видовой состав амфипод различается не только по регионам моря, но и по биотопам. Наиболее бедный из них галечно-песчаные пляжи, а наиболее богатая среда – перифитон. Причины кроются в доступности ресурсов, прежде всего, пищи и убежищ, в которых можно скрыться от хищников. Все бедные биотопы характеризуются

однообразием конфигурации и легкой доступностью для хищников. Богатые биотопы отличаются разнообразием пищи и включают сложную конфигурацию рельефа с различными углублениями, позволяющими амфиподам скрыться от хищников.

Состав амфипод по глубине неоднороден. Можно выделить следующие группы амфипод по данному параметру: амфибифные виды; виды, ограниченные 35-40-метровой изобатой, и эврибатные виды, заселяющие широкий диапазон глубины вплоть до зоны, зараженной сероводородом. Для ряда видов диапазон глубины не уточнен. Причины ограниченности самой большой группы амфипод 35-40-метровой изобатой отчасти объясняются особенностями распределения, прежде всего, твердого субстрата, количество которого снижается с глубиной.

Амфиподы Чёрного и Азовского морей можно разделить на несколько экологических групп: трубкажиры; кривосиниты; перфораторы; комменсалы; мезопсаммофилы. Среди амфипод обоих водоемов известно 36 видов трубкажиров, 104 видов кривосинитов, 2 вида перфораторов, 3 вида комменсалов, 3 вида мезопсаммофилов. Почти все жизненные формы и капреллидная экоморфа широко распространены в акватории Мирового океана. Способность строить трубки или отсутствие её отражается в освоении биотопов. Так, трубкажиры совершенно отсутствуют в биотопе галечно-песчаных пляжей по причине постоянной подвижности частиц субстрата под воздействием воды. В перифитоне соотношение амфипод двух основных экологических групп (трубкажиры и кривосиниты) соответствует таковому обоих морей, что указывает на достаточное разнообразие ресурсов для выживания представителей этих экологических групп.

Перифитон – наиболее показательное сообщество для исследований морфологических адаптаций к окружающей среде, поскольку в составе амфипод этого сообщества зарегистрировано 42 вида, из которых 12 трубкажиров, 28 кривосинитов и 2 вида перфораторов. В результате исследований в Черном и Азовском морях можно выделить 3 жизненных формы трубкажиров; 9 жизненных форм кривосинитов; 1 капреллидную экоморфу кривосинитов; 1 жизненную форму перфораторов; 2 жизненных формы мезопсаммофилов; 3 жизненных формы комменсалов.

Жизненные формы трубкажиров отличаются между собой уплощенным сверху вниз телом, дополнительными зубцами и шипами 2 пары антенн, дополнительно

приспособленными для захвата, небольшими не вытянутыми уropодами 3 пары (монокорофиидная жизненная форма – *Corophium*, *Chelicorophium*, *Medicorophium*, *Monocorophium*; 12 видов); округлым в сечении или сжатым с боков телом, более развитыми у самцов гнатоподами одной из пар, относительно другой пары, уropодами 3-й пары либо вытянутыми по типу «рулей» при плавании, либо маленькими, снабженными крючками и/или шипами, выполняющими роль зацепа (ампитоидная жизненная форма – *Ampithoe*, *Centraloecetes*, *Cymadusa*, *Jassa*, *Leptocheirus*, *Megamphopus*, *Microdeutopus*, *Microprotopus*, *Pleonexes*, *Plumulojassa*, *Photis*; 20 видов); слабо развитыми глазами, редуцированными до нескольких глазных линз, 4-й пары переопод, обильно опушенными щетинками разного типа, когтями переопод в разной степени загнутыми, от крючковидных до прямых, разной формой базиподита 6 и 7 пар переопод (ампелисцидная жизненная форма – *Ampelisca*; 4 вида).

Капреллидная экоморфа кривосинитов (*Caprella*, *Phtisica*, *Pseudoprotella*; 8 видов) отличается палочковидным телом, олигомеризацией некоторых сегментов, цефализацией, редукцией части переопод, плеопод, уropод.

Жизненные формы кривосинитов отличаются следующими комплексами морфологических отличий: дексаминидная жизненная форма – *Apherusa*, *Dexamine*, *Gammarellus*, *Nototropis*, *Tritaeta* (10 видов). Наличие зубцов или валиков на некоторых сегментах тела (плеон, уросом) в сочетании с гнатоподами, мало отличающимися между парами; слабо развитые уropоды 3 пары по типу «рулей» при плавании (вытянутые ветви ланцетовидной формы), но без щетки разного типа щетинок по бокам ветвей.

Хиалидная жизненная форма – *Apothyale*, *Cardiophilus*, *Huyle*, *Micropythia*, *Parhyale*, *Protohyale* (27 видов). Тело без зубцов, коксальные пластинки 1-4 хорошо развиты. Вторые гнатоподы развиты больше первых. Переоподы с мощными загнутыми когтями. Уropоды 3-й пары слабо развиты, ветви маленькие или одна из ветвей отсутствует, функция рулей заменена на функцию упора при прыгании.

Гаммаридная жизненная форма – все понто-каспийские гаммариды, *Chaetogammarus*, *Echinogammarus*, *Cheirocratus*, *Melita*, *Gammarus* (42 вида). Уросом с шипами и/или зубцами и щетинками в спинной части. Уropоды 3 пары, развиты, типа «рулей», с вытянутыми ланцетовидными ветвями (одна может быть частично редуцирована) с щеткой щетинок по бокам и шипами.

Эдицеротидная жизненная форма – *Deflexilodes*, *Periocolodes*, *Synchelidium* (4 вида). Глаза сдвинуты в верхнюю часть головы или отсутствуют. Между коксальными и эпимеральными пластинками имеется заужение, переоподы 7 пары намного больше остальных, их когти прямые. Плеон удлинённый, массивный, уросом узкий удлинённый, концы ветвей уропод 1 и 2 пар без шипов.

Мегалуроидная жизненная форма – *Megaluropus* (2 вида). Глаза вытянуты вниз. Коксальные пластинки 2 и 4 больше чем 1 и 3. Гнатоподы обеих пар сходного строения, слабо развиты. Когти переопод вытянутые, прямые. Уроподы 3-й пары с развитыми уплощенными широкими лопастями.

Талитридная жизненная форма – *Britorchestia*, *Cryptorchestia*, *Orchestia*, *Platorchestia*, *Speziorchestia*, *Talitrus* (9 видов). Антенны 1 пары рудиментарные. Все придатки только с шипами. Все коксальные пластинки развитые. Когти переоподов мощные, загнутые. Уроподы 3 пары маленькие, с короткими ветвями, близкие к конической форме, вооружены только шипами.

Харпиниидная жизненная форма – *Harpinia* (2 вида). Над антеннами имеется широкий козырек. Переоподы 6 пары значительно массивнее и длиннее остальных переопод. Базиподиты переоподов 6 и 7 разной формы. Когти переопод почти прямые. Уроподы 3 пары с ветвями не ланцетовидной формы с редкими щетинками.

Стенотойдная жизненная форма – *Stenothoe* (2 вида). Тело гладкое. Антенны почти сходны по длине. Вторая, третья и особенно четвертая коксальные пластинки сильно расширены. Коксальная пластинка 4 наибольшая, частично прикрывает 3 и 5 переоподы. Уроподы 3 с одной ветвью палочковидной формы без системы щетинок по бокам.

Лизианассидная жизненная форма – *Orchomene*, *Nannonyx* (2 вида). Сегменты тела без шипов. Антенны 1 пары со вздутыми члениками стебельков и короткими члениками жгутиков. Гнатоподы 2 пары тонкие; карпальный и проподальный членики близки по размерам и толщине, опушены густой щеткой мелких щетинок, коготь маленький. Уроподы 3 с ветвями вытянуто-треугольными без щетки щетинок разного типа по бокам.

Бианколинидная жизненная форма перфораторов (*Biancolina*, *Chelura*) одна в Черном море. Тело субцилиндрическое. Голова близка к округлой, наподобие головы

насекомого. Коксальные пластинки не смыкаются. Когти переопод развитые, проподальные членики переопод или дополнительно усилены крепкими шипами или дистальный конец проподуса формирует край со стороны когтя подобный таковому гнатопод, усиленный мощными шипами. Уроподы 3 пары усилены шипами или зазубринами.

Комменсалы делаются на 3 жизненных формы. Коломастигидная жизненная форма – *Colomastix* (1 вид). Тело субцилиндрическое, антенны обеих пар короткие и близкие по длине, жгутики антенн почти не развиты. Коксальные пластинки узкие, не закрывающие брюшную часть переона. Переоподы близкие по длине, их когти короткие. Ветви 3-й пары уропод не развиты в ланцетовидные лопасти с короткими щетинками по бокам.

Леукотоидная жизненная форма комменсалов – *Leucothoe*. Тело гладкое. Антенны 1 и 2 пар почти равны по длине со слабо развитыми жгутиками. Гнатоподы 1 и 2 пар с развитым выростом карпуса. Когти переоподов развитые, но слабо загнутые. Уроподы 3 с узкими сужающимися от проксимальной к дистальной частям, ветви не ланцетовидной формы, без щетки щетинок разного типа.

Кардиофилидная жизненная форма комменсалов – *S. baeti*. Тело гладкое, антенны 1 значительно больше антенн 2. Гнатоподы 2 пары меньше, чем 1-й и другой формы.

Мезопсаммофилы разделены на 2 жизненных формы. Батипорейдная жизненная форма – *B. guilliamsoniana* (1 вид в Черном море). Тело расширяется от переднего конца к заднему. Между 1-м и 2-м члениками антенны 1 имеется резкий перегиб на 90%. Гнатоподы 2-й пары лишены когтя. Переоподы 5-7 пар преобразованы в копательные придатки с развитыми шипами и щетинками. Уроподы 3 с развитой ланцетовидной ветвью, состоящей из 2 члеников, без щетинок разного типа по бокам.

Маеотикоидная жизненная форма этой группы амфипод представлена 2-мя видами рода *Pontogammarus* (*P. maeoticus*; *P. weidemanni*). Тело с щетинками и шипами в уросомальной части. Антенны массивные, членики стебельков четковидные. Антенны, максиллипеды, переоподы снабжены сетью щетинок и шипами. Переоподы с развитыми крепкими члениками. Уроподы 3 с развитыми наружными ветвями, несущими по бокам густую сеть различных щетинок.

Морфологические идиоадаптации амфипод, способствующие выживанию в ограниченном количестве биотопов и сообществ возможно сгруппировать в несколько групп: 1. Идиоадаптации, позволяющие свободно перемещаться только в некоторых биотопах или сообществах («громоздкие» элементы тела). 2. Идиоадаптации, эффективные только в определенных условиях экстремальных условиях, напр. слабое крепление особей к субстрату когтями из-за прямой формы когтей. 3. Различные кутикулярные образования для тех жизненных форм, где они затрудняют передвижение. 4. Размеры тела там, где представители жизненных форм могут быть уязвимы для хищников. 5. Особенности формы тела безотносительно придатков – степень сжатости с боков или сверху вниз. Отсутствие этих идиоадаптаций способствует более широкому распространению амфипод по биотопам и сообществам. Значительную роль при этом играют распространенность лимитирующего ресурса, к которому привязана та или иная группа амфипод.

Из 3 жизненных форм трубкажилов в перифитоне береговых субстратов в сообществе с мидией-эдификатором наиболее эффективно освоили среду представители ампитоидной жизненной формы с диетой, включающей различную пищу – детрит, макрофиты, диатомовые водоросли. Виды монокорофииидной жизненной формы, морфологически приспособленные к потреблению преимущественно детрита не достигли подобных значений по ряду показателей (встречаемость, максимальная плотность). Однако в том же сообществе в перифитоне подвешенных в пелагиали конструкций среди лидеров появляется представитель монокорофииидной жизненной формы, что указывает на большие возможности для детритофагов, чем на береговых субстратах, где детрит, видимо, вымывается волнами.

У кривосинитов гаммаридная жизненная форма менее успешно освоила перифитон по ряду параметров (встречаемость, максимальная плотность), относительно других жизненных форм. В условиях среды обитания в сложном переплетении столонов макрофитов активное маневрирование оказалось менее эффективным по сравнению с другими морфологическими приспособлениями. Дополнительным минусом стали крупные размеры тела, не позволяющие особям скрыться в мелких углублениях, от активно посещающих перифитон хищников. Капреллидная экоморфа получила преимущество в варианте сообщества с преобладанием на порядок биомассы

макрофитов по сравнению с биомассой мидий вследствие палочковидной формы тела и совершенной мимикрии.

В перифитоне при отсутствии мидий и макрофитов с митилястером-эдификатором резко усложняется среда обитания для амфипод. Беднеет пищевой спектр, упрощается конфигурация сообщества, превращаясь в небольшой слой 1-2 см с мало выраженной системой микроубежищ. В результате выпал целый ряд видов, а наиболее успешным стал вид кривосинитов стенотоидной жизненной формы, особи которой имеют маленький размер (3-4 мм) компактное тело, легко прячущиеся в небольших углублениях и питающийся широким спектром пищи – *S. monoculoides*. Этот же вид отмечен в числе наиболее успешных в сообществе с мидией-эдификатором.

В результате можно перечислить наиболее эффективные морфологические признаки амфипод, способствующие выживанию в перифитоне в пределах всех вариантов сочетания биомассы мидий и макрофитов: мелкий размер, компактное тело, вооружение тела шипами, мимикрическая окраска. Дополнительным преимуществом является широкий спектр питания. В случае с преобладанием биомассы макрофитов на порядок выше таковой мидий, преимущество получают виды с формой тела максимально сходной с фрагментами макрофитов или гидроидных полипов или особи видов с мелким телом.

Из всех показателей обилия и видового разнообразия макрофитов на параметры амфипод заметно влияет только биомасса, который напрямую представляет для них важный пищевой ресурс и субстрат для укрытия, а также прикрепления трубок (для трубкажилов).

Подавляющее большинство параметров амфипод, как количественных, так и качественных, распределяются в сообществе с мидией-эдификатором близко к нормальному распределению, что свидетельствует об их независимом формировании от отдельных параметров или факторов среды. В редких случаях: «береговые субстраты, преобладает биомасса макрофитов, все амфиподы»; «береговые субстраты, биомасса макрофитов и мидий одного порядка, амфиподы обеих экологических групп» только суммарная плотность амфипод отклоняется от близости к нормальному распределению, что объясняется влиянием отдельных параметров среды.

В заплеске галечно-песчаных пляжей среда обитания оказалась наиболее успешной для кривосинитов, относящихся к гаммаридной жизненной форме. Способность активно маневрировать в пространстве между частицами грунта, уплощенная форма тела, широкий спектр питания, позволили особям этих видов (представители родов *Chaetogammarus*, *Echinogammarus*) образовывать массовые скопления на участках с оптимальным сочетанием размеров частиц грунта.

В скоплениях скопления оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне преимущество получают виды с крупным телом, активные пловцы (гаммаридная жизненная форма кривосинитов). В отличие от прикрепленных макрофитов в перифитоне, в скопления оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне не происходит постоянного перемещения макрофитов под воздействием воды, открывающая то один, то другой их участок, что усложняет выслеживание амфипод хищниками. В результате массовое развитие крупного всеядного вида, в том числе и хищника из рода *Gammarus* приводит к обеднению видового состава амфипод и абсолютному доминированию этого успешного в данном биотопе вида.

## ВЫВОДЫ

1. Впервые проведена инвентаризация таксономического состава амфипод Чёрного и Азовского морей. Список включает 143 вида амфипод, относящихся к 66 родам, 26 семействам, 3 подотрядам. 2 рода и 3 вида впервые зарегистрированы для Чёрного моря, описано 3 новых для науки вида.
2. Современный таксономический состав амфипод сформирован в результате изменений Чёрного и Азовского морей, начиная с Карангатского бассейна, 100-150 тысяч лет назад. Для 15 видов амфипод, известных до 1977 г. и после 2000 г., ареал обитания расширился, для 39 – не изменился.
3. В Чёрном и Азовском морях отмечено 5 экологических групп амфипод, широко распространенных в Мировом океане – трубкожилы, кривосиниты, комменсалы, мезопсаммофилы, перфораторы. У трубкожилов выделены монокорофиидная, ампитоидная и ампелисцидная жизненные формы, идиоадаптации которых отнесены к следующим морфологическим признакам: уплощение тела, когти переопод, антенны 2-й пары, коксальные пластинки, переоподы, уropоды третьей пары. Сочетание данных идиоадаптаций специфично для каждой жизненной формы.
4. У кривосинитов Чёрного и Азовского морей выделена капреллидная экоморфа (семейство Caprellidae), отличающаяся палочковидным телом, олигомеризацией сегментов тела, цефализацией, редукцией придатков – переопод, плеопод, уropод, усилением проподальных члеников и когтей переопод.
5. Отмечено 9 жизненных форм кривосинитов: дексаминидная, хиалидная, гаммаридная, эдицеротиная, мегалуропиидная, талитридная, харпиниидная, стенотоидная, лизианассидная, идиоадаптации которых отнесены к следующим морфологическим элементам: рострум, глаза, вооружение спины, антенны 1 и 2 пар, коксальные пластинки, гнатоподы 1 и 2 пар; уropоды, особенно 3 пары, переоподы, когти переопод, вооружение уросомы. Сочетание морфологических идиоадаптаций специфично для каждой жизненной формы.
6. Бианколинидная жизненная форма перфораторов отличается цилиндрилизацией тела, субглобулярной головой, слабой развитостью коксальных пластинок, близкой

длиной переопод. Идиоадаптации батипорейдной и маеотикоидной жизненных форм мезопсаммофилов относятся к антеннам, гнатоподам, переоподам, уроподам третьей пары. У коломастигидной и леукотоидной и кардиофилидной жизненных форм комменсалов идиоадаптации относятся к антеннам, коксальным пластинкам, уплощенности тела, гнатоподам, переоподам, уроподам 3-й пары. Все жизненные формы амфипод, кроме кардиофилидной, широко распространены в Мировом океане.

7. Перифитон с макрофитами включает 42 вида амфипод, среди которых кривосинитов вдвое больше чем трубкожилов, что соответствует соотношению данных групп для всего Черного моря. Из других экологических групп представлены перфораторы (2 вида).

8. Гаммаридная жизненная форма кривосинитов в сообществе с мидией-эдификатором менее представлена, чем другие жизненные формы. При преобладании биомассы макрофитов капреллидная экоморфа кривосинитов количественно представлена больше других групп. На литорали трубкожилов монокорофиидной жизненной формы менее плотно заселяют субстраты, чем на конструкциях в пелагиали.

9. В сообществе с митилястером-эдификатором отмечено 7 видов амфипод, максимальная плотность которых на порядок меньше, чем в сообщества с мидией-эдификатором. В сообществе с митилястером-эдификатором доминирует *S. monocoloides* – представитель стеноидной жизненной формы.

10. Амфиподы с уплощенным по бокам телом, относящиеся к гаммаридной жизненной форме, успешно освоили зону заплеска галечно-песчаных пляжей. В скоплениях не прикрепленных и оторванных водорослей на дне преимущественно обитают крупные амфиподы гаммаридной жизненной формы.

11. В распределении амфипод по биотопам выделены 3 крупных комплекса: рыхлые грунты, харовые водоросли и морские травы, а также перифитон. Самое большое число видов амфипод (42 вида) отмечено в перифитоне. Наиболее экстремальным оказались галечно-песчаные пляжи, подверженные периодическому воздействию волновой активности, где отмечено 7 видов.

12. В пределах перифитона выделена экстремальная среда для выживания амфипод – отсутствие макрофитов как ресурса питания и среды выживания. Дополнительная сложность для амфипод в данной среде – малое разнообразие микроубежищ. В

результате из сообщества выпадает ряд видов амфипод, число которых уменьшается до 8 видов из 42 зарегистрированных в перифитоне с макрофитами.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алеев, Ю. Г. Нектон / Ю. Г. Алеев. – Киев : Наукова думка, 1976. – 392 с.
2. Алеев, Ю. Г. Жизненная форма как система адаптаций / Ю. Г. Алеев // Успехи современной биологии. – 1980. – Т. 90, вып 3. – С. 462–477.
3. География и мониторинг биоразнообразия / под ред. Н. С. Касимова, Е. П. Романовой, А. А. Тишкова. – Москва : Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. – 432 с.
4. Алимов, А. Ф. Рост и возраст / А. Ф. Алимов, А. А. Львова, Г. Е. Макарова, И. Н. Солдатова // Методы изучения двустворчатых моллюсков / под ред. Г. Л. Шкорбато, Я. И. Скоробогатова. – Ленинград : Наука, 1990. – С. 121–140. – (Труды Зоологического института АН СССР ; т. 219).
5. Ашихмина, Е. В. Оценка видового разнообразия ихтиофауны залива Петра Великого (Японское море) / Е. В. Ашихмина // Системный анализ проблемы устойчивого развития. – Москва : ИСА РАН, 2009. – С. 273–284. – (Труды института системного анализа РАН ; т. 42).
6. Белофастова, И. П. О находке акантелл скребня *Telosensis exiguus* у *Apherusa bispinosa* (Amphipoda, Calliopriidae) в Чёрном море / И. П. Белофастова, В. А. Гринцов // Вестник зоологии. – 2003. – Т. 37, № 4. – С. 57–59.
7. Бенинг, А. Л. К изучению придонной жизни реки Волги : с 54 рисунками в тексте, 16 таблицами и 11 картами / А. Л. Бенинг. – Саратов : Сарполиграфпром, 1924. – 398 с. – (Монографии Волжской биологической станции Саратовского общества естествоиспытателей ; № 1).
8. Бигон, М. Экология, особи, популяции и сообщества : пер. с англ. / М. Бигон, Д. Харнер, К. Таундсенд. – Москва : Мир, 1989. – Т. 1. – 478 с.
9. Богущкая, Н. Г. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1: Рыбы и моллюски / Н. Г. Богущкая, П. В. Кияшко, А. М. Насека, М. И. Орлова. – Санкт-Петербург ; Москва : Товарищество научных изданий КМК. 2013. – 543 с.

10. Бондаренко, Л. В. Таксономический состав макрозообентоса / Л. В. Бондаренко, Н. А. Болтачева, В. А. Гринцов // Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / под ред. Н. С. Костенко. – Симферополь : Ариал, 2018. – С. 77–83.
11. Брагина, Т. М. Фаунистические элементы Азово-Черноморского бассейна в ихтиофауне Аральского моря / Т. М. Брагина // Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона : материалы IX Международной научно-практической конференции, Керчь, 6 октября 2017 г. – Керчь : ЮгНИРО, 2017. – С. 39–43.
12. Брискина, М. М. Материалы по биологии развития и размножения некоторых морских и солоноватоводных амфипод // Труды Карадагской биологической станции. – 1950. – Т. 10. – С. 3–37.
13. Брайко, В. Д. Обрастание в Чёрном море / В. Д. Брайко. – Киев : Наукова думка, 1985. – 123 с.
14. Будникова, Л. Л. Состав и распределение амфипод (Amphipoda, Gammaridea) на мягких грунтах возле о. Фуругельма (Японское море, зал. Петра Великого) / Л. Л. Будникова, Т. Ю. Савко // Известия ТИНРО. – 2002. – Т. 130. – С. 503–514.
15. Будникова, Л. Л. Количественные характеристики амфипод (Amphipoda, Gammaridea, Caprellidea) в сублиторальной зоне Анадырского и Мечигментского заливов (Берингово море) / Л. Л. Будникова, Р. Г. Безруков // Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого Океана. – 2018. – Вып. 250. – С. 54–62.
16. Булычева, А. И. Морские блохи морей СССР и сопредельных вод / А. И. Булычева. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1957. – 185 с.
17. Буруковский, Р. Н. О функции роострума у креветок / Р. Н. Буруковский // Труды АтлантНИРО. – 1972. – Вып. 42. – С. 176–179.
18. Буруковский, Р. Н. Роль креветок из рода *Nematocarcinus* (Crustacea, Nematocarcinidae) среди креветок материкового склона и ложа океана («Феномен *Nematocarcinus*») / Р. Н. Буруковский // Ученые записки Казанского университета. Естественные науки. – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 154–159.
19. Буруковский, Р. Н. Определитель бокоплавов (Crustacea, Amphipoda) Балтийского моря / Р. Н. Буруковский // Балтийский морской форум : материалы VI

- Международного Балтийского морского форума, 3-6 сентября 2018 г. – Калининград : Изд-во БГАРФ, 2018. – Т. 3: Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов. – С. 194–205.
20. Буруковский, Р. Н. Атлас-определитель (Crustacea, Amphipoda) юго-восточной Балтики и эстуариев Калининградской области / Р. Н. Буруковский, С. А. Судник. – Калининград : [б. и.], 2018. – 104 с.
  21. Буруковский, Р. Н. Определитель амфипод (Amphipoda, Crustacea) водоемов Калининградской области / Р. Н. Буруковский, С. А. Судник, А. А. Гусев. – Калининград : [б. и.], 2019. – 172 с.
  22. Вагнер, Н. П. Отчет о зоологических исследованиях, проведенных в 1863 году на «южном берегу» Крыма / Н. П. Вагнер // Учёные записки Императорского Казанского университета. – 1863. – Кн. 2. – С. 1–13.
  23. Василенко, С. В. Капреллиды (морские козочки) морей СССР и сопредельных вод / С. В. Василенко. – Ленинград : Наука, 1974. – 287 с.
  24. Биология северо-западной части Чёрного моря / [отв. ред. К. А. Виноградов] ; АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского ; Одес. отд-ние. – Киев : Наукова думка, 1967. – 268 с.
  25. Воробьев, В. П. Бентос Азовского моря / В. П. Воробьев. – Симферополь : изд-во и тип. Крымиздата, 1949. – 193 с. – (Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии ; вып. 13).
  26. Вълканов, А. Каталог на нашата Чёрноморска фауна / А. Вълканов // Трудове на морската биол. ст. в г. Варна. – 1957. – Т. 19. – С. 1–62.
  27. Количественные методы в почвенной зоологии / отв. ред. М. С. Гиляров, Б. Р. Стриганова. – Москва : Наука, 1987. – 288 с.
  28. Грезе, И. И. Фауна амфипод Чёрного моря в зоогеографическом аспекте / И. И. Грезе // Распределение бентоса и биологии донных животных в южных морях : [сборник статей]. – Киев : Наукова думка, 1966. – С. 33–37.
  29. Грезе, И. И. Новый подвид *Nannonyx goesii reductus* (Amphipoda, Gammaridae) из Чёрного моря / И. И. Грезе // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54, № 2. – С. 297–299.

30. Грезе, И. И. Амфиподы Чёрного моря и их биология / И. И. Грезе. – Киев : Наукова думка, 1977. – 154 с.
31. Грезе, И. И. Бокоплавцы / И. И. Грезе. – Киев : Наукова думка, 1985. – 172 с. – (Фауна Украины. В 40 т. Т. 26. Высшие ракообразные. Вып. 5).
32. Гринцов, В. А. Некоторые закономерности развития сообщества обрастания на мидийных коллекторах / В. А. Гринцов // Перший з'їзд гідроекологічного товариства України, Київ, 16–19 листоп. : тез. доп. – Київ : [б. и.], 1994. – С. 224.
33. Гринцов, В. А. Роль искусственных субстратов в сохранении биоразнообразия прибрежной зоны Чёрного моря / В. А. Гринцов // Экологические аспекты защиты техники и материалов. Теория и практика натуральных испытаний : материалы 2<sup>ой</sup> Всерос. науч.-практ. конф., Адлер, 27–29 апр. 1998 г. – Москва : Изд-во Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, 2000а. – Ч. 2. – С. 20–24.
34. Гринцов, В. А. Структура сообщества обрастания и изменение ее в зависимости от расстояния / В. А. Гринцов // Понт Эвксинский 2000 : [тез. док.] конференции молодых ученых, Севастополь, 16-18 мая 2000. – Севастополь : [б. и.], 2000. – С. 22.
35. Гринцов, В. А. Сукцессия в сообществе обрастания на заградительных конструкциях Севастопольского Океанариума / В. А. Гринцов, В. Н. Иванов // Экология моря. – 2000в. – Вып. 53. – С. 5–10.
36. Гринцов, В. А. Неравномерность распределения надвидовых группировок и видовое разнообразие в обрастании / В. А. Гринцов // Понт Эвксинский-II: Проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна: современное состояние и прогноз : [тез. докл.] конф. молодых ученых, 18-20 сент. 2001 г. – Севастополь : [б.и.], 2001. – С. 83.
37. Гринцов, В. А. Новые данные о морфологии, биологии и экологии *Jassa* spp. (Amphipoda, Ischyroceridae), обитающей в Чёрном море / В. А. Гринцов // Вестник зоологии. – 2003а. – Т. 37, № 2. – С. 73–76.
38. Гринцов, В. А. О нахождении на побережье Крыма нового для Украины вида амфипод *Orchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae) / В. А. Гринцов // Вестник зоологии. – 2003б. – Т. 37, № 3. – С. 42.

39. Гринцов, В. А. Сообщество обрастания на искусственном рифе в п. Курортное (Карадаг) / В. А. Гринцов, В. В. Мурина, И. К. Евстигнеева, М. А. Макаров // Карадаг. Гидробиологические исследования : сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. – Симферополь : СОНАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 152–165.
40. Гринцов, В. А. Отряд амфиподы или разноногие раки (амфиподы) / В. А. Гринцов // Карадаг. Гидробиологические исследования : сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. – Симферополь : СОНАТ, 2004. – Кн. 2. – С. 391–397.
41. Гринцов, В. А. Биоразнообразие и структура сообщества акватории Карадагского природного заповедника / В. А. Гринцов, Н. С. Костенко, В. В. Мурина, И. К. Евстигнеева // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование : материалы III науч. конф., Симферополь, Крым, 22 апреля 2005 г. – Симферополь : КРА "Экология и мир", 2005а. – Ч. II: Зоология беспозвоночных. Зоология позвоночных. Экология. – С. 207–212.
42. Гринцов, В. А. Биоразнообразие и структура сообщества обрастания твердых субстратов Карадагского природного заповедника (Чёрное море) / В. А. Гринцов, В. В. Мурина, И. К. Евстигнеева // Морской экологический журнал. – 2005б. – Т. 4, № 3. – С. 37–47.
43. Гринцов, В. А. Новые сведения о биоразнообразии сообщества обрастаний твердых субстратов в прибрежной зоне Крыма / В. А. Гринцов, В. В. Мурина, И. К. Евстигнеева // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ин-ту. Сер. Біологія. Спец. Вип. Гідроекологія. – 2005в. – № 4 (27). – С. 54–55.
44. Гринцов, В. А. Видовое разнообразие донных беспозвоночных заповедной акватории «Лебяжьих острова» (Чёрное море) / В. А. Гринцов, В. В. Мурина, Е. В. Лисицкая // Заповедники Крыма — 2007 : материалы IV междунар. науч.-практ. конф., Симферополь, 2 ноября 2007 г. – Симферополь : [б. и.], 2007. – С. 47–53.

45. Гринцов, В. А. Новые данные о фауне беспозвоночных прибрежной акватории заповедника мыс Мартьян (Чёрное море) / В. А. Гринцов, В. В. Мурина, Е. В. Лисицкая // Экология моря. – 2008. – Вып. 75. – С. 53–57.
46. Гринцов, В. А. *Parhyale taurica* sp. nov (Amphipoda, Hyalidae) новый вид амфиподы из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море) / В. А. Гринцов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2009а. – Т. 114, вып. 2. – С. 73–76.
47. Гринцов, В. А. Биоразнообразие и экология бокоплавов побережья Карадага / В. А. Гринцов // *Karadağ – 2009* : сборник научных трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 361–365.
48. Гринцов, В. А. Морфофункциональные параметры плавательных ножек плеопод (Амфипод) и некоторые моменты филогении и систематики / В. А. Гринцов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2010. – Т. 115, вып. 5. – С. 36–42.
49. Гринцов, В. А. Морфологические различия видов рода *Hyale* (Amphipoda, Hyalidae) из Чёрного моря (побережье Крыма) / В. А. Гринцов // Вестник зоологии. – 2011а. – Т. 45, № 5 – С. 447–455.
50. Гринцов, В. А. Морфологические различия самок рода *Orchestia* и *Platorchestia* (Amphipoda, Talitridae) супралиторали Чёрного моря (Крым) / В. А. Гринцов // Зоологический журнал. – 2011б. – Т. 90, № 2. – С. 143–148.
51. Гринцов, В. А. *Ampelisca sevastopoliensis* sp. n. (Amphipoda, Ampeliscidae) – новый вид амфиподы из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море) / В. А. Гринцов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2011в. – Т. 116, вып. 1. – С. 67–69.
52. Гринцов, В. А. Разноногие раки (Arthropoda: Crustacea: Amphipoda) в обрастании / В. А. Гринцов, О. П. Полтаруха // Каталог фауны обрастания в Мировом Океане. Т. 2: Многощетинковые черви, Ресничные черви, Разноногие раки, Морские пауки, Актинии. – Москва : КМК, 2013. – 132 с.

53. Гринцов, В. А. Динамика структуры популяции двух видов бокоплавов рода *Echinogammarus* (Gammaridae, Amphipoda) из бухты Ласпи (Крым, Чёрное море) / В. А. Гринцов // Морской биологический журнал. – 2016. – Т. 1, № 3. – С. 22–26. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.03>
54. Гринцов, В. А. Видовое разнообразие беспозвоночных сообщества обрастания зоны заплеска в районе Карадага / В. А. Гринцов, Е. В. Лисицкая // Заповедники Крыма – 2016: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление : тез. VIII Междунар. науч.-практ. конф., Симферополь, 28–30 апреля 2016 г. – Симферополь : [б.и.], 2016. – С. 287–289.
55. Гринцов, В. А. Биоразнообразие и динамика численности бокоплавов на коллекторах мидийной фермы (Севастополь, Чёрное море) / В. А. Гринцов // Морской биологический журнал. – 2017. – Т. 2, № 4. – С. 30–37. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.4.03>
56. Гринцов, В. А. Макрозообентос твердых естественных и искусственных твердых субстратов / В. А. Гринцов // Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма. – Симферополь : АРИАЛ, 2018. – С. 262–272.
57. Гринцов, В. А. Особенности морфологии *Platorchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae), найденного на побережье Крыма (Чёрное море) / В. А. Гринцов // Биота и среда природных территорий. – 2019. – № 1. – С. 49–59.
58. Гринцов, В. А. Амфиподы морских ферм побережья Севастополя (Чёрное море) / В. А. Гринцов // Водные биоресурсы и среда обитания. – 2021. – Т. 4, № 4. – С. 27–35. – [https://doi.org/10.47921/2619-1024\\_2021\\_4\\_4\\_27](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2021_4_4_27)
59. Гринцов, В. А. Новый вид амфиподы *Melita* Leach, 1814 (Crustacea, Amphipoda, Melitidae) для Азово-Черноморского бассейна / В. А. Гринцов, Л. В. Бондаренко, В. А. Тимофеев // Российский журнал биологических инвазий. – 2022а. – Т. 5, № 1. – С. 41–54. – <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-41-54>
60. Гринцов, В. А. Таксономическое разнообразие Amphipoda (Crustacea) Чёрного и Азовского морей / В. А. Гринцов // Морской биологический журнал. – 2022б. – Т. 7, № 1. – С. 34–45. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.1.03>
61. Гринцов, В. А. Новые данные о морфологии амфиподы *Microprotopus* cf. *maculatus* (Microprotopidae, Amphipoda) из Чёрного моря (Севастополь, Крым) / В. А.

- Гринцов // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2022в. – Т. 7, № 3 (23). – С. 3–12. – <https://doi.org/10.21072/eco.2022.23.01>
62. Гринцов, В. А. Амфиподы Чёрного моря: иллюстрированный атлас-определитель / В. А. Гринцов ; ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН». – Севастополь : ФИЦ ИНБЮМ, 2022. – 476 с.
  63. Гринцов, В. А. Экоморфы амфипод перифитона Чёрного моря / В. А. Гринцов // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность : тез. докл. II Междунар. науч.-практ. конф., 5–9 сентября 2022 г., Севастополь, РФ. – Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2022. – С. 27.
  64. Гурьянова, Е. Ф. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод. (Amphipoda – Gammaridea) / Е. Ф. Гурьянова. – Москва ; Ленинград : Изд-во Акад. наук СССР, 1951. – 1032 с. – (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом / Академия наук СССР ; т. 41).
  65. Дедю, И. И. Экологический энциклопедический словарь / И. И. Дедю. – Кишинев : Гл. ред. Молд. сов. энцикл, 1990. – 406 с.
  66. Державин, А. Н. Пресноводные Peracarida черноморского побережья Кавказа / А. Н. Державин // Русский гидробиологический журнал. – 1924. – Т. 3, № 6–7. – С. 113–138.
  67. Державин, А. Н. Материалы по понто-азовской карцинофауне / А. Н. Державин // Русский гидробиологический журнал. – 1925. – Т. 4, № 1–2. – С. 19–33.
  68. Друщиц, В. В. Палеонтология беспозвоночных / В. В. Друщиц. – Москва : Изд-во Моск. ун-та, 1974. – 528 с.
  69. Евстигнеева, И. К. Биоразнообразие сообществ макрофитов бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море) / И. К. Евстигнеева, В. А. Гринцов, Е. В. Лисицкая, М. В. Макаров, И. Н. Танковская // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2015. – Т. 120, № 6. – С. 51–64.
  70. Евстигнеева, И. К. Гидрботанические исследования охраняемой акватории Западного Крыма (Чёрное море) / И. К. Евстигнеева, И. Н. Танковская // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2021. – Т. 15, № 4. – С. 16–33. – <https://doi.org/10.24412/2072-8816-2021-15-4-16-33>

71. Евченко, О. В. Характеристика многолетних изменений бентоса в зоне деятельности Мариупольского торгового порта / О. В. Евченко // Труды Южного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии. – 2014. – Т. 52. – С. 81–86.
72. Елина, Е. Е. Видовой состав и биотопическая приуроченность мелких млекопитающих в условиях степей южного предуралья / Е. Е. Елина, Е. А. Ленева // Фундаментальные исследования. – 2014. – № 9 (ч. 10). – С. 2195–2199.
73. Забурдаева, Е. А. Исследование разнообразия бентофауны озер республики Марий Эл методом ранговых распределений для целей биоиндикации качества вод / Е. А. Забурдаева, П. В. Бедова, В. Н. Максимов // Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология. – 2010. – № 2. – С. 21–26.
74. Задевалова, М. И. Фауна и структура поселений Gammaridea (отр. Amphipoda, кл. Crustacea) в условиях литорали губы Чупа (Кандалакшский залив, Белое море) / М. И. Задевалова, А. В. Герасимова // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. – 2008. – Вып. 4. – С. 29–38.
75. Зайцев, Ю. П. Введение в экологию Чёрного моря / Ю. П. Зайцев. – Одесса : Эвен, 2006. – 224 с.
76. Закутский, В. П. Запасы зообентоса в Чёрном море / В. П. Закутский // Океанология. – 1963. – Т. 3, № 3. – С. 504–505.
77. Закутский, В. П. Плотность макробентоса в северо-западной части Чёрного моря / В. П. Закутский // Океанология. – 1964. – Т. 4, № 4. – С. 684–686.
78. Закутский, В. П. Вертикальные перемещения организмов бентогипонейстона в северо-западной части Чёрного моря и у входа в устье Днестровского лимана / В. П. Закутский // Вопросы биогеографии. – Киев : Наукова думка, 1967. – С. 112–114.
79. Звягинцев, Ю. А. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана / Ю. А. Звягинцев. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – 432 с.
80. Зенкович, В. П. Берега Чёрного и Азовского морей / Зенкович В. П. – Москва : Географгиз, 1958. – 376 с.
81. Зернов, С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря / С. А. Зернов // Записки Императорской Академии наук. – 1913. – Т. 32, № 1. – С. 65–114.

82. Иванов, О. І. Бокоплавии (Amphipoda) північно-західної частини Чорного моря / О. І. Иванов // Наукові записки Одеської біологічної станції. – 1962. – Т. 4. – С. 87–89.
83. Исрапов, И. М. Экологическая структура таксоцены амфипод Каспийского моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 08.00.18 / И. М. Исрапов ; Российская Академия наук, Ин-т океанологии. – Москва, 1992. – 50 с.
84. Исрапов, И. М. Морфофункциональные особенности, распределение и пространственная структура таксоцены амфипод Каспийского моря / И. М. Исрапов, А. А. Абдулмеджидов, Т. М. Джамалутдинова // Юг России: экология, развитие. – 2009. – № 4. – С. 110–113.
85. Карадаг заповедный : научно-популярные очерки. 2-е изд. / под ред. А. Л. Морозовой. – Симферополь : Н.Оріанда, 2012. – 288 с.
86. Киселева, М. И. Донные биоценозы у Южного берега Крыма / М. И. Киселева, О. Я. Славина // Труды Севастопольской биологической станции. – 1963а. – Т. 16. – С. 176–191.
87. Киселева, М. И. Донные биоценозы у западного побережья Крыма / М. И. Киселева, О. Я. Славина // Труды Севастопольской биологической станции. – 1964. – Т. 15. – С. 152–177.
88. Киселева, М. И. Качественный состав и количественное распределение макро- и мейобентоса у северного побережья Кавказа / М. И. Киселева, О. Я. Славина // Бентос. – Киев : Наукова думка, 1965. – С. 62–80.
89. Киселева, М. И. Количественное распределение макробентоса у побережья Кавказа / М. И. Киселева, О. Я. Славина // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. – Киев : Наукова думка, 1966. – С. 55–74.
90. Киселева, М. И. Сравнительная характеристика одноименных донных биоценозов из различных районов Чёрного моря / М. И. Киселева // Донные биоценозы и биология бентосных организмов Чёрного моря. – Киев : Наукова думка, 1967. – С. 18–27.
91. Киселева, М. И. Сравнительная характеристика биоценоза *Mytilus galloprovincialis* из районов побережий Крыма и Кавказа / М. И. Киселева // Revue Roumaine de Biologie. Serie de Zoologie. – 1968. – Vol. 13, no. 6. – P. 403–409.

92. Киселева, М. И. Состав и распределение бентоса в прибосфорском районе Чёрного моря / М. И. Киселева // Водообмен через Босфор и его влияние на гидрологию и биологию Чёрного моря. – Киев : Наукова думка, 1969. – Гл. 6. – С. 233–254.
93. Киселева, М. И. Распределение бентоса у побережья Кавказа в районе Туапсе – Шепси / М. И. Киселева, О. Я. Славина // Биология моря. – 1972. – Вып. 26. – С. 125–133.
94. Киселева, М. И. Структура донных зооценозов Чёрного моря / М. И. Киселева // Материалы Всесоюзного симпозиума по изученности Чёрного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов, Севастополь, окт. 1973 / АН УССР, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наукова думка, 1973. – Ч. 3 : Биологическая продуктивность и пути её рационального использования. – С. 74–79.
95. Киселева, М. И. Структура донного биоценоза *Modiola phaseolina* у южного побережья Крыма / М. И. Киселева // Биология моря. – 1974а. – Вып. 32. – С. 87–110.
96. Киселева, М. И. Структура донного биоценоза *Modiolus phaseolinus* у побережья Кавказа / М. И. Киселева // Биологическая продуктивность южных морей. – Киев : Наукова думка, 1974б. – С. 70–80.
97. Киселева, М. И. Структура донного биоценоза *Nana neritea-Diogenes pugilator* в Чёрном море / М. И. Киселева // Биология моря. – 1976а. – Вып. 36. – С. 50–58.
98. Киселева, М. И. Структура биоценозов рыхлых грунтов Чёрного моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.18 / М. И. Киселева ; АН УССР, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь, 1976б. – 41 с.
99. Киселева, М. И. Структура биоценоза *Venus gallina* в Чёрном море / М. И. Киселева // Биология моря. – 1977. – Вып. 43. – С. 85–91.
100. Киселева, М. И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря / М. И. Киселева. – Киев : Наукова думка, 1981. – 166 с.
101. Киселева, М. И. Polychaeta Чёрного и Азовского морей / М. И. Киселева ; [под общ. ред. Г. Г. Матишова, Н. Г. Сергеевой] ; Российская академия наук, Кольский научный центр, Мурманский морской биологический институт ; НАН Украины,

- Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 2004. – 409 с.
102. Константинов, А. С. Общая гидробиология : учебник для университетов / А. С. Константинов. – Москва : Высшая школа, 1972. – 472 с.
  103. Кожевников, А. Г. Заметка о Crustacea Amphipoda Севастопольской бухты / А. Г. Кожевников // Известия Императорского Московского общества любителей естествознания. – 1888. – Т. 54. – С. 309.
  104. Колючкина, Г. А. Аннотированный список видов морских беспозвоночных и макроводорослей заповедника «Утриш» / Г. А. Колючкина, В. Л. Сёмин, В. А. Тимофеев, А. Б. Басин, М. А. Зенина, И. А. Смирнов, Г. О. Бабич, А. И. Рокова, Я. В. Мироненко, У. В. Симакова // Наземные и прилегающие морские экосистемы полуострова Абрау: структура, биоразнообразие и охрана : научные труды / Государственный природный заповедник "Утриш". – Москва : [б. и.], 2017. – С. 241–252.
  105. Кондратьев, С. И. Вертикальное распределение кислорода и сероводорода в Чёрном море в 2016 г. / С. И. Кондратьев, А. В. Видничук // Вестник Московского университета. Сер. 5. География. – 2020. – № 3. – С. 91–99.
  106. Кошманова, Т. А. Воздействие абиотических и антропогенных факторов на популяции дождевых червей в пойменных почвах долины нижнего течения р. Волга / Т. А. Кошманова, М. В. Лозовская // Естественные науки. – 2013. – Т. 2, № 43. – С. 62–68.
  107. Кравцова, Л. С. Роль фитоценозов водорослей в пространственном распределении макрозообентоса на каменистой литорали озера Байкал / Л. С. Кравцова, И. В. Механикова, Л. А. Ижболдина // Гидробиологический журнал. – 2007. – Т. 43, вып. 5. – С. 17–26.
  108. Панцирные клещи : Морфология, развитие, филогения, экология, методы исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* C. L. Koch, 1839 / [Криволицкий Д. А., Лебрен Ф., Кунст М. и др.] ; отв. ред. Д. А. Криволицкий ; Рос. АН, Ин-т пробл. экологии и эволюции им. А. Н. Северцова ; Рос. ком. по прогр. ЮНЕСКО "Человек и биосфера". – Москва : Наука, 1995. – 220 с.

109. Кудренко, С. А. Amphipoda макрозообентоса Григорьевского лимана (Arthropoda, Crustacea) / С. А. Кудренко // Вісник Одеського національного університету. Біологія. – 2017. – Т. 22, вип. 1 (40). – С. 57–67. – [https://doi.org/10.18524/2077-1746.2017.1\(40\).105230](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2017.1(40).105230)
110. Кузнецов, В. В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей / В. В. Кузнецов. – Москва ; Ленинград : Наука [Ленингр. отд-ние], 1964. – 242 с.
111. Кузнецова, Н. А. Многолетняя динамика популяций коллембол в лесной и производной экосистемах / Н. А. Кузнецова // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86, № 1. – С. 30–43.
112. Курмаева, Н. М. Краткий курс экологии : учебное пособие / Н. М. Курмаева, Д. Г. Смирнов. – Пенза : Пензенский гос. пед. ун-т им. В. Г. Белинского, 2012. – 78 с.
113. Кънева-Абаджиева, В. Распределение на зообентоса пред българското черноморско крайбрежие / В. Кънева-Абаджиева, Т. Маринов // Трудове на центр. науч.-исслед. ин-та рыбар. и рибол. – 1960. – Т. 3. – С. 117–161.
114. Кънева-Абаджиева, В. Върху амфиподната фауна на Черно море пред българския бряг и в прибосфорския район / В. Кънева-Абаджиева // Известия на института по рибовъдства и риболовства. – 1964. – Т. 4. – С. 73–89.
115. Кънева-Абаджиева, В. Върху амфиподната фауна на р. Дунае пред български бряг / В. Кънева-Абаджиева // Известия на зоол. ин-т с музей. – 1965а. – Т. 18. – С. 167–176.
116. Кънева-Абаджиева, В. Распределение на амфиподите на Черно море пред българския бряг / В. Кънева-Абаджиева // Известия на НИИ за рибностопанство и океанография. – 1965б. – Т. 6. – С. 75–86.
117. Кънева-Абаджиева, В. Нов вид за фауната на Черно море – *Cheirocratus sundevalli* (Rathke) Amphipoda, Gammaridea / В. Кънева-Абаджиева // Известия на НИИ за рибностопанство и океанография. – 1968. – Т. 9. – С. 93–96.
118. Кънева-Абаджиева, В. Принос към изучаване амфиподната фауна на българските Чёрноморски езера и устия на реки / В. Кънева-Абаджиева // Известия на зоол. ин-т с музей. – 1972. – Т. 35. – С. 172–178.

119. Лакин, Г. Ф. Биометрия : учебное пособие для биол. спец. вузов / Г. Ф. Лакин ; 4-е изд., перераб. и доп. – Москва : Высшая школа, 1980. – 352 с.
120. Лексис, В. О теории стабильности статистических рядов / В. Лексис // О теории дисперсии : [сборник статей] : [пер. с нем.] / сост. Н. С. Четвериков. – Москва : Статистика, 1968. – С. 5–38.
121. Лисицкая, Е. В. Исследования беспозвоночных в акватории Карадагского заповедника / Е. В. Лисицкая, В. В. Мурина, В. А. Гринцов // Летопись природы. Т. 22. 2005 г. – Симферополь : СОНАТ, 2007. – Гл. 3. – С. 161–165.
122. Любарский, Е. Л. К методике экспресс-квалификации и сравнения описаний фитоценозов / Е. Л. Любарский // Количественные методы анализа растительности. – Уфа : БФАН СССР, 1974. – С. 123–125.
123. Ляшенко, А. В. Современное состояние понто-каспийского комплекса макрофауны беспозвоночных низовьев р. Дунай в пределах Украины / А. В. Ляшенко, Е. Е. Зорина-Сахарова, В. В. Маковский, Ю. О. Сонжак // Гидробиологический журнал. – 2012. – Т. 48, № 2. – С. 21–40.
124. Маккавеева, Е. Б. Биоценоз *Cystoseira barbata* Ag. (Wor.) прибрежного участка Чёрного моря / Е. Б. Маккавеева // Труды Севастопольской биологической станции. – 1959. – Т. 12. – С. 168–191.
125. Маккавеева, Е. Б. К биологии и сезонным колебаниям плотности некоторых бокоплавов Чёрного моря / Е. Б. Маккавеева // Труды Севастопольской биологической станции. – 1960. – Т. 13. – С. 119–127.
126. Маккавеева, Е. Б. Биоценоз цистозир в Чёрном море : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Е. Б. Маккавеева ; Одесский государственный университет им. И. И. Мечникова. – Одесса, 1962. – 16 с.
127. Маккавеева, Е. Б. Макрофауна биоценоза зарослей западного побережья Крыма / Е. Б. Маккавеева // Труды Севастопольской биологической станции. – 1964. – Т. 15. – С. 180–195.
128. Маккавеева, Е. Б. Биоценоз неприкрепленной формы филлофоры / Е. Б. Маккавеева // Экологические исследования донных организмов. – Киев : Наукова думка, 1972. – С. 109–125.

129. Маккавеева, Е. Б. Вертикальное распределение беспозвоночных бентофагов в зарослевых сообществах Чёрного моря / Е. Б. Маккавеева // Материалы Всесоюз. симпоз. по изученности Чёрного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов, Севастополь, окт. 1973 / АН УССР, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наукова думка, 1973. – Ч. 3 : Биологическая продуктивность и пути её рационального использования. – С. 109–115.
130. Маккавеева, Е. Б. Продукция массовых видов биоценоза цистозир / Е. Б. Маккавеева // Биологическая продуктивность южных морей. – Киев : Наукова думка, 1974а. – С. 57–70.
131. Маккавеева, Е. Б. Плотность, биомасса и продукция зарослевых биоценозов как функция факторов среды / Е. Б. Маккавеева // Исследования структуры и механизмов формирования морских экологических систем. – Киев : Наукова думка, 1974. – С. 33–34.
132. Маккавеева, Е. Б. Динамика популяций массовых видов биоценоза zostеры / Е. Б. Маккавеева // Биологическая структура и динамика экосистем Чёрного моря. – Киев : Наукова думка, 1976. – С. 25–40.
133. Маккавеева, Е. Б. Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря / Е. Б. Маккавеева. – Киев : Наукова думка, 1979. – 228 с.
134. Маргулис, Р. Я. Биология размножения видов рода *Gammarus* в Великой Салме / Р. Я. Маргулис // Труды Беломорской биологической станции МГУ. – 1962. – Т. 1. – С. 231–246.
135. Маркузен, И. Заметки по фауне Черного моря / И. Маркузен // Труды первого съезда русских естествоиспытателей происходившего съ 28-го декабря 1867 по 4 января 1868 г. – Санкт-Петербург, 1868. – С. 176–179.
136. Механикова, И. В. Микрокутикулярные несенсорные структуры байкальских амфипод (Crustacea: Amphipoda), их таксономическое и адаптивное значение / И. В. Механикова, В. В. Тахтеев // Зоология беспозвоночных. – 2008. – Т. 5, № 1. – С. 17–37.
137. Механикова, И. В. Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea, Amphipoda). 2. Сравнительный анализ органов боковой линии у различных

- представителей бокоплавов / И. В. Механикова, В. В. Тахтеев, О. А. Тимошкин // Зоологический журнал. – 1995. – Т. 74, вып. 3. – С. 43–53.
138. Механикова, И. В. Индивидуальная изменчивость микрокутикулярных структур некоторых видов байкальских амфипод / И. В. Механикова, В. В. Тахтеев // Исследования фауны водоемов Восточной Сибири : сб. науч. тр. – Иркутск : Иркут. ун-т, 2001. – С. 71–87.
139. Милославская, Н. М. Таблицы для определения бокоплавов (Amphipoda, Gammaroidea) Чёрного и Азовского морей / Н. М. Милославская, В. Л. Паули // Труды Карадагской биологической станции. – 1931. – Т. 4. – С. 53–85.
140. Милославская, Н. М. Амфиподы (Amphipoda, Gammaroidea) Чёрноморско-Азовского бассейна / Н. М. Милославская // Труды Карадагской биологической станции. – 1939а. – Т. 5. – С. 69–151.
141. Милославская, Н. М. К экологии Черноморских Gammaroidea в связи с происхождением их фауны / Н. М. Милославская // Труды Карадагской биологической станции. – 1939б. – Т. 5. – С. 152–174.
142. Мордухай-Болтовской, Ф. Д. Состав и распределение бентоса в Таганрогском заливе / Ф. Д. Мордухай-Болтовской // Работы Доно-кубанской научной рыбохозяйственной станции. – 1937. – Т. 5. – С. 3–81.
143. Мордухай-Болтовской, Ф. Д. О реликтовой фауне низовьев Дона / Ф. Д. Мордухай-Болтовской // Труды Ростовского областного биологического общества. – 1939. – Вып. 3. – С. 15–20.
144. Мордухай-Болтовской, Ф. Д. Жизненный цикл некоторых каспийских гаммарид / Ф. Д. Мордухай-Болтовской // Доклады Академии наук СССР. – 1949. – Т. 66, № 5. – С. 997–999.
145. Мордухай-Болтовской, Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне / Ф. Д. Мордухай-Болтовской. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960а. – 286 с.
146. Мордухай-Болтовской, Ф. Д. Каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря / Ф. Д. Мордухай-Болтовской // Зоологический журнал. – 1960б. – Т. 39, № 10. – С. 1454–1466.

147. Мордухай-Болтовской, Ф. Д. О каспийской фауне в Чёрном море (за пределами опресненных районов) / Ф. Д. Мордухай-Болтовской // Гидробиологический журнал. – 1970. – Т. 6, № 6. – С. 20–25.
148. Мордухай-Болтовской, Ф. Д. Отряд амфиподы или разноногие. Amphipoda / Ф. Д. Мордухай-Болтовской, И. И. Грезе, С. В. Василенко // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. В 3-х т. – Киев : Наукова думка, 1969. – Т. 2. – С. 440–494.
149. Мордухай-Болтовской, Ф. Д. Дополнение / Ф. Д. Мордухай-Болтовской // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. В 3-х т. – Киев : Наукова думка, 1972. – Т. 3. – С. 305–324.
150. Наумов, А. Д. Зоологические экскурсии на Белом море : пособие для летней учеб. практики по зоологии беспозвоночных / А. Д. Наумов, А. В. Оленев. – Ленинград : Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. – 176 с.
151. Оглезнева, А. А. Гидрофильные растения реки Медведицы и их связь с фитофильными видами хирономид (Diptera, Chironomidae) / А. А. Оглезнева, Н. А. Дурнова // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. – 2013. – Вып. 11. – С. 66–72.
152. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – Москва : Мир, 1975. – 740 с.
153. Орлова, Ю. С. Использование индексов биологического разнообразия для анализа альгофлоры бассейна р. Алатырь / Ю. С. Орлова // Инженерные технологии и системы. Серия «Биологические науки». – 2013. – № 3–4. – С. 53–57.
154. Остроумов, А. А. Отчет об участии в научной поездке по Азовскому морю на транспорте «Казбек» летом 1891 г. / А. А. Остроумов // Записки Императорской академии наук. – Санкт-Петербург : [б. и.], 1862. – Т. 69. – Приложение № 6.
155. Остроумов, А. А. Из отчета об участии в научной поездке по Азовскому морю летом 1891 г. / А. А. Остроумов // Вестник Рыбопромышленности. – 1893. – Т. 8, № 2. – С. 80.
156. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – Москва : Наука, 1982. – 287 с.

157. Подоляко, С. А. Оценка уровня биоразнообразия ихтиопланктона и зоопланктона водоёмов низовьев дельты Волги / С. А. Подоляко, Л. А. Штепина // Естественные науки. Зоологические исследования. – 2013. – № 2 (43). – С. 35–43.
158. Полонский, А. Б. Влияние шторма на структуру зооценоза, видовой состав и плотность беспозвоночных юго-западного побережья Крыма / А. Б. Полонский, В. А. Гринцов // Доклады Национальной академии наук Украины. – 2013. – № 8. – С. 168–175.
159. Протасов, А. А. Перифитон как экотопическая группировка гидробионтов / А. А. Протасов // Журнал Сибирского Федерального университета. Серия: Биология. – 2010. – Т. 3, № 1. – С. 40–56.
160. Ревков, Н. К. Структура таксоцена Malacostraca акватории бухты Круглой (юго-западный Крым, Чёрное море) / Н. К. Ревков, Л. В. Бондаренко, В. А. Гринцов // Экология моря. – 2009. – Вып. 75. – С. 71–76.
161. Северцов, А. Н. Морфологические закономерности эволюции / А. Н. Северцов. – Москва ; Ленинград : Изд-во Академии наук СССР, 1949. – Т. 5. – 536 с.
162. Сейфулина, Р. Р. Видовое разнообразие пауков (Arachnida, Aranei) в агросистемах Московской области и Краснодарского края / Р. Р. Сейфулина // Экология. – 2006. – № 2. – С. 127–133.
163. Сергеева, Н. Г. Макробентос восточной части Азовского моря в осенний период 2000 г. / Н. Г. Сергеева, О. Н. Буркацкий // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 29–35.
164. Симакова, У. В. Мониторинг прибрежных донных сообществ / У. В. Симакова, В. Л. Сёмин, И. В. Любимов, В. А. Свасян, В. А. Тимофеев, А. Б. Басин, К. С. Григоренко, Г. А. Колочкина // Некоторые результаты комплексной прибрежной экспедиции «Чёрное море – 2017» на МНИС «Ашамба» / отв. ред. А. Г. Зацепин, С. Б. Куклев. – Москва : Научный мир, 2018. – Гл. 4. – С. 79–108.
165. Снитько, К. В. Динамика индексов разнообразия сообществ рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) на зимовке в техногенном подземелье / К. В. Снитько, В. П. Снитько // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2018. – № 1. – С. 126–130.

166. Совинский, В. К. Об амфиподах Севастопольской бухты / В. К. Совинский // Записки Киевского общества естествоиспытателей. – 1880. – Т. 6, № 1. – С. 1–50.
167. Совинский, В. К. Ракообразные Азовского моря / В. К. Совинский // Записки Киевского общества естествоиспытателей. – 1894. – Т. 13. – С. 289–405.
168. Совинский, В. К. Высшие ракообразные (Malacostraca), собранные двумя Чёрноморскими глубомерными экспедициями 1890 и 1891 годов / В. К. Совинский // Записки Киевского общества естествоиспытателей. – 1895. – Т. 14, № 1. – С. 59.
169. Совинский, В. К. Высшие ракообразные (Malacostraca) Босфора: Amphipoda и Isopoda / В. К. Совинский // Записки Киевского общества естествоиспытателей. – 1897. – Т. 15, № 2. – С. 72.
170. Совинский, В. К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемого с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции / В. К. Совинский // Записки Киевского общества естествоиспытателей. – 1904. – Т. 18, № 2. – С. 482.
171. Сушня, Л. М. К анализу Калорийности талитрид, обитающих в береговых выбросах Чёрного моря / Л. М. Сушня, Г. И. Аболмасова // Биология моря. – 1968. – Вып. 15. – С. 113–119.
172. Сушня, Л. М. Талитриды (Crustacea – Amphipoda) как перспективный объект хозяйственного использования в Чёрном море / Л. М. Сушня, Г. И. Аболмасова // Природные условия и естественные ресурсы Крыма, пути их рационального использования : материалы конференции, 17-18 мая 1968 г. – Симферополь : Крым, 1969. – С. 96–97.
173. Таскаева, А. А. Динамика сообществ коллембол (Collembola) в среднетаежных пойменных лесах / А. А. Таскаева, Е. М. Лаптева // Поволжский экологический журнал. – 2012. – № 4. – С. 426–436.
174. Тахтеев, В. В. Некоторые данные по биологии и экологии байкальских паразитических бокоплавов рода *Pachyschysis* (Amphipoda, Gammaridae) / В. В. Тахтеев, И. В. Механикова // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 72, вып. 4. – С. 18–28.

175. Тахтеев, В. В. Паразито-хозяйинные взаимоотношения эндемичных байкальских амфипод / В. В. Тахтеев // Взаимоотношения паразита и хозяина : тез. докл. Всерос. науч. конф., 8-10 дек. 1998 г. – Москва : [б. и.], 1998. – С. 64.
176. Тахтеев, В. В. Жизненные формы амфипод озера Байкал / В. В. Тахтеев // Проблемы систематики, экологии и токсикологии беспозвоночных : юбилейный сборник в честь 80-летия кафедры гидробиологии и зоологии беспозвоночных. – Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 2000. – С. 12–21.
177. Тахтеев, В. В. Сходство жизненных форм амфипод Байкала и Мирового океана / В. В. Тахтеев // Экологически эквивалентные и экзотические виды гидробионтов в великих и больших озерах мира : материалы 2-го Междунар. симп., Улан-Удэ, Россия, 27-31 авг. 2002 г. / [отв. ред. Н. М. Пронин]. – Улан-Удэ : Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН, 2002. – С. 58–60.
178. Тереньтьев, А. С. Макрозообентос южной оконечности косы Тузла (Керченский пролив) / А. С. Тереньтьев // Труды ЮгНИРО. – 2015. – Т. 53. – С. 54–59.
179. Тимошкин, О. А. Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea: Amphipoda) / О. А. Тимошкин, И. В. Механикова, В. В. Тахтеев // Актуальные проблемы биологии : тез. докл. науч. конф., посвящ. 75-летию Иркутского государственного университета. – Иркутск, 1994. – С. 65.
180. Тимошкин, О. А. Исследование сенсорных систем (органы боковой линии) у амфипод (Crustacea, Amphipoda) / О. А. Тимошкин, И. В. Механикова, В. В. Тахтеев // Байкал – природная лаборатория для исследования изменений окружающей среды и климата, Иркутск, Россия, 11-17 мая 1994 г.. – Иркутск : Изд-во ЛИСНА, 1994. – Т. 5. Секция "Биология". – С. 103–104.
181. Тимошкин, О. А., Исследование органов боковой линии у амфипод (Crustacea, Amphipoda). 1. Локализация, возрастная и индивидуальная изменчивость органов боковой линии у байкальской пелагической амфиподы *Macrohectopus branickii* / О. А. Тимошкин, И. В. Механикова, В. В. Тахтеев // Зоологический журнал. – 1995. – Т. 74, вып. 3. – С. 35–42.
182. Тихий, М. И. К систематике и биологии Caprellidae Чёрного моря / М. И. Тихий // Сборник студенческого кружка любителей природы при Харьковском университете. – 1909. – Т. 1. – С. 99–119.

183. Тихий, М. И. Заметки о Caprellidae Чёрного моря / М. И. Тихий // Известия Императорской Академии наук. Сер. 6. – 1911. – С. 1125–1134.
184. Тищенко, С. А. Плотность микроартропод черноземов степных агроландшафтов с очагами современного переувлажнения / С. А. Тищенко, А. А. Казадаев, Н. И. Булышева, А. Т. Гордей // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2013. – Т. 15, № 3 (5). – С. 1462–1465.
185. Ульянин, В. Н. Путешествие в Туркестан А. П. Федченко: Зоогеографические исследования. Ч. 3. Ракообразные (Crustacea) / В. Н. Ульянин // Известия Императорского Московского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. – 1875. – Т. 2, № 6. – С. 1–61.
186. Урбах, В. Ю. Биометрические методы : (стат. обработка опыт. данных в биологии, сел. хоз-ве и медицине) / В. Ю. Урбах ; Акад. наук СССР, Ин-т. биол. физики ; [2-е изд., перераб. и доп.]. – Москва : Наука, 1964. – 415 с.
187. Урюпова, Е. Ф. Морфологический, филогенетический и экологический обзор понто-каспийских корофиид (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08, 03.00.03 / Е. Ф. Урюпова ; [Место защиты: Моск. гос. ун-т им. М. В. Ломоносова]. – Москва, 2008. – 20 с.
188. Урюпова, Е. Ф. Филогенетический анализ понто-каспийских корофиид (Amphipoda, Corophiidae) / Е. Ф. Урюпова, Н. С. Мюге // Зоологический журнал. – 2007. – Т. 86, вып. 11. – С. 1290–1296.
189. Фащук, Д. Я. Керченский пролив – важная транспортная артерия и рыбопромысловый район Азово-черноморского бассейна / Д. Я. Фащук, О. А. Петренко // Юг России: экология, развитие. – 2008. – № 1. – С. 15–22.
190. Федоров, В. Д. Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня / В. Д. Федоров // Человек и биосфера. – Москва : Изд-во Моск. ун-та, 1979. – Вып. 2. – С. 17–41.
191. Цветкова, Н. Л. Прибрежные гаммариды северных и дальневосточных морей СССР и сопредельных вод / Н. Л. Цветкова. – Ленинград : Наука, 1975. – 256 с.
192. Цветкова, Н. Л. Новые виды амфипод семейств Dexaminidae, Phliantidae и Biancolinidae – тепловодные элементы фауны залива Посьета (Японское море) / Н. Л. Цветкова // Зоологический журнал. – 1976. – Т. 55, вып. 5. – С. 684–695.

193. Чекменева, Н. И. Термохалинная структура вод Карадагского побережья / Н. И. Чекменева, А. А. Субботин // Карадаг. Гидробиологические исследования : сборник научных трудов, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. – Симферополь : Сонат, 2004. – Кн. 2-я. – С. 7–11.
194. Чернявский, В. Материалы для сравнительной зоографии Понта, долженствующие послужить основанием для «генеалогии ракообразных» / В. Чернявский // Труды первого съезда русских естествоиспытателей и врачей в Санкт-Петербурге. Отделение зоологии. – 1868. – С. 19–136.
195. Чернов, Т. И. Оценка различных индексов разнообразия для характеристики почвенного прокариотного сообщества по данным метагеномного анализа / Т. И. Чернов, А. К. Тхакахова, О. В. Кутовая // Почвоведение. – 2015. – № 4. – С. 462–468.
196. Шадрин, Н. В. Гиперсоленое озеро – новый биотоп для бокоплавов *Orchestia gammarella* (Pallas, 1766) (Amphipoda) / Н. В. Шадрин, В. А. Гринцов // Морской экологический журнал. – 2003. – Т. 2, № 3. – С. 80.
197. Шаронов, И. В. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Карадага / И. В. Шаронов // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Т. 12. – С. 68–77.
198. Al-Yamani, F. Winter species composition, diversity and abundance of macrozoobenthos in Kuwait's waters, Arabian Gulf / F. Al-Yamani, N. Boltachova, N. Revkov, M. Makarov, V. Grintsov, E. Kolesnikova, G.-V. Murina // ZooKeys. – 2009. – Vol. 31. – P. 17–38. – <https://doi.org/10.3897/zookeys.31.74>
199. Al-Yamani, F. Illustrated atlas on the zoobenthos of Kuwait / F. Al-Yamani, V. Skryabin, N. Boltachova, N. Revkov, M. Makarov, V. Grintsov, E. Kolesnikova. – Kuwait : Kuwait Institute for Scientific Research, 2012. – 384 p.
200. Al-Yamani, F. Y. Field guide of order Amphipoda (Malacostraca, Crustacea) of Kuwait / F. Y. Al-Yamani, M. Al-Kandari, I. Polikarpov, V. Grintsov. – Kuwait : Kuwait Institute for Scientific Research, 2019. – 390 p.
201. Ali, M. On the diversity of amphipods inhabiting *Sargassum* as well as clear areas in Kuwait coastal waters, with an assessment of the effect of turbidity and notes on their

- abundance, composition, and distribution: A preliminary study / M. Ali, A. Al-Ghunaim, M. N. V. Subrahmanyam, Y. Al-Enezi, T. Al-Said, W. Al-Zakri, H. Al-Adila, V. A. Grintsov // *Crustaceana*. – 2018. – Vol. 91, iss. 7. – P. 767–819. – <https://doi.org/10.1163/15685403-00003799>
202. Alonso De Pina, G. M. Two species of Leucothoidea (Amphipoda) from the Argentine Sea: *Colomastix bastidai* new species (Colomastigidae) and *Leucothoe spinicarpus* (Abildgaard, 1789) (Leucothoidae) / G. M. Alonso De Pina // *Crustaceana*. – 1993. – Vol. **65**, iss. 1. – P. 71–81. – <https://doi.org/10.1163/156854093X00397>
203. Anogonstopoulou, L. Comparative study of the functional morphology of antennae, pleopods and exoskeleton among five species of Amphipoda (Crustacea) living in different ecological zones: a gradual transition from marine to terrestrial environment / L. Anogonstopoulou, G. Thomopoulos // *Journal of Biological Research*. – 2013. – Vol. 19. – P. 19–29.
204. Arfianti, T. Progress in the discovery of amphipod crustaceans. / T. Arfianti, S. Wilson, M. J. Costello // *PeerJ*. – 2018. – Vol. 6. – Art. no. e5187. – <https://doi.org/10.7717/peerj.5187>
205. Aslan, H. The Amphipod (Crustacea) Species at the Coasts of Bozcaada Island (NE Aegean Sea) / H. Aslan, H. Balkıs // *Turkish Journal of Marine Science*. – 2003. – Vol. 9, iss. 3. – P. 219–299.
206. Aydemir, E. Sinop Yarımadası kıyıları kayalık substratlarının crustacea Arthropoda) faunasıve biyoekolojik özellikleri : Yüksek. Lisans. Tezi / E. Aydemir ; O.M.Ü., Fen Bilim. Enstitüsü. – Samsun, 2007. – 199 p.
207. Bacescu, M. Экологические исследования Чёрного моря (песчаная зона на севере Констанцы) / M. Bacescu, M. Gomoiu, N. Bodeanu, A. Petran et al. // *Rev. Biol.* – 1962. – Vol. 7, № 4. – P. 561–582.
208. Bacescu, M. Ecologie marina. Cercetari de ecologiei bentala in marea Neagra – analiza cantitativa, calitativa si comparata a faunei bentale pontica / M. Bacescu, G. I. Muller, M. Gomoiu. – Bucureşti : Academiei Republicii Socialiste România, 1971. – Vol. 4. – P. 357.

209. Bachelet, G. An updated checklist of marine and brackish water Amphipoda (Crustacea: Peracarida) of the southern Bay of Biscay (NE Atlantic) / G. Bachelet, J.-C. Dauvin, J. C. Sorbe // *Cahiers de Biologie Marine*. – 2003. – Vol. 44, no. 2. – P. 121–151.
210. Bakir, A. Distribution of littoral benthic amphipods off the Levantine coast of Turkey with new records / A. Bakir, T. Katağan // *Turkish Journal of Zoology*. – 2014. – Vol. 38. – P. 23–34. – <https://doi.org/10.3906/zoo-1302-35>
211. Balkıs, H. Marmara Denizi'nde Yasayan Yengeç Türlerinin Taksonomisi ve Ekolojisi Üzerine Bir Arastırma : Doktora Tezi / H. Balkıs ; İstanbul Üniversitesi, Fen Fakültesi Biyoloji Bölümü Hidro. A. B. D. – Vezneciler ; İstanbul, 1994. – 104 p.
212. Barnard, K. H. Additions to the fauna-list of South African Crustacea and Pycnogonida / K. H. Barnard // *Annals of the South African Museum*. – 1955. – Vol. 43. – P. 1–107.
213. Barnard, J. L. Marine Amphipoda of Bahia de San Quintin, Baja California / J. L. Barnard // *Pacific Naturalist*. – 1964. – Vol. 4, iss. 3. – P. 55–139.
214. Barnard, J. L. A biological survey of Bahia de Los Angeles Gulf of California, Mexico, IV. Benthic Amphipoda (Crustacea) / J. L. Barnard // *Transactions of the San Diego Society of Natural History*. – 1969. – Vol. 15. – P. 175–228.
215. Barnard, J. L. Sublittoral Gammaridea (Amphipoda) of the Hawaiian Islands / J. L. Barnard // *Smithsonian Contributions to Zoology*. – 1970. – Vol. 34. – P. 1–296. – <https://doi.org/10.5479/si.00810282.34>
216. Barnard, J. L. Gammaridean Amphipoda of Australia. Part. II / J. L. Barnard // *Smithsonian Contributions to Zoology*. – 1974. – Vol. 139. – P. 1–148.
217. Barnard, J. L. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (except marine Gammaroids) / J. L. Barnard, G. S. Karaman // *Records of the Australian Museum*. – 1991. – Suppl. 13. (Parts 1–2). – P. 419–866., 133 fig.
218. Bellan-Santini, D. Genus *Dexamine* Leach, 1814 / D. Bellan-Santini // *The Amphipoda of the Mediterranean* / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1982b. – Pt. 1. – P. 220–225. – (Memoires de l'Institut oceanographique ; vol. 13).
219. Bellan-Santini, D. Genus *Orchestia* Leach, 1814 / D. Bellan-Santini // *The Amphipoda of the Mediterranean* / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1993a. – Pt. 3. – P. 742–754. – (Memoires de l'Institut oceanographique ; vol. 13).

220. Bellan-Santini, D. Genus *Talitrus* Latreille, 1802 / D. Bellan-Santini // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 19936. – Pt. 3. – P. 760–761. – (Memoires de l’Institut oceanographique ; vol. 13).
221. Bellan-Santini, D. Genus *Talorchestia* Latreille, 1802 / D. Bellan-Santini // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 19936. – Pt. 3. – P. 762–768. – (Memoires de l’Institut oceanographique ; vol. 13).
222. Bellan-Santini, D. Ecology / D. Bellan-Santini // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1998. – Pt. 4. – P. 869–895. – (Memoires de l’Institut oceanographique ; vol. 13).
223. Bellan-Santini, D. Amphipoda / D. Bellan-Santini, M. J. Costello // European register of marine species: a check-list of the marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification / Eds: M. J. Costello, C. S. Emblow, R. White. – Paris, 2001. – P. 295–308. – (Patrimoines Naturels ; vol. 50).
224. Berger, W. H. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments / W. H. Berger, F. L. Parker // Science. – 1970. – Vol. 168, iss. 3937. – P. 1345–1347. – <https://doi.org/10.1126/science.168.3937.1345>
225. List of coastal marine invertebrates / Coord.: A. C. Costa // List of the terrestrial and marine biota from the Azores. – Oeiras : Princípiã, 2010. – Chap. 14. – P. 287–324.
226. Bossé, L., B. Sainte-Marie et J. Fournier. Les invertébrés des fonds meubles et la biogéographie du fjord du Saguenay // Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques. – 1996. – 2132. – 45 p.
227. Bousfield, E. L. Shallow-water gammaridean Amphipoda of New England / E. L. Bousfield. – Ithaca ; London : Cornell University Press : Comstock Publishing Associate, 1973. – 312 p.
228. Bousfield, E. L. The Amphipod Family Oedicerotidae on the Pacific Coast of North America. 1. The *Monoculodes* & *Synchelidium* Generic Complexes: Systematics and Distributional Ecology / E. L. Bousfield, A. Chevrier // Amphipacifica. – 1996. – Vol. 2, iss. 2. – P. 75–148.
229. Bousfield, E. L. The amphipod superfamily Corophioidea on the Pacific Coast of North America. Part 5. Family Corophiidae: Corophiinae, new subfamily. Systematics and

- distributional ecology / E. L. Bousfield, P. M. Hoover // *Amphipacifica*. – 1997. – Vol. 2, iss. 3. – P. 67–139.
230. Bousfield, E. The talitroidean amphipod family Hyalidae revised, with emphasis on the North Pacific fauna: systematics and distributional ecology / E. Bousfield, E. Hendrycks // *Amphipacifica*. – 2002. – Vol. 3, iss. 3. – P. 17–134.
231. Brunel, P. Catalogue of the marine invertebrates of the estuary and Gulf of St. Lawrence / P. Brunel, L. Bosse, G. Lamarche. – Ottawa : Department of Fisheries and Oceans, 1998. – 405 p. – (Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences ; vol. 126).
232. Burgess, R. Distribution, Magnitude and characterization of the toxicity of Ukrainian estuarine sediments / R. Burgess, L. Portis, K. Ho, I. Konovets, L. Kipnis, A. Lyashenko, V. Grintsov, A. Petrov, A. Terletskaia, M. Milyukin, V. Demchenko, T. Bogoslovskaya, Y. Topkin, T. Vorobyova, M. Povolotskii // *Marine Pollution Bulletin*. – 2011. – Vol. 62, iss. 11. – P. 2442–2462. – <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.08.023>
233. Bynum, K. H. New and noteworthy amphipod crustaceans from North Carolina, U.S.A / K. H. Bynum, R. S. Fox // *Chesapeake Science*. – 1977. – Vol. 18. – P. 1–33. – <https://doi.org/10.2307/1350362>
234. Cărașu, S. Etude sur le *Pontogammarus maeoticus* (Sow.) / S. Cărașu // *Annales Scientifique de l'Universite de Jassy*. – 1936. – Vol. 23, fasc. 1–4. – P. 133–156.
235. Cărașu, S. Amphipodes provenant des dragages effectues dans les eaux roumaines de la mer Noir / S. Cărașu, A. Cărașu // *Annales Scientifique de l'Universite de Jassy*. – 1942. – Vol. 28, fasc. 2. – P. 66–83.
236. Cărașu, S. Amphipodes de Roumanie. 1. Gammarides de type caspien / S. Cărașu. – București. 1943. – 293 p. – (Monograhia ; vol. 1).
237. Cărașu, S. Amphipoda forme saimastre si de apadilce / S. Cărașu, E. Dobreanu, C. Manolache // *Fauna Republicii Populare Romine*. – 1955. – Vol. 4, fasc. 4. Crustacea. – 407 p.
238. Cărașu, S. Introduction a la monographie des Amphipodas pontiques (littoral Roman) / S. Cărașu // *Annales Scientifique de l'Universite de Jassy*. New set. Sect. 2. – 1956. – Vol. 1. – P. 127–183.
239. Caruso, T. The Berger-Parker index as an effective tool for monitoring the biodiversity of disturbed soils: A case study on Mediterranean oribatid (Acari: Oribatida) assemblages /

- T. Caruso, F. Bernini, G. Pigino, R. Bargagli // *Biodiversity and Conservation*. – 2007. – Vol. 16. – P. 3277–3285. – <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9137-3>
240. Castro, K. Cleaning by beaching: introducing a new alternative for hull biofouling management in Argentina / K. Castro, C. Giachetti, N. Battini, A. Bortolus, E. Schwindt // *Aquatic Invasions*. – 2020. – Vol. 15, iss. 1. – P. 63–80. – <https://doi.org/10.3391/ai.2020.15.1.05>
241. Chernov, T. I. Assessment of diversity indices for the characterization of the soil prokaryotic community by metagenomic analysis / T. I. Chernov, A. K. Tkhakakhova, O. V. Kutovaya // *Eurasian Soil Science*. – 2015. – Vol. 48, iss. 4. – P. 410–415. – <https://doi.org/10.1134/S1064229315040031>
242. Çınar, M. E. Seasonal analysis of zoobenthos associated with a *zostera marina* L. Bed in Gülbahçe Bay (Aegean Sea, Turkey) / M. E. Çınar, Z. Ergen, B. Öztürk, F. Kırkım // *Marine Ecology*. – 1998. – Vol. 19, iss. 2. – P. 147–162. – <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1998.tb00459.x>
243. Clarke, K. R. PRIMER 5: User Manual. Tutorial / K. R. Clarke, R. N. Gorley. – Plymouth : PRIMER-E, 2001. – 92 p.
244. Conlan, K. E. New genera for species of *Jassa* Leach (Crustacea: Amphipoda) and their relationship to a revised Ischyrocerini / K. E. Conlan // *Zootaxa*. – 2021. – Vol. **4921**, iss. 1. – P. 1–72.
245. Costa, F. O. Probing marine *Gammarus* (Amphipoda) taxonomy with DNA barcodes / F. O. Costa, C. M. Hencler, D. H. Lunt, N. M. Whiteley, J. Rock // *Systematics and Biodiversity*. – 2009. – Vol. 7, iss. 4. – P. 365–379. – <https://doi.org/10.1017/S1477200009990120>
246. Craig, M. Trans-Pacific rafting in tsunami associated debris by the Japanese yellowtail jack, *Seriola aureovittata* Temminck & Schlegel, 1845 (Pisces, Carangidae) / M. Craig, J. Burke, K. Clifford, E. Mochon-Collura, J. Chapman, J. Hyde // *Aquatic Invasions*. – 2018. – Vol. **13**, iss. 1. – P. 173–177. – <https://doi.org/10.3391/ai.2018.13.1.13>
247. Darakrai, K. W. A. New Species of Tethygeneia (Eusiridae: Amphipoda) and New Record of Algae-Living Gammarid Amphipods in South Sea Islands Marine National Park, Nakhon Si Thammarat Province, Thailand / K. W. A. Darakrai, P. Pholpunthin //

- Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. Special Publication Series. – 2010. – Vol. 10. – P. 1–20.
248. Dauvin, J. C. Mise à jour de la liste des espèces d'Amphipodes (Crustacea : Peracarida) présents en Manche / J. C. Dauvin // Cahiers de Biologie Marine. – 1999. – Vol. 40, no. 2. – P. 165–183.
249. Davolos, D. On the molecular and morphological evolution of continental and insular *Cryptorchestia* species, with an additional description of *C.garbinii* (Talitridae) / D. Davolos, E. Matthaeis, L. Latella, M. Tarocco, M. Özbek, R. Vonk // Zookeys. – 2018. – Vol. 783. – P. 37–54. – <https://doi.org/10.3897/zookeys.783.26179>
250. De Broyer, C. Catalogue of the Gammaridean and Corophiidean Amphipoda (Crustacea) of the Southern Ocean, with distribution and ecological data / C. De Broyer, J. K. Lowry, K. Jazdzewski, H. Robert // Census of Antarctic Marine Life: Synopsis of the Amphipoda of the Southern Ocean. Vol. I / Ed. C. De Broyer. – Bruxelles, Belgique : l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 2007. – P. 1–325. – (Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie ; vol. 77, suppl. 1). <https://dx.doi.org/10.13140/rg.2.1.1388.6489>
251. Dyke, F. Conservation Biology. Foundations, Concepts, Applications / F. Dyke, R. L. Lamb ; 3<sup>nd</sup> Ed. – Cham, Switzerland : Springer Nature, 2020. – 613 p. – <https://doi.org/10.1007/978-3-030-39534-6>
252. Eichwald, E. Fauna Caspio-Caucasica nonnullis observationibus novis / E. Eichwald. – Petropoli : Litteris Typhographiae Diarii Gall. Politic. Petropol, 1841. – 290 p. ; pl. I – XL. – <https://doi.org/10.5962/bhl.title.126375>
253. Eryilmaz, M. Recent sediment of the Southwest Black Sea / M. Eryilmaz, F. Eryilmaz // Proceeding of the International Conference on Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea: Similarities and Differences of Two Interconnected Basins, Ankara, Turkey, 14-18 October, 2002. – Ankara, Turkey : Tubitak Publishers, 2003. – P. 944–947.
254. Ersoy-Karaçuha, M. Sinop yarımadası kıyıları *Zostera* fasieslerinin Crustacea (Arthropoda) faunası ve biyoekolojik özellikleri : Yüksek Lisans Tezi / M. Ersoy-Karaçuha ; Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü. – Samsun, Turkey, 2006. – 154 p.

255. Faasse, M. Nieuween minder bekende vlokreeftjes van sublitorale harde bodems in het Deltagebied (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea) [New and lesser-known amphipods of hard substrates in the Delta area of the Netherlands (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea)] / M. Faasse, G. Van Moorsel // *Nederlandse Faunistische Mededelingen*. – 2000. – Vol. 11. – P. 19–44.
256. Gulf of Mexico: Origin, Waters, and Biota. Volume 1, Biodiversity / Eds: D. L. Felder, D. K. Camp. – College Station : *Texas A&M University Press*, 2009. – 1393 p.
257. Fincham, A. A. The association of amphipods in the shallow-water sand habitat of Strangford Lough, Co. Down / A. A. Fincham // *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 1973. – Vol. 53, iss. 1. – P. 119–125. – <https://doi.org/10.1017/S0025315400056678>
258. Gable, M. F. The Amphipoda of Bermuda – A century of taxonomy / M. F. Gable, E. A. Lazo-Wasem, A. J. Baldinger // *Zoologica Baetica*. – 2010. – Vol. 21. – P. 131–141.
259. Geldiay, R. Some Littoral Amphipods From the Gulf of Izmir (Aegean Sea, Turkey, Mediterranean) / R. Geldiay, A. Kocataş, G. Krapp-Schickel // *Mem. Muse Civ. Verone*. – 1970. – Vol. 18. – P. 369–387.
260. Gönlügür, G. Batı Karadeniz (Sinop) Sahillerinin Üst İnfra-littoral Zonundaki Bazı Fasiesler Üzerinde Kalitatif ve Kantitatif Araştırmalar : Doktora Tezi / G. Gönlügür ; Ege Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü. – Izmir, Turkey, 2003. – 323 p.
261. Gönlügür, G. Crustacea Fauna of the Turkish Black Sea Coasts: A Check List / G. Gönlügür // *Crustaceana*. – 2006. – Vol. 79, no. 9. – P. 1129–1139.
262. Griffiths, C. L. The amphipoda of Southern Africa. I. The Gammaridea and Caprellidea of southern Moçambique / C. L. Griffiths // *Annals of the South African Museum*. – 1973. – Vol. 60, no. 10. – P. 265–306, figs: 4–11.
263. Griffiths, C. L. The Amphipoda of Southern Africa. 4. The Gammaridea and Caprellidea of the Cape Province East of Cape Agulhas / C. L. Griffiths // *Annals of the South African Museum*. – 1974. – Vol. 65. – P. 251–336.
264. Grintsov, V. Biodiversity in the Fouling community / V. Grintsov // *The 2nd International Conference of the Mediterranean Coastal Environment*, Okt. 24–27, 1995. – Tarragona, Spain, 1995. – Vol. 1. – P. 17–24.

265. Grintsov, V. Manual for identification of Amphipoda from The Black Sea / V. Grintsov, M. Sezgin. – Sevastopol : Digit Print, 2011. – 151 p., 379 ill.
266. Grintsov, V. A new amphipod species *Echinogammarus karadagiensis* sp. n. (Amphipoda, Gammaridae) from Crimean coasts (Black Sea, Ukraine) / V. Grintsov // Vestnik zoologii. – 2009. – Vol. 43, no. 2. – P. 23–26.
267. Grintsov, V. On finding *Dexamine thea* (Amphipoda, Dexaminidae) in the Ukrainian territorial waters (Crimea, Black Sea) / V. Grintsov // Vestnik zoologii. – 2010. – Vol. 44, iss. 3. – P. 281–283.
268. Grintsov, V. Dynamyx of population structure of the Amphipod *Dexamine thea* (Dexaminidae, Amphipoda), a new species for the Black Sea in the coastal areas in Laspi Bay (Black Sea, Sevastopol) / V. Grintsov // Russian Journal of Biological Invasions. – 2014. – Vol. 5, iss. 1. – P. 18–20.
269. Grintsov, V. On finding of *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae) in the coastal waters of Crimea (Black sea), a new species for this region / V. Grintsov // Marine Biological Journal. – 2018. – Vol. 3, no. 2. – P. 33–39. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.02>
270. Grintsov, V. A. First finding of *Centraloecetes* cf. *neapolitanus* (Schiecke, 1978) (Ischyroceridae, Amphipoda) in coastal zone of Sevastopol (Crimea, Black Sea) / V. A. Grintsov // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2021a. – № 2 (18). – С. 3–11. – <https://doi.org/10.21072/eco.2021.18.01>
271. Grintsov, V. A. First finding of *Caprella* cf. *equilibra* Say, 1818 (Amphipoda, Caprelliidae) in coastal zone south-west of Crimea (Black Sea) / V. A. Grintsov // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2021б. – № 4 (20). – С. 3–9. – <https://doi.org/10.21072/eco.2021.20.01>
272. Grintsov, V. A. New amphipod species in the northern Black Sea region over the past 20 years / V. A. Grintsov // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI : Book of Abstracts of Six<sup>th</sup> Intern. Symp., Borok – Uglich, 11–15 Oct., 2021. – Kazan : Buk, 2021. – P. 84.
273. Grintsov, V. A. A New Species of the Amphipod *Melita* Leach, 1814 (Crustacea: Amphipoda: Melitidae) for the Azov-Black Sea Basin / V. A. Grintsov, L. V.

- Bondarenko, V. A. Timofeev // Russian Journal of Biological Invasions. – 2022. – Vol. 13, no. 2. – P. 191–202. – <https://doi.org/10.1134/S2075111722020060>
274. Grosholz, E. D. Aquaculture as a vector for marine invasions in California / E. D. Grosholz, R. E. Crafton, R. E. Fontana, J. R. Pasari, S. L. Williams, C. J. Zabin // Biological Invasions. – 2015. – Vol. 17, iss. 5. – P. 1471–1484. – <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0808-9>
275. Gutt, J. Biodiversity of the Weddell Sea: Macrozoobenthic species (demersal fish included) sampled during the expedition ANT XIII/3 (EASIZ I) with RV "Polarstern" / J. Gutt, B. I. Sirenko, W. E. Arntz, I. S. Smirnov, C. De Broyer // Berichte zur Polarforschung. – 2000. – Vol. 372. – P. 1–103.
276. Hammer, Ø. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Paleontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4, iss. 1. – Art. 4 (9 p.).
277. Hayes, K. National priority pests. Part II, Ranking of Australian marine pests / K. Hayes, C. Sliwa, S. Migus, F. McEnnulty, P. Dunstan, P. Heritagearkes ; Australian Government Department of the Environment and Heritage. – Parkes, Australia, 2005. – 98 p.
278. The Marine Fauna of the British Isles and North-West Europe. Vol. 1. Introduction and Protozoans to Arthropods / Eds : P. J. Hayward, J. S. Ryland. – Oxford, UK : Clarendon Press, 1990. – 627 p.
279. Herkül, K. Distribution and population characteristics of the alien talitrid amphipod *Orchestia cavimana* in relation to environmental conditions in the Northeastern Baltic Sea / K. Herkül, J. Kotta, I. Kotta // Helgoland Marine Research. – 2006. – Vol. 60, iss. 2. – P. 121–126. – <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0030-y>
280. Hirayama, A. A new gammaridean Amphipoda, *Colomastix azumai*, sp. nov. living in the sponge, *Tetilla serica* / A. Hirayama, T. Kikuchi // Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University. – 1980. – Vol. 5, no. 2. – P. 133–141. 3 figs.
281. Hirayama, A. Taxonomic studies on the shallow water Gammaridean Amphipoda of West Kyushu, Japan. VI. Lysianassidae (*Orchomene*), Megaluropus family group, Melitides (*Cottesloe*, *Jerbarnia*, *Maera*, *Ceradocus*, *Eriopisella*, *Dulichchiella*) / A.

- Hirayama // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. – 1986. – Vol. 31, no. 1/2. – P. 1–35. figs. 197–220.
282. Hirayama, A. New species and new Japanese records of the Gammaridea (Crustacea: Amphipoda) from Matsukawa-ura Inlet, Fukushima Prefecture, Japan / A. Hirayama, I. Takeuchi // Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. – 1993. – Vol. 36, no. 3. – P. 141–178.
283. Hiwatari, T. Two New Species of Parhyale (Crustacea: Amphipoda: Hyalidae) from Southeastern Japan and the Philippines / T. Hiwatari // Species Diversity. – 2002. – Vol. 7, no. 4. – P. 345–361. – <https://doi.org/10.12782/specdiv.7.345>
284. Holopainen, R. Impacts of changing climate on the non-indigenous invertebrates in the northern Baltic Sea by end of the twenty-first century / R. Holopainen, M. Lehtiniemi, H. E. M. Meier, J. Albertsson, E. Gorokhova, J. Kotta, M. Viitasalo // *Biological Invasions*. – 2016. – Vol. **18**, no. 10. – P. 3015–3032. – <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1197-z>
285. Holmquist, J. The functional morphology of Gnathopods: importance in grooming, and variation with regard to habitat, in Talitroidean Amphipods / J. Holmquist // *Journal of Crustacean Biology*. – 1982. – Vol. 2, no. 2. – P. 159–179. – <https://doi.org/10.2307/1547997>
286. The Species Directory of the Marine Fauna and Flora of the British Isles and Surrounding Seas / Eds: C. M. Howson, B. E. Picton. – Belfast, UK : The Ulster Museum, 1997. – 508 p. – (Ulster Museum Publication ; 276.).
287. Hughes, L. E. Megaluropidae / L. E. Hughes // *Zootaxa*. – 2009. – Vol. 2260, no 1. – P. 708–712. – <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2260.1.35>
288. Hughes, L. E. *Biancolina japonica* Ishimaru 1996: first record of this burrowing amphipod from Australia and a review of host use in the genus *Biancolina* (Amphipoda: Peracarida: Crustacea) / L. E. Hughes, A. G. B. Poore // *Marine Biodiversity Records*. – 2016. – Vol. 9, iss. 1. – Art. no. 32 (7 p.). – <https://doi.org/10.1186/s41200-016-0040-7>
289. Inglis, G. Baseline survey for non-indigenous marine species. (Research Project ZBS 2000/04) / G. Inglis, N. Gust, I. Fitridge, O. Floerl, C. Woods, B. Hayden, G. Fenwick, M. Opua // *Biosecurity New Zealand Technical Paper*. – 2005. – No. 2005/14. – 50 p.

290. Ingólfsson, A. Floating clumps of seaweed around Iceland: natural microcosms and a means of dispersal for shore fauna / A. Ingólfsson // *Marine Biology*. – 1995. – Vol. 122. – P. 13–21. – <https://doi.org/10.1007/BF00349273>
291. Ingólfsson, A. Dynamics of macrofaunal communities of floating seaweed clumps off western Iceland: a study of patches on the surface of the sea / A. Ingólfsson // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. – 1998. – Vol. 231, iss. 1. – P. 119–137. – [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00089-6](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00089-6)
292. Ingólfsson, A. Colonization of floating seaweed by pelagic and subtidal benthic animals in southwestern Iceland / A. Ingólfsson // *Hydrobiologia*. – 2000. – Vol. 440. – P. 181–189. – <https://doi.org/10.1023/A:1004119126869>
293. Ingólfsson, A. Vital role of drift algae in the life history of the pelagic harpacticoid *Parathalestris croni* in the northern North Atlantic / A. Ingólfsson, E. Ólafsson // *Journal of Plankton Research*. – 1997. – Vol. 19, iss. 1. – P. 15–27. – <https://doi.org/10.1093/plankt/19.1.15>
294. Jarrett, N. E. The Amphipod Superfamily Hadzioidea on the Pacific Coast of North America: Family Melitidae. Part I. The Melita Group: Systematics and Distributional Ecology / N. E. Jarrett, E. L. Bousfield // *Amphipacifica*. – 1996. – Vol. 2, iss. 2. – P. 3–74. – <https://biostor.org/reference/206581>
295. Jo, Y. W. Oedicerotid amphipoda (Crustacea) from shallow waters of Korea / Y. W. Jo // *Beaufortia*. – 1990. – Vol. 39, iss. 5. – P. 155–200.
296. Just, J. Siphonoecetinae subfamily n. (Crustacea, Amphipoda, Corophiidae). 1. Classification / J. Just // *Steenstrupi*. – 1983. – Vol. 9, no. 6. – P. 117–135.
297. Kannevorff, E. Life cycle, food and growth of the Amphipod *Ampelisca macrocephala* Lilli from the Oresund / E. Kannevorff // *Ophelia*. – 1965. – Vol. 2, no. 2. – P. 305–318.
298. Karaman, G. G. Genus *Gammarus* Fabricius, 1775 / G. G. Karaman // *The Amphipoda of the Mediterranean* / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1982a. – Pt. 1. – P. 299–306. – (Memoires de l'Institut oceanographique ; vol. 13).
299. Karaman, G. G. Genus *Echinogammarus* Stebbing, 1899 / G. G. Karaman // *The Amphipoda of the Mediterranean* / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1982b. – Pt. 1. – P. 271–282. – (Memoires de l'Institut oceanographique ; vol. 13).

300. Karaman, G. G. Genus *Megaluropus* Hoek, 1889 / G. G. Karaman // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1982b. – Pt. 1. – P. 330–335. – (Memoires de l’Institut océanographique ; vol. 13).
301. Karaman, G. G. Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Two new species of Family Gammaridae from Tunisia and Madagascar / G. G. Karaman // Agriculture and Forestry = Poljoprivreda i Sumarstvo. – 1987. – Vol. 34, iss. 1. – P. 17–38.
302. Karaman, G. G. Contribution to the knowledge of the Amphipoda. Two new species of Family Gammaridae from Tunisia and Madagascar / G. G. Karaman // Agriculture and Forestry = Poljoprivreda i Sumarstvo. – 1987. – Vol. 34, iss. 1. – P. 17–38.
303. Karaman, G. G. Genus *Harpinia* Boeck, 1876 / G. G. Karaman // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1993. – Pt. 1. – P. 639–654. – (Memoires de l’Institut océanographique ; vol. 13).
304. Karaman, G. G. Phoxocephalidae / G. G. Karaman // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1993b. – Pt. 1. – P. 639–665. – (Memoires de l’Institut océanographique ; vol. 13).
305. Kedra, M. A Checklist of marine species occurring in Polish marine waters, compiled in the framework of the PESI EU FP7 project / M. Kedra. – 2010. – URL: <https://www.marinespecies.org/ostracoda/aphia.php?p=sourcedetails&id=149084> (Accessed: 25.04.2023).
306. Kim, H. S. Marine Gammaridean Amphipoda (Crustacea) of the family Ampithoidae from Korea / H. S. Kim, C. B. Kim // The Korean Journal of Systematic Zoology. Special Issue. – 1988. – No. 2. – P. 107–134.
307. Kırkım, F. Crustacean Biodiversity of *Pa*
308. *dina pavonia* (L.) Facies Along the Aegean Coasts of Turkey / F. Kırkım, A. Kocataş, T. Katağan, M. Sezgin, A. S. Ateş // Turkish Journal of Zoology. – 2005a. – Vol. 29. – P. 159–166.
309. Kırkım, F. Türkiye’nin Ege Denizi Kıyılarındaki Kayalık Kommunitelerin Peracarid Crustacea Faunası / F. Kırkım, M. Sezgin, T. Katağan, A. Kocataş, A. S. Ateş // Su Ürünleri Dergisi. – 2005b. – Vol. 22, iss. 1–2. – P. 101–107.

310. Kırkım, F. Some benthic soft-bottom crustaceans along the Anatolian Coast of the Black Sea / F. Kırkım, M. Sezgin, T. Katağan, L. Bat, E. Aydemir // *Crustaceana*. – 2006. – Vol. 79, no. 11. – P. 1011–1014.
311. Kocataş, A. Türkiye Denizleri littoral Bentik Amphipodları ve yayılışları : Proje No. TBAG 223 / A. Kocataş, T. Katağan. – Ankara, 1978. – 63 p.
312. Kocataş, A. Crustacean Diversity Among the Cystoseira Facies of the Aegean Coast of Turkey / A. Kocataş, T. Katağan, M. Sezgin, F. Kırkım, C. Koçak // *Turkish Journal of Zoology*. – 2004. – Vol. 28. – P. 309–316.
313. Kolyuchkina, G. A. The resilience of macrozoobenthos of boreal coastal lagoons to non-indigenous species invasion: a case study of Taman Bay (the Sea of Azov) / G. A. Kolyuchkina, V. A. Spiridonov, A. K. Zalota, A. B. Basin, U. V. Simakova, V. L. Syomin, S. V. Biryukova, M. V. Nabozhenko // *Regional Studies in Marine Science*. – 2019. – Vol. 28. – Art. 100573 (10 p.). – <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100573>
314. Koukouras, A. Decapod Crustacean Fauna of the Aegean Sea: New information, checklist, affinities / A. Koukouras, C. Dounas, M. Türkay, E. Voultziadou // *Senckenbergiana maritima*. – 1992. – Vol. 22, no. 3/6. – P. 217–244.
315. Krapp-Schickel, G. Genus *Ampithoe* Leach, 1814 / G. Krapp-Schickel // *The Amphipoda of the Mediterranean* / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1982. – Pt. 1. – P. 94–104. – (Memoires de l'Institut oceanographique ; vol. 13).
316. Krapp-Schickel, G. Genus *Leucothoe* Leach, 1814 / G. Krapp-Schickel // *The Amphipoda of the Mediterranean* / Ed. S. Ruffo. Monaco : Musée océanographique, 1989. Pt. 1. P. 443–459. (Memoires de l'Institut oceanographique ; vol. 13).
317. Krapp-Schickel, G. Genus *Stenothoe* Dana, 1852 / G. Krapp-Schickel // *The Amphipoda of the Mediterranean* / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1993a. – Pt. 3. – P. 692–709. – (Memoires de l'Institut oceanographique ; vol. 13).
318. Krapp-Schickel, G. Genus *Caprella* Lamarck, 1801 / G. Krapp-Schickel // *The Amphipoda of the Mediterranean* / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1993. – Pt. 3. – P. 773–794. – (Memoires de l'Institut oceanographique ; vol. 13).
319. Krapp-Schickel, T. A new *Stenothoe* species (Crustacea: Amphipoda: Stenothoidae) living on *Boloceropsis platei* (Anthozoa: Actiniaria) from Chilean Patagonia / T. Krapp-

- Schickel, V. Häussermann, W. Vader // *Helgoland Marine Research*. – 2015. – Vol. **69**, no. 2. – P. 213–220. – <https://doi.org/10.1007/s10152-015-0430-y>
320. Kudrenko, S. A. Amphipod (Crustacea, Amphipoda) communities in the north-western part of the Black Sea / S. A. Kudrenko // *Vestnik zoologii*. – 2016. – Vol. 50, iss. 5. – P. 387–394. – <https://doi.org/10.1515/vzoo-2016-0045>
321. Kutty, R. Community structure of macrobenthos in Ponnani estuary, South India with reference to occurrence of invasive alien species / R. Kutty, M. Chakkayil, S. Hameed, P. Veli Pura // *International Journal of Aquatic Biology*. 2016. – Vol 4, no. 4. – P. 269–276. – <https://doi.org/10.22034/ijab.v4i4.168>
322. Lacerda, M. Redescription of the rare amphipod crustacean *Pseudaeginella montoucheti* (Quitete, 1971) from Brazil / M. Lacerda, I. Takeuchi, S. Masunari // *ZooKeys*. – 2011. – Vol. 146. – P. 1–17. – <https://doi.org/10.3897/zookeys.146.1856>
323. Le Croy, S. E. Amphipoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico / S. E. Le Croy, R. Gasca, I. Winfield, M. Ortiz, E. Escobar-Briones // *Gulf of Mexico—Origins, Waters, and Biota. Biodiversity* / Eds: D. L. Felder, D. K. Camp. – College : Texas A&M Press, 2009. – P. 941–972.
324. Ledoyer, M. Les Gammariens de la pente externe du Grand Récif de Tuléar (Madagascar) (Crustacea Amphipoda) / M. Ledoyer // *Memorie del Museo Civico di Storia Naturale, Verona, (ser 2)*. – 1979. – Vol. 2. – P. 1–149. 91 figs.
325. Lee, K.-S. Invertebrate fauna of Korea, Arthropoda: Crustacea : Malacostraca: Amphipoda: Caprellidea: Caprellidae, Skeleton Shrimps / K.-S. Lee, S.-S. Hong // *National Institute of Biological Resources*. – 2011. – Vol. 21, iss. 7.
326. Lincoln, R. J. British marine Amphipoda: Gammaridea / R. J. Lincoln. – London : British Museum (Natural History), 1979. – 658 p.
327. Checklist of Marine Biota of China Seas / Ed. J. Y. Liu [Ruiyu]. – *Beijing : Science Press, 2008*. – 1267 p.
328. Lowry, J. K. Taxonomic status of amphipod crustaceans in the South Cina Sea with a checklist of known species / J. K. Lowry // *Raffles Bulletin of Zoology*. – 2000. – Suppl. no. 8. – P. 309–342.

329. Lowry, J. K. New amphipod crustaceans from the Indo-West Pacific (Amathillopsidae, Eusiridae, Iphimediidae) / J. K. Lowry, A. A. Myers // Raffles Bulletin of Zoology. 2003. – Vol. 51, no. 2. – P. 219–256. – <http://doi.org/10.5281/zenodo.4619401>
330. Lowry, J. K. *Britorchestia*, a new talitrid genus from western Europe and the Mediterranean Sea and a revision of Pseudorchestoidea and Sardorchestia (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) / J. K. Lowry, A. Bopiah // Zootaxa. – 2012. – Vol. 3451, no. 1. – P. 60–67. – <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3451.1.5>
331. Lowry, J. K. Substrate dependent talitrid amphipods from fragmented beaches on the north coast of Crete (Crustacea, Amphipoda, Talitridae), including a redefinition of the genus *Orchestia* and descriptions of *Orchestia xylino* sp. nov. and *Cryptorchestia* gen. nov / J. K. Lowry, L. Fanini // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3709, no. 3. – P. 201–229. – <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3709.3.1>
332. Lutaenko, K. A. Atlas of Marine Invasive Species in the NOWPAP Region / K. A. Lutaenko, T. Furota, S. Nakayama, K. Shin, J. Xu ; Northwest Pacific Action Plan, Data and Information Network Regional Center. – Beijing : NOWPAP DINRAC, 2013. – 189 p.
333. Lyons, J. Amphipoda Gammaridea from coral rubble in the Gulf of Aqaba, Red Sea: families Megalurotidae, Melitidae, Phliantidae, Phoxocephalidae and Urothoidae / J. Lyons, A. A. Myers // Journal of Natural History. – 1993. – Vol. 27, iss. 3. – P. 575–598. – <https://doi.org/10.1080/00222939300770331>
334. Margalef, R. La teoria de la information enecologia / R. Margalef // Memorias de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona. – 1957. – Vol. 32. – P. 373–449.
335. Margalef, R. Communication of structure in planktonic populations / R. Margalef // Limnology and Oceanography. – 1961. – Vol. 6, iss. 2. – P. 124–128. – <https://doi.org/10.4319/lo.1961.6.2.0124>
336. Massin, C. Biodiversity of a wreck from the Belgian Continental Shelf: monitoring using scientific diving. Preliminary results / C. Massin, A. Norro, J. Mallefet // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Biologie). – 2002. – Vol. 72. – P. 67–72.
337. Mayer, G. Mouthpart Morphology of *Gammarus roeselii* Compared to a Successful Invader, *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda) / G. Mayer, G. Maier, A. Mass, D.

- Waloszek // Journal of Crustacean Biology. – 2009. – Vol. 29, iss. 2. – P. 161–174. – <https://doi.org/10.1651/08-3056R.1>
338. Miloslavich, P. Marine Biodiversity in the Caribbean: Regional Estimates and Distribution Patterns / P. Miloslavich, J. M. Díaz, E. Klein, J. J. Alvarado, C. Díaz, J. Gobin, E. Escobar-Briones, J. J. Cruz-motta, E. Weil, J. Cortés, A. C. Bastidas, R. Robertson, F. Zapata, A. Martín, J. Castillo, A. Kazandjian, M. Ortiz // PLoS ONE. – 2010. – Vol. 5, iss. 8. – Art. e11916 (25 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011916>
339. Molnar, J. L. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity / J. L. Molnar, R. L. Gamboa, C. Revenga, M. D. Spalding // Frontiers in Ecology and the Environment. – 2008. – Vol. 6, iss. 9. – P. 485–492. – <https://doi.org/10.1890/070064>
340. Moore, P. A functional interpretation of coxal morphology in *Epimeria cornigera* (Crustacea: Amphipoda: Paramphithoidae) / P. Moore // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1981. – Vol. 61, iss. 3. – <https://doi.org/10.1017/S0025315400048189>
341. Muller, G. J. Contributii la analiza soogeografica a faunei de amfipode din MareaNeagra / G. J. Muller // Hydrobiologia. – 1967. – Vol. 8. – P. 163–172.
342. Muller, G. J. Ergebnisse einer Tauchexpedition imrandgebiet des *Phyllophora* – Felde in Swarcen Meer / G. J. Muller // Revue Roumaine de Biologie. Serie de Zoologie. – 1968. – Vol. 13, no. 6. – P. 425–431.
343. Muller, Y. Faune et flore du littoral du Nord, du Pas-de-Calais et de la Belgique: inventaire. [Coastal fauna and flora of the Nord, Pas-de-Calais and Belgium: inventory] / Y. Muller. – France : Commission Régionale de Biologie Région Nord Pas-de-Calais, 2004. – 307 p.
344. Myers, A. A. Genus *Corophium* Latreille 1806 / A. A. Myers // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 19826. – Pt. 1. – P. 185–199. – (Memoires de l’Institut oceanographique ; vol. 13).
345. Myers, A. A. Genus *Jassa* Leach 1814 / A. A. Myers // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 19896. – Pt. 2. – P. 434–438. – (Memoires de l’Institut oceanographique ; vol. 13).

346. Özbek, M. Distribution of the Ponto-Caspian Amphipods in Turkish Fresh Waters: An Overview / M. Özbek // *Mediterranean Marine Science*. – 2011. – Vol. 12, no. 2. – P. 447–453. – <https://doi.org/10.12681/mms.44>
347. Özbek, M. *Dikerogammarus istanbulensis* sp. n., A New Amphipod Species from Turkey (Crustacea: Amphipoda) with a Key for the Genus / M. Özbek, N. Özkan // *Zootaxa*. – 2011. – Vol. 2813, no. 1. – P. 55–64. – <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2813.1.2>
348. Özbek, M. Freshwater and brackish amphipods (Crustacea: Amphipoda) from Turkish thrace region (Including Çanakkale Province) / M. Özbek, N. Özkan, B. Camur-Elipek // *Acta Zoologica Bulgarica*. – 2017. – Vol. 69, no. 4. – P. 493–499.
349. Olawusi-Peters, O. O. Species richness, diversity and abundance of some Decapod Crustaceans in coastal waters of Ondo State, South West, Nigeria / O. O. Olawusi-Peters, A. O. Ajibare // *International Journal of Fauna and Biological Studies*. – 2014. – Vol. 1, no. 5. – P. 44–51.
350. Ortiz, M. The amphipods (Crustacea, Amphipoda) of the Island of Coiba, in the Pacific Panama / M. Ortiz, R. Lalana // *Avicennia : Revista de Ecología, Oceanología y Biodiversidad Tropical*. – 2002. – Vol. 15. – P. 9–22.
351. Padmanabha, B. Diversity of macroinvertebrates as a Tool to Assess Aquatic Pollution in Lentic ecosystems / B. Padmanabha // *Nature Environment and Pollution Technology*. – 2011. – Vol. 10, no. 1. – P. 69–71.
352. Pavesi, L. Functional morphology and environmental adaptations of mouthparts in the driftwood amphipod *Macarorchestia remyi* (Schellenberg, 1950), and a comparison with the sandhopper *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) (Amphipoda: Talitridae) / L. Pavesi, J. Olesen // *Journal of Crustacean Biology*. – 2017. – Vol. 37, iss. 1. – P. 37–44. <https://doi.org/10.1093/jcbiol/ruw006>
353. Paz-Ríos, C. E. Records and observations of amphipods (Amphipoda: Gammaridea and Corophiidea) from fouling assemblages in the Alacranes Reef, southern Gulf of Mexico / C. E. Paz-Ríos, N. Simões, P.-L. Ardisson // *Marine Biodiversity Records*. – 2013. – Vol. 6. – Art. e90 (16 p.). – <https://doi.org/10.1017/S175526721300064X>
354. Praboth, K. Biodiversity. Perception, Peril and Preservation / K. Praboth, M. Paulami. – Delhi, India : PHI Learning, 2017. – 584 p.

355. Petrescu, I. Contribution to the knowledge of Amphipods (Crustacea: Amphipoda) from Romania. 7. Amphipods from Agigea (Black Sea) / I. Petrescu // Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa". – 1998. – Vol. 15. – P. 51–73.
356. Pielou, E. C. Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse / E. C. Pielou // The American Naturalist. – 1966. – Vol. 100, no 914. – P. 463–465.
357. Rathke, H. Zur Fauna der Krym. Ein Beitrag / H. Rathke // Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. – 1837. – Vol. 3, no. 3–4. – P. 291–454.
358. Ristau, T. E. Sampling to Assess Species Diversity of Herbaceous Layer Vegetation in Allegheny Hardwood Forests / T. E. Ristau, S. B. Horsley, L. H. McCormick // The Journal of the Torrey Botanical Society. – 2001. – Vol. 128, no. 2. – P. 150–164.
359. Robertson, M. R. Environmental correlates with Amphipod distribution in a Scottish sea loch / M. R. Robertson, S. J. Hall, A. Eleftheriou // Cahiers de Biologie Marine. – 1989. – Vol. 30. – P. 243–258.
360. Ruffo, S. Studi sui Crostacei Anfipodi. XLIX. Osservazioni sopra alcune specie di Anfipodi trovate a Banyuls su Echinodermi / S. Ruffo // Vie et Milieu. – 1958. – Vol. 8, no. 3. – P. 312–318.
361. Ruffo, S. Genus *Biancolina* Della Valle, 1893 / S. Ruffo // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1982a. – Pt. 1. – P. 162–163. – (Mémoires de l'Institut océanographique ; vol. 13).
362. Ruffo, S. Genus *Colomastix* Grube, 1861 / S. Ruffo // The Amphipoda of the Mediterranean / Ed. S. Ruffo. – Monaco : Musée océanographique, 1982b. – Pt. 1. – P. 183–185. – (Mémoires de l'Institut océanographique ; vol. 13).
363. Ruffo, S. Crustacea Malacostraca Amphipoda / S. Ruffo // Checklist of the Species of the Italian Fauna. – 2006. – <https://www.faunaitalia.it/checklist/> (Accessed: 25.04.2023).
364. Salman, S. D. *Parhyale basrensis*, a New Species of Talitrid Amphipod from the Shatt Al-Arab Region, Iraq / S. D. Salman // Crustaceana. – 1986. – Vol. 50, no. 3. – P. 287–294.
365. Schwindt, E. Past and future of the marine bioinvasions along the Southwestern Atlantic / E. Schwindt, J. Carlton, J. Orensanz, F. Scarabino, A. Bortolus // Aquatic Invasions. – 2020. – Vol. 15, no. 1. – P. 11–29. – <https://doi.org/10.3391/ai.2020.15.1.02>

366. Shannon, C. B. The Mathematical Theory of Communication / C. B. Shannon, W. Weaver. – Urbana (Illinois) : The University of Illinois Press, 1963. – 345 p.
367. Shih, C. T. A synopsis of Canadian marine zooplankton / C. T. Shih, A. J. G. Figueira, E. H. Grainger // Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. – 1971. – Vol. 176. – P. 1-264.
368. Sezgin, M. Sinop Yarımadası Sahilleri supra, medio ve üst-infralittoral zonlarda yer alan Amphipoda (Crustacea) : Yüksek Lisans Tezi / M. Sezgin ; Türleri Üzerine Bir Araştırma, O.M.Ü., Fen Bilim. Enst. – 1998. – 121 p.
369. Sezgin, M. Sublittoral Benthic Amphipod (Crustacea) species of the Turkish Aegean Sea coasts and their bioecological features : Ph.D. Thesis / M. Sezgin ; Ege Univ. Inst Sci. – Bornova-İzmir, 2003. – 291 p.
370. Sezgin, M. An account of our knowledge of the amphipod fauna of the Black Sea / M. Sezgin, T. Katağan // Crustaceana. – 2006. – Vol. 80, no. 1. – P. 1–11.
371. Sezgin, M. Amphipod Fauna of the Turkish Central Black Sea Region / M. Sezgin, A. Kocataş, T. Katağan // Turkish Journal of Zoology. – 2001. – Vol. 25. – P. 57–61.
372. Shahbudin, S. Distribution and diversity of corals on artificial reefs at Pasir Akbar and Teluk Kalong, Redang island, Malaysia / S. Shahbudin, Z. Haffi Hafiz, B. Akbar John, B. Y. Kamaruzzaman, K. C. A. Jalal // Journal of Applied Sciences. – 2011. – Vol. 11, iss. 2. – P. 379–383. – <https://doi.org/10.3923/jas.2011.379.383>
373. Shin, M.-H. A new species of the genus *Phoxocephalus* from Pulau Tioman, Malaysia (Crustacea: Amphipoda: Phoxocephalidae) / M.-H. Shin, B. A. R. Azman, W. Kim // Raffles Bulletin of Zoology. – 2015. – Vol. 63. – P. 529–535.
374. Sileesh, M. S. Species assemblages and community structure of deep-sea demersal ichthyofauna of the South-eastern Arabian Sea (SEAS) / M. S. Sileesh, K. A. Alphi, K. S. Harish, V. Viji // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 2018. – Vol. 98, iss. 7. – P. 1775–1781.
375. Simpson, E. H. Measurement of diversity / E. H. Simpson // Nature. – 1949. – Vol. 163, no. 4148. – P. 668.
376. Spicer, J. I. The beachflea *Platorchestia platensis* (Krøyer, 1845): a new addition to the Polish fauna (with a key to Baltic talitrid amphipods) / J. I. Spicer, U. Janas // Oceanologia. – 2006. – Vol. 48, iss. 2. – P. 287–295.

377. Srinivas, T. Extended distribution of *Phtisica marina* Slabber, 1769 (Crustacea: Amphipoda): first observation of alien Caprellid in the coastal waters of Indian subcontinent / T. Srinivas, S. Sukumaran, H. Q. Dias // *BioInvasions Records*. – 2019. – Vol. 8, iss. 1. – P. 96–107. – <https://doi.org/10.3391/bir.2019.8.1.10>
378. Steele, V. J. The biology of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda) in the northwestern Atlantic. II. *Gammarus setosus* Dementieva / V. J. Steele, D. H. Steele // *Canadian Journal of Zoology*. – 1970. – Vol. 48, no. 4. – P. 659–671. – <https://doi.org/10.1139/z70-12>
379. Steele, V. J. The biology of *Gammarellus angulosus* (Crustacea, Amphipoda) in the northwestern Atlantic / V. J. Steele, D. H. Steele // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. – 1972. – Vol. 29, no. 9. – P. 1337–1340. – <https://doi.org/10.1139/f72-20>
380. Stephensen, K. Crustacea from the Auckland and Campbell Islands / K. Stephensen // *Papers from Dr. T. Mortensen's Pacific Expedition 1914–16*. – 1927. – [Pt.] XL. – P. 289–390. – (Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i København ; Bd. 83).
381. Stock, J. H. A revision of the European species of the *Echinogammarus pungens*-group (Crustacea, Amphipoda) / J. H. Stock // *Beaufortia*. – 1968. – Vol. 16, iss. 211. – P. 13–78.
382. Stimpson, W. Descriptions of some of the new marine Invertebrata from the Chinese and Japanese Seas / W. Stimpson // *Proceedings of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. – 1856. – Vol. 7. – P. 375–384. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.51444>.
383. Thoma, B. P. A new species of the genus *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda: Gammaridae) from the low salinity habitats in the northern Gulf of Mexico / B. P. Thoma, R. Heard // *Zootaxa*. – 2009. – Vol. 2015, no. 1. – P. 42–54. – <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2015.1.2>
384. Todorova, V. Benthic habitat mapping in the Bulgarian Black Sea / V. Todorova, L. Dimitrov, V. Doncheva, E. Trifonova, B. Prodanov // *Proceedings of the Twelfth International Conference on the Mediterranean Coastal Environment MEDCOAST'15, 06-10 October 2015, Varna, Bulgaria* / MEDCOAST, Mediterranean Coastal Foundation. – Dalyan, Mugla, Turkey, 2015. – Vol. 1. – P. 251–262.

385. Townsend, C. R. Community structure in some southern English streams: the influence of physicochemical factors / C. R. Townsend, A. G. Hildrew, J. E. Francis // *Freshwater Biology*. – 1983. – Vol. 13, iss. 6. – P. 521–544. – <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1983.tb00011.x>
386. Trott, T. J. Cobscook Bay inventory: a historical checklist of marine invertebrates spanning 162 years / T. J. Trott // *Northeastern Naturalist*. – 2004. – Vol. 11, no. sp2. – P. 261–324. – [https://doi.org/10.1656/1092-6194\(2004\)11\[261:CBIABC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1656/1092-6194(2004)11[261:CBIABC]2.0.CO;2)
387. Tryon, R. C. Cluster analysis: Correlation Profile and Orthometric (Factor) Analysis for the Isolation of Unities in Mind and Personality / R. C. Tryon. – Ann Arbor : Edwards Brothers, 1939. – 139 p.
388. d'Udekem d'Acoz, C. On three new Bathyporeia species from the Atlantic coasts of North Africa (Crustacea, Amphipoda, Pontoporeiidae) / C. d'Udekem d'Acoz, M. Menioui // *Cahiers de Biologie Marine*. – 2004. – Vol. 45. – P. 175–195.
389. d'Udekem d'Acoz, C. New records of West and South African Bathyporeia, with the description of four new species and a key to all species of the genus (Crustacea, Amphipoda) / C. d'Udekem d'Acoz, W. Vader // *Journal of Natural History*. – 2005. – Vol. 39, iss. 30. – P. 2759–2794. – <https://doi.org/10.1080/00222930500190129>
390. Urypova, E. N. Molecular phylogeny of the Ponto-Caspian corophiid complex (Amphipoda, Corophiidae) / E. N. Urypova, N. C. Mugue // *The International Symposium "Speciation in Ancient Lakes, SIAL IV" : Abstracts*. – Berlin, 2006. – P. 64. – (Berliner Paläobiologische Abhandlungen ; 9.).
391. Uzunova, S. Checklist of marine Amphipoda (Crustacea, Malacostraca) from the Bulgarian Black Sea area / S. Uzunova // *Известия на Съюза на учените – Варна. Серия «Морски науки»*. – 2012. – Т. 1. – С. 72–79.
392. Van Dam, H. Diatoms and water quality in lowland streams in the province of northern Brabant (The Netherlands) / H. Van Dam // *Hydrobiological Bulletin*. – 1979. – Vol. 13, iss. 1. – P. 13–21. – <https://doi.org/10.1007/BF02260303>
393. Viera, N. Variation in chlorophyll *a* concentrations and Margalef's index of pigment diversity in two solar salt ponds, Aveiro, Portugal / N. Viera, F. Amat // *International Journal of Salt Lake Research*. – 1993. – Vol. 2, iss. 1. – P. 41–45. – <https://doi.org/10.1007/BF02905051>

394. Walker, A. O. Crustacea. III. Amphipoda / A. O. Walker // National Antarctic Expedition 1901–1904. Natural History. Vol. III. Zoology and Botany (Invertebrata: Marine Algae, Musci. – London : The British Museum, 1907. – P. 1–39.
395. Warwick, R. M. Taxonomic distinctness and environmental assessment / R. M. Warwick, K. R. Clarke // Journal of Applied Ecology. – 1998. – Vol. 35, iss. 4. – P. 532–543. – <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540532.x>
396. Wasson, K. Biological invasions of estuaries without international shipping: the importance of intraregional transport / K. Wasson, C. J. Zabin, L. Bedinger, M. C. Díaz, J. S. Pearse // Biological Conservation. – 2001. – Vol. 102, iss. 2. – P. 143–153. – [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00098-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00098-2)
397. Watling, L. Functional morphology of the amphipod mandible / L. Watling // Journal of Natural History. – 1993. – Vol. 27, iss. 4. – P. 837–849. – <https://doi.org/10.1080/00222939300770511>
398. Webber, W. R. Phylum Arthropoda Subphylum Crustacea: shrimps, crabs, lobsters, barnacles, slaters, and kin / W. R. Webber, G. D. Fenwick, J. M. Bradford-Grieve, S. G. Eagar, J. S. Buckeridge, G. C. B. Poore, E. W. Dawson, L. Watling, J. B. Jones, J. B. J. Wells, N. L. Bruce, S. T. Ahyong, K. Larsen, M. A. Chapman, J. Olesen, J. S. Ho, J. D. Green, R. J. Shiel, C. E. F. Rocha, A. Lörz, G. J. Bird, W. A. Charleston // New Zealand Inventory of Biodiversity. Vol. 2: Kingdom Animalia Chaetognatha, Ecdysozoa, Ichnofossils / Ed. D. P. Gordon. – Christchurch, New Zealand : Canterbury University Press, 2010. – P. 98–232.
399. White, K. N. Leucothoidae / K. N. White, J. D. Thomas // Zootaxa. – 2009. – Vol. 2260 no. 1. – P. 494–555. – <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2260.1.29>
400. White, K. N. A taxonomic review of the Leucothoidae (Crustacea: Amphipoda) / K. N. White // Zootaxa. – 2011. – Vol. 3078, no. 1. – P. 1–113. – <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3078.1.1>
401. White, K. Commensal Leucothoidae (Crustacea, Amphipoda) of the Ryukyu Archipelago, Japan. Part III: coral rubble-dwellers / K. White, J. Reimer // ZooKeys. – 2012. – Vol. 173. – P. 11–50. – <https://doi.org/10.3897/zookeys.173.2498>

402. White, K. A checklist of amphipoda (Crustacea) collected from the mudflats of Pulau Ubin, Singapore / K. White // Raffles Bulletin of Zoology. – 2015. – Suppl. no. 31. – P. 139–142.
403. White, K. N. Red Sea Leucothoidae (Crustacea: Amphipoda) including new and re-described species / K. N. White, T. Krapp-Schickel // European Journal of Taxonomy. – 2017. – No. 324. – P. 1–40. – <https://doi.org/10.5852/ejt.2017.324>
404. Williams, C. B. Patterns in the Balance of Nature and Related Problems in Quantitative Ecology / C. B. Williams. – New York : Academy Press, 1964. – 324 p.
405. Wolff, W. J. Biomass of macrobenthic tidal flat fauna of the Banc d'Arguin, Mauritania / W. J. Wolff, A. G. Duiven, P. Duiven, P. Esselink, A. Gueye, A. Meijboom, G. Moerland, J. Zegers // Hydrobiologia. – 1993. – Vol. 258, no. 1–3. – P. 151–163. – <https://doi.org/10.1007/BF00006193>
406. World Amphipoda Database. *Nannonyx reductus* Greze, 1975. Accessed through: World Register of Marine Species. – URL: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=510803> (Accessed: 2023-04-26).
407. World Amphipoda Database. *Ampelisca spinipes* Boeck, 1861. Accessed through: World Register of Marine Species. – URL: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=101928> (Accessed: 2023-04-26).
408. World Amphipoda Database. *Chelura* Philippi, 1839. Accessed through: World Register of Marine Species. – URL: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=101483> (Accessed: 2023-04-26).
409. World Amphipoda Database. *Ampeliscidae* Krøyer, 1842. Accessed through: World Register of Marine Species. – URL: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=101364> (Accessed: 2023-04-26).
410. World Amphipoda Database. *Megaluropidae* Thomas & Barnard, 1986. Accessed through: World Register of Marine Species. – URL:

<https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=101396> (Accessed: 2023-04-26).

411. Yeom, D-J. Comparative evaluation of species diversity indices in the natural deciduous forest of Mt. Jeombong / D-J. Yeom, J. H. Kim // *Forest Science and Technology*. – 2011. – Vol. 7, no. 2. – P. 68–74. – <https://doi.org/10.1080/21580103.2011.573940>
412. Yılmaz, A. Türkiye Denizlerinde yaşayan Ampeliscidae (Amphipoda- Crustacea) türlerinin taksonomisi üzerine araştırmalar : Yüksek Lisans Tezi / A. Yılmaz ; Ege Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü. – Bornova/İzmir, Turkey, 1993. – 72 p.
413. Zintzen, V. Les amphipodes tubicoles de épaves du Plateau Continental Belge / V. Zintzen // *De Strandvlo*. – 2005. – Vol. 25, no. 2. – P. 38–49.

## ПРИЛОЖЕНИЕ А

Таблица А. 40 — Объем исследований амфипод сообщества перифитона

Район отбора фрагментов сообщества	Дата отбора фрагментов сообщества	Тип конструкции	Число отобранных фрагментов сообщества	Число идентифицированных особей амфипод	Температура t°C
Внешний рейд Севастопольской бухты	19.12.2000	Буйки	11	497247	12.0
Пос. Курортное. Карадаг.	18.09.2002	Бетонный волнорез	15	2096	21.6
Пос. Курортное. Карадаг.	14.02.2003	Бетонный волнорез	19	1411	7.2
Пос. Курортное. Карадаг.	21.05.03	Бетонный волнорез	15	6842	17.8
Пос. Курортное. Карадаг.	9.07.03	Бетонный волнорез	14	17621	23.2
Пос. Курортное. Карадаг.	12.11.2003	Бетонный волнорез	14	3523	11.2
Пос. Курортное. Карадаг.	29.02.2002	Пирс, железные сваи	15	2550	8.4
Новый Свет	6.09.2008	Бетонный волнорез	12	6222	25.0
Мыс Мартьян	04.04.2006	Бетонный волнорез	11	2878	10.1
Бухта Ласпи	22.03.2005	Бетонный мол	12	3557	7.0
Парк «Победа», Севастополь до шторма	1.04.2011	Бетонный волнорез	41	5547	9.5
Парк «Победа», Севастополь после шторма	18.04.2011	Бетонный волнорез	40	2766	10.0
Инкерман, Севастополь	16.01.2007	Железный понтонный причал	10	4900	8.5

## Продолжение таблицы А 40

Внешний рейд Севастопольск ой бухты	С 15.03.2000 По 16.08.2001	Мидийные Коллектора	14	103100	
Казачья бухта	С 02.03.2004 По 21.01.2005	Коллектор древесина	22	3817	
Внешний рейд Севастополь	04.09.2018	Бетонные тетраподы	10	270	25.5
Скала «Маяк» Карадаг	20.07.04	Скала	25		22.8
Скала «Золотые ворота» Карадаг	21.07.04	Скала	10		22.6
Скала «Иван разбойник» Карадаг	11.07.03	скала	15		12.2

Таблица А. 41 — Объем исследований амфипод галечно-песчаных грунтов

Район исследований	Дата отбора проб	Характер грунта	Число отмеченных видов	Число просмотренных особей
Бухта Ласпи	28.02.2010	Галечно-песчаный	2	100
-----///-----	12.05.2010	Галечно-песчаный	2	100
-----///-----	08.07.2010	Галечно-песчаный	2	100
-----///-----	18.08.2010	Галечно-песчаный	2	100
-----///-----	16.09.2010	Галечно-песчаный	2	100
-----///-----	28.10.2010	Галечно-песчаный	2	100
-----///-----	17.11.2010	Галечно-песчаный	2	100
-----///-----	15.12.2010	Галечно-песчаный	2	100
-----///-----	20.01.2011	Галечно-песчаный	2	100



<i>Biancolina algicola</i> Della Valle, 1893	+	+	+					
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	+	+	+					
<i>Caprella danilevskii</i> Czerniavski, 1868	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Caprella equilibra</i> Say, 1818	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879	+	+	+					
<i>Caprella mitis</i> Mayer, 1890	+	+	+					
<i>Caprella rapax</i> Mayer, 1890*	+	+	+					
<i>Cheirocratus sundevallii</i> (Rathke 1843)*	+	+	+					
<i>Chelura terebrans</i> Philippi, 1839	+	+	+				+	+
<i>Centraloecetes dellavallei</i> Stebbing, 1899	+	+	+				+	
<i>Chaetogammarus olivii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	+	+	+					
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861	+	+	+	+			+	
<i>Corophium orientale</i> Schellenberg, 1928		+	+					
<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)	+	+	+	+				
<i>Crassikorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	+		+	+				+
<i>Crassikorophium crassicorne</i> (Bruzelius, 1859)	+	+	+					
<i>Cryptochestia cavimana</i> (Heller, 1865)	+	+	+					
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1853)	+	+	+					
<i>Deflexilodes gibbosus</i> (Chevreux, 1888)	+	+	+					
<i>Deflexilodes griseus</i> (Della Valle, 1893)	+	+	+					
<i>Deshayesorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)	+	+	+					
<i>Dexamine spiniventris</i> (Costa, 1853)	+	+	+				+	
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	+	+	+					
<i>Dexamine thea</i> Boeck, 1861	+	+	+					
<i>Echinogammarus foxi</i> Chellenberg, 1828	+	+	+					
<i>Echinogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1899)			+					



<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)	+	+	+						
<i>Microprotopus longimanus</i> Chevreux, 1887	+	+	+	+					
<i>Microprotopus maculatus</i> Norman, 1867	+	+	+	+					
<i>Micropythia carinata</i> (Spence Bate, 1862)*	+		+						
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)				+	+			+	+
<i>Nannonyx propinguus</i> Chevreux 1911	+		+						
<i>Nannonyx goesii reductus</i> Greze, 1975			+						
<i>Nototropis guttatus</i> (Costa, 1851)	+	+	+				+		
<i>Nototropis massiliensis</i> (Bellan- Santini, 1975)	+	+	+						
<i>Orchestia Gammarellus</i> (Pallas, 1766)	+	+	+	+					
<i>Orchestia mediterranea</i> Costa, 1853	+	+	+						
<i>Orchestia montagui</i> Audouin, 1826	+	+	+						
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)	+	+	+						
<i>Parhyale aquilina</i> (Costa, 1857)*	+	+	+			+			
<i>Parhyale taurica</i> Grintsov, 2009			+						
<i>Periculodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)	+	+	+	+					+
<i>Photis longicaudata</i> (Spence Bate & Westwood, 1862)*	+	+	+	+	+				
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	+	+	+	+	+				+
<i>Platorchestia platensis</i> (Krøyer, 1845)	+	+	+	+	+				+
<i>Pleonexes helleri</i> (Karaman, 1975)	+	+	+						
<i>Plumulojassa ocia</i> (Spence Bate, 1862)	+	+	+	+					
<i>Protohyale (Boreohyale)</i> <i>camptonyx</i> (Heller, 1866)	+	+	+						
<i>Protohyale (Protohyale) schmidtii</i> (Heller, 1866)	+	+	+						
<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)	+	+	+						+
<i>Speziorchestia stephenseni</i> Cecchni, 1928*	+	+	+						

<i>Stenothoe marina</i> (Spence Bate, 1856)*	+	+	+
<b><i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)</b>	+	+	+
<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	+	+	+
<u><i>Talitrus saltator</i> (Montagu, 1808)*</u>	+	+	+
<b><i>Tritaeeta gibbosa</i> (Spence Bate, 1862)</b>	+	+	+

Прим: Жирным шрифтом выделены виды, зарегистрированные в пределах материалов настоящей диссертации, подчеркнутые виды не были известны к 1977 г; (\*) – ограничено побережьем Турции.

Обозначения: 1 – северная часть Атлантического Океана [223; 225; 258; 337]; 2 – Средиземное море [222]; 3 – Черное море [265]; 4 – Азовское море [30]; 5 – Центральная Америка [336]; 6 – юго-западная часть Северной Америки [336]; 7 – Сиамский залив [405]; 8 – Японское море [305; 323; 337]; 9 – южная Африка [212; 262; 263]; 10 – прибрежные воды Бразилии [320]; 11 – Новая Зеландия [397]; 12 – Аляска [337]; 13 – Австралия [277]; 14 – Субантарктика, Антарктика, Южный океан [250; 393]

Таблица А. 44. — Распределение Амфипод понто-каспийского комплекса по районам Черного моря

Виды амфипод	Регионы Черного моря				
	Ю	С	З	С-З	В
<i>Amathillina cristata</i> (G. O. Sars, 1894)	+		+	+	
<i>Cardiophilus baeri</i> G. O. Sars, 1896			+		+
<i>Chaetogammarus placidus</i> (G. O. Sars, 1896)				+	
<i>Chaetogammarus warpachowsky</i> (G. O. Sars, 1894)				+	
<i>Chelicorophium chelicorne</i> (G. O. Sars, 1895)			+	+	
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G. O. Sars, 1895)	+		+	+	
<i>Chelicorophium maeoticum</i> (Sowinsky, 1898)	+		+		
<i>Chelicorophium mucronatum</i> (G. O. Sars, 1895)			+	+	
<i>Chelicorophium nobile</i> (G. O. Sars, 1895)			+	+	
<i>Chelicorophium robustum</i> (G. O. Sars, 1895)	+		+	+	
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> (Martynov, 1924)			+	+	
<i>Compactogammarus compactus</i> (G. O. Sars, 1895)				+	
<i>Dikerogammarus gruberi</i> Mateus & Mateus, 1990	+			+	

<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	+		
<i>Dikerogammarus istanbulensis</i> Özbek & Özkan, 2011	+		
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinskyi, 1894)		+*	+
<i>Euxinia sarsi</i> (Sowinskyi, 1898)			+
<i>Euxinia weidemanni</i> (G. O. Sars, 1896)			+
<i>Gmelina costata</i> (G. O. Sars, 1894)			+
<i>Gmelinopsis tuberculata</i> (G. O. Sars, 1896)			+
<i>Iphigenella acanthopoda</i> G. O. Sars, 1896			+
<i>Iphigenella andrussowi</i> (G. O. Sars, 1894)			+
<i>Iphigenella shablensis</i> (Carausu, 1943)			+
<i>Yogmelina pusilla</i> (Sowinskyi, 1894)			+
<i>Kuzmelina kusnezowi</i> (Sowinskyi, 1894)			+
<i>Niphargogammarus intermedius</i> (Carausu, 1943)			+
<i>Niphargoides corpulentus</i> G. O. Sars, 1895			+
<i>Obesogammarus crassus</i> (G. O. Sars, 1894)			+
<i>Obesogammarus obesus</i> (G. O. Sars, 1896)			+
<i>Turcogammarus turcarum</i> Stock, 1974	+		+
<i>Pandorites podoceroides</i> G. O. Sars, 1895			
<i>Paraniphargoides motasi</i> (Carausu, 1943)			+
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> (G. O. Sars, 1894)			+
<i>Pontogammarus aestuarius</i> (Derzhavin, 1924)	+		
<i>Pontogammarus aralensis</i> (Uljanin, 1874)			
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinskyi, 1894)	+	+	+
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G. O. Sars, 1894)	+		+
<i>Shablogammarus subnudus</i> (G. O. Sars, 1896)			+
<i>Stenogammarus compressus</i> (G. O. Sars, 1894)			+
<i>Stenogammarus deminutus</i> (Stebbing, 1906)			+
<i>Stenogammarus kereuschi</i> Derzhavin & Pjatakova, 1962			+
<i>Stenogammarus (Stenogammarus) macrurus</i> (G. O. Sars, 1894)			+
<i>Stenogammarus similis</i> (G. O. Sars, 1894)			+
<i>Uroniphargoides spinicaudatus</i> (Carausu, 1943)			+

Прим. «\*» – собственные данные (устное сообщение).

Обозначения: Ю – южное побережье [344; 345; 346]; С – Северная часть Черного моря, [29; 30; 148]; З – западная часть Черного моря [148; 353; 390]; С-З – северо-западная часть Черного моря [148; 318].

Таблица А. 45. — Распределение амфипод понто-каспийского комплекса по бассейнам рек и в Азовском море [148]

Виды амфипод	Реки Чёрного и Азовского морей, Азовское море						
	Ду	Дн	Дон	Ку	Буг	Днс	Аз
<i>Amathillina cristata</i> (G. O. Sars, 1894)		+	+		+		+
<i>Cardiophilus baeri</i> G. O. Sars, 1896	+	+	+	+	+		+
<i>Chaetogammarus placidus</i> (G. O. Sars, 1896)	+	+					
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (G. O. Sars, 1894)	+	+					
<i>Chelicorophium chelicorne</i> (G. O. Sars, 1895)	+	+	+		+	+	
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G. O. Sars, 1895)	+	+			+	+	+
<i>Chelicorophium mucronatum</i> (G. O. Sars, 1895)						+	
<i>Chelicorophium nobile</i> (G. O. Sars, 1895)	+	+			+	+	
<i>Chelicorophium robustum</i> (G. O. Sars, 1895)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> (Martynov, 1924)	+	+	+	+	+	+	
<i>Compactogammarus compactus</i> (G. O. Sars, 1895)	+						
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)			+	+			+
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinskyi, 1894)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euxinia sarsi</i> (Sowinskyi, 1898)	+	+	+	+	+	+	
<i>Euxinia weidemanni</i> (G. O. Sars, 1896)	+	+	+	+	+		+
<i>Gmelina costata</i> (G. O. Sars, 1894)	+	+	+	+		+	
<i>Gmelinopsis tuberculata</i> (G. O. Sars, 1896)			+		+	+	+
<i>Iphigenella acanthopoda</i> G. O. Sars, 1896		+				+	
<i>Iphigenella andrussowi</i> (G. O. Sars, 1894)	+	+			+	+	
<i>Iphigenella shablensis</i> (Carausu, 1943)		+					
<i>Yogmelina pusilla</i> (Sowinskyi, 1894)	+	+	+		+	+	+
<i>Kuzmelina kusnezowi</i> (Sowinskyi, 1894)		+	+	+			+
<i>Niphargogammarus intermedius</i> (Carausu, 1943)	+	+			+	+	
<i>Niphargoides corpulentus</i> G. O. Sars, 1895		+					
<i>Obesogammarus crassus</i> (G. O. Sars, 1894)	+	+		+	+	+	
<i>Obesogammarus obesus</i> (G. O. Sars, 1896)	+	+	+	+	+	+	
<i>Pandorites podoceroides</i> G. O. Sars, 1895			+				+
<i>Paraniphargoides motasi</i> (Carausu, 1943)	+						
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> (G. O. Sars, 1894)	+					+	
<i>Pontogammarus aralensis</i> (Uljanin, 1874)			+				+
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinskyi, 1894)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G. O. Sars, 1894)	+	+	+	+	+	+	
<i>Shablogammarus subnudus</i> (G. O. Sars, 1896)						+	
<i>Stenogammarus compressus</i> (G. O. Sars, 1894)		+			+	+	
<i>Stenogammarus deminutus</i> (Stebbing, 1906)	+	+			+	+	
<i>Stenogammarus kereuschi</i> Derzhavin & Pjatakova, 1962	+						
<i>Stenogammarus (Stenogammarus) macrurus</i> (G. O. Sars, 1894)	+	+	+		+	+	
<i>Stenogammarus similis</i> (G. O. Sars, 1894)		+			+	+	
<i>Uroniphargoides spinicaudatus</i> (Carausu, 1943)	+						

Обозначение: «Ду» – Дунай, «Дн» – Днепр, «Дон» – Дон, «Ку» – Кубань, «Буг» – Буг, «Днс» – Днестр, «Аз» – Азовское море.

Таблица А. 46. — Распределение амфипод (без понто-каспийских видов) по районам Азовского и Черного морей

Виды амфипод	Районы Черного моря, Азовское море					
	Ю	С	З	С-З	В	Аз
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	+	+	+	+	+	+
<i>Ampelisca pseudosarsi</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	+					
<i>Ampelisca pseudospinimana</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	+					
<i>Ampelisca spinipes</i> Boeck, 1861	+					
<i>Apherusa bispinosa</i> (Spence Bate, 1857)	+	+	+	+	+	+
<i>Apherusa chiereghinii</i> Giordani-Soika, 1949	+	+				
<i>Apohyale crassipes</i> (Heller, 1866)	+	+	+			
<i>Apohyale perieri</i> (Lucas, 1849)	+	+	+	+		
<i>Apohyale prevostii</i> (Milne-Edwards, 1830)		+	+			+
<i>Britorchestia brito</i> (Stebbing, 1891)			+			
<i>Ampithoe ramondi</i> Leach, 1814	+	+	+	+	+	+
<i>Bathyporeia quilliamsoniana</i> (Bate, 1857)	+	+	+	+	+	+
<i>Biancolina algicola</i> Della Valle, 1893	+	+	+			
<i>Britorchestia brito</i> (Stebbing, 1891)			+			
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	+	+	+	+	+	
<i>Caprella danilevskii</i> Czerniavski, 1868	+	+	+			
<i>Caprella equilibra</i> Say, 1818*	+					
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879	+	+				
<i>Caprella mitis</i> Mayer, 1890	+	+				
<i>Caprella rapax</i> Mayer, 1890	+					
<i>Chaetogammarus olivii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	+	+	+	+		
<i>Cheirocratus sundevallii</i> (Rathke 1843)		+	+			
<i>Chelicorophium maeoticum</i> (Sowinsky, 1798)		+				+
<i>Chelura terebrans</i> Philippi, 1839		+				
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861		+				
<i>Corophium orientale</i> Schellenberg, 1928	+	+	+			
<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)		+				+
<i>Crassicorophium bonellii</i> (H. Milne-Edwards, 1830)	+	+	+	+		
<i>Crassicorophium crassicorne</i> (Bruzelius, 1859)		+	+	+		+
<i>Cryptochestia cavimana</i> (Heller, 1865)						
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1853)	+	+	+			
<i>Deflexilodes gibbosus</i> (Chevreux, 1888)	+	+	+		+	
<i>Deflexilodes griseus</i> (Della Valle, 1893)	+					
<i>Deshayesorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)	+	+	+			
<i>Dexamine spiniventris</i> (Costa, 1853)	+					
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	+	+	+	+	+	+

## Продолжение таблицы А 46

<i>Dexamine thea</i> Boeck, 1861		+	*			
<i>Echinogammarus foxi</i> Chellenberg, 1828	+	+	*	+		
<i>Echinogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1899)			+		+	+
<i>Echinogammarus karadagensis</i> Grintsov, 2009			+	*		
<i>Erichthonius difformis</i> H.Milne Edwards, 1830	+	+	+	+	+	+
<i>Erichthonius rubricornis</i> (Simpson, 1853)				+		
<i>Erichthonius punctatus</i> (Spence Bate, 1857)	+			+		
<i>Gammarellus angulosus</i> (Rathke, 1843)				+		
<i>Gammarellus carinatus</i> (Rathke, 1843)			+			+
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)	+	+	+	+	+	+
<i>Gammarus crinicornis</i> Stock, 1866	+	+	+			
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1866	+	+	+	+		
<i>Gammarus subtylicus</i> Stock, 1866	+	+	+	+		
<i>Harpinia crenulata</i> (Boeck, 1871)	+					
<i>Harpinia dellavallei</i> Chevreux, 1910	+					
<i>Hyale pontica</i> Rathke, 1847	+	+	+	+		+
<i>Jassa pusilla</i> (Sars, 1894)			+	+		
<i>Jassa marmorata</i> Holmes, 1905	+	+	*			
<i>Leptocheirus pilosus</i> Zaddach, 1844	+	+	+			
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	+					
<i>Medicorophium runcicorne</i> (Della Valle, 1893)	+	+	+			+
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869			+	+		+
<i>Megaluropus agilis</i> Hoek, 1889			+	+		+
<i>Megaluropus massiliensis</i> Ledoyer, 1976			+	*	+	
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	+	+	+	+		+
<i>Microdeutopus algicola</i> Della Valle, 1893	+			+		
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke, 1843)			+	+		+
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	+	+	+	+		+
<i>Microdeutopus stationis</i> Della Valle, 1893	+			+		
<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)	+	+	+			+
<i>Microprotopus longimanus</i> Chevreux, 1887			+	+	+	+
<i>Microprotopus maculatus</i> Norman, 1867			+	*	+	+
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	+	+	+			
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)			+	*	+	
<i>Micropythia carinata</i> (Spence Bate, 1862)	+			+		
<i>Nannonyx propinguus</i> Chevreux, 1911	+					
<i>Nannonyx reductus</i> Greze, 1975			+			
<i>Nototropis guttatus</i> (Costa, 1851)	+	+	+	+	+	+
<i>Nototropis massiliensis</i> (Bellan-Santini, 1975)	+	+	*			
<i>Orchestia bottae</i> H. Milne-Edwards, 1840			+		+	+
<i>Orchestia cavimana</i> Heller, 1865	+			+	+	
<i>Orchestia gammarellus</i> (Pallas, 1766)	+	+	+			+
<i>Orchestia mediterranea</i> Costa, 1853	+	+				
<i>Orchestia montagui</i> Audouin, 1826	+	+	+	+		
<i>Orchestia stephenseni</i> Cecchni, 1928	+					
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)	+	+	+			+
<i>Parhyale aquilina</i> (Costa, 1857)	+					

## Продолжение таблицы А 46

<i>Parhyale taurica</i> Grintsov, 2009		+	*				
<i>Periculodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Photis longicaudata</i> (Spence Bate & Westwood, 1862)	+						
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769	+	+	+	+	+		
<i>Platorchestia platensis</i> (Krøyer, 1845)	+	+	*				
<i>Pleonexes helleri</i> (Karaman, 1975)	+	+	+			+	+
<i>Plumulojassa oca</i> (Spence Bate, 1862)	+	+	+	+			+
<i>Protohyale (Boreohyale) camptonyx</i> (Heller, 1866)	+						
<i>Protohyale (Protohyale) schmidtii</i> (Heller, 1866)	+	+	*				
<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)		+	+				
<i>Centraloecetes dellavallei</i> Stebbing, 1899	+	+	+			+	
<i>Stenothoe marina</i> (Spence Bate, 1856)	+		+				+
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1815)	+	+	+	+	+		
<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	+	+	+	+	+		
<i>Talitrus saltator</i> (Montagu, 1808)	+		+				
<i>Tritaeta gibbosa</i> (Spence Bate, 1862)	+	+					

Прим: «\*» – собственные данные.

Обозначения: Ю – южное побережье [206; 253; 254; 260; 261; 308; 367; 369; 370]; С – Северная часть Черного моря, [29; 30; 32; 35; 37; 39; 40; 41; 42; 43; 44; 45; 46; 48; 49; 50; 52; 53; 54; 55; 56; 57; 58; 59; 265; 266; 267; 268; 270; 271]; З – западная часть Черного моря [353; 383; 390]; С-З – северо-западная часть Черного моря [109; 148; 318]; В – восточная часть Черного моря, Кавказ [100; 104]; Аз – Азовское море [29; 30; 70; 148; 163; 178; 311]. Номера литературных источников приводятся в соответствии со списком литературы в диссертации



Рисунок А. 133. *Ampelisca sevastopoliensis* Grintsov, 2011. Самка, Севастополь. Масштаб 1 мм



Рисунок А. 134. *Echinogammarus karadagiensis* Grintsov, 2009. Самец, бухта Ласпи. Масштаб 1 мм

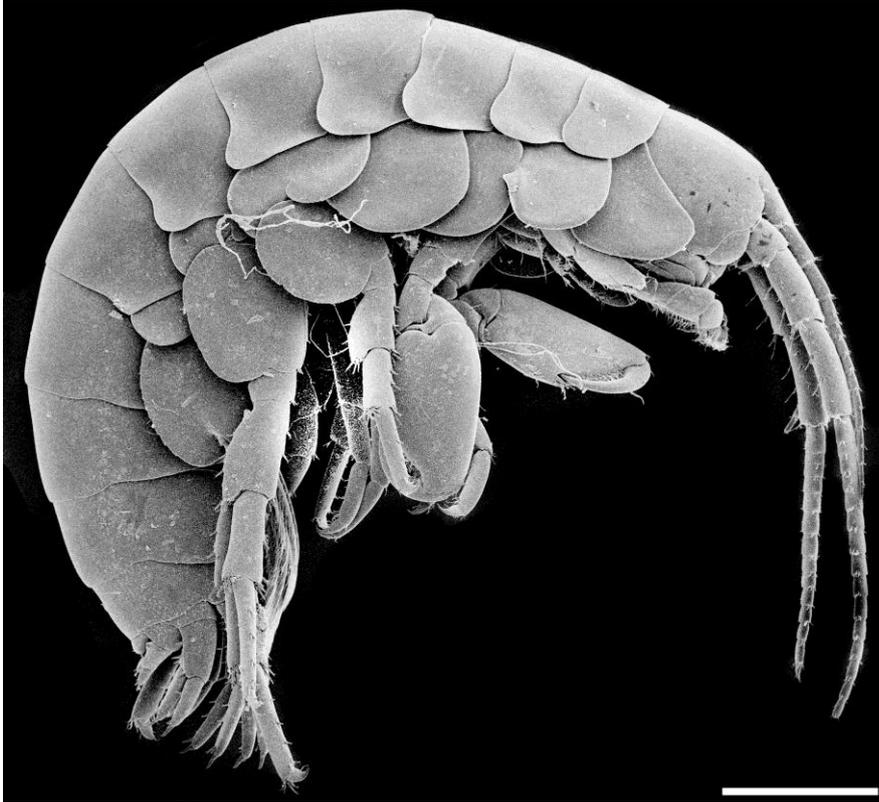


Рисунок А. 135. *Parhyale taurica* Grintsov, 2009. Самец, бухта Ласпи, Крым. Масштаб 1 мм

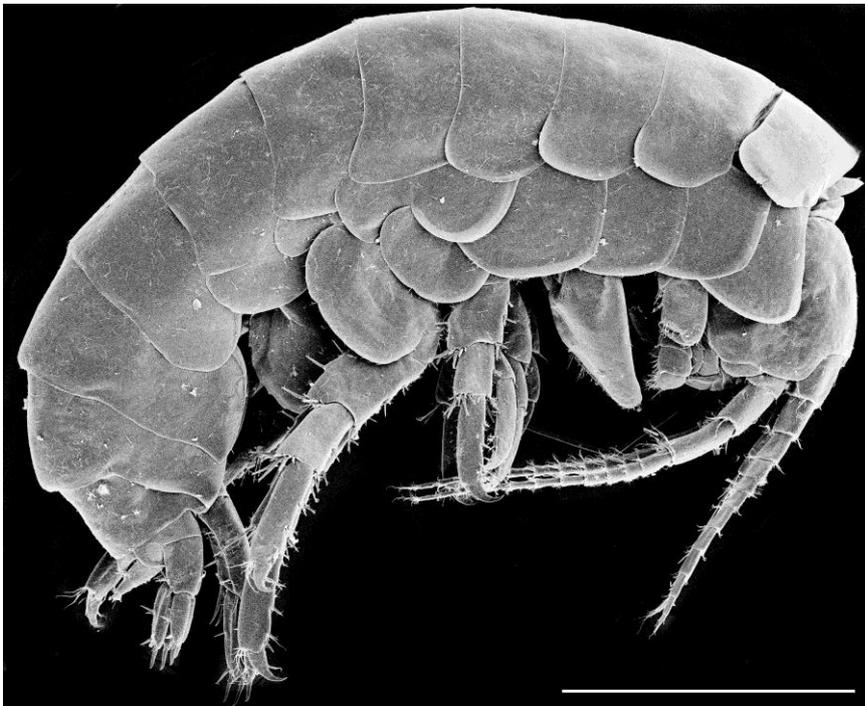


Рисунок А. 136. *Apohyale crassipes* (Heller, 1866). Самец, Новый Свет, Крым. Масштаб 1 мм

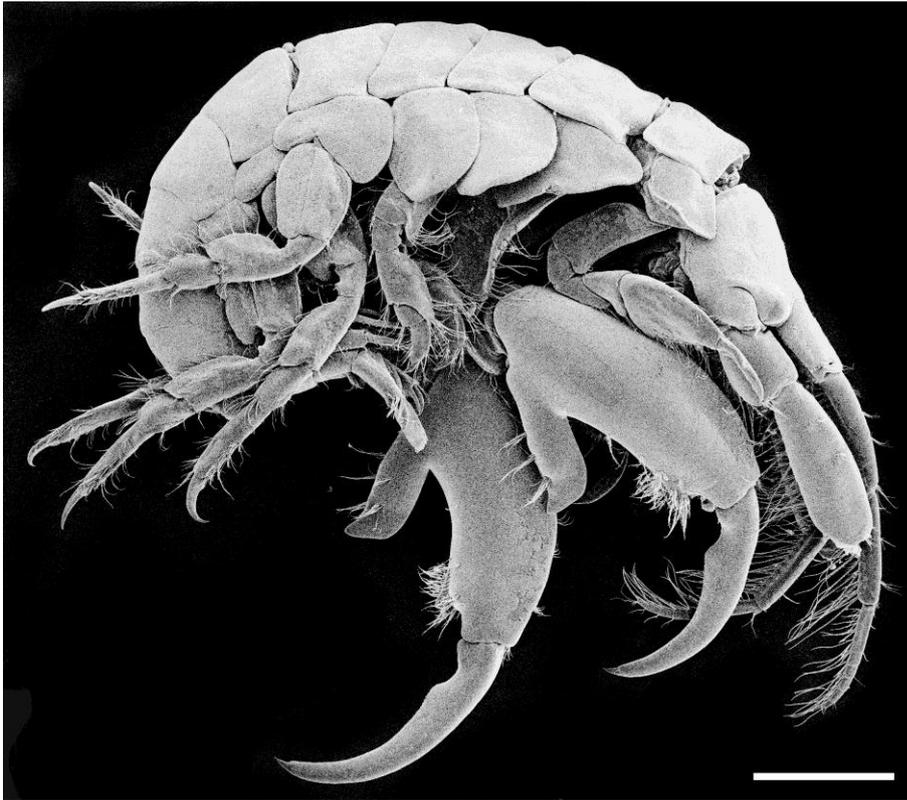


Рисунок А. 137. *Jassa marmorata* Holmes, 1905. Самец, Севастополь. Масштаб 1 мм

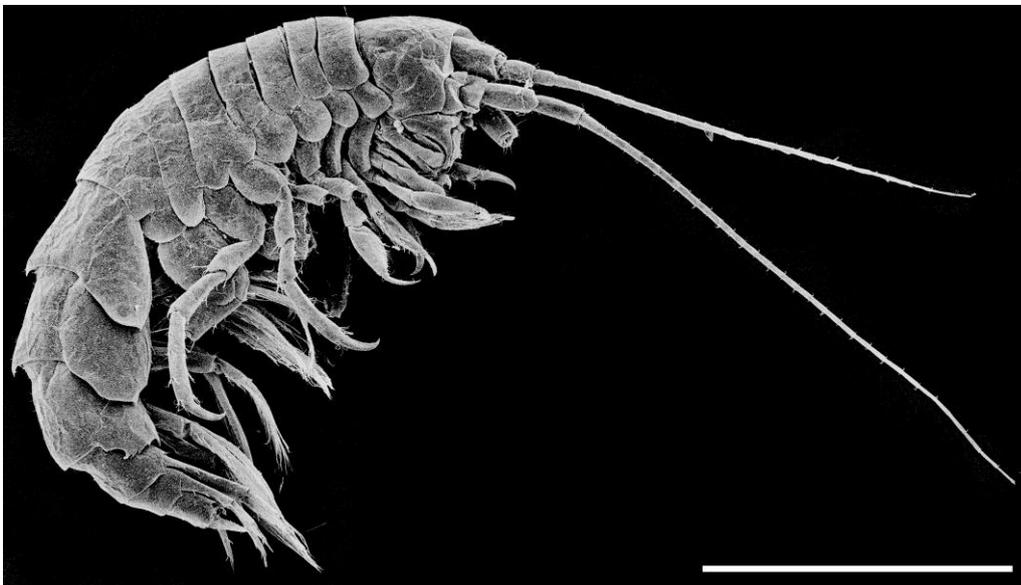


Рисунок А. 138. *Apherusa chiereghinii* Giordani-Soika, 1949. Самец, Севастополь.  
Масштаб 1 мм

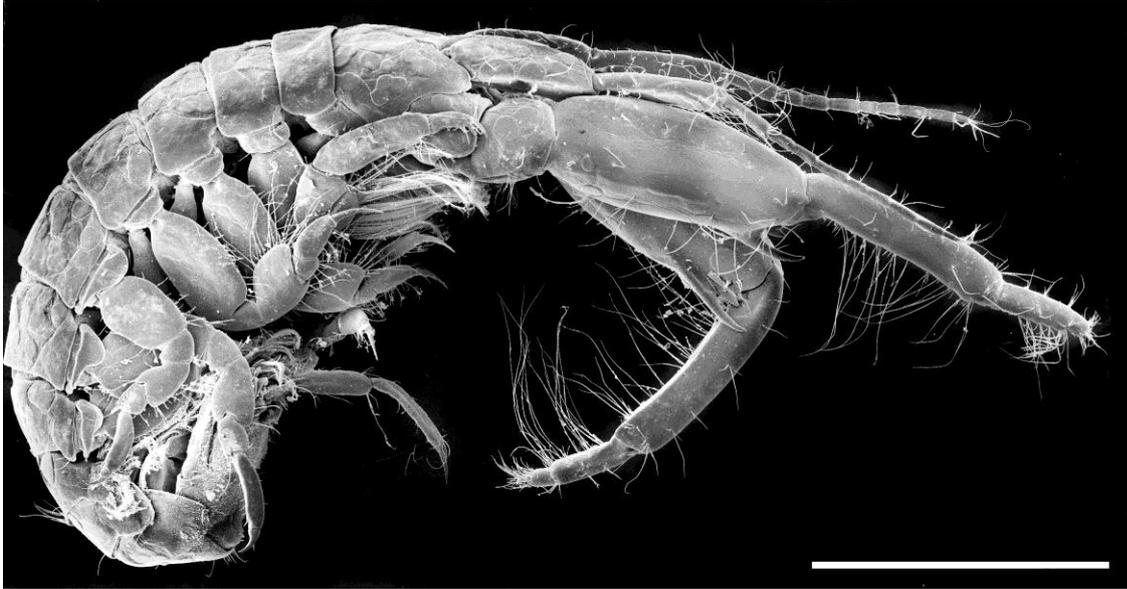


Рисунок А. 139. *Monocorophium insidiosum* (Crawford, 1937). Самец, Севастополь.  
Масштаб 1 мм



Рисунок А. 140. *Nototropis massiliensis* (Bellan-Santini, 1975). Самец, Севастополь.  
Масштаб 1 мм



Рисунок А. 141. *Echinogammarus foxi* Chellenberg, 1828. Самец, Севастополь. Масштаб 1 мм

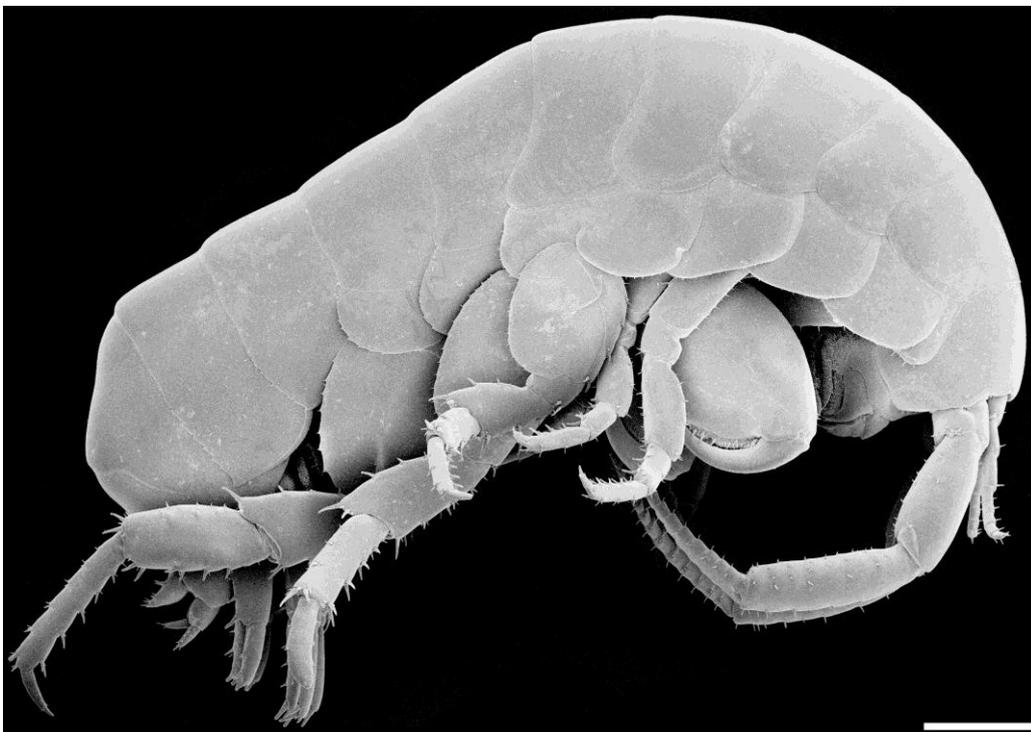


Рисунок А. 142. *Platorchestia platensis* (Krøyer, 1845). Самец, Лебяжий острова, Крым. Масштаб 1 мм



Рисунок А. 143. *Caprella equilibra* Say, 1818. Самец, Лебяжьи острова, Крым. Масштаб 1 мм



Рисунок А. 144. *Microprotopus* cf. *maculatus*. Самец, внешний рейд Севастопольской бухты, Крым. Масштаб 1 мм

Таблица А. 47. — Последовательность азотистых оснований в «COI» и «16S» для *E. karadagiensis* (данные NCBI)

>ON258047.1 *Echinogammarus karadagiensis* voucher RUS21-10\_ECKA1 cytochrome oxidase subunit 1 (COI) gene, partial cds; mitochondrial

GGAGCTTGAGCAAGAGTCATCGGAACTTCTATAAGAATAATTATTCGGTCAGAATTAAGT  
 GCCCCTGGTAACTTAATCGGGAGAGACCAACTATATAATGTTATAGTCACTGCTCACGCC  
 TTTATCATAATTTTTTTTATGGTCATACCAATTATAATTGGTGGATTCGGTAATTGATTAGT  
 ACCTCTAATGCTAGGAAGTCCAGATATGGCCTTCCCACGCATAAATAATATAAGATTCTG  
 ACTTTTACCCCCTTCTCTGACTTTACTTATTATAAGGTCTTTAGTCGAAAGGGGAGCTGGA  
 ACAGGGTGAAGTGTCTATCCTCCTCTATCAGGCCCCACTGGTCACAGTGGGGCATCTGTTG  
 ATCTAGCTATTTTCTCTTTACATTTAGCCGGAGCTTCCTCTATCCTAGGAGCTATCAATTTT  
 ATTTCTACTGTTCTAAATATGCGAACTACAAACATACATATAGACCAAATACCTTTATTTG  
 TTTGATCAGTCTTCATTACAGCTATTTTGCTACTGTTATCCCTGCCCGTTTTAGCAGGGCGCT  
 ATTACCATGTTATTGACTGACCGAAATTTAAATACTTCTTTTTTTGACCCAAGAGGGGGAG  
 GAGACCCAATTCTGTATCAACACTTATTTTG

>ON258095.1 *Echinogammarus karadagiensis* voucher RUS21-10\_ECKA2 cytochrome oxidase subunit 1 (COI) gene, partial cds; mitochondrial

GGAGCTTGAGCAAGAGTCATCGGAACTTCTATAAGAATAATTATTCGGTCAGAATTAAGT  
 GCCCCTGGTAACTTAATCGGGAGAGACCAACTATATAATGTTATAGTCACTGCTCACGCC  
 TTTATCATAATTTTTTTTATGGTCATACCAATTATAATTGGTGGATTCGGTAATTGATTAGT  
 ACCTCTAATGCTAGGAAGTCCAGATATGGCCTTCCCACGCATAAATAATATAAGATTCTG  
 ACTTTTACCCCCTTCTCTGACTTTACTTATTATAAGGTCTTTAGTCGAAAGGGGAGCTGGA  
 ACAGGGTGAAGTGTCTATCCTCCTCTATCAGGCCCCACTGGTCACAGTGGGGCATCTGTTG  
 ATCTAGCTATTTTCTCTTTACATTTAGCCGGAGCTTCCTCTATCCTAGGAGCTATCAATTTT  
 ATTTCTACTGTTCTAAATATGCGAACTACAAACATACATATAGACCAAATACCTTTATTTG  
 TTTGATCAGTCTTCATTACAGCTATTTTGCTACTGTTATCCCTGCCCGTTTTAGCAGGGCGCT  
 ATTACCATGTTATTGACTGACCGAAATTTAAATACTTCTTTTTTTGACCCAAGAGGGGGAG  
 GAGACCCAATTCTGTATCAACACTTATTTTG

>ON258251.1 *Echinogammarus karadagiensis* voucher RUS21-10\_ECKA1 16S ribosomal RNA gene, partial sequence; mitochondrial

TTGTAGACCGGTATGAACGGCTTAATTTATCAAGTGAGTTTGTTTAACTGAATGTGAAATT  
 AAAGATTAAGTAATAATTCTTTAATATATTATGGGACGATAAGACCCTAAAAGCTTTATA  
 AGTAGGTTTAAGGATGGTGGTATTTTAAAATTTAGTTAACTGGGGTAGTTTATTTTTATAA  
 ATTATATATTTACTAGAAGATCCTTAAAATTAAGATTTTCGTGGGTAGTTACTTTAGGGAT  
 AACAGTGCCATATATTTAGGGAGACCAGATCTATAAATATGTTTGCTACCTCGATGTTGA  
 ATTAGATTATCTAAATGGACAAAAAATATATGAGAAAGTTTGTTCAACTTTTAAATTTCTA  
 CATGATCTGAGTTCAAACCGG

>ON258287.1 *Echinogammarus karadagensis* voucher RUS21-10\_ECKA2 16S ribosomal RNA  
 gene, partial sequence; mitochondrial

TTGTAGACCGGTATGAACGGCTTAATTTATCAAGTGAGTTTGTTTAACTGAATGTGAAATT  
 AAAGATTAAGTAATAATTCTTTAATATATTATGGGACGATAAGACCCTAAAAGCTTTATA  
 AGTAGGTTTAAGGATGGTGGTATTTTAAAATTTAGTTAACTGGGGTAGTTTATTTTTATAA  
 ATTATATATTTACTAGAAGATCCTTAAAATTAAGATTTTCGTGGGTAGTTACTTTAGGGAT  
 AACAGTGCCATATATTTAGGGAGACCAGATCTATAAATATGTTTGCTACCTCGATGTTGA  
 ATTAGATTATCTAAATGGACAAAAAATATATGAGAAAGTTTGTTCAACTTTTAAATTTCTA  
 CATGATCTGAGTTCAAACCGG

Таблица А. 48. — Количество шипов на элементах уропод видов родов *Apothyale*, *Huyle*,  
*Protohyale* (в процентах отражена доля каждого варианта количества шипов особей от  
 общего числа исследованных особей)

Виды амфипод	Уроподы и их элементы	
	Стебельки U I. Внешняя сторона (Внутренняя сторона.)	
	Самцы	Самки
<i>A. perieri</i>	2 – 1%, 3 – 99% (1 – 0,25%, 2 – 99,75%)	3 – 100% (1 – 0,25%, 2 – 99,75%)
<i>A. crassipes</i>	3 – 1%, 4 – 21,3% , 5 – 77,7% (2 – 87,95%, 3 – 12,05%)	1 – 0,51%, 3 – 0,76% , 4 – 37,06%, 5 – 60,41%, 6 – 1,27% (2 – 59,39%, 3 – 40,61%)
<i>P. schmidtii</i>	3 – 1,67%, 4 – 28,9%, 5 – 70%, 6 – 0,6% (1 – 2,22%, 2 – 95,6%, 3 – 2,22%)	4 – 80% , 5 – 20% (1 – 0,56%, 2 – 99,44%)

<i>H. pontica</i>	3 – 8,40%, 4 – 72%, 5 – 19,6% (2 – 11%, 3 – 88%, 4 – 1%)	2 – 0,84%, 3 – 46%, 4 – 47%, 5 – 4% (1 – 1%, 2 – 41%, 3 – 58%)
-------------------	---	---

## Внешние и (внутренние) ветви U I

<i>A. perieri</i>	1 – 79%, 2 – 19,5%, 3 – 0,5% (1 – 86%, 2 – 14%)	0 – 0,25%, 1 – 94%, 2 – 5,75% (1 – 86%, 2 – 14%)
<i>A. crassipes</i>	0 – 0,36%, 1 – 3,61%, 2 – 56%, 3 – 38,3%, 4 – 2,17% (1 – 41,5%, 2 – 57,04%, 3 – 1,44%)	1 – 72,94%, 2 – 26,55%, 3 – 0,52% (1 – 72,94%, 2 – 26,55%, 3 – 0,52%)
<i>P. schmidtii</i>	1 – 6,74%, 2 – 80,9%, 3 – 12,4% (2 – 45,26%, 3 – 51,2%, 4 – 0,56%)	1 – 53,3%, 2 – 46,7% (0 – 0,56%, 1 – 6,11%, 2 – 81,11%, 3 – 12,2%)
<i>H. pontica</i>	0 – 2%, 1 – 67% , 2 – 31% (1 – 10%, 2 – 69% 3 – 21%)	0 – 1%, 1 – 77%, 2 – 21%, 3 – 1% (1 – 36%, 2 – 50%, 3 – 13%)

## Стебелек U II. Внешняя сторона. (Внутренняя сторона)

<i>A. perieri</i>	1 – 0,75% , 2 – 99,25% (0, 1, 2)	1 – 100% (0, 1)
<i>A. crassipes</i>	1 – 0,35%, 3 – 52,5%, 4 – 47,2% (1)	2 – 0,51%, 3 – 87,95%, 4 – 11,28%, 5 – 0,26% (0, 1)
<i>P. schmidtii</i>	1 – 1,67%, 2 – 75%, 3 – 23,3% (1)	2 – 95,6%, 3 – 4,5% (1)

---

<i>H. pontica</i>	2 – 28%, 3 – 71%, 4 – 1% (1)	2 – 1%, 3 – 87%, 4 – 12% (1)
Внешние и (внутренние) ветви U II		
<i>A. perieri</i>	1, 2 (0, 1, 2)	1, 2 (1, 2)
<i>A. crassipes</i>	0, 1, 2, 3 (1, 2, 3, 4)	1, 2, 3 (0, 1, 2, 3)
<i>P. schmidtii</i>	1, 2 (0, 1, 2)	0, 1, 2 (0, 1, 2)
<i>H. pontica</i>	0, 1, 2 (1,2)	0, 1 (0, 1, 2)

Таблица А. 49. — Распределение видов амфипод по глубине

Виды амфипод	Минимальная глубина (м)				Максимальная глубина (м)			
	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>A. diadema</i>		0			200			
<i>A. chiereghinii</i>				0		120		
<i>A. crassipes</i>	0			0	5			
<i>A. perieri</i>		0		0		5		
<i>A. ramondi</i>				0	68			
<i>B. algicola</i>	0			0	22			
<i>C. acanthifera</i>		0		0		130		
<i>C. crassicornis</i>	0			0	15			
<i>C. danilevskii</i>	0			0	20			
<i>C. liparotensis</i>	0			0	35			
<i>C. mitis</i>	0			2	5			
<i>C. olivii</i>			0	0			30	
<i>C. terebrans</i>			Обитает в древесине и питается ей.					
<i>D. deshayesii</i>	0			<0	0			
<i>D. spinosa</i>		0		0		90		
<i>D. thea</i>	0			0	15			
<i>E. foxi</i>				0				15
<i>E. ischnus</i>				0				
<i>E. karadagensis</i>				0				
<i>E. difformis</i>			0	0			25	
<i>G. carinatus</i>		0		0		70		
<i>G. aequicauda</i>	0			0	21			
<i>G. crinicornis</i>	0			2	8			
<i>G. insensibilis</i>		0		1		40		
<i>H. pontica</i>		0		0		30		
<i>J. marmorata</i>	0			0	10			
<i>M. runcicorne</i>				8		130		
<i>M. palmata</i>		0		0		40		
<i>M. gryllotalpa</i>	0			0	60			

## Продолжение таблицы А 49

<i>M. versiculatus</i>		5		100
<i>M. maculatus</i>		0	7	
<i>M. acherusicum</i>	0	0	20	
<i>M. insidiosum</i>	0	0	20	
<i>N. reductus</i>		5		
<i>N. massiliensis</i>	2	1	85	
<i>O. gammarellus</i>	0	<0		
<i>O. mediterranea</i>	0	<0		
<i>O. montagui</i>	0	<0		
<i>P. helleri</i>		0	50	
<i>P. ocia</i>	0	0	20	
<i>P. taurica</i>		0		15
<i>P. platensis</i>	0	<0		
<i>P. phasma</i>	0	1	100	
<i>P. schmidti</i>	0	0	30	
<i>S. monoculoides</i>	0	0	80	
<i>T. gibbosa</i>	3		80	

Обозначения: 1 – [222]; 2 – [29; 30]; 3 – [100]; 4 – [32; 35; 37; 39; 40; 41; 42; 43; 44; 45; 46; 48; 49; 50; 52; 53; 54; 55; 56; 57; 58; 59; 265; 266; 267; 268; 270; 271]

Таблица А. 50. — Распределение амфипод по эпифитонам и биоценозам

Виды амфипод	Данные Киселевой, 1981 [100]											Данные Маккавеевой, 1979 [133]				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>A. diadema</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+
<i>A. ramondi</i>	+			+								+	+	+		+
<i>B. algicola</i>												+	+	+		
<i>C. acanthifera</i>	+	+	+									+	+			
<i>C. crassicornis</i>												+		+		
<i>C. danilevski</i>												+	+	+		
<i>C. liparotensis</i>												+	+	+		
<i>C. olivii</i>				+								+		+		
<i>D. spinosa</i>	+	+	+	+								+	+	+	+	+
<i>E. difformis</i>	+			+								+	+	+		+
<i>G. carinatus</i>		+	+									+	+			
<i>G. insensibilis</i>																+
<i>M. runcicorne</i>	+	+	+		+	+	+	+			+					
<i>M. palmata</i>												+		+		
<i>M. gryllotalpa</i>												+		+		
<i>M. versiculatus</i>	+	+			+	+						+	+			
<i>M. acherusicum</i>														+		
<i>P. helleri</i>	+											+	+	+	+	
<i>P. ocia</i>												+	+			
<i>S. monoculoides</i>		+										+	+	+		



