

На правах рукописи

**Гринцов
Владимир Андреевич**

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

Специальность 1.5.16 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

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

Севастополь – 2023

Работа выполнена в Отделе аквакультуры и морской фармакологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (ФИЦ ИнБЮМ), г. Севастополь

Научный консультант:

Рябушко Виталий Иванович – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, главный научный сотрудник отдела аквакультуры и морской фармакологии ФИЦ ИнБЮМ, г. Севастополь

Официальные оппоненты:

Буруковский Рудольф Николаевич – доктор биологических наук, профессор кафедры аквакультуры, биологии и болезней гидробионтов Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Калининградский государственный технический университет», г. Калининград.

Синев Артем Юрьевич – доктор биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», г. Москва.

Тимофеев Максим Анатольевич – доктор биологических наук, директор Научно-исследовательского института биологии, профессор кафедры гидробиологии и зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Иркутский государственный университет», г. Иркутск.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург.

Защита диссертации состоится «18» октября 2023 г. в 10:00 на заседании диссертационного совета 24.1.221.01 (Д900.099.01) при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Федеральном исследовательском центре «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», по адресу: 299011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2. E-mail: dissovet@ibss-ras.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФИЦ ИнБЮМ по адресу: 299011, РФ, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2, и на сайте: <https://ibss-ras.ru/science/dissertation-council-24-1-221-01/announcement/2280/>

Автореферат разослан «___» _____ 2023 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Поспелова Наталья Валериевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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 значимость данной группы в функционировании морских экосистем. Некоторые виды амфипод являются паразитами других организмов (Тахтеев, 1993, 1998). 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 (Тихий, 1911; Милославская, Паули, 1931; Мордухай-Болтовской, 1937, 1939, 1970; Милославская, 1939; Сăgăușu, Сăgăușu, 1943, 1955, 1956; Булычева, 1957; Вълканов, 1957; Маринов, 1960; 1965, 1968; Vacescu et al., 1962, 1971; Грезе, 1966, 1975, 1977, 1985; Мордухай-Болтовской и др., 1969, 1972; Василенко, 1974; Кънева-Абаджиева, Маккавеева, 1985; Petrescu, 1998; Sezgin, 1998; Sezgin et al., 2001; Eryilmaz, Eryilmaz, 2003; Gönlügür, 2003, 2006; Ersoy-Karaçuha, 2006; Kırkım et al., 2006; Sezgin, Katağan, 2006; Uzunova, 2012; Todorova et al., 2015; Kudrenko, 2016; Брагина 2017; Кудренко, 2017; Симакова, 2017; Kolyuchkina et al., 2019). Ряд работ посвящено изучению биологии и экологии амфипод этих морей (Воробьев, 1949; 2014; Мордухай-Болтовской, 1949; Бриксина, 1950; Иванов, 1962; Грезе, 1966, 1975, 1977, 1985; Сущеня, Аболмасова, 1968, 1969; Мордухай-Болтовской и др., 1969; Евченко, Киселева, 1981; Киселева, 1981; Маккавеева, 1985; Тереньтьев, 2015; Колючкина и др., 2017; Кудренко, 2017). Если по таксономии амфипод имеются достаточно полные сводки, за

исключением Кавказского побережья, то особенности функционирования амфипод как компонентов 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 ее фаунистического состава, вселением новых видов в Чёрное море. И, наконец, нельзя не учитывать те изменения, которые продолжают в прибрежных экосистемах морей под влиянием антропогенной деятельности, и которые могут оказать то или иное влияние на их качественные характеристики. Все сказанное выше и послужило основой для проведения исследований структурных и функциональных 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 («krivo» – 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 рачков в качестве корма для культивируемых рыб и ценных беспозвоночных. Данные по экологии и биологии 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 охране 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 на 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» (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.); 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). Статистический анализ выполняли 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, изложена на 435 страницах, включает 145 рисунков, 51 таблицу. В списке литературы приведено 412 источников, из них 215 на иностранных языках.

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 международных базах данных WoS и Scopus проиндексированы 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.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. научно-информационным отделом 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.

Основное содержание работы

Глава 1 Состояние изученности амфипод Чёрного и Азовского морей (обзор литературы). В настоящей главе проанализированы опубликованные отечественные и зарубежные источники, посвященные таксономическим, фаунистическим, экологическим, биологическим и генетическим исследованиям амфипод Черного и Азовского морей за период с 1837 г. по настоящее время.

Глава 2 Материал и методы. Материал собирали с 1999 по 2022 гг. в различных районах побережья Крыма (Лебяжьих острова, м. Тарханкут, оз. Донузлав, Севастопольская и Ласпинская бухты, м. Мартьян, Новый Свет, Карадаг, м. Казантип). Пробы перифитона с искусственных и естественных субстратов с глубины до 15 м отбирали скребком или с помощью водолаза в рамку с сетью из мельничного газа (ячей 0,5 мм). Пробы амфипод из скоплений водорослей на дне (0-15 м) собирали с помощью рамки с сетью из мельничного газа с ячейей 0,5 мм, пробы грунта и фрагментов водорослей с супралиторали и зоны заплеска пляжей – вручную. Материал фиксировали по стандартной методике 5% раствором формалина или 75%, 96% раствором этанола (96% раствор для генетического анализа).

В лаборатории особей идентифицировали с использованием световых микроскопов МБС-9 и Микмед-5. Кроме того, фотографии амфипод сделаны с использованием сканирующего электронного микроскопа Hitachi SU 3500.

Изучены видовой, размерный, половой состав и плотность распределения амфипод. Учитывали показатели амфипод в сообществах с мидией-эдификатором и митилястером – эдификатором перифитона.

Методика выделения экологических групп, экоморф и жизненных форм. Основываясь на определениях экологических групп, экоморф (по: Алеев, 1980)

и жизненных форм (по: Дедю, 1990), методика их выделения для амфипод Чёрного и Азовского морей разделена на 2 этапа.

Первый этап. Экологические группы амфипод выделяли по принципу сходства их способов скрыться от хищников и неблагоприятных факторов и/или потребностей в пище, сопровождающиеся сходными изменениями морфологии, закрепившимися в генотипе. Таких групп выделено пять: трубкожилы, кривосиниты, перфораторы, комменсалы и мезопсаммофилы.

На втором этапе выделены экоморфы и жизненные формы с использованием понятия идиоадаптаций морфологических признаков (Северцов, 1949). Экоморфам среди анализируемых амфипод Чёрного и Азовского морей соответствует только одна группа амфипод семейства Caprellidae. Все остальные амфиподы отнесены к ряду жизненных форм внутри экологических групп. В основе выделения – идиоадаптационные признаки морфологии, отвечающие тем требованиям среды обитания, к которым эти жизненные формы наиболее приспособлены.

Статистические параметры рассчитаны для следующих групп амфипод: особей всех обнаруженных видов; трубкожилов; кривосинитов. Встречаемость и представленность рассчитывали для видов, входящих в категорию типичных для водорослей (Грезе 1977; 1985). Для оценки сопряженности изменений количественных показателей использовали парные корреляции Пирсона (Урбах, 1964; Лакин, 1980). При анализе структуры сообществ применяли индексы Шеннона, доминирования Симпсона, Маргалёфа, Бергер-Паркера, полидоминантности (Песенко, 1982; Бигон и др., 1989; Hammer et al., 2001; Алещенко и др., 2002). Фаунистические комплексы выделяли на основании результатов кластерного анализа. В качестве меры сходства использовали индекс Брея-Кертиса, для построения дендрограмм – метод групповых средних (Warwick, Clarke, 1998). Из методов ординации выбрано многомерное шкалирование (Песенко, 1982; Townsend et al., 1983; Бигон и др., 1989; Hammer et al., 2001; Алещенко и др., 2002); оценку таксономического разнообразия проводили по индексу таксономического своеобразия Δ^+ и его варибельности Δ^+ (Warwick, Clarke, 1998).

Для оценки меры представленности групп амфипод использовали формулу для расчета их встречаемости, примененную не к видам, а к пробам (количество видов в пробах относительно количества видов, известных для всего азово-черноморского региона, выраженное в %), что позволяет расширить область применения формулы встречаемости для решения других задач. Представленность отражает степень заселения видами конкретного участка изученных биотопов и, соответственно, насколько 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: $\lambda = \sigma/\sqrt{M}$, где σ – среднее квадратичное отклонение, M – среднее значение (Лексис, 1968).

Глава 3 Таксономический состав амфипод Чёрного и Азовского морей.

В Чёрном море зарегистрировано 143 вида амфипод, относящихся к 66 родам 26 семействам 3 подотрядам. Большинство видов амфипод принадлежат к подотряду Senticaudata (20 семейств, 59 родов, 120 видов). Наибольшее число видов приходится на семейства Pontogammaridae (18), Gammaridae (17), Corophiidae (14). Десять семейств представлены 1-3 видами. Подотряд Amphilochidea включает значительно меньше таксонов (8 семейств, 12 родов, 23 вида). Наибольшее число видов в семействах не превышает 4. Подотряд Colomastigidea включает единственный вид рода *Colomastix* (*C. pusilla*). Преобладающий подотряд в Чёрном и Азовском морях – Senticaudata. Разнообразие амфипод на уровне семейств представлено существенно шире, чем на уровне родов или видов внутри этих семейств, что согласуется с другими регионами Мирового океана (Lowry, 2000; Al-Yamani et al., 2012, 2019; White, 2015; Буруковский, 2018, 2019;). Наиболее богатые видами регионы Чёрного моря – Крым и побережье Турции (рис. 1).

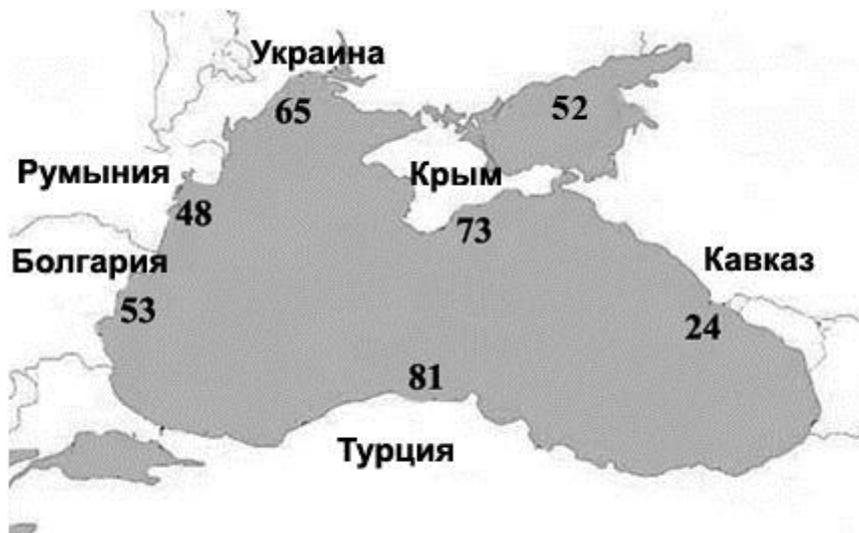


Рисунок 1 — Число видов амфипод, зарегистрированных в прибрежье акваторий Чёрного и Азовского морей

Таксономическое разнообразие амфипод в Азовском море существенно ниже, чем в Чёрном море. Отмечено 2 подотряда: Senticaudata (14 семейств, 29 родов, 36 видов) и Amphilochidea (4 семейства, 4 рода, 4 вида). За 35 лет после работы И.И. Грезе (Грезе, 1985) у 25 из 80 видов амфипод (исключая понто-каспийские виды) изменился таксономический статус и 23 вида либо вселились, либо не были отмечены, либо были обнаружены как новые для науки.

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. karadagiensis*

идентификаторы последовательностей в базе GenBank NCBI следующие: по “COI” (ON258047.1 и ON258095.1); по “16S” (ON258287.1 и ON258251.1).

Глава 4 Формирование и хорология фаунистического состава амфипод Чёрного и Азовского морей. *Хронология.* В процессе геологического формирования Чёрного моря вслед за изменением солёности с 5 до 30 ‰ (Зайцев, 2006) менялся таксономический состав амфипод. Наиболее древними являются амфиподы Карангатского бассейна, а наиболее молодыми – каспийские виды, вселившиеся в четвертичный период (Грезе, 1977). В современное время в Чёрном и Азовском морях по признакам пространственного распределения и солёности сформировались 2 группы амфипод. Первая группа – понто-каспийские виды, ограниченные почти исключительно эстуариями рек и распресненными лиманами (<3 ‰). Во вторую группу входят все другие виды амфипод, заселившие акваторию Чёрного и Азовского морей.

Хорология. После сводок И.И. Грезе (Грезе, 1977; 1985) хорология амфипод (без понто-каспийских видов) изменилась. По данному показателю возможно выделить 2 группы амфипод: виды, чья хорология не изменилась (39 видов) и виды, чей ареал существенно расширился (15 видов). Причина расширения ареалов остается неясной, поскольку это может быть следствием и продолжающихся исследований и реального распространения видов по акватории Мирового океана. Большинство из 29 видов, не отмеченных в 1985 г. ограничены Атлантическим океаном, бассейнами Средиземного и Чёрного морей. В результате амфипод Чёрного и Азовского морей (без понто-каспийских видов) можно охарактеризовать как обедненную Средиземноморско-Атлантическую группу с примесью представителей других океанов, доля которых не превышает 20 % от общего числа амфипод в Чёрном и Азовском морях.

Понто-каспийские виды и представители других групп существенно различаются по таксономическому своеобразию, по индексам таксономического своеобразия Δ^+ и вариабельности \wedge^+ (Warwick, Clarke, 1998). По отношению к таксономическому своеобразию всех видов амфипод Чёрного и Азовского морей показатель Δ^+ для понто-каспийских амфипод значимо ниже, а \wedge^+ значимо выше 95 % вероятностной воронки.

Амфиподы других групп не выходят за пределы вероятностной воронки всех амфипод Чёрного и Азовского морей. Однако для понто-каспийских амфипод причина выпадения значений показателей таксономического своеобразия связана с большим числом видов в родах, чем это наблюдается для амфипод этих морей в целом. В результате у понто-каспийских амфипод наблюдается относительное обеднение на уровне родов на фоне большего разнообразия на уровне видов, чем это отмечается в целом для амфипод Чёрного и Азовского морей. Особенности таксономического своеобразия понто-каспийских амфипод отразились в том числе и на своеобразии амфипод

различных регионов Чёрного моря (рис. 2). Из рисунка следует, что северо-западный и восточный регионы выпадают из 95 % вероятностной воронки.

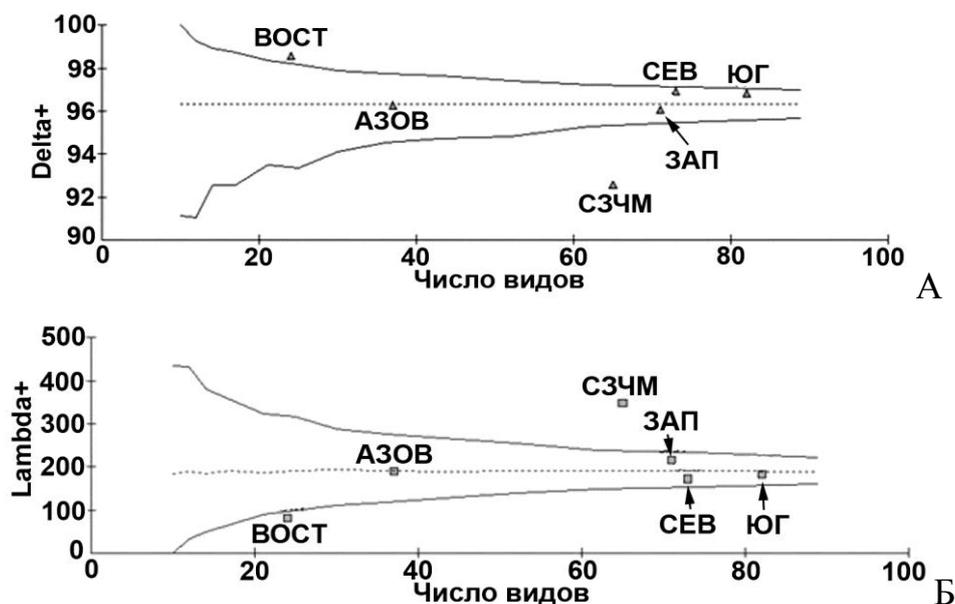


Рисунок 2 — Значения индексов таксономического своеобразия Δ^+ (А) и варибельности Λ^+ (Б) для таксоцена амфипод регионов Чёрного моря и Азовского моря, рассчитанных на основе общего мастер-листа. АЗОВ – Азовское море, ВОСТ – восточная часть Чёрного моря (Кавказское побережье), ЗАП – западная часть Чёрного моря (Болгария, Румыния), СЗЧМ – северо-западная часть Чёрного моря (Украина), СЕВ – северная часть Чёрного моря (Крым), ЮГ – южная часть Чёрного моря (Турция)

В северо-западном регионе отмечена значительная часть понто-каспийских видов от их общего состава. Это объясняется интенсивным распреснением эстуариями крупных рек и лиманами, местообитаниями понто-каспийских видов. В результате возникает обеднение разнообразия по причине, указанной выше для понто-каспийских видов. Восточный регион, напротив, богаче родами, но беднее видами, что стало причиной выпадения таксономического своеобразия этого региона. Причинами могут быть относительно меньшая площадь пригодного для выживания шельфа, а также меньшая изученность амфипод Кавказа.

Кластерный анализ подтверждает выявленные различия между регионами. На уровне 45 % сходства выделяется три кластера. 1-й – восточный регион, 2-й – южная, северная (Крым) и западная часть Черного моря и 3-й – северо-западная часть и Азовское море. Сходство северо-западной части с Азовским морем связано отчасти с обилием рек и распресненностью относительно других частей Чёрного моря. Учитывая вышесказанное, можно сказать, что на состояние таксономического разнообразия амфипод и его динамику влияет зараженность основной массы водной толщи сероводородом, распресненность эстуариев рек и

лиманов, особенности рельефа шельфа и наличия разных грунтов, человеческая деятельность.

Глава 5 Морфология тела и придатков амфипод. Согласно адаптивной морфологии амфиподы Чёрного и Азовского морей можно разделить на 5 экологических групп: трубкожилы, кривосиниты, комменсалы, мезопсаммофилы, перфораторы.

Все экологические группы, экоморфы и жизненные формы, которые будут рассматриваться здесь и далее, тесно связаны идиоадаптациями с требованиями предпочитаемой среды обитания или сообщества. Сочетание идиоадаптаций специфично для каждой экологической группы, экоморфы и формы. Все изменения морфологических идиоадаптаций соотносили с исходно гаммаридной жизненной формой, предки которой известны с девона (17 видов ископаемых амфипод) и которые имеют признак древней формы (распространение на различных субстратах и экотопах без выраженной специализации местообитания).

Среди кривосинитов единственная экоморфа Чёрного и Азовского морей – капреллидная (рис. 3). Она отличается палочковидным телом, олигомеризацией сегментов тела, цефализацией, редукцией придатков – переопод, плеопод, уропод, а также усилением проподального членика и когтя. Среда обитания – преимущественно водоросли и гидроидные полипы. Она широко распространена из-за наличия водорослей почти во всех биотопах и сообществах перифитона и бентоса.

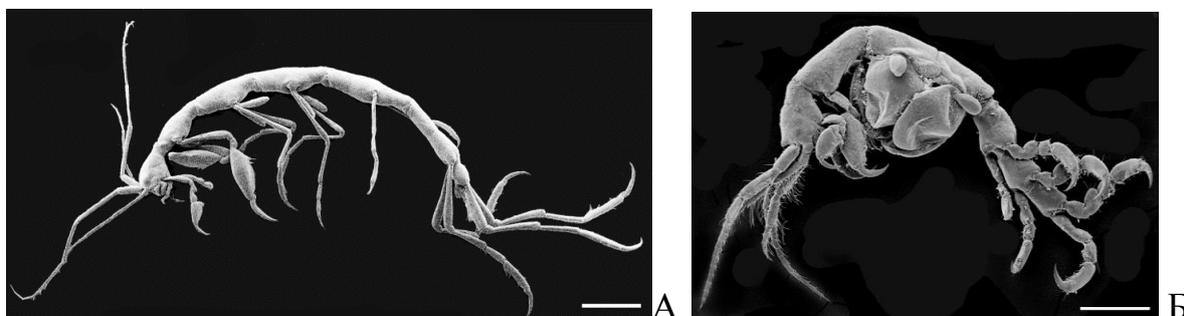


Рисунок 3 — Внешний вид представителей капреллидной экоморфы кривосинитов. А – *Phthisica marina*; Б – *Caprella liparotensis*. Масштаб 1 мм

Монокорофиидная, ампитоидная и ампелисцидная жизненные формы трубкожилов (рис. 4) отличаются следующим: тело по разному уплощено (у монокорофиидной формы тело уплощено сверху вниз), вооружением антенн (антенны 2-й пары самцов монокорофиидной формы вооружены зубцами, добавление функции «захвата», рис. 4А, «а2»); строением и вооружением гнатопод (ряды длинных щетинок для собирания пищи у монокорофиидной и частично у ампитоидной форм с помощью), выраженностью коксальных пластинок (ослабление функции защиты брюшка у монокорофиидной формы за счет уменьшения размеров и несмыкания коксальных пластинок), формой

плеопод (ослабление функции плавания у монокорофиидной формы за счет укорочения плеопод), формой и вооруженностью когтей переопод (усиление функции захвата у ряда видов ампитоидной формы за счет усиления вооружения когтей), строением и вооружением уropод 3 пары (смена функции от «рулей» при плавании на функцию «зацепа» у ряда видов ампитоидной формы за счет укорочения uropод и вооружения их крючками и шипами).

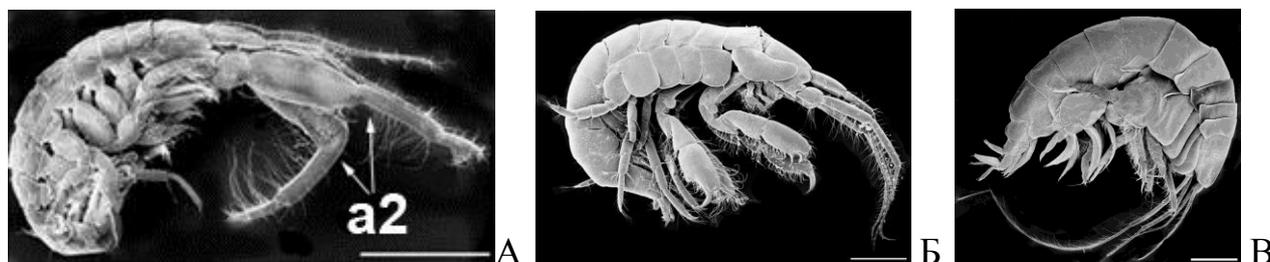


Рисунок 4 — Внешний вид представителей монокорофиидной (*Monocorophium insidiosum* – А) ампитоидной (*Ampithoe ramondi* – Б) и ампелисцидной (*Ampelisca diadema* – В) жизненных форм трубкажилов. «a2» – зубцы антенн второй пары. Масштаб 1 мм

Амфиподы монокорофиидной формы предпочитают места с накоплением детрита – бухты, лагуны; ампелисцидной – обитают преимущественно в детрите на рыхлом грунте, ампитоидной – в скоплении водорослей в перифитоне и на дне.

Дексаминидная, хиалидная и гаммаридная жизненные формы кривосинитов (рис. 5) различаются: вооружением спины (усиление функции защиты у дексаминидной формы за счет зубцов), вооружением уросомы (усиление функции защиты у гаммаридной формы за счет групп шипов, зубцов и щетинок), соотношением размера и формы гнатопод (ослабление функции гнатопод у дексаминидной формы за счет уменьшения размера и формы проподуса и когтя), uropодами – 3^й пары (ослабление функции «рулей» при плавании у дексаминидной формы за счет их уменьшения; смена функции «рулей» на функцию «упора» при прыгании у хиалидной формы за счет их уменьшения и коротких ветвей).

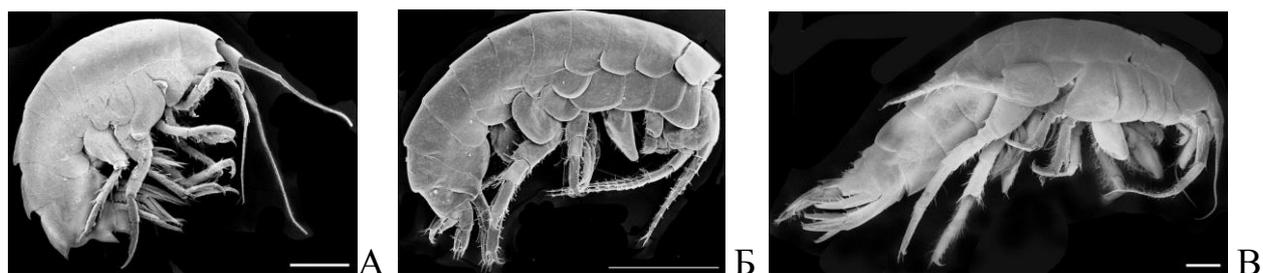


Рисунок 5 — Внешний вид представителей дексаминидной (*Dexamine spinosa* – А) хиалидной (*Apohyale crassipes* – Б) и гаммаридной (*Gammarus subtypicus* – В) жизненных форм кривосинитов. Масштаб 1 мм

Амфиподы дексаминидной и хиалидной форм предпочитают водорослевые сообщества, перифитон или скопления водорослей, гаммаридной – водоросли, детрит на рыхлых грунтах.

Эдицеротидная, мегалуропиидная и талитридная жизненные формы кривосинитов (рис. 6) различаются: положением глаз (глаза смещены на верхнюю часть головы у эдицеротидной формы и на нижнюю у мегалуропиидной формы), развитием антенн 1 пары (ослабление функции антенн 1 у талитридной формы за счет их уменьшения), формой гнатопод (ослабление функции «захвата» у гнатопод 1^й пары мегалуропиидной и талитридной форм за счет их уменьшения и изменения формы проподуса и когтя), формой когтей переопод (смена функции «зацепа» на функцию «упора» у эдицеротидной и мегалуропиидной форм за счет выпрямления когтей), развитостью 7^й пары переопод (усиление функции «упора» у эдицеротидной формы за счет их увеличения), формой уropод 3^й пары (смена функции «рулей» при плавании на таковую «упора» при прыгании у талитридной формы за счет укорочения uropод и изменения их формы, и на функцию упора на грунт у эдицеротидной формы за счет утончения и удлинения).



Рисунок 6 — Внешний вид представителей эдицеротидной (*Perioculodes longimanus* – А) мегалуропиидной (*Megaluropus massiliensis* – Б) и талитридной (*Orchestia mediterranea* – В) жизненных форм кривосинитов. Масштаб 1 мм

Эдицеротидная и мегалуропиидная формы – обитатели рыхлых грунтов с примесью взвеси и детрита. Талитридная форма наземная, в прибрежье Черного и Азовского морей обитает в супралиторали среди выбросов водорослей.

Харпиниидная, стенотоидная и лизианассидная жизненные формы кривосинитов (рис. 7) различаются: формой антенн 1 пары (усиление функции «упора» у лизианассидной формы за счет усиления толщины), выраженностью гнатопод 1^й пары (ослабление функции «захвата» у лизианассидной формы за счет уменьшения и изменения формы проподуса и когтя), развитостью переопод 6^й пары (усиление функции «упора» у харпиниидной формы за счет увеличения размера), формой когтей переопод (смена функции «зацепа» на функцию «упора» у харпиниидной формы за счет выпрямления когтей), формой uropод 3^й пары (ослабление функции «рулей» при плавании у стенотоидной формы за счет

уменьшения размеров). Стенотоидная форма характерна для обитателей водорослей, харпиниидная – для обитателей илистых грунтов с примесью детрита, лизианассидная – без предпочтения субстрата.



Рисунок 7 — Внешний вид представителей харпиниидной (*Harpinia crenulata* по Karaman, 1993 – А) стенотоидной (*Stenothoe monoculoides* – Б) и лизианассидной (*Orchomene humilis* – В) жизненных форм кривосинитов. Масштаб 1 мм

Перфораторы представлены бианколинидной формой (рис. 8 А), особи обитают либо внутри крупных макрофитов (*Biancolina algicola*), либо древесины (*Chelura terebrans*). Форма отличается телом, близким к цилиндрическому, почти округлой головой (усиление функции проникновения в ходы за счет формы головы), слабо развитыми коксальными пластинками (ослабление функции «защиты» брюшка, за счет уменьшения коксальных пластинок), усилением вооружения когтей (усиление функции «зацепа» за счет усиления вооруженностью проподуса), вооружением уропод 3^й пары (усиление функции «зацепа» за счет добавление шипов или зубцов).

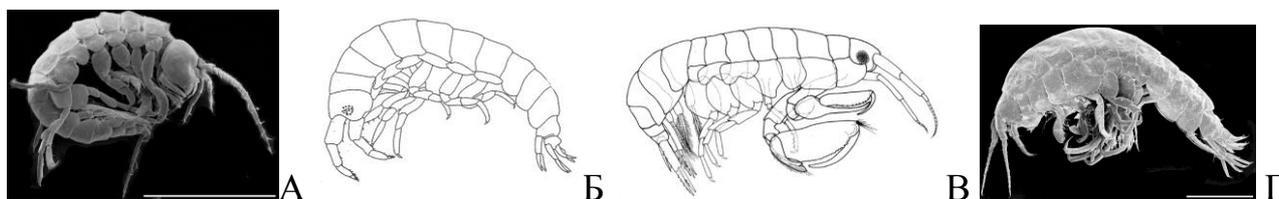


Рисунок 8 — Внешний вид представителей бианколинидной (*Biancolina algicola* – А) жизненной формы перфораторов; коломастигидной (*Colomastix pusilla* (по: Barnard & Karaman, 1991) – Б), лейкотоидной (*Leucothoe spinicarpa* (по: Крапп-Шикел, 1989) – В), кардиофилидной (*Cardiophilus baeri* – Г) жизненных форм комменсалов. Масштаб 1 мм

У комменсалов выделено три формы: коломастигидная, кардиофилидная и лейкотоидная (рис. 8 Б-Г), различия следующие: степень сжатости тела (у коломастигидной формы тело почти цилиндрическое), развитость коксальных пластинок (ослабление функции «защиты» брюшка у коломастигидной формы за счет уменьшения размера пластинок), выраженность гнатопод 1^й пары (ослабление функции «захвата» у коломастигидной формы за счет уменьшения и изменения формы проподуса и когтя, у кардиофилидной формы гнатоподы 2^й пары меньше гнатопод 1^й пары и другой формы). Коломастигидная жизненная

форма – исключительно комменсал губок и других беспозвоночных. Леукотоидная форма отмечена, кроме комменсализма, на беспозвоночных как свободная форма в сообществах.

Две жизненные формы мезопсаммофилов (рис. 9) – батипореидная и маеотикоидная, различаются: способами усиления защитной функции антенн (у батипореидной формы усиление защиты 1-го членика стебелька 1^й пары антенн за счет изменения формы, у маеотикоидной формы за счет усиления массивности члеников стебелька и жгутиков антенн 2 пары); вооруженностью переопод (усиление вооружения у переопод у маеотикоидной формы за счет щетки щетинок), формой уропод 3^й пары. Особи маеотикоидной формы обитают в заплеске песчаных пляжей, батипореидной – в песчаном дне глубже зоны влияния волн.



Рисунок 9 — Внешний вид представителей батипореидной (*Bathyporeia guilliamsoniana* – А) и маеотикоидной (*Pontogammarus maeoticus* – Б) жизненных форм мезопсаммофилов. Масштаб 1 мм

Глава 6 Амфиподы перифитона побережья Крыма. В перифитоне побережья Крыма отмечено 86 видов макрофитов и 189 видов беспозвоночных (Гринцов, 2004б; Гринцов и др., 2004, 2005, 2005б, 2005в). Хотя условия формирования перифитона разные, соотношение видов между таксонами стабильно, а амфиподы – наиболее богатый видами отряд (всего 42 вида). Ввиду агрегированности распределения амфипод почти всех видов, и мозаичности перифитона, есть необходимость в разработке методологии сравнения количественных и качественных данных. Приемлемым оказалось сравнение общей биомассы вида-эдификатора – двустворчатого моллюска мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, и сырой биомассы макрофитов, а также общей биомассы вида-эдификатора – двустворчатого моллюска митилястера *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791).

Для анализа были выбраны три варианта соотношений биомассы мидий и макрофитов. Первый – преобладание биомассы мидий на порядок и более, чем макрофитов. Второй – биомасса мидий и макрофитов одного порядка. Третий – преобладание биомассы макрофитов на порядок и более, чем мидий.

Охваченность разнообразия амфипод оценивали по методу “sample rarefaction” (Hammer et al., 2001).

По индексам таксономического своеобразия дельта (Δ^+) и его варибельности лямбда (Λ^+) амфиподы перифитона менее разнообразны, чем амфиподы Крымского побережья (рис. 10). Но за пределы 95 % вероятностной воронки оба значения не выходят, что указывает на совпадение разнообразия варибельности таксонов с таковым для всего Чёрного моря. В перифитоне разнообразие амфипод меньше вследствие невозможности выживания особей некоторых таксонов (семейств *Oedicerotidae*, *Bathyporeiidae*, *Photidae*, *Talitridae*, *Tryphosidae*; родов *Centraloecetes*, *Nototropis*, *Megaluropus*).

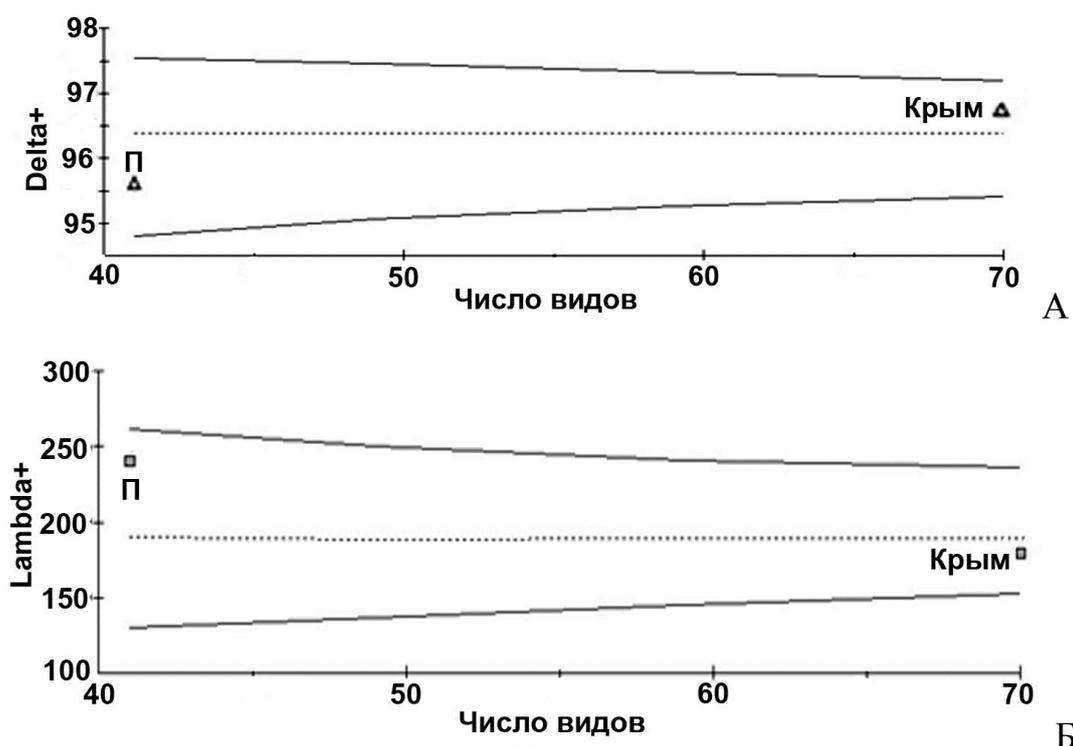


Рисунок 10 — Значения индексов таксономического своеобразия Δ^+ (А) и варибельности Λ^+ (Б) для таксоценоза амфипод перифитона побережья Крыма (П) и амфипод всех биотопов побережья Крыма, рассчитанных на основе общего мастер-листа Чёрного моря

Агрегированность расположения особей и мозаичность перифитона, существенно ограничили набор статистических методов. Были выбраны методы непараметрической статистики: кластерный анализ (с бутстреп поддержкой) и метод непараметрического многомерного шкалирования (NMDS).

Кластерный анализ для береговых субстратов показал, что все варианты сочетания биомассы мидий и макрофитов значимо не отличаются между собой (сходство выше 0,80, бутстреп поддержка выше 52 %). Однако сообщество с митилястером-эдификатором значимо отличается от такового с мидией-эдификатором (сходство ниже 0,27; бутстреп поддержка 100 %). NMDS анализ подтвердил данные кластеризации. Причина – резкое обеднение видового

состава в случае с митилястером, вследствие выпадения макрофитов и малой толщины слоя перифитона (меньше 2 см). Щетки митилястеров плотные, мало микроубежищ, к тому же перифитон с митилястером-эдификатором расположен на участках, подверженных штормам.

Для субстратов, расположенных в пелагиали на расстоянии от берега, ни один из анализов не выявил значимых различий между вариантами сочетания биомассы мидий и макрофитов в сообществе с мидией-эдификатором (сходство $<0,78$; бутстреп поддержка выше 91 %), подобно ситуации на береговых субстратах.

Анализ распределения числа видов амфипод в зависимости от параметров разнообразия макрофитов (число видов, индекс полидоминантности, индекс равномерности J, биомассу) не выявили какой-либо тенденции, что указывает на высокую приспособленность амфипод к данной среде обитания.

В перифитоне расположенных в пелагиали субстратов средние значения числа видов были близки как при преобладании биомассы макрофитов, так и биомассы макрофитов и мидий одного порядка (8,73 и 9,00), что также близко к значениям для береговых субстратов и указывает на высокую приспособленность амфипод к жизни в перифитоне.

Анализ видового разнообразия. Значения индекса полидоминантности в сообществе с мидией-эдификатором перифитона береговых субстратов изменяются в близких диапазонах (от 1,52 до 6,78 – при преобладании биомассы мидий; от 1,13 до 7,63 – при преобладании биомассы макрофитов; от 1,34 до 6,87 – при биомассе мидии и макрофитов одного порядка), что указывает на высокую приспособленность амфипод. Однако ограниченность данной среды обитания отражается на близких наибольших значениях индекса, сходных во всех трех вариантах сообщества. Отсутствие слоя ила, песка, гравия не позволяет выжить видам, зарывающимся в грунт; слабая выраженность губок, гидроидных полипов, некоторых видов макрофитов с которыми ассоциированы некоторые виды амфипод, также ограничивают выживание.

Для индекса равномерности распределения Пиелу «J» наблюдаются близкие диапазоны колебаний значений в трех вариантах сообщества с мидией-эдификатором береговых субстратов: от 0,38 до 0,91 – при преобладании биомассы мидий; от 0,17 до 0,96 – при преобладании биомассы макрофитов; от 0,27 до 0,92 – при биомассе мидии и макрофитов одного порядка. Близкие верхние значения указывают на высокую способность выживания амфипод, но, с другой стороны, и на предел возможности перифитона для выживания этих ракообразных.

В перифитоне конструкций, расположенных в пелагиали, индекс полидоминантности изменялся в диапазонах от 1,02 до 5,19 в варианте с преобладанием биомассы макрофитов и от 1,01 до 5,07 в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов были одного порядка. Это свидетельствует об

отсутствии принципиальных различий для формирования видového разнообразия амфипод в данной среде с одной стороны, а с другой – об ограничении условий обитания для них. Однако этот предел ниже, чем у береговых конструкций, возможно, из-за более однообразной конфигурации элементов ферм и удаленности от берега, поскольку ряд видов амфипод приурочены к береговой черте.

Такие же близкие диапазоны отмечены для индекса выравненности Пиелу «J»: от 0,03 до 0,92 в варианте с преобладанием биомассы макрофитов и от 0,02 до 0,74 в варианте, когда биомасса мидии и макрофитов были одного порядка. Однако нижние значения индекса существенно меньше, чем для береговых субстратов, что также свидетельствует об ограниченном потенциале перифитона расположенных в пелагиали субстратов для видového разнообразия амфипод, чем у береговых субстратов. Верхние значения индекса несколько выше при преобладании биомассы макрофитов, что указывает на большие возможности этого варианта перифитона для поддержания относительно более высокого видového разнообразия амфипод. При возрастании биомассы мидий значительное преимущество получает представитель ампитоидной жизненной формы трубкажилов – *J. marmorata*, доля которого от суммарной численности может составлять 95 %.

Встречаемость. Для перифитона береговых субстратов в сообществе с мидией-эдификатором во всех трех вариантах сочетания биомассы число видов амфипод с встречаемостью выше 50 % близко между этими вариантами (преобладание биомассы мидий или макрофитов – по 7 видов, биомасса мидий и макрофитов одного порядка – 10 видов). При этом 7 видов амфипод, типичных для макрофитов, отмечены во всех трех вариантах. Близкое количество видов, относительно успешно освоивших перифитон, свидетельствует об ограниченной возможности данной среды обитания с одной стороны, и о сложившейся структуре межвидовых отношений с другой.

Успешность освоения перифитона амфиподами, как среды обитания, тесно связана с особенностями их морфологии. Особенности строения антенн и гнатопод, как орудий для сбора пищи, оказались более успешными в ампитоидной жизненной форме трубкажилов, строение гнатопод которых позволяет использовать не только детрит, но и фрагменты макрофитов. У монокорофииидной жизненной формы трубкажилов (*Monocorophium*, *Medicorophium*) использование антенн второй пары как орудий сбора детрита и вооружение гнатопод, как ловчих сетей для детрита, эффективно при большом количестве этого ресурса, что не всегда есть в перифитоне. Это различие ограничивает распространение видов данной жизненной формы в перифитоне.

Среди кривосинитов ни один из видов гаммаридной жизненной формы (*Chaetogammarus*, *Echinogammarus*, *Gammarus*, *Melita*) не достиг 50 % встречаемости, что тесно связано с особенностями их морфологии и

относительно крупными размерами, больше приспособленными к жизни в интерстециали, в сообществах бентоса. Развитые третьи уроподы в качестве рулей при плавании оказались менее успешными в перифитоне среди зарослей макрофитов и между мидиями. Среди причин ограниченности других видов следует назвать следующие: 1 – приуроченность некоторых видов амфипод – *Tritaeta gibbosa* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов), *Caprella* cf. *equilibra* (капреллидная экоморфа кривосинитов) – к специфическим субстратам (гидроидные полипы, губки), которые ограничено встречаются в перифитоне; 2 – почти полное отсутствие необходимых для зарывающихся видов субстратов (песок, ил); 3 – ограниченность наличия древесины в перифитоне (для вида *C. terebrans*, бианколинидной жизненной формы перфораторов); 4 – малочисленность видов амфипод, например, вида *N. goesi reductus* (Грезе, 1985), представителя лизианассидной жизненной формы кривосинитов.

В сообществе с митилястером – эдификатором береговых субстратов единственный вид *S. monoculoides* (стенотоидная жизненная форма кривосинитов) достиг встречаемости 100 %. Встречаемость остальных видов не превысила 30 %. Успех в освоении перифитона видом *S. monoculoides* связан отчасти с мелкими размерами особей (обычно до 3 мм), способных спрятаться в небольшие углубления, успешной мимикрией и потреблением разнообразной пищи (Грезе, 1977).

В сообществе с мидией – эдификатором перифитона конструкций, расположенных в пелагиали, при преобладании биомассы макрофитов отмечено 8 видов амфипод, а в случае с биомассой макрофитов и мидий одного порядка – 9 видов с встречаемостью выше 50 %. В отличие от того же сообщества перифитона береговых конструкций, среди успешных видов есть представитель трубкажилов монокорофиидной жизненной формы – *M. insidiosum*, использующий для сбора детрита вторую пару антенн и ловчую сеть гнатопод. Вероятно, в перифитоне конструкций, расположенных в пелагиали, больше детрита, что стало причиной более успешного заселения этого сообщества вышеуказанным видом. Однако, как и в перифитоне береговых конструкций, в данных вариантах перифитона виды гаммаридной жизненной формы кривосинитов (*Chaetogammarus*, *Echinogammarus*, *Gammarus*, *Melita*) не достигли 50 % встречаемости, что свидетельствует о относительно слабой приспособленности данной группы к перифитону.

В условиях данного перифитона преимущество получили, прежде всего, мимикрия и возможность укрыться в трубках, относительно небольшие размеры амфипод, компактность тела или, наоборот, предельное сходство с фрагментами макрофитов или гидроидных полипов, а также наличие зубцов на спине, затрудняющих выедание хищниками. Эти признаки соответствуют монокорофиидной и ампитоидной жизненным формам трубкажилов, а также

дексаминидной, стенотоидной жизненным формам и капреллидной экоморфе кривосинитов.

Представленность амфипод в перифитоне. В вариантах сочетаний биомассы мидий и макрофитов в сообществе с мидией – эдификатором перифитона береговых субстратов средние значения представленности весьма близки: при преобладании биомассы мидий – $(6,09 \pm 0,40)$ %; при преобладании биомассы макрофитов – $(6,50 \pm 0,12)$ %; в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка – $(7,19 \pm 0,35)$ %. Это свидетельствует о стабильности сообщества перифитона как среды обитания амфипод, на что указывают низкие значения ошибки среднего. Однако, это свидетельствует, с другой стороны, и об ограниченности перифитона для амфипод в Чёрном и Азовском морях в целом. Причины ограниченности были рассмотрены выше. Значения представленности в высокой степени соответствуют параметрам нормального распределения, на что указывают высокие величины корреляции между ними (от 0,93 до 0,98). Подобное соответствие отражает влияние множества факторов и параметров среды обитания на формирование данного показателя для амфипод.

В сообществе с митилястером – эдификатором перифитона береговых субстратов, средние величины представленности амфипод значимо меньше $(1,61 \pm 0,21)$ %, чем для сообщества с мидией – эдификатором (данные выше). Как и для других показателей, причина кроется в бедном видовом составе амфипод в сообществе с митилястером – эдификатором (всего 7 видов из 42).

В сообществе с мидией – эдификатором перифитона расположенных в пелагиали субстратов в вариантах сочетания биомассы мидий и макрофитов средние значения представленности близки: для варианта с преобладанием биомассы макрофитов – $(6,11 \pm 0,29)$ %, при биомассе макрофитов и мидий одного порядка – $(6,29 \pm 0,86)$ %. Причины стабильности величин и небольшой ошибки среднего значения те же, что и указанные выше для этого же сообщества береговых субстратов. Значения представленности в высокой степени соответствуют параметрам нормального распределения ($r=0,98$), что указывает на множество факторов и параметров, определяющих значения представленности.

Доли видов от общей плотности. Анализ доли видов амфипод от общей плотности показал тесную связь с различными вариантами классификации этого показателя. Для данного анализа взята шкала Любарского (Любарский, 1974). Для перифитона береговых субстратов в сообществе с мидией – эдификатором наблюдаются некоторые различия между вариантами сочетания биомассы мидий и макрофитов. В варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка отсутствуют виды выше второстепенных (<17 % от суммарной плотности, виды малозначимые и второстепенные), тогда как в двух других вариантах такие виды отмечены (виды-субдоминанты). Учитывая, что при возрастании однообразия условий обитания отдельные виды получают

преимущество и большие доли от суммарной плотности, в варианте с биомассой мидий и макрофитов одного порядка условия обитания более разнообразные. Это согласуется с усложнением конфигурации сообщества, в которую вносят вклад как мидии, так и макрофиты. Более сложная конфигурация сообщества перифитона соответствует большему разнообразию микроубежищ и микроусловий для выживания амфипод разных видов, что приводит к более сбалансированному соотношению плотности видов. В случае преобладания мидий или макрофитов конфигурация более однообразна, соответственно форме особей мидий или макрофитов.

Второе отличие между вариантами сочетания биомасс мидий и макрофитов касается видов, имеющих наибольшие доли от суммарной плотности (субдоминанты). Если в вариантах с преобладанием биомассы мидий или биомассы мидий и макрофитов одного порядка субдоминантами были *J. marmorata* (ампитоидная жизненная форма трубкожилов) и *A. crassipes* (хиалидная жизненная форма кривосинитов), то при преобладании биомассы макрофитов таким видом стал представитель капреллидной экоморфы кривосинитов *C. acanthifera*. Статус вида субдоминанта тесно связан с функциональной морфологией. *C. acanthifera* успешно мимикрирует под фрагменты макрофитов, что дает ему преимущество в выживании при преобладании биомассы макрофитов. *J. marmorata* маскируется на мидиях с помощью трубки, а форма тела *A. crassipes* позволяет особям успешно прятаться в щелях между мидиями и углублениях между макрофитами.

С другой стороны, в трех вариантах сочетания биомассы мидий и макрофитов в категорию наименьшей доли от суммарной плотности (малозначимые виды) попали представители гаммаридной жизненной формы кривосинитов (*Gammarus*, *Echinogammarus*, *Chaetogammarus*, *Melita*), для которых типичной средой обитания являются интерстициаль между частицами песка и гальки, или пространство под камнями. Помимо них, в эту категорию попали редкие и малочисленные виды – *Caprella mitis* (капреллидная экоморфа кривосинитов), *N. goesi reductus* (лизианассидная жизненная форма кривосинитов); виды, обычно обитающие глубже 10 м или 20 м – *Microdeutopus versiculatus* (ампитоидная жизненная форма трубкожилов), *Phtisica marina* (капреллидная экоморфа кривосинитов), *Medicorophium runcicorne* (монокорофиидная жизненная форма трубкожилов); виды, приуроченные к специфическому субстрату: губкам, гидроидным полипам, бурым водорослям родов *Ericaria* Stackhouse и *Gongolaria* Boehmer – *Caprella danilevskii*, *Pseudoprotella phasma* (капреллидная экоморфа кривосинитов), *T. gibbosa* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов), *Biancolina algicola* (бианколинидная жизненная форма перфораторов).

В сообществе с митилястером – эдификатором береговых субстратов, отчасти вследствие бедности и однообразия перифитона, единственный вид

S. monoculoides (стенотоидная жизненная форма кривосинитов) получил преимущество и стал абсолютным доминантом (90 % от суммарной плотности), преимущество вида среди прочего заключается в мелких размерах особей (до 3 мм), успешной мимикрии (полупрозрачное тело с рисунком), компактности тела и способности потреблять разнообразную пищу (Грезе, 1977). Все остальные виды попали в категорию малозначимых.

В сообществе с мидией – эдификатором перифитона расположенных в пелагиали конструкций мидийных ферм рассчитали доли от суммарной плотности трех вариантов сочетания биомассы мидий и макрофитов. При преобладании биомассы мидий, а также в варианте с биомассой мидии и макрофитов одного порядка, выделили один и тот же вид, ставший абсолютным доминантом – *J. marmorata* (ампитоидная жизненная форма трубкажилов). При преобладании биомассы макрофитов исчезают виды, доминирующие в двух предыдущих вариантах, а наибольшая доля оказывается у субдоминантов – *M. insidiosum* (монокорофиидная жизненная форма трубкажилов) и *S. monoculoides* (стенотоидная жизненная форма кривосинитов). Попадание вида *M. insidiosum* в эту категорию свидетельствует о возможно большем накоплении детрита в случае с преобладанием биомассы макрофитов вследствие усложнения конфигурации сообщества, поскольку *M. insidiosum* – детритофаг, что характерно для других представителей этой формы в Чёрном море (Грезе, 1977).

В перифитоне конструкций, расположенных в пелагиали, удаленность от берега и от дна способствовали снижению числа видов, для которых характерны рыхлые грунты или важна зона заплеска (*Gammarus*, *Echinogammarus*, *Chaetogammarus*, *Melita* – представители гаммаридной жизненной формы кривосинитов). Виды родов *Echinogammarus*, *Chaetogammarus* выпали совсем, а для родов *Gammarus*, *Melita* доля от общей плотности была невелика. Также невелика была доля от общей плотности видов *P. phasma*, *Caprella liparotensis*, *P. marina* (капреллидная экоморфа кривосинитов). Первые два вида предпочитают скопления гидроидных полипов, а третий – преимущественно обитает глубже 20 м, вне зоны расположения коллекторов мидийных ферм.

Существенно снизилась доля от общей плотности на расположенных в пелагиали конструкциях видов, которые на береговых субстратах были в более высокой категории второстепенных или субдоминантов: ампитоидной жизненной формы трубкажилов (*A. ramondi*, *J. ocia*, *P. helleri*), дексаминидной (*D. spinosa*, *A. chierighinii*) и хиалидной жизненных форм кривосинитов (*A. crassipes*, *H. pontica*). Сама по себе морфология, вероятно, не играет решающей роли в снижении доли от общей плотности, поскольку представители этих же жизненных форм (*S. monoculoides*, *J. marmorata*) имеют большую долю от суммарной плотности на конструкциях мидийных ферм. Наиболее вероятна межвидовая конкуренция, в которой вид *J. marmorata* (ампитоидная жизненная форма кривосинитов), являясь абсолютным доминантом в двух из трех

вариантов сочетания биомассы мидий и макрофитов, вытесняет вышеуказанные виды, в том числе физически, формируя плотные поселения на субстрате, куда сложно вселиться другим видам.

Максимальная плотность поселения. Максимальная плотность популяции обычно приурочена к зоне оптимума (Курмаева, Смирнов, 2012), то есть наибольшая плотность возникает по причине наибольшей возможности данной среды обитания обеспечить такую плотность.

Для перифитона береговых субстратов в сообществе с мидией – эдификатором в трех вариантах сочетания биомассы мидий и макрофитов, виды с наибольшей из максимальных плотностей поселений разные. В варианте с преобладанием биомассы мидий видами-лидерами по этому показателю оказались *S. monoculoides* (стенотоидная жизненная форма кривосинитов) и *A. crassipes* (хиалидная жизненная форма кривосинитов), в варианте, когда биомассы мидий и макрофитов были одного порядка, наибольшее значение было у вида *A. chiereghinii* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов). При преобладании биомассы макрофитов наибольшее значение отмечено у вида *C. acanthifera* (капреллидная экоморфа кривосинитов).

Среди прочих причин, успех в достижении высокой максимальной плотности амфипод связан с особенностями морфологии. Щетки мидий формируют конфигурацию с множеством углублений, щелей между моллюсками, что позволяет амфиподам с компактным телом и развитой мимикрией, таким как *S. monoculoides* и *A. crassipes* успешно выживать, прячась от хищников. Дополнительно у вида *S. monoculoides* – маленькие размеры тела, позволяющие им протиснуться даже в небольшие углубления. При биомассе макрофитов и мидий одного порядка преимущество имеют виды с маленьким телом, успешно перемещающиеся между колышущимися талломами макрофитов, способными прятаться в углублениях между мидиями и к тому же обладающие мимикрической окраской. Таким видом является *A. chiereghinii* (дексаминидная жизненная форма кривосинитов). При преобладании биомассы макрофитов наибольший успех может быть у вида с совершенной мимикрией под фрагменты веточек, что и наблюдается у *C. acanthifera* (капреллидная экоморфа кривосинитов). К тому же все эти виды могут питаться разной пищей, как и большинство амфипод, что добавляет успех в выживании и способствует повышению плотности популяции.

Отличительным моментом для перифитона береговых субстратов является отсутствие среди доминирующих по максимальной плотности трубкажилков, которые по другим показателям были в числе лидеров. Среди прочих причин, можно отметить вероятный недостаток субстрата, куда особи могут прикрепить трубки. Усложняет ситуацию наличие особей других таксонов беспозвоночных и ресурс свободной площади для прикрепления трубок становится еще меньшим. У кривосинитов такого ограничения нет, что повышает шансы на более плотное

заселение данного субстрата. Гаммаридная жизненная форма кривосинитов (*Gammarus*, *Echinogammarus*, *Chaetogammarus*, *Melita*) также ограничена в достижении высокой плотности вследствие относительно больших размеров тела, более уязвимо для хищников, и морфологии, больше приспособленной к жизни среди частиц грунта и под камнями.

Сравнение значений максимальной плотности амфипод в трех вариантах сочетания биомассы мидий и макрофитов показало, что большая часть видов имеет показатели выше при преобладании биомассы макрофитов, что отражает важную роль макрофитов в перифитоне для амфипод.

В сообществе с мидией – эдификатором двух вариантов сочетания биомассы мидий и макрофитов перифитона конструкций, расположенных в пелагиали, отмечены разные виды, достигшие наибольших значений максимальной плотности. В варианте с преобладанием биомассы макрофитов таким видом был *C. acanthifera* (капреллидная экоморфа кривосинитов), а при биомассе макрофитов и мидий одного порядка – *J. marmorata* (ампитоидная жизненная форма трубкожилов). Вид *C. acanthifera* оказался в числе лидирующих по этому показателю при преобладании биомассы макрофитов в обоих вариантах: в перифитоне береговых субстратов и расположенных в пелагиали конструкций, что указывает на эффективную приспособленность к макрофитам этого вида. В случае с *J. marmorata* ситуация иная. Этот вид оказался доминирующим по плотности только в перифитоне расположенных в пелагиали конструкций, отчасти по причине способности особей строить трубки вплотную друг к другу, что благоприятно для повышения плотности популяции.

Сравнение максимальной плотности популяции видов между вариантами сочетаний биомассы мидий и макрофитов показало, что подавляющее большинство видов имеют более высокую максимальную плотность в варианте с преобладанием биомассы макрофитов. Большинство из этих видов И.И. Грезе и Е.Б. Маккавеева (Грезе, 1977; Маккавеева, 1979) считали типичными для макрофитов (*A. ramondi*, *S. monoculoides*, *D. spinosa*, *C. acanthifera*, *M. gryllotalpa*, *E. difformis*, *H. pontica*).

Суммарная плотность амфипод. Суммарная плотность – один из показателей, отражающих возможности среды обитания. В сообществе с мидией – эдификатором перифитона береговых субстратов суммарная плотность различается на несколько порядков, отражая различия в условиях обитания. Наибольшая суммарная плотность (183525 экз.·м⁻²) отмечена в варианте, когда преобладает биомасса макрофитов, что свидетельствует о важной роли макрофитов в выживании амфипод. Однако, в среднем суммарная плотность значимо выше при преобладании биомассы мидий (12369±2967) экз.·м⁻², отражающая эффективность данного варианта для выживания амфипод. Это связано, прежде всего, с видами *J. marmorata* (ампитоидная жизненная форма трубкожилов) и *A. crassipes* (хиалидная жизненная форма кривосинитов),

формирующими плотные поселения более, чем в десятки тысяч особей на кв. метр проекционной поверхности субстрата.

Анализ распределения суммарной плотности от числа видов не показал какой-либо тенденции. Отчасти это объясняется способностью некоторых видов (*J. marmorata* и *A. crassipes*) давать большую плотность на фоне малого числа видов. Коэффициент корреляции (r) статистических медиан нормального распределения (Hammer et al., 2001) и суммарной плотности высок в случаях с преобладанием биомассы мидий и при биомассе мидий и макрофитов одного порядка ($r=0,88$ и $0,90$). В варианте с преобладанием биомассы макрофитов коэффициент корреляции ниже ($r=0,48$), но после удаления 5^{ти} значений с наибольшей плотностью (больше $10000 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$), существенно возрастает до $0,68$. Возможно, в данном варианте сочетания биомассы действует какой-то фактор, способствующий резкому увеличению суммарной плотности на отдельных участках перифитона.

Анализ распределения суммарной плотности амфипод в полях значений различных показателей макрофитов (число видов, показатели разнообразия – индекс полидоминантности и «J») не показал какой либо тенденции во всех трех вариантах сочетания биомассы, что подтверждает наличия элемента случайности в распределении конкретных значений суммарной плотности амфипод.

В сообществе с митилястером-эдификатором перифитона береговых субстратов диапазон суммарной плотности невелик (от 264 до $1789 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$), что объясняется бедностью среды обитания (относительно плотный слой, толщиной не более 2 см с однообразной конфигурацией, отсутствие макрофитов и мидий). Распределение суммарной плотности в высокой степени соответствует параметрам нормального распределения ($r=0,91$), что указывает на случайность формирования суммарной плотности амфипод в том или ином месте.

В сообществе с мидией – эдификатором перифитона субстратов, расположенных в пелагиали, в двух вариантах сочетания биомассы суммарная плотность изменяется в широких пределах ($36 - 211919 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ при биомассе макрофитов и мидий одного порядка и $527 - 161481 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-2}$ при преобладании биомассы макрофитов), причем число видов не влияет на этот показатель. Это указывает на большой диапазон возможности среды обитания для амфипод. Элемент случайности высок, поскольку значения параметров нормального распределения и суммарной плотности $r=0,93$ в варианте с биомассой мидий и макрофитов одного порядка (без немногих максимальных величин суммарной плотности), и $r=0,94$ – при преобладании биомассы макрофитов.

Глава 7 Экологические группы амфипод в перифитоне прибрежья Крыма. Амфипод перифитона Чёрного и Азовского морей можно разделить на две экологические группы: трубкажилы и кривосиниты. Наличие других экологических групп ограничивается единичными видами с небольшой плотность. Без понто-каспийских видов в Чёрном и Азовском морях известно 27

видов трубокжилов и 57 видов кривосинитов. В перифитоне соотношение числа видов этих двух групп сохраняется. Исключением является только сообщество с митилястером – эдификатором перифитона береговых субстратов (3 вида трубокжилов и 4 вида кривосинитов), что, вероятно связано с дополнительной способностью трубокжилов прятаться в трубках от хищников. Почти для всех вариантов сообщества и для обеих экологических групп подтверждается достаточность количества проб для оценки параметров (Hammer et al., 2001). Единственный вариант для кривосинитов – сообщество с митилястером – эдификатором береговых субстратов, где кривая не вышла на плато. Этот случай для данного варианта учтен при анализе результатов.

Анализ индекса Лексиса подтвердил высокую степень агрегации особей практически всех видов амфипод, что ограничило возможность использования статистических методов. Поэтому были использованы кластеризация с бутстреп поддержкой и ординация (NMDS анализ).

Кластеризация видовых составов для обеих экологических групп амфипод перифитона береговых субстратов показала значимое отличие только для сообщества с митилястером – эдификатором (трубокжилы, индекс сходства Брея-Кертиса 0,45, бутстреп поддержка 100 %; кривосиниты, индекс сходства Брея-Кертиса 0,12, бутстреп поддержка 100 %). Между всеми тремя вариантами сочетания биомассы макрофитов и мидий (преобладание биомассы мидий, преобладание биомассы макрофитов, биомасса мидий и макрофитов одного порядка) в обеих экологических группах амфипод не выявлено значительного отличия (трубокжилы, индекс сходства Брея-Кертиса 0,80 и 0,90; бутстреп поддержка 55 и 91 %; кривосиниты, индекс сходства Брея-Кертиса 0,78 и 0,85, бутстреп поддержка 73 и 100 %). NMDS анализ подтвердил полученные результаты. Высокое сходство видовых составов перифитона береговых субстратов в случае с мидией – эдификатором для обеих экологических групп амфипод указывает на высокую приспособленность особей этих видов к перифитону. Однако разница в значениях индекса Брея-Кертиса для трубокжилов и кривосинитов в варианте с митилястером-эдификатором (0,45 и 0,12) свидетельствует о большей приспособленности трубокжилов к перифитону этого варианта, отчасти из-за наличия трубок как укрытия.

Кластеризация видовых составов для обеих экологических групп амфипод перифитона и NMDS анализ расположенных в пелагиали конструкций не показали существенного отличия между вариантами сочетания биомассы мидий и макрофитов ни в одном случае. Для трубокжилов значения индекса Брея-Кертиса составили 0,81 и 0,91 при бутстреп поддержке 57 и 100 %; для кривосинитов значения индекса Брея-Кертиса составили 0,78 и 0,94 при бутстреп поддержке 92 и 100 %. Это свидетельствует о высокой приспособленности амфипод обеих групп к различным вариантам перифитона.

Число видов. При анализе числа видов перифитона береговых субстратов не учитывали сообщество с митилястером – эдификатором по причине малого числа видов в пробах. Для трубкажилов в сообществе с мидией – эдификатором диапазоны числа видов на пробу идентичны во всех трех вариантах (от 1 до 7 видов). Для кривосинитов различия больше, но принципиальных отличий нет (преобладание биомассы мидий – от 3 до 9; биомасса мидий и макрофитов – от 4 до 10; преобладание биомассы макрофитов – от 1 до 11).

Распределение числа видов амфипод по массивам данных зависит от множества факторов и параметров среды обитания, на что указывают высокие значения r между статистическими параметрами нормального распределения и числом видов (трубкажиловы – $r =$ от 0,86 до 0,98; кривосиниты – $r =$ от 0,95 до 0,97).

Распределение числа видов обеих экологических групп не связано с показателями макрофитов (суммарная биомасса, число видов, индекс полидоминантности, индекс равномерности «J»), поскольку не прослеживается какая-либо тенденция изменения значений числа видов в поле значений показателей макрофитов. С данными по влиянию макрофитов в работах (Грезе, 1977, 1985; Маккавеева, 1979) противоречия нет, поскольку амфиподы могут ориентироваться на отдельные виды макрофитов, изменение биомассы которых может не совпадать с суммарной биомассой макрофитов, что касается и других показателей. Ситуация усложняется видами, которые не связаны с макрофитами, редкими, случайными для перифитона видами амфипод.

В сообществе с мидией – эдификатором перифитона конструкций, расположенных в пелагиали, диапазоны колебаний числа видов амфипод в пределах проб близки по всем вариантам сочетаний биомассы мидий и макрофитов. Для трубкажилов диапазоны следующие: биомасса мидий и макрофитов одного порядка – от 1 до 6; преобладание биомассы макрофитов – от 2 до 7. Для кривосинитов при биомассе мидий и макрофитов – от 2 до 8, при преобладании биомассы макрофитов – от 2 до 7. Это свидетельствует о высокой приспособленности амфипод обеих экологических групп к данной среде обитания. Одной из причин может быть большее однообразие самих конструкций фермы относительно конфигурации береговых субстратов.

Как и для береговых субстратов, случайность играет большую роль в наличии того или иного числа видов в пробах. На это указывают высокие значения r между статистическими параметрами нормального распределения и числом видов (трубкажиловы – $r =$ 0,92 и 0,98; кривосиниты – $r =$ 0,96 и 0,97).

Анализ видового разнообразия проводили с использованием индекса полидоминантности и индекса равномерности распределения «J». При анализе значений индекса полидоминантности двух экологических групп амфипод в сообществе с мидией – эдификатором перифитона береговых субстратов выяснили, что различия в величинах могут быть как минимум в 3 раза. Для

трубкожилов они следующие: при преобладании биомассы мидий – от 1,06 до 3,49 (медиана 1,64); при биомассе мидий и макрофитов – от 1,17 до 3,74 (2,29); при преобладании биомассы макрофитов – от 1,09 до 4,25 (2,07). Для кривосинитов при преобладании биомассы мидий – от 1,07 до 4,13 (2,41); при биомассе мидий и макрофитов – от 1,27 до 5,40 (2,70); при преобладании биомассы макрофитов – от 1,03 до 5,79 (2,74). Диапазоны значений для обеих экологических групп во всех случаях одного порядка и весьма близки. Однако медианы выше при преобладании биомассы макрофитов, или в случае, когда биомасса макрофитов и мидий одного порядка, что отражает тенденцию к увеличению возможностей среды обитания амфипод в этих вариантах. Предположительно это тесно связано с усложнением конфигурации сообщества при возрастании доли макрофитов и увеличением пищевых ресурсов для амфипод, в том числе и самих макрофитов (Грезе, 1977).

Индекс равномерности распределения «J». Диапазоны изменений значений данного индекса для обеих экологических групп амфипод весьма близки во всех трех вариантах сочетаний биомассы макрофитов и мидий. Для трубкожилов они следующие: при преобладании биомассы мидий – от 0,20 до 0,96 (медиана 0,65); при биомассе мидий и макрофитов – от 0,39 до 1,00 (0,67); при преобладании биомассы макрофитов – от 0,15 до 1,00 (0,77). Для кривосинитов при преобладании биомассы мидий – от 0,11 до 0,89 (0,70); при биомассе мидий и макрофитов – от 0,26 до 0,97 (0,69); при преобладании биомассы макрофитов – от 0,11 до 1,00 (0,72). Подобная стабильность в значениях свидетельствует о сходстве условий обитания для амфипод обеих групп, несмотря на разное сочетание биомассы макрофитов и мидий.

В сообществе с мидией – эдификатором перифитона конструкций, расположенных в пелагиали, получены следующие результаты по индексу полидоминантности. Как для трубкожилов, так и для кривосинитов диапазоны значений индекса различаются от 3 до 4 раз. Для трубкожилов при биомассе мидий и макрофитов – от 1,00 до 4,94 (медиана 2,15); при преобладании биомассы макрофитов – от 1,00 до 3,67 (1,89). Для кривосинитов при биомассе мидий и макрофитов – от 1,08 до 3,71 (1,83); при преобладании биомассы макрофитов – от 1,03 до 4,33 (2,03). Можно отметить тенденцию увеличения разнообразия у трубкожилов при биомассе макрофитов и мидий одного порядка и к возрастанию разнообразия у кривосинитов при преобладании биомассы макрофитов.

Индекс равномерности распределения «J» в сообществе с мидией эдификатором перифитона конструкций, расположенных в пелагиали. Диапазоны значений и медианы во всех случаях почти идентичны. Для трубкожилов они следующие: при биомассе мидий и макрофитов – от 0,01 до 0,94 (0,55); при преобладании биомассы макрофитов – от 0,01 до 0,96 (0,62). Для кривосинитов при биомассе мидий и макрофитов – от 0,10 до 0,99 (0,59); при

преобладании биомассы макрофитов – от 0,08 до 0,99 (0,59). Это свидетельствует о сходных для амфипод обеих экологических групп условий обитания при разном соотношении биомассы мидий и макрофитов.

Представленность трубкажилов и кривосинитов. Для двух экологических групп представленность рассчитана по отношению к полному списку соответствующих групп для Чёрного и Азовского морей.

Перифитон береговых субстратов. Анализ распределения представленности в поле значений проб и соответствие значений данного показателя таковым параметрам нормального распределения показал, что те или иные значения представленности формируются под воздействием множества факторов и параметров среды обитания, т.е. имеется элемент случайности. Так, для трубкажилов g статистических параметров нормального распределения и представленности изменяется от 0,84 до 0,98, а кривосинитов – от 0,95 до 0,97. Это свидетельствует о высокой эффективности приспособленности амфипод к перифитону данных субстратов и отсутствия выделяющихся негативных факторов, способных кардинально изменить процесс заселения видами этих ракообразных подобной среды обитания.

В сообществе с митилястером-эдификатором перифитона береговых субстратов число видов трубкажилов и кривосинитов намного меньше, чем в сообществе с мидией-эдификатором. Значения представленности намного ниже: для трубкажилов и кривосинитов до 2,78 % против 20 % для трубкажилов и 10 % – для кривосинитов в перифитоне с мидией-эдификатором. Среди причин – отсутствие мидий и макрофитов, как среды обитания и пищи, и упрощение конфигурации перифитона, сводящейся к плотной корке оброста толщиной до 2 см.

Для перифитона конструкций, расположенных в пелагиали, исследовано только сообщество с мидией-эдификатором, по причине отсутствия сообщества с митилястером-эдификатором. Анализ распределения представленности в ряду проб и соответствия этого показателя статистическим параметрам нормального распределения показали ту же тенденцию, что и для береговых субстратов. На это указывают высокие значения g между статистическими параметрами нормального распределения и представленностью во всех исследованных сочетаниях биомассы мидий и макрофитов и для всех экологических групп амфипод. Для трубкажилов g изменяется от 0,92 и 0,98; а для кривосинитов – от 0,96 и 0,97. Отдельные причины такого соответствия рассмотрены выше для перифитона береговых субстратов.

Суммарная плотность амфипод двух экологических групп. Для сообщества с мидией – эдификатором перифитона береговых субстратов у трубкажилов наибольшие значения и диапазоны значений суммарной плотности на порядки ниже при биомассе макрофитов и мидий одного порядка (биомасса мидий и макрофитов одного порядка – 31-9001 экз.·м⁻²; преобладает биомасса мидий –

30-32525 экз.·м⁻²; преобладает биомасса макрофитов – 10-72625 экз.·м⁻²). Среди возможных причин – отсутствие оптимальных условий при биомассе макрофитов и мидий одного порядка для двух самых массовых видов трубкожилов. Так, *J. marmorata* при преобладании биомассы мидий имеет плотность 25800 экз.·м⁻², а в случае биомассы мидий и макрофитов одного порядка – 63 экз.·м⁻². В варианте перифитона с преобладанием макрофитов наиболее массовый вид *E. difformis* (ампитоидная жизненная форма трубкожилов) имеет плотность 61400 экз.·м⁻², а при биомассе макрофитов и мидий одного порядка – 3313 экз.·м⁻². Причиной могут быть недостаток пригодного субстрата и конкуренция между наиболее массовыми видами.

В отличие от трубкожилов, у кривосинитов не выявлено принципиальных отличий между диапазонами значений суммарной плотности. При преобладании биомассы мидий значения изменялись в диапазоне 170-47025 экз.·м⁻², при преобладании биомассы макрофитов – 30-156557 экз.·м⁻², при биомассе макрофитов и мидий – 88-19438 экз.·м⁻². Вероятно, кривосиниты меньше зависят от субстрата, чем трубкожилы, которые ограничены пригодным для прикрепления трубок субстратом.

Сравнение числа видов амфипод обеих экологических групп и суммарной плотности не выявило тенденций, отражающих действие других причин, влияющих на формирования плотности. Значения коэффициента корреляции между статистическими параметрами нормального распределения и суммарной плотностью подтверждают вышесказанное. Почти во всех вариантах они велики. Для трубкожилов при преобладании биомассы макрофитов $r=0,81$; при биомассе макрофитов и мидий – $r=0,71$. Только при преобладании биомассы мидий r ниже – 0,55. Однако, после удаления нескольких наибольших значений суммарной плотности (23 значения с суммарной плотностью более 10000 экз.·м⁻² из 210), r возрастает до 0,85, что указывает на действие какого-то параметра, резко увеличивающего суммарную плотность амфипод этой экологической группы.

Те же особенности отмечены для кривосинитов: при преобладании биомассы макрофитов r между статистическими параметрами нормального распределения и суммарной плотностью составляет 0,83; при биомассе макрофитов и мидий $r=0,91$. Но в варианте, когда преобладала биомасса мидий, $r=0,45$. Однако, после удаления из расчета 3-х (из 219) наибольших значений величин суммарной плотности (свыше 100000 экз.·м⁻²), r возрос до 0,71. Как и для трубкожилов, для кривосинитов при преобладании биомассы мидий в отдельных случаях действует неустановленный параметр, способствующий резкому увеличению суммарной плотности.

Анализ распределения суммарной плотности амфипод обеих экологических групп в поле значений биомассы макрофитов показал тенденцию увеличения суммарной плотности при возрастании биомассы макрофитов у этих групп. Вероятно, разрастаясь, макрофиты предоставляют дополнительную среду

обитания (субстрат, пищу), способствующую увеличению суммарной плотности амфипод.

В отличие от биомассы макрофитов, ни по одному из других исследованных параметров макрофитов (число видов, индекс полидоминантности, индекс равномерности «J») не удалось выявить какой-либо тенденции ни для одной из двух исследованных экологических групп амфипод. Анализ распределения суммарной плотности трубкажилов в поле значений суммарной плотности кривосинитов не показал признаков влияния одной экологической группы на другую. Это, возможно, отражает достаточное количество ресурсов для выживания амфипод обеих групп без необходимости подавления одной группой другой.

Для сообщества с митилястером-эдификатором удалось установить только значения g статистических параметров нормального распределения и суммарной плотности, которые составили для трубкажилов 0,86, а для кривосинитов – 0,91, что указывает на значительную роль случайности в формировании этого показателя для обеих групп амфипод.

Сообщество с мидией – эдификатором перифитона конструкций, расположенных в пелагиали. Сравнение суммарной плотности амфипод и числа видов соответствующих экологических групп в исследованных вариантах сочетания биомассы мидий и макрофитов не показало какой-либо тенденции, что указывает на влияние других параметров и факторов на суммарную плотность амфипод. Это подтверждается высокими значениями g между статистическими параметрами нормального распределения и суммарной плотностью. Для трубкажилов g составляет 0,68 в случае с биомассой мидий и макрофитов одного порядка при всех пробах и 0,88 после удаления из массива данных нескольких проб с наибольшей суммарной плотностью. Для этой же экологической группы амфипод g при преобладании биомассы макрофитов составляет 0,95. Для кривосинитов g составляет 0,95 и 0,78 в вариантах, когда биомасса мидий и макрофитов одного порядка и когда преобладает биомасса макрофитов.

Анализ распределения суммарной плотности трубкажилов в поле значений этого же показателя кривосинитов не выявил какой-либо тенденции, что указывает на отсутствие влияния одной группы на другую и сбалансированность среды обитания для амфипод обеих экологических групп.

Экология и биология амфипод рыхлых грунтов и скоплений оторванных и неприкрепленных форм водорослей на дне в побережье Крыма. Представители трубкажилов и кривосинитов встречаются не только в перифитоне. Их разнообразие в других биотопах может отличаться от перифитона. Рассмотрим несколько распространенных биотопов побережья, в которых отмечены амфиподы.

Амфиподы скоплений оторванных и неприкрепленных форм водорослей. Скопления оторванных от субстрата и неприкрепленных форм водорослей

возможно встретить в любых углублениях на дне. Анализ таксономического состава беспозвоночных в этих скоплениях показал наличие разных видов амфипод (Евстигнеева и др., 2015). Отмечена тенденция уменьшения числа видов амфипод с возрастанием глубины. Так, в бухте Казачьей на глубине 8 м найдено 7 видов амфипод: 4 вида трубкажилов – *A. ramondi*, *M. gryllotalpa*, *M. acherusicum*, *M. maculatus*: 3 вида кривосинитов – *D. spinosa*, *G. insensibilis*, *N. massiliensis*. На глубине 15 м отмечено только 4 вида: 2 вида трубкажилов – *A. ramondi*, *M. gryllotalpa* и 2 вида кривосинитов – *D. spinosa*, *G. insensibilis*. При этом соотношение числа видов трубкажилов и кривосинитов сходно. Однако количественное соотношение плотности представителей этих двух экологических групп совершенно иное. Плотность *G. insensibilis* (гаммаридная жизненная форма кривосинитов) на порядки превышает плотность других видов на обоих горизонтах глубин. Наибольшая плотность этого вида на 8 м составила 2432 экз.·м⁻², а на 15 м – 5344 экз.·м⁻². Особи этого вида не только значительно крупнее других, но являются также хищниками и каннибалами (Грезе, 1977).

Поскольку на 8 и 15 м скопления водорослей представляли единый биотоп, данные были объединены. Последующий расчет парного коэффициента корреляции Пирсона показал, что значения плотности *G. insensibilis* и других видов изменяется в противоположных направлениях: между *G. insensibilis* и *A. ramondi* (-0.55), и *G. insensibilis* и *M. gryllotalpa* (-0.56). Возможной причиной может быть поедание особями *G. insensibilis* представителей других видов, приводящее к снижению их численности в местах скопления *G. insensibilis*.

Вследствие значительного преобладания над другими видами единственного представителя кривосинитов – *G. insensibilis* (доля от суммарной плотности всех амфипод составляет 83 %), наблюдается существенное снижение доли трубкажилов как экологической группы. Это значительно отличается от ситуации в перифитоне. Причина – в разном состоянии среды обитания между перифитоном и скоплениями водорослей. В перифитоне водоросли не образуют такого монолитного сплошного слоя, как в скоплениях, вследствие мозаичности самого перифитона. С учетом активного посещения перифитона хищниками (рыбы, крупные беспозвоночные), особи *G. insensibilis* оказываются более уязвимыми. В скоплениях водорослей на дне, менее подверженных влиянию волнового воздействия, достаточно пространства для укрытий *G. insensibilis*, что с учетом относительно крупных особей и активного хищничества, делает данный вид доминантом среди амфипод.

Амфиподы пляжей и зоны заплеска. Пляжи и зона заплеска побережья Крыма включает несколько типов грунтов: песок, песок с галькой, галька, камни, валуны и скалы. Исследованы амфиподы галечно-песчаных, а также каменистых и скалистых пляжей. В заплеске галечно-песчаных пляжей отмечены представители 4 родов гаммаридной (*Chaetogammarus*, *Echinogammarus*), хиалидной (*Apothyale*, *Parhyale*) талитридной (*Deshayeorchestia*) жизненных

форм кривосинитов. Наиболее массовыми поселениями отличаются представители рода *Echinogammarus* и *Chaetogammarus* (*E. foxi*, *E. ischnus*, *C. olivii*, *E. karadagensis*). Все виды данного биотопа принадлежат к кривосинитам и обитают в интерстициали между частицами грунта. Отсутствие других экологических групп амфипод в данном биотопе связано с подвижностью песка и гальки, регулярно перемешиваемому волнами. Другие способы выживания в данной среде невозможны, поскольку требуется постоянное перемещение из зоны перетиранья грунта во время штормов. Другие рода и виды кривосинитов встречаются локально в прибрежье Крыма. Вид *D. deshayesii* отмечен в районе озера Донузлав в песке, а вид *P. taurica* ограничен районом Южного берега Крыма. Вид *A. crassipes* больше отмечен под камнями.

На примере двух массовых видов *E. foxi* и *E. karadagensis* изучены некоторые аспекты биологии амфипод. Анализ соотношения молодежи и взрослых показал, что для *E. foxi* отмечено два пика доли взрослых особей – в мае и ноябре, а в целом в течение года преобладали самки – (66±5,45) %, самцов было меньше (34±5,46) %. Для видов *E. karadagensis* и *E. foxi* периоды наибольшей доли взрослых особей совпадают, но у *E. karadagensis* в пределах года преобладают самцы: самки – (36±10,95) %, самцы – (64±10,94) %. Различие в соотношении самок и самцов для двух видов, обитающих в одном и том же биотопе, свидетельствует о разных путях выживания амфипод в данной среде обитания.

Соотношение молодежи и взрослых особей. Для *E. foxi* отмечено возрастание доли молодежи вслед за увеличением доли взрослых, но в ноябре подобная тенденция не повторилась. Одной из причин является миграция молодежи на участки с более мелким песком и образование «детских садов», где взрослые практически отсутствовали. Причина миграции вызвана, вероятно, каннибализмом, хорошо известном для гаммарид. Для вида *E. karadagensis* отмечены два пика молодежи в июле и с сентября по январь, особенно в декабре.

Соотношение длины взрослых самок и самцов. У *E. foxi* самцы крупнее самок. Средняя длина самцов составляет (7,15±0,35) мм, яйценосных самок – (5,51±0,25) мм. Та же тенденция отмечена для *E. karadagensis*: средняя длина самцов – (5,48±0,05) мм, а яйценосных самок – (4,93±0,06) мм. Примечательно, что наибольшие размеры самок для вида *E. foxi* отмечены в мае, а для вида *E. karadagensis* в январе и феврале.

Установлено, что *E. karadagensis* избегает участков, где песок и галька заилены, загрязнены или смешаны с глиной. Одной из причин является особенность морфологии ловчего аппарата этого вида гаммарид для сбора пищи. Особи *E. karadagensis* имеют совершенную ловчую сеть на гнатоподах и частично – на ротовых органах в виде рядов длинных перистых щетинок, что позволяет им улавливать мелкие частицы органики, приносимой водой. Однако в условиях загрязнения или увеличения доли ила или глины, ловчая сеть особей загрязняется и забивается, что может сделать невозможным выживание. У *E. foxi*

такой ловчей сети нет, особи питаются, как и большинство гаммарид, собирая частички пищи, что позволяет им выживать и в более загрязненных местах.

В зоне заплеска каменистых пляжей наиболее многочисленны два вида – *E. foxi*, *C. olivii*. Другие виды относительно малочисленны, но в отличие от галечно-песчаных пляжей уже встречаются трубкажиловы вида *J. ocia*. Отмечены особи кривосинита *A. perieri*. Наличие трубкажилов объясняется большей устойчивостью камней и валунов при воздействии шторма, что позволяет им выживать в этом биотопе, построив трубку. Средняя длина особей многочисленного вида *E. foxi*, живущих под камнями, значимо больше, чем в галечно-песчаном грунте, что объясняется отчасти большим пространством для выживания под камнями, а отчасти периодом, когда наблюдается наибольшее количество особей – зимним периодом, когда особи наиболее крупные.

Глава 8 Динамика видового состава и количественных показателей амфипод в зависимости от условий обитания. Распределение амфипод по глубине (без понто-каспийских видов). По данному показателю в Чёрном и Азовском морях можно выделить несколько групп.

Первая группа привязана к узкой полосе пляжей и представляет элемент не морской, амфибийной фауны. Это рода семейства Talitridae – *Britorchestia*, *Cryptorchestia*, *Deshayesorchestia*, *Orchestia*, *Platorchestia*, *Speziorchestia*, *Talitrus*. В противоположность этой узкоспециализированной группе представитель рода *Ampelisca* (*A. diadema*) населяет наибольший диапазон глубины вплоть до максимальных (200 м), пригодных для жизни горизонтов, отмеченных в Чёрном море.

Вторая группа ограничена инфралиторалью до глубины 35-40 м. Она включает 23 вида и характеризуется приуроченностью к твердым субстратам, ресурс которых в свою очередь уменьшается с глубиной, что характерно для всего Мирового Океана. Это виды: *A. crassipes*, *A. perieri*, *B. algicola*, *C. crassicornis*, *C. danilevskii*, *C. liparotensis*, *C. mitis*, *C. olivii*, *D. thea*, *E. foxi*, *E. ischnus*, *E. karadagiensis*, *E. difformis*, *G. aequicauda*, *G. crinicornis*, *G. insensibilis*, *H. pontica*, *J. marmorata*, *J. ocia*, *M. palmata*, *M. maculatus*, *M. acherusicum*, *M. insidiosum*, *N. reductus*, *P. taurica*, *P. schmidtii*.

Третья группа из 6-ти видов может опускаться ниже до зоны циркумлиторали, вследствие широкой приспособленности к разным грунтам и биотопам – скоплениям водорослей и детрита, ракушнику, скоплениям мидий и других двустворчатых моллюсков на рыхлых субстратах, губкам и пр. Это виды: *A. chiereghinii*, *C. acanthifera*, *D. spinosa*, *G. carinatus*, *M. runcicorne*, *M. gryllotalpa*, *M. versiculatus*, *N. massiliensis*, *P. phasma*, *S. monoculoides*, *T. gibbosa*.

Наконец, один вид *C. terebrans* приурочен только к древесине, ограничен этим ресурсом, поэтому к глубине не привязан. Таким образом, по выбору глубины амфиподы Чёрного и Азовского морей представляют совокупность видов с разными требованиями к среде обитания.

Распределение по биотопам. Распределение амфипод на рыхлых субстратах подробно проанализировано в работах М.И. Киселевой (Киселева, 1963-1969, 1972, 1974, 1976, 1977, 1981). Всего ею зарегистрировано 11 видов. Единственный вид, обнаруженный во всех биоценозах (по: Киселева, 1981), – *A. diadema*. В большинстве биоценозов обнаружен вид *M. runcicorne*. Однако подавляющее большинство видов ограничено немногими биоценозами. В зарослях макрофитов по (Маккавеева, 1981) зарегистрировано 19 видов амфипод. Единственный вид, отмеченный во всех сообществах макрофитов – *D. spinosa*. В большинстве сообществ отмечено 8 видов из 19, что указывает на более широкое распространение видов амфипод среди сообществ макрофитов, чем на рыхлых грунтах.

В работах (Гринцов, 2004, 2005, 2007, 2009; Гринцов и др., 2004) отмечено, что наибольшее разнообразие амфипод отмечено на бетонных конструкциях у берега, элементах конструкций мидийных ферм, а также скалах (суммарно 42 вида). По распределению таксономического состава амфипод по биотопам (анализ индекса таксономического своеобразия Δ^+ и индекса вариабельности Λ^+) можно сказать следующее. Таксономические составы амфипод трех биотопов обитания – рыхлый грунт, неприкрепленные водоросли и перифитон – соответствуют видовому составу всех амфипод Чёрного и Азовского морей (входят в 95 % вероятностную воронку), но при этом таксономическое разнообразие в перифитоне значительно выше, чем в других биотопах (рис. 11).

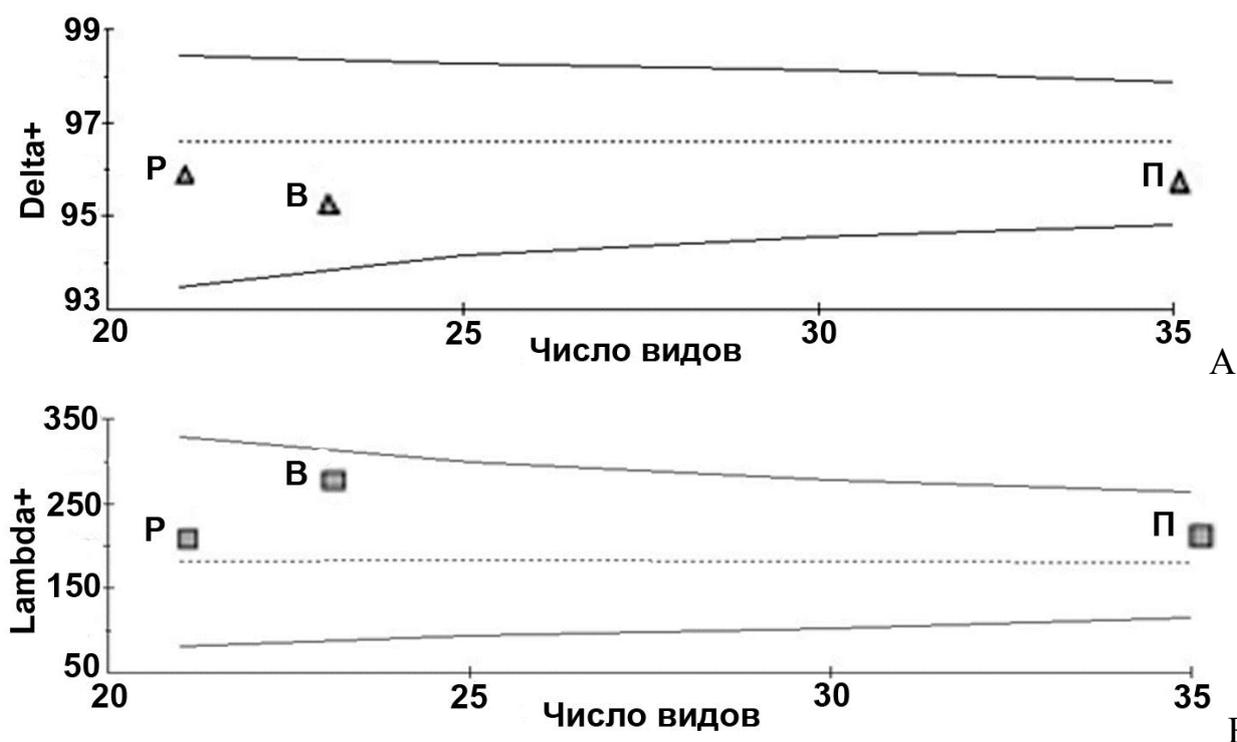


Рисунок 11 — Значения индексов таксономического своеобразия Δ^+ (А) и вариабельности Λ^+ (Б) для таксоценоза амфипод трех основных биотопов Чёрного и Азовского морей, рассчитанных на основе общего мастер-листа. Р – рыхлые грунты, В – неприкрепленные водоросли, П – перифитон

Из всех биотопов наиболее бедным являются галечно-песчаные пляжи (7 видов) из-за влияния штормов и, вероятно, воздействия солнечной активности. Наиболее богатыми видами амфипод оказался перифитон бетонных конструкций в прибрежье (19 видов).

Кластерный анализ относительного сходства биотопов на основе индекса Брея-Кертиса показал, что видовой состав амфипод разделен на три больших и ряд мелких кластеров на уровне значения индекса 35 % (рис. 12).

Кластер I можно охарактеризовать как комплекс амфипод рыхлых грунтов, в котором выделяются небольшие подкластеры биотопов с высокой степенью сходства (индекс Брея-Кертиса от 75 % и выше). Кластер II – как комплекс амфипод мелководья с присутствием морских трав и харовых водорослей. Кластер III – 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.

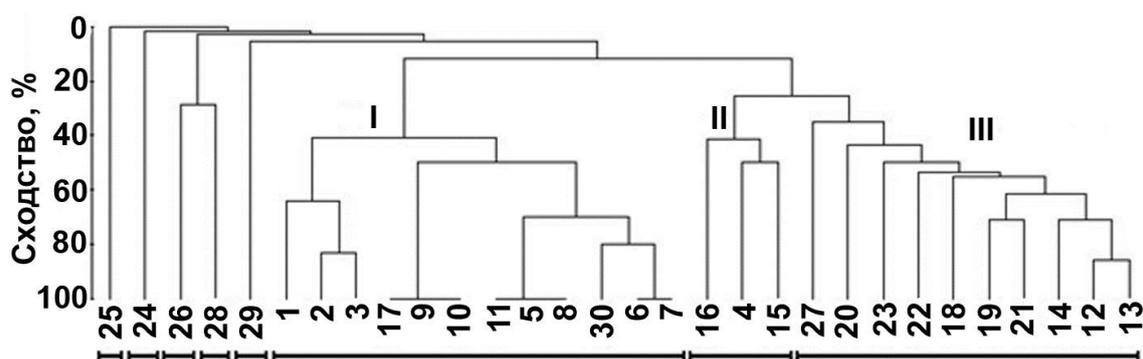


Рисунок 12 — Дендрограмма относительного сходства исследованных биотопов по индексу Брея-Кертиса (на основе фаунистических списков, в режиме «присутствие/отсутствие»). Биоценозы: 1 – *Ch. gallina*; 2 – *M. galloprovincialis*; 3 – *M. phaseolina*; 4 – *T. Neritea* + *D. pugilator*; 5 – *L. mediterraneum*; 6 – *G. minima*; 7 – *P. rudis*; 8 – *U. pusilla* + *P. rudis*; 9 – *P. simile*; 10 – *M. palmata*; 11 – *A. Stepanovi*. Сообщества с доминированием: 12 – *Cystoseira* spp; 13 – *Phyllophora* spp; 14 – *Zostera* spp.; 15 – сообщество с доминированием *Ruppia* spp; 16 – 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 – прибрежные сооружения из железа. 23 – скалы. 24 – галька на дне. 25 – песчаные пляжи. 26 – галечно-песчаные пляжи, зона заплеска. 27 – камни на дне, зона заплеска. 28 – морские травы. 29 – причальная железная бочка, 2 км от берега. 30 – ракуша на дне; I, II, III – кластеры I, II, III

Распределение амфипод в целом по Чёрному и Азовскому морям в значительной степени связано с соленостью, которая лимитирует заселение некоторыми видами амфипод исключительно побережья Турции, куда поступает средиземноморская вода через пролив Босфор (Sezgin et al., 2001).

В настоящее время известно 17 видов амфипод, зарегистрированных только в побережье Турции (Грезе, 1977; Grintsov, Sezgin, 2011). Вторым параметром, распространённым по всему Чёрному морю, – наличие сероводородной зоны, ограничивает распространение амфипод слоем 100-200 м. Третьим показателем, ограничивающим распространение ряда видов – наличие твердых субстратов, имеющее тенденцию к уменьшению с глубиной. Снижению видового разнообразия амфипод в перифитоне способствует отсутствие макрофитов и мидий, приводящих к дефициту жизненно важных ресурсов для ряда видов.

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 распространённых 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, уроподы 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, уропод, усилением проподальных члеников и когтей переопод.
5. Отмечено 9 жизненных форм кривосинитов: дексаминидная, хиалидная, гаммаридная, эдицеротинная, 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; уроподы, 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 батипореидной 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. monoculoides* – представитель стенотоидной 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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. **Гринцов В.А.** Новые данные о морфологии амфиподы *Microtopus* cf. *maculatus* (Microtopidae, Amphipoda) из Чёрного моря (Севастополь, Крым) // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. 2022. Т. 7, № 3 (23). С. 3-12. <https://doi.org/10.21072/eco.2022.23.01>.
2. **Гринцов В.А.** Таксономическое разнообразие Amphipoda (Crustacea) Черного и Азовского морей // Морской биологический журнал. 2022. Т. 7, № 1. С. 34-45. <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.1.03>. **SCOPUS**
3. 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> **WoS, SCOPUS**
4. **Grintsov V.A.** First finding of *Centraloecetes* cf. *neapolitanus* (Schiecke, 1978) (Ischyroceridae, Amphipoda) in coastal zone of Sevastopol (Crimea, Black Sea) // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. 2021. № 2 (18). С. 3-11. <https://doi.org/10.21072/eco.2021.18.01>
5. **Grintsov V.A.** First finding of *Caprella* cf. *equilibra* Say, 1818 (Amphipoda, Caprelliidae) in coastal zone south-west of Crimea (Black Sea) // Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. 2021. № 4 (20). С. 3-9. <https://doi.org/10.21072/eco.2021.20.01>
6. **Гринцов В.А.** Амфиподы морских ферм побережья Севастополя (Черное море) // Водные биоресурсы и среда обитания. 2021. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2021_4_4_27 Т. 4, № 4. С. 27-35.
7. **Grintsov V.A.** On finding of *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae) in the coastal waters of Crimea (Black sea), a new species for this region // Морской биологический журнал. 2018. Т. 3, № 2. С. 33–39. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.02> **SCOPUS**
8. Ali M., Al-Ghunaim A., Subrahmanyam M. N. V., Al-Enezi Y., Al-Said T., Al-Zakri W., Al-Adila H., **Grintsov V.A.** 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 // Crustaceana. 2018. Vol. 91, iss. 7. P 767–819. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003799>. **WoS, SCOPUS**
9. **Гринцов В.А.** Биоразнообразие и динамика численности бокоплавов на коллекторах мидийной фермы (Севастополь, Черное море) // Морской

биологический журнал. 2017. Т. 2, № 4. С. 30-37.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.4.03> **SCOPUS**

10. **Гринцов В.А.** Динамика структуры популяции двух видов бокоплавов рода *Echinogammarus* (Gammaridae, Amphipoda) из бухты Ласпи (Крым, Чёрное море) // Морской биологический журнал. 2016. Т. 1, № 3. С. 22–26.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.3.03> **SCOPUS**
11. Евстигнеева И. К., **Гринцов В. А.**, Лисицкая Е. В., Макаров М. В., Танковская И. Н. Биоразнообразие сообществ макрофитов бухты Казачья (Севастополь, Чёрное море) // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2015. Т. 120, № 6. С. 51–64.
12. **Grintsov V.** Dynamux 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) // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5, № 1. P. 18–20. **WoS, SCOPUS**
13. Полонский А.Б., **Гринцов В.А.** Влияние шторма на структуру зооценоза, видовой состав и плотность беспозвоночных юго-западного побережья Крыма // Доклады НАН Украины. 2013. № 8. С. 168 – 175.
14. **Гринцов В.А.** *Ampelisca sevastopoliensis* sp. n. (Amphipoda, Ampeliscidae) - новый вид амфиподы из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море) // Бюлл. МОИП. 2011. Т. 116, вып. 1. С. 67–69.
15. **Гринцов В.А.** Морфологические различия видов рода *Hyalae* (Amphipoda, Hyalidae) из Чёрного моря (прибрежье Крыма) // Весн. Зоологии. 2011. 45(5). С. 447–455. **SCOPUS**
16. **Гринцов В.А.** Морфологические различия самок рода *Orchestia* и *Platorchestia* (Amphipoda, Talitridae) супралиторали Чёрного моря (Крым) // Зоологический журнал. 2011. Т. 90, №2. С. 143–148. **WoS, SCOPUS**
17. **Grintsov V.** On finding *Dexamine thea* (Amphipoda, Dexaminidae) in the Ukrainian territorial waters (Crimea, Black Sea) // Весн. Зоологии. 2010. Т. 44. № 3. С. 281–283. **SCOPUS**
18. **Гринцов В.А.** Морфофункциональные параметры плавательных ножек плеопод (Амфипод) и некоторые моменты филогении и систематики // Бюлл. МОИП. 2010. Т. 115, вып. 5. С. 36–42.
19. **Grintsov V.** A new amphipod species *Echinogammarus karadagiensis* sp. n. (Amphipoda, Gammaridae) from Crimean coasts (Black Sea, Ukraine) // Весн. Зоологии. 2009. Т. 43, № 2. С.23–26. **SCOPUS**
20. Al-Yamani F., Boltachova N., Revkov N., Makarov M., **Grintsov V.**, Kolesnikova E., Murina G.-V. Winter species composition, diversity and abundance of macrozoobenthos in Kuwait's waters, Arabian Gulf // ZooKeys 2009. Vol. 31. P. 17–38. <https://doi.org/10.3897/zookeys.31.74> **WoS, SCOPUS**

21. **Гринцов В.А.** *Parhyale taurica* sp. nov (Amphipoda, Hyalidae) новый вид амфиподы из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море) // Бюлл. МОИП. 2009. Т. 114, вып. 2. С. 73–76.
22. **Гринцов В.А.**, Мурина В.В., Евстигнеева И.К. Биоразнообразие и структура сообщества обрастания твердых субстратов Карадагского природного заповедника (Чёрное море) // Мор. экол. журн. 2005. Т. 4, № 3. С. 37–47.
23. **Гринцов В.А.** О нахождении на побережье Крыма нового для Украины вида амфипод *Orchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae) // Вестн. Зоологии. 2003. Т. 37, № 3. С. 42.
24. **Гринцов В.А.** Новые данные о морфологии, биологии и экологии *Jassa* spp. (Amphipoda, Ishyoceridae), обитающей в Чёрном море // Вестн. Зоологии. 2003. Т. 37, №2. С. 73–76.
25. Белофастова И.П., **Гринцов В.А.** О находке акантелл скребня *Telosensis exiguus* у *Apherusa bispinosa* (Amphipoda, Calliopidae) в Чёрном море // Вестн. Зоологии. 2003. Т.37, № 4. С. 57–59.

Монографии

1. **Гринцов В.А.** Амфиподы Черного моря: иллюстрированный атлас-определитель // ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН». Севастополь: ФИЦ ИНБЮМ, 2022. 476 с.
2. Al-Yamani F. Y., Al-Kandari M., Polikarpov I., **Grintsov V.** Field guide of order Amphipoda (Malacostraca, Crustacea) of Kuwait // Kuwait: Kuwait Institute for Scientific Research. 2019. 390 p.
3. **Гринцов В.А.** Макрозообентос твердых естественных и искусственных твердых субстратов // Биология Чёрного моря у берегов Юго-Восточного Крыма. Симферополь: АРИАЛ, 2018. С. 262–272.
4. **Гринцов В.А.** Полтаруха О. П. Разноногие раки (Artropoda: Crustacea: Amphipoda) в обрастании // Каталог фауны обрастания в Мировом Океане. Т. 2: Многощетинковые черви, Ресничные черви, Разноногие раки, Морские пауки, Актинии. Москва: КМК, 2013. 132 с.
5. F. Al-Yamani, V. Skryabin, N. Boltachova, N. Revkov, M. Makarov, **V. Grintsov**, E. Kolesnikova. Illustrated atlas on the zoobenthos of Kuwait // Kuwait: Kuwait Institute for Scientific Research, 2012. 384 p. ISBN
6. **Grintsov V.**, Sezgin M. Manual for identification of Amphipoda from The Black Sea // Sevastopol. Digit Print. 2011. 151 p.

Публикации в других рецензируемых изданиях

1. **Гринцов В.А.**, Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А. Новый вид амфиподы *Melita* Leach, 1814 (Crustacea, Amphipoda, Melitidae) для Азово-Черноморского бассейна // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 5, № 1. С. 41–54. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-1-41-54>.

2. **Гринцов, В. А.** Особенности морфологии *Platorchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae), найденного на побережье Крыма (Чёрное море) // Биота и среда природных территорий. 2019. № 1. С. 49–59.
3. **Гринцов В.А.** Особенности морфологии *Platorchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae), найденного на побережье Крыма (Черное море) // Биота и среда заповедных территорий. 2019. № 1. С. 49–59.
4. Ревков Н.К., Бондаренко Л.В., **Гринцов В.А.** Структура таксоцена Malacostraca акватории бухты Круглой (юго-западный Крым, Чёрное море) // Экология моря. 2009. Вып. 75. С.71–76.
5. **Гринцов, В. А.** Биоразнообразие и экология бокоплавов побережья Карадага // *Карадаг – 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.
6. Ревков Н. К., Бондаренко Л. В., **Гринцов В. А.** Структура таксоцена Malacostraca акватории бухты Круглой (юго-западный Крым, Чёрное море) // Экология моря. 2009. Вып. 75. С. 71–76.
7. **Гринцов В.А.**, Мурина В.В., Лисицкая Е.В. Новые данные о фауне беспозвоночных прибрежной акватории заповедника мыс Мартьян (Чёрное море) // Экология моря. 2008. Вып. 75. С. 53–57.
8. Лисицкая Е.В., Мурина В.В., **Гринцов В.А.** Исследования беспозвоночных в акватории Карадагского заповедника // *Летопись природы*. 2005. Симферополь. 2007. Т. 22, гл.3. С. 161–165.
9. Лисицкая Е. В., Мурина В. В., **Гринцов В. А.** Исследования беспозвоночных в акватории Карадагского заповедника // *Летопись природы*. Т. 22. 2005 г. Симферополь: СОНАТ, 2007. Гл. 3. С. 161–165.
10. Шадрин Н.В., **Гринцов В.А.** Гиперсоленое озеро – новый биотоп для бокоплавов *Orchestia gammarella* (Pallas, 1766) (Amphipoda) // *Мор. Экол. Журн.* 2003. Т.2, № 3. С. 80.
11. **Гринцов, В. А.** Сукцессия в сообществе обрастания на заградительных конструкциях Севастопольского Океанариума / В. А. Гринцов, В. Н. Иванов // Экология моря. 2000. Вып. 53. С. 5–10.

Научное издание

Гринцов Владимир Андреевич

**Амфиподы (Crustacea, Amphipoda) Чёрного и Азовского морей: биология,
фаунистика, экология**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Подписано в печать 04.07.2023