НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ МОРСЬКОЇ БІОЛОГІЇ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

КУДРЕНКО СЕРГІЙ АНДРІЙОВИЧ

УДК 386.371 (262.5)

ПРОСТОРОВО-ЧАСОВІ ОСОБЛИВОСТІ УГРУПОВАНЬ АМФІПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA) ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ

03.00.17 – гідробіологія
біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук
Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело
_____ Кудренко С.А.

Науковий керівник Воробйова Людмила Вікторівна
доктор біологічних наук, професор

Одеса, 2021

АНОТАЦІЯ

Кудренко С. А. Просторово-часові особливості угруповань амфіпод (Crustacea, Amphipoda) північно-західної частини Чорного моря. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.17 – гідробіологія. Інститут морської біології НАН України, Одеса, 2021.

Дисертація присвячена вивченню просторово-часових особливостей угруповань амфіпод (Crustacea, Amphipoda) північно-західної частини Чорного моря. Уточнений видовий склад амфіпод в сучасний період, вперше вивчені просторово-часові особливості формування угруповань амфіпод (Crustacea, Amphipoda) відкритих вод північно-західної частини Чорного моря, заток і лиманів та їх реакції на абіотичні фактори морського середовища.

На українському шельфі Чорного моря виявлено 39 видів амфіпод, що належать до 21 родини і 33 родів. Найбільш часто зустрічались представники родин Gammaridea (*Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *Chaetogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830), *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), *Gammarus subtypicus* Stock, 1966, *G. aequicauda* (Martynov, 1931), *G. insensibilis* Stock, 1966, *Pontogammarus obesus* (G.O. Sars, 1896), *P. maeoticus* (Sovinskij 1894), *O. crassus* G.O. Sars, 1894) та Corophioidea (*Chelicorophium nobile* (G.O. Sars, 1895), *Crassicorophium bonellii* (H. Milne Edwards, 1830), *Chelicorophium chelicorne* G.O. Sars, 1895, *Crassicorophium crassicorne* Bruzelius, 1859, *C. volutator* (Pallas, 1766), *Medicorophium runcicorne* (Della Valle, 1893).

Встановлено, що найбільша різноманітність різноногих ракоподібних відзначена в Одеському морському регіоні – 29 видів, в Придунайському районі 20 видів, відкритих затоках (Ягорлицької, Тендрівської та

Каркінітської) – 14 видів. Найбільша фауністична подібність угруповань амфіпод твердих субстратів Одеського регіону відмічена з угрупованнями обростань острову Зміїний – 70 %. Між акваторіями Тендрівської, Ягорлицької та Каркінітської заток відзначена найбільша фауністична подібність: 81,48 % між Тендрівською і Ягорлицькою затоками, 66,67 % між Каркінітською і Тендрівською затоками і 61,54 % між Каркінітською і Ягорлицькою затоками.

На твердих ґрунтах Одеського морського регіону амфіподи зустрічаються практично завжди і постійно присутні в 100 % проб, ідентифіковано 21 вид. Домінують в угрупованнях обростань 6 видів: *M. gryllotalpa*, *E. olivii*, *J. ocia*, *M. palmata*, *S. monoculoides*, *C. bonellii*, *A. ramondi*. Їх зустрічальність становить > 50 %. Найбільша чисельність бокоплавів характерна для перифіталі твердих субстратів верхньої субліторалі острова Зміїний та Одеського морського регіону (34903±4905 екз.·м$^{-2}$ і 14303±1655 екз.·м$^{-2}$ відповідно). В Одеському регіоні на м'яких ґрунтах ідентифіковано 26 видів амфіпод, які в таких умовах зустрічаються у 61,43 % випадків, відповідно видів, що формально домінують немає. Частіше за всіх зустрічаються *M. gryllotalpa*, *A. diadema*, *D. spinosa* – 31,44, 17,02 та 15,40 % відповідно.

У придунайській зоні Чорного моря ідентифіковано 20 видів амфіпод. В середньому, за весь період досліджень, амфіподи зареєстровані в 47,80 % проб. Найбільш часто відзначалися, а також були найбільш чисельні і значущі в утворені біомаси амфіпод – *A. diadema*.

Фауністичний склад амфіпод Григорівського лиману в сучасний період представлений 23 видами. Амфіподи зустрічаються в 64,16 % проб. За весь час досліджень (2003 – 2016 рр.) середня чисельність амфіпод становила 687±139 екз.·м$^{-2}$, середня біомаса – 2,402±0,278 г·м$^{-2}$. Найбільш висока зустрічальність зареєстрована для *A. diadema*, *M. gryllotalpa* і *C. bonellii*. Для цих видів характерна і найбільш висока чисельність і біомаса.

У сучасний період амфіподи Тилігульського лиману представлені дев'ятьма видами. На мілководній (до 0,5 м) зоні ідентифіковано 9 видів амфіпод, на глибинах від 0,5 м до 13 м виявлено 7 видів. Найбільш часто зустрічалися *G. aequicauda*, *M. gryllotalpa*, *D. spinosa*, *C. bonellii*.

В Сухому лимані за час досліджень виявлено 18 видів амфіпод. Амфіподи часто зустрічались в пробах бентосу відібраних в акваторії лиману – 60,98 %. Жоден вид не зустрічається частіше ніж у 50 % випадків (проб). Найбільш часто в пробах були присутні *M. gryllotalpa*, *C. bonellii* і *D. spinosa* – 39,02, 21,95 і 14,63 % відповідно, п'ять видів з вісімнадцяти відзначені лише по одному разу – *A. bispinosa*, *C. baeri*, *E. difformis*, *P. ocia*, *P. longimanus*.

Встановлено, що зі збільшенням глибини кількість видів амфіпод, їх чисельність і біомаса поступово знижуються. Вперше для досліджених акваторій встановлено, що кількість видів амфіпод зростає зі збільшенням солоності. При переході солоності від 8 ‰ до 16–18 ‰ кількість видів амфіпод збільшується і складає в середньому від 10 до 16 видів на твердих субстратах в Одеському морському регіоні, від 1 виду при 4 ‰ до 19 видів при 16 ‰ в Григорівському лимані і від 2 видів при солоності 4–8 ‰ до 12 видів при 16–18 ‰ в Придунайському районі.

Аналіз багаторічної динаміки формування угруповань амфіпод, розглянутий на прикладі Придунайського району, Григорівського лиману і Одеського морського регіону показав, що в першому випадку вона має тенденцію до скорочення кількості видів амфіпод, від 2002 р. до 2017 р., в той же час, у розглянутий період інші кількісні показники зростають. В Одеському морському регіоні та Григорівському лимані за час досліджень зареєстровано зменшення як числа видів, так і інших кількісних показників від початку досліджень до 2017 року.

Протягом року в Придунайському районі всі кількісні показники найбільші в осінній сезон. В Григорівському лимані кількість видів і чисельність найбільші в літній сезон, в той час як зустрічальність і біомаса

найзначніші у весняний сезон. На твердих субстратах ОМР чисельність та біомаса найзначніші у весняний період.

В сучасний період амфіподофауна ПЗЧМ і прилеглих акваторій належить до наступних зоогеографічних комплексів: середземноморсько-атлантичного (21 вид), середземноморсько-лузітанского (2 види), циркумполярного (1 вид), ендеміки Чорного і Середземного морів (3 види), ендеміки Чорного і Азовського морів (3 види). Основними факторами, що впливають на розповсюдження амфіпод є солоність води, глибина і характер ґрунту.

Ключові слова: Amphipoda, Чорне море, екологічні чинники, фауністичний склад, зустрічальність, чисельність, біомаса.

СПИСОК ПРАЦЬ ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у фахових виданнях

1. **Кудренко, С.А.** 2017. Amphipoda макрозообентоса (Arthropoda, Crustacea) Григорьевского лимана. *Вісник Одеського національного університету. Біологія*, 22(40): 57–67. *(Особистий внесок: збір і обробка проб амфіпод, статистична обробка даних, підготовка статті до друку).*
2. **Kudrenko, S.A.** 2016. Amphipoda (Crustacea, Amphipoda) communities in the north-western part of the Black Sea. *Vestnik zoologii*, 50(5): 387–394. (*Особистий внесок: збір і обробка проб амфіпод, статистична обробка даних, підготовка статті до друку*).
3. Синегуб, И.А., Бондаренко, А.С., Рыбалко, А.А. & **Кудренко, С.А.** 2015. Современное состояние макрозообентоса прибрежной зоны Одесского морского региона (Черное море). *Наук. зап. Тернопол. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол*. 3–4 (64): 605–609. (*Особистий внесок: збір і обробка проб макрозообентосу, статистична обробка даних, підготовка тезисів до друку*).

4. Сон, М.О., Кошелев, А.В. & **Кудренко, С.А.** 2010. Особенности колонизации и обитания морских и солоноватоводных беспозвоночных в биотопах контура «малый водоток – море». *Морський екологічний журнал*. 9(3): 78–82. (*Особистий внесок: обробка проб макрозообентосу).*
5. Воробьева, Л.В. *&* **Кудренко, С.А.** 2005. Пространственное распределение и сезонная динамика количественных показателей амфипод в Одесском заливе. В: *Екол. безпека прибереж. та шельфової зон та комплекс. використ. ресурсів шельфу*. Зб. наук. пр., Севастополь, 12. с. 610–616. *(Особистий внесок: літературний огляд, збір і обробка проб амфіпод, статистична обробка даних підготовка статі до друку).*
6. **Kudrenko, S.** & Kvach, Y. 2005. Diet composition of two gobiid species in the Khadzhibey Estuary (North-Western Black Sea, Ukraine). *Limnological Papers*, 24: 61–68. *(Особистий внесок: літературний огляд, збір і обробка змісту кішечників риб й ідентифікація об'єктів живлення).*
7. Квач Ю.В., Заморов В.В., **Кудренко С.А**. (1999) Ураженість риб родини бабок (Gobiidae) Одеської затоки та Хаджибейського лиману як індикатор екологічного стану середовища (попередні дані). *Науковий Вісник УкрДЛТУ*, 9.7: 88–92. *(Особистий внесок: збір і обробка іхтіологічного та амфіподного матеріалу, аналіз матеріалу підготовка статі до друку).*

Статті у інших наукових виданнях

8. **Кудренко, С.А.** 2017. Amphipoda. В: *Одесский регион Черного моря: гидробиология пелагиали и бентали.* Астропринт. Одесса. с. 208–217. *(Особистий внесок: збір і обробка проб амфіпод, статистична обробка даних, підготовка глави до друку).*
9. **Кудренко, С.А.** 2017. Amphipoda зоны выпуска хозяйственно бытовых стоков. В: *Одесский регион Черного моря: гидробиология пелагиали и бентали.* Астропринт. Одесса. с. 260–266. *(Особистий внесок: збір і обробка проб амфіпод, статистична обробка даних, підготовка глави до друку).*

10. Синегуб, И.А., Рыбалко, А.А., Бондаренко, А.С. & **Кудренко, С.А.** 2008. Макрозообентос. В: *Экосистема Григорьевского (Малого Аджалыкского) лимана*. Астропринт. Одесса. с. 178–202. *(Особистий внесок: збір і обробка проб амфіпод, підготовка, статистична обробка даних).*

Матеріали та тези доповідей конференцій, з'їздів

11. **Кудренко, С.А.** 2002. Амфиподы некоторых лиманов Северо-западного Причерноморья. В: *Екологічні проблеми Чорного моря*. ОЦНТЕІ, Одеса, с. 117–119. *(Особистий внесок: літературний огляд, збір і обробка проб амфіпод, підготовка статі до друку).*
12. Джуртубаев, Ю.М. & **Кудренко, С.А.** 2005. Современное состояние макрозообентоса Дофиновского лимана. В: *Биоразнообразие. Экология. Эволюция: материалы II междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых, посвящ. 140-летию Одесского национального университета им. И.И. Мечникова (Одесса, 28 марта – 1 апреля 2005 г.).* Одесса, с. 84. *(Особистий внесок: збір і обробка проб макрозообентосу, статистична обробка даних, підготовка тезисів до друку).*
13. **Кудренко, С.А.** 2005. Амфиподы прибрежной зоны Одесского залива. В: *Тезисы IV всеукр. научно-практ. конф. молодых ученных по проблемам Черного и Азовского морей «Понт Эвксинский – 2005». (Севастополь, 24–27 мая 2005 г.)*. Севастополь, с. 72–73. *(Особистий внесок: збір і обробка проб макрозообентосу, статистична обробка даних, підготовка тезисів до друку).*
14. Синегуб, И.А., Бондаренко, А.С., Рыбалко, А.А. & **Кудренко, С.А.** 2008. Макрофауна обрастания гидротехнических сооружений Одесского порта. В: *Перифитон и обрастание: теория и практика*: *материалы междунар. научно-практ. конф. (Санкт-Петербург, 22–25 октября 2008 г.)*. Санкт-Петербург, с. 82–84. *(Особистий внесок: збір і обробка проб макрозообентосу, статистична обробка даних, підготовка тезисів до друку).*

15. **Kudrenko, S.A.** 2010. Amphipods of the northwestern Black Sea. In: *The XIVth International Colloquium on Amphipoda* (*Sevilla, 13–18 September 2010*). Sevilla. p. 58–59. *(Особистий внесок: збір і обробка проб макрозообентосу, статистична обробка даних, підготовка тезисів до друку).*
16. Синегуб, И.А., Бондаренко, А.С., Рыбалко, А.А. & **Кудренко, С.А**. 2012. Макрозообентос прибрежной зоны Григорьевского лимана (северо-западное Причерноморье). В: *Лимани північно-західного Причорномор'я: актуальні гідроекологічні проблеми та шляхи їх вирішення*: *тези доп. всеукр. начно-практ. конф. (Одеса, 12–14 вересня 2012 р.).* Одеса. с. 121–124 *(Особистий внесок: збір і обробка проб макрозообентосу, статистична обробка даних).*
17. **Кудренко, С.А.** 2012. Многолетняя динамика популяционных показателей амфипод Придунайского района Черного моря. В: *Динаміка біорізноманіття 2012. Збірн. наук. праць*. Луганськ. с. 130–132. *(Особистий внесок: збір і обробка проб амфіпод, статистична обробка даних, підготовка тезисів до друку).*
18. **Кудренко, С.А.** 2014. Качественная и количественная характеристика амфипод (Amphipoda, CRUSTACEA) Одесского морского региона (Черное море). В: *Материалы III междунар. научно-практ. конф. «Биоразнообразие и устойчивое развитие, 2014 г.». (Симферополь, 15–19 сентября 2014 г.)*. Симферополь. с. 176–178. *(Особистий внесок: збір і обробка проб амфіпод, статистична обробка даних, підготовка статті до друку).*

SUMMARY

Kudrenko S.A. Spatial-temporal features of the associations Amphipoda (Crustacea, Amphipoda) north-western part of the Black Sea. Manuscript.

Thesis for the PhD Degree in Biology by specialty 03.00.17 – Hydrobiology. – Institute of Marine Biology, National Academy of Sciences of Ukraine, Odessa, 2021.

As a result of the dissertation, the species community of amphipods in the modern period was specified, the spatiotemporal features of the formation of taxocene amphipods (Crustacea, Amphipoda) and their reactions to the abiotic factors of the marine environment of the Northwestern Black Sea were firstly studied. The 39 species of amphipods belonging to 21 families and 33 genera have been found on the Ukrainian Black Sea shelf. The most frequently were representatives of families Gammaridea (*Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894), *Chaetogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830), *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1898), *Gammarus subtypicus* Stock, 1966, *G. aequicauda* (Martynov, 1931), *G. insensibilis* Stock, 1966, *Pontogammarus obesus* (G.O. Sars, 1896), *P. maeoticus* (Sovinskij 1894), *O. crassus* G.O. Sars, 1894) and Corophioidea (*Chelicorophium nobile* (G.O. Sars, 1895), *Crassicorophium bonellii* (H. Milne Edwards, 1830), *Chelicorophium chelicorne* G.O. Sars, 1895, *Crassicorophium crassicorne* Bruzelius, 1859, *C. volutator* (Pallas, 1766), *Medicorophium runcicorne* (Della Valle, 1893).

The greatest diversity of the various crustaceans was noted in the Odessa Marine Region – 29 species, in the Lower Danube region – 20 species, open gulfs (Yagorlytska, Tendrivskaya and Karkinitskaya) – 14 species. The largest similarity of fauna of amphipods` communities of solid substrates from the Odessa region was noted with the groupings of fouling from the Zmeiniy Island – 70 %. The largest faunal similarity was observed between the waters of the Tendrivskaya, Yagorlytska and Karkinitskaya Gulfs: 81.4 % between the Tendrivskaya and Yagorlitskaya Gulfs, 66.67 % between the Karkinitskaya and Tendrivska Gulfs and 61.54% between the Karkinitskaya and Yagorlitska Gulfs.

On the solid soils of the Odessa Marine Region, amphipods are found almost constantly and are detected in 100 % of samples, 21 species have been identified. The 6 species dominate in the fouling communities: *M. gryllotalpa*, *E. olivii*,

J. ocia, M. palmata, S. monoculoides, C. bonellii, A. ramondi. Their occurrence is > 50 %. The highest abundance of a is observed amphipods the periphytal of the solid substratum of the upper sublittoral of Zmiinyi Island and Odessa Marine Region: 34902.90±4904.60 ind.·m^{-2} and 4314.86±488.48 ind.·m^{-2}, respectively. In the Odessa region, 26 species of amphipods have been identified on soft soils. Amphipods in such conditions occur in 61.43 % of cases, respectively, of the dominant species. The most common are *M. gryllotalpa*, *A. diadema*, *D. spinosa* – 31.44 %, 17.02 % and 15.40 %, respectively.

20 species of amphipods have been identified in the Danube Region of the Black Sea. On average, throughout the study period, amphipods were recorded in 47.80 % of samples. *A. diadema* was the most frequently noted and numerous and significant in the formed biomass.

The species composition of amphipods in Grigorievskyi Estuary is represented by 23 species nowadays. Amphipods occur in 64.16 % of samples. During the entire study period, the average amphipod number was 686.74±139.04 ind.·m^{-2}, the average biomass was 2.402±0.278 g·m^{-2}. The highest occurrence, abundance and biomass was recorded for *A. diadema*, *M. gryllotalpa* and *C. bonellii*.

In the modern period, the amphipods of the Tiligulsly Estuary are represented by nine species. In the shallow (up to 0.5 m) zone 9 species of amphipods were found, at depths from 0.5 m to 13 m 7 species were found. *G. aequicauda*, *M. gryllotalpa*, *D. spinosa*, *C. bonellii* were the most common.

In Sukhoy Estuary 18 species of amphipods have been found during investigations. Amphipods were frequently found in benthos sampled in Sukhoy Estuary – 60.98 %. No species is more common than 50 % of cases (samples). Most common were *M. gryllotalpa*, *C. bonellii* and *D. spinosa* – 39.02 %, 21.95 % and 14.6 %, respectively, five species out of eighteen noted only once – *A. bispinosa, C. baeri, E. difformis, P. ocia, P. longimanus*.

With increasing of the depth, the number of amphipod species, their abundance and biomass are gradually decreasing. Analysis of the material showed

that the number of amphipod species increases with increasing salinity: from 10 species at 8 ‰ to 16 species at 16–18 ‰ in the Odessa Marine Region, from 1 species at 4 ‰ to 19 species at 16 ‰ in the Grigorievsky Estuary and from 2 species at salinity of 4–8 ‰ to 12 species at 16–18 ‰ in the Lower Danube Region.

The analysis of long-term dynamics showed that the number of amphipod species decreased in the Lower Danube Region from 2002 to 2017, at the same time other quantitative indicators (occurrence, abundance, biomass) are increasing. During the studies in the Odessa Marine Region and the Grigorievsky Estuary, there has also been a decrease in the number of species and other quantitative indicators of amphipod populations.

During the year in the Danube region all quantitative indicators are the largest in the autumn season, in the Grigorivsky estuary the number of species and numbers are the largest in the summer season, while the occurrence of biomass is most significant in the spring season. On solid substrates of Odessa Marine Region, the number and biomass are more significant in the spring.

In the present period, amphipodofauna of NWBS and adjacent water areas belongs to the following zoogeographic complexes: Mediterranean-Atlantic (21 species), Mediterranean-Lusitanian (2 species), circumpolar (1 species), endemics of the Black and Mediterranean seas (3 species), endemics of the Black and Azov seas (3 species). The main factors affecting the distribution of amphipods are water salinity, depth and substrate.

Key words: Amphipoda, Black Sea, environmental factors, species composition, occurrence, abundance, biomass.

ЗМІСТ

ЗМІСТ …..……..……..……12
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ……..……....14
ВСТУП ……..……..……15
РОЗДІЛ 1. ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ АМФІПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA) ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ І ПРИЛЕГЛИХ АКВАТОРІЙ……..……..…20
1.1. Амфіподи та їх значення в морських екосистемах ……..20
1.2. Історія вивчення амфіпод ……....21
1.3. Роль амфіпод в структурі макрозообентосу 25
1.4. Зоогеографічні особливості амфіпод ПЗЧМ …….....30
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ ……..…...34
2.1. Характеристика району досліджень ……..…..……....…34
2.2. Методика збору та первинної обробки проб ……...……45
2.3. Об’єм зібраного матеріалу ...……..……..……...……..….45
2.4. Статистична обробка отриманих даних..……..……48
РОЗДІЛ 3. ОСОБЛИВОСТІ ПРОСТОРОВОГО РОСПОДІЛУ ВИДОВОГО СКЛАДУ УГРУПОВАНЬ АМФІПОД …..……..64
3.1. Одеський морський регіон ...……..……...64
3.2. Пригирлове узмор’я річки Дунай ...……...……...……69
3.3. Верхня субліторaль острову Зміїний……..74
3.4. Причорноморські лимани ..…….....76
3.4.1. Григорівського лиман ……...……..…76
3.4.2. Тилігульский лиман ……..…….....…78
3.4.3. Сухий лиман …….…….....79
3.5. Відкриті затоки північно-західної частини Чорного моря (Каркінітська, Тендрівська та Ягорлицька)…….…….……...82
3.6. Особливості просторового розподілу видового складу угруповань……85

РОЗДІЛ 4. ЧАСОВІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ УГРУПОВАНЬ АМФІПОД ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ …..……89

4.1. Особливості сезонних змін ……..…….....89

4.2. Міжрічні коливання кількісних показників угруповань Amphipoda……....94

РОЗДІЛ 5. ФОРМУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ПОКАЗНИКІВ AMPHIPODA ПІД ВПЛИВОМ АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ МОРСЬКОГО СЕРЕДОВИЩА ПЗЧМ.....103

5.1. Залежність формування угруповань від типу субстрату ..…….103

5.2. Залежність таксономічного складу, зустрічальності, чисельності та біомаси від глибини ……..…….113

5.3. Роль температурного фактору ……..124

5.4. Вплив солоності на формування кількісних показників.....133

ВИСНОВКИ…….....143

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ…….....146

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

ПЗЧМ – північно-західна частина Чорного моря

ОМР – Одеський морський регіон

г·м$^{-2}$ – грами на квадратний метр (біомаса)

екз.·м$^{-2}$ – екземпляри на квадратний метр (чисельність)

P – зустрічальність (%)

N – чисельність

B – біомаса

i – коефіцієнт Чекановського - Сьоренсена

D – індекс Сімпсона

H – індекс Шеннона

e – індекс Пієлу

d – індекс Маргалефа

R^2 – коефіцієнт детермінації

M – середня арифметична

$\pm m$ – помилка середньої арифметичної

ВСТУП

Актуальність теми. В умовах трансформації річкових вод в екосистемі Чорного моря, постійного антропогенного впливу на прибережні морські екосистеми і екосистеми лиманів та лагун великого значення набуває вплив екологічних чинників на оцінку змін в екосистемах та прогнозування їх наслідків.

Короткий життєвий цикл, здатність формувати значну чисельність та кілька генерацій на рік, широкий екологічний діапазон умов існування робить амфіпод здатними швидко реагувати на зміни у навколишньому середовищі. Засвоюючи та акумулюючи дрібні харчові частки і будучи в основному детритофагами, амфіподи Чорного моря виступають проміжною ланкою в трофічних ланцюгах, зокрема вони є важливим кормовим об'єктом для придонних і донних риб (в тому числі тих, що мають велике промислове значення), на узбережжі водойм амфіподи утворюють масові скупчення і слугують їжею птахів. Амфіподи є проміжними хазяями паразитів риб і птахів. Є значний світовий досвіт використання амфіпод як об’єкта марикультури, що може буди використано для району досліджень.

Амфіподи використовуються як сировина для отримання біологічно активної добавки хітозан (Солдатова 2015). Дані про амфіпод використовуються для розрахунків BOPA index (Benthic Opportunistic Polychaeta Amphipoda) ранжуючий спільноти за категоріями та для розрахунків AMBI (AZTI’s marine biotic index), який використовується для оцінки стану екосистеми (Dauvin 2007; Borja at al. 2003).

Слід відзначити, що до теперішнього часу для північно-західної частини Чорного моря накопичено все ще надзвичайно мало відомостей про закономірності просторово-часової динаміки кількісних показників угруповань цих ракоподібних. Крім того, вивчення фауністичного складу амфіпод дозволить судити про особливості формування біорізноманіття біоти даного регіону.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Протягом останніх років вивчення амфіпод ПЗЧМ здійснювалося в рамках бюджетних тем ОФ ІнБПМ НАН України: «Основи формування біологічної різноманітності прибережних морських і приморських водних екосистем» (2001-2005 рр., №0101U000163), «Формування біологічного різноманіття моря, в умовах евтрофікації і біологічного забруднення» (2006-2010 рр., № 0106U007936); ряд госпдоговірних: «Екологічний моніторинг впливу на навколишнє природне середовище судового ходу Дунай-Чорне море: морська частина спостережень, в тому числі гідрохімічні і гідробіологічні. Стан авандельти в 2004 р.» (2004 г.-№ 0105U002439); «Екологічний моніторинг впливу на навколишнє середовище відновлення суднового ходу Дунай - Чорне море: морська частина спостережень в першій половині 2007 р.» (2007, № 0107U007994), «Гідробіологічний моніторинг при відновленні експлуатації глибоководного суднового ходу Дунай-Чорне море» (2011 р, № 0111V004958), «Комплексний моніторинг при відновленні та експлуатації глибоководного суднового ходу Дунай-Чорне море» (2013 г.-№ 0113U001527); РП7, Грант-контракт №: 287844 «Мережа морських охоронних територій від узбережжя до узбережжя, в поєднанні з потенційною енергією вітру морського базування», «Towards COast to COast NETworks of marine protected areas (from the shore to the high and deep sea), coupled with sea-based wind energy potential»; Партнерська угода 1.2.1 65869.86 MIS-ETC 280 Грант-контракт № 40921 від 30.05.2012 р, назва проекту: Research and REstoration of the Essential Filters of the Sea – REEFS (Дослідження і відновлення природних фільтрів моря).

Мета і задачі дослідження. *Мета роботи* – встановити особливості формування просторово-часового розподілу угруповань різноногих ракоподібних (Crustacea, Amphipoda) і впливу основних екологічних факторів на угруповання амфіпод.

Для досягнення вказаної мети були поставлені такі задачі:

• визначити фауністичний склад і розподіл амфіпод різних акваторій північно-західної частини Чорного моря і лиманів північно-західної частини Чорного моря в сучасний період;

• проаналізувати сезонну та багаторічну динаміку видового складу і кількісних показників амфіпод північно-західної частини Чорного моря;

• встановити залежність кількісних показників угруповань амфіпод північно-західної частини Чорного моря від типу субстрату;

• описати залежність видового складу і кількісних показників амфіпод північно-західної частини Чорного моря від глибини;

• визначити вплив температурного режиму на видовий склад і кількісні показники амфіпод в північно-західній частини Чорного моря;

• визначити залежність видового складу і кількісних показників амфіпод північно-західної частини Чорного моря від показників солоності.

Об'єкт дослідження – угруповання амфіпод північно-західної частини Чорного моря.

Предмет дослідження – формування різноманітності та просторово-часового розподілу амфіпод і вплив екологічних факторів на формування кількісних показників угруповань амфіпод (Amphipoda).

Методи дослідження – польові та лабораторні методи гідробіологічних досліджень, методи статистичного аналізу.

Наукова новизна отриманих результатів. Автором встановлено сучасний видовий склад угруповань амфіпод української частини ПЗЧМ. Вперше проведено порівняльний аналіз угруповань амфіпод різних акваторій ПЗЧМ, виявлено специфіку на різних глибинах і субстратах, а також їх сезонну і багаторічну динаміку.

Практичне значення отриманих результатів. Результати проведених досліджень сприяють подальшому отриманню теоретичних і практичних знань з екології амфіпод і макрозообентосу в цілому. Отримані дані можуть застосовуватися в природоохоронній практиці, при оцінці кормової бази

промислових риб і проведенні моніторингу екологічного стану морського середовища і біоти Азово-Чорноморського басейну.

Особистий внесок здобувача. Автором зібрана більша частина матеріалу, самостійно проведена ідентифікація амфіпод, аналіз і узагальнення матеріалу, написання тексту всіх структурних частин дисертації виконані здобувачем особисто. Разом з науковим керівником визначена мета і завдання роботи, планування досліджень і формування структури дисертації. У роботах, що опубліковані зі співавторами, здобувач брав безпосередню участь в постановці проблеми, виборі методів досліджень, обговоренні отриманих результатів у визначенні видового складу амфіпод, підготовці рукописів наукових статей. Використання в дисертації результатів спільних робіт не порушило авторських прав колег.

Апробація результатів дисертації. Основні положення і матеріали дисертації були представлені на всеукраїнській науково-практичній конференції молодих вчених з проблем Чорного і Азовського морів «Понт Евксинський IV» (Севастополь, 2005); II Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів і молодих вчених, присвяченій 140-річчю Одеського національного університету ім. І.І. Мечникова (Одеса, 2005); Международной научно-практиченской конференции «Перифитон и обрастание: теория и практика» (Санкт-Петербург, 2008); XIV міжнародному колоквіумі по амфіподам (2010, Севілья); І науковій конференції «Динаміка біорізноманіття – 2012» (Луганськ, 2012); Всеукраїнській науково-практичній конференції «Лимани північно-західного Причорномор'я: актуальні гідроекологічні проблеми та шляхи їх вирішення» (Одеса, 2012); III Міжнародній науково-практичній конференції «Біорізноманіття і сталий розвиток» (Сімферополь, 2014); Міжнародній науковій конференції «Досягнення у вивченні крайового ефекту водних екосистем та їх практичне значення», присвяченій 95-річному ювілею академіка Ювеналія Петровича Зайцева» (Одеса, 2019).

Публікації. Всього публікацій за тематикою дисертації – 18, статей – 5, в тому числі 4 статті, які опубліковано у виданнях, рекомендованих ДАК

України, 3 включені до наукометричних баз, і 8 тез доповідей в матеріалах міжнародних і вітчизняних конференцій та з'їздів.

Структура та об'єм дисертації. Дисертаційна робота складається з анотацій, вступу, списку скорочень, 5 розділів, висновків, списку використаної літератури (220 джерел). Список літератури та цитати у тексті оформлені у відповідності до Гарвардського стилю (Harvard Referenceing Style. Dept. of Biological Science's Harvard Referencing Guide, Version 2017.4). Загальний обсяг дисертаційної роботи 169 сторінок. Робота ілюстрована 57 рисунками і 19 таблицями.

Подяки. Автор висловлює свою щиру вдячність всім, хто сприяв виконанню цієї роботи: науковому керівнику – д.б.н., професору, пров.н.с. Інституту морської біології НАН України Л.В. Воробйовій за всебічну підтримку та цінні поради; с.н.с. ІМБ НАН України І.О. Синьогубу за методичну допомогу та консультації; к.б.н., с.н.с. відділу крайових угруповань ІМБ НАН України О.С. Бондаренко за допомогу в дослідницькій роботі, м.н.с. ІМБ НАН України О.А. Рибалко за допомогу в дослідницькій роботі та у відборі матеріалу; доктору біологічних наук Ю.В. Квачу и доктору біологічних наук М.О. Сону за всебічну підтримку та цінні поради; к.б.н., с.н.с. відділу якості водного середовища ІМБ НАН України О.В. Кошелеву за цінні поради.

РОЗДІЛ 1.

ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ АМФІПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA) ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ І ПРИЛЕГЛИХ АКВАТОРІЙ

1.1. Амфіподи та їх значення в морських екосистемах.

Ряд бокоплави, або різноногі ракоподібні, амфіподи (Amphipoda) відносяться до надряду перакарид (Peracarida), класу Malacostraca типу Arthropoda.

Характерною особливістю перакарид є відсутність щита або панцира на спинній стороні тіла і виношування яєць на черевній поверхні грудного відділу (Грезе 1985). Тіло їх складається з 18 сегментів і ділиться на три відділи: голову, куди відносяться чотири головних і один грудний сегмент, що злилися і несе максілипеди; груди, що складається з семи сегментів, кожен з парою кінцівок; і черевце, що включає в себе шість сегментів. Черевце поділяється на передній відділ, який складається з трьох перших абдомінальних сегментів, забезпечених кожен парою плавальних кінцівок (плеоподів), і задній, або хвостовий відділ, кожен з трьох сегментів якого несе пару стрибальних ніг-уроподів; на останньому сегменті урозома є непарна пластинка (тельсон), що прикриває анальний отвір (Грезе 1977, 1985).

Амфіподи – одна з найбільш різноманітних у видовому відношенні і широко поширених груп вищих ракоподібних. В даний час в морських та прісних водах налічується більше 4000 видів амфіпод. В другій половині XX століття в макрозообентосі ПЗЧМ та прилеглих акваторіях налічувалось 48 видів (Синегуб 2006).

У науковій літературі амфіподи характеризуються як екологічно пластичні організми, які мешкають у різних біотопах – від підземних і інших материкових прісних вод до морів і океанів. Невелика частина амфіпод

спеціалізується як коменсали або паразитичні види, або ж пристосувалися до перебування на суші, у вологому середовищі (Грезе 1977, 1985; Квач та ін. 1999; Квач та ін. 2000).

Значення амфіпод в водоймах різноманітне. Деякі види амфіпод можна розглядати як біоіндикаторні (Гурьянова 1951), як утилізатори первинної і частково вторинної продукції, як організми, що трансформують донні опади і збагачують їх органічною речовиною, як висококалорійну їжу риб. Амфіподи використовуються в якості живих кормів у рибному господарстві і в якості акліматизаторів для підвищення продуктивності водойм (Грезе 1977; Kvach & Kudrenko 2005). У екосистемах водойм амфіподи виступають проміжними, або транзитними хазяями різних паразитичних організмів (Frédéric et al. 2002; Белофастова & Гринцов 2003; Kennedy 2006; Moravec 1994).

1.2. Історія вивчення амфіпод

Перші замітки про амфіпод Чорного моря були опубліковані Г. Ратке (Rathke 1837). У списку ракоподібних Чорного моря він вказав 7 видів амфіпод, з яких 4 вважав новими для водойми.

В середині XIX століття Е. Ейхвальд зазначив в Чорному морі знахідку *Gammarus locusta*, *Orchestia littorea* і описав новий вид *Gammarus haemobaphes* (Eichwald 1841). Н.П. Вагнер, який вивчав фауну біля Південного берега Криму, вперше для Чорного моря вказав представників родів Corophium і Caprella, не ідентифікованих до виду (Вагнер 1865). В. Чернявський в своєму дослідженні фауни Чорного моря згадує 32 види амфіпод, зібраних в районі Ялти (Чернявский 1868). І. Маркузен додає до відомих видів амфіпод 8 нових (Маркузен 1868). Узагальнюючи матеріали попередніх дослідників, В.Н. Ульянін наводить список амфіпод з 40 видів, відомих для Чорного моря до 1870 року в районах Південного берега Криму, Севастопольській та Балаклавській бухтах (Ульянин 1872).

В кінці дев'ятнадцятого століття дослідження фауни Севастопольської бухти проводив В.К. Совінський, він виявив 27 видів, з яких 9 – нових, що належать до 14 родів, інші види раніше були знайдені В. Чернявським і І. Маркузеном (Маркузен 1868; Совинский 1880). Пізніше, там же збори амфіпод були повторені А.Г. Кожевниковим, що вказав 21 вид (Кожевников 1888).

Найбільш істотний внесок у вивчення амфіпод Чорного моря був зроблений Совінським. На матеріалі, зібраному двома експедиціями 1890 і 1891 рр. в різних районах моря, в тому числі в Прибосфорському районі і Босфорській протоці (Совинский 1880, 1895, 1897, 1904), для Чорного моря Совінський приводив 60 видів амфіпод. Фауну капрелід Чорного моря вивчав М. Тихий, він ідентифікував 6 видів і 4 варіації (Тихий 1909, 1911).

Ці дослідження завершують перший, в основному фауністичний період вивчення амфіпод Чорного моря. Другий період, який починається з другого десятиліття XX століття, можна назвати еколого-систематичним (Грезе 1977).

С.А. Зернов відзначає приналежність того чи іншого виду амфіпод до певного біоценозу Чорного моря і екологічних і біотичних умов (Зернов 1913). На підставі власних досліджень А.Н. Державін проводить ревізію фауни амфіпод Чорного моря, де вказує 66 видів, з яких 40 населяють власне морські райони, а 26 – солонуваті води естуаріїв і лиманів (Державин 1925).

Велике значення для подальших досліджень мали роботи Н.М. Милославської та В.Л. Паулі (Милославская 1930, 1931, 1939а, 1939б; Милославская & Паули 1931). Ними складені таблиці для визначення бокоплавів Чорного і Азовського морів, опубліковані роботи по екології і походженню фауни амфіпод.

В огляді робіт Карадагскої біологічної станції (1917 – 1947 рр.) К.А. Виноградов вказує, що власне біологію амфіпод Чорного моря почали вивчати з 1937 р. (Виноградов 1948). Хімічний склад кримських видів амфіпод досліджувала З.А. Аблямітова-Виноградова (Аблямитова-

Виноградова 1949). Дані по складу зообентосу Південного берега Криму і Каркінітської затоки представлені в роботах Л.В. Арнольді (Арнольди 1941, 1948, 1949), біологію розвитку і розмноження деяких морських і солонуватоводних амфіпод досліджувала М.М. Брискіна (Брискина 1963).

У 1952 р. Л.А. Прокудіна склала "Каталог фауни і флори Чорного моря району Карадагської біологічної станції", де для цього регіону вказує 40 видів амфіпод (Прокудина 1952).

Найбільш докладні дослідження амфіпод Чорного моря взагалі і в основному Криму провела І.І. Грезе. В її монографії узагальнені багаторічні власні дослідження (Південний берег Криму і Севастопольська бухта) і літературні дані по біології амфіпод Чорного моря (Грезе 1977). Крім того, нею зроблений аналіз їх систематичного складу (111 видів і 5 підвидів) і проаналізована зоогеографічна приналежність. І.І. Грезе було вивчено розподіл амфіпод середземноморського комплексу в залежності від екологічних умов, склад їжі і харчові потреби масових і найбільш поширених видів, визначено їх кількісні характеристики, біомаса і загальні запаси амфіпод цього комплексу в Чорному морі. Детально висвітлені основні риси біології 10 масових видів-розмноження, ріст, річна динаміка розмірного складу популяцій. На основі цих матеріалів були визначені величини питомої продукції, оцінено загальне значення амфіпод в біодинаміці моря і роль цієї групи в його трофічній системі, (Грезе 1965, 1966, 1967, 1970, 1972 – 1975), дані матеріали також послужили базою для створення визначників, якими користуються дотепер (Мордухай-Болтовской и др. 1969; Грезе 1985).

Дані про чисельність, біомасу і продукцію амфіпод в епіфітонних спільнотах Чорного моря (район Карадагу, Севастополя, Каркінітської затоки), що мешкають в заростях макрофітів на різних глибинах, є в роботах Є.Б. Маккавєєвої (Маккавеева 1959, 1960, 1961). Багаторічні дослідження були узагальнені нею в монографії "Безхребетні заростей макрофітів Чорного моря", де згадується 28 видів бокоплавів (Маккавеева 1979). В.Ф. Гнюбкін і

П.Г. Семеньков в цьому ж морському регіоні досліджували біологію напівсухопутних бокоплавів (Гнюбкин & Семеньков 1995).

Дослідженнями біоценозів біля берегів Криму і Кавказу займалася М.І. Кисельова. В її роботах вказуються дані для масових видів безхребетних, що мешкають в Чорному морі, наводяться відомості про їх розмноження, плодючість, розвиток, харчування, продукцію, і роль в різних спільнотах. Розглядаються видовий склад, кількісний розвиток і трофічна характеристика донних угруповань. Результати її багаторічних досліджень узагальнені в монографії «Бентос м'яких ґрунтів Чорного моря». Всього М.І. Кисельовою вказані 30 видів амфіпод (Киселёва 1981).

Дані про амфіпод твердих ґрунтів в зоні верхньої літоралі скель в районі Карадагу представлені в роботі І.А. Синьогуба, вказані 9 видів амфіпод (Синегуб 2004). Результати досліджень амфіпод в спільнотах обростань в різних регіонах Кримського півострова висвітлені в роботах В.А. Грінцова, їм же складений визначник (Гринцов 2000, 2003, 2013; Гринцов & Полтаруха 2004; Гринцов и др. 2005; Grintsov & Sezgin 2011). У його публікаціях проводяться уточнення систематики фауни ракоподібних Кримського узбережжя, в тому числі для 7 видів амфіпод (2004). Н.К. Ревков приводить дані про таксономічний склад донної фауни Кримського узбережжя Чорного моря, вертикальний розподіл макрозообентосу, макрозообентосу Філофорного поля Зернова (Revkov et al. 2002; Ревков 2003а, 2003б; Болтачёва и др. 2008; Revkov et al. 2008; Revkov et al. 2018).

Вивчення амфіпод Болгарського сектора Чорного моря проводила В. Кънева-Абаджіева. В її дослідженнях наводяться дані про частки амфіпод у всьому макрозообентосі, значення їх у різних біоценозах, таксономічний склад (Кънева-Абаджиєва & Маринов 1960; Кънева-Абаджиева 1964). У ряді узагальнюючих монографій для Болгарського узбережжя Чорного моря і прилеглих акваторій дається список з 62 видів амфіпод (Маринов 1990; Konsulov 1998). Сучасний таксономічний склад Болгарського сектору

Чорного моря представлений в працях S. Узунової (Stoykov & Uzunova 2001, Uzunova 2010, 2012).

Данні про фауну амфіпод Румунського сектору Чорного моря в дуже різноманітні. Так для приморських ділянок в районі міста Констанца вказується 15 видів амфіпод (Novac et al. 2009). Для заростей *Cystoseira barbata* в південній частині Румунського узбережжя зареєстровано 9 видів амфіпод (Filimon et al. 2016).

Дослідження амфіподофауни морського турецького узбережжя показали, що вона має достатньо значні відмінності від фауни амфіпод ПЗЧМ (Sezgin et al. 2001; Sezgin & Katağan 2007; Bakir et al. 2014).

1.3. Роль амфіпод в структурі макрозообентосу

Вивчення макрозообентосу північно-західної частини Чорного моря (ПЗЧМ) можна поділити на дослідження власне моря (шельфової і прибережної зони), морських заток та дослідження лиманів.

Перші описи зообентосу в ПЗЧМ зробили Н. Мурзакевич і В. Чернявський (Мурзакевич 1844; Чернявский 1868). Дані про фауну представлені в роботі С.А. Зернова і В.Л. Паулі (Зернов 1913; Паули 1927).

Наукових робіт, присвячених виключно амфіпод ПЗЧМ вкрай мало. Так біологія трьох видів амфіпод (*Melita palmata*, *Nototropis guttatus*, *Ampelisca diadema*) докладно описана в роботі А.І. Іванова, який наводив для регіону 23 види (Иванов 1961; Іванов 1962).

В середині 20 століття проводилися дослідження у відкритій акваторії північно-західної частини Чорного моря з розподілу і біомаси зообентосу, в тому числі і ракоподібних (Виноградов 1964, 1967; Виноградов и др. 1967; Закутский & Виноградов 1967). У роботах наводяться узагальнені дані за видовим складом, чисельності та біомасі донних біоценозів в конкретних місцях акваторії. Але в них не наводиться конкретних даних по екології

амфіпод. У 70-х роках були продовжені дослідження донних біоценозів пригирлових і суміжних з ними районів акваторії.

У прибережній зоні ПЗЧМ до цього періоду були найбільш вивчені амфіподи Одеської затоки. Перші дані про амфіпод наводяться в роботі М.В. Калішевського, де вказується 37 видів ракоподібних, з них 13 видів – амфіподи. Були описані умови існування і особливості морфології (таксономічні ознаки) амфіпод Одеської затоки (Калишевский 1906).

До робіт, що присвячені вивченню макрозообентосу Одеської затоки відносяться праці С.Б. Грінбарта (Грінбарт 1937, 1938, 1949, 1957; Гринбарт 1960, 1967; Гринбарт и др. 1973). Однак в них безпосередньо амфіподам приділялось вкрай мало уваги і наводилась інформація тільки про масові види. Інформація про таксономічний склад всього макрозообентосу наводиться в роботах І.А. Синьогуба (Синегуб 2006; Каминская та ін. 1977а, 1977б; 1978, 1983; Алексеев & Синегуб 1984), в них для Одеської затоки вказується 27 видів амфіпод у спільноті обростань. Дані про макрозообентос обростань твердих субстратів представлені так само в роботах О.Ю. Варігіна (Варигин 2013а, 2013б, 2016). Окремо амфіподам Одеської затоки присвячена незначна кількість робіт (Воробьева & Кудренко 2005; Варигин 2015).

У 2003 році в обростаннях гідротехнічних споруд виявлено 19 видів амфіпод. Досліджувався просторовий розподіл і сезонна динаміка кількісних показників (щільність, біомаса, домінування) амфіпод в Одеській затоці та прилеглих до нього акваторій у вузькій прибережній смузі. Визначено домінуючі види в формуванні щільності і біомаси амфіпод на водоростевому субстраті (Кудренко 2005а, 2005б).

Важливі дослідження по вивченню бентосних форм в нейстоні проводив В.П. Закутский, в його роботах представлена інформація про видовий склад і особливості умов існування угруповання гіпонейстону, для якого вказується 7 видів амфіпод (Закутский 1961–1964, 1965а, 1965б, 1965в, 1969; Виноградов & Закутский 1967).

В усіх вище приведених роботах приводяться дані по тотальному макрозообентосу, амфіподи вказуються як складова його частина. У переважній більшості робіт слабо висвітлені питання екологічних особливостей амфіпод (просторового розподілу їх видового складу і кількісних характеристик, сезонної динаміки, особливостей біології і тощо).

Дослідження макрозообентосу Тендрівської, Ягорлицкої і Каркініської заток, розпочаті Паулі в 1927 році, були продовжені в середині і в другій половині 20-го століття (Паули 1927; Гринбарт 1968; Пупков 1972; Григорьев & Пупков, 1977; Алексеев 1992; Черняков 1992).

У районі острова Зміїний, в обростаннях, серед представників макрозообентосу вказується 16 видів амфіпод (Синегуб 2001). Стан популяцій бентосних організмів в Придунайському районі в умовах при проведенні днопоглиблювальних робіт відображено в роботі І.А. Синегуба та інших (Синегуб 2006; Бондаренко та ін. 2016, 2017; Кудренко 2012).

Перші дослідження фауни причорноморських лиманів були розпочаті ще в кінці 19, початку 20 століття (Бучинский 1897; Загоровский 1926, 1927). У 60-ті роки XX ст. регулярне вивчення лиманів (Григорівський, Тилігульський, Дофінівський і тощо) проводив С.Б. Грінбарт. При цьому, незважаючи на велику кількість проведених досліджень і їх велике практичне значення, в цих роботах безпосередньо амфіподам приділено мало уваги (Гринбарт 1967, 1968). З огляду на те, що амфіподи в лиманах є одним з найцінніших кормових об'єктів риб та птахів, дослідження цієї кормової бази проводилося з урахуванням усіх безхребетних – в тому числі і амфіпод (Димитриев, 1960, 1979).

Дані по макрозообентосу Сухого лиману, в яких згадуються амфіподи, наводяться в роботах початку нинішнього століття (Кудренко 2002; Варигин & Рыбалко 2009, 2014).

Дослідження макрозообентосу лиманів Тузловської групи (Шаболат, Бурнас, Алібей, Шагани) проводилися в 50-і роки. XX ст. (Гринбарт 1952). Список видів амфіпод для цієї групи лиманів опублікований в роботах

А.В. Коренюка (Коренюк 2000, 2001). Чисельність, біомасу, зустрічальність об'єктів макрозообентосу для лиману Алібей досліджував І.А. Синегуб (Синегуб 2002), в списку є 4 види амфіпод. Макрозообентос Дофінівського лиману досліджував С.Б. Грінбарт (Гринбарт 1960, 1965, 1967), однак гаммаріди і корофіїди тільки згадуються. Види амфіпод, що зустрічаються в лимані вказані в роботах Ю.М. Макарова, І.А. Синьогуба, (Макаров 2000; Синегуб 2000; Синьогуб и др. 2002; Кудренко 2002). Дані про амфіпод Тилігульського лиману є в роботах С.Б. Грінбарта (Гринбарт 1953, 1960, 1969), Т.Г. Мороз (Мороз 1978, 1990).

Списки видів амфіпод Григорівського і Березанського лиманів наводяться в роботах другої половини 20 століття (Грінбарт 1957; Мороз 1978).

Узагальнені дані (з 1984 по 2002 р.) про таксономічний склад амфіпод та його розподіл по різним акваторіям ПЗЧМ представлені в колективній монографії «Северо-западная часть Черного моря: биология и экология» (2006) під редакцією Ю.П. Зайцева, Б.Г. Александрова, Г.Г. Мінічевої. У монографії узагальнено матеріал з видової різноманітності, макрозообентосу взагалі і амфіпод в тому числі, в монографії вказані 47 видів амфіпод (Зайцев и др. 2006).

В кінці 20-го століття гостро постала проблема інвазійних видів. За час наших спостережень з 2001 по 2017 рр. в досліджуваних акваторіях не виявлено нових видів. Але в науковій літературі вказуються види амфіпод, які мешкають в досліджуваному регіоні і відносяться до каспійської (або понто-каспійські) зоогеографічної групи – наприклад *Dikerogammarus villosus* і *Pontogammarus maeoticus*, які розселяються по прісноводних водоймах Західної та Північної Європи і Північної Америки (Grabowski et al., 2007; Bacela et al., 2009; Семенченко и др., 2013; Katsanevakis et al., 2014; Son et al., 2020).

Таким чином, багатьма авторами був встановлений, в основному, таксономічний склад и зоогеографічна приналежність амфіподофауни ПЗЧМ

і суміжних акваторій. При цьому, через можливість інвазій як в ПЗЧМ, так і з нього необхідний постійний моніторинг таксономічного складу. Актуальним є аналіз змін показників видового різноманіття – кількість видів, індекси видового різноманіття и тощо, а також розподілу кількісних показників популяцій амфіпод. Зміна цих показників це наслідок змін умов існування амфіпод.

З аналізу вказаних вище наукових робіт, присвячених спільнотам донних організмів ПЗЧМ видно, що в основному вони присвячені якісним і кількісним характеристикам всього макрозообентосу. Лише в невеликій кількості робіт наводяться відомості про видовий склад амфіпод. При цьому, в них не приділялася увага просторовому розподілу окремих популяцій представників ряду Amphipoda, їх кількісним характеристикам, сезонної динаміці, особливостям біології тощо. З огляду на велике значення амфіпод в морських екосистемах вивчення їх екології і біології вимагає великої уваги. Особливо важливі дослідження шельфових зон Чорного моря, де дані про амфіпод можуть використовуватися для розрахунків кормової бази морської іхтіофауни. Ці зони знаходяться під значним антропогенним впливом, тому амфіподи можуть і повинні використовуватися як індикатори різного виду впливів. Також актуальна проблема видів-вселенців, так як деякі види амфіпод розселилися з ПЗЧМ в водойми Європи і існує ймовірність вселення нових видів (не тільки амфіпод) в досліджувану акваторію.

1.4. Зоогеографічні особливості амфіпод ПЗЧМ

За даними попередніх дослідників амфіподофауни (Грезе 1966, 1977; Мордухай-Болтовской та ін. 1969) в Чорному морі 63 види, (приблизно 57 %) належать до середземноморського зоогеографічного комплексу; 40 видів (36 %) – до каспійського комплексу та 8 видів (7 %) – до ендемічних та інших груп (Грезе 1977). У складі амфіпод, які могли проникнути з Середземного моря до Чорного, більшість видів є бореальними, середземноморсько-атлантичними, широко розповсюдженими крім Середземного і Чорного морів в Північної Атлантиці та, частково, в північних морях.

Більше половини амфіпод середземноморського комплексу в Чорному морі характеризуються загальною екологічною рисою – полігалінністю, що відрізняє їх від амфіпод каспійського комплексу. В силу цієї властивості більшість середземноморських видів майже не зустрічаються в олігогалінних зонах Чорноморського басейну. Виключення є *A. diadema*, *G. aequicauda*, *C. volutator* та деякі інші види, які розселяються і в естуарних районах Чорного моря, а також живуть в Азовському морі (Грезе 1977).

Амфіподи каспійського комплексу, навпаки, майже повністю (за рідкісним виключенням) мешкають в лиманах і естуаріях Дністра, Дунаю, Дніпра та Бугу. Як правило, всі ці частини ПЗЧМ слабосолоні, з солоністю ледве перетинаючою верхню межу олігогалінності (3 %). Види каспійського комплексу добре витримують опріснення і багато з них розповсюджуються вверх по річках (Мордухай-Болтовской 1960; Грезе 1977).

Аналіз отриманого багаторічного матеріалу дозволив констатувати, що в північно-західній части Чорного моря в сучасний період сформувались угруповання амфіпод, основу яких складають види, що належать до таких зоогеографічних комплексів:

– середземноморсько-атлантичного: *A. bispinosa*, *A. diadema*, *N. guttatus*, *B. guilliamsoniana*, *C. versiculatus*, *C. baeri* *C. bonellii*, *C. crassicorne*,

C. volutator, *D. spinosa*, *A. perieri*, *P. ocia*, *M. palmata*, *M. damnoniensis*, *M. gryllotalpa*, *O. humilis*, *P. longimanus*, *Ph. marina*, *C. acanthifera*, *S. Monoculoides*, *S. maculatum*;

– середземноморсько-лузітанського: *G. aequicauda*, *G. insensibilis*, *G. subtypicus*, *C. olivii*, *C. cavimana*, *O. montagui*;

– понто-каспійського: *C. chelicorne*, *E. ischnus*, *D. villosus*, *P. obesus*, *P. maeoticus*, *O. crassus*;

– циркумполярних: *E. differmis*;

– ендеміків Чорного і Середземного морів: *A. ramondi*, *M. runcicorne*, *M. stationis*;

– ендеміків Чорного і Азовського морів: *M. longimanus*, *A. ramondi*.

Основними факторами, що впливають на амфіпод є солоність води, глибина і характер ґрунту. По відношенню до солоності води амфіподи в Чорному морі, як було вказано вище, діляться на дві групи: солонуватоводні (оліго- і мезогалінні) і морські (полігалінні). Олігогалінна зона в досліджуваних акваторіях характеризується солоністю від 0,5 до 2-3 ‰, мезогалінна – від 2–3 до 8–10 ‰ (мейомезогалінна) і від 8–10 до 15 ‰ (плейомезогалінна). В полігалінній зоні солоність води коливається від 15 до 30 ‰ (Мордухай-Болтовской 1960; Грезе 1977).

Встановлено, що в ПЗЧМ в сучасний період амфіподи каспійського комплексу мешкають в умовах близьких до олігогалінних і мезогалінних. У придунайському регіоні Чорного моря – *D. villosus*, *P. obesus*, *P. maeoticus*, *O. Crassus* і виходи прісних вод в Одеській затоці – *D. villosus* и *Ch. ischnus*. Як було сказано вище, *P. maeoticus*, що мешкає в специфічних, як для амфіпод умовах хвильового перемішування піску в зоні урізу води, є видом еврибіонтом, що широко розповсюджений у Азово-Чорноморському басейні, також є об’єктом промислу (https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/449-98-%D0%BF/print).

Великий за кількістю оброблений матеріал (1605 проб) показав, що представники середземноморсько-атлантичного и середземноморсько-

лузітанского зоогеографічних комплексів мешкають практично по всій морській полігалінній зоні – в Одеській затоці, на Одеській банці, в Сухому, Григорівському, Дофінівському та Тилигульському лиманах та суміжних частинах Чорного моря (Рейс НДС «Академік»). Однак, деякі види є еврибіонтами і мешкають в зонах опріснення (*A. diadema*, *M. gryllotalpa*, *G. aequicauda*, *C. cavimana* і *O. montagu*). Вони витримують сильні коливання солоності, які ми спостерігали в межах акваторій, що досліджувались.

Представники середземноморсько-атлантичного комплексу, такі як *O. humilis*, *M. damnoniensis*, *S. maculatum*, а також ендеміки Середземного і Чорного морів (*M. stationis*, *M. runcicorne*) мешкають на значних (для Чорного моря) глибинах – до 90 м. Однак треба відмітити, що щільність їх поселень і біомаса на чорних і фазеолінових ґрунтах дуже низька.

Таким чином, знання про особливості умов існування окремих видів і їх видових властивостей дасть змогу прогнозувати екологічний стан екосистеми, в якій вони мешкають, або, в яку можуть потрапити, чи вибути з неї. Це важливо тому, що більшість видів амфіпод (а також Polychaeta, Isopoda, Gastropoda, Bivalvia) є висококалорійною їжею для бентосоядних риб, перелітних птахів, а також є об’єктом промислу (Виноградов & Хуторной 2013; Несис 1965).

Також, з другої половини 20-го сторіччя стала актуальною проблема інвазійних видів. В сучасний період в угрупованнях амфіпод ПЗЧМ не зареєстровано нових видів, особливо таких, що розповсюджуються по природнім та штучним водоймам. Однак слід відмітити, що з Чорноморсько-Азовського регіону в прісні води Європи широко розповсюдились *P. maeoticus* та *D. villosus*. Це викликало значні зміни у видовій структурі «місцевих» угруповань Amphipoda. Знання про біологію кожного виду амфіпод можуть бути використані для прогнозування формування біорізноманіття донних безхребетних тварин в екосистемах ПЗЧМ, та Чорного моря в цілому, особливо в зонах з інтенсивним судноплавством (рис. 1.1). Знання про розповсюдження еврибіонтних видів дає змогу

встановити шляхи розповсюдження видів-вселенців взагалі, а амфіпод в тому числі (Alexandrov et al. 2007; Panov et al. 2009; Arbačiauskas et al. 2008).

Рис. 1.1. Важливі європейські водні шляхи та коридори проникнення та розповсюдження водних видів (Galil et al. 2007). Номер основного каналу: 1 – Волго-Донський канал, 2 – Волго-Балтійський канал, 3 – Біле море – Балтійський морський канал, 4 – Буг-Прип'ятський канал, 5 – Висло-Одерський канал, 6 – Гавел-Одерський канал, 7 – Миттелландський канал, 8 – канал Дортмунд-Эмс, 9 – канал Рейн-Херне, 10 – канал Людвига и Майн-Дунай, 11 – Рейн-Рона канал, 12 – канал дю Центр, 13 – канал Бриар, 14 – канал Рейн-Марн, 15 – Кильский канал. Сплошні сірі стрілки – коридори росповсюдження вселенців.

РОЗДІЛ 2.

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Характеристика районів досліджень

Північно-західна частина Чорного моря – це велика мілководна область, що лежить на захід від лінії, що з'єднує півострів Тарханкут з мисом Каліакра (Болгарія), і включає повністю берегову лінію Румунії та частково прилягаючу до неї ділянку північного узбережжя Болгарії, загальною площею 63900 км^2, при обсязі води 1910 км^3 і середній глибині 30 м.

Специфіка гідрологічних і гідрохімічних умов ПЗЧМ сформована під впливом чотирьох великих річок: Дунаю, Дністра, Дніпра і Південного Бугу, сумарний стік яких складає майже 80 % загального стоку річок, що впадають в Чорне море. Стік Дунаю в середньому за рік становить 76 % загального стоку в ПЗЧМ, в межень його частка збільшується до 80–85 %, а під час повені зменшується до 63 % (Зайцев и др. 2006; Большаков 1967).

Ще одна особливість цієї акваторії – значна нерівність берегової лінії і велика кількість заток (Одеської, Ягорлицької, Тендрівської, Каркінітської тощо) і лиманів (Дністровського, Дніпровсько-Бузького, Григорівського, Сухого і та ін.), в кожній з яких формуються своєрідні умови існування гідробіонтів в залежності від впливу стоку прісних вод, антропогенного навантаження, ступеня обміну водними масами з морем. Кордоном української ділянки ПЗЧМ є лінія між мисом Тарханкут і островом Зміїний. Серед чорноморських країн український шельф є найбільшим за площею і найрізноманітніший за умовами мешкання.

Кордоном української ділянки ПЗЧМ є лінія між м. Тарханкут і о. Зміїний. Серед чорноморських країн у України шельф найбільший за площею і найрізноманітніший за умовами існування гідробіонтів.

Одеський морський регіон, як район досліджень охоплює прибережну акваторію Чорного моря від с. Санжейка до Малого Аджалицького

(Григорівського) лиману. Площа цієї акваторії ~ 550 км^2. Максимальна глибина до 28 м. Ізобата 10 м пролягає в середньому на відстані 1 км від берегової лінії між м. Північний і Малим Аджаликським лиманом. Ізобата 2 м розташовується на відстані 3 км від берегової лінії. Сама мілководна зона акваторії – Одеська затока, середня глибина якого складає близько 8 м (Зайцев и др. 2006). Одеський регіон ПЗЧМ входить до складу Дніпровсько-Бузької пригирлової ділянки (Большаков 1970). Однак його гідрохімічні і гідрологічні режими мають відмінні риси, що дозволяють розглядати цю акваторію як окремий район (Богатова и др. 1990; Гаркавая и др. 2000; Доценко 2002; Гаркавая и др. 2006; Ковалишина и др. 2010) (рис. 2.1).

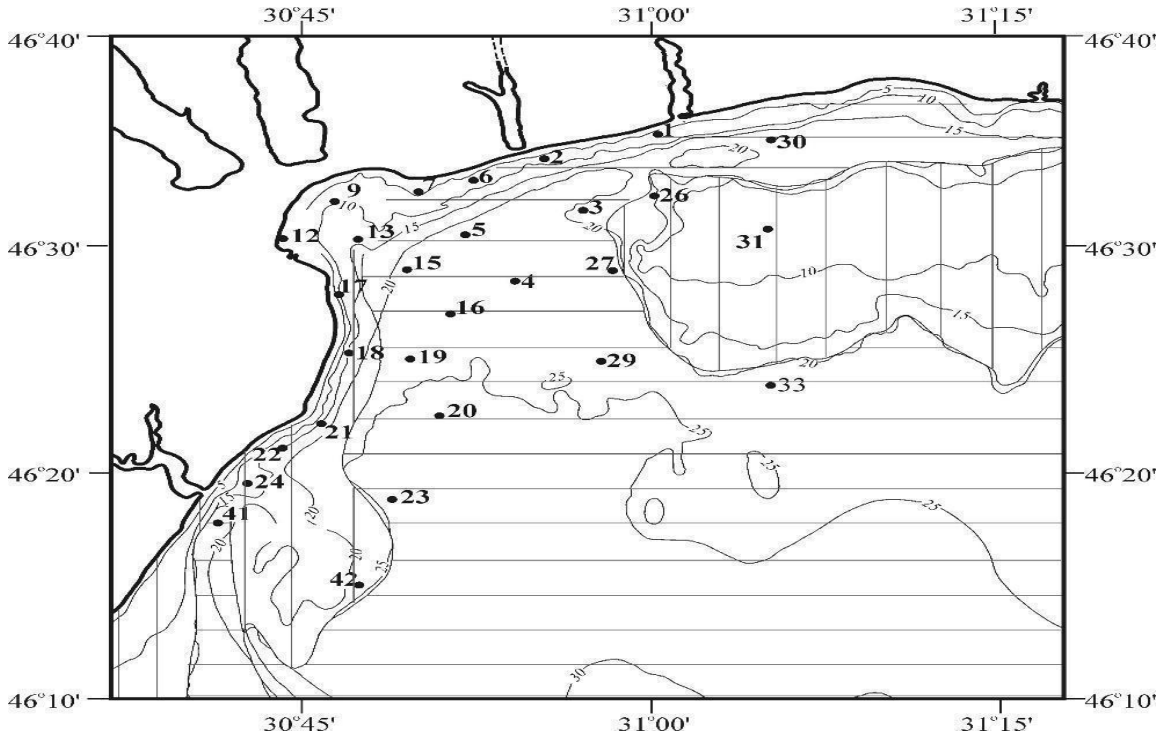

Рис. 2.1. Схема стандартних станцій відбору проб в Одеському морському регіоні (2005 –2013 рр., 2015 – 2017 рр.).

До таких особливостей відносяться: 1) домінування вітрових течій і вплив Одеської банки на характер циркуляції вод; 2) сезонна мінливість ступеня впливу прісного стоку Дніпра і Південного Бугу на гідрологічну структуру, динаміку і гідрохімічні показники якості вод регіону; 3) розвиток вітрового прибережного апвелінгу, що забезпечує водообмін між

поверхневим і придонних шарами акваторії в літній період року; 4) наявність у прибережній зоні значущих антропогенних джерел евтрофікації і забруднення морського середовища. Ступінь впливу річкового стоку на гідрологічні та гідрохімічні умови в регіоні визначається сезонною мінливістю річкового стоку Дніпра і Південного Бугу, а також вітрами, що переважають. Температура і солоність води Одеського регіону мають яскраво виражений сезонний хід. Мінімальна середня місячна температура поверхневого шару води (0,7 °С) спостерігається в лютому (Зайцев та ін. 2006).

Придунайський регіон Чорного моря значно опрісняється водними масами, які надходять з р. Дунай. Проти гирл найбільш повноводних рукавів простежуються підводні продовження пригирлових валів, складених піском. Глибше 10 м розташовується рівне мулисте дно, на рельєф якого дельтові процеси вже не роблять помітного впливу. Пригирлові узмор'я Дунаю є мілководдя з чітко вираженим звалом глибин (Виноградов 1967) (рис 2.2.).

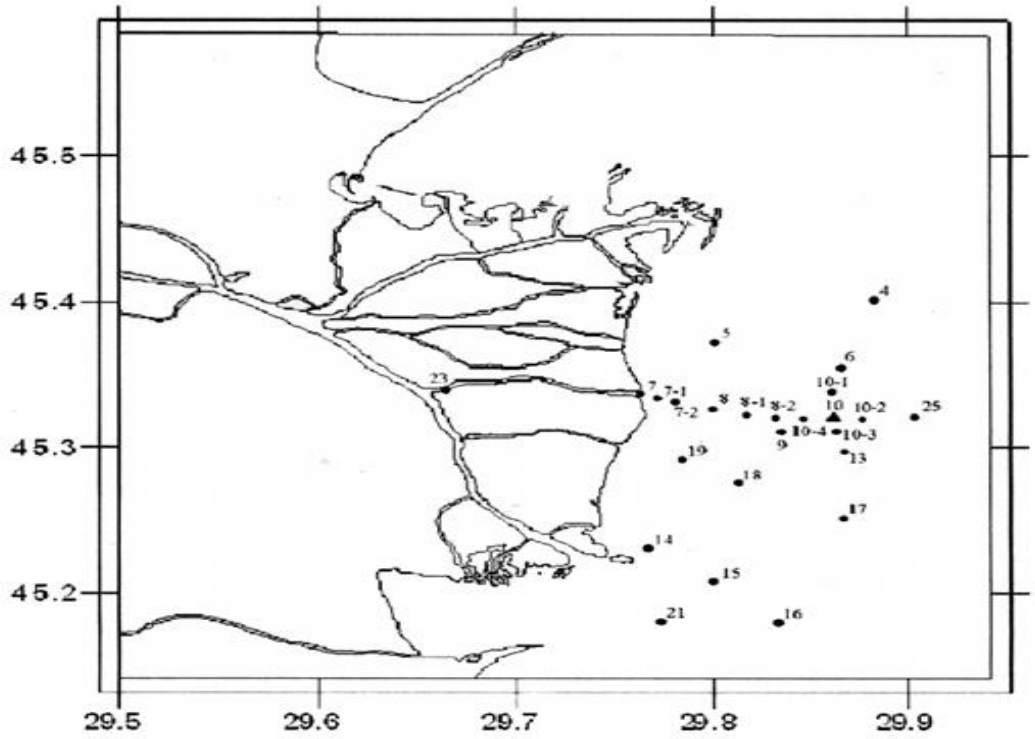

Рис 2.2. Схема стандартних станцій відбору проб в Придунайському регіоні в 2004–2017 рр.

Острів Зміїний – єдине кам'янисте утворення на великому, площею понад 60 000 км^2, північно-західному шельфі Чорного моря, являє собою унікальний біотоп на тлі розлогих плоских піщаних, мулистих і черепашкових ґрунтів (рис. 2.3).

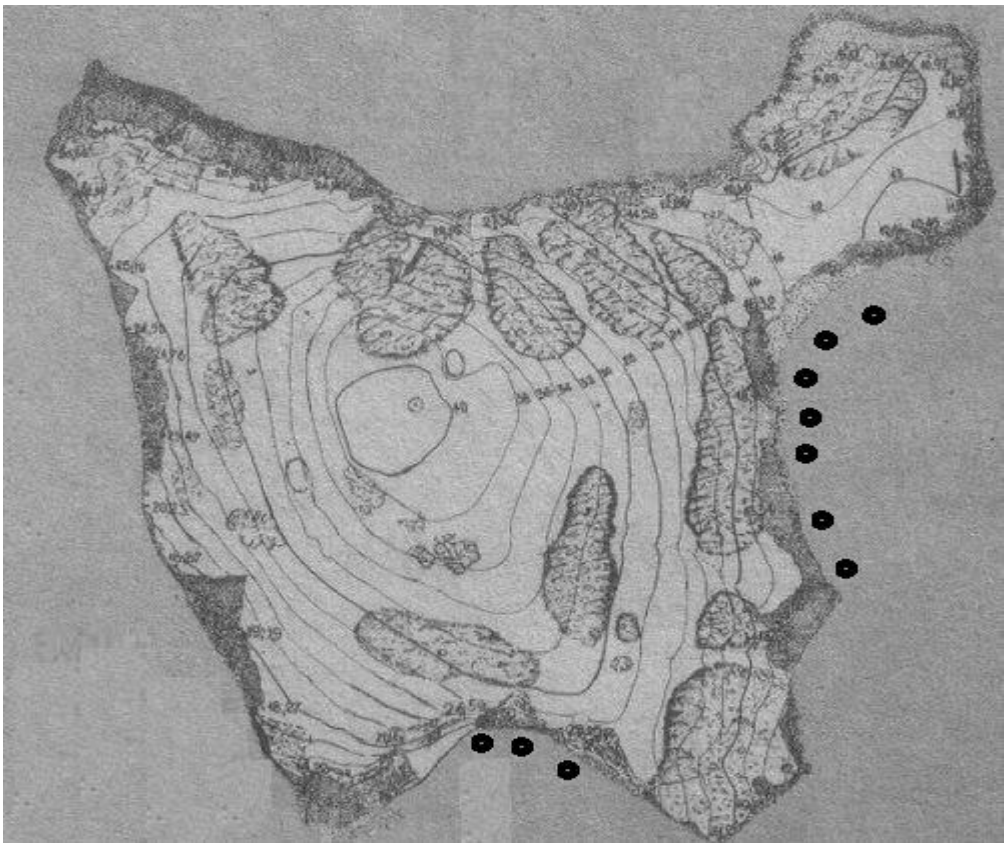

Рис. 2.3. Схема відбору проб в акваторії острова Зміїний (2002, 2005, 2013, 2014 рр.).

Будь яких видових відмінностей макрозообентосу острівних вод і решти шельфу не помічено, та це й малоймовірно з урахуванням близькості острова від берегів (Синегуб 2001).

Одеська затока розташована у північно-західній частині Чорного моря між мисами Ланжерон і Північний Одеський. Довжина берегової лінії затоки – 17,2 км. Ширина затоки – 9 км, глибина – до 14 м. Береги біля входу в затоку високі, обривисті, абразивно-зсувні, далі – низькі піщано-

черепашникові. Солоність води від 6-8 ‰ під час вторгнення водних мас з Дніпро-Бузького лиману, до 18 ‰ під час дії вітрів західного напрямку і підйому глибинних морських вод. За даними деяких авторів, акваторія Одеської затоки триває на південь від м. Ланжерон до м. Великий Фонтан. Під час суворих зим, через вплив східних вітрів, затока вкривається льодом. На берегах затоки розташоване місто Одеса, Одеський порт, рекреаційна зона (Зайцев 2008).

Мис Північний Одеський обмежує з північного заходу Одеську затоку. Вдається в море на 400 м, висота до 56 м. Складається з глин, вапняків та льосоподібних суглинків, має ступінчасті контури, характерні для абразійно-зсувних берегів. У підніжжя мису знаходяться вапнякові брили, в тому числі підводні, вкриті водоростями, мідіями та іншими морськими організмами, це місце проживання амфіпод, нересту бичків, атерін і багатьох інших видів риб (Зайцев 2008).

Каркінітська затока – затока в північній частині Чорного моря, між північно-західним узбережжям Кримського півострова і материком. Довжина понад 118 км (рис. 2.4).

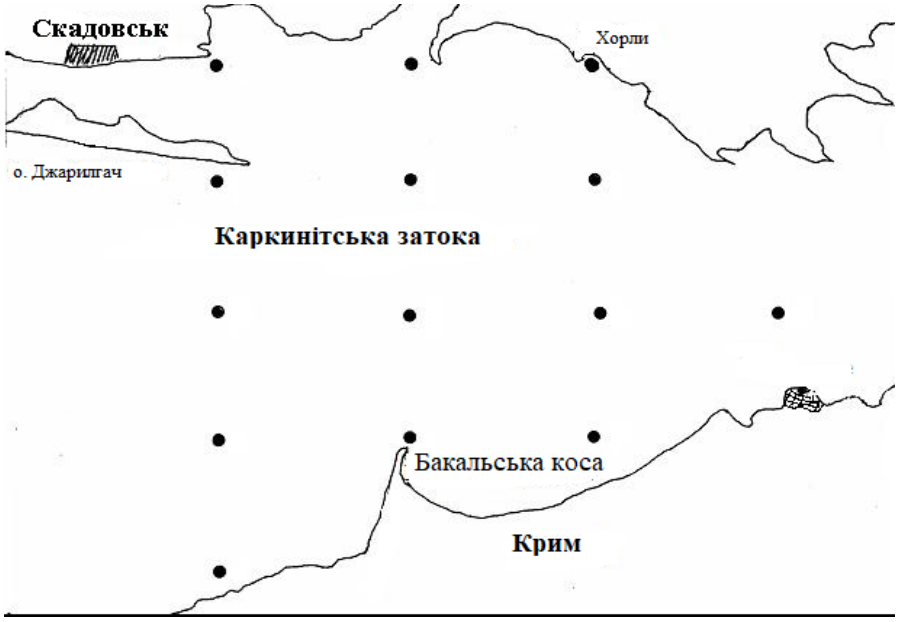

Рис. 2.4. Схема відбору проб у Каркінітської затоці Чорного моря (2008, 2011 рр.).

Бакальской косою і підводного банкою, під такою ж назвою, затока ділиться на західну частину (ширина до 80 км, глибина до 36 м) з піщаним дном, відносно рівними берегами і східну (глибиною до 10 м) – з глинистими, розчленованими берегами. Дно вкрите глинами, біля берегів – мулом і піском, поширені піщані підводні банки. Температура води влітку до + 22–24 °С, взимку + 00,6–0,7 °С; в холодні зими затока замерзає. Солоність 17–18 ‰. Характерні згінно-нагінні коливання рівня води. З водоростей поширені зостера і філофора (в західній частині). Місце нересту цінних видів риб.

Середня глибина відбору проб в Каркінітської затоці – 8,8±0,5 м. Середні показники солоності становили 18,12±0,07 ‰, вміст кисню в воді під час досліджень в середньому досягав 5,8±0,1 мг · дм$^{-3}$, при середній температурі 21,8±0,38 °С.

Тендрівська затока (635 км^2) відділена від моря вузькою Тендрівською косою ("Ахіллів біг"), протяжністю близько 75 км. У затоці розташовані острова Орлов, Смалений, Бабин, Сибірські і ті що виникли в 1973 р. в результаті сильних штормів – Нові острови (рис. 2.5).

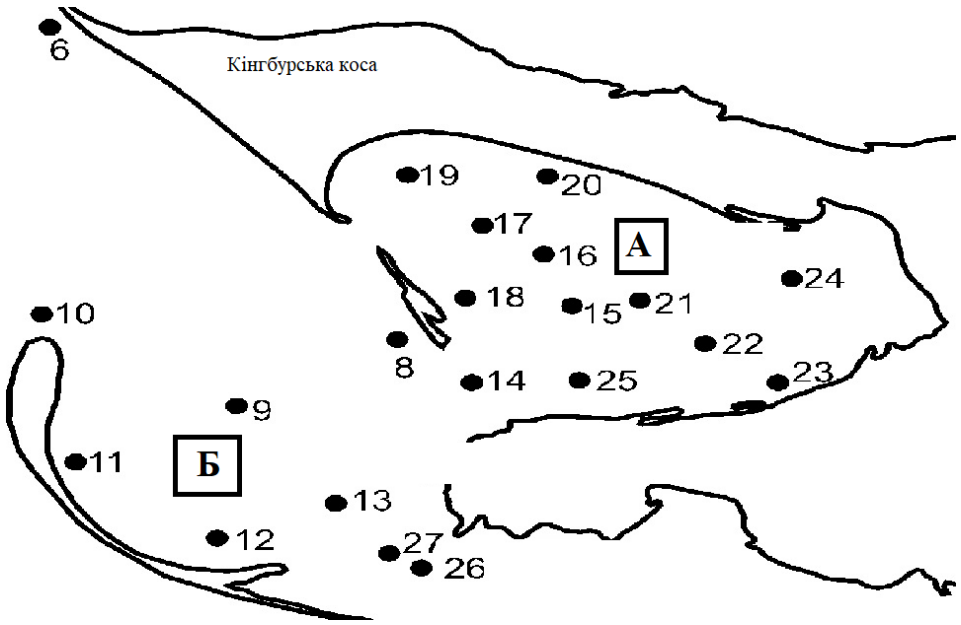

Рис. 2.5. Схема відбору проб у Ягорлицькій (А) і Тенрівській (Б) затоках Чорного моря (2005, 2007 рр.).

Півострів Білі Кучугури і підводна гряда, що протяглася від нього на північний схід, ділить затоку на дві частини – східну мілководну лагуну з глибиною до 3 м і солоністю 14,0–19,3 ‰, і більш глибоководну західну (глибина до 15 м) з солоністю 6,0–18,1 ‰, що сполучається з морем (Григорьев & Пупков 1977; Правоторов 1967).

Ягорлицька затока – затока в північній частині Чорного моря, що омиває узбережжя з Миколаївської та Херсонської області. Від Дніпровського лиману відокремлена Кінгбурською косою, від Чорного моря частково островами Довгим і Круглим (рис. 2.3). Довжина 26 км, ширина біля входу 15 км, глибина до 5 м. Затока замерзає тільки в сурові зими. Солоність змінюється від 15,5 до 18,3 ‰ (Правоторов 1967).

Сухий лиман розташований в 20 км на північний захід від Одеси. Лиман займає ложе вузької долини і простягнувся з півночі на південь на 10 км, при ширині від 0,2 до 3 км (рис. 2.6).

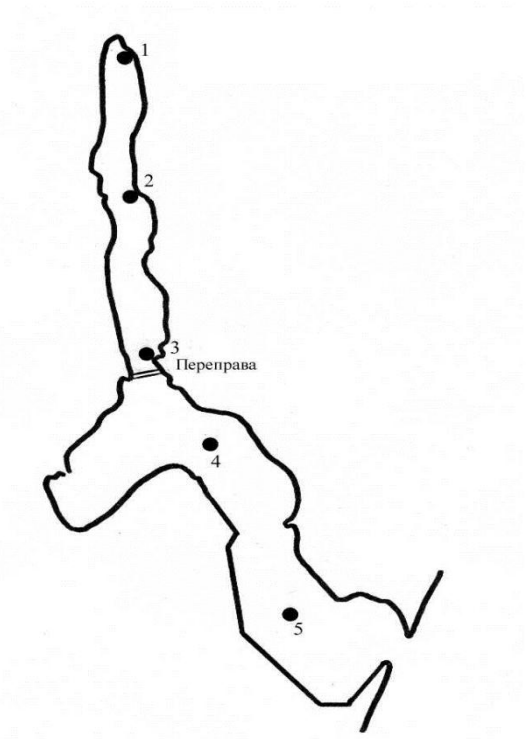

Рис. 2.6. Схема відбору проб у Сухому лимані Чорного моря (2002–2005 рр., 2015 р.).

В даний час північна і західна частини водойми відокремлені від власне лиману дамбами і перетворені в прісноводні ставки. Середня глибина нижньої частини лиману – 10–14 м, вершини і ставків – 1–1,5 м. Площа лиману – 15 км^2 (Розенгурт 1974). У нижній частині знаходиться морський торгівельний порт «Чорноморськ», суднoремонтний завод, Рибний порт. Вся нижня частина лиману, яка перетворилася, по суті в морську затоку, в даний час є портової акваторією (Старушенко & Бушуєв 2001).

Дофінівський лиман (Великий Аджаликський лиман) – мілководна, солона, періодично відкрита водойма пересихаючого типу. Довжина лиману 7,5 км, максимальна ширина – 1,9 км, мінімальна – 0,2 км. Середня глибина менше 0,5 м, найбільша – 1,2 м. Загальна площа – близько 7 км^2 (рис. 2.7).

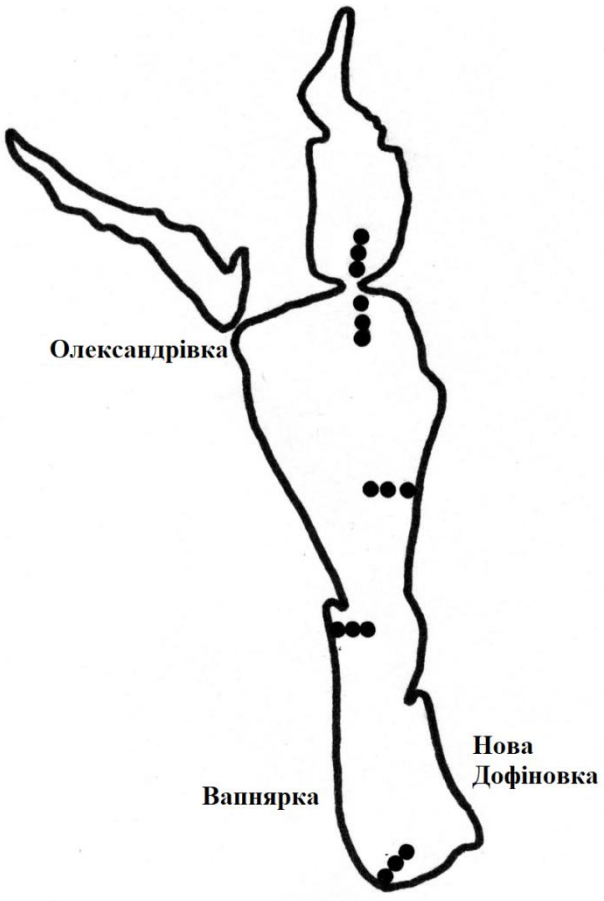

Рис. 2.7. Схема відбору проб у Дофінівському лимані Чорного моря (2003–2005, 2007, 2008 рр.).

Від моря лиман відділений вузьким (до 150 м) піщаним пересипом. Нерегулярний тимчасовий зв’язок з морем здійснюється за допомогою каналу, що споруджується для рибогосподарських цілей. Солоність води в Дофінівському лимані характеризується значними коливаннями від 16 до 55 ‰ (Гринбарт 1960), за 2000 р. – близько 20 ‰ (Старушенко & Бушуєв 2001).

Тилігульський лиман розташований на кордоні Одеської та Миколаївської областей. Він являє собою витягнуту з півночі на південь водойму періодично відкритого типу (має періодичний зв'язок з морем через сполучний канал) (рис. 2.8).

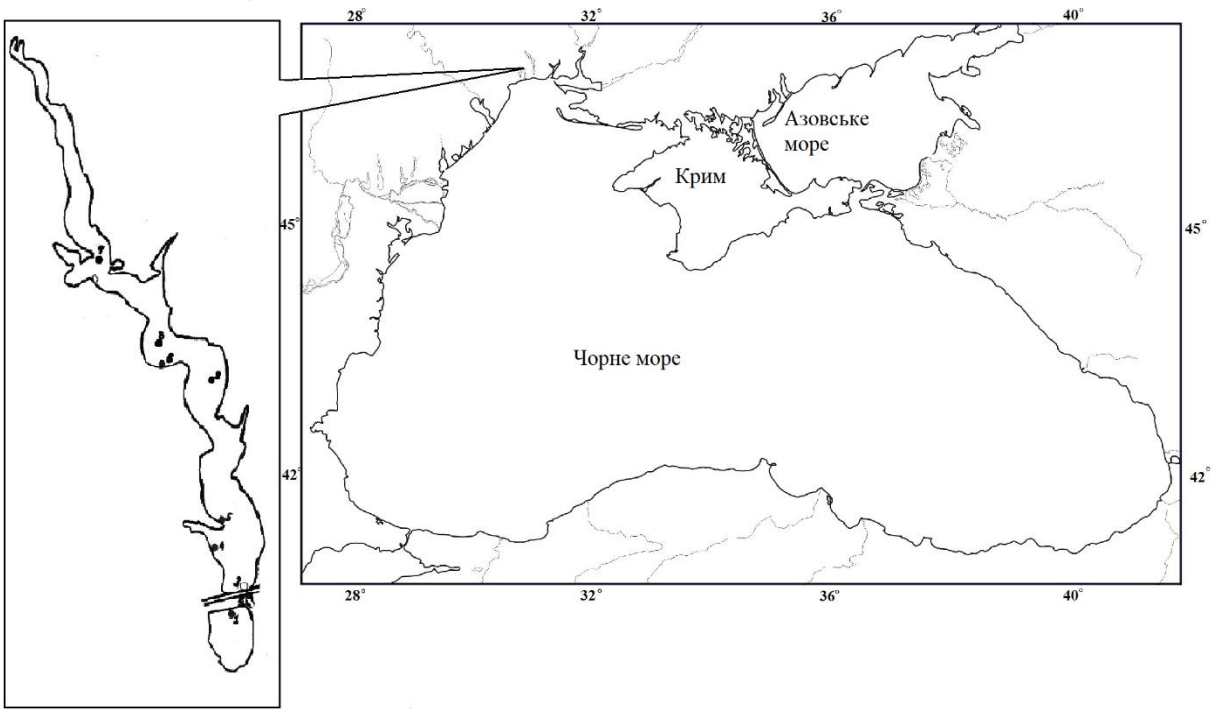

Рис. 2.8. Схема відбору проб у Тилігульскому лимані Чорного моря (2002–2005, 2007, 2015 рр.).

Лиман утворився в результаті затоплення морем низин річки Тилігул. Довжина лиману (близько 60 км) значно перевищує його ширину (0,2–4,5 км). Площа дзеркала (в залежності від рівня) в XX ст. становить від 130 до

200 км^2, в середньому – 160 км^2. Середня глибина становить 3 м, максимальна – 21 м (Розенгурт 1974). За геоморфологічними ознаками лиман розділяється на три частини: південну центральну і північну. Південна – найбільш глибоководна з глибинами до 10–15 м, в окремих місцях до 21,2 м. У центральній частині глибини 5–10 м. Північна частина відокремлена від інших кам'яною накидкою з невеликою проріхою. Тут переважають глибини 3–5 м. Характерна особливість морфології лиману – наявність великої кількості кіс (Старушенко & Бушуєв 2001).

Григорівський лиман розташований в 25 км на схід від Одеси. Його теперішня довжина близько 7,3 км, ширина – до 1,2 км (середня ширина близько 0,8 км), площа водного дзеркала близько 6,0 км^2. Загальна протяжність берегової лінії лиману разом з пересипом, що відокремлював лиман від моря, і дамбою з дорогою, розташованої у верхній частині становить близько 14 км (рис. 2.9).

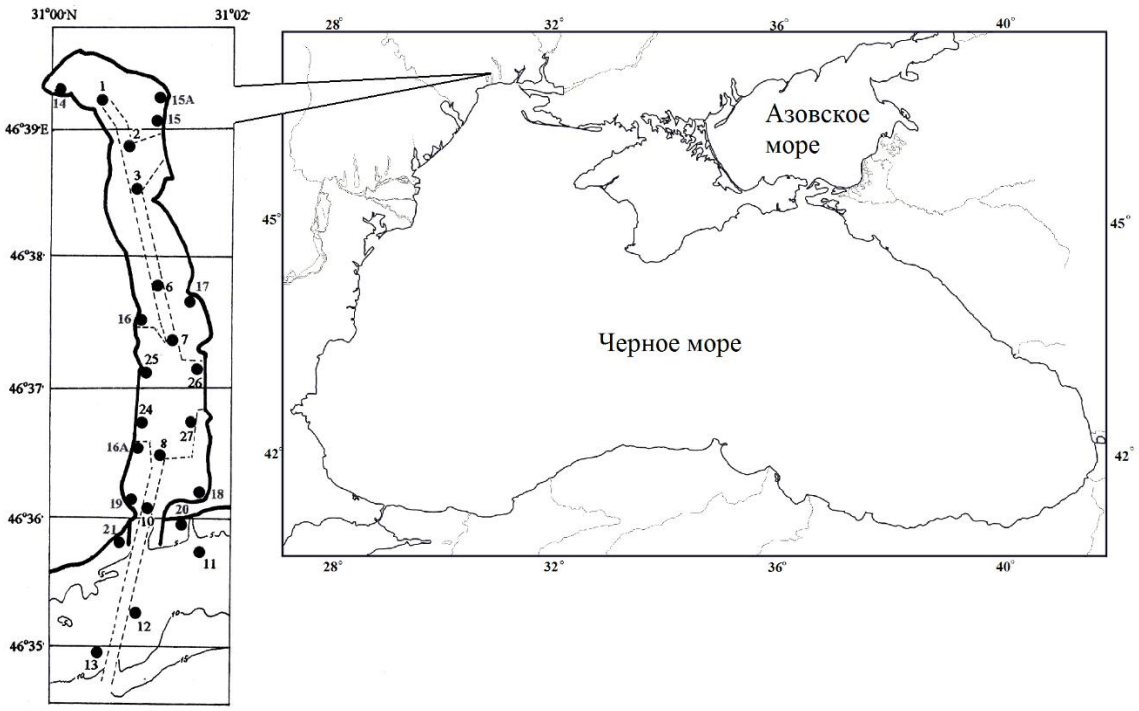

Рис. 2.9. Схема відбору проб у Григорівському лимані Чорного моря (2003–2016 рр.).

Довжина східного нижчого і пологого берега близько 7 км, а західного більш високого і крутого – близько 5 км. В даний час Григорівський лиман є штучно відритою водоймою. У донних відкладах Григорівського лиману з 4 м переважають глинисті утворення (від 50 % до 99 % відкладень). На частку супіщаних і суглинних мулів доводиться від кількох до 20 %, на частку глинистих – 50% і більше (Болтивец др. 1984). Кам'янисті і скелясті ділянки приурочені головним чином до західного берега (Виноградов 2008).

2.2. Методика збору та первинної обробки проб

З борту судна проби відбирали за допомогою дночерпака Петерсена (площа розкриття 0,25 м^2). Амфіпод відбирали з усього обсягу вмісту дночерпака. У вузькій прибережній зоні (0,3 м), на м'яких мулистих і піщаних ґрунтах, на твердих природних субстратах і гідротехнічних спорудах, проби відібрані за допомогою металевої рамки розміром 10х10 см, обшитої млиновим газом (№ 70) в 2 і 4 повторностях. Для відділення амфіпод від ґрунту і інших організмів проби промивали через систему бентосних сит, нижнє з яких мало діаметр отворів 1 мм.

Проби фіксували 4 % розчином формальдегіду. У лабораторних умовах матеріал обробляли за загальноприйнятими методиками (Грезе 1985). Для кожного виду амфіпод в окремих пробах визначали чисельність і вологу масу. Зважування проведено на торсійних вагах, видова приналежність визначалася із використанням світлової мікроскопії. Для ідентифікації видів використовувалися визначники – третій том «Визначника фауни Чорного і Азовського морів» під редакцією Ф. Д. Мордухай-Болтовського (1969) і том № 26 серії «Фауна України» під редакцією І. І. Грезе (1985). Сучасна систематика і таксономія приведені згідно із базою даних WoRMS (WoRMS Editorial Board 2021).

2.3. Об'єм зібраного матеріалу

Матеріалом для даної дисертаційної роботи послужили проби макрозообентосу, зібрані в 2002-2017 рр. в Одеському морському регіоні (узагальнені дані з прибережної частини, акваторії порту, зони спорудження контейнерного терміналу і зони з глибинами до 25 м), Придунайському морському районі Чорного моря; Каркінітської, Тендрівської, Ягорлицької затоках; в районі Філофорного поля Зернова (рейс дослідного судна «Паршин», січень, 2005); в Тилігульському, Григорівському (Малому

Аджаликському), Дофінівському (Великому Аджаликському) і Сухому лиманах північно-західної частини Чорного моря (рис. 2.10).

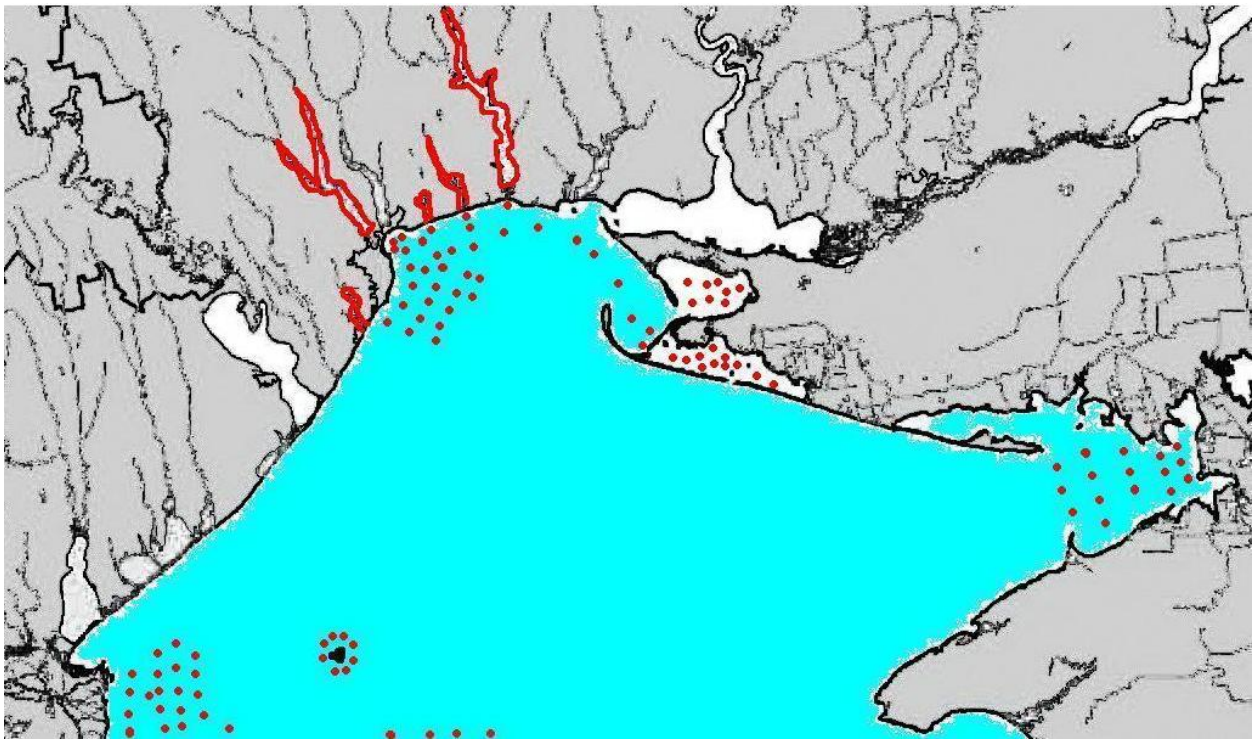

Рис. 2.10. Схема відбору проб у північно-західній частині Чорного моря і прилеглих акваторіях у 2002-2017 рр.

Таблиця 2.1

Кількість і час відбору проб в північно-західній частині Чорного моря.

Акваторія	Рік	Кількість проб
Григорівський лиман	2003 – 2016	431
Дофінівський лиман	2003 – 2005, 2007, 2008	87
Каркінітська затока	2008, 2011	46
Одеський морський регіон	2001, 2005 – 2013, 2012, 2014, 2015	508
Острів Зміїний	2002, 2005, 2013, 2014	61
Придунайський регіон	2004, 2005, 2007, 2008, 2010 – 2017	313
Сухий лиман	2002 – 2005, 2015	52
Тендрівська затока	2005, 2007	16
Тилігульский лиман	2002 – 2004, 2005, 2007, 2015	70
Ягорлицька затока	2005, 2007	21
Всього	1605	

Таким чином, найбільша кількість проб була зібрана в Одеському морському регіоні та у Григорівському лимані (табл. 2.1). Дані, отримані в ПЗЧМ, доповнюються даними відібраними в міжнародній експедиції на болгарському дослідному судні «Академік» (вересень, 2003), також матеріал отриманий при виконанні проекту Emblas. Всього опрацьовано 1605 кількісних проб.

2.4. Статистична обробка отриманих даних

Для кількісної характеристики стану угруповань амфіпод визначали середню чисельність (N, екз.·м$^{-2}$), середню біомасу (B, г·м$^{-2}$) і зустрічальність – P (%) кожного виду (Бубнова & Холикова 1983; Володкович 1980). Для коректного аналізу зібраного матеріалу розраховувалися екологічні показники, які в сучасний період широко використовуються (Одум 1986; Лебедева & Криволуцкий 2002).

Для визначення фауністичної подібності в порівнюваних списках використовувався індекс Чекановського-Серенсена (Sørensen 1948).

$$i = \frac{2a}{b+c} \qquad (1)$$

де a – число загальних видів, b і c – число видів в порівнюваних списках. Індекс Чекановського-Серенсена змінюється від 0 до 1 (відсутність схожості – повна схожість), по виявленим значенням коефіцієнту можна визначити найбільш подібні і найбільш фауністично різні окремі частини акваторій (Sørensen 1948).

Індекс Сімпсона (Simpson 1949) описує ймовірність приналежності будь-яких двох особин, випадково відібраних з невизначено великої спільноти до одного і того ж виду.

$$D = \sum_{i=1}^{s} \frac{ni(ni-1)}{N(N-1)} \qquad (2)$$

де n_i – чисельність i – го виду, N – сума чисельностей видів від 1 до S.

Для оцінки видового різноманіття в угрупованнях використовували індекс Шеннона (Shannon 1949). Чим більше значення індексу Шеннона, тим

більше видове різноманіття в угрупованні. У збалансованих угрупованнях, які мають високу видову різноманітність, величина індексу змінюється від 3 до 5. Зазвичай значення індексу Шеннона лежать в межах від 1,5 до 3,5. В екстремальних умовах, зокрема при забрудненні, його величина знижується (Лебедева & Криволуцкий 2002).

$$H = -\sum \frac{ni}{N} log2 \frac{ni}{N} \qquad (3)$$

де n_i – загальна чисельність виду, N – загальна чисельність угруповання.

Для визначення ступеня рівномірності в співвідношенні чисельності різних видів, що утворюють угруповання, використовували індекс Пієлу (Pielou 1966), розрахований на основі індексу Шеннона.

$$e = \frac{H'}{logS} \qquad (4)$$

де H’ – індекс Шеннона, S – число видів.

Його величина змінюється від 0 до 1. Індекс Пієлу показує, наскільки біорізноманіття, розраховане за індексом Шеннона, відрізняється від максимально можливого при даному числі видів. Чим індекс Пієлу ближче до 1, тим вище вирівняність, причому індекс Пієлу дорівнює 1 при рівній рясності всіх видів (Pielou 1966).

Для аналізу видового різноманіття використовували також індекс Маргалефа (Margalef 1958):

$$d = \frac{S-1}{lgN} \qquad (5)$$

де S – число видів, N – число особин

Даний індекс розглядає біорізноманіття щодо видового багатства і дозволяє оцінити, скільки видів доводиться на число особин. За допомогою індексу Маргалефа обчислюють відносні значення і тому його можна використовувати тільки для порівняння угруповань одного і того ж типу (Константинов 1986; Лебедева & Криволуцкий 2002; Одум 1986; Пузнецките & Марушкина 2005).

Для кількісної характеристики стану угруповань амфіпод визначали середню чисельність (N, екз·м$^{-2}$), середню біомасу (B, г·м$^{-2}$) і зустрічальність – P (%) кожного виду. До основних віднесені види зустрінуті не менше ніж на 50% станцій, до другорядних – види, відмічені на 25–50% станцій, до випадкових – види, виявлені менш ніж на 25% станцій (Володкович 1980; Бубнова & Холікова 1983).

Для опису впливу екологічних факторів на кількісні характеристики використовувався коефіцієнт детермінації R^2 (значення якого змінюються від 0 до 1 (Шитиков и др. 2003). При значенні R^2 в межах від 0,7 до 1 то вплив фактору на кількісний показник угруповання значний, при R^2 від 0,5 до 0,6 вплив середній, $R^2 < 0,5$ вказує на слабий вплив (Лакин 1990).

Для виділення видових комплексів амфіпод проведено кластерний аналіз з використанням матриць подібності, побудованих на основі індексу подібності Брея-Куртіса, розрахованого по (наявності/відсутності, чисельності, біомаси амфіпод) (Bray & Curtis 1957).

Аналіз даних проведений з використанням пакету програм MS Excel 2016 (Microsoft™); PRIMER 5.2.8.

РОЗДІЛ 3.

ОСОБЛИВОСТІ ПРОСТОРОВОГО РОСПОДІЛУ ВИДОВОГО СКЛАДУ УГРУПОВАНЬ АМФІПОД

Багаторічні дослідження на Українському шельфі Чорного моря дозволили вперше для цієї акваторії скласти список представників Amphipoda, в якому представлено 39 видів, що відноситься до 21 родини та 33 родів.

За десятирічний період спостережень в Одеському морському регіоні ідентифіковано 29 видів амфіпод. Встановлено, що спільних для твердих та м'яких субстратів є 16 видів, для перших з них найбільша зустрічальність характерна для *Microdeutopus gryllotalpa, Chaetogammarus olivii, Melita palmata, Crassicorophium bonellii і Ampithoe ramondi*; для м'яких ґрунтів – *Microdeutopus gryllotalpa* та *Ampelisca diadema.*

У Придунайському районі в середньому 90,1 % загальної чисельності амфіпод припадало на долю *Ampelisca diadema,* який домінував також по біомасі.

Дослідження прибережної зони о. Зміїний показують, що з 12 характерних для цієї акваторії видів найвищий показник частки в формуванні загальної чисельності амфіпод належить 4 видам: *Chaetogammarus olivii* – 69,64 %, *Apohyale perieri* – 10,89 %, *Plumulojassa ocia* – 6,54 % і *Melita palmata* – 5,6 %.

Великий об'єм проаналізованого матеріалу (431 проби) дозволив встановити таксономічний склад амфіпод і кількість видів (23), що мешкали у Григорівському лимані за час досліджень. Найбільш високу зустрічальність мають три види, частка яких в загальній чисельності амфіпод досить велика: *Crassicorophium bonellii* – 30,44 %, *Ampelisca diadema* – 26,44 %, *Microdeutopus gryllotalpa* – 17,62 % (табл. 3.1).

Таблиця 3.1

Таксономічний склад і середні показники зустрічальності (Р, %) амфіпод в різних акваторіях ПЗЧМ 2002–2017 рр.

Вид	Одеський морський регіон		Район острову Зміїний	Придунайський регіон	Каркінітська затока	Ягорлицька затока	Тендрівська затока
	Тверді субстрати	М'які грунти					
1	2	3	4	5	6	7	8
Ampelisca diadema (Costa, 1853)	1,65	18,32	1,45	35,66	25,71	80,95	56,25
Ampithoe ramondi Audouin, 1826	57,02	4,28	65,22	–	12,86	14,29	18,75
Apheruza bispinosa (Bate, 1857)	–	0,14	–	–	18,57	4,76	12,50
Apohyale perieri (Lucas, 1849)	11,98	0,59	39,13	–	–	–	–
Bathyporeia guilliamsoniana Bate, 1857)	–	6,06	–	0,26	–	–	6,25
Caprella acanthifera ferox (Czernjavski, 1868)	–	–	–	–	–	4,76	–
Cardiophilus baeri G.O. Sars, 1896	–	1,18	–	0,26	–	9,52	6,25
Echinogammarus ischnus (Stebbing, 1898)	4,96	–	–	–	–	–	–
Chelicorophium nobile (G.O. Sars, 1895)	–	–	–	0,26	–	–	–
Chelicorophium chelicorne G.O. Sars, 1895	–	0,15	–	–	–	–	–
Corophium volutator (Pallas, 1766)	0,83	2,22	–	3,36	–	19,05	18,75
Crassicorophium bonellii (Milne-Edwards,1830)	57,44	7,24	24,64	–	5,71	4,76	12,50
Crassicorophium crassicorne Bruzelius, 1859	1,24	–	–	–	–	–	–
Cryptorchestia cavimana Heller, 1865	0,41	0,30	–	–	–	–	–
Dexamine spinosa (Montagu, 1813)	17,77	14,92	7,25	0,26	51,43	28,57	37,50
Dikerogammarus villosus (Sowinsky, 1894)	2,07	–	–	0,26	–	–	–

Таблиця. 3.1

Продовження

1	2	3	4	5	6	7	8
Chaetogammarus olivii (Milne-Edwards, 1830)	68,59	13,15	13,04	1,29	–	–	–
Ericthonius difformis Milne-Edwards,1830	31,40	1,77	–	–	1,43	4,76	–
Gammarus aequicauda (Martynov, 1931)	2,07	0,29	–	–	–	–	–
Gammarus insensibilis Stock, 1966	2,07	1,03	–	–	14,29	–	18,75
Gammarus subtypicus Stock, 1966	1,65	4,87	–	0,26	2,86	–	–
Plumulojassa ocia (Bate, 1862)	52,07	2,22	59,42	0,26	–	–	–
Medicorophium runcicorne Della Valle, 1893	–	0,15	–	1,55	–	–	–
Melita palmata (Montagu, 1804)	59,92	8,27	52,17	0,78	35,71	19,05	12,50
Microdeutopus gryllotalpa Costa, 1853	81,82	30,58	40,58	4,39	51,43	76,19	50,00
Microprotopus longimanus Sowinsky, 1894	12,81	3,40	–	–	–	4,76	6,25
Nototropis guttatus Costa, 1853	3,72	5,61	–	0,26	–	4,76	12,50
Perioculodes longimanus (Bate & Westwood, 1868)	–	2,95		3,10	1,43	–	–
Phtisica marina Slabber, 1769	–	5,76	31,88	4,13	2,86	–	6,25
Pontogammarus maeoticus (Sovinskij 1894)	–	1,62	–	1,81	–	–	–
Pontogammarus obesus (G.O. Sars, 1896)	–	–	–	0,78	–	–	–
Stenothoe monoculoides (Montagu, 1815)	60,74	3,84	31,88	–	–	–	–
Synchelidium maculatum Stebbing, 1906	–	–	–	–	1,43	–	–
Всього	100,0	60,27	95,65	47,80	90,00	95,24	68,75

Відкритість, близькість та схожість по своїм характеристикам Сухого лиману до Одеської затоки обумовлює те, що з 29 видів, які властиві останній, 17 знайдені і в лимані (табл. 3.2).

Таблиця 3.2

Таксономічний склад і середні показники зустрічальності (Р, %) амфіпод в різних лиманах ПЗЧМ 2002–2017 рр.

Вид	Григорівський	Тилігульский	Сухий	Дофінівський
Ampelisca diadema (Costa, 1853)	33,58	7,69	–	–
Ampithoe ramondi Audouin, 1826	0,50	–	4,88	–
Apheruza bispinosa (Bate, 1857)	–	–	2,44	–
Bathyporeia guilliamsoniana (Bate, 1857)	3,76	–	–	–
Cardiophilus baeri G.O. Sars, 1896	1,00	–	2,44	–
Corophium volutator (Pallas, 1766)	5,51	8,97	4,88	–
Crassicorophium bonellii(Milne-Edwards,1830)	14,79	16,67	21,95	1,15
Dexamine spinosa (Montagu, 1813)	7,27	17,95	14,63	–
Chaetogammarus olivii (Milne-Edwards, 1830)	5,76	–	12,20	–
Ericthonius difformis Milne-Edwards, 1830	2,51	–	2,44	–
Gammarus aequicauda (Martynov, 1931)	12,28	53,85	9,76	64,37
Gammarus insensibilis Stock, 1966	1,75	8,97	7,32	–
Plumulojassa ocia (Bate, 1862)	1,25	–	2,44	–
Melita palmata (Montagu, 1804)	1,75	–	9,76	–
Microdeutopus gryllotalpa Costa, 1853	26,82	19,23	39,02	–
Microprotopus longimanus Sowinsky, 1894	2,51	–	4,88	–
Nototropis guttatus Costa, 1853	–	–	7,32	–
Cryptorchestia cavimana Heller, 1865	8,52	2,56	2,44	–
Orchestia montagui Audouin, 1826	0,50			
Perioculodes longimanus (Bate & Westwood, 1868)	1,00	–	2,44	–
Phtisica marina Slabber, 1769	0,25	–	–	–
Pontogammarus maeoticus (Sovinskij 1894)	5,01	1,96	–	–
Stenothoe monoculoides (Montagu, 1815)	0,25	–	4,88	1,15

Різні види амфіпод відрізняються за своїми екологічними характеристиками. Тому нижче описані особливості їх просторового розповсюдження:

1) *Ampelisca diadema* (Costa, 1853) – в акваторії ПЗЧМ зустрічаються повсюдно на мулистих ґрунтах (Придунайський, Придніпровський і Одеський регіони Чорного моря), де можуть утворювати значні скупчення. В мулистих ґрунтах будують свої будиночки, поселяються навіть в придонних частинах гідротехнічних споруд де можливе замулення. Дані про кількісні показники популяцій цього виду можуть використовуватися як індикатор на антропогенне забруднення – здатні значно збільшувати чисельність і біомасу в районах викидів СБО м. Одеси (Грезе 1985; Шуйский и др. 2002; Кудренко 2012; Кудренко 2017 а, 2017 б). Виявлені у всіх досліджуваних акваторіях в період наших багаторічних досліджень.

2) *Ampithoe ramondi* Audouin, 1826 – мешкає у прибережній зоні на глибинах 0,3–15 м переважно в заростях макрофітів. Живе в трубках, побудованих з секрету, веде малорухливий спосіб життя. Кількісні показники популяції *A. ramondi* можуть досягати великих значень. В наших дослідженнях цей вид ми регулярно знаходили в Одеській, Ягорлицькій, Тендрівській та Каркінітській затоках, в Григорівському лимані (Kudrenko 2005, 2016, 2017).

3) *Apheruza bispinosa* (Bate, 1857) – в Чорному морі зустрічаються серед заростей макрофітів. У берегів Кавказу зустрічаються також на мулистих ґрунтах, до глибин 100 м. Нами знайдений лише в декількох акваторіях – Каркінітської, Ягорлицької та Тендрівська, тощо (Kudrenko 2016).

4) *Apohyale perieri* (Lucas, 1846) – мешкає в прибійній зоні і глибше серед макрофітів. В Одеському регіоні і в обростаннях у о. Зміїний, може утворювати значні скупчення (Воробьева & Кудренко 2005, Кудренко 2014).

5) *Bathyporeia guilliamsoniana* (Bate, 1857) – в ПЗЧМ мешкає повсюдно, на шельфі Чорного моря на піщаних ґрунтах з мінімальними кількостями домішок. Харчується детритом (розміри тіла у цих ракоподібних до 1 см) У період досліджень найчастіше відзначався в Одеській затоці.

6) *Caprella acanthifera ferox* (Czernjavski, 1868) – не утворює значних скупчень, мешкає в заростях макрофітів, як правило на цистозіри, на глибинах до 35 м (Грезе 1985; Kudrenko 2016).

7) *Cardiophilus baeri* G.O. Sars, 1896 – рідкісний вид, поширений в Чорному морі на мулистих ґрунтах, харчуються детритом. Є дані про здатність до паразитичного способу життя (Грезе 1985). Значних скупчень не утворюють. У період досліджень найчастіше відзначався в Одеській затоці на черепашниковому субстраті.

8) *Chaetogammarus olivii* (Milne-Edwards, 1830) – типова прибережна форма, мешкає в самій верхній зоні субліторалі. У Чорному морі локалізується у самого урізу води, ховаючись в поглибленнях нижніх поверхонь каменів, на галькових або піщаних ґрунтах. При дослідженні акваторії Одеської затоки Чорного моря встановлено, що кількісні показники популяції *C. olivii* можуть досягати великих значень на глибині від 0 до 8 м в обростаннях гідротехнічних споруд, але щільність популяцій рачків розподілена нерівномірно (Воробьева & Кудренко 2005; Синегуб 1977).

9) *Chelicorophium chelicorne* (G.O. Sars, 1895) – в літературі описується як мешканець різних ґрунтів, від мулисто-піщаних до кам'янистих, слабосолоноватих і прісних вод естуаріїв Дону і річок півдня України, де може утворювати масові скупчення (Грезе 1977). Автором в сучасний період відзначений тільки один раз в Одеській затоці ОМР.

10) *Chelicorophium nobile* (G.O. Sars, 1895) – рідкісний вид. Живе на мулистих ґрунтах слабосолоноватих і прісних вод всіх естуаріїв ПЗЧМ, автором відзначений лише одного разу у Придунайському узмор'ї (Кудренко 2012). Зустрічається на болгарському, румунському та українському районах шельфу Чорного моря.

11) *Corophium volutator* (Pallas, 1766) – в північно-західній частині Чорного моря та прилеглих лиманах вид розповсюджений повсюдно на мулистих ґрунтах, особливо в солонуватоводних районах. Добре витримує опріснення,

є постійним компонентом угруповань обростань (Кудренко 2005, 2012; Kudrenko 2016).

12) *Crassicorophium bonellii* (Milne-Edwards, 1830) – переважно прибережна, пов'язана з водоростями форма. У ПЗЧМ мешкають на глибині до 10–15 м на макрофітах або оброслих ними камінних, до яких прикріплює свої будиночки. Харчується детритом (Грезе 1985). В Одеському регіоні в спільнотах обростань кількісні показники популяції *C. bonellii* можуть досягати значних величин (Кудренко 2005). У період досліджень виявлено у всіх районах досліджень.

13) *Crassicorophium crassicorne* (Bruzelius, 1859) – зустрічається в прибережній зоні на невеликій глибині. Під час досліджень в ПЗЧМ зареєстрований тільки однин раз в угрупованнях обростань, але в науковій літературі вказується, що цей вид широко розповсюджений в північній Атлантиці, північній частині Тихого океану, північних морях, Босфорі, Чорному та Азовському морях (Грезе 1977, 1985; Grintsov 2018; Bakir et al. 2014; Lyubina et al. 2014).

14) *Cryptorchestia cavimana* Heller, 1865 в досліджуваному регіоні розповсюджені майже повсюдно, мешкають вище зони урізу води на піщаних та галькових пляжах і здатні утворювати значні скупчення, зареєстровані в Одеській затоці (Сон, Кошелев & Кудренко 2010; Кудренко 2014, 2016, 2017 а, 2017 б).

15) *Dexamine spinosa* (Montagu, 1813) – вид еврибіонт, згідно з літературними даними в Чорному морі поширений повсюдно в прибережній зоні і біоценозі цистозіри, а також піщаних, мулистих і черепашникових ґрунтах на глибині від 0 до 90 м. Харчується в основному діатомовими водоростями і тканинами макрофітів (Грезе 1985; Маккавеева 1979). В ПЗЧМ нечисленні, але мають високу зустрічальність. Виявлені у всіх акваторіях в період наших багаторічних досліджень (Кудренко 2005).

16) *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) – вид широко поширений в естуаріях більшості великих річок Чорного і Азовського морів і лиманах, в

прісних і слабосолоноватих водах. Зустрічається найчастіше в прибережній смузі, під камінням, на вапняку і серед макрофітів. В даний час цей вид активно розселюється в прісних водах Європейського континенту та прилеглих великих островах, де витісняє місцеві види ракоподібних і змінює кормову базу місцевих видів риб тощо (Bacela et al. 2009; Panov et al. 2009). На узбережжі Одеської затоки відзначений тільки в місцях виходу дренажних вод. Рачки ховаються в виїмки черепашнику і в проби практично не потрапляють, збирати їх можна тільки вручну пінцетом (Сон, Кошелев & Кудренко 2010).

17) *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) – згідно з літературними даними це широко розповсюджена евригалінна форма, що мешкає не тільки в солонуватих і прісних водах Чорноморського басейну, а й в полігалінній зоні у відкритих берегів Чорного моря. Мешкає переважно серед каменів і інших щільних субстратів, часто у урізу води (Грезе 1985). В Одеській затоці відзначений лише один раз в місці виходу дренажних вод (Сон, Кошелев & Кудренко 2010).

18) *Ericthonius difformis* Milne-Edwards, 1830 – типова заростева форма, трубкожил, будує будиночки з секрету і детриту, прикріплюючи їх до таломів водоростей або до поверхні каменів, порослих макрофітами. У Чорному морі заселяє переважно зарості цистозіри на глибині 20 м. Харчується мікрообростом, макро- і мікрофітами, а також детритом, який осідає на водоростях. В Одеському морському регіоні зустрічається часто, але кількісні показники популяцій цього виду значно поступаються таким багатьох інших видів (*C. olivii*, *C. bonellii*, *M. gryllotalpa*). Але в науковій літературі вказується на те, що в біоценозі цистозіри *E. difformis* займає одне з "лідируючих" місць (Маккавеева 1960; Воробьева & Кудренко 2005). У період досліджень відзначений повсюдно в заростях макрофітів.

19) *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) – локалізуються в бухтах і затоках, де можливий постійний, або навіть тільки тимчасовий приплив прісної води, але діапазон солоності, яку може виносити *G. aequicauda* дуже

широкий. Популяції цього виду зазвичай населяють мілководні, біля самого берега зони, які добре прогріваються, та багаті на зарослі макрофітів, якими рачки харчуються (Кудренко 2002).

20) *Gammarus insensibilis* Stock, 1966 – мешкають в основному в прибережній зоні від урізу води до 10–15 м, але зустрічаються і глибше. Відноситься до рухомих бокоплавів – рачки постійно пересуваються з місця на місце і досить часто трапляються в нічному планктоні. Харчуються переважно частками водоростей та детритом. У період досліджень не виявлені лише в Придунайському районі, Григорівському лиману, Каркінітській і Тендрівській затоках (Кудренко 2012, 2016, 2017).

21) *Gammarus subtypicus* Stock, 1966 – у Чорному морі зустрічається частіше у відкритих морських берегів до глибини 20 м, на піщано-черепашкових ґрунтах (Грезе 1985). В Одеському регіоні Чорного моря, Каркінітській затоці відзначений і серед обростання, і на м’яких ґрунтах (Воробьева & Кудренко 2005). Чисельність і біомаса в досліджуваних акваторіях незначні (Кудренко 2016, 2017б).

22) *Medicorophium runcicorne* (Della Valle, 1893) – мешкає переважно на мулистих ґрунтах на глибинах від 15 до 100 м, будує трубки, в яких мешкає. Зареєстрований в Одеському морському регіоні та Придунайському регіоні (Грезе 1985; Kudrenko 2010, 2012).

23) *Melita palmata* (Montagu, 1804) – мешкають в прибережній зоні і майже завжди пов'язані з заростями макрофітів. У Чорному морі населяють піщану, вапняково-піщану, частіше кам'янисту субліторaль до глибини 25–30 м. Харчуються тканинами макрофітів, макрообростом і детритом. У водоростевих обростань популяції *M. palmata* можуть досягати значної чисельності і біомаси. У період наших досліджень виявлені повсюдно у перифітоні всіх досліджених акваторій, крім Тилігульського лиману.

24) *Microdeutopus damnoniensis* (Bate, 1856) – мешкають на глибинах більше 15 м. Зареєстрований при обробці проб, зібраних на глибинах від 30

до 60 м. Як правило мешкає на мулистих ґрунтах, на філофорному полі, трубкожил, детритофаг (Синегуб 2006; Kudrenko 2016).

25) *Microdeutopus gryllotalpa* Costa, 1853 – мешкає повсюдно в прибережній зоні, переважно в зоні заростей макрофітів, але також зустрічається і на черепашникові і мулистих ґрунтах на глибинах до 40 м. Трубкожил, будує будиночки з рослинних частинок і детриту. Основний вид в обростаннях Чорного моря (Каминская и др. 1977 а; Кудренко 2005 а; 2017 а).

26) *Microdeutopus stationis* Della Valle, 1893 – мешкають на піщаних ґрунтах на глибинах більше 15 м. Вид зареєстрований при обробці проб зібраних під час рейсу НДС «Академік».

27) *Microdeutopus versiculatus* (Spence Bate, 1857) – в Чорному морі мешкає на різних ґрунтах на глибинах 10 – 100 м, як правило на піщаних і черепашкових ґрунтах з намулу, трубкожил, будує будиночки з секрету і частинок детриту, детритофаг, значних скупчень не утворює (Грезе 1977, 1985; Кудренко 2005). У період досліджень цей вид виявлений нами в матеріалах експедицій на НДС «Академік» з глибин більше ніж 50 м в болгарському секторі ПЗЧМ.

28) *Microprotopus longimanus* Chevreux, 1887 – звичайний вид в обростаннях ПЗЧМ. Через його малі розміри важко визначити кількісні показники популяції, тому що рачки проходять через отвір сит в 1 мм (Кудренко 2005а, Воробьева & Кудренко 2005).

29) *Nototropis guttatus* Costa, 1853 – еврибіонтний вид, населяють різноманітні ґрунти на глибині від 4 до 125 м, в затоках Чорного моря часто поселяється на макрофітах, зустрічається в нічному гіпонейстоні (Зайцев 2006). У період досліджень виявлений практично повсюдно крім Григорівського та Тилігульського лиманів.

30) *Obesogammarus crassus* (G.O. Sars, 1894) – під час досліджень були поодинокі знахідки в Придунайському регіоні (Кудренко 2012). В науковій літературі характеризується як типовий мешканець солонуватоводних та прісних естуаріїв Чорного та Азовського морів (Грезе 1969).

31) *Orchestia montagui* Audouin, 1826 в досліджуваному регіоні мешкають звичайно вище зони урізу води, в зоні супраліторалі галькових пляжів та здатні утворювати значні скупчення, зареєстровані в Одеській затоці (Сон, Кошелев, Кудренко 2010). В проби потрапляють випадково.

32) *Orchomene humilis* (Costa, 1853) – мешкають на глибинах більше 30 м, на мідієвих та фазеолінових ґрунтах, харчується детритом, нечисельний. Вид зареєстрований при обробці проб зібраних під час рейсу НДС «Академік» (Грезе1985).

33) *Perioculodes longimanus* (Bate & Westwood, 1868) – в Чорному морі населяє переважно піщанисті ґрунти на глибині 10–30 м, зустрічається також на мідієвих і фазеолінових ґрунтах на глибині до 100 м. Харчується детритом, але може і хижачити, нападаючи на дрібних ракоподібних. У Чорному морі широко поширений, але їх зустрічальність не значна (Грезе 1985). Вид зареєстрований автором в Одеській затоці, Придунайському регіоні Тендрівській та Ягорлицькій затоках (Воробьева & Кудренко 2005; Кудренко 2012; 2016).

34) *Phtisica marina* Slabber, 1769 – мешкає в основному на глибинах 20–100 м, можливе знаходження і на більших глибинах. На мілководді цей вид зустрічається серед макрофітів, на губках і гідроїдах; на глибині понад 40 м, найчастіше виявляється на мідієвих мулах. В сучасний період регулярно зустрічаються в Придунайському регіоні, в інших акваторіях ПЗЧМ зустрічається рідко (Кудренко 2012).

35) *Plumulojassa ocia* (Bate, 1862) – мешкають в прибережній зоні на глибині від урізу води до 20 м, переважно в прибійній зоні, серед макрофітів, обростають скласти і кам'янисті ґрунти. Трубкожил, будиночки прикріплюють до талій водоростей або нижньої поверхні каменів, іноді утворюють значні скупчення (Грезе 1985; Кудренко 2005а; Каминская и др. 1977а, 1977б, 1978).

36) *Pontogammarus maeoticus* (Sovinskij 1894) – вид звичайний в естуаріях всіх великих річок Азово-Чорноморського басейну, по узбережжю

Азовського моря, солонуватих чорноморських лиманів, де розмножуються в величезних кількостях. Типовий псамофіл, населяє прибережні піски на глибині 0–0,5 м (Грезе 1985). В Одеській затоці також може утворювати масові скупчення, але оскільки в Одеському регіоні увесь теплий період року у пляжній зоні є величезний «рекреаційний прес», оцінка змін кількісних показників цього виду досить умовна (Воробьева & Кудренко 2005).

37) *Pontogammarus obesus* (G.O. Sars, 1896) – під час досліджень було знайдено кілька екземплярів в дночерпакових пробах в Придунайському регіоні (Кудренко 2012). В науковій літературі характеризується як типовий мешканець солонуватоводних Чорного та Азовського морів, часто зустрічається з *P. maeoticus* (Грезе 1969).

38) *Stenothoe monoculoides* (Montagu, 1815) – переважно водоростева форма, поширена в береговій смузі, в зоні прибою і глибше (до 75 м), але найбільш часто зустрічається на глибині 3–5 м, в заростях цистозіри, де є постійним компонентом (Грезе 1985). В ПЗЧМ зустрічається майже повсюдно.

39) *Synchelidium maculatum* Stebbing, 1906 – зрідка зустрічається на піщано-мулистих-черепашкових ґрунтах, на мідієвих і фазеолінових мулах на глибинах 10–60 м (Кудренко 2016).

З наведених вище таблиць (табл. 3.1, табл. 3.2) видно, що тільки 4 види амфіпод (*A. diadema*, *D. spinosa*, *M. palmata*, *M. gryllotalpa*) загальні майже для всіх досліджених акваторій, виняток становить Тилігульський лиман, де не відзначені останні два види.

Аналіз отриманих даних дозволив визначити розподіл таксономічного складу амфіпод в північно-західній частині Чорного моря. З наведеного рисунку ми бачимо, що видовий склад амфіпод в ПЗЧМ розподілений дуже неоднорідно (рис. 3.1).

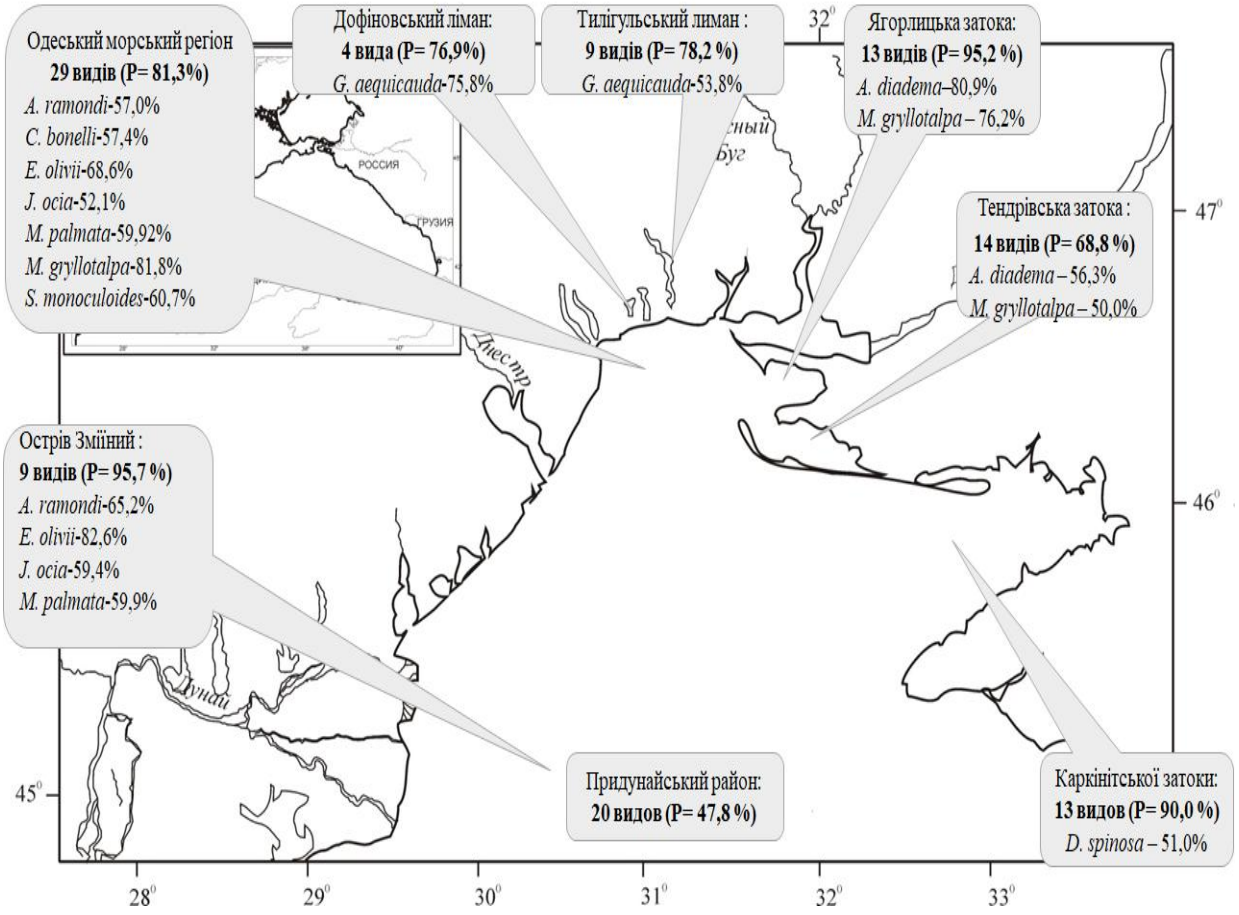

Рис. 3.1. Домінуючі види амфіпод в північно-західній частині Чорного моря в період 2002–2017 рр.

Багаторічне вивчення видової різноманітності різноногих ракоподібних і їх розповсюдження в різних районах ПЗЧМ показали, що ці характеристики фауністичного складу амфіпод дуже не однорідні і залежать від багатьох причин, деякі з яких будуть розглянуті у подальшому в представленій дисертації.

3.1. Одеський морський регіон

Проби амфіпод в Одеському регіоні Чорного моря відібрані на природних твердих (черепашник, валуни тощо) і штучних (гідротехнічні споруди) субстратах, та на мулистих ґрунтах (чистих та з домішками) на різних глибинах.

За час досліджень ідентифіковано 29 видів амфіпод, з них 28 видів належать підряду Gammaridea, і один вид – (*Phtisica marina* Slabber, 1769), до підряду Senticaudata (табл. 3.3).

Таблиця 3.3

Фауністичний склад і частота зустрічальності (P, %) амфіпод на різних типах ґрунтів Одеського морського регіону (2005–2013, 2015–2017 рр.)

Вид	Тверді субстрати	М’які ґрунти
1	2	3
Ampelisca diadema	1,65	17,02
Ampithoe ramondi	57,02	3,89
Apheruza bispinosa	–	0,16
Apohyale perieri	11,98	0,32
Bathyporeia guilliamsoniana	–	6,65
Crassicorophium crassicorne	1,24	–
Corophium volutator	0,83	2,43
Cardiophilus baeri	–	1,20
Chaetogammarus ischnus	4,96	–
Chelicorophium chelicorne	–	0,16
Chaetogammarus olivii	68,60	13,78
Crassicorophium bonellii	57,44	6,65
Cryptorchestia cavimana	0,41	0,32
Dexamine spinosa	17,77	15,40

Таблиця. 3.3

Продовження

1	2	3
Dikerogammarus villosus	2,07	–
Ericthonius difformis	31,40	1,78
Gammarus aequicauda	2,07	0,32
Gammarus insensibilis	2,07	1,14
Gammarus subtypicus	1,65	4,86
Plumulojassa ocia	52,07	1,95
Medicorophium runcicorne	–	0,16
Melita palmata	59,92	8,59
Microdeutopus gryllotalpa	81,82	31,44
Microprotopus longimanus	12,81	3,40
Nototropis guttatus	3,72	6,00
Perioculodes longimanus	–	3,24
Phtisica marina	–	6,16
Pontogammarus maeoticus	–	1,78
Stenothoe monoculoides	60,74	3,40
Всього видів	21	26

На твердих субстратах амфіподи зустрічаються практично завжди і виявлені в 100 % проб, ідентифіковано 21 вид. Домінують в угрупованнях обростань 6 видів: *M. gryllotalpa*, *C. olivii*, *P. ocia*, *M. palmata*, *S. monoculoides*, *C. bonellii*, *A. ramondi*. Їх зустрічальність становить > 50 %. Найбільш часто на твердих субстратах в Одеському морському регіоні зустрічаються *M. gryllotalpa*, *C. olivii* і *S. monoculoides* – P = 81,82, 68,60 і 60,74 % відповідно. Всі ці види будують схованки на таломах макрофітів, крім

C. olivii. Вони здатні активно переміщатися в угрупованнях обростань, між галькою і на піщаних ґрунтах (рис 3.2).

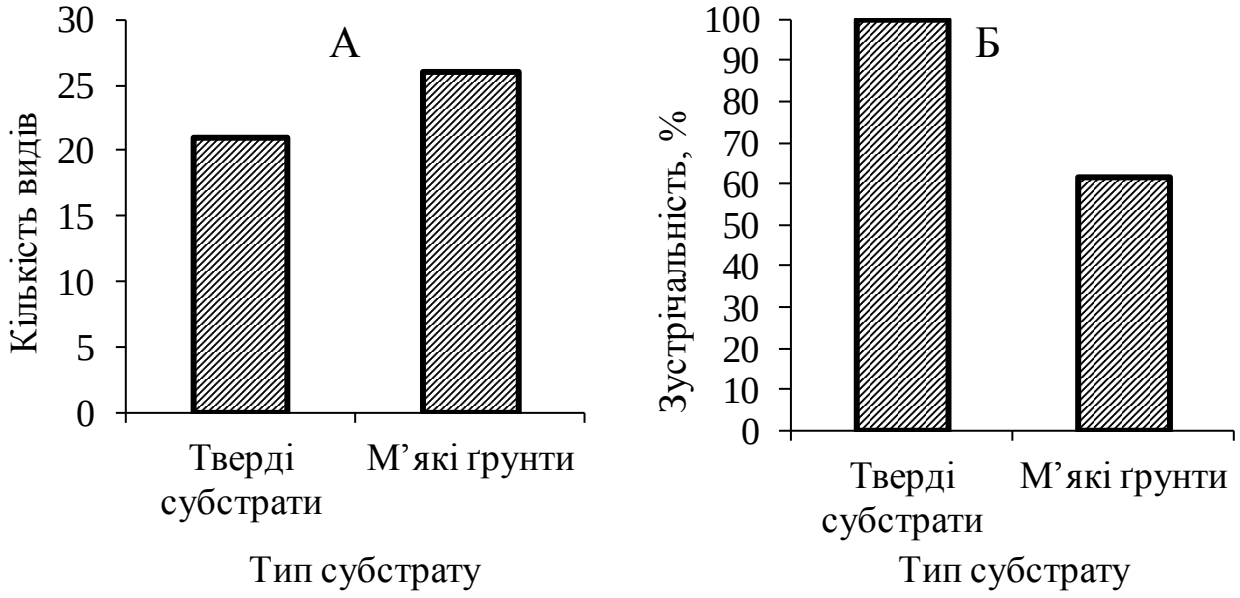

Рис 3.2. Кількість видів і зустрічальність (%) амфіпод в Одеському морському регіоні на різних типу субстрату.

Субдомінантний (Р = 25–50 %) в угрупованні – *E. diffórmis*, його середня чисельність і біомаса досягають 67±67 і 0,163±0,039 г·м$^{-2}$ відповідно. Інші види зустрічаються постійно, але не часто (< 25 %). *E. ischnus* зустрічаються лише у зоні виходу дренажних вод в районі мису Ланжерон. *D. villosus* в Одеській затоці дуже рідкісний вид, з причини того що, він схованок не будує, а мешкає в дірочках ракушняку і в проби попадає випадково.

Найбільша фауністична подібність угруповань амфіпод твердих субстратів Одеського регіону встановлена з угрупованням обростань острову Зміїний – 70 %.

Індекс різноманітності по Маргалефу, розрахований для угруповання амфіпод Одеського регіону Чорного моря, досягав значень – 7,70. Домінування, розраховане за індексом Сімпсона вказує на те, що немає конкретних домінуючих видів – 0,23. Видове різноманіття (розрахована за

індексом Шеннона) збалансоване – 2,74. Біорізноманіття, розраховане за індексом Пієлу, також збалансовано – 0,56, так як $e = 1$ при рівній кількості всіх видів (Лебедева & Криволуцкий 2002).

На м'яких ґрунтах проби відібрані від 0 м до 27 м. В Одеському регіоні (в тому числі і в Одеській затоці) донні відкладення в основному представлені мулистими ґрунтами з домішками, ідентифіковано 26 видів амфіпод. Амфіподи в таких умовах зустрічаються в середньому у 61,43 % випадків. Частіше за всіх зустрічаються *M. gryllotalpa*, *A. diadema*, *D. spinosa* – 31,44, 17,02 та 15,40 % відповідно. Таким чином, видів що домінують немає. Наявність видів, що мешкають в угрупованнях обростань пояснюється близькістю твердих субстратів та «обривами водоростей», на яких мешкають амфіподи. *A. diadema* – типовий мешканець мулистих ґрунтів, де цей вид будує свої схованки з частинок мулу. Наявність цього виду в пробах з твердих субстратів можна пояснити тим, що в придонній зоні відбувається поступове замулення і відповідно виникають умови для існування цих ракоподібних.

При цьому на м'яких ґрунтах, незважаючи на невеликі показники чисельності та біомаси, *A. diadema* здатні створювати локальні скупчення під дією зовнішніх чинників, як правило антропогенного походження. Так, в Одеській затоці у 2008 – 2010 рр. в районі випуску СБО «Північна» проби відбирали на глибині від 2,5 до 8,5 м, в районі випуску СБО «Південна» – 15,3 до 19,2 м. Проби на інших ділянках регіону відбирали в середньому на глибинах від 8,5 до 20,0 м. Максимальні значення чисельності *A. diadema* відзначені безпосередньо у оголовку випуску СБО «Північна» і на відстані 300 м від нього – 4447±4446 екз.·м$^{-2}$ і 1895±18945 екз.·м$^{-2}$ відповідно, що значно вище за середні багаторічні по регіону. Найбільші значення біомаси в районі випуску СБО «Північна» були безпосередньо у оголовка і на відстані 300 і 1000 м – 2,38±2,38, 3,65±3,65 і 3,39±3,39 г·м$^{-2}$ відповідно, зустрічальність представників ряду Amphipoda на цих точках 100 % і 66,7 % відповідно (Кудренко, 2017а, 2017б).

В інших ділянках ОМР на м’яких ґрунтах амфіподи зустрічаються досить часто (60,27 %). Особливо вирізняються *B guilliamsoniana*, що мешкають лише на піщаних ґрунтах та *C. cavimana*, які мешкають вище урізу води і в проби можуть попадати випадково.

Індекс домінування вказує на слабе домінування окремих видів – 0,38, видове різноманіття по індексу Шеннона вказує, що угруповання не збалансоване – 2,30. Індекс Пієлу має значення – 0,53, що вказує на відсутність конкретних домінантних видів (Лебедева & Криволуцкий 2002).

3.2. Пригирлове узмор'я річки Дунай

За період досліджень в Придунайському регіоні Чорного моря (23 експедиції в період з 2004 по 2017 рр.) зібрано і оброблено 387 кількісних проб макрозообентосу. У 2006 і 2009 рр. з об'єктивних причин проби не відбиралися.

Дану частину моря можна умовно розділити на 3 частини – зона днопоглиблювальних робіт, зона дампінгу і фонова. Відповідно, в зоні судноплавного каналу відбуваються регулярні днопоглиблювальні роботи (станції 7, 7-1, 7-2, 7-3), в зоні дампінгу проводиться постійне скидання ґрунту (станції 10, 10-1, 10-2, 10-3, 10-4, 13) і фонова зона – це зона дна, на якій гідротехнічна діяльність людини мінімальна.

У Придунайській зоні Чорного моря ідентифіковано 20 видів амфіпод. В середньому, за весь період досліджень, амфіподи зареєстровані в 47,80 % проб. Найбільш часто відзначалися, а також були найбільш чисельні і значущі в утворені біомаси амфіпод – *A. diadema*. Ці рачки воліють за краще жити на мулистих ґрунтах, де харчуються детритом і будують трубчасті схованки. *N. guttatus, C. baeri, D. spinosa, P. ocia, C. nobile, B. guilliamsoniana, D. villosus, G. subtypicus* відзначені лише по одному разу – 0,26 % проб (табл. 3.4).

Таким чином зустрічальність амфіпод порівняно з іншими досліджуваними акваторіями ПЗЧМ значно менша. Це зумовлюється особливостями гідрологічних та гідрохімічних характеристик цього району.

В районі проведення днопоглиблювальних робіт зареєстрована найменша зустрічальність амфіпод. За весь період досліджень на 13,44 % станцій було знайдено 9 видів цих ракоподібних. Найбільша зустрічальність для 6 видів амфіпод виявлена в районі скидання ґрунту на 51,32 % станцій. Встановлено, що найбільше видове різноманіття властиве фоновим станціям – 14 видів при P = 41,63 (табл.3.5).

Таблиця 3.4

Таксономічний склад і зустрічальність (Р, %) амфіпод Придунайського регіону Чорного моря

Вид	Р, %
Ampelisca diadema	35,66
Bathyporeia guilliamsoniana	0,26
Cardiophilus baeri	0,26
Chaetogammarus olivii	1,29
Chelicorophium nobile	0,26
Corophium volutator	3,36
Crassicorophium bonellii	1,55
Dexamine spinosa	0,26
Dikerogammarus villosus	0,26
Gammarus subtypicus	0,26
Plumulojassa ocia	0,26
Medicorophium runcicorne	1,55
Melita palmata	0,78
Microdeutopus gryllotalpa	4,39
Nototropis guttatus	0,26
Perioculodes longimanus	3,10
Phtisica marina	4,13
Pontogammarus gen, sp.	0,78
Pontogammarus maeoticus	1,81
Pontogammarus obesus	0,78
Всього	47,80

Таблиця 3.5

Кількість видів та зустрічальність (Р, %) амфіпод в різних частинах Придунайського регіону Чорного моря

Частина акваторії	Р, %	Кількість видів
Фонові станції	41,63	14
Підвідний канал	13,44	9
Зона дампінгу ґрунту	51,32	6
Всього	47,80	20

Для коректного порівняння списку видів використовувався індекс Чекановського-Серенсена, цей коефіцієнт змінюється від 0 (відсутність схожості) до 1 (повна схожість) (Лебедева & Криволуцкий 2002). Найбільш «подібні» угруповання амфіпод зони дампінгу і з фонових станцій – 0,75, значно відрізняється видовий склад між каналом і зоною дампінгу – 0,25. При порівнянні видового складу району проведення днопоглиблювальних робіт з «фоновими» індекс Чекановського-Серенсена дорівнював 0,42 (табл. 3.6).

Таблиця 3.6

Кількість загальних видів амфіпод і значення індексу фауністичної подібності (Чекановського-Серенсена) між різними частинами Придунайського регіону Чорного моря

Частина акваторії	Підвідний канал	Зона дампінгу ґрунту	Фонові станції
Підвідний канал		0,25	0,42
Зона дампінгу ґрунту	2		0,75
Фонові станції	5	6	

На фонових станціях ідентифіковано 14 видів представників ряду Amphipoda, які зустрічались в період сучасних досліджень в середньому на 41,63 % станцій. Основу чисельності та біомаси ракоподібних формував вид *A. diadema*. Цей вид зустрічався на 35,37 % станцій. В цілому фауна амфіпод в цій частині акваторії Придунайського регіону Чорного моря представлена видами, які уникають опріснення (за винятком *D. villosus* та *P. obesus*, але вони рідкісні). Домінування *A. diadema*, а також наявність *P. marina* та *M. runcicorne* вказує на переважання мулистих ґрунтів в досліджуваній акваторії. Незначний внесок в кількісні показники інших видів, мабуть, пояснюється тим, що вони віддають перевагу угрупованням обростань, яких в цьому регіоні мало (табл. 3.7).

За 11 років спостережень та аналізу кількісних проб, зібраних в 23 експедиціях, отримані достовірні данні щодо зустрічальності амфіпод в передгирлових ділянках р. Дунай, які відображені в табл. 3.7.

Таблиця 3.7

Таксономічний склад і зустрічальність (Р, %) амфіпод на різних ділянках Придунайського району Чорного моря

Вид	Частина акваторії		
	Фонові станції	Підвідний Канал	Зона дампінгу ґрунту
Ampelisca diadema	35,37	29,31	40,79
Cardiophilus baeri	–	1,72	–
Chaetogammarus olivii	0,87	5,17	–
Chelicorophium nobile		1,72	–
Corophium volutator	0,44	18,97	–
Crassicorophium bonellii	0,87	5,17	1,32
Dexamine spinosa	0,44	–	–
Dikerogammarus villosus	0,44	–	–
Gammarus subtypicus	–	1,72	–
Plumulojassa ocia	0,44	–	–
Medicorophium runcicorne	1,80	–	2,63
Melita palmata	1,31	–	–
Microdeutopus gryllotalpa	5,68	–	5,26
Nototropis guttatus	0,44	–	–
Perioculodes longimanus	2,18	–	3,95
Phtisica marina	3,49	–	–
Pontogammarus gen. sp.	–	5,17	10,53
Pontogammarus maeoticus	–	12,07	–
Pontogammarus obesus	0,44	3,45	–
Всього	41,63	62,07	52,63

Значення індексу домінування на фонових станціях – 0,93, що підтверджує домінування одного виду – *A. diadema*. Значення індексу видового різноманіття (Шеннона) становить 0,32, індекс різноманітності Маргалефа – 2,74. Невелике значення індексу Пієлу вказує на велику різницю перепад між вкладами різних видів – 0,008 (табл. 3.8).

Таблиця 3.8

Індекси видового різноманіття (розраховані за чисельністю) амфіпод з різних частин Придунайського регіону Чорного моря 2004–2017 рр. (Маргалефа – d_1, Сімпсона – D (домінування), Шеннона – H, Пієлу – e)

Частина акваторії	d_1	e	D	$H(log2)$
Фонові станції	2,74	0,008	0,93	0,32
Підвідний канал	2,34	0,56	0,37	1,87
Зона дампінгу ґрунту	1,22	0,25	0,80	0,65

У зоні проведення днопоглиблювальних робіт виявлено 9 видів амфіпод, кілька екземплярів визначити до виду не вдалося. Амфіподи відзначені в середньому на 62,07 % станцій (табл. 3.7). Значення індексу видового багатства Сімпсона в цій частині досліджуваної акваторії – 0,37, що вказує на домінування декількох видів. Значення індексу Шеннона становить 1,87. Видова різноманітність за індексом Маргалефа становить – 2,34. Видове різноманіття більш вирівняно в порівнянні з фоновими станціями, індекс Пієлу – 0,56. (табл. 3.8.)

У зоні скидання ґрунту (дампінгу, станції 10, 10-1, 10-2, 10-3, 10-4, 13) (рис. 3.4) ідентифіковано всього 6 видів амфіпод, які були відзначені на 52,63 % станцій. *C. bonellii* в даній зоні відзначений лише одного разу. Основу чисельності та біомаси утворюють *A. diadema* і представник родини Caprellidae – *P. marina*, який при наших дослідженнях відмічався нами в ОМР, в районі острову Зміїний, у Каркінітській та Тендрівській затоках з незначною зустрічальністю і щільністю поселень. Значення індексу видового багатства в цій зоні, як і на фонових станціях вказує на домінування одного виду – 0,80. Значення індексу видового різноманіття Шеннона – 0,65 вказує на незначне різноманіття, видове різноманіття за індексом Маргалефа становить – 1,22. Індекс вирівненності Пієлу вказує на домінування двох видів – 0,25 (табл. 3.8).

3.3. Верхня субліторaль острову Зміїний

Проби в основному відібрані серед макрофітів на твердих субстратах. В місцях відбору проб – в безпосередній близькості від узбережжя острова площі з м'якими ґрунтами незначні.

В районі острова Зміїний ідентифіковано 12 видів амфіпод. До основних видів (P > 50 %) відносяться *A. ramondi*, *C. olivii*, *P. ocia*, *M. palmata*. Решта видів відносяться до другорядних. Амфіподи виявлені у 95,65 % проб, найбільш чисельні *C. olivii* та *A. perieri*, ці ж види, в основному, утворюють більшу частину біомаси амфіпод (табл. 3.9).

Таблиця 3.9

Фауністичний склад та показники зустрічальності (P, %) амфіпод в районі острова Зміїний (2002, 2005, 2013 та 2014 рр.)

Вид	P, %
Ampelisca diadema	1,45
Ampithoe ramondi	65,22
Crassicorophium bonellii	24,64
Dexamine spinosa	7,25
Chaetogammarus olivii	82,61
Ericthonius difformis	13,04
Apohyale perieri	39,13
Plumulojassa ocia	59,42
Melita palmata	52,17
Microdeutopus gryllotalpa	40,58
Phtisica marina	24,64
Stenothoe monoculoides	31,88
Всього	95,65

Амфіподи в районі острову Зміїний, як і в інших місцях з твердим субстратом, зустрічаються практично повсюдно. Так, в 2013 р. вони відмічались у 71,43 % проб, до 100 % макрозообентосних проб в 2005 і 2014 рр. (рис. 3.3).

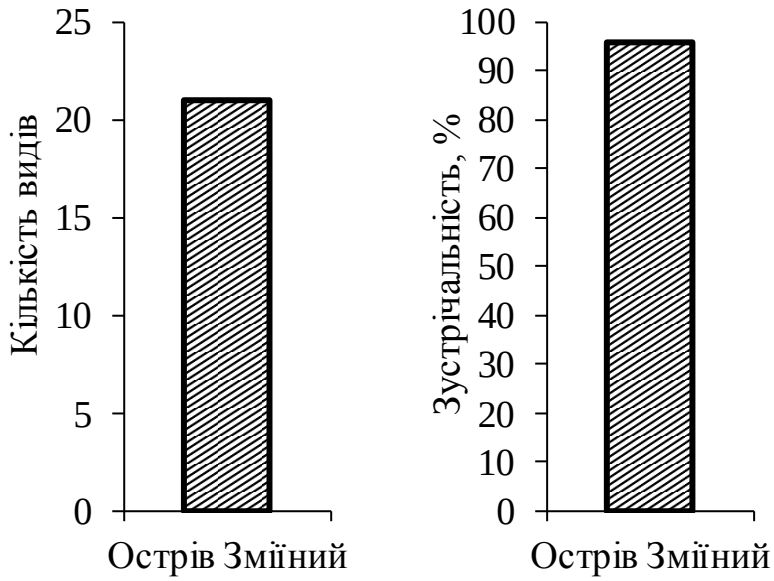

Рис. 3.3. Кількість видів і зустрічальність амфіпод біля острову Зміїний в 2002, 2005, 2013 та 2014 рр.

Біологічне різноманіття, розраховане за індексом Сімпсона, мало значення – 0,50, що вказує на відсутність домінуючих видів (індекс змінюється від 0 до 1). Індекс Шеннона як показник біологічного різноманіття в угрупованнях досягав значення 1,66, що нижче його звичайного значення (3). Це вказує на несприятливі умови проживання представників угруповання амфіпод біля острову Зміїний. Величина індексу Пієлу 0,53 показує, що умови існування угруповання амфіпод в даному місці Чорного моря знаходяться "на межі". Видове різноманіття, розраховане за індексом Маргалефа, незначне – 2,42.

3.4. Причорноморські лимани (Григорівський, Тилігульський, Сухий)

Всього за період досліджень в чотирьох лиманах ідентифіковано 23 види представників угруповання Amphipoda. Найбільша кількість видів характерна для відкритих Григорівського (Малого Аджаликського) і Сухого лиманів. В Дофінівському лимані зареєстровано тільки 4 види амфіпод при абсолютному домінуванні *G. aequicauda.*

3.4.1. Григорівський лиман

Фауністичний склад амфіпод Григорівського лиману в сучасний період представлений 23 видами: *A. diadema*, *A. ramondi*, *B. guilliamsoniana*, *C. baeri*, *C. bonellii*, *C. volutator*, *D. spinosa*, *E. differmis*, *G. subtypicus*, *G. aequicauda*, *G. insensibilis*, *P. ocia*, *C. olivii*, *M. palmata*, *M. gryllotalpa*, *M. longimanus*, *N. guttatus*, *O. montagui*, *C. cavimana*, *P. longimanus*, *P. maeoticus*, *S. monoculoides*, *P. marina* (Кудренко 2017) (рис. 3.4).

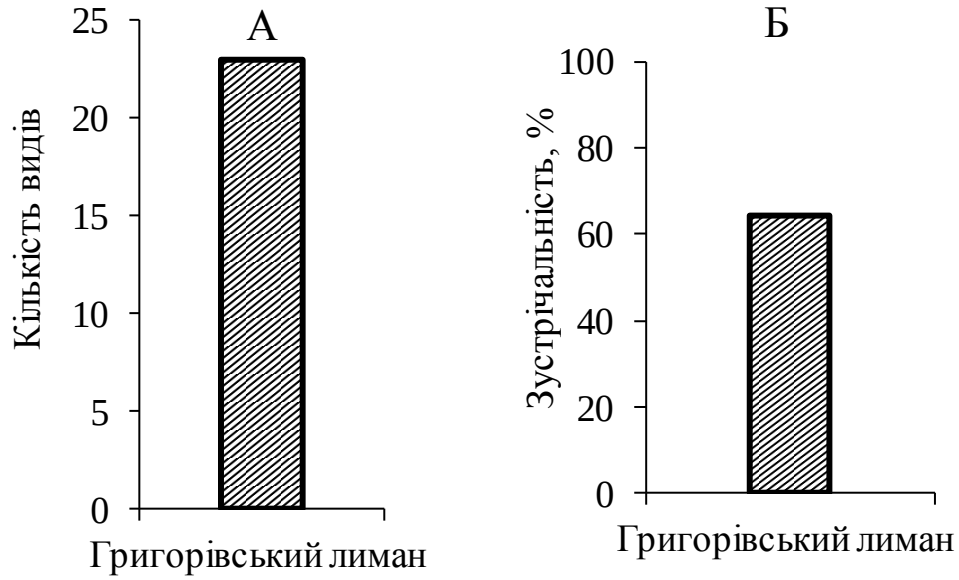

Рис. 3.4. Кількість видів (А) і зустрічальність (Б) амфіпод Григорівського лиману в 2003–2014 рр.

Амфіподи зустрічаються в 64,16 % проб. За 13 років в результаті обробки 431 проб, середня чисельність амфіпод становила 687±139 екз.·м$^{-2}$, середня біомаса – 2,402±0,278 г м$^{-2}$. Найбільш висока зустрічальність зареєстрована для *A. diadema*, *M. gryllotalpa* і *C. bonellii* (табл. 3.10).

Таблиця 3.10

Таксономічний склад та показники середньої зустрічальності (Р, %) амфіпод Григорівського лиману

Вид	Р, %
Ampelisca diadema	33,58
Ampithoe ramondi	0,50
Bathyporeia guilliamsoniana	3,76
Cardiophilus baeri	1,00
Corophium volutator	5,51
Chaetogammarus olivii	5,76
Crassicorophium bonellii	14,79
Cryptorchestia cavimana	8,52
Dexamine spinosa	7,27
Ericthonius difformis	2,51
Gammarus aequicauda	12,28
G. insensibilis	1,75
G. subtypicus	11,03
Plumulojassa ocia	1,25
Melita palmata	1,75
Microdeutopus gryllotalpa	26,82
Microprotopus longimanus	2,51
Nototropis guttatus	0,50
Orchestia montagu	0,50
Perioculodes longimanus	1,00
Phtisica marina	0,25
Pontogammarus maeoticus	5,01
Stenothoe monoculoides	0,25
Всього	64,16

Кількість видів амфіпод, по всій акваторії лиману, змінювалась від 15 у весняний період до 22 видів в літній період, восени відзначено 18 видів. Найчастіше в даній акваторії амфіподи зустрічалися навесні (Р = 76,06 %), влітку (Р = 61,70 %), восени (Р = 65,87 %).

Серед факторів, що впливають на видову різноманітність і величину кількісних показників можна виділити наступні: характер ґрунтів, солоність, температурний фактор і глибину, що буде розглянуто нижче.

Індекс домінування (індекс Сімпсона, по чисельності) показує на відсутність чіткого домінування окремих видів 0,17. Видове різноманіття, розраховане за індексом Шеннона, має значення = 2,76. З огляду на те, що як правило, значення цього індексу коливаються в межах від 1,5 до 3,5, таке значення індексу вказує на про сприятливі умови мешкання амфіпод в Григорівському лимані. Рівномірність в співвідношенні чисельностей різних видів визначається за допомогою індексу Пієлу = 0,61, що можна інтерпретувати як те, що немає певного домінуючого виду (або групи видів), оскільки величина індексу змінюється від 0 до 1, *e* = 1 при рівному достатку всіх видів. Індекс Маргалефа, що показує біорізноманіття щодо видового багатства досягає – 7,76.

3.4.2. Тилігульский лиман

У сучасний період амфіподи Тилігульського лиману представлені 9 видами. На мілководній зоні (до 0,5 м) ідентифіковано всі 9 видів амфіпод, на глибинах від 0,5 м до 13 м – виявлено 7 видів. Найбільш часто зустрічалися *G. aequicauda*, *M. gryllotalpa*, *D. spinosa*, *C. bonellii* (табл. 3.11).

Індекс видового багатства Сімпсона (0,51) вказує на те, що немає явно домінуючих видів. Індекс Шеннона (1,59) вказує на несприятливі умови проживання для Gammaridea, так, як величина цього індексу коливається від 1,5 до 3,5. Ступінь рівномірності в співвідношенні чисельності різних видів за індексом Пієлу досягала 0,50, що є показником того, що біорізноманіття формують кілька видів. Індекс Маргалефа досягає 2,58.

Видовий склад амфіпод, як бентосних організмів, вказує на мозаїчність донних субстратів в Тилігульському лимані. *A. diadema* віддають перевагу мулистим ґрунтам, *C. bonellii*, *C. volutator*, *D. spinosa* і *M. gryllotalpa* мешкають, як правило, в угрупованнях обростань.

Таблиця 3.11

Таксономічний склад і зустрічальність (Р, %) амфіпод Тилігульського лиману

Вид	Р, %
Ampelisca diadema	7,69
Corophium volutator	8,97
Crassicorophium bonellii	16,67
Cryptorchestia cavimana	2,56
Dexamine spinosa	17,95
Gammarus aequicauda	53,85
G. insensibilis	8,97
Microdeutopus gryllotalpa	19,23
Pontogammarus maeoticus	1,96
Всього	1,28

Представники роду Gammarus – крупні за розмірами, як для амфіпод, активно переміщуються по субстрату. *P. maeoticus* рачки-амфіподи віддають перевагу піщаним ґрунтам на урізі води. Під час дослідження Тилігульського лиману проби відібрані з трьох типів ґрунтів – глинистих, мулистих, і піщаних.

3.4.3. Сухий лиман

У період досліджень солоність в Сухому лимані коливалася в різних зонах від 5,86 до 17,81 ‰. В донних відкладеннях переважає чорний мул з домішками черепашки та з невеликою кількістю макрофітів (Кудренко, 2002). Проби в лимані відібрані у 2002 – 2005 і 2015 рр., в прибережній зоні та в центральній частині на глибинах менше 1 м та на 7–16 м.

За час досліджень в лимані виявлено 18 видів амфіпод. Треба зазначити, що представники угруповання Amphipoda часто зустрічались в пробах бентосу відібраних в акваторії Сухого лиману (Р = 60,98 %), але жоден вид не зустрічається частіше ніж у 50 % проб (рис 3.5).

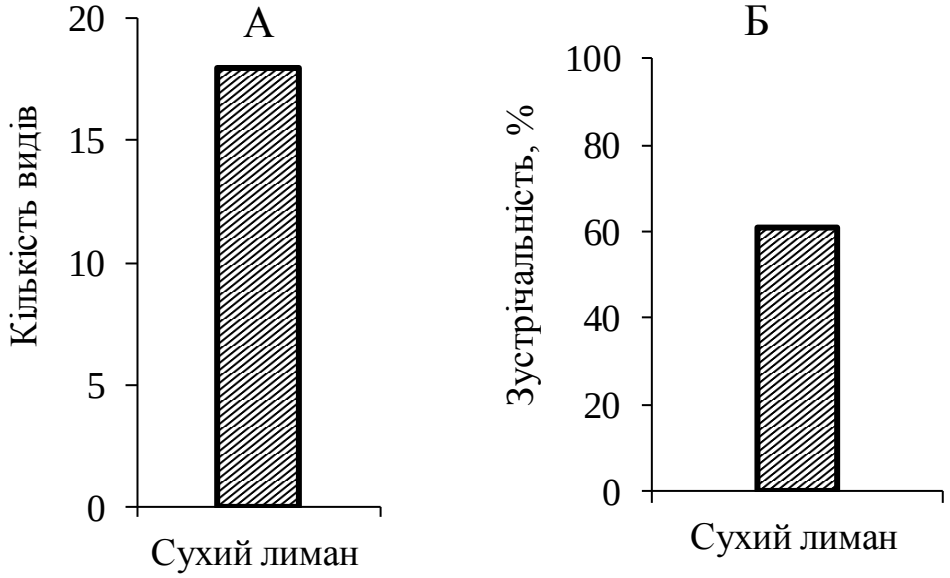

Рис. 3.5. Кількість видів (А) та зустрічальність (Б) амфіпод в Сухому лимані (2002–2005, 2015 рр.)

В прибережній зоні зустрічаються всі види, які зареєстровані в водоймі, в той час як в центральній частині зустрілись лише *M. gryllotalpa* та *C. bonellii* з частотою 14,29 % проб. На глибині до 1 м амфіподи зустрічаються у 70,59 % випадків, але жоден вид не зустрічається частіше 50 %. Субдомінантним видом в цієї частині лиману є *M. gryllotalpa* – зустрічався у 44,12 % проб. Дослідження амфіпод Сухого лиману проводились при температурах від 6,4 до 27,5 °С. При аналізі отриманої інформації встановлений зв’язок збільшення кількості видів з збільшенням температури.

Найбільш часто в пробах були присутні *M. gryllotalpa*, *C. bonellii* і *D. spinosa* – 39,02 %, 21,95 % і 14,63 % відповідно, п'ять видів з вісімнадцяти відзначені лише одного разу – *A. bispinosa*, *C. baeri*, *E. difformis*, *P. ocia*,

P. longimanus. Згідно з літературними даними всі види амфіпод, які виявлені в Сухому лимані, в основному мешкають в угрупованнях обростань (Грезе 1977, 1985). *C. cavimana* мешкають вище зони запліску і в проби, мабуть, потрапили випадково (табл 3.12).

Таблиця 3.12

Таксономічний склад і зустрічальність (Р, %) амфіпод Сухого лиману

Вид	Р, %
Ampithoe ramondi	4,88
Apheruza bispinosa	2,44
Cardiophilus baeri	2,44
Chaetogammarus olivii	12,20
Crassicorophium bonellii	21,95
Cryptorchestia cavimana	2,44
Corophium volutator	4,88
Dexamine spinosa	14,63
Ericthonius difformis	2,44
Gammarus aequicauda	9,76
G. insensibilis	7,32
Melita palmata	9,76
Microdeutopus gryllotalpa	39,02
Microprotopus longimanus	4,88
Nototropis guttatus	7,32
Perioculodes longimanus	2,44
Plumulojassa ocia	2,44
Stenothoe monoculoides	4,88
Всього	60,98

Індекс видового багатства Сімпсона (0,53) вказує на те, що немає явно домінуючих видів. Індекс Шеннона (2,45) вказує на сприятливі умови існування для Gammaridea, так, як правило, величина цього індексу коливається від 1,5 до 3,5. Ступінь рівномірності в співвідношенні чисельності різних видів за індексом Пієлу досягала 0,59 – що є показником

того, що біорізноманіття формують кілька видів. Індекс Маргалефа досягає 5,63.

3.5. Відкриті затоки північно-західної частини Чорного моря (Каркінітська, Тендрівська та Ягорлицька)

Всього в вивчених відкритих затоках північно-західної частини Чорного моря було виявлено 19 видів амфіпод. Амфіподи найчастіше зустрічаються в Ягорлицькій затоці (P = 95,24 %). У двох інших затоках зустрічальність також була досить високою – 90 % в Каркінітській затоці і 68,75 % в Тендрівській затоці.

Сім видів були загальними для всіх трьох заток: *A. bispinosa*, *A. diadema*, *A. ramondi*, *C. bonellii*, *D. spinosa*, *M. palmata* і *M. gryllotalpa*. Чотири види – *A. diadema*, *D. spinosa*, *M. palmata* і *M. gryllotalpa*, були найбільш часто зустрічаємими і з великою чисельністю. Між усіма трьома акваторіями відзначена значна фауністична схожість: 81,48 % між Тендрівською і Ягорлицькою затоками, 66,67 % між Каркінітською і Тендрівською затоками і 61,54 % між Каркінітською і Ягорлицькою затоками (табл. 3.13, рис. 3.8).

Амфіподи Каркінітської затоки представлені 13 видами. Кількісні показники угруповання амфіпод в Каркінскій затоці змінювалися протягом усього періоду досліджень. У 2008 р. найбільш часто зустрічалися *A. diadema*, *M. palmata* і *M. gryllotalpa*. У вересні 2008 р. амфіподи виявлені на 92,31 % станцій. У 2011 р. в цій водоймі було зареєстровано 8 видів амфіпод. Три види – *D. spinosa*, *M. palmata* і *A. diadema* зустрічалися найчастіше (табл. 3.13).

Під час досліджень в Тендрівській затоці зареєстровані 14 видів амфіпод. З них 13 видів були виявлені влітку 2005 року. *M. gryllotalpa* був найбільш найчастіше в затоці (P = 85,7 %). Вісім видів виявлені восени 2007 р., фітофільні види були відсутні.

У 2005 р. Тендрівській затоці ідентифіковано тринадцять видів амфіпод. Найчастіше зустрічалися *M. gryllotalpa, D. spinosa* і *A. diadema*. У 2007 р. в Тендрівській затоці зареєстровано вісім видів амфіпод. *A. diadema* і *M. gryllotalpa* мали найбільш високу зустрічальність (табл. 3.13).

Таблиця 3.13

Таксономічний склад і зустрічальність (Р,%) амфіпод Каркінітської, Ягорлицької і Тендрівської заток північно-західній частині Чорного моря

Вид	Р, %		
	Каркінітська затока	Ягорлицька затока	Тендрівська затока
Ampelisca diadema	25,71	80,95	56,25
Ampithoe ramondi	12,86	14,29	18,75
Apheruza bispinosa	18,57	4,76	12,50
Bathyporeia guilliamsoniana	–	–	6,25
Caprella acanthifera ferox	–	4,76	–
Cardiophilus baeri	–	9,52	6,25
Corophium volutator	–	19,05	18,75
Crassicorophium bonellii	5,71	4,76	12,50
Dexamine spinosa	51,43	28,57	37,50
Ericthonius difformis	1,43	4,76	–
Gammarus insensibilis	14,29	–	18,75
G. subtypicus	2,86	–	–
Melita palmata	35,71	19,05	12,50
Microdeutopus gryllotalpa	51,43	76,19	50,00
Microprotopus longimanus	–	4,76	6,25
Nototropis guttatus	–	4,76	12,50
Perioculodes longimanus	1,43	–	–
Phtisica marina	2,86	–	6,25
Synchelidium maculatum	1,43	–	–

Подібно раніше описаним характеристикам бокоплавів, в Ягорлицькій затоці найбільш часто зустрічалися ті ж види – *A. diadema*, *D. spinosa* і *M. gryllotalpa*. У червні 2005 р. амфіподи були виявлені у всіх пробах. Найбільш часто зустрічалися *A. diadema*, *C. volutator* і *M. gryllotalpa*. У вересні 2007 р. в Ягорлицькій затоці амфіподи зустрічалися в 92,3 % проб, в цілому 11 видів. *A. diadema* і *M. gryllotalpa* були найбільш частими (84,6 % кожен), ці ж види були найбільш численні і становили основу біомаси в затоці (табл. 3.13).

У 1970–1980 рр. в Тендрівській затоці був зареєстрований 21 вид амфіпод (Пінчук 1989; Пинчук & Черняков 1992), але тільки 14 видів нами були ідентифіковані в 2005 і 2007 рр. Види, які мешкають в супраліторальній і пляжній зоні, такі як *Deshayesorchestia deshayesii*, *C. olivii*, *G. aequicauda*, *O. montagui* і *P. maeoticus*, не виявлені. *P. longimanus* нечисленні і віддають перевагу піщаним ґрунтам (Грезе 1985). *A. ramondi*, *C. crassicornis* і *E. difformis* віддають перевагу заростям Cystoseira spp. в ділянках з невеликою глибиною, які були мало охоплені дослідженнями. *C. volutator* і *P. marina*, були виявлені на мулистих відкладеннях в 2005 і 2007 рр. Знаходження виду *M. damnoniensis*, що віддає перевагу мулистому ґрунту на глибині не менше 15 м сумнівно, через невеликі глибини в затоці. Можна припустити, що поширений в затоці *M. gryllotalpa* був помилково ідентифікований як *M. damnoniensis* (Пінчук 1989; Пинчук и др. 1992).

Опубліковані дані про фауну амфіпод Каркінітської затоки дуже незначні. Згідно з В.И. Пінчуком (1990) в її прибережній зоні були зареєстровані *D. deshayesii*, *C. olivii*, *Orchestia gammarellus* (Pallas, 1766), *O. montagui* (Пинчук 1990). Як вказано А.С. Повчуном (1992), який представив дані про загальний зообентос, в затоці мешкали шість видів амфіпод: *A. bispinosa*, *A. diadema*, *D. spinosa*, *Megamphopus cornutus* Norman, 1869 і *P. marina* (Повчун 1992). Також деякі особини не були ідентифіковані до виду. *M. cornutus* згадується в опублікованих даних як рідкісний вид – в наших пробах цей вид не виявлено. Згідно з літературними

даними, цей представник середземноморсько-атлантичного зоогеографічного комплексу мешкає переважно на мулисто-піщано ґрунтах з ракушою (Грезе 1977, 1985).

На жаль, через те, що на початку 21-го століття при наших дослідженнях амфіподи були відібрані в різних біотопах, на віддаленні від берега, ми не можемо включити в порівняльний аналіз угруповання амфіпод *D. deshayesii*, *C. olivii*, *O. gammarellus*, *O. montagui* і *P. maeoticus*, які мешкають тільки на урізі води і вище зони запліску, тому вони були відсутні в даному аналізі.

Індекс домінування для відкритих заток Сімпсона (0,17) вказує на те, що немає явно домінуючих видів. Індекс Шеннона (2,76) вказує на сприятливі умови для існування для Amphipoda. Ступінь рівномірності в співвідношенні чисельності різних видів за індексом Пієлу досягала 0,61 – що є показником того, що біорізноманіття формують кілька видів. Індекс Маргалефа досягає 4,99.

3.6. Особливості просторового розподілу видового складу угруповань амфіпод

Вивчення біорізноманіття та зустрічальність представників угруповань Amphipoda різних акваторій ПЗЧМ та причорноморських лиманів дозволило встановити, що кількість видів та присутність їх в отриманому матеріалі дуже відрізняються, але аналіз матеріалу багаторічних досліджень дав змогу визначити те, які акваторії найбільш схожі між собою (рис 3.6).

За коефіцієнтом Брея-Куртіса (на основі зустрічальності для амфіпод) вдалось виявити 3 кластера відносної подібності спільнот амфіпод. Відкриті затоки (Каркінітська, Ягорлицька та Тендрівська), спільноти амфіпод на твердих субстратах (обростання ОМР та о. Зміїний) і акваторії які фактично є морськими затоками з великим антропогенним впливом (Сухий лиман, мулисті ґрунти ОМР і Григорівський лиман) (рис 3.6).

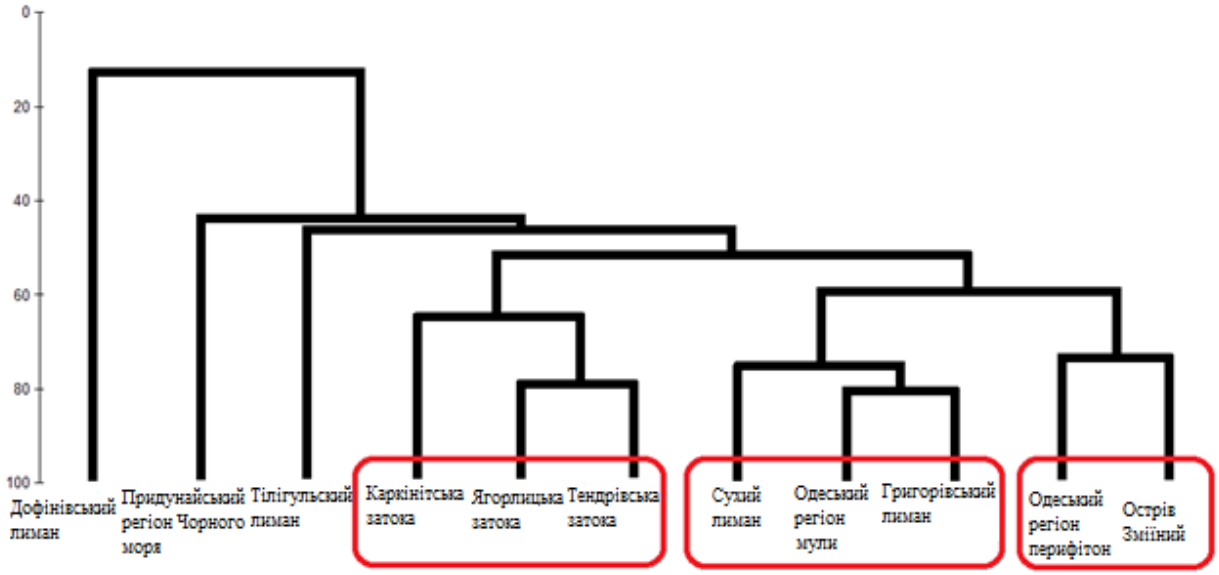

Рис 3.6. Дендрограма відносної подібності угруповань амфіпод в північно-західній частині Чорного моря (за коефіцієнтом Брея-Куртіса на основі зустрічальності амфіпод)

В перифітоні твердих субстратів Одеського регіону та о. Зміїний найбільш сприятливі умови існування для багатьох видів амфіпод і, відповідно, там зареєстрована найбільша кількість видів, амфіподи утворюють значну біомасу і чисельність.

Умови існування на мулистих ґрунтах у Сухому, Григорівському лиманах та у Одеському регіоні, що в сучасний період часу є морськими затоками, також дуже подібні. Твердих субстратів на яких утворюються угруповання обростань дуже мало, відповідно субстрату для побудови схованок і для харчування мало. Також в придонних шарах води утворюються зони гіпоксії, що шкодить всієї біоті. В цих акваторіях функціонують морські порти (табл. 3.1, 3.2).

Відкриті затоки північно-західної частини Чорного моря (Каркінітська, Тендрівська та Ягорлицька) географічно межують одна з одною. Як було сказано вище, в них утворюються значні запаси макрофітів і іншої водної

рослинності, що сприяє розвитку різноманітних рухомих форм макрозообентосу.

Амфіподофауна Придунайського регіону, як зони безпосередньої трансформації водних мас, що поступають з Дунаю, найменш подібна до фауни амфіпод інших частин ПЗЧМ.

За десятирічний період спостережень в Одеському морському регіоні ідентифіковано 29 амфіпод, один вид з яких належить до капрелід, а останні – до гаммарід. Встановлено, що спільних для твердих та м'яких ґрунтів є 16 видів, для перших з них найбільша зустрічальність характерна для *M. gryllotalpa, C. olivii, M. palmata, C. bonellii* і *A. ramondi*, для м'яких ґрунтів – *M. gryllotalpa* і *A. diadema.*

У Придунайському районі в середньому 90,1 % загальної чисельності амфіпод припадало на долю *A. diadema,* який домінував також по біомасі.

Дослідження прибережної зони о. Зміїний показують, що з 12 характерних для цієї акваторії видів найвищий показник частки в формуванні загальної чисельності амфіпод належить 4 видам: *C. olivii* – 69,64 %, *A. perieri* – 10.89 %, *P. ocia* – 6,54 % і *M. palmata* – 5,6 %.

Великий об'єм проаналізованого матеріалу дозволив скласти список з 23 видів амфіпод, що мешкають у Григорівському лимані. Найбільш висока зустрічальність притаманна трьом видам, частка яких в загальній чисельності амфіпод досить велика: *C. bonellii* – 30,44 %, *A. diadema* – 26,44 %, *M. gryllotalpa* – 17,62 %.

Відкритість, близькість та схожість по своїм характеристикам Сухого лиману до Одеської затоки обумовлює те, що з 29 видів які властиві останній, 17 знайдені і в лимані. Лише один вид – *G. insensibilis* властивий тільки лиману.

Встановлено, що у трьох лиманах (Григорівському, Тилігульскому і Сухому) спільними є 2 види: *M. gryllotalpa* і *G. insensibilis*.

Таким чином, багаторічні дослідження на Українському шельфі Чорного моря дозволили вперше для цієї акваторії скласти сучасний список

представників Amphipoda, в якому представлено 39 видів, які належать до 21 родини та до 33 родів.

РОЗДІЛ 4.

ЧАСОВІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ УГРУПОВАНЬ АМФІПОД ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОЇ ЧАСТИНИ ЧОРНОГО МОРЯ

4.1. Особливості сезонних змін

Одеський морський регіон – тверді субстрати.

При розгляді впливу сезонних коливань на біорізноманіття бокоплавів встановлено, що кількість видів найбільша в літній сезон – 20 видів, найменша (15 видів) в осінній період. Чисельність змінювалась від максимальної в весняний сезон (20577±3641 екз.·м$^{-2}$) до мінімальної в осінній (11221±1521 екз.·м$^{-2}$), але ці показники значно більше таких на м'яких ґрунтах. Найбільша біомаса зареєстрована весною – 75,84±14,99 г·м$^{-2}$, найменша в літній період – 15,98±2,73 г·м$^{-2}$. В зимовий сезон проби не відбиралися (рис. 4.1).

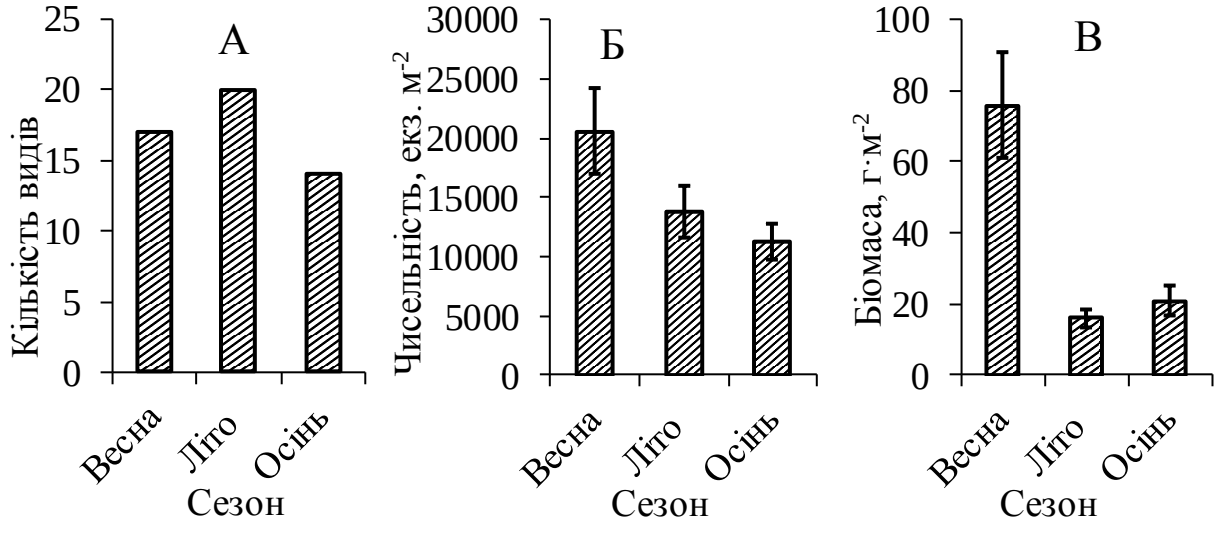

Рис. 4.1. Кількісні показники угруповання Amphipoda в різні сезони на твердих субстратах в Одеському морському регіоні (2002–2017 рр.)

Одеський морський регіон – м’які субстрати.

Найбільша кількість видів (25), зустрічальність (65 %) і чисельність амфіпод на м’яких субстратах ОМР встановлені для літнього періоду. Весною, влітку і восени зустрічальність всіх представників угруповання Amphipoda домінує у макрозообентосі (P > 50 %) (рис. 4.2).

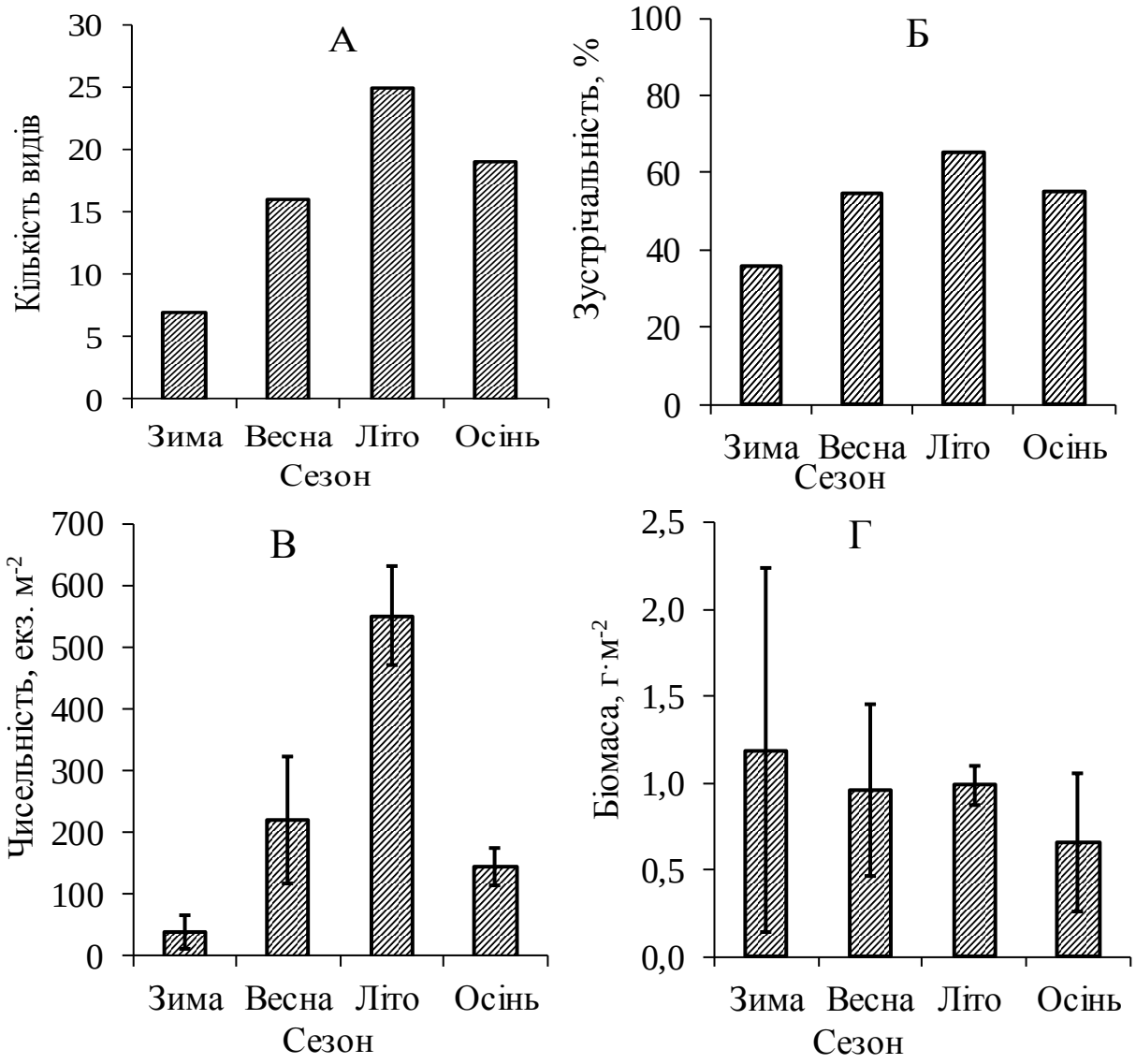

Рис. 4.2. Кількісні показники угруповання Amphipoda в різні сезони на м’яких ґрунтах в Одеському морському регіоні (2002–2017 рр.)

Мінімальна кількість видів зареєстрована в зимовий період – *A. diadema*, *C. bonellii*, *D. spinosa*, *E. difformis*, *G. subtypicus*, *M. palmata* і

M. gryllotalpa. Наявність видів які віддають перевагу угрупованням перифітону (*C. bonellii, D. spinosa, E. difformis, M. palmata* і *M. gryllotalpa*) свідчить про близькість твердих ґрунтів, на яких розвиваються водоростеві обростання. На протязі року чисельність ракоподібних коливається від 39±26 екз.·м$^{-2}$ взимку (при зустрічальності 36 %, що визначається біологією масового виду *A. diadema*) до 551±79 екз.·м$^{-2}$ в літній сезон, в той час як зміни показників біомаси не такі значні в зимній період – від 1,19±1,05 до 0,66±0,40 г·м$^{-2}$ восени (рис. 4.2).

Придунайський район Чорного моря.

Кількісні показники угруповання амфіпод в цьому районі значно залежать від сезону. В зимовий період виявлено лише 2 види амфіпод еврібіонтів – *A. diadema* та *P. marina*, які зустрічались у 18,18 % проб. Найбільша кількість видів зареєстрована в осінній період – 16. Чисельність різноногих ракоподібних найменша весною – 4±1 екз.·м$^{-2}$ і на протязі року збільшується у 21 раз у порівнянні з літнім періодом і у 32 рази при порівнянні з осіннім періодом (77±2 екз.·м$^{-2}$ чисельність амфіпод в літку і 120±30 екз.·м$^{-2}$ восени). Біомаса збільшується у 100 раз у порівнянні зимового періоду (0,002±0,001 г·м$^{-2}$) з літнім (0,18±0,06 г·м$^{-2}$), і у 269 разів при порівнянні зимового періоду з осіннім (0,49±0,12 г·м$^{-2}$). Весною біомасу утворювали *A. diadema*, *D. villosus* і *C. olivii*, які зустрічались у 23,33 % проб. *D. villosus* і *C. olivii* в цієї частині ПЗЧМ зареєстровані лише один раз. Зустрічальність амфіпод в пригирловому узмор'ї річки Дунай змінювалась від 18,18 % в зимовий період до 53,10 % в осінній період. Основу чисельності та біомаси амфіпод утворювала *A. diadema* (рис. 4.3).

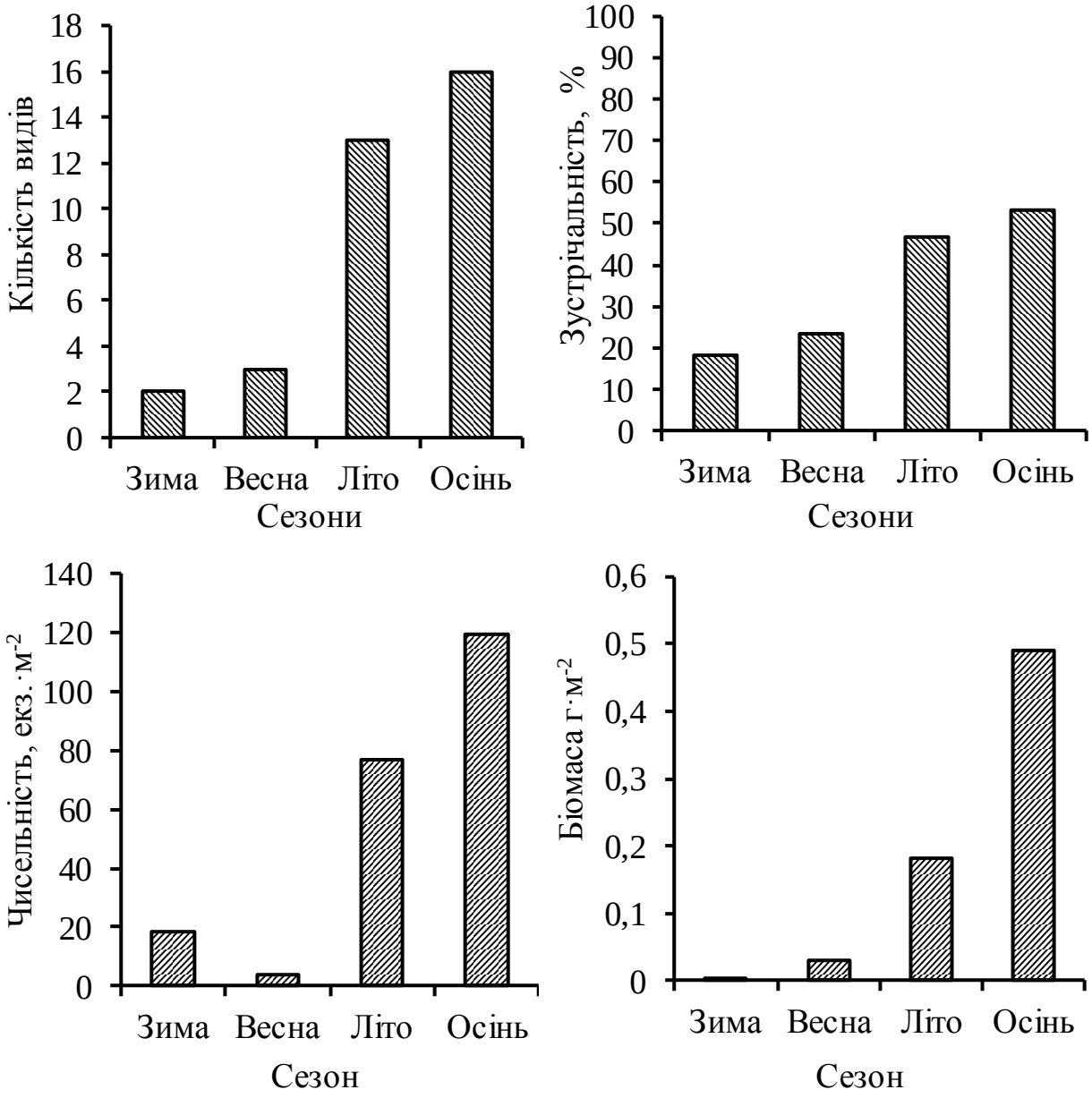

Рис. 4.3. Кількісні показники угруповання амфіпод у Придунайському районі в різні сезони 2002–2017 рр.

Григорівський лиман.

Аналіз сезонних змін кількісних показників амфіпод показав, що найбільші їх значення зареєстровані в літній період. В цілому по лиману в літній період чисельність амфіпод досягала 986±367 екз.·м$^{-2}$, в осінній період щільність поселень представників угруповання Amphipoda становила 762±148 екз.·м$^{-2}$, навесні амфіпод було найменше – 355±63 екз.·м$^{-2}$. Біомаса

різноногих ракоподібних, на відміну від чисельності, була найбільшою в весняний період – 3,726±0,834 г $м^{-2}$, в осінній період вона досягала 2,279±0,385 г $м^{-2}$, найменший показник виявлений для літнього періоду – 2,132±0,383 г $м^{-2}$ (рис. 4.4).

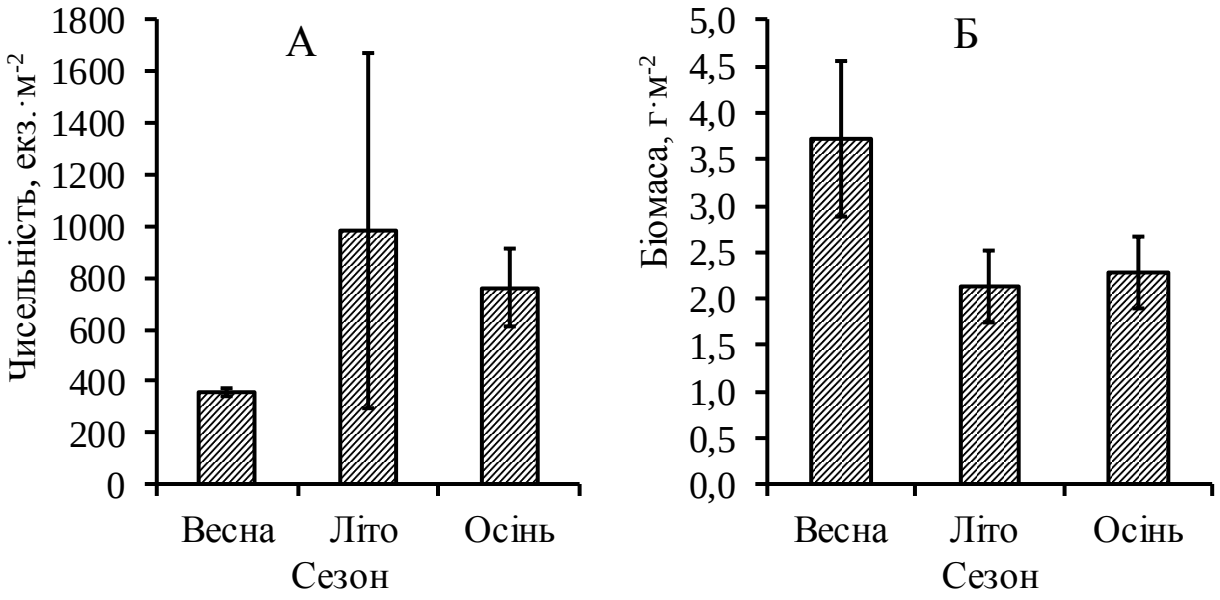

Рис. 4.4. Кількісні показники угруповання Amphipoda Григорівського лиману в різні сезони (2003–2014 рр.)

Кількість видів амфіпод, по всій акваторії лиману, змінювалась від 15 у весняний період до 22 видів в літній період, восени відзначено 18 видів. Найчастіше в даній акваторії амфіподи зустрічалися навесні (Р = 76,06 %), влітку (Р = 61,70 %), восени (Р = 65,87 %). Проби в цьому лимані відібрані при різному температурному режимі (від 5°С до 30°С) (рис. 4.5).

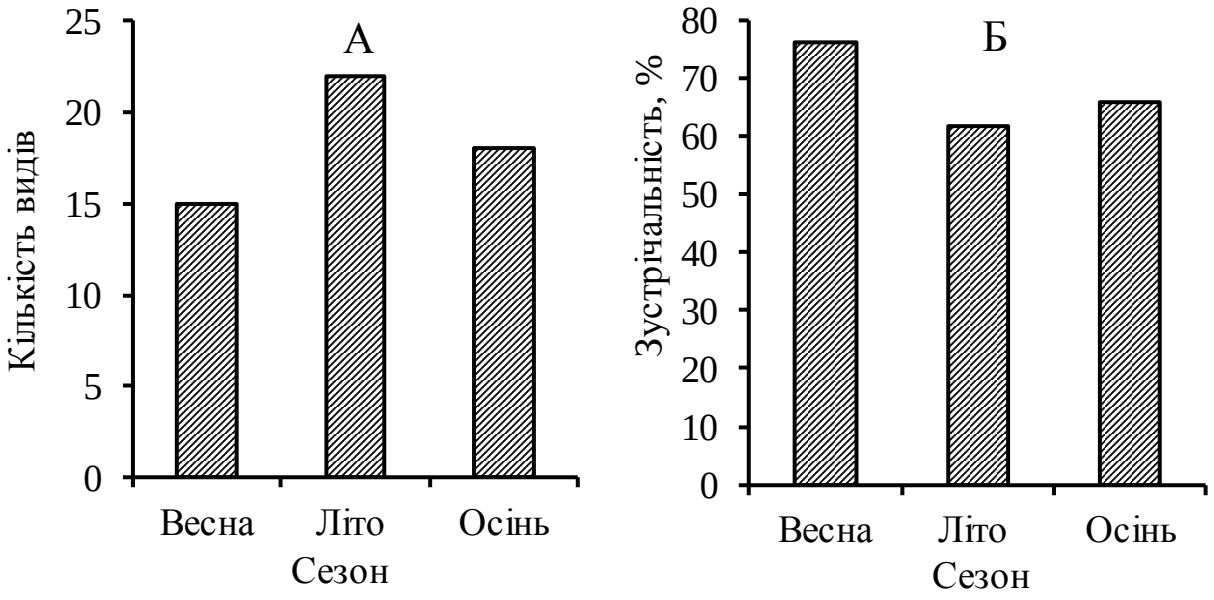

Рис. 4.5. Кількісні показники угруповання Amphipoda Григорівського лиману в різні сезони (2003–2014 рр.)

4.2. Міжрічні коливання кількісних показників угруповань Amphipoda

Одеський морський регіон – тверді субстрати. На кількісні показники організмів, що мешкають в угрупованнях обростань, можуть впливати як природні фізичні фактори – шторм, хвилювання, так і штучні фактори – збирання мідій, тощо. За час багаторічних спостережень амфіпод в обростаннях твердих субстратів ОМР встановлено незначне поступове зменшення кількості видів та інших кількісних показників від початку досліджень до 2016 року.

Між тим незначна кількість видів зареєстрована у 2001 році – *A. ramondi, C. bonellii, C. olivii, M. palmata, M. gryllotalpa, S. monoculoide*s та у 2007 році – *C. volutator, D. spinosa, G. subtypicus, M. palmata, M. gryllotalpa.* Максимальне видове різноманіття відзначено в угрупованнях водоростевих і мідійних обростань твердих субстратів Одеської затоки в 2003–2005 рр. – 13, 14, 11 видів відповідно. У наступні роки середня кількість видів у пробі поступово зменшується (рис. 4.6).

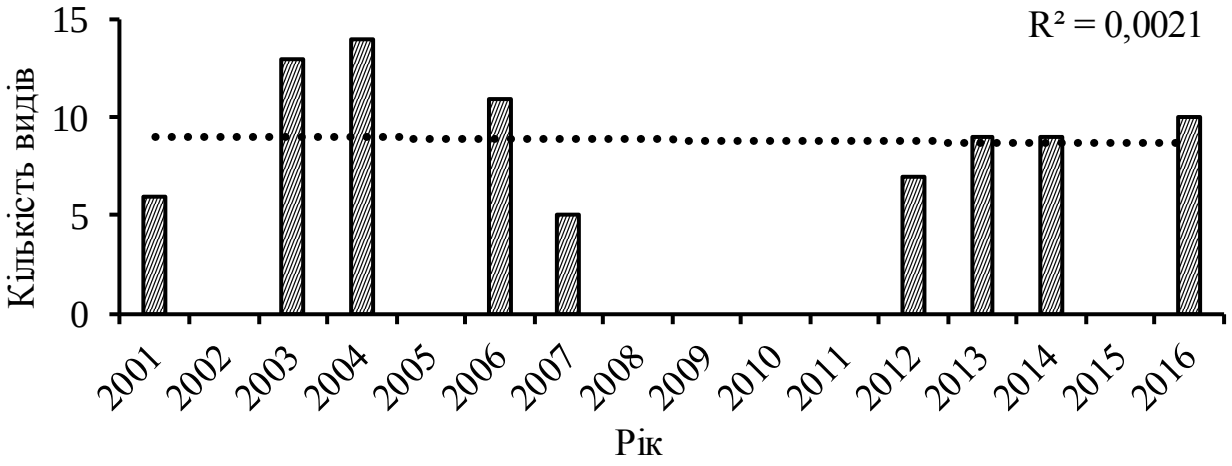

Рис. 4.6. Динаміка кількості видів представників Amphipoda в угрупованнях обростань в Одеському регіоні в 2001–2016 рр.

Відповідно до розрахунків (коефіцієнт детермінації) багаторічний середній показник чисельності, як і кількості видів, має незначну тенденцію до зменшення. Однак, цей процес неоднорідний. Значення показника чисельності варіює від 1321±401 екз.·м$^{-2}$ (у 2001 році), 1403±486 екз.·м$^{-2}$ (у 2007 році) і 2298±727 екз.·м$^{-2}$ (у 2016 році) до 11908±2647 екз.·м$^{-2}$ (у 2004 році) і 14733±4651 екз.·м$^{-2}$ (у 2013 році).

Середній багаторічний показник біомаси представників угруповання амфіпод на твердих субстратах в ОМР за весь період досліджень змінювався мало. Але, мінімальні і максимальні значення показника біомаси по рокам майже збігаються з таким для чисельності. Мінімальні значення біомаси зареєстровані у 2001 (1,921±0,501 г·м$^{-2}$), 2007 (2,640±1,039 г·м$^{-2}$) і 2016 роках (3,047±0,017 г·м$^{-2}$), максимальні значення виявлені у 2004 році (10,011±2,389 г·м$^{-2}$) і у 2013 році (30,011±9,678 г·м$^{-2}$) (рис. 4.7).

Таким чином, на основі наявного матеріалу можна зробити висновок, що середні багаторічні показники зустрічальності, чисельності та біомаси представників угруповання Amphipoda на твердих субстратах в Одеському морському регіоні на протязі всього періоду досліджень були стабільними.

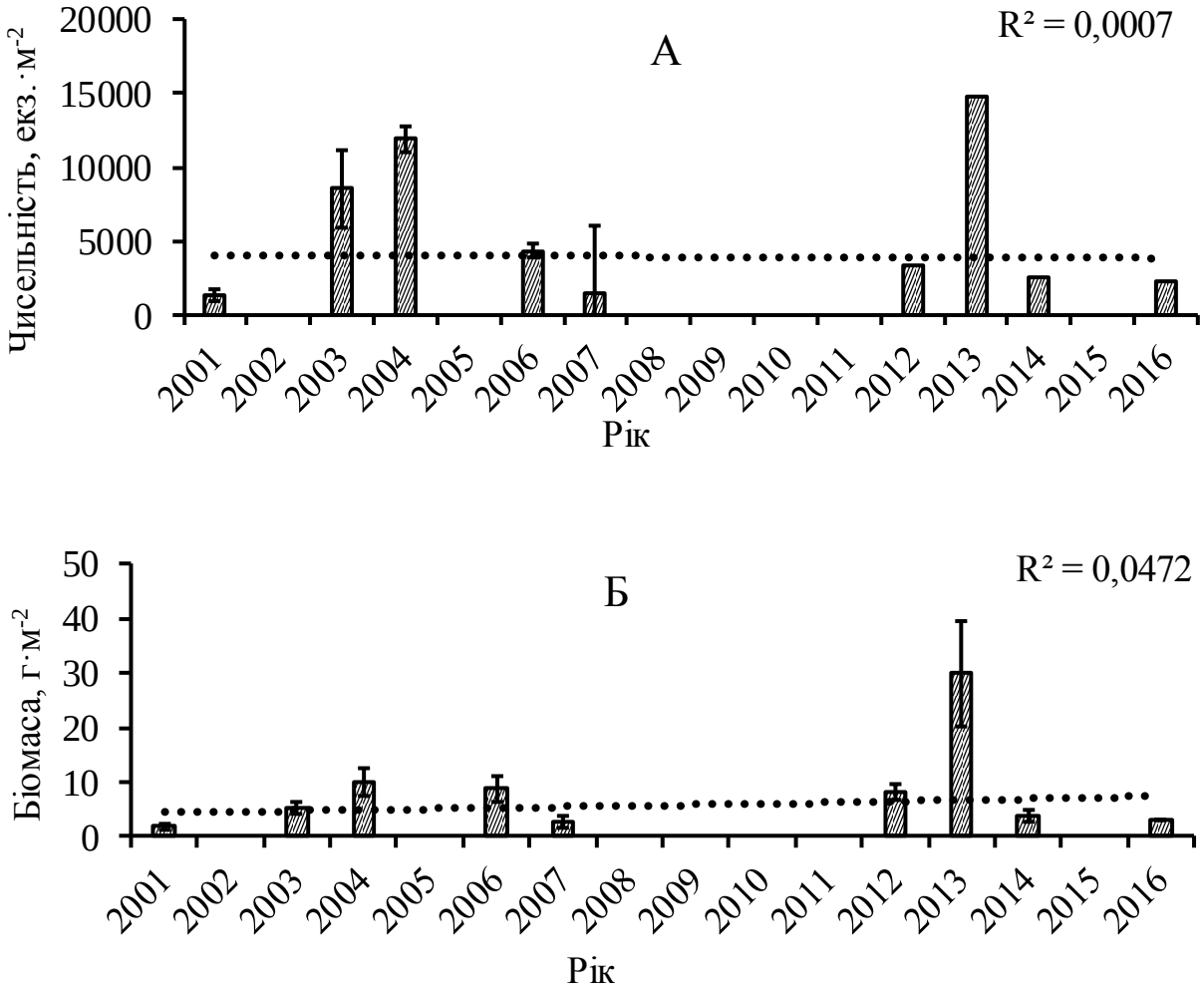

Рис. 4.7. Динаміка середньої чисельності (А) та біомаси (Б) представників Amphipoda в угрупованнях обростань в Одеському регіоні в 2001–2016 рр.

Одеський морський регіон – м'які субстрати. В результаті багаторічних досліджень амфіподофауни на м'яких субстратах в ОМР вдалось встановити наступні тенденції в змінах кількісних показників. Починаючи з 2003 року по 2017 рік кількість видів амфіпод в пробах, як і на твердих субстратах, поступово зменшувалась від 14 до 2 видів (*A. diadema* і *P. maeoticus*) відповідно (R^2 = 0,48). Найбільша кількість видів зареєстрована у 2004 р. – 17. Зустрічались амфіподи за час досліджень нерівномірно – показник зустрічальності змінювався від 100,00 % у 2014 році до 9,52 % у 2017 році. В цілому середній багаторічний показник зустрічальності досягав

60,27 % (рис. 4.8). Значення коефіцієнту детермінації (R^2 = 0,07) вказує, що зустрічальність в період досліджень змінювалась менше ніж кількість видів.

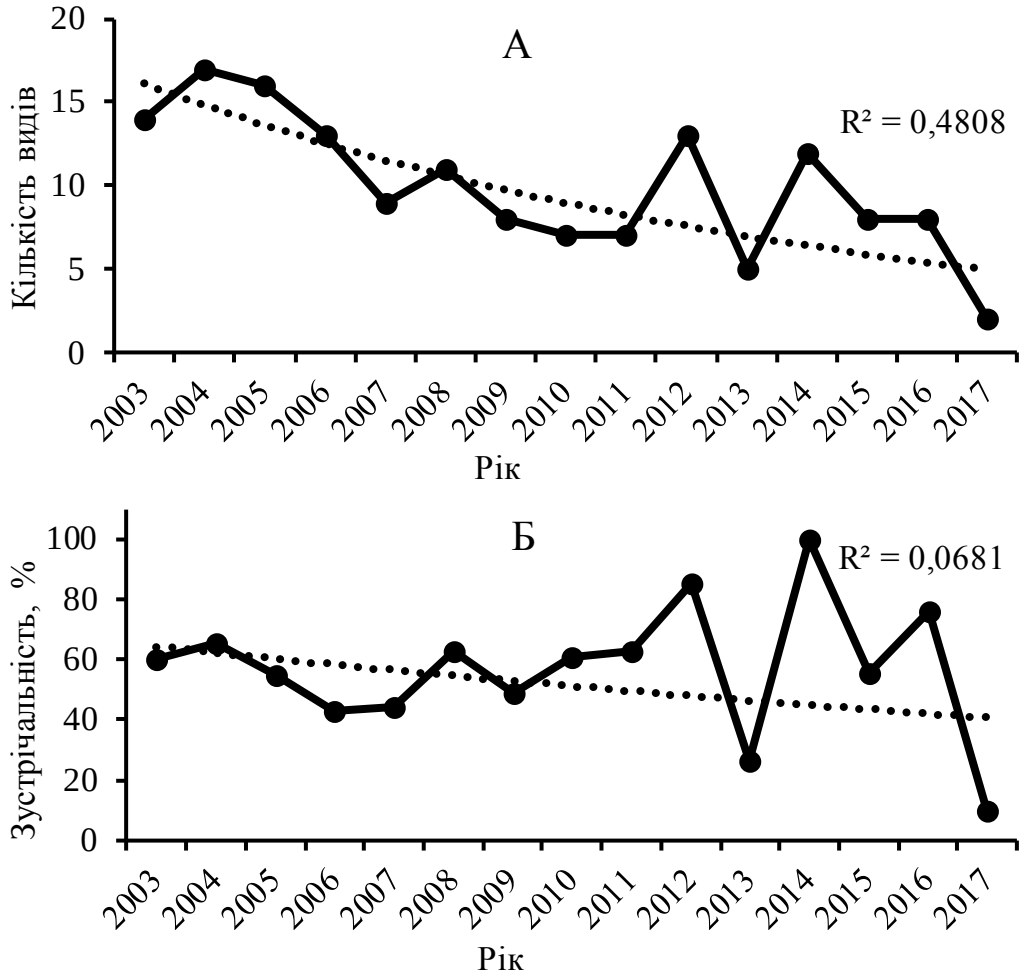

Рис. 4.8. Динаміка кількості видів і зустрічальності представників Amphipoda на м'яких субстратах в Одеському морському регіоні в 2003–2017 рр.

Чисельність і біомаса поступово зменшувались за час наших досліджень. Середній багаторічний показник чисельності амфіпод досягав 549±129 екз.·м$^{-2}$ і змінювався від мінімального у 2013 році 16±9 екз.·м$^{-2}$ до 975±171 екз.·м$^{-2}$ у 2014 році. Середній багаторічний показник біомаси амфіпод на м'яких субстратах на різних глибинах в Одеському морському регіоні досягав 1,118±0,21 г·м$^{-2}$. Значення цього показника коливалось від 0,026±0,014 г·м$^{-2}$ у 2013 році до 2,537±1,126 г·м$^{-2}$ у 2008 році, яка

утворювалась 12 видами – *A. diadema, A. ramondi, B. guilliamsoniana, C. bonellii, D. spinosa, G. subtypicus, G. insensibilis, M. palmata, M. gryllotalpa, N. guttatus, P. longimanus, P. marina* (рис. 4.9).

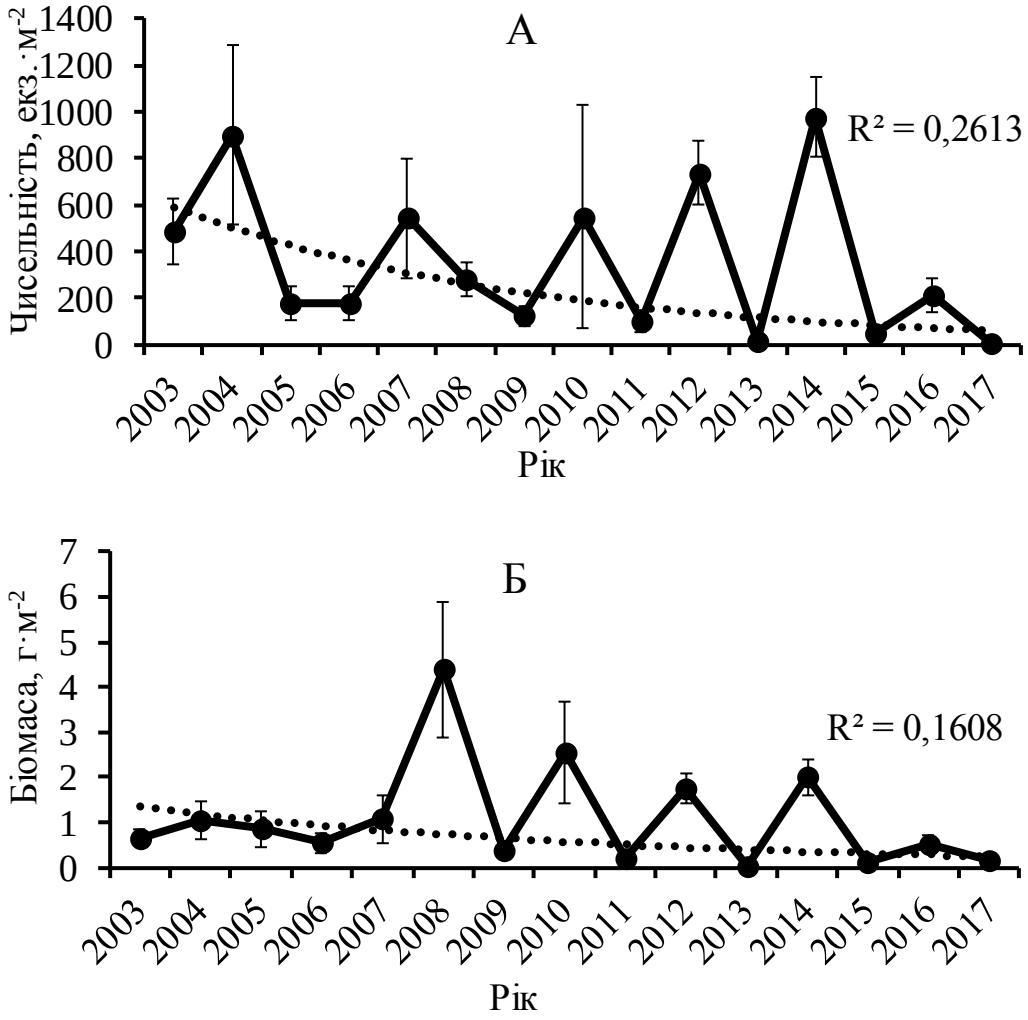

Рис. 4.9. Динаміка середньої чисельності (А) і біомаси (Б) представників угруповання Amphipoda на м’яких субстратах в Одеському морському регіоні в 2003–2017 рр.

Придунайський район Чорного моря. Дослідження в Придунайському районі Чорного моря показали, що від 2004 до 2017 року, як і в ОМР спостерігається поступове, незначне, зменшення кількості видів. Найбільша кількість видів зареєстрована в 2005 р. – 11 видів, мінімальна в 2013 р. – 1 вид, *A. diadema*. В 2006 і 2009 рр. проби не відбирали (рис. 4.10).

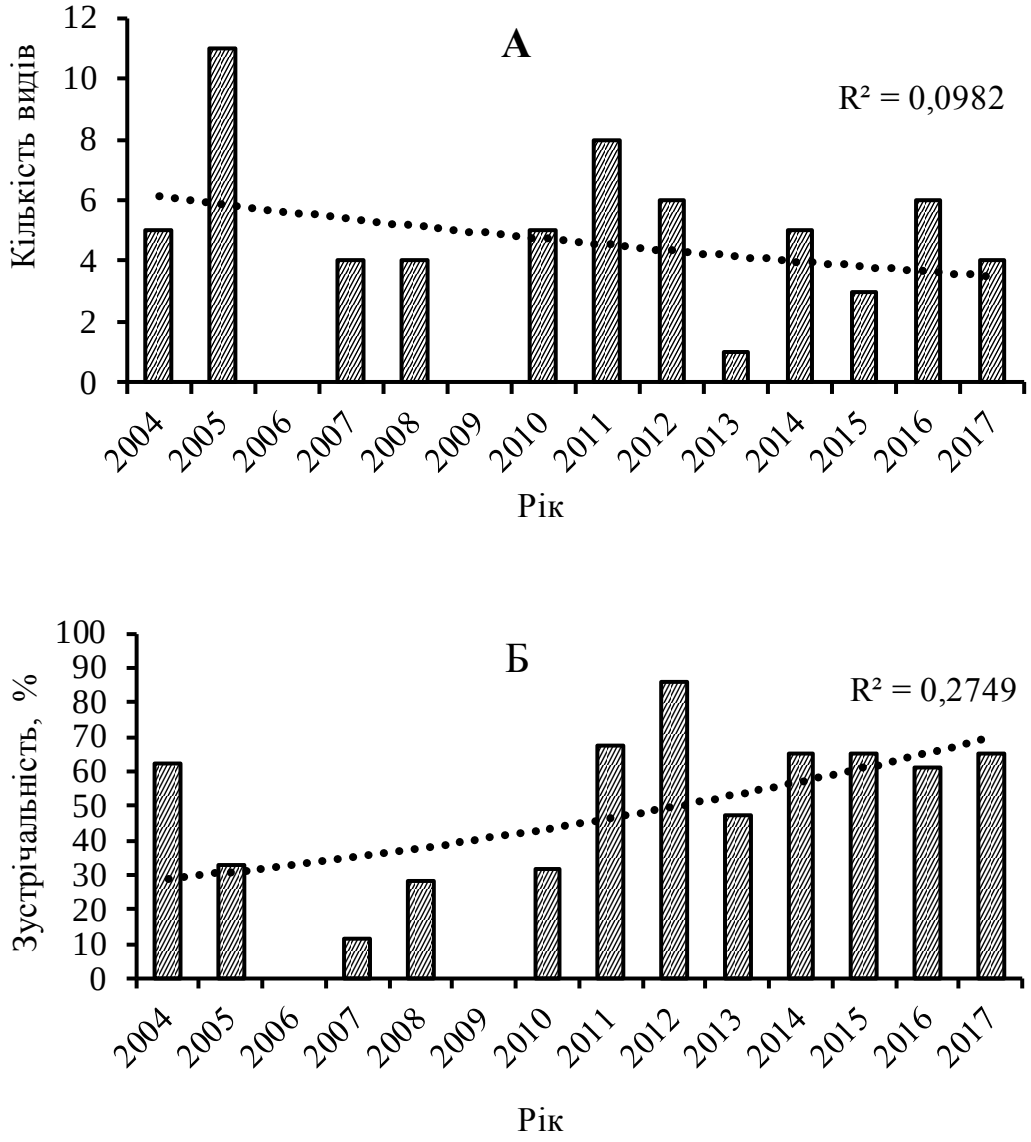

Рис. 4.10. Кількість видів (А) та зустрічальність (Б) представників угруповання Amphipoda на м’яких субстратах в Придунайському регіоні в 2004–2017 рр.

Зустрічальність амфіпод за період досліджень поступово збільшувалася, що можливо пов'язано з тим, що проби з 2011 по 2017 рр. відібрані в основному в літній та осінній періоди. З цієї ж причини, ймовірно, спостерігається поступове збільшення чисельності і біомаси з 2004 по 2017 рр., так як в осінній період чисельність і біомаса мають найбільші значення. Особливо великі кількісні показники біомаси були характерні для 2012 і 2014 рр. – 1,2866±0,457 г·м$^{-2}$ і 1,305±0,795 г·м$^{-2}$, відповідно (рис. 4.11).

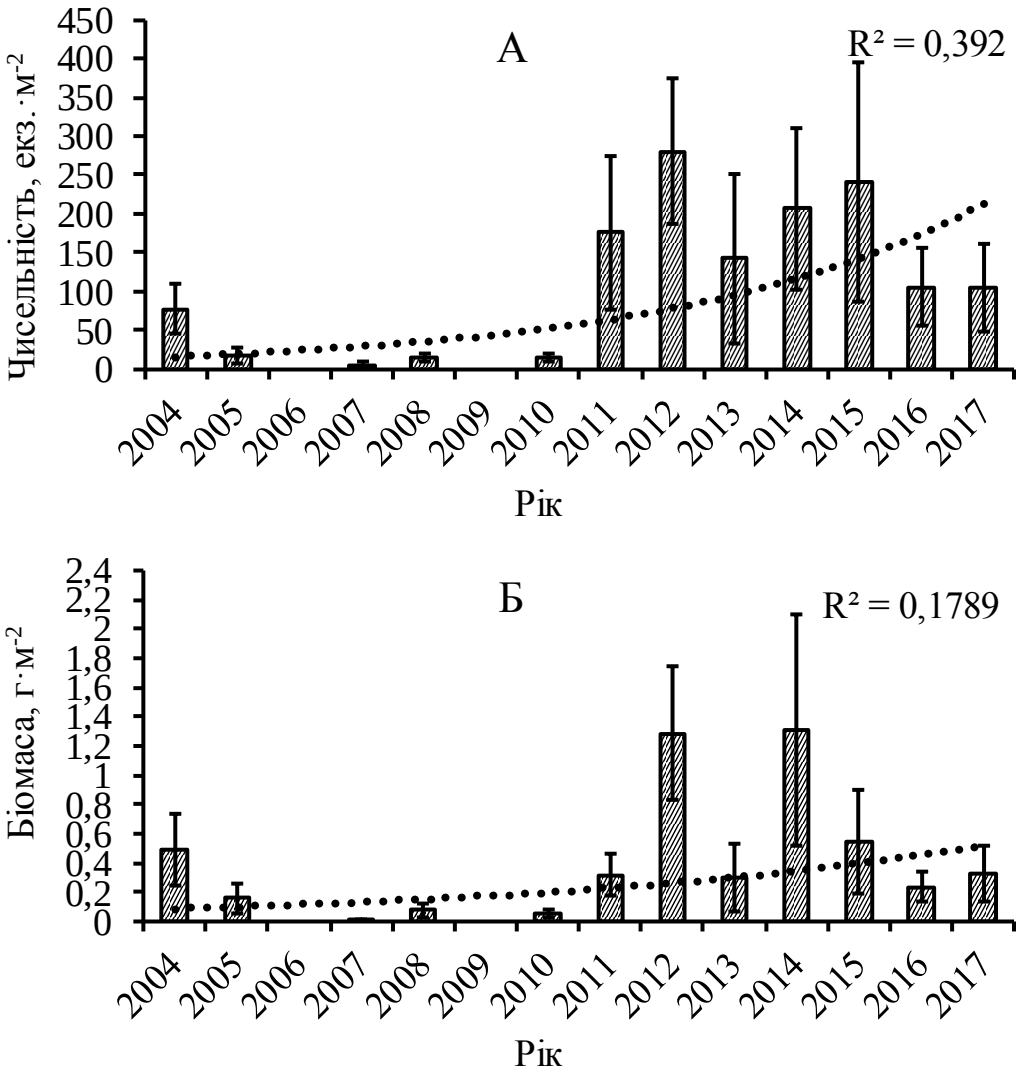

Рис. 4.11. Чисельність (А) і біомаса (Б) представників угруповання Amphipoda на м'яких субстратах в Придунайському регіоні Чорного моря в 2004–2017 рр.

Максимальна чисельність відзначена в 2012, 2014 і 2015 рр. – 281±93 екз.·м$^{-2}$, 207±103 екз.·м$^{-2}$ і 241±155 екз.·м$^{-2}$, відповідно. Проте, значення коефіцієнту детермінації, як показника впливу на кількісні показники угруповань амфіпод, не досягало 0,5 (рис. 4.11).

Григорівський лиман. В Григорівському лимані за весь період досліджень відзначено поступове незначне зменшення кількості видів,

чисельності та біомаси. Найбільше видове різноманіття було у 2003–2005 рр. – 16, 13, 15 видів відповідно, 7 видів зареєстровано у 2007 і 2011 рр. При цьому зустрічальність збільшується, мінімальна зустрічальність відзначена в 2007 році – 22,73 % (рис. 4.12).

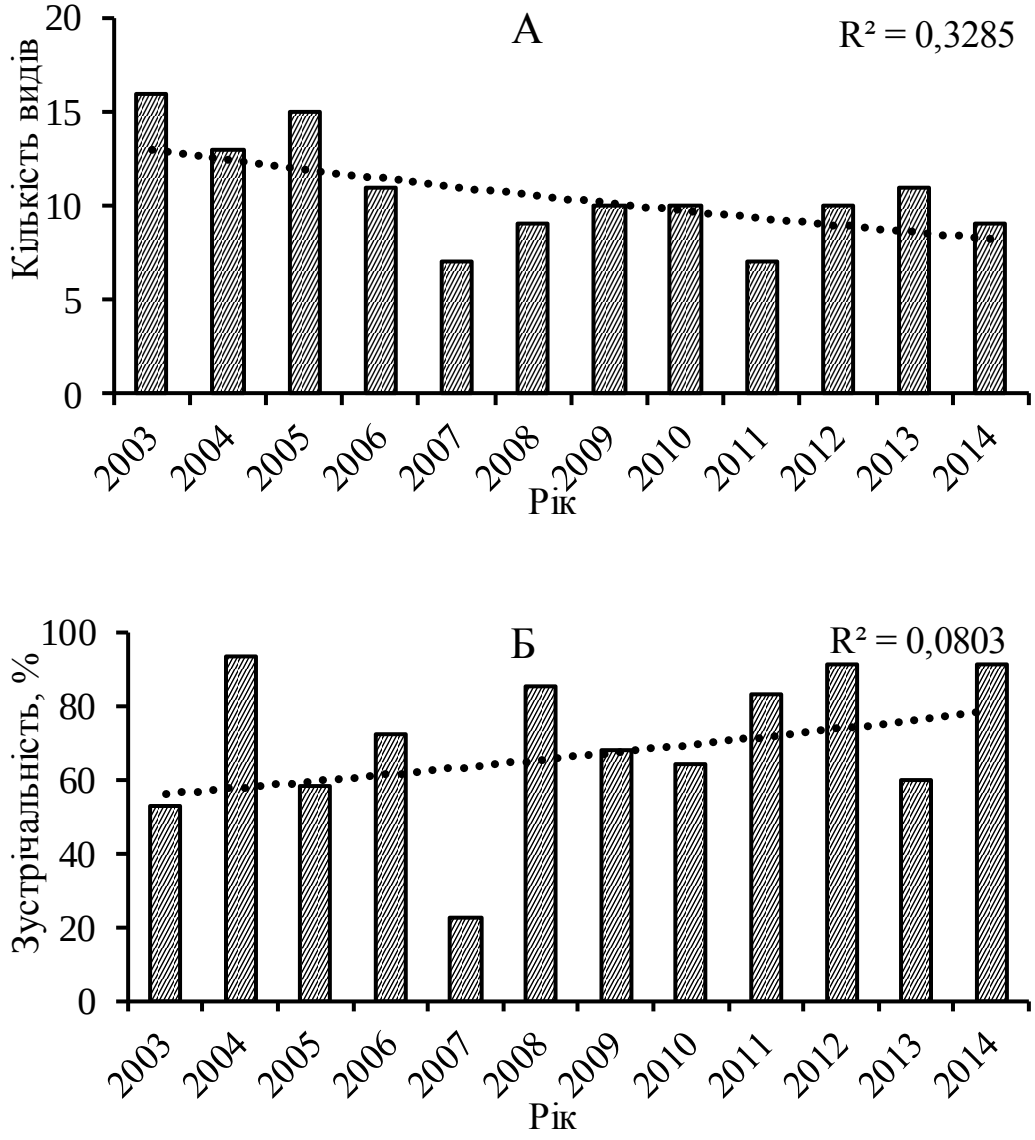

Рис. 4.12. Кількість видів та зустрічальність представників угруповання Amphipoda у Григорівському лимані 2003–2014 рр.

Мінімальні чисельність і біомаса були у 2007 р. – 176±123 екз.·м$^{-2}$ і 1,04±0,82 г·м$^{-2}$ відповідно. Найбільша середня чисельність (1991 ±1379 екз.·м$^{-2}$) амфіпод відзначена в 2003 р., а найбільш значні показники біомаси (6,32 ±2,07 г·м$^{-2}$) – в 2008 р. (рис. 4.13).

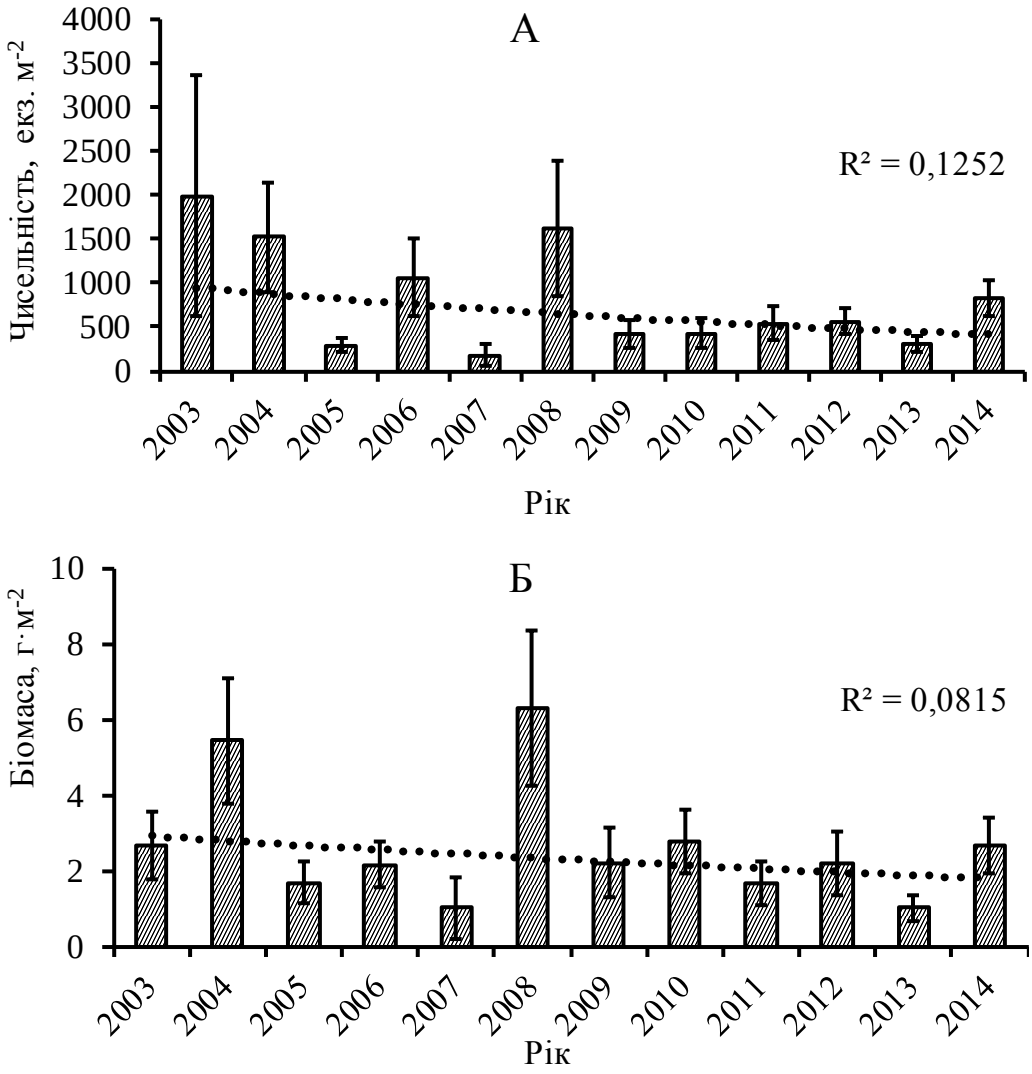

Рис. 4.13. Чисельність (А) і біомаса (Б) представників угруповання Amphipoda Григорівського лиману в 2003–2014 рр.

Найбільш сприятливий для амфіпод був 2008 р., середній показник чисельності досягав 1627±775 екз.·м$^{-2}$, біомаси 6,32±2,07 г·м$^{-2}$, які утворювалися дев'ятьма видами – *A. diadema*, *B. guilliamsoniana*, *C. bonellii*, *C. volutator*, *D. spinosa*, *E. difformis*, *G. subtypicus*, *M. gryllotalpa*, *P. longimanus* (рис. 4.13).

РОЗДІЛ 5.

ФОРМУВАННЯ КІЛЬКІСНИХ ПОКАЗНИКІВ AMPHIPODA ПІД ВПЛИВОМ АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ МОРСЬКОГО СЕРЕДОВИЩА

Незважаючи на те, що амфіподи вказувалися в багатьох роботах у складі макрозообентосу, але в жодній роботі не були надані екологічні характеристики угруповань Amphipoda для ПЗЧМ. За час досліджень, результати яких відображені в даній роботі, вперше для північно-західної частини Чорного моря надані дані про вплив таких екологічних факторів як тип субстрату, глибина, температурний режим, солоність та проаналізовано їх багаторічну динаміку.

5.1. Залежність формування угруповань Amphipoda від типу субстрату

Едафічні (від грец. Едафос-ґрунт) фактори – це умови, що складаються в донних відкладеннях різного гранулометричного складу, які відіграють важливе значення в житті донних організмів. Ґрунти не схожі по механічному складу мають різний вміст вологи, аерацією, щільність, вміст органічних і біогенних речовин, мікроелементів. У зв'язку з цим кожен тип ґрунту визначає формування видового багатства організмів, характеризується різними величинами чисельності і біомаси безхребетних тварин (Gier 1993). Між едафічними і кліматичними факторами простежується взаємозв'язок. Кліматичні чинники значною мірою визначають накопичення органічної речовини в донних відкладеннях. Необхідно відзначити, що едафічний фактор на відміну від інших абіотичних факторів має своєрідний характер. По-перше, донні відкладення одночасно служать місцем існування як для макрофауни, і багатьох інших представників фауни так і для нижчих водоростей, і мікроорганізмів. По-друге, ґрунт являє собою продукт

динамічної взаємодії між породою, яка утворює ґрунт, кліматичними впливами і органічним світом.

Організми, що мешкають на поверхні ґрунту та в середині нього, утворюють своє середовище спільно з різними абіотичними факторами.

Таким чином, структура ґрунту залежить не тільки від фізико-механічного та фізико-хімічного факторів, а й від діяльності живих організмів. Якісні характеристики ґрунтів досить мінливі в просторовому відношенні. Сучасні відкладення материкової мілини Чорного моря дуже різні, що особливо характерно для північно-західної частини Чорного моря. Організми амфіпод адаптовані до відповідного субстрату (Воробьева 2017) (Мокиевский 1949; Мокиевский 2009; Mokievsky et al. 2010; Gebruk et al. 2019; Kolyuchkina et al. 2018).

Тверді субстрати Одеського морського регіону. За час досліджень проби амфіпод з угруповань обростань відбирали в Одеському регіоні Чорного моря і в районі о. Зміїний. В ОМР на різних субстратах ідентифіковано 29 видів амфіпод, з них 28 видів належать підряду Gammaridea, і один вид – *P. marina*, до підряду Senticaudata. На природних твердих субстратах – (скелі з черепашнику, валуни тощо) і штучних (гідротехнічні споруди) проби були відібрані на протязі 10 років.

Дослідження амфіпод перифітону твердих субстратів мають велике значення. Не зважаючи на те, що цей тип субстрату займає незначну площу поверхні дна – щільність живих організмів макрозообентосу в угрупованнях обростань дуже значна. В ПЗЧМ тверді субстрати представлені природніми валунами вапняку, гідротехнічними спорудами портів, підводними скалами акваторії о. Зміїний.

Як було сказано вище, на твердих субстратах (в перифітоні) в ОМР амфіподи зустрічаються практично постійно та виявлені в 100 % проб, в яких ідентифіковано 21 вид. Середній багаторічний показник чисельності – 14303±1655 екз.·м$^{-2}$. Більшість цих видів будують схованки на таломах макрофітів (табл. 5.1).

Таблиця 5.1

Чисельність (N, екз.·м$^{-2}$) і біомаса (B, г·м$^{-2}$) Amphipoda в Одеському морському регіоні на твердому субстраті (2005–2013, 2015–2017 рр.)

Вид	N, екз.·м$^{-2}$	B, г·м$^{-2}$
Ampelisca diadema	3±2	0,005±0,004
Ampithoe ramondi	461±57	1,223±0,274
Nototropis guttatus	5±2	0,005±0,002
Chelicorophium chelicorne	7±5	0,012±0,00
Corophium volutator	1±1	0,001±0,001
Chaetogammarus ischnus	28±12	0,441±0,169
Crassicorophium bonellii	952±221	0,503±0,110
Dexamine spinosa	28±9	0,014±0,005
Dikerogammarus villosus	9±5	0,957 ±0,532
Chaetogammarus olivii	6403±1026	21,178±4,907
Ericthonius difformis	277±57	0,163±0,039
Gammarus aequicauda	10±8	0,018±0,012
Gammarus subtypicus	1±1	0,009±0,006
Gammarus insensibilis	9±5	0,682±0,423
Apohyale perieri	141±84	0,141±0,048
Plumulojassa ocia	2177±465	0,848±0,153
Melita palmata	699±84	2,285±0,228
Microdeutopus gryllotalpa	1845±250	2,002±0,227
Microprotopus longimanus	63±20	0,009±0,003
Cryptorchestia cavimana	1±1	0,00003±0,00003
Stenothoe monoculoides	1185±277	0,246±0,049
Всього	14303±1655	30,743±5,106

Слід зазначити, що такий представник цих ракоподібних – *C. olivii* здатний активно переміщатися і в угрупованнях обростань, і між галькою на урізі води та на піщаних ґрунтах. Субдомінантна популяція – *E. difformis*, його середня чисельність і біомаса досягають 277±57 екз.·м$^{-2}$ і 0,163±0,039 г·м$^{-2}$ відповідно. Інші види зустрічаються постійно, але

зустрічальність їх незначна (< 25 %) і їх частка у формуванні кількісних показників дуже низька.

Чисельність в основному формують 6 видів – *C. olivii, P. ocia, M. gryllotalpa, S. monoculoides, C. bonellii, M. palmata*. Цим видам належить основна роль в формуванні щільності поселень бокоплавів. Найбільший середній показник чисельності належить *C. olivii* – 6403±1026 екз.·м$^{-2}$, його показник біомаси також достатньо суттєвий – 21,178±4,907 г·м$^{-2}$.

P. ocia – вид який мешкає в перифітоні кам'янистих субстратів будуючи трубки на водоростях, має високу щільність поселень (2177±465 екз.·м$^{-2}$). Зважаючи на те, що цей вид має дуже малі розміри, не більш ніж 3 мм, його біомаса незважаючи на високу чисельність дорівнює лише 0,848±0,153 г·м$^{-2}$. Також за час досліджень висока щільність поселень була відмічена для *M. gryllotalpa* (1845±250 екз.·м$^{-2}$) – ці ракоподібні мають розмір тіла до 8 мм і його середній показник біомаси 2,002±0,227 г·м$^{-2}$. Вид *S. monoculoides* – також мешкає в перифітоні твердих субстратів, як вказувалось вище, має достатньо високу зустрічальність.

Аналіз отриманих даних показав, що вище перераховані види формують 92,7 % загальної чисельності представників угруповання Amphipoda. Загальний багаторічний показник біомаси досягав 30,743±5,106 г·м$^{-2}$ (табл. 5.1).

Прибережна зона острову Зміїний являє собою накопичення кам'янистого субстрату. Обломки каменів та скал, які попали у воду з крутих берегів створили у прибійній зоні суцільне кам'яне кільце з нагромадженням валунів та гальки. Цей субстрат густо обріс водоростями та мідіями, крупні каміння рясно обросли водоростями, де сформувалось своєрідне бентосне угруповання.

Найбільшу щільність поселень в угрупованнях обростань формували *C. olivii* та *A. perieri* (середні показники чисельності 24210±4507 екз.·м$^{-2}$ та 3802±1516 екз.·м$^{-2}$ відповідно). Ці ж види, в основному, утворюють більшу

частину біомаси угруповання амфіпод. Біомаса *C. olivii* досягла 24210±4507 г·м$^{-2}$, *A. perieri* – 7,407±3,626 г·м$^{-2}$ (табл. 5.2).

Таблиця 5.2

Чисельність (N, екз.·м$^{-2}$) і біомаса (г·м$^{-2}$) Amphipoda на твердому субстраті в районі о. Зміїний.

Вид	N, екз.·м$^{-2}$	B, г·м$^{-2}$
Ampelisca diadema	2±1	0,001±0,001
Ampithoe ramondi	794±138	1,710±0,342
Apohyale perieri	3802±1516	7,407±3,626
Crassicorophium bonellii	180±99	0,126±0,047
Dexamine spinosa	22±14	0,030±0,016
Chaetogammarus olivii	24210±4507	39,930±7,661
Ericthonius difformis	328±145	0,339±0,162
Plumulojassa ocia	2284±840	1,438±0,534
Melita palmata	1958±451	5,032±1,060
Microdeutopus gryllotalpa	351±95	0,458±0,142
Phtisica marina	865±333	0,786±0,351
Stenothoe monoculoides	109±25	0,036±0,007
Всього	34903±4905	57,294±8,277

Amphipoda м’яких субстратів Одеського морського регіону.

Біотоп, що примикає до поверхні розділу моря з мулистим берегом і дном, називається пелоконтуром (Зайцев 2006). Цей біотоп складається з власне мулів, замуленого піску і черепашки. Донні відкладення на глибоководних станціях Одеського морського регіону в своїй більшості представлені сірими або чорними мулами і в деяких випадках зустрічаються замулені ракуша і пісок.

За весь період досліджень на м’яких ґрунтах ОМР найбільша чисельність відзначена для *A. diadema* і *M. gryllotalpa* – 55±49 екз.·м$^{-2}$ і 25±8 екз.·м$^{-2}$ відповідно. Найбільший внесок у формування біомаси амфіпод вносять *D. spinosa* і *A. diadema* – 0,361±0,359 г·м$^{-2}$ і 0,135±0,096 г·м$^{-2}$ відповідно (табл. 5.3).

Таблиця 5.3

Чисельність (N, екз.·м$^{-2}$) і біомаса (B, г·м$^{-2}$) Amphipoda в Одеському морському регіоні на на м'яких ґрунтах

Вид	N, екз.·м$^{-2}$	B, г·м$^{-2}$
Ampelisca diadema	55±49	0,135±0,096
Ampithoe ramondi	0,3±0,1	0,001±0,001
Bathyporeia guilliamsoniana	0,04±0,04	0,0001±0,0001
Cardiophilus baeri	0,04±0,04	0,0002±0,0002
Corophium volutator	0,8±0,4	0,001±0,0004
Crassicorophium bonellii	0,1±0,1	0,045±0,045
Dexamine spinosa	2±1	0,361±0,359
Ericthonius difformis	0,1±0,1	0,0001±0,0001
Gammarus insensibilis	0,1±0,1	0,005±0,005
G. subtypicus	2±1	0,014±0,013
Melita palmata	3±1	0,009±0,005
Microdeutopus gryllotalpa	25±8	0,046±0,014
Nototropis guttatus	0,1±0,1	0,0001±0,0001
Perioculodes longimanus	1±0,2	0,001±0,0003
Phtisica marina	3±1	0,028±0,023
Plumulojassa ocia	0,1±0,1	0,0002±0,0001
Stenothoe monoculoides	0,1±0,1	0,00004±0,00004
Всього	91±50	0,647±0,389

Фауна амфіпод в на м'яких ґрунтах ОМР представлена п'ятнадцятьма видами – згідно з літературними даними всі вони є детритофагами (Грезе 1977).

Amphipoda мулистих ґрунтів Придунайської акваторії Чорного моря. У Придунайській акваторії Чорного моря, на глибинах більше двох метрів в місцях відбору проб переважав мулистий ґрунт і лише в деяких точках він був з невеликою домішкою піску. Нами ідентифіковано 20 видів амфіпод, з яких 8 видів (*A. guttatus*, *C. baeri*, *D. spinosa*, *P. ocia*, *C. nobile*, *B. guilliamsoniana*, *D. villosus*, *G. subtypicus*) мали середній багаторічний показник зустрічальності менш одного відсотка, тобто були присутні в

пробах одиничними екземплярами, ці вісім видів мали зустрічальність до 5 %. В середньому, за весь період досліджень, амфіподи зареєстровані лише в 47,80 % проб (табл. 5.4).

Таблиця 5.4

Чисельність (N, екз.·м$^{-2}$) і біомаса (B, г·м$^{-2}$) Amphipoda Придунайського регіону

Вид	N, екз.·м$^{-2}$	B, г·м$^{-2}$
Ampelisca diadema	86±19	0,267±0,052
Bathyporeia guilliamsoniana	0,03±0,03	0,0002±0,0001
Cardiophilus baeri	0,1±0,1	0,001±0,001
Chaetogammarus olivii	0,3±0,1	0,053±0,052
Chelicorophium nobile	0,1±0,03	0,00003±0,00003
Corophium volutator	4±3	0,009±0,007
Crassicorophium bonellii	0,3±0,2	0,0003±0,0002
Dexamine spinosa	0,03±0,03	0,00003±0,00003
Dikerogammarus villosus	0,03±0,03	0,0001±0,0001
Gammarus subtypicus	0,1±0,1	0,0002±0,0002
Medicorophium runcicorne	0,1±0,1	0,0001±0,0001
Melita palmata	0,1±0,1	0,001±0,001
Microdeutopus gryllotalpa	2±1	0,003±0,001
Nototropis guttatus	0,01±0,01	0,00003±0,00003
Perioculodes longimanus	0,4±0,1	0,0004±0,0002
Phtisica marina	1±1	0,003±0,002
Plumulojassa ocia	0,01±0,01	0,0007±0,0007
Pontogammarus obesus	0,1±0,04	0,0001±0,0001
P. maeoticus	1±1	0,006±0,003
Pontogammarus gen. sp.	0,2±0,1	0,002±0,001
Всього	94±19	0,344±0,073

Більшість видів амфіпод на мулистих ґрунтах цієї акваторії відіграють незначну роль у формуванні біомаси угруповання. Найбільш часто відзначалися, а також були найбільш чисельні і значущі в формуванні біомаси амфіпод *A. diadema*, що зустрічаються у 35,66 % проб. Ці рачки віддають перевагу мулистим ґрунтам, де харчуються детритом і будують мулисті схованки. Середні кількісні показники угруповання амфіпод становили: щільність поселень – 94±19 екз.·м$^{-2}$, біомаса – 0,344±0,073 г·м$^{-2}$, які формувалися практично за рахунок одного виду *A. diadema*.

Amphipoda мулистих ґрунтів Григорівського лиману. Як було вказано вище, в даний час Григорівський лиман є штучно відритою водоймою. У його донних відкладеннях переважають мулисті ґрунти з різноманітними домішками. На частку супіщаних і суглинних мулів доводиться від кількох до 20 %, на частку глинистих – 50 % і більше (Болтивец и др. 1984). Кам'янисті і скелясті ділянки приурочені головним чином до західного берега (Виноградов 2008). Ґрунти Григорівського лиману, на яких відбиралися проби, можна розділити на три типи – мули без домішок, мули з домішками (пісок, галька, ракуша) і пісок з домішками (мул, ракуша і галька (рис. 5.1).

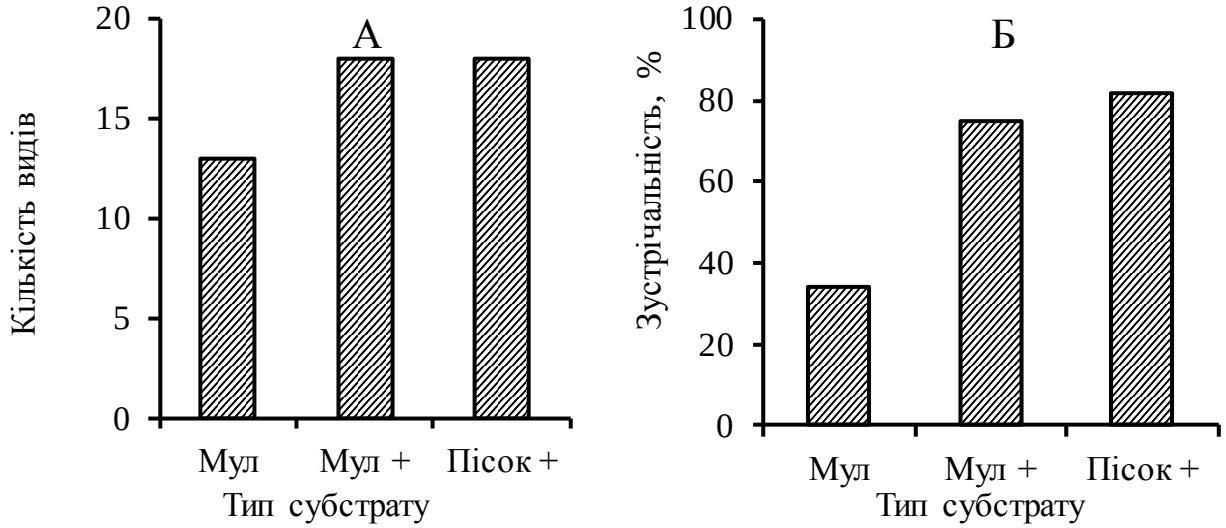

Рис. 5.1. Кількість видів (А) і зустрічальність (Б), представників угруповання амфіпод на різних типах ґрунтів Григорівського лиману у 2003–2014 рр.

Максимальна кількість видів амфіпод мешкає на мулистих ґрунтах з домішками і піщаних ґрунтах – 18, на чистих мулах зареєстровано 13 видів амфіпод.

На цих же типах ґрунтів – піщаних і мулистих (з домішками), амфіподи зустрічаються найбільш часто – 81,98 і 75,00 % відповідно. Цей факт можна пояснити тим, що мулисті ґрунти з мінімальною кількістю домішок знаходяться, в основному, в центральній частині лиману, на більшій глибині. Піщані і мулисті ґрунти з різними домішками розташовані ближче до берега. Крім більшого вмісту кисню, в цієї частині лиману, на частках твердого субстрату (галька, черепашки) розвиваються макрофіти, що є для багатьох видів джерелом харчування та місцем облаштування схованок. Як видно з представленого малюнка, найбільше число видів характерні для мулистого субстрату з домішками і для піску з домішками – по 18 видів

Це ж характерно і для кількісних характеристик бокоплавів. Цей факт можна пояснити тим, що мулисті ґрунти з мінімальною кількістю домішок знаходяться, в основному, в центральній частині лиману на більшій глибині, піщані і мулисті ґрунти з різними домішками розташовані ближче до берега (рис. 5.2).

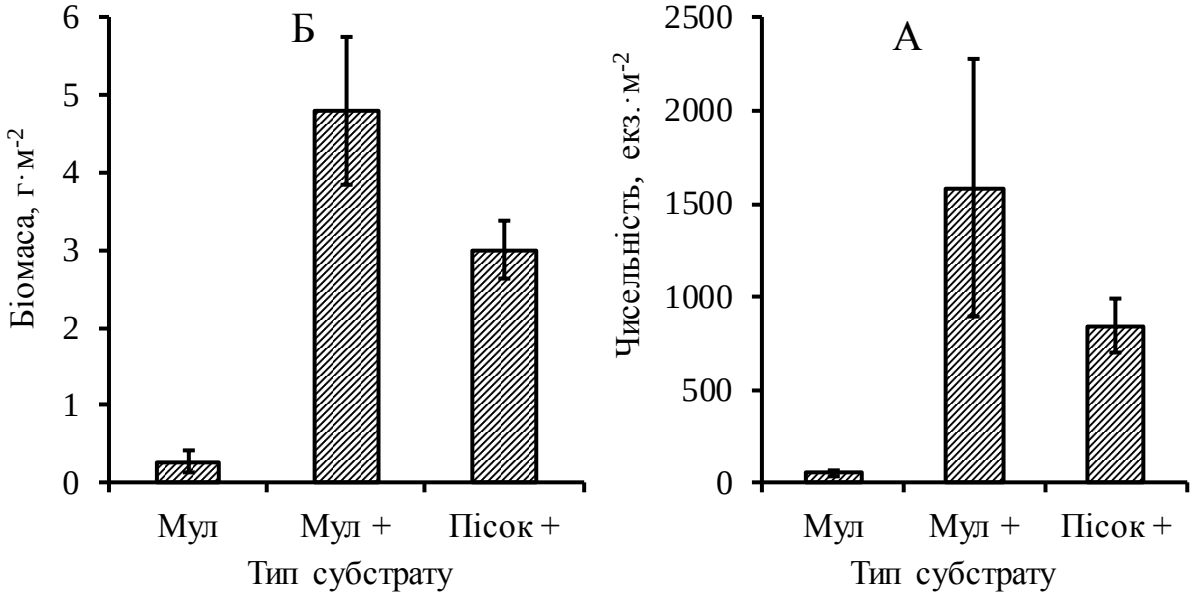

Рис. 5.2. Чисельності (А) і біомаса (Б) представників угруповання амфіпод на різних типах ґрунтів Григорівського лиману у 2003-2014 рр.

Найбільша чисельність зареєстрована на мулистих грунтах с домішками досягала 1586±689 екз.·м$^{-2}$, біомаса – 4,791±0,954 г·м$^{-2}$.

5.2. Залежність таксономічного складу, зустрічальності, чисельності та біомаси від глибини

Глибина не є екологічним фактором, але традиційно її розглядають як інтегральний показник (Мокієвський 2009), безпосередньо впливаючий на розповсюдження окремих видів, і є причиною змін таксономічного складу і кількісних показників донних безхребетних тварин, у тому числі амфіпод.

Існування гідробіонтів в значної мірі визначається особливостями фізіко-хімічних явищ, що виникають при взаємодії гідросфери з іншими оболонками Землі. До екологічно найбільш важливих факторів відносяться тиск, що утворюється водою, гідродинаміка, динаміка температури, освітленість тощо.

Розповсюдження деяких видів чітко пов'язано з глибиною. Як вказувалось вище, представники роду Orchestia мешкають тільки вище рівня хвильового перемішування, *P. maeoticus* – безпосередньо в зоні запліску, *C. olivii* можуть переміщатися від урізу води до глибини 10 м.

Найбільш наглядно закономірності розповсюдження і зміни кількісних показників амфіпод в залежності від глибини їх існування досліджені в Одеському морському регіоні, Придунайському пригирловому морському регіоні і в Григорівському лимані.

В Одеському морському регіоні проби відібрані на м’яких ґрунтах (пісок, мул) та на твердих субстратах (природних виходах черепашнику і гідротехнічних спорудах порту та берегоукріплюванних конструкціях) на глибині від 0 м до 26 м. В Придунайському пригирловому морському регіоні (на глибині до 26 м) і в Григорівському лимані (на глибині до 14 м) проби відібрані на мулистих ґрунтах з домішками.

Одеський морський регіон – тверді субстрати. Кількість видів амфіпод перифітону твердого субстрату зменшується з глибиною ($R^2 = 0,76$). Найбільша кількість видів амфіпод – 19, в угрупованнях водоростевих

обростань відзначено для глибини 2 м. На урізі води зареєстровано лише 8 видів. Найменше видів на глибині 10 м – 6.

Велика кількість видів в зоні до 2 м пояснюється тим, що вони присутні у безпосередній близькості до суходолу. *C. cavimana* мешкають вище урізу води і в проби попадають випадково. *D. villosus* і *E. ischnus* майже завжди зустрічаються лише в зонах виходу прісних вод в указаному діапазоні глибин. В цьому біотопі крім *A. diadema* інші види – типові мешканці угруповань обростань (рис. 5.3).

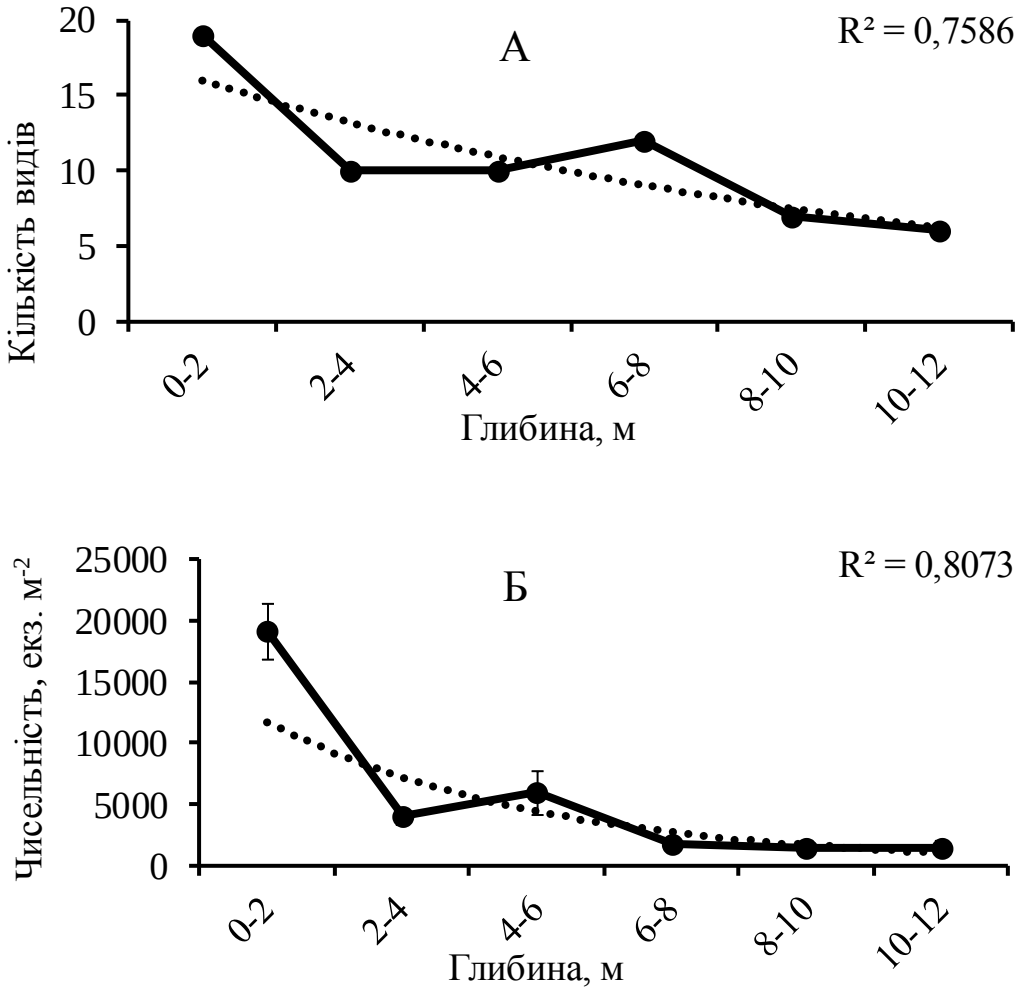

Рис. 5.3. Кількість видів (А) і середня багаторічна чисельності (Б) представників угруповання амфіпод в обростаннях на різних глибинах в Одеському регіоні у 2001–2017 рр.

На глибині до 2 м на окремих станціях на твердих субстратах амфіподи утворюють значні скупчення. Середній багаторічний показник чисельності цих ракоподібних на цій глибині досягав максимальних значень – 19111±2267 екз.·м$^{-2}$ і значно зменшувався з збільшенням до глибини 8 м (1463±567 екз.·м$^{-2}$), на що вказує коефіцієнт детермінації (R^2 = 0,81) (рис. 5.3).

Максимальні значення біомаси також зареєстровані на глибині до 2 м (33,88±4,43 г·м$^{-2}$) і зменшувалися з збільшенням до глибини (до 3,075 ±1,955 г·м$^{-2}$ на глибині 8–10 м) (рис. 5.4). Значення показників біомаси також залежать від показника глибини (R^2 = 0,74).

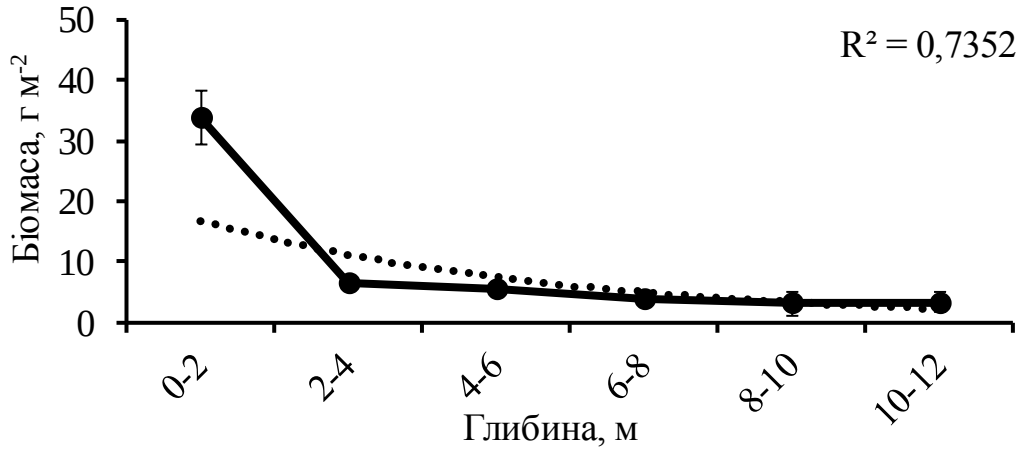

Рис. 5.4. Середня багаторічна біомаса представників угруповання Amphipoda в обростаннях на різних глибинах в Одеському регіоні у 2001–2017 рр.

Найбільша глибина, на якої були відібрані проби обростань – 12,5 м. На цій глибині ідентифіковані еврибіонтні види, що характерні для угруповань водоростевих обростань – *C. volutator*, *D. spinosa*, *G. subtypicus*, *M. palmata*, *M. gryllotalpa*, *S. monoculoides*.

Одеський морський регіон – м'які субстрати. Дослідження різноногих ракоподібних на м'яких ґрунтах ОМР проводились на мулистих,

піщаних ґрунтах з домішками і ракуші, «чисті» види ґрунтів майже не зустрічаються. Досліди проводили на глибинах від 0 м до 26 м рамкою 10х10 см і дночерпаком з борту судна. Найбільша кількість видів ідентифікована в діапазоні глибин 0–2 і 6 м до 10 м – 18 видів в кожному з указаних діапазонів глибин. На урізі води крім *C. cavimana* виявлені *P. maeoticus*, що в інших частинах ПЗЧМ здатні утворювати значні скупчення (до декількох кілограм на метр квадратний), але в Одеській затоці зона урізу води знаходиться від величезним рекреаційним тиском. Єдиний представник підряду Senticaudata – *P. marina*, виявлений на глибині від 6 м до 8 м, але їх чисельність не значна і вони не утворюють значної біомаси (рис. 5.5).

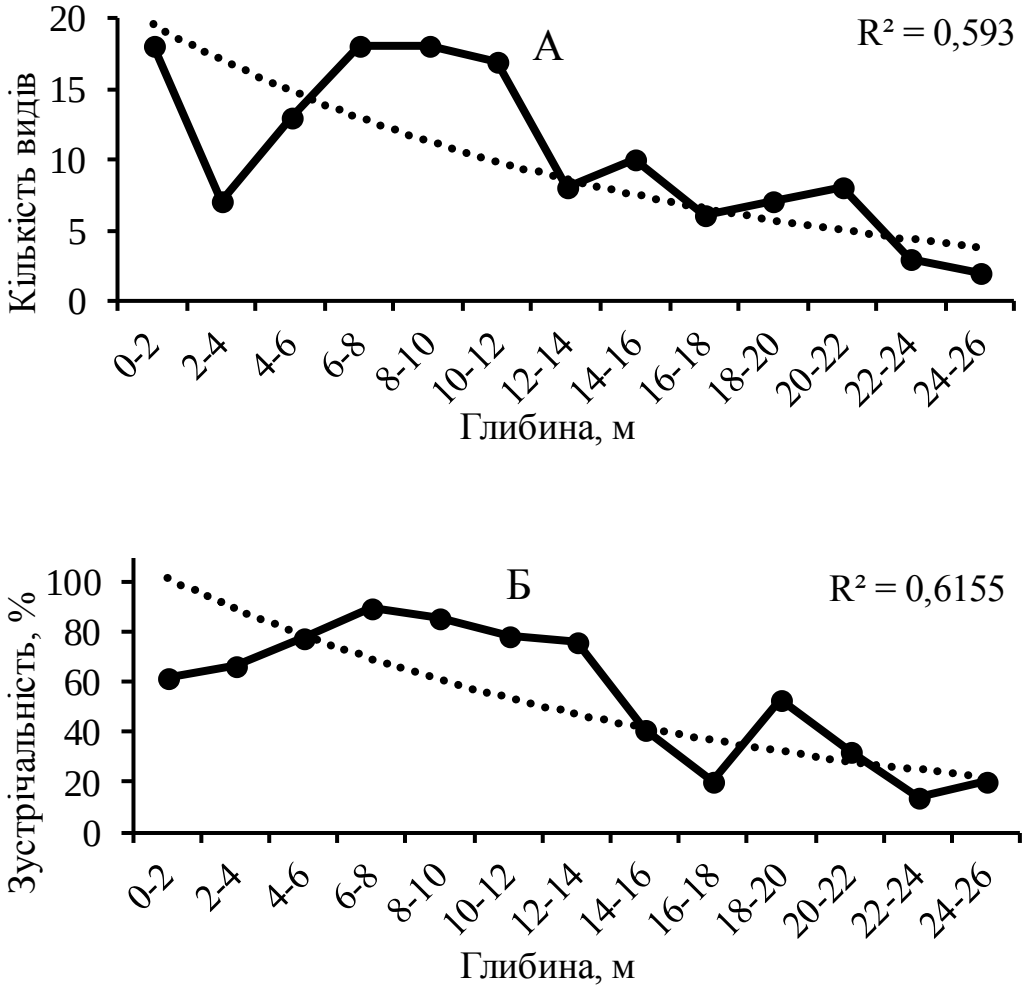

Рис. 5.5. Кількість видів (А) і зустрічальність (Б) амфіпод на різних глибинах на м’яких ґрунтах в Одеському морському регіоні в 2002–2017 рр.

Виявлено, що кількість видів та зустрічальність представників угруповання амфіпод залежать від глибини, на якої відбирали проби, коефіцієнт детермінації – 0,593 і 0,6155 відповідно.

При аналізі отриманих даних з проб, відібраних на м'яких ґрунтах, встановлена чітка залежність чисельності і біомаси амфіпод від глибини (R^2 = 0,7393 і R^2 = 0,5537 відповідно). Найкращі умови існування для амфіпод на м'яких ґрунтах ОМР знаходяться на глибині 6–8 м, тут зареєстровані найбільші чисельність та біомаса – 1158±179 екз.·м$^{-2}$ та 3±1 г·м$^{-2}$ відповідно. Домінували на цій глибині *A. diadema* і *M. gryllotalpa* – 52,54 % і 59,32 % проб відповідно (рис. 5.6).

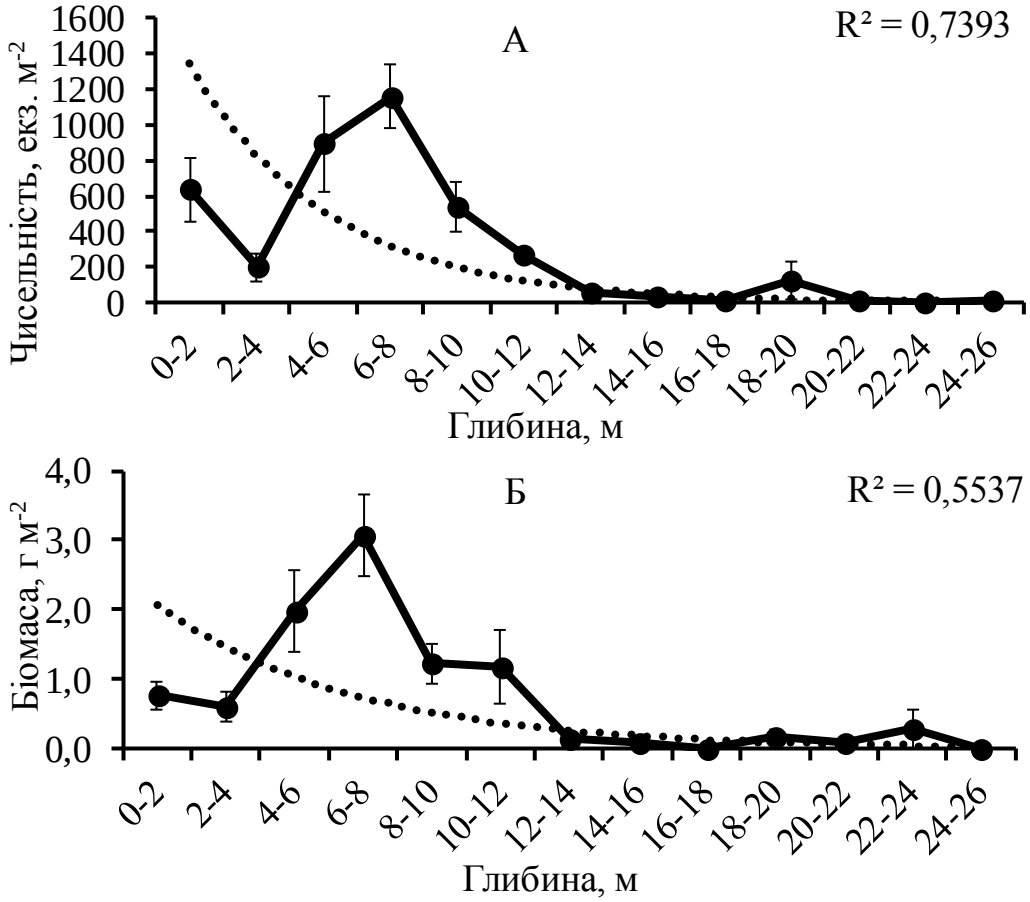

Рис. 5.6. Середня багаторічна чисельність (А) і біомаса (Б) амфіпод на різних глибинах на м'якіх ґрунтах в Одеському морському регіоні в 2002–2017 рр.

C. bonellii, *M. gryllotalpa* и *P. marina* утворюють мінімальну чисельність – 2±1 екз.·м$^{-2}$ на глибині 22–24 м при біомасі 0,28±0,28 г·м$^{-2}$. Також *P. longimanus* і *P. marina* на цих глибинах утворюють мінімальну біомасу – 0,01±0,01 г·м$^{-2}$ при чисельності 7±5 екз.·м$^{-2}$. Практично на всіх глибинах зустрічаються *A. diadema*, *D. spinosa*, *M. palmata*, *P. marina*.

Придунайський район Чорного моря. Багаторічні дослідження Придунайського району Чорного моря показали, що кількісні показники слабо залежать від глибини, найбільш оптимальні глибини для проживання амфіпод в досліджуваному регіоні 6–14 м (рис. 5.7).

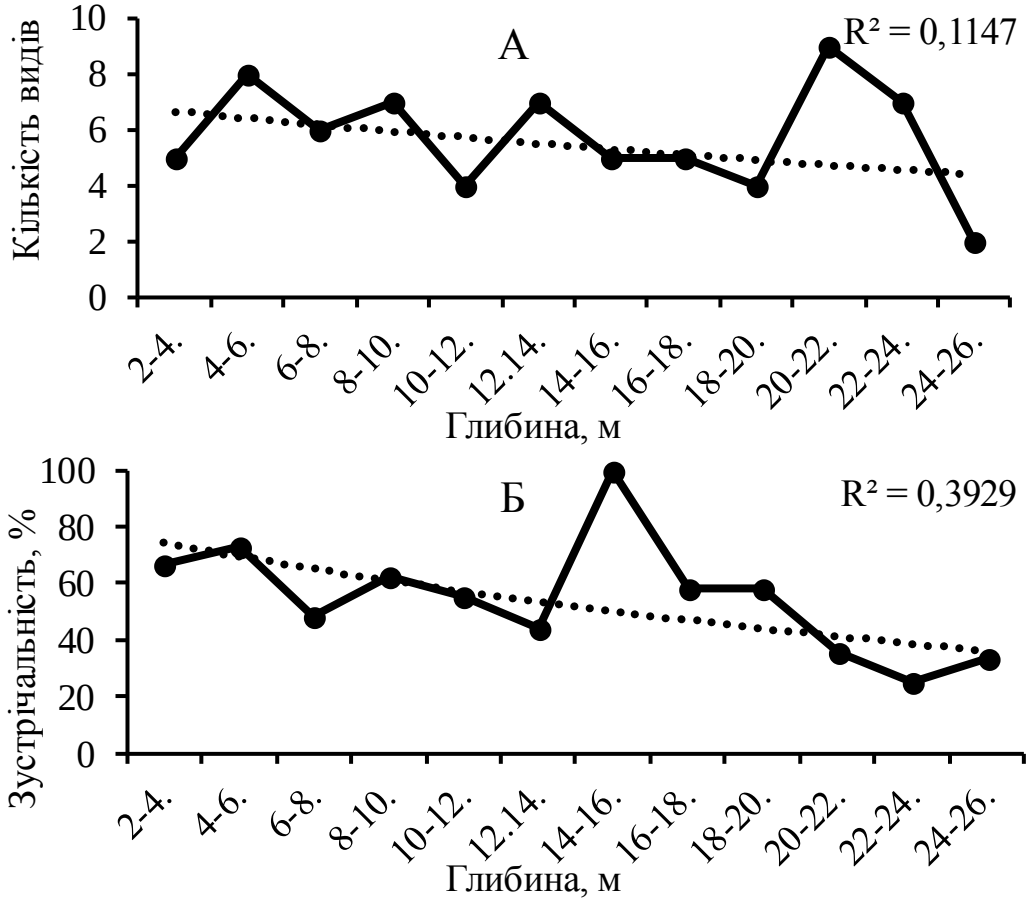

Рис. 5.7. Кількість видів (А) і зустрічальність (Б) амфіпод на різних глибинах на м'яких ґрунтах в Придунайського району Чорного моря 2002–2017 рр.

Максимальну кількість видів з 2004 по 2017 рр. знайдено на глибині 4–6 м – 8 видів (*A. diadema*, *C. bonellii*, *C. nobile*, *C. volutator*, *C. olivii*, *P. obesus*,

P. maeoticus, Pontogammarus gen. sp.) і на глибині 20–22 м – 9 видів (*A. diadema, C. volutator, M. runcicorne, D. spinosa, D. villosus, M. gryllotalpa, P. longimanus, P. obesus, P. marina*). В цілому кількість видів зменшується з збільшенням глибини. Найбільш часто амфіподи зустрічаються на глибині 14–16 м (100 % проб). Зустрічальність амфіпод змінювалась від 66,67 % і 73,08 % проб (на глибинах 2–6 м) до 25,37 % і 33,33 % проб на глибині 22–26 м (рис. 5.7).

Найбільші показники чисельності виявлені для глибин 8–10 м і 10–12 м – багаторічні середні показники чисельності амфіпод на цих глибинах досягали 326±92 екз.·м$^{-2}$ і 269±204 екз.·м$^{-2}$, відповідно. На цих же глибинах встановлені найбільші багаторічні середні показники біомаси – 0,850±0,614 г·м$^{-2}$ на глибинах 8–10 м і 0,838±0,208 г·м$^{-2}$ на глибинах 10–12 м (рис. 5.8).

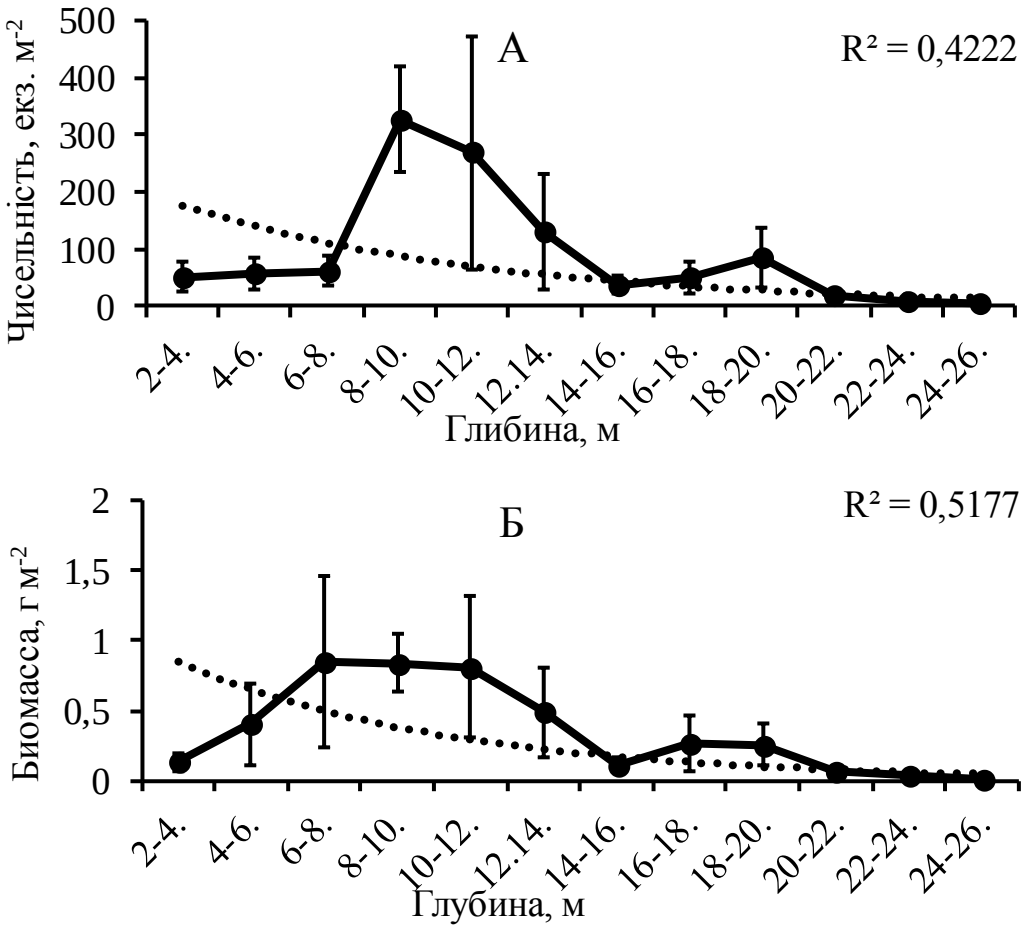

Рис. 5.8. Динаміка чисельності (А) і біомаси (Б) амфіпод на різних глибинах в Придунайському регіоні Чорного моря 2002–2017 рр.

Основу чисельності і біомаси в цьому діапазоні глибин утворювали *A. diadema*, що зустрічались у 61,02 % проб на глибинах 8–10 м і 50 % проб на глибинах 10–12 м вклад інших видів в формування кількісних показників був незначний.

На глибині 2–4 м чисельність і біомаса амфіпод досягали 52±26 екз.·м$^{-2}$ і 0,1±0,1 г·м$^{-2}$ відповідно. Мінімальні значення відзначені на глибині більше 22 м, багаторічні середні показники чисельності амфіпод на цих глибинах досягали – 7±3 екз.·м$^{-2}$, на глибині 22–24 м і 4±2 екз.·м$^{-2}$ на глибині 24–26 м. На цих же глибинах встановлені мінімальні значення багаторічних середніх показників біомаси – 0,033±0,020 г·м$^{-2}$ на глибинах 22–24 м і 0,01±0,01 г·м$^{-2}$ на глибинах 24–26 м. На глибині 22–24 м зареєстровано 7 видів амфіпод – *A. diadema, C. bonellii, C. olivii, M. gryllotalpa, P. longimanus, P. marina.* Всі види, крім *M. gryllotalpa* і *P. marina* зареєстровані лише один раз. З'ясовано, що значення показника біомаси представників угруповання амфіпод залежить від глибини (R^2 = 0,52).

Григорівський лиман. Для аналізу залежності якісних і кількісних показників угруповання амфіпод в Григорівському лимані проби відбиралися на глибині від 0 до 17,5 м. У сучасний період амфіподи Григорівського лиману представлені 23 видами амфіпод. Встановлено, що щільність поселень амфіпод і показники їх біомаси формуються різними видами та в різних частинах акваторії неоднаково. В прибережній зоні акваторії лиману всі кількісні показники угруповання амфіпод значно більші чим в центральній зоні.

З огляду на те, що різноногі раки віддають перевагу мілководдю, число виявлених видів в прибережній і центральній частинах лиману значно відрізнялися. У прибережній зоні Григорівського лиману (від 0 м до 1 м) зареєстровано 22 види амфіпод, які відзначені на 82,43 % станцій, найбільш часто зустрічалися *A. diadema, M. gryllotalpa* і *G. aequicauda* (табл. 5.9).

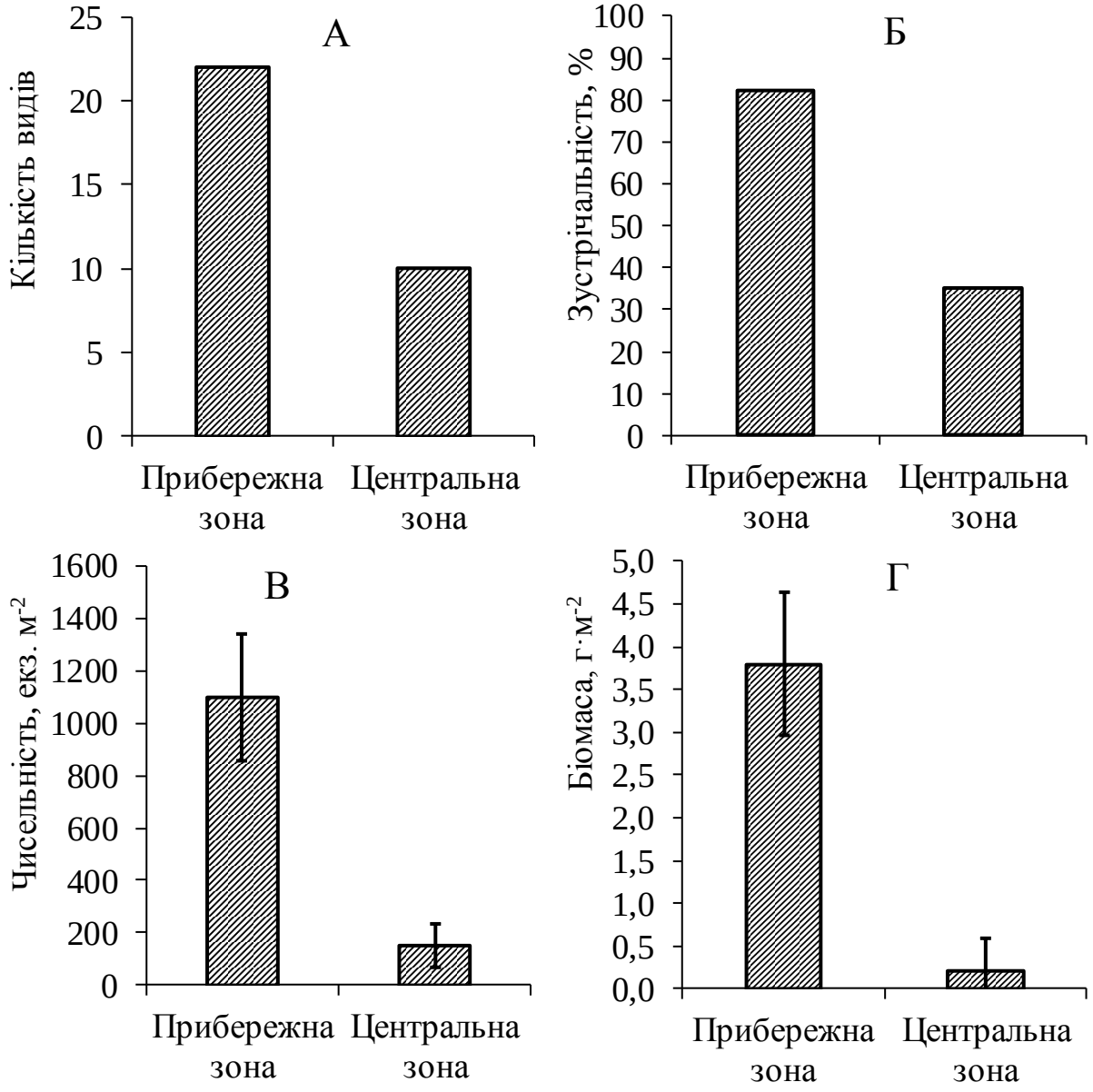

Рис. 5.9. Кількісні показники угруповання амфіпод в різних частинах акваторії Григорівського лиману

Середній багаторічний показник чисельності становив 1095 ±242 екз.·м$^{-2}$, найбільша щільність поселень зареєстрована для *C. bonellii*, *A. diadema* і *M. gryllotalpa* – 361±176, 310±95 і 169±42 екз.·м$^{-2}$ відповідно. Середній багаторічний показник біомаси амфіпод становив 3,731±0,399 г·м$^{-2}$, найбільший внесок в її формування зазвичай вносять *A. diadema*, *G. aequicauda* і *G. subtypicus* – 1,166±0,235, 0,993±0,218 і 0,882±0,255 г·м$^{-2}$

відповідно. За весь період досліджень *C. baeri*, *P. longimanus*, *S. monoculoides* відзначені лише один раз (табл. 5.5).

Таблиця 5.5

Чисельність (N, екз.·м$^{-2}$) і біомаса (B, г·м$^{-2}$) амфіпод Григорівського лиману

Вид	Прибережна зона		Центральна зона	
	N, екз.·м$^{-2}$	B, г·м$^{-2}$	N, екз.·м$^{-2}$	B, г·м$^{-2}$
1	2	3	4	5
Ampelisca diadema	310±95	1,166 ±0,235	17±6	0,079 ±0,024
Ampithoe ramondi	6±5	0,002 ±0,002	–	–
Nototropis guttatus	0,3±0,2	0,001 ±0,001	–	–
Bathyporeia guilliamsoniana	22±18	0,037 ±0,030	–	–
Cardiophilus baeri	0,1±0,1	0,0003 ±0,0003	2±2	0,002 ±0,002
Corophium volutator	17±7	0,014 ±0,005	8±7	0,008 ±0,007
Crassicorophium bonellii	361±176	0,192 ±0,078	25±21	0,013 ±0,009
Dexamine spinosa	12±5	0,048 ±0,032	2±1	0,004 ±0,004
Chaetogammarus olivii	25±12	0,067 ±0,032	–	–
Ericthonius difformis	2±1	0,005 ±0,003	1±1	0,0003 ±0,0003
Gammarus aequicauda	94±23	0,993 ±0,218	–	–
Gammarus insensibilis	1±0,3	0,005 ±0,005	1±1	0,007 ±0,005
Gammarus subtypicus	53±12	0,882 ±0,255	–	–
Plumulojassa ocia	1±1	0,001 ±0,0004	0,3±0,3	0,0002 ±0,0002
Melita palmata	2±1	0,002 ±0,001	1±1	0,003 ±0,003

Таблиця 5.5

Продовження

1	2	3	4	5
Microdeutopus gryllotalpa	169±42	0,174 ±0,039	91±59	0,087 ±0,046
Microprotopus longimanus	5±2	0,002 ±0,001	–	–
Cryptorchestia cavimana	13±4	0,141 ±0,067	–	–
Orchestia montagui	1±1	0,011 ±0,009	–	–
Perioculodes longimanus	0,1±0,1	0,0001 ±0,0001	1±0,4	0,002 ±0,001
Phtisica marina	–	–	0,1±0,1	0,0001 ±0,0001
Pontogammarus maeoticus	2±1	0,051 ±0,040	–	–
Stenothoe monoculoides	1±1	0,0002 ±0,0002	–	–
Всього	1095,40 ±242,44	3,731 ±0,399	148 ±83	0,207 ±0,064

У центральній частині лиману (від 1 м до 17,5 м) виявлено 12 видів амфіпод, відзначених на 35,34 % станцій. Найбільш часто зустрічалися *A. diadema, M. gryllotalpa* і *C. bonellii*. Максимальна чисельність характерна для *M. gryllotalpa, C. bonellii* і *A. diadema* – 91±59, 25±21 і 17±6 екз.·м$^{-2}$ відповідно. Загальна чисельність амфіпод в центральній частині акваторії Григорівського лиману за весь період досліджень складала 148±83 екз.·м$^{-2}$, що менше ніж у прибережній частині акваторії лиману. Середній багаторічний показник біомаси амфіпод низький, його в основному формують *M. gryllotalpa, A. diadema* і *C. bonellii* – 0,087±0,046, 0,079±0,024 і 0,013±0,009 г·м$^{-2}$. Види *E. difformis, J. ocia* і *P. marina*, були відмічені тільки один раз, для відкритої частини лиману їх можна вважати випадковими.

Таким чином, кількісні показники угруповань амфіпод акваторій що досліджувались систематично на протязі багатьох років (ОМР, Придунайському регіоні і Григорівському лимані), зменшуються з глибиною.

Найбільш значна середня багаторічна чисельність представників угруповань амфіпод визначена на глибині до 2 м в обростаннях твердих субстратів (19111±2267 екз.·м$^{-2}$). В цієї ж зоні зареєстрована найбільша середня біомаса амфіпод – 33,88±4,43 г·м$^{-2}$

Оптимальні умови існування амфіпод розташовані на глибинах від 6 до 10 м в ОМР і Придунайському регіоні Чорного моря, у Григорівському лимані найбільш приваблива зона мешкання ракоподібних розташована на глибині до 1 м.

5.3. Роль температурного фактору

Температура, як екологічний фактор впливає не тільки на біохімічні процеси, що протікають в організмах гідробіонтів, а також опосередковано, через колообіг речовин і трофічні ланцюги. Останнє дуже важливе для формування кормової бази ракоподібних.

По відношенню до температури майже всі амфіподи ПЗЧМ представлені евритермними видами, які можуть переносити сезонні коливання температури від 7 до 28 °С. Це дозволяє переважній більшості видів населяти контактну зону берег-море, найбільш продуктивну зону шельфу, де вони підпадають під вплив коливань температури води. Саме ці коливання обумовлюють зимові міграції амфіпод в більш глибокі горизонти. Температура морського середовища має значну роль в житті різноногих ракоподібних, від неї залежить розмір і швидкість росту бокоплавів, інтенсивність розмноження, кількість яєць відкладених самками, кількість линьок тощо.

Вперше в дисертаційній роботі відображені дані щодо впливу температури морської води на формування біорізноманіття амфіпод, ступеню їх зустрічальності, щільності поселень та загальної біомаси. Отримані висновки базувались на основі багаторічних досліджень в Одеському морському регіоні, Придунайській акваторії та Григорівському лимані.

Одеський морський регіон – тверді субстрати. Дослідження показали, що температурний режим впливає на формування видового складу амфіпод, коефіцієнт детермінації дорівнює 0,51. При розрахунку залежності кількісних показників угруповання амфіпод від зміни температури встановлено поступове збільшення чисельності і біомаси при її збільшені (рис. 5.10).

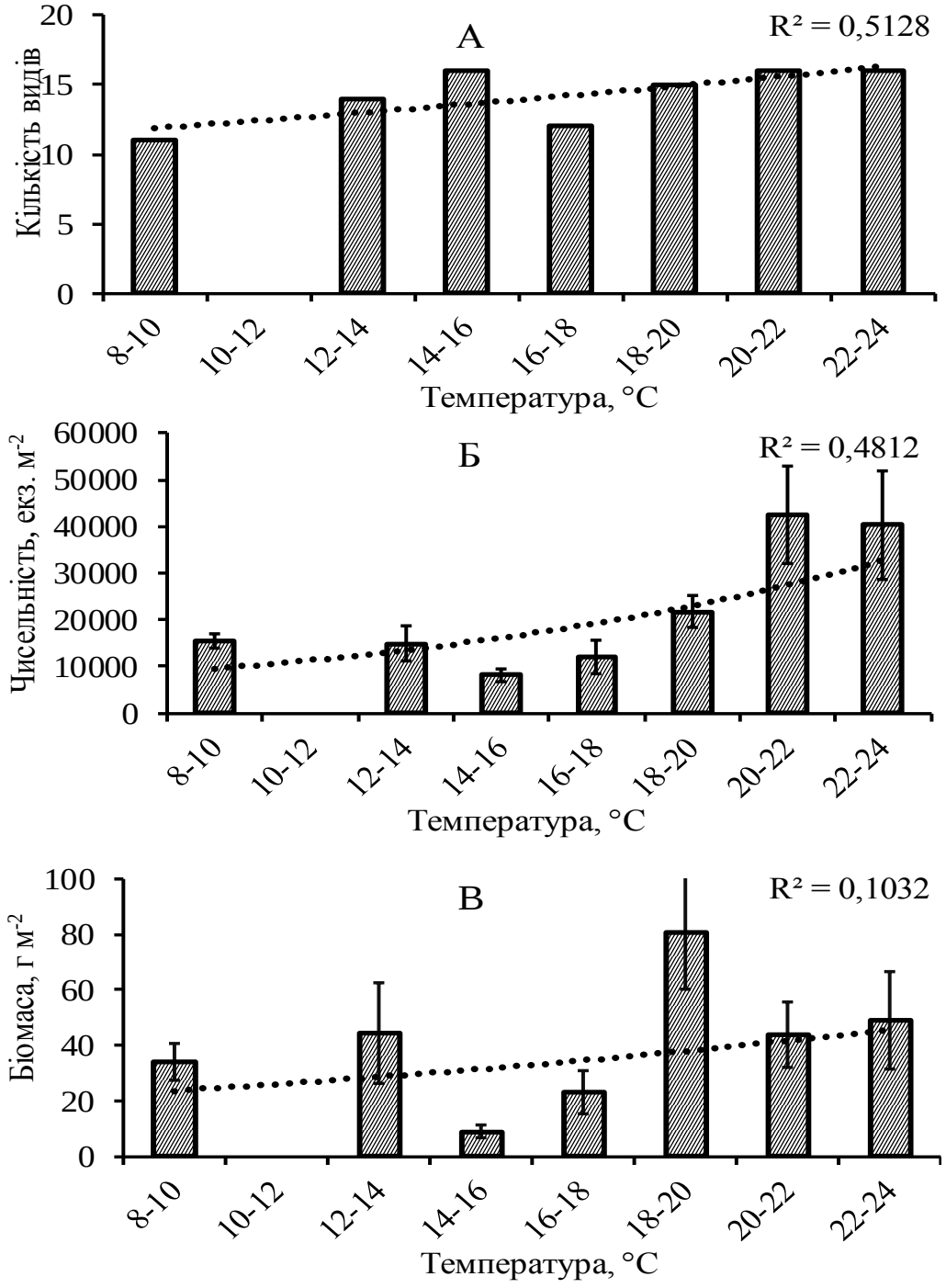

Рис. 5.10. Кількісні показники представників угруповання Amphipoda при різному температурному режимі на твердих субстратах ОМР (2002–2017 рр.)

Значення коефіцієнту детермінації (R^2 = 0,48) вказує на середню залежність чисельності амфіпод від температурного фактору. Вплив температури води на біомасу представників угруповання Amphipoda дуже слабкий (R^2 = 0,10). Зустрічальність амфіпод в угрупованнях обростань при всіх значеннях температури завжди однакова – 100 %.

Мінімальні чисельність та біомаса угруповання Amphipoda виявлені при температурах 14–16 °С – 8157±1442 екз.·м$^{-2}$ і 8,74±2,33 г·м$^{-2}$, яку формують 16 видів амфіпод. Максимальні значення чисельності зареєстровані при температурах 20–22 °С – 42491±10525 екз.·м$^{-2}$, яку також формують 16 видів. Максимальну біомасу відзначено при температурах 18–20 °С – 81,01±20,99 г·м$^{-2}$, яку формують 15 видів амфіпод.

Одеський морський регіон – м'які субстрати. Проби на м'яких ґрунтах в ОМР відбирались в діапазоні температур від 4 °С до 30 °С. Кількість видів поступово зменшується з збільшенням температури. Мінімальна кількість видів зареєстрована при температурах 24–26 °С – *A. diadema*, *D. spinosa*, *M. gryllotalpa*, і при 28–30 °С – *A. diadema*, *B. guilliamsoniana* і *N. guttatus*. Максимальна кількість видів амфіпод (19 видів) зареєстрована при діапазоні температур 14–16 °С. При температурах вище 24 °С кількість видів зменшується. В діапазоні температури 24–26 °С виявлено 3 види (*A. diadema*, *D. spinosa*, *M. gryllotalpa*), при температурах 26–28 °С зареєстровано 4 види (*A. diadema*, *C. bonellii*, *M. palmata*, *M. gryllotalpa*) та при 28–30 °С мешкають (*A. diadema*, *B. guilliamsoniana*, *N. guttatus*).

Зустрічальність поступово збільшується зі збільшенням температури. Від 4 до 22 °С – 34,15–82,76 % відповідно, вище 22 °С зустрічальність амфіпод зменшується. Значення коефіцієнт детермінації (R^2 = 0,45) свідчить про більш значний вплив температурного фактору на зустрічальність представників угруповання амфіпод на м'яких субстратах ОМР (рис. 5.11).

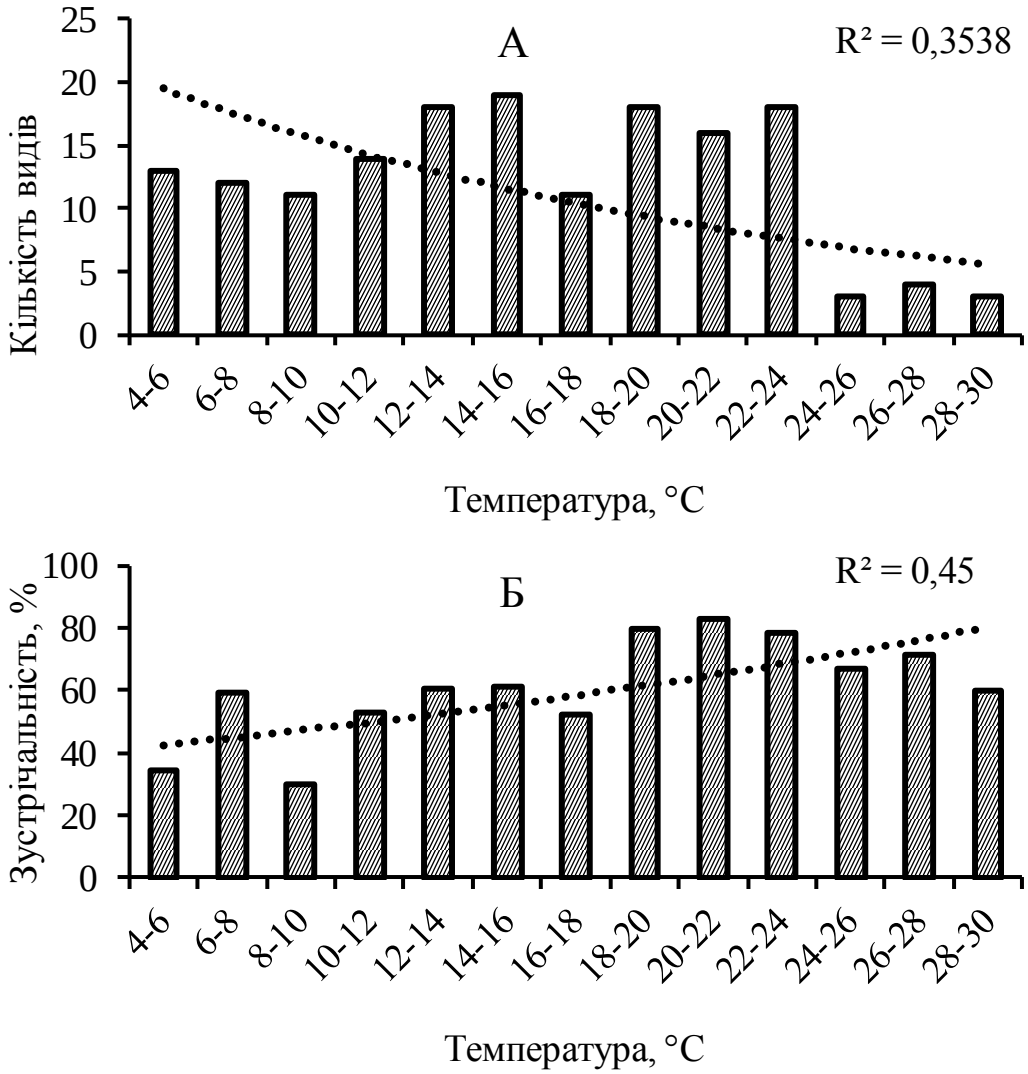

Рис. 5.11. Динаміка кількісних показників представників угруповання Amphipoda при різних температурах на м’яких ґрунтах в Одеському морському регіоні

Чисельність представників угруповання Amphipoda на м’яких ґрунтах поступово збільшується від 4 °С до 22 °С – від 38±16 екз.·м$^{-2}$ до 1012±415 екз.·м$^{-2}$ відповідно. Вище 22 °С чисельність поступово зменшується. Як видно з представленого рисунку, температура на біомасу різноногих ракоподібних практично не впливає. Відповідно до коефіцієнта детермінації плив температурного фактору на кількість видів, чисельність, та біомасу амфіпод незначний (рис. 5.11, рис. 5.12).

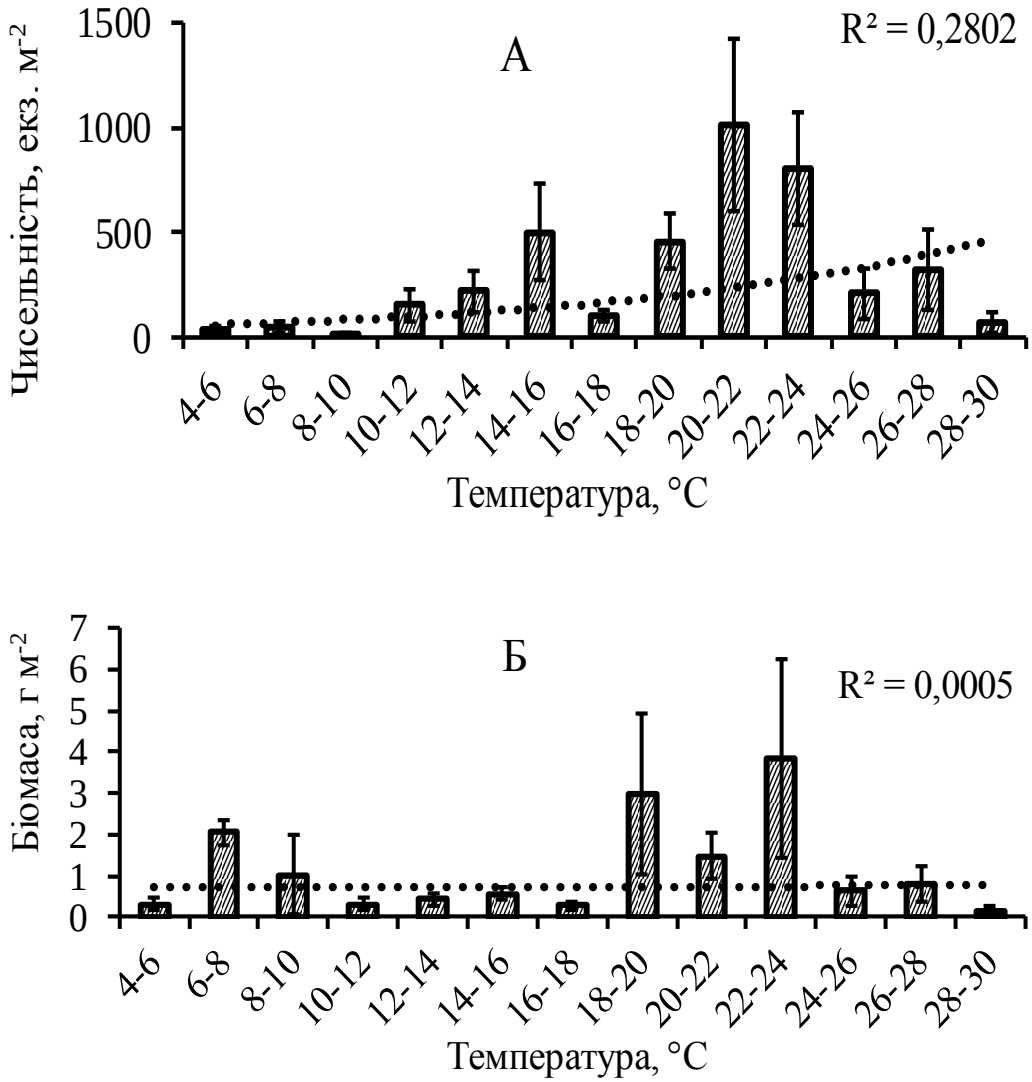

Рис 5.12. Динаміка чисельності (А) і біомаси (Б) представників угруповання Amphipoda при різних температурах на м'яких ґрунтах в Одеському морському регіоні (2002–2017 рр.)

Придунайський район Чорного моря. На мулистих ґрунтах Придунайського району Чорного моря проби відбиралися при температурах від 4 °С до 26 °С, при такому великому діапазоні температур кількість видового багатства розподілялось нерівномірно і в цілому слабо корелює. Під час досліджень, проведених з 2002 по 2017 рр., встановлено, що при діапазоні температур 4–6 °С в цій акваторії був присутній лише один вид – *A. diadema*. Також небагато видів виявлено при температурах 18–20 °С – *A. diadema*, *M. runcicorne*, *P. marina* і при температурах 20–22 °С – *A. diadema*,

C. volutator, *P. maeoticus*. Максимальна кількість видів – 10 встановлена при температурах 12–14 °С і 16–18 °С (рис. 5.13).

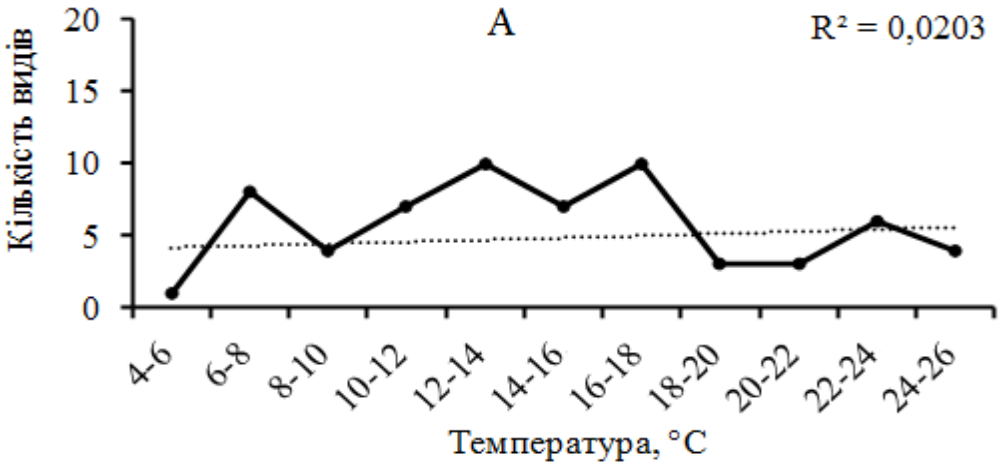

Рис 5.13. Динаміка кількості видів угруповання Amphipoda при різних температурах в Придунайському регіоні Чорного моря (2002–2017 рр.)

Підвищення температури корелює з зустрічальністю амфіпод. При температурі придонної води від 4–6 °С і 6–8 °С зустрічальність амфіпод була мінімальною та дорівнювала 25 %. При майже максимальних показниках температури придонних шарів води (24–26 °С) зустрічальність бокоплавів сягає до 69,0 % (рис. 5.14).

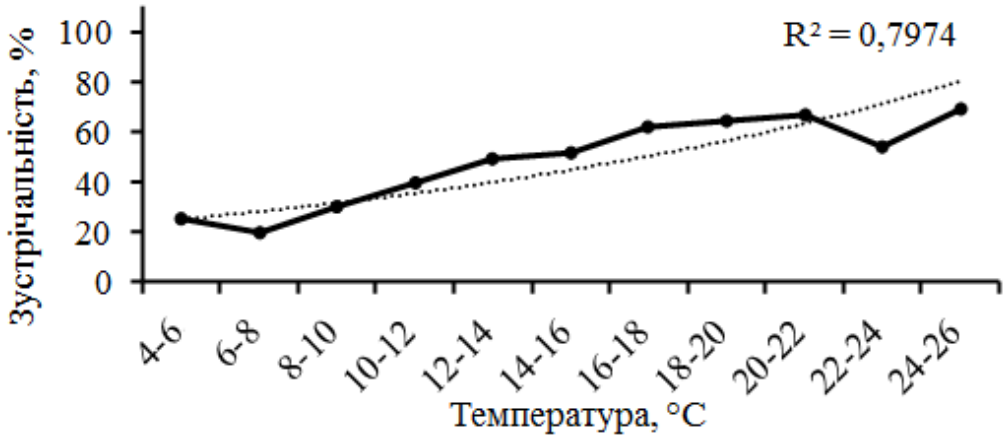

Рис 5.14. Динаміка зустрічальності представників угруповання Amphipoda при різних температурах в Придунайському регіоні Чорного моря (2002–2017 рр.)

Чисельність і біомаса також корелюють з збільшенням температури (R^2 = 0,75 і R^2 = 0,51 відповідно). Найменша чисельність зареєстрована при мінімальних температурах. При 4–6 °С – 3±2 екз.·м$^{-2}$ та при 6–8 °С – 4±2 екз.·м$^{-2}$ (рис. 5.15).

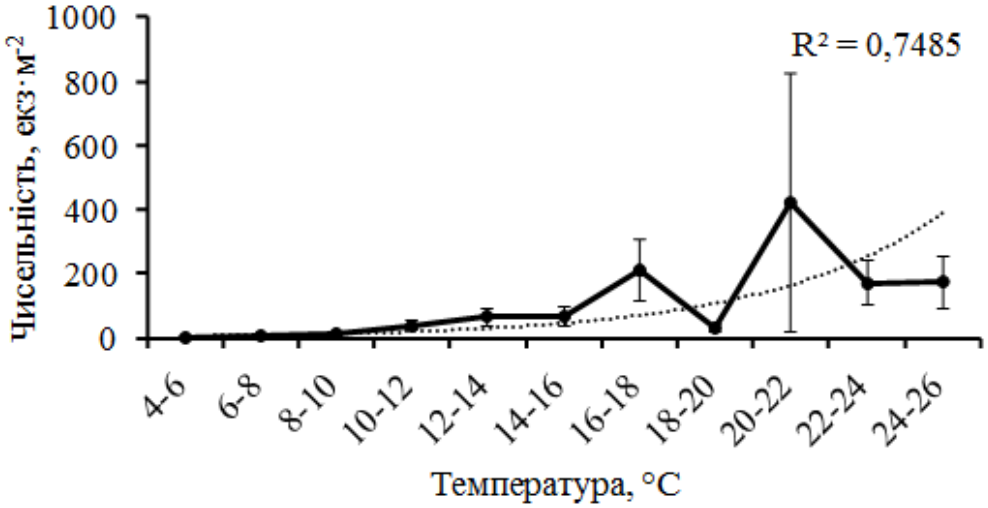

Рис 5.15. Динаміка чисельності представників угруповання Amphipoda при різних температурах в Придунайському регіоні Чорного моря (2002–2017 рр.)

Максимальна щільність представників угруповання Amphipoda – 422±404 екз.·м$^{-2}$ відзначена при температурах 20–22 °С і була сформована всього трьома видами (*A. diadema*, *C. volutator*, *P. maeoticus*).

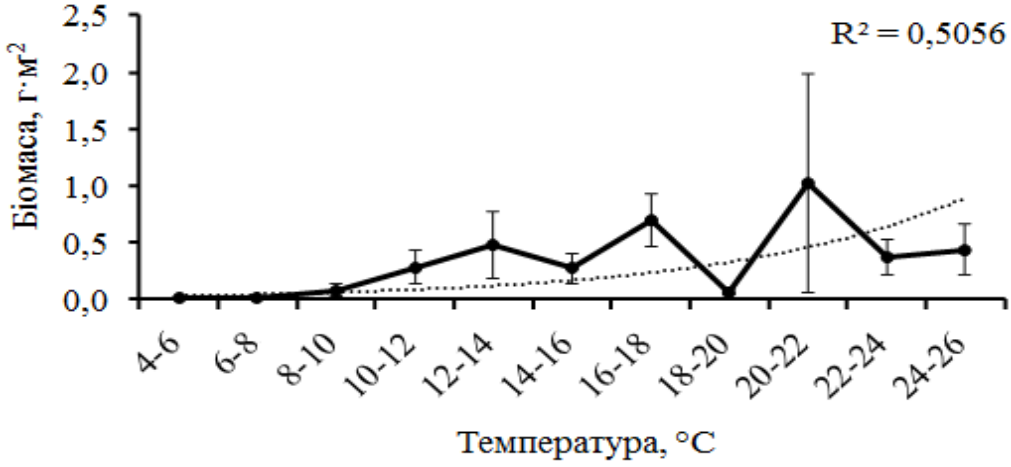

Рис 5.16. Динаміка біомаси представників угруповання Amphipoda при різних температурах в Придунайському регіоні Чорного моря (2002–2017 рр.)

Мінімальна біомаса зареєстрована при 6–8 °С – 0,01±0,004 г·м$^{-2}$ і при 4–6 °С – 0,02±0,01 г·м$^{-2}$ і утворювалась *A. diadema*. Максимальна біомаса представників ряду Amphipoda формувалася при температурах 20–22 °С – 1,02±0,97 г·м$^{-2}$ – *A. diadema*, *C. volutator* і *P. maeoticus* (рис. 5.16).

Григорівський лиман. Проби в Григорівському лимані відібрані при температурах води від 5 до 30 °С. У крайніх значеннях цього діапазону кількість видів, зустрічальність і інші кількісні показники угруповання амфіпод були мінімальними (рис. 5.17).

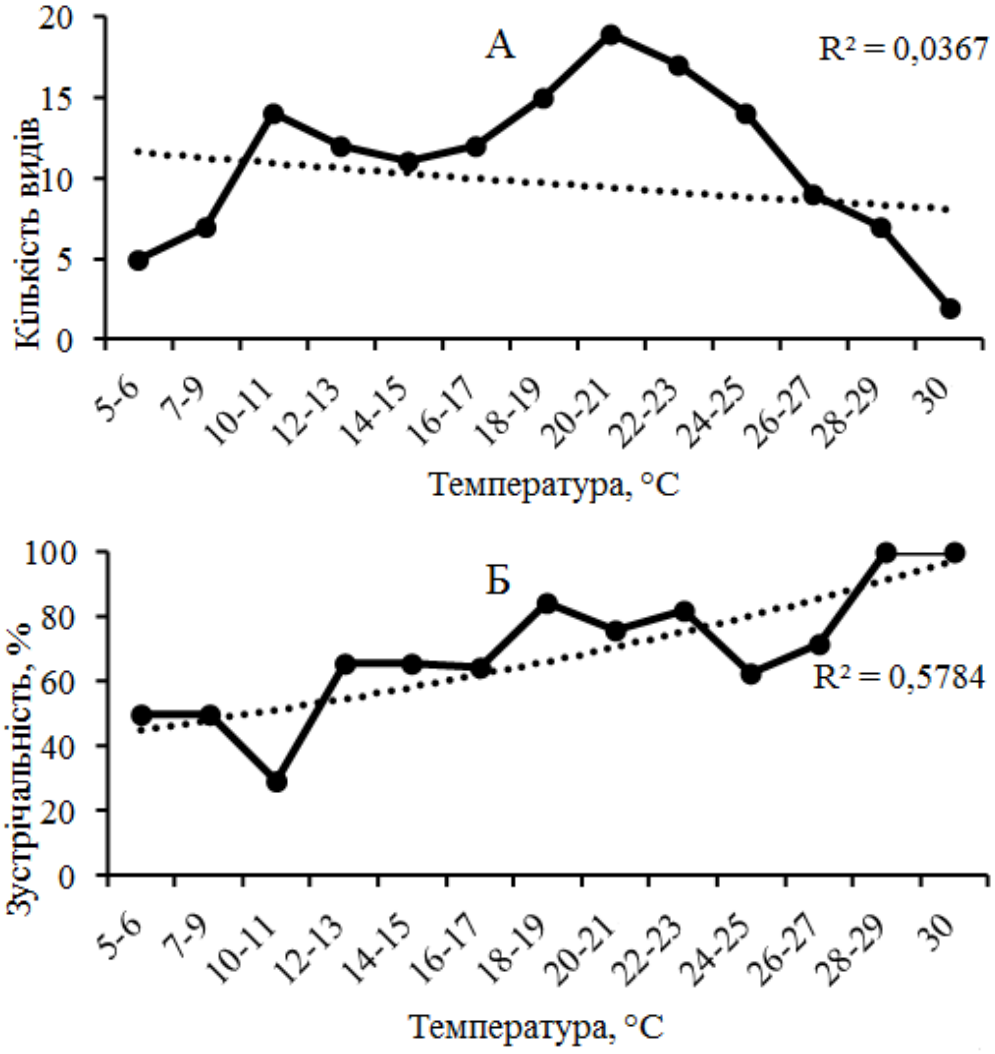

Рис. 5.17. Динаміка кількісних показників угруповання Amphipoda при різних температурах в Григорівському лимані (2002–2017 рр.)

Так само слід враховувати, що екстремальні, як для амфіпод, значення температури значно змінюються у прибережній зоні. Багаторічні дослідження в Григорівському лимані показали, що для формування видового різноманіття ракоподібних оптимальними показниками температури є 18–24 °С. При цьому спостерігається слабка залежність кількості видів від зміни температури в широкому діапазоні – 5–30 °С. При аналізі отриманого матеріалу встановлена пряма залежність зустрічальності різних видів амфіпод при збільшенні температури води у дна. При збільшенні температури води від 10 до 28–30 °С зустрічальність амфіпод підвищується від 29,3 до 100,00 % (R^2 = 0,58) (рис. 5.17).

Збільшення температури слабо позначається на значеннях чисельності і біомаси. Можливо, ці залежності можна пояснити тим, що при екстремальних температурах виживає один або кілька видів, які і зустрічаються найчастіше.

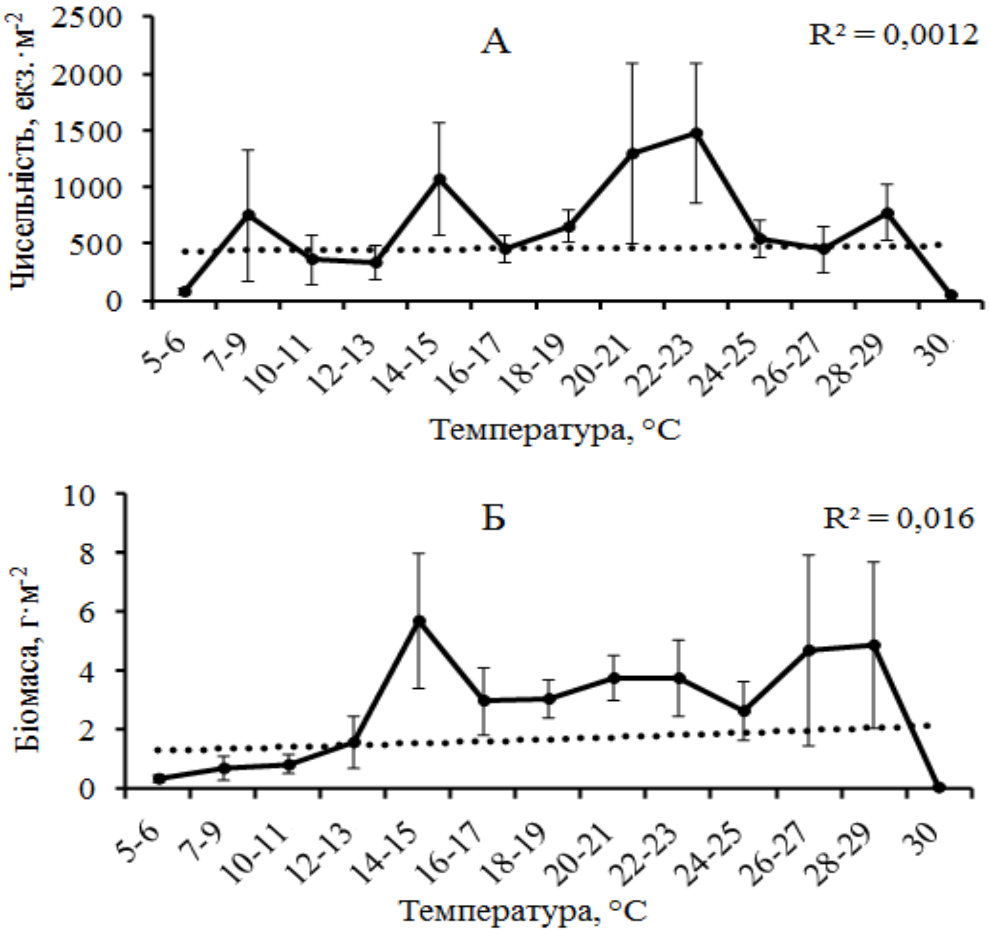

Рис. 5.18. Динаміка чисельності і біомаси представників угруповання Amphipoda при різних температурах в Григорівському лимані (2002–2017 рр.)

При температурі 22–23 °С зареєстровані максимальні показники чисельності – 1479±616 екз.·м$^{-2}$ при біомасі – 3,740±1,291 г·м$^{-2}$. Максимальна біомаса різноногих ракоподібних виявлена при температурах придонного шару води 14–15 °С і 28–29 °С – 5,687±2,304 г·м$^{-2}$ і 4,858±2,818 г·м$^{-2}$ (рис. 5.18).

5.4. Вплив солоності на формування кількісних показників.

Процеси формування видового різноманіття, зустрічальності, щільності поселень та біомаси представників угруповання Amphipoda при різних показниках солоності морської води аналізувалися на основі багаторічних даних з 2002 до 2017 рр. в Одеському морському регіоні, Дунайському передгирлового району та Григорівському лимані. Саме в цих акваторіях формування показників угруповань амфіпод при змінах солоності на протязі року досліджені найбільш ретельно.

При наших дослідженнях солоність в придонних шарах води в Одеському морському регіоні з 2002 по 2017 р. коливалася від 8,48 до 18,01 ‰. Відповідно до загальноприйнятої класифікації – це солоноватоводна зона (міксогалінна, або солонувата – 0,5–30 ‰), проте в умовах Чорного моря це типово морські умови (Константинов 1986; Грезе 1977). Більшість видів, характерних для ПЗЧМ, мешкають і в Середземному морі, і в північній частині Атлантичного океану і прилеглих морів, тобто, всі вони відносяться до еврігалинних морських організмів (Грезе 1977, 1985). За роки досліджень встановлено, що винятки становлять лише *P. maeoticus*, *D. villosus* і *E. ischnus*. *D. villosus* і *E. ischnus*, які віддають перевагу сильно опрісненим акваторіям моря. Ці види були виявлені в місцях виходу ґрунтових вод Одеської затоки (Воробьева & Кудренко 2005). *P. maeoticus*, мешкають на урізі води і витримують значне опріснення та віддають перевагу естуаріям річок.

Одеський морський регіон. Найбільша кількість видів амфіпод в ОМР зареєстрована в діапазоні солоності від 16 до 18 ‰ – на твердих субстратах

16, на м’яких субстратах 23. В цілому в ОМР кількість видів збільшується при збільшені солоності, що підтверджується статистично – коефіцієнт детермінації для твердих субстратів дорівнював 0,90, для м’яких субстратів – 0,88. слабо при збільшенні солоності, але при значеннях більше і менше вказаного діапазону кількість видів падає. На твердих субстратах найбільшу кількість видів (16) зареєстровано при солоності 16–18 ‰ (рис. 5.19).

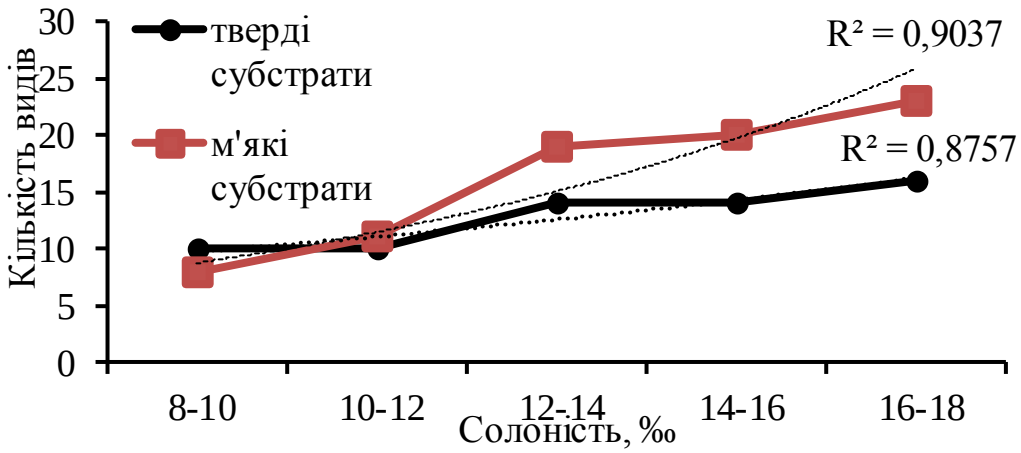

Рис. 5.19. Динаміка таксономічного складу угруповання Amphipoda під впливом солоності на різних ґрунтах Одеського регіону

На твердих субстратах мінімальна кількість видів зареєстрована при солоності від 8–12 ‰ –10, на м’яких субстратах при солоності 8–10 ‰ – 8 видів. Значну кількість видів на м’яких субстратах при солоності 16–18 ‰ можливо пояснити тим, що крім специфічних для цього типу субстрату видів (*A. diadema*, *B. guilliamsoniana* та *P. marina*), в проби попали види, що мешкають в обростаннях або вільно пересуваються – *A. ramondi*, *C. baeri*, *C. bonellii*, *C. chelicorne*, *C. volutator*, *D. spinosa*, *E. difformis*, *E. olivii*, *G. subtypicus*, *G. aequicauda*, *G. insensibilis*, *A. perieri*, *J. ocia*, *M. palmata*, *M. gryllotalpa*, *M. minutus*, *N. guttatus*, *P. longimanus*, *P. maeoticus*, *S. monoculoides*.

Зустрічальність амфіпод на м’яких субстратах слабо залежить від змін солоності (R^2= 0,07). Найчастіше (P = 81,3 %) амфіподи зустрічаються при

солоності 10–12 ‰, мінімальні значення зустрічальності (33,3 %) виявлені при солоності – при 8–10 ‰. Зустрічальність представників угруповання Amphipoda в угрупованнях обростань – 100 % (рис. 5.20).

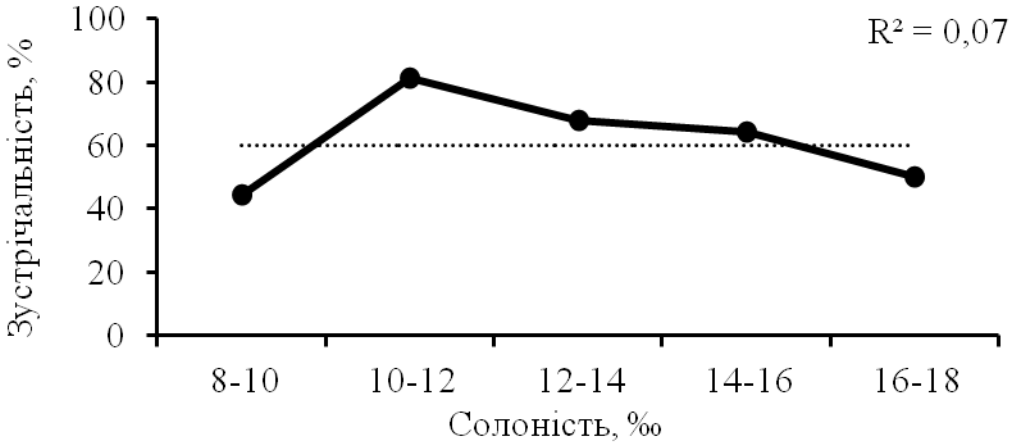

Рис. 5.20. Динаміка зустрічальності представників угруповання Amphipoda на м’яких ґрунтах Одеського морського регіону при різних показниках солоності

При аналізі кількісних показників угруповання амфіпод в ОМР на твердих субстратах встановлено, що мінімальні середні багаторічні показники чисельності 1925±725 екз.·м$^{-2}$ і 4635±1428 екз.·м$^{-2}$ формуються при найменшій солоності – 18–20 ‰. Максимальна середня багаторічна чисельність відмічена при солоності 14–16 ‰. В той же час чисельність різноногих ракоподібних на м’яких ґрунтах значно менше ніж на твердих субстратах. Максимальна середня багаторічна чисельність представників угруповання амфіпод зареєстрована при солоності 10–12 ‰ (1873±1493 екз.·м$^{-2}$), мінімальна при солоності більше 8–10 ‰ (1925±725 екз.·м$^{-2}$). На обох типах субстратів мінімальні значення чисельності мінімальні при крайніх значеннях солоності (рис. 5.21).

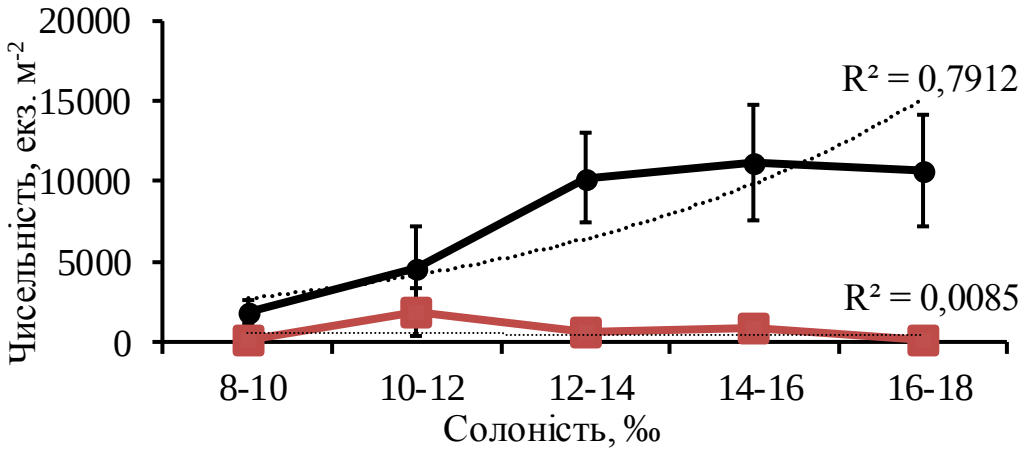

Рис. 5.21. Динаміка чисельності представників угруповання Amphipoda на м’яких ґрунтах Одеського морського регіону при різних показниках солоності на різних типах субстратів

Під час аналізу матеріалу, відібраного на твердих субстратах ОМР встановлено, що оптимальне значення солоності для формування найбільшої біомаси є солоність від 12 до 16 ‰. При таких показниках солоності в угрупованнях обростань біомаса амфіпод досягала 10,892±3,834 г·м$^{-2}$. Мінімальне значення біомаси зареєстровано при солоності 8–10 ‰ – 1,598±0,013 г·м$^{-2}$ (рис. 5.22).

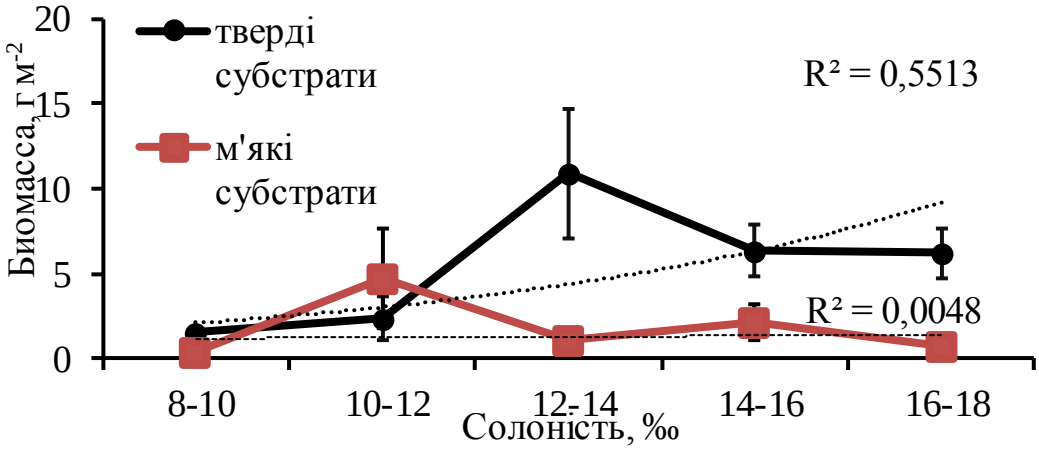

Рис. 5.22. Динаміка чисельності представників угруповання Amphipoda на м’яких ґрунтах Одеського морського регіону при різних показниках солоності

Коливання солоності безпосередньо впливають на зміну чисельності (R^2 = 0,79) та біомаси (R^2 = 0,55) угруповань амфіпод на твердих субстратах. Для різноногих ракоподібних, що мешкають на м'яких субстратах в ОМР оптимальною для утворення біомаси є солоність 10–12 ‰, середній багаторічний показник біомаси при такій солоності досягав 4,722±2,902 г·м$^{-2}$. Мінімальні показники біомаси зареєстровані при солоності 8–10 ‰ – 0,407±0,179 г·м$^{-2}$ (рис. 5.22).

Придунайський район Чорного моря. У Придунайському регіоні солоність води в період досліджень коливалась від 0 до 16–18 ‰. Багаторічні дослідження дозволили встановити, що зі збільшенням солоності кількість видів збільшується, але при цьому загальна зустрічальність амфіпод зменшується (рис. 5.23).

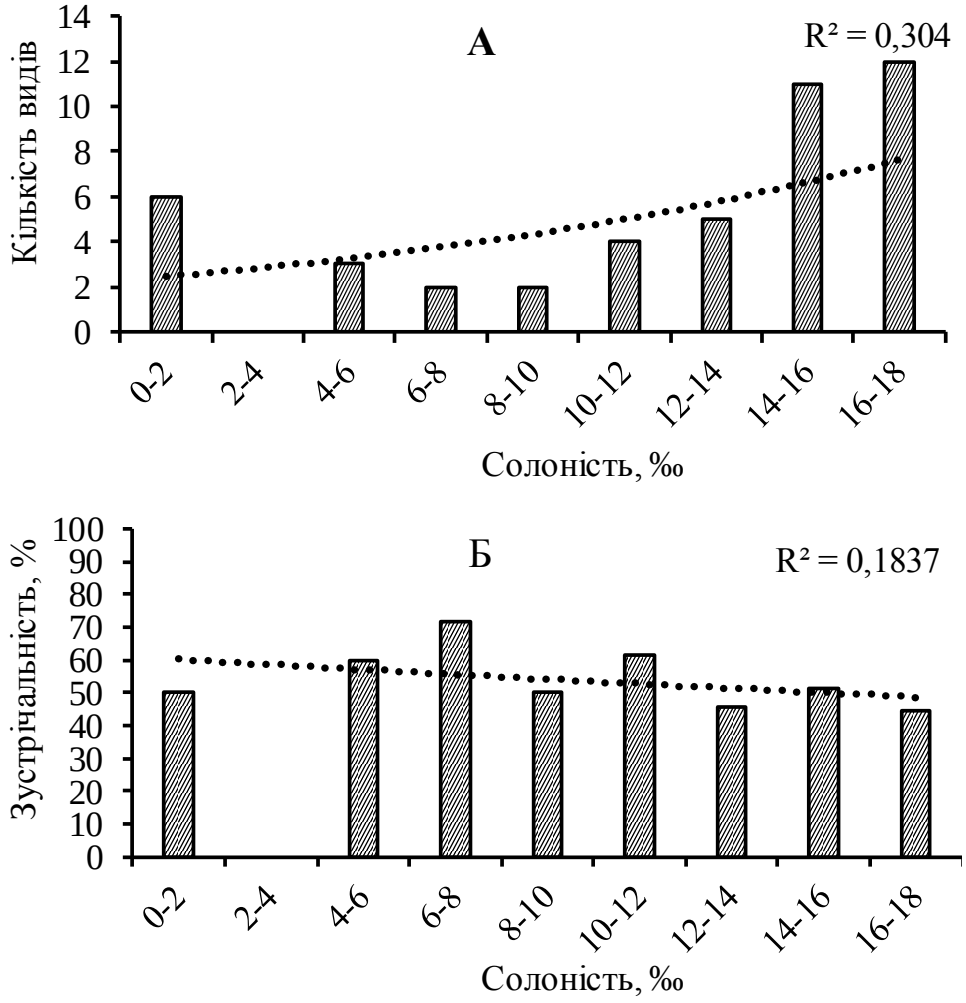

Рис. 5.23. Кількість видів (А) та зустрічальність (Б) представників угруповання Amphipoda при різній солоності в Придунайському регіоні

Найбільша кількість видів зареєстрована при солоності від 14 до 18 ‰ – 11 і 12 видів відповідно. Найбільш висока зустрічальність амфіпод зареєстрована в діапазоні солоності від 4 до 6 ‰ (P = 71,43 %) і при солоності від 10 до 12 ‰ (P = 61,54 %) (рис. 5.23).

Найменша кількість видів амфіпод зареєстрована при солоності від 6 до 8 ‰ (*A. diadema* і *P. maeoticus*), і при солоності від 8 до 10 ‰ (*A. diadema* і *C. volutator*). Цей факт додатково підтверджує тезу про еврібіонтність *A. diadema*, яка зустрічається майже повсюдно в ПЗЧМ і при всіх діапазонах солоності. При опріснені цього району Чорного моря водою річки Дунай вони зустрічаються часто і є практично домінуючим видом амфіпод у макрозообентосі. Так, при солоності від 6 до 8 ‰ зустрічальність *A. diadema* – 57,14 %, і при солоності від 8 до 10 ‰ – 37,50 %.

Також в досліджуваній акваторії спостерігається зростання показників чисельності при збільшенні солоності. Найбільша щільність поселень амфіпод відзначена при солоності 10–12 і 12–14 ‰ – 208±161 екз.·м$^{-2}$ і 173±121 екз.·м$^{-2}$, відповідно. З'ясовано, що в Одеському морському регіоні загальну чисельність бокоплавів при 10–12 ‰ формують *A. diadema*, *C. baeri*, *C. volutator* і *P. obesus*, при 12–14 ‰ чисельність формують *A. diadema*, *C. nobile*, *C. volutator*, *G. subtypicus* і *M. gryllotalpa* (рис. 5.24).

Найбільше значення біомаси зареєстровано при солоності 0–2 ‰ – 1,05±1,00 г·м$^{-2}$, яку формують *A. diadema*, *C. bonellii*, *C. volutator*, *C. olivii*, *P. obesus* і *P. maeoticus*. Найнезначніша біомаса відзначена при солоності 6–8 ‰ і при 8–10 ‰ – 0,05±0,03 г·м$^{-2}$ і 0,05±0,33 г·м$^{-2}$, відповідно (рис. 5.24). Біомасу при найбільшій солоності (16–18 ‰) – 85,09±25,12 г·м$^{-2}$ утворюють 10 видів (*A. diadema*, *C. bonellii*, *M. runcicorne*, *D. spinosa*, *D. villosus*, *C. olivii*, *M. gryllotalpa*, *N. guttatus*, *P. longimanus* і *P. marina*) (рис. 5.24).

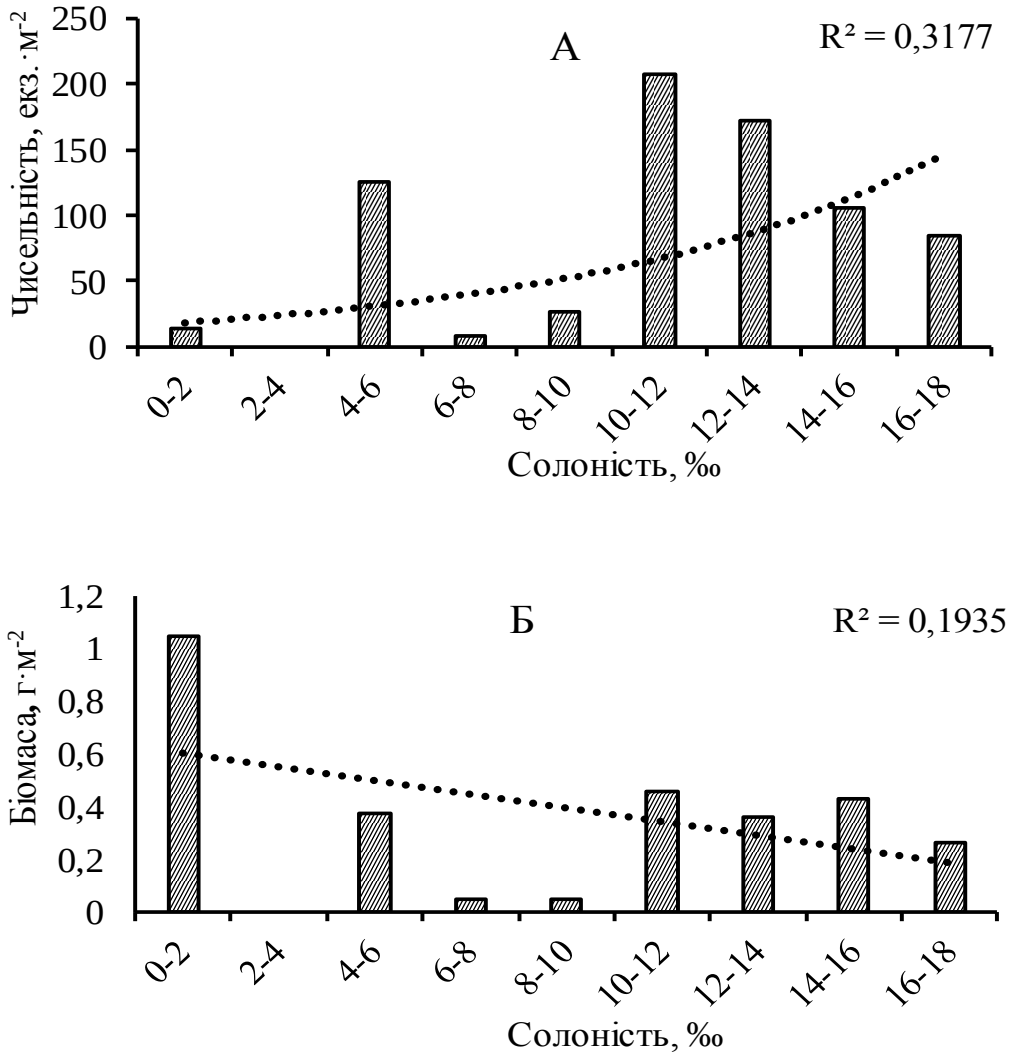

Рис. 5.24. Чисельність (А) та біомаса (Б) представників угруповання Amphipoda при різній солоності в Придунайському регіоні

Наявність представників понто-каспійської фауни (*P. maeoticus*, *P. obesus*, *D. villosus*, і *C. nobile*) і типово морської фауни для Чорного моря (*A. diadema*, *C. volutator* і *C. baeri*) вказує на складність і різноманітність умов формування угруповання Amphipoda в передгирлових акваторіях річок в Чорному морі та на їх еврігалиність. Значення коефіцієнту детермінації для кількісних характеристик угруповання Амфіпод не досягають 0,5, що свідчить про слабкий вплив солоності на ці показники в цієї частині ПЗЧМ.

Григорівський лиман. За час досліджень амфіподофауни в Григорівському лимані солоність змінювалася від 4 до 18 ‰. Найбільша кількість видів відзначена при солоності від 10 до 16 ‰. В досліджуваний період в лимані зона з низькою солоністю значно зменшилась, тому при низьких значеннях солоності – 4–5 ‰ в лимані зареєстровані лише *G. aequicauda* і *C. volutator*, але зустрічаються вони майже у 100 % проб в цьому діапазоні солоності. При найбільших показниках солоності (18 ‰) зареєстровані *C. bonellii*, *M. gryllotalpa* і *P. longimanus* (рис. 5.25).

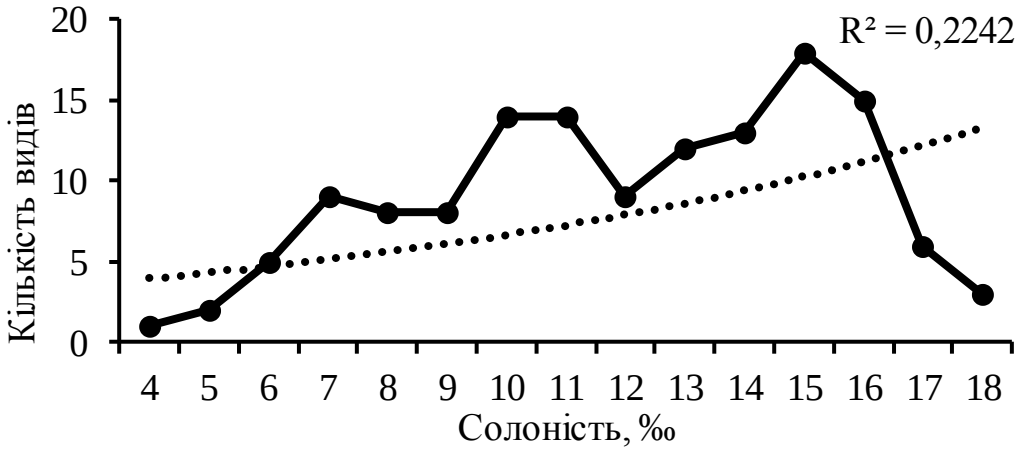

Рис. 5.25. Динаміка кількості видів представників угруповання Amphipoda при різній солоності в Григорівському лимані

З представленого рисунку (рис. 5.25) видно що при урахуванні всіх показників солоності вплив солоності на кількість видів незначний ($R^2 = 0,22$). Наявні дані статистично підтверджують що зі збільшенням солоності зустрічальність зменшується ($R^2 = 0,60$), при цьому зустрічальність цих ракоподібних в водоймі велика ($P > 50$) (рис. 5.26).

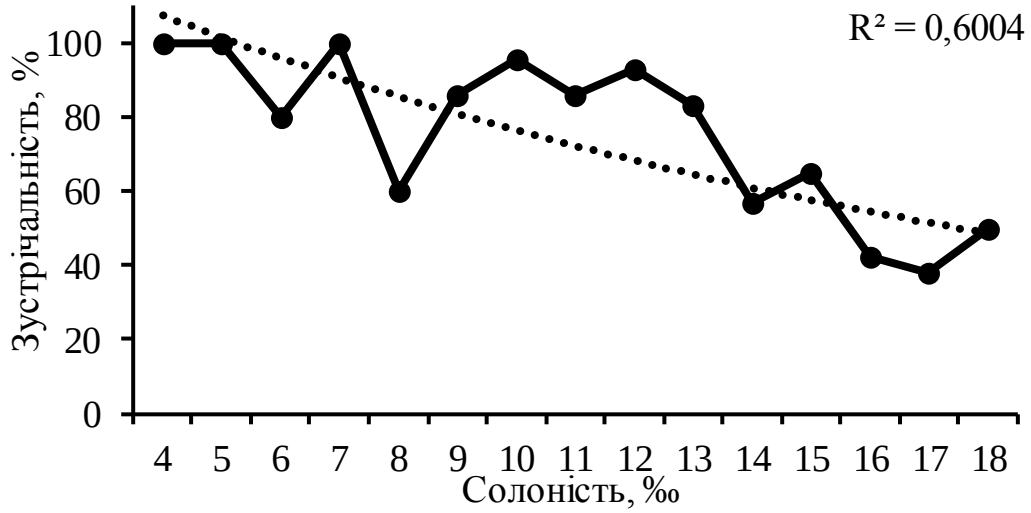

Рис. 5.26. Динаміка кількості видів (А) і зустрічальність (Б) представників угруповання амфіпод при різній солоності в Григорівському лимані

Найменші показники чисельності зареєстровані в крайніх значеннях солоності (4 і 17–18 ‰) та при 7 ‰ (*A. diadema, C. baeri, C. bonellii, G. insensibilis, M. palmata, M. gryllotalpa*). Максимальні показники багаторічної середньої чисельності зареєстровані при 9 ‰ та 15 ‰. Біомаса представників угруповання амфіпод в лимані поступово і нерівномірно зменшується при збільшені солоності. Максимального значення біомаси досягала при 5 ‰ – 21,000±0,003 г·м$^{-2}$, що була утворена двома видами (*G. aequicauda* і *C. volutator*). Мінімальна біомаса різноногих ракоподібних зареєстрована при 4 ‰ (*G. aequicauda* – 0,305±0,001 г·м$^{-2}$), при 8 ‰ – 0,693±0,344 г·м$^{-2}$ утворена відразу 8 видами (*A. diadema, A. ramondi, C. volutator, D. spinosa, G. aequicauda, M. gryllotalpa, O. cavimana, P. longimanus*), та при солоності 18 ‰ – 0,180±0,143 г·м$^{-2}$ (*C. bonellii, M. gryllotalpa, P. longimanus*) (рис. 5.27).

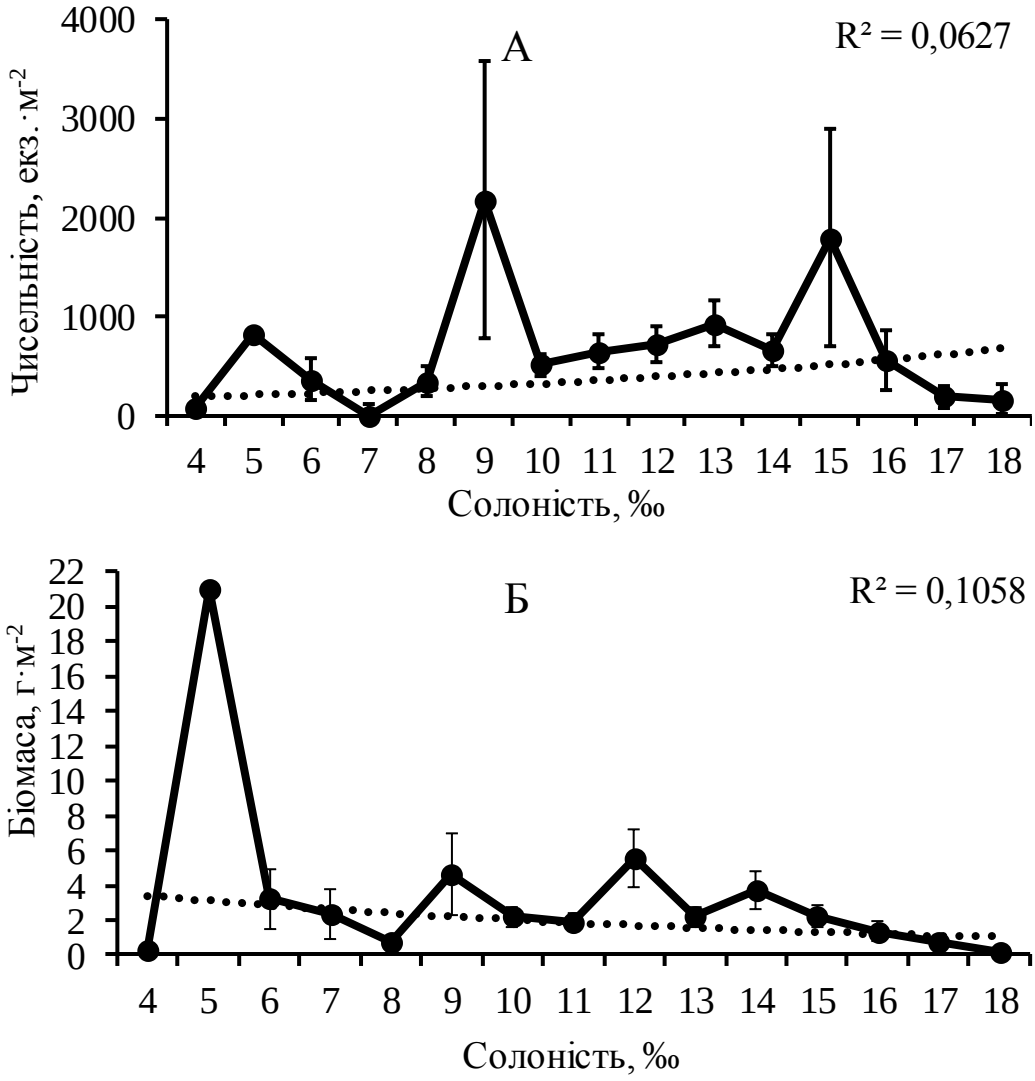

Рис. 5.27. Динаміка чисельності (А) і біомаса (Б) амфіпод Григорівського лиману при різній солоності

ВИСНОВКИ

1. На українському шельфі Чорного моря виявлено 39 видів амфіпод, що належать до 21 родини та 33 родів. Найбільша різноманітність амфіпод відзначена в ОМР – 29 видів, в Придунайському районі – 20, відкритих затоках (Ягорлицькій, Тендрівській і Каркінітській) – 19. Багаторічні дослідження показали, що спільними для вказаних акваторій є лише 4 види: *A. diadema*, *D. spinosa*, *M. palmata*, *M. gryllotalpa*. Для Дофінівського, Сухого, Тилігульского та Григорівського лиманів спільними є два види: *C. bonellii*, *G. aequicauda*.
2. Виявлено, що найбільш висока зустрічальність амфіпод притаманна угрупованням амфіпод обростань твердих субстратів ОМР (100 %), району о. Зміїний (95,65 %) та заростям водної рослинності Ягорлицької (92,3 %) та Каркінітської (92,31 %) заток. Найбільша фауністична подібність амфіпод відзначена для географічно близьких і подібним за умовами існування для амфіпод м'яких субстратів ОМР і Григорівського лиману (89,04 %), а також для Ягорлицької та Тендрівської заток – 81,5 %.
3. Встановлено, що на протязі року в Придунайському районі всі кількісні показники були найбільшими в осінній сезон, що визначається біологією масового виду *A. diadema*. В Григорівському лимані кількість видів та чисельність амфіпод були найбільшими в літній сезон, в той час як зустрічальність і біомаса – у весняний сезон внаслідок масового розмноження. На твердих субстратах ОМР при стовідсотковій зустрічальності кількість видів найбільша в літній період, що пов'язано з розвитком обростань, а відповідно джерел харчування і місць для схованок. Показники чисельності та біомаси найбільші з причини розмноження в цей період більшості видів угруповання амфіпод.
4. Аналіз багаторічної динаміки популяції амфіпод, розглянутий на прикладі Придунайського району, Григорівського лиману і ОМР (на двох типах субстрату) показав що вона в цілому стабільна, але має слабку

тенденцію до скорочення кількості видів амфіпод, що чітко підтверджено для Григорівського лиману в період з 2002 по 2017 рр. В той же час, в Придунайському районі інші кількісні показники угруповання амфіпод зростали. В ОМР на обох типах субстратів всі кількісні показники мають тенденцію до зменшення, за винятком біомаси амфіпод на твердих субстратах. В Григорівському лимані кількість видів амфіпод, їх зустрічальність мають тенденцію до збільшення, чисельність та біомаса до зменшення, але коефіцієнт детермінації не досягають 0,5.

5. Встановлено, що найбільша чисельність бокоплавів характерна для обростань твердих субстратів верхньої субліторалі острова Зміїний і ОМР – 34903±4905 екз.·м$^{-2}$ і 14303±1655 екз.·м$^{-2}$ відповідно. Мінімальні показники щільності поселень і біомаси встановлені для мулистих ґрунтів акваторії Придунайського району (94±19 екз.·м$^{-2}$ і 0,3±0,1 г·м$^{-2}$). Це визначається харчовими вподобаннями та біологією масових видів, більшість яких є рослиноїдними та детритофагами, та будують свої схованки на таломах водоростей, в той час як на м'яких ґрунтах такої можливості немає (за винятком спеціалізованих видів).
6. Встановлено, що на твердих субстратах ОМР найбільша кількість видів (19) зареєстрована в вузькоприбережної зоні де присутні види, що мешкають переважно в зоні субліторалі, вище зони запліску та виходах прісних вод. Мінімальна кількість видів – на глибинах понад 10 м (6 видів), де водоростевого субстрату менше, він може замулюватись і засипатись піском.
7. Відзначено поступове зменшення показників чисельності та біомаси амфіпод при збільшенні глибини, що обумовлене зміною типу субстрату та біологією видів: у ОМР при переході глибини від 2 м до 12 м чисельність зменшилась більш ніж у 500 разів і складала відповідно 19111±2261 екз.·м$^{-2}$ і 1461±567 екз.·м$^{-2}$, біомаса зменшилась у 11 раз (від 33,9±4,4 г·м$^{-2}$ до 3,1±1,9 г·м$^{-2}$ відповідно). Така залежність характерна і для Григорівського лиману – чисельність в прибережній зоні була в 7 разів

більшою, ніж у центральній частині і складала відповідно 1095 ±242 екз.·м$^{-2}$ і 148±83 екз.·м$^{-2}$, біомаса була більше в 18 разів (3,7±0,4 г·м$^{-2}$ і 0,2±0,1 г·м$^{-2}$ відповідно). При переході глибини від 2 м до 26 м в Придунайському регіоні чисельність зменшується в 12 раз і складає відповідно 52±26 екз.·м$^{-2}$ до 4±2 екз.·м$^{-2}$, біомаса падає у 9 разів (від 0,1±0,1 г·м$^{-2}$ до 0,01±0,01 г·м$^{-2}$ відповідно).

8. Встановлено, що на твердих субстратах ОМР кількість видів, чисельність та біомаса угруповання амфіпод збільшується при зростанні температури від 8°С до 24°С, їх зустрічальність стовідсоткова. На м'яких субстратах ОМР при збільшенні температури від 4 до 30°С виявлена слабка тенденція до скорочення кількості видів. На показники чисельності і біомаси угруповання амфіпод температурний фактор в даній акваторії впливає слабо. Аналогічні залежності встановлені для Придунайського регіону і Григорівського лиману. Такий розподіл кількісних показників в усіх досліджених акваторіях обумовлений тим, що збільшення температури сприяє розвитку мікрофітобентосу і утворенню детриту, якими харчується значна кількість видів амфіпод.

9. Виявлено вплив збільшення солоності на кількість видів амфіпод в ОМР, Григорівському лимані та у Придунайському районі. При переході солоності від 8 ‰ до 16–18 ‰ кількість видів амфіпод збільшувалась і складала в середньому від 10 до 16 на твердих субстратах ОМР. У Григорівському лимані кількість видів змінювалась від 1 при 4 ‰ до 19 при 16 ‰. У Придунайському районі при зміні солоності від 6–8 ‰ до 16–18 ‰ кількість видів збільшувалась і складала в середньому від 2 до 12 відповідно. Також встановлено, що збільшення чисельності амфіпод в зазначених акваторіях північно-західній частині, прямо пропорційна збільшенню солоності.

СПИСОК ВИКОРАСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Аблямитова-Виноградова, З.А. 1949. О химическом составе беспозвоночных Черного моря. *Труды Карадагской биол. станции АН УССР*, 7: с. 3–49.

2. Александров, Б.Г., Большаков, В.Н. & Хуторной, С.А. 2003. Итоги и перспективы гидробиологических исследований прибрежных вод острова Змеиный. В: *Про перспективи комплексу наукових досліджень на острові Зміїний і прилеглому шельфі. Мат. наук-практ. наради-конф*, Київ, с. 16–24.

3. Алексеев, Р.П. & Синегуб, И.А. 1984. Влияние гидротехнических сооружений на фауну ракообразных прибрежной зоны моря. В: *Рациональное использование сырьевых ресурсов северо-западной части Черного моря*: *тез. докл. обл. науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов*, Одесса. с. 22–23.

4. Алексеев, Р.П. 1992. Амфиподы Ягорлыцкого залива. *Природные комплексы Черноморского государственного биосферного заповідник*, Киев, 56–58.

5. Арнольди, Л.В. 1941. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря: I. Южный берег Крыма. В: *Труды ЗИН АН СССР*, 7(2): с. 94–113.

6. Арнольди, Л.В. 1948. О литорали в Черном море. В: *Труды Севастопольской. биол. станции*, 6: с. 353–359.

7. Арнольди, Л.В. 1949. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря: II. Каркинитский залив. В: *Труды Севастопольской. биол. станции*, 7: с. 127–192.

8. Белофастова, И.П. & Гринцов, В.А. 2003. О находке акантелл скребня *Telosentis exiguus* у *Apherusa bispinosa* (Amphipoda, Calliopiidae) в Черном море. *Вестник зоологии*, 37(4.): 57–59.

9. Богатова, Ю.И., Бронфман, А.М., Виноградова, Л.А., Воробьева, Л.В., Гаркавая, Г.П., Деньга, Ю.М., Доценко, С.А., Кулакова, И.И.,

Мединец, В.И., Михайлов, В.И., Нижегородова, Л.И., Орлова, И.Г., Полищук, Л.Н., Рясинцева Н.И. & Синегуб. И.А. 1990. Современное состояние и тенденции изменения экосистемы. *Практическая экология морских регионов. Черное море*. Наукова думка, Киев.

10. Болтачёва, Н.А., Ревков, Н.К., Бондаренко, Л.В., Макаров, М.В., Копий, В.Г., Тимофеев, В.А. & Мазлумян С.А. 2008. *Макрозообентос акватории Карадагского природного заповедника*. Симферополь, 25: 150–174.

11. Большаков, В.С. 1970. *Трансформация речных вод в Черном море*. Наукова думка, Киев.

12. Большаков, В.С. 1967. Гидрологический очерк. В: *Биология северо-западной части Черного моря*. Наукова думка, Киев, с. 14–31.

13. Бондаренко, О.С., Синьогуб, І.О., Кудренко, С.А. & Рибалко, О.А. 2016. 6.2. Макрозообентос. В: *Контрольні спостереження в процесі експлуатації глибоководного суднового ходу Дунай-Чорне море (морська частина)*: *науково-дослідний звіт. № держрегістрації 0116U006985*. Одеса, с. 48–61.

14. Бондаренко, О.С., Синьогуб, І.О., Кудренко, С.А. & Рибалко, О.А. 2017. 6.2. Макрозообентос. В: *Контрольні спостереження в процесі експлуатації глибоководного суднового ходу Дунай-Чорне море (морська частина)*: *науково-дослідний звіт. № держрегістрації 0117U006329*. Одеса, с 65–78.

15. Брискина, М.М. 1963. Биотехнология массового разведения гаммарид. В: *Аннотации научных работ ВНИРО по плану 1962 г*. Москва, с. 31–32.

16. Бубнова, Н.П. & Холикова, Н.И. 1983. Методы изучения макрозообентоса. В: *Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений*. Гидрометеоиздат, Ленинград, с. 7–12.

17. Бучинский, П.Н. 1897. Фауна одесских лиманов. *Зап. Новорос. о-ва / естествоиспыт*, 21(1): 135–219.

18. Вагнер, Н.П. 1865. Отчет о зоологических исследованиях, произведенных на Южном берегу Крыма. *Ученые записки Казанского университета*, 1: 1–13.

19. Варигин, А.Ю. & Рыбалко, А.А. 2014. Межгодовая изменчивость макрозообентоса северной части Сухого лимана. *Вісник Одеського національного університету*, *Біологія*, 19. 2 (35): 53–60.

20. Варигин, А.Ю. 2013 а. *Сукцессионные изменения в структуре зооценоза обрастания Одесского залива Черного моря. Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: біологія*, 4(57): 33–38.

21. Варигин, А.Ю. 2013 б. Экзогенная сукцессия обрастания гидротехнических сооружений в Одесском заливе Черного моря. *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона: материалы VIII Международной конференции* (*26-7 июня 2013 г.*). ЮгНИРО, Керчь, с. 164–165.

22. Варигин, А.Ю. 2015. Половая структура популяции и цикл размножения Echinogammarus olivii (Crustacea, Amphipoda) в сообществе обрастания Одесского залива Черного моря. *Biosystems Diversity*, 23 (1): 39–43.

23. Варигин, А.Ю. 2016 г. Трофическая структура сообщества обрастания Одесского залива Черного моря. *Biosystems Diversity*, 24 (2): 276–282.

24. Варигин, А.Ю., & Рыбалко, А.А. 2009. Видовое разнообразие зообентоса Сухого лимана (Северное Причерноморье). В: *Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных екосистемах: материалы V Международной конференции*. Днепропетровск, с. 41–42.

25. Виноградов, А.К. & Хуторной С.А. 2013. *Ихтиофауна Одесского региона северо-западной части Черного моря* (*биологические, экологические, эколого-морфологические особенности*). Астропринт, Одесса.

26. Виноградов, К.А. & Закутский, В.П. 1967. Филлофорное поле Зернова. В: *Биология северо-западной части Черного моря*. Наукова думка, Киев, с. 158–176.

27. Виноградов, К.А. 1948. Обзор работ Карадагской биологической станции по фауне и флоре Черного моря за 30 лет (1917–1947). В: *Успехи современной биологии*. 26(2): 773–788.

28. Виноградов, К.А. 1964. Особенности видового состава зообентоса и ихтиофауны мелководных заливов северо-западной части Черного моря. *Наукові записки Одеської біологічної станції*. 5: 16–25.

29. Виноградов, К.А. 1967. *Биология северо-западной части Черного моря*. Наукова думка, Киев.

30. Виноградов, К.А. 1967. Краткий обзор видового состава фауны беспозвоночных северо-западной части Черного моря. В: *Биология северо-западной части Черного моря*. Наукова думка, Киев, с. 62–80.

31. Виноградов, К.А., Лосовская, Г.В. & Каминская Л.Д. 1967. Краткий обзор видового состава фауны беспозвоночных северо-западной части Черного моря (посистематическим группам). В: *Биология северо-западной части Черного моря*. Наукова думка, Киев, с. 177–201.

32. Виноградова, А.К. 2008. *Экосистема Григорьевского* (*Малого Аджалыкского*) *лимана*. Астропринт, Одесса.

33. Володкович, Ю.Л. 1980. Методы изучения морского бентоса. В: *Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений*. Гидрометеоиздат, Ленинград, с. 150–165.

34. Воробьева, Л.В. & Кудренко, С.А. 2005. Пространственное распределение и сезонная динамика количественных показателей амфипод в Одесском заливе. *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*, 12: 605–614.

35. Воробьева, Л.В. 2017. Общая характеристика мейобентоса. В: *Одесский морской регион: гидробиология пелагиали и бентали*. Астропринт, Одесса, с. 77–108.

36. Гаркавая, Г.П., Богатова, Ю.И., Берлинский, Н.А. Гончаров А.Ю. 2000. Районирование украинского сектора северо-западной части Черного моря (по гидрофизическим и гидрохимическим характеристикам). *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*: *сборник научных трудов* Севастополь, Вып. 1. с. 9–24.

37. Гаркавая, Г.П., Богатова, Ю.И., Гончаров, А.Ю. 2006. Районирование шельфа по гидролого-гидрохимическим параметрам. В: *Северо-западная часть Черного моря: биология и экология*. Наукова думка, Киев, с. 83–86.

38. Гнюбкин, В.Ф. & Семеньков, П.Г. 1995. Инверсия ориентации полусухопутных бокоплавов (Crustacea, Amphipoda, Talitridae) Черного моря и их отношение к изменению солености среды. *Зоологический журнал*, 74(2): 23–31.

39. Грезе, И.И. 1965. О суточных вертикальных миграциях некоторых бокоплавов в Черном и Азовском морях. В: *Бентос*. Наукова думка, Киев, с. 9–14.

40. Грезе, И.И. 1966. Биология бокоплава *Amphithoe vaillanti* Lucas в Черном море. В: *Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях*, Наукова думка, Киев, с. 21–32.

41. Грезе, И.И. 1967. Биология бокоплава *Gammarus locusta* L. в Черном море. В: *Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря*, Наукова думка, Киев, с. 91–103.

42. Грезе, И.И. 1970. Биология бокоплава *Erichthonius difformis* M. в Черном море. В: *Эколого-морфологические исследования донных организмов*, Наукова думка, Киев, с. 36–51.

43. Грезе, И.И. 1972. Основные черты жизненного цикла *Gammarus olivii* в Черном море. *Зоологический журнал*, 60(6): 803–811.

44. Грезе, И.И. 1973. Питание амфипод Черного моря. В: *Трофология водных животных*. Наука, Москва, с. 183–205.

45. Грезе, И.И. 1974. О некоторых закономерностях размножения массовых видов амфипод Черного моря. *Биология моря*, 32: 53–66.

46. Грезе, И.И. 1975. К анализу сезонной динамики генераций в популяциях амфипод Черного моря. *Биология моря*, 33: 129–134.

47. Грезе, И.И. 1977. *Амфиподы Черного моря и их биология*. Наукова думка, Киев.

48. Грезе, И.И. 1985. В: *Фауна Украины. Высшие ракообразные*. *Бокоплавы*. Т. 26, № 5. Наукова думка, Киев.

49. Григорьев, Б.Ф. & Пупков, В.А. 1977. Донные беспозвоночные Яголыцкого и Тендровского заливов Черного моря. *Вестник зоологии*, 2: 76–82.

50. Гринбарт, С.Б. 1952. Зообентос лиманов Измаильской области (Шаболат, Бурнас, Алибей, Шаганы) и его кормовые ресурсы. В: *Материалы по гидробиологии и рыболовству лиманов северо-западного Причерноморья*. ОГУ, Одесса, с. 25–53.

51. Гринбарт, С.Б. 1953. К изучению зообентоса Тилигульского лимана и его кормовых ресурсов. В: *Сборник Трудов биологического факультета Одесского университетата*. 0десса, с. 85–105.

52. Гринбарт, С.Б. 1957. К изучению донной фауны Дофиновского лимана (материалы исследования 1956 г.). В: *Научный ежегодник Одесского государственного университетата.* Одесса, с. 69–81.

53. Гринбарт, С.Б. 1960. Зообентос лиманов Северо-Западного Причерноморья, как кормовая база промысловых рыб. В: *Труды 1-й ихтиологической конф. по изучению морских лиманов северо-западной части* Черного моря. Кишинев, 1: 135–147.

54. Гринбарт, С.Б. 1965. Зообентос лиманов Северо-Западного Причерноморья его кормове ресурсы. В: *Вопросы гидробиологии: Тезисы докладов. Всесоюзного съезда гидробиологического общества*. Москва, с. 110–111.

55. Гринбарт, С.Б. 1967. *Зообентос лиманов северо-западного Причерноморья и смежных с ним участков моря*. Автореферат докторской диссертации, Одесса.

56. Гринбарт, С.Б. 1968. Зообентос Егорлыцкого и Тендровского заливов. В: *Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов.* Наука, Москва, с. 99–105.

57. Гринбарт, С.Б. 1969. Итоги изучения донной фауны лиманов северо-западного Причерноморья. В: *Биоокеанографические исследования южных морей*. Наукова думка, Киев, с. 107–121.

58. Гринбарт, С.Б., Замбриборщ, Ф.С. & Джуртубаев, М.М. 1973. Сравнительные исследования донных биоценозов приустьевых и смежных с ними акваторий Северо-западной части Черного моря. В: *Материалы Всесоюзного симпозиума по изученности Черного и Средиземного морей, использованию и охране их ресурсов*. Наукова думка, Киев. 3: 40–46.

59. Гринцов, В.А. & Иванов, В.Н. 2000. Сукцессия в сообществе обрастания на заградительных конструкциях Севастопольского океанариума. *Экология моря*, 53: 5–8.

60. Гринцов, В.А. & Полтаруха, О.П. 2004. Функциональные группы видов в архитектуре сообщества обрастания. *Океанология*, 44(4): 583–588.

61. Гринцов, В.А. 2003. Новые данные о морфологии, биологии и экологии *Jassa spp.* (Amphipoda, Ishyroceridae), обитающей в Черном море. *Вестник зоологии*, 37(2): 73–76.

62. Гринцов, В.А. 2013. Динамика популяционной структуры нового для Черного моря вида амфиподы *Dexamine thea* (Dexaminidae, Amphipoda) в прибрежье бухты «Ласпи» (Черное море, Севастополь). *Российский журнал биологических инвазий*, 6(4): 27–31.

63. Гринцов, В.А., Мурина, В.В. & Евстигнеева И.К. 2005. Биоразнообразие и структура сообщества обрастания твердых субстратов Карадагского природного заповедника (Черное море). *Морской экологический журнал*, 4(3): 37–47.

64. Грінбарт, С.Б. 1937. Матеріали до вивчення зообентосу Одеської затоки Чорного моря. В: *Праці Одеського державного університету. Серія «Біологія»*, 2: 41–47.

65. Грінбарт, С.Б. 1938. Обростання дерев'яних та кам'яних споруд в Одеській затоці. В: *Праці Одеського державного університету. Серія «Біологія»*, 3: 53–57.

66. Грінбарт, С.Б. 1949. Зообентос Одеської затоки. В: *Праці Одеського державного університету. Серія «Біологія»*, 4: 51–73.

67. Грінбарт, С.Б. 1957. До вивчення зообентосу Григор'івського лиману та його кормових ресурсів. В: *Праці Одеського державного університету. Серія «Біологія»*, 147(8): 131 – 141.

68. Гурьянова, Е.Ф. 1951. *Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод*. Изд-во АН СССР, Ленинград.

69. Дедю, И.И. 1967. *Амфиподы и мизиды бассейнов рек Днестра и Прута*. Наука, Москва.

70. Державин, А.Н. 1925. Материалы по понто-азовской карцинофауне. *Русский гидробиологический журнал*. 4(1–2): 19–33.

71. Димитриев, Я.И. 1960. Оценка кормовой базы лиманов Дунайско-Днестровского междуречья. В: *Труды первой ихтиологической конференции по изучению морских лиманов северо-западной части Черного моря*. Кишинев, с. 33–35.

72. Димитриев, Я.И. 1979. *Использование лагун Черного моря в рыбохозяй ственных целях*. Штиинца, Кишинев.

73. Доценко, С.А. 2002. Сезонная изменчивость основных гидрологических параметров в Одесском регионе северо-западной части

Черного моря. В: *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 1(6): 47–57.

74. Загоровский Н.А. 1927. Материалы к физико-географическому описанию лиманов Северного Причерноморья. *Украинский бальнеологический сборник*, с. 2–3.

75. Загоровский, Н.А. 1926. Гидробиологические исследования лиманов северозападного побережья Черного моря. *Всесоюз. науч.-орг. съезд по курорт. делу*, с. 26–38.

76. Зайцев, Ю.П. 2006. *Введение в экологию Черного моря*. Эвен, Одесса.

77. Зайцев, Ю.П. 2008. *Чорноморські береги України*. Академперіодика, Киев.

78. Зайцев, Ю.П., Александров, Б.Г. & Миничева, Г.Г. 2006. *Северо-западная часть Черного моря: биология и экология*. Наукова думка, Киев.

79. Зайцев, Ю.П., Александров, Б.Г., Берлинский, Н.А., Богатова, Ю.И., Большаков, В.Н., Бушуев, С.Г., Воля, Е.Г., Гаркавая, Г.П., Гельмбольдт, М.В., Золотарев, В.Н., Копытина, Н.И. Кулакова, И.И., Курилов, А.В., Лосовская, Г.В., Миничева, Г.Г., Нестерова, Д.А., Полищук, Л.Н., Синегуб, И.А., Теренько, Л.В. & Шурова, Н.М. 2004. *Базовые биологические исследования Одесского морского порта (август – декабрь 2001): итоговый отчет*. В: Серия монографий Одесского демонстрационного центра программы ГлоБалласт. Одесса, 7.

80. Закутский В.П. 1963. Закономерности размещения донной фауны в северо-западной части Черного моря. *Океанология*, 11(6): 1085–1088.

81. Закутский В.П. 1962. Зообентос северо-западной части Черного моря: автореф.дис. … канд. биол. наук. Одесса, 16 с.

82. Закутский В.П. 1964. Плотность макрозообентоса в северо-западной части Черного моря. *Океанология*, 4 (4): 684–686.

83. Закутский, В.П. & Виноградов, К.А. 1967. Макрозообентос. В: Виноградов, К.А. (Ред.). Биология северо-западной части Черного моря. Наукова думка, Киев, с. 146–157.

84. Закутский, В.П. 1961. Распределение и биомасса зообентоса северо-западной части Черного моря и питание некоторых бентосоядных рыб. В: *Тезисы докладов научной конференции посвященной 40-летию Новороссийской биологической станции*: Новороссийск, с. 34–40.

85. Закутский, В.П. 1965 а. О концентрации некоторых донных и придонных организмов в приповерхностном слое Черного и Азовского морей. *Океанология*, 5(3): 495–497.

86. Закутский, В.П. 1965 б. Предварительные данные о размещении донных и придонных животных и их личинок в планктоне и гипонейстоне Азовского моря. *Научные доклады Высшей школы. Биологические науки*. 2. с. 22.

87. Закутский, В.П. 1965 в. Суточные изменения состава фауны в слое гипонейстона Черного и Азовского морей. В: *Тезисы докладов I съезда ВГБО*. Наука, Москва, с. 163.

88. Закутский, В.П. 1969. Вертикальные перемещения организмов бентогипонейстона в холодное время года на мелководье. *Биологические проблемы океанографии южных морей*. Наукова думка, Киев: с. 16.

89. Зернов, С.А. 1913. К вопросу об изучении Черного моря. В: *Зап. Императорской акад. наук*, 32(1): 2–299.

90. Иванов, А.И. 1961. К биологии некоторых амфипод Черного моря. В: *ДАН СССР*, 137(3): 728–729.

91. Іванов, О.І. 1962. Бокоплави (Amphipoda) північно-західної частини Чорного моря. В: *Наукові записки одеської біологічної станції*, 4: 87–89.

92. Калишевский, М.В. 1906. Материалы для карцинологической фауны Одесского залива. В: *Записки Новороссийского общества естествоиспытателей*, 29: 1–32.

93. Каминская, Л.Д., Алексеев, Р.П., Иванова, Е.В. & Синегуб И.А. 1978. Обрастания берегозащитных сооружений Одесского залива. В: *Биологические повреждения строительных и промышленных материалов: материалы Всесоюз. школы-семинара*. Наукова думка, Киев. с. 235–237.

94. Каминская, Л.Д., Алексеев, Р.П., Иванова, Е.В. & Синегуб, И.А. 1977 а. Донные биоценозы курортных участков прибрежной зоны шельфа Черного моря. В: *Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов юга Украины*: *тезисы докладов республиканской научно-технической конференции.* Симферополь, с. 46–47.

95. Каминская, Л.Д., Алексеев, Р.П., Иванова, Е.В. & Синегуб, И.А. 1977 б. Донная фауна прибрежной зоны Одесского залива и прилежащих районов в условиях гидростроительства. *Биология моря*, 43: 54–64.

96. Каминская, Л.Д., Алексеев, Р.П., Иванова, Е.В. & Синегуб, И.А. 1983. Опыт повышения вторичной продуктивности прибрежной зоны моря с помощью искусственного рифа. *Состояние, перспективы улучшения и использование морской экологической системы прибрежной части Крыма*: *тезисы докл. науч.-практ. конф*. Севастополь, с. 54–56.

97. Квач, Ю.В., Заморов, В.В. & Кудренко, С.А. 1999. Ураженість риб родини бабок (Gobiidae) Одеської затоки та Хаджибейського лиману як індикатор екологічного стану середовища (попередні дані). *Науковий Вісник УкрДЛТУ*: Праці наукового семінару "Сучасна екологія і проблеми сталого розвитку суспільства" (Львів, УкрДЛТУ, 18 березня 1999 р.), 9.7: 88–92.

98. Квач, Ю.В., Заморов, В.В. & Кудренко, С.А. 2000. Ураженість бичка бабки ремінцем *Ligula pavlovskii* Dubinina в пониззі Хаджибейського лиману. *Вісник Одеського університету*, *Біологія*, 5(1): 161–165.

99. Киселева, М.И. 1981. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. – Наукова думка, Киев.

100. Ковалишина, С.П., Теренько, Г.В., Грандова, М.А. & Дудник, Д.С. 2010. Состояние планктонных и бентосных сообществ гидробионтов Одесского прибрежья Черного моря. В: *Материалы XI международной*

научно-практической экологической конференции (*Белгород, 20–25 сентября 2010 г.*). Белгород, с. 107.

101. Кожевников, А.Г. 1888. Заметки о Crustacea Amphipoda Севастопольской бухты. *Известия Московского общества любителей естествознания*, 59: 309.

102. Константинов, А.С. 1986. *Общая гидробиология*. Москва.

103. Копий, В.Г. 2014. Сообщества макрозообентоса песчаной псевдолиторали черноморских берегов Крыма: дис. … канд. биол. наук: 03.02.10. Севастополь.

104. Коренюк, А.В. & Заморов, В.В. 2000. Состояние макрозообентоса Шаболатского лимана в весенне-летний период 1998 года. *Экология моря*. 52: 5–8.

105. Коренюк, А.В., Квач, Ю.В. & Заморов, В.В. 2001. Макрозообентос Шаболатского лимана и его значение для бычковых рыб. В: *Ученые записки Таврического Национального университета им. В.И. Вернадского*. 14(2): 103–106.

106. Кудренко, С.А. 2002. Амфиподы некоторых лиманов Северо-западного Причерноморья. В: *Екологічні проблеми Чорного моря*: *матеріали IV міждунар. Симпозіуму. (Одеса, 31 жовтня–1 листопада 2002 р.)*. Одеса, с. 117–119.

107. Кудренко, С.А. 2005 а. Амфиподы прибрежной зоны Одесского залива. В: *Понт Эвксинский*: *IV Всеукр. науч. практ. конф. молодых ученых по проблемам Черного и Азовского морей (Севасополь, 24–27 мая 2005 г.)*. Севасополь, с. 72–73.

108. Кудренко, С.А. 2005 б. Современное состояние макрозообентоса Дофиновского лимана. В: *Биоразнообразие. Экология. Эволюция: Материалы II междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых, (Одесса, 28 марта – 1 апреля 2005 г.)*. Одесса, с. 84.

109. Кудренко, С.А. 2014. Качественная и количественная характеристика амфипод (Amphipoda, CRUSTACEA) Одесского морского

региона (Черное море). В: *Материалы III междунар. научно-практ. конф. «Биоразнообразие и устойчивое развитие, 2014 г.». (Симферополь, 15–19 сентября 2014 г.)*. Симферополь. с. 176–178.

110. Кудренко, С.А. 2017 а. Amphipoda. В: *Одесский регион Черного моря: гидробиология пелагиали и бентали.* Астропринт. Одесса. с. 208–217.

111. Кудренко, С.А. 2017 б. Amphipoda зоны выпуска хозяйственно бытовых стоков. В: *Одесский регион Черного моря: гидробиология пелагиали и бентали.* Астропринт. Одесса. с. 260–266.

112. Кудренко, С.А. 2017в. Amphipoda макрозообентоса (Arthropoda, Crustacea) Григорьевского лимана. *Вісник Одеського національного університету. Біологія*, 22(40): 57–67.

113. Кънева-Абаджиева В. 1964. Върху амфиподната фауна на Черно море пред Българския бряг и в прибосфорския район. *Известия на института по рибовъдства и риболов*, 4: 73–87.

114. Кънева-Абаджиева, В. & Маринов, М. 1960 а. Распределение на зообентоса пред Българского черноморско крайбрежие. В: *Тр. Център, научн.-исслед. инст. рыбовод, и рыболовства*, 3. 117–161.

115. Лакин Г. Ф. 1990. *Биометрия*. Высшая школа, Москва.

116. Лебедева, Н.В. & Криволуцкий, Д.А. 2002. Биологическое разнообразие и методы его оценки. В: *География и мониторинг биоразнообразия*. Москва, с. 8–75.

117. Макаров, Ю.Н. 2000. Формирование фауны Дофиновского лимана в условиях его регулирования. *Рыбное хозяйство Украины*. 3–4: 20–21.

118. Маккавеева, Е.Б. 1959. Биоценоз *Cystoseira barbat*a Ag.(Wor.) прибрежного участка Черного моря. В: *Труды Севастопольской. биол. Станции*, 12. с. 168–191.

119. Маккавеева, Е.Б. 1960. К биологии и сезонным колебаниям численности некоторых бокоплавов Черного моря. В: *Труды Севастопольской. биол. Станции*, 8. с. 120–127.

120. Маккавеева, Е.Б. 1961. Мелкие черви, ракообразные и морские клещи биоценоза цистозиры. *Труды Севастопольской. биол. Станции*, 14. с. 147–162.

121. Маккавеева, Е.Б. 1979. *Беспозвоночные зарослей макрофитов Черного моря*. Наукова думка, Киев.

122. Маринов, Т.М. 1990. *Зообентос болгарского сектора Чёрного моря*. София.

123. Маркузен, И. 1868. Заметки о фауне Черного моря. *Труды I съезда русских естествоиспытателей и врачей в Санкт-Петербурге*. Санкт-Петербурге. с. 179–186.

124. Милославская, Н.М. & Паули, В.Л. 1931. Таблицы для определения бокоплавов (Amphipoda Gammaroidea) Черного и Азовского морей. В: *Труды Карадагской биол. станции АН УССР*, Изд-во АН УССР, Киев, 4 с.53–85.

125. Милославская, Н.М. 1930. Новое в фауне Amphipoda Черного моря. В: *Труды Карадагской биол. станции АН УССР*. Изд-во АН УССР, Киев, 3, с. 41–49.

126. Милославская, Н.М. 1931. Дополнения к фауне Amphipoda Gammaroidea Черного моря. В: *Труды Карадагской биол. станции АН УССР*, Изд-во АН УССР, Киев, 4. с. 49–51.

127. Милославская, Н.М. 1939а. Бокоплавы (Amphipoda Gammaroidea) Черноморско-Азовского бассейна. В: *Труды Карадагской биол. станции АН УССР*, Изд-во АН УССР, Киев, 5. с. 69–151.

128. Милославская, Н.М. 1939б. К экологии черноморских Gammaroidea в связи с происхождением их фауны. В: *Труды Карадагской биол. станции АН УССР*, Изд-во АН УССР, Киев, 5. с.152–174.

129. Мокиевский, О.Б. 1949. Фауна рыхлых грунтов литорали западных берегов Крыма. *Труды Института океанологии*, 4. с. 242–328.

130. Мокиевский, О.В. 2009. *Экология морского мейобентоса*. Москва.

131. Болтивец, В.А., Воскобойников, В.М., Гаркуша, Н.А., Гожик, П.Ф., Коников, Е.Г., Кочубей, Н.И., Мартынов, В.С., Молодых, И.И., Науменко, П.Н., Новосельский, Ф.А., Палатная, Н.Н., Палиенко, Э.Т., Положевец, М.Ф., Пономаренко, В.Д., Ротарь, М.Ф., Слипченко, П.С., Стецюк, В.В. & Усенко В.П. 1984. *Геология шельфа УССР*. Киев.

132. Мордухай-Болтовской, Ф.Д. 1960. *Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне*. Москва.

133. Мордухай-Болтовской, Ф.Д., Грезе, И.И. & Василенко, С.В. 1969. Отряд амфиподы, или разноногие – Amphipoda. В: *Определитель фауны Черного и Азовского морей. Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные.* Наукова думка, Киев, 2. с. 440–524.

134. Мороз, Т.Г. 1978. Донная фауна лиманов северного причерноморья. В: *Вопросы гидробиологии нижнего Днепра и лиманов Северного причерноморья. Сб. науч. тр.* Наукова думка, Киев, с 104–121.

135. Мороз, Т.Г. 1990. Макрозообентос лиманов. *Институт гидробиологии*.

136. Мурзакевич, Н.Н. 1846. Поездка на о.Левки, или Фидониси, в 1841 году. В: *ЗООИД*, 1: 549–562.

137. Несис, К.Н. 1965. Некоторые вопросы пищевой структуры морских биоценозов. *Океанология*, 5(4): 701–704.

138. Одум, Ю. 1986. *Экология.* Москва, 2.

139. Паули, В.Л. 1927. Материалы к познанию биоценозов Егорлыцкого залива. *Труды Всеукраинской Государственной Черномоpo-Азовской Научно-Промысловой Опытной Станции*, 2(2): 63–75.

140. Пинчук, В.И. & Черняков, Д.А. 1989. Фауна Амфипод (Crustacea amphipoda) Тендровского залива Черного моря. *Деп. ВИНИТИ*. Киев.

141. Пинчук, В.И. 1990. Фауна амфипод (Crustacea, Amphipoda) супралиторали Каркинитского и Ягорлыцкого заливов, а также Днепровско-Бугской эстуарной системы. *Деп. ВИНИТИ*. Киев.

142. Пинчук, В.И., Черняков, Д.А. & Алексеенко, Т.Л. 1992. Фауна высших ракообразных (MALACOSTRACA) акватории Черноморского заповедника. *Природные комплексы Черноморского гос. биосферного заповедника.* Киев, с. 58–66.

143. ПКМУ від 6 квітня 1998 р. N 449 (https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/449-98-%D0%BF/print).

144. Повчун, А.С. 1992. Изменение донных сообществ Каркинитского залива. В: *Многолетние изменения зообентоса Черного моря*. Наукова думка, Киев, с. 105–138.

145. Правоторов, И.А. 1967. Геоморфологическая характеристика береговой зоны. В: *Биология северо-западной части Черного моря*. Наукова думка, Киев, с. 6–13.

146. Прокудина, Л.А. 1952. Каталог фауны и флоры Черного моря района Карадагской биологической станции. В: *Труды Карадагской биол. станции АН УССР*, 12. с. 116–127.

147. Пузнецките, К.С. & Марушкина, Е.В. 2005. Применение индексов альфа-разнообразия зоопланктонных сообществ для оценки трофического статуса водоемов (на примере некоторых озер чебаркульской группы). *Вестник Челябинского Государственного университета*, 12(1): 22–25.

148. Пупков, В.А. 1972. К характеристике сезонной динамики численности и биомассы зообентоса Яголыцкого и Тендровского заливов Черного моря. *Вестник зоологии*, 3: 82–84.

149. Ревков, Н.К. 2003а. Таксономический состав донной фауны Крымского побережья Чёрного моря. В: В.Н. Еремеев & А.В. Гаевская (Ред.). *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор).* ЭКОСИ-Гидрофизика, Севастополь, с. 209–218.

150. Ревков, Н.К. 2003б. Многолетние изменения зообентоса рыхлых грунтов в районе юго – западного Крыма. В: В.Н. Еремеев & А.В. Гаевская (Ред.). *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор).* ЭКОСИ-Гидрофизика, Севастополь, с. 222–228.

151. Розенгурт, М.Ш. 1974. *Гидрология и перспективы реконструкции природных ресурсов Одесских лиманов*. Наукова думка, Киев.

152. Семенченко, В.П., Вежновец, В.В. & Липинская, Т.П. 2013. Чужеродные виды понтокаспийских амфипод (CRUSTACEA, AMPHIPODA) в бассейне реки Днепр (Беларусь). *Российский Журнал Биологических Инвазий*, 3: 88-97.

153. Синегуб, И.А. 2000. Состояние макрозообентоса Дофиновского лимана (северо-западное Причерноморье) в июле 1999 г. В: *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь, с. 419–424.

154. Синегуб, И.А. 2001. Макрозообентос прибрежных вод острова Змеиный (Черное море). *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь. 2: 301-315.

155. Синегуб, И.А. 2002. Макрозообентос прибрежного экотона лимана Алибей (Северное Причерноморье). *Экология моря*, 62: 30–33.

156. Синегуб, И.А. 2002. Макрозообентос Сухого лимана и смежной части Черного моря. В: *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь, 1(6): с. 338–345.

157. Синегуб, И.А. 2004. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Черном море у Карадага. *Карадаг. Гидробиологические исследования (Сборник научных статей, посвященный 90-летию Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины)*. Симферополь, 2: 121–132.

158. Синегуб, И.А. 2006. Макрозообентос. Донные сообщества. В: *Северо-западная часть Черного моря: биология и экология*. Наукова думка, Киев, с. 276–286.

159. Синегуб, И.А., Бондаренко, А.С., Рыбалко, А.А. & Кудренко С.А. 2008. Макрофауна обрастания гидротехнических сооружений Одесского

порта. В: *Перифитон и обрастание: теория и практика: материалы междунар. научно-практ. конф. (Санкт-Петербург, 22–25 октября 2008 г.)*. ЗИН РАН, Санкт-Петербург. с. 82–84.

160. Синегуб, И.А., Бондаренко, А.С., Рыбалко, А.А. & Кудренко ,С.А. 2012. Макрозообентос прибрежной зоны Григорьевского лимана (северо-западное Причерноморье). В: *Лимани північно-західного Причорномор'я: актуальні гідроекологічні проблеми та шляхи їх вирішення*: *тези доп. всеукр. начно-практ. конф. (Одеса, 12–14 вересня 2012 р.)*. Одеса. с. 121–124

161. Синегуб, И.А., Бондаренко, А.С., Рыбалко, А.А. & Кудренко, С.А. 2008. Макрофауна обрастания гидротехнических сооружений Одесского порта. В: *Перифитон и обрастание: теория и практика*: *материалы междунар. научно-практ. конф. (Санкт-Петербург, 22–25 октября 2008 г.)*. Санкт-Петербург, с. 82–84.

162. Синегуб, И.А., Бондаренко, А.С., Рыбалко, А.А. & Кудренко, С.А. 2015. Современное состояние макрозообентоса прибрежной зоны Одесского морского региона (Черное море). *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол*. 3–4 (64): 605–609.

163. Синегуб, И.А., Рыбалко, А.А. & Бондаренко, А.С. 2002. Макрозообентос Дофиновского лимана (северо-западное Причерноморье). *Екологічні проблеми Черного моря: Матеріали до 4-го Міжнар. симпозіуму. (31 жовтня–1 листопада. 2002 р.)*. Одеса, С. 194–198.

164. Синегуб, И.А., Рыбалко, А.А., Бондаренко, А.С. & Кудренко, С.А. 2008. Макрозообентос. В: *Экосистема Григорьевского (Малого Аджалыкского) лимана*. Астропринт. Одесса. с. 178–202.

165. Совинский, В.К. 1880. Об амфиподах Севастопольской бухты. В: *Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей*, 6(1): 1–50.

166. Совинский, В.К. 1895. Высшие ракообразные (Malacostraca), собранные двумя черноморскими глубомерными экспедициями 1890 и 1891 гг. В: *Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей*, 14(1): 1–59.

167. Совинский, В.К. 1897. Высшие ракообразные (Malacostraca) Босфора. Amphipoda и Isopoda. В: *Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей*, 15(2): 1–72.

168. Совинский, В.К. 1904. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско- Аральского морского бассейна, рассматриваемого с точки зрения. В: *Зап. Киев. о-ва естествоиспытателей*, 18: 1–182.

169. Солдатова, С.Ю. 2015. Разработка технологии получения хитозанаиз панцирь содержащего сырья. *Вестник Нижневартовского Государственного Университета*. 1. 48–55.

170. Сон, М.О., Кошелев, А.В. & Кудренко, С.А. 2010. Особенности колонизации и обитания морских и солоноватоводных беспозвоночных в биотопах контура «малый водоток – море». *Морський екологічний журнал*, 9(3): 78–82.

171. Старушенко, Л.И. & Бушуев, С.Г. 2001. *Причерноморские лиманы Одесщины и их рыбохозяйственное использование*. Астропринт, Одесса.

172. Тихий, М.И. 1909. К систематике и биологии Caprellidae Черного моря. В: *Сб. студенч. кружка любителей природы при Харьк. ун-те*, 1: 99–119.

173. Тихий, М.И. 1911. Заметка о Caprellidae Черного моря. В: *Изв. имп. Акад. наук*, 6(5): 1125–1134.

174. Ульянин, В.Н. 1872. Материалы для Черного моря. В: *Изв. Мокс. О-ва любителей естествознания*, 9. с. 79–138.

175. Чернявский, В.П. 1868. Материалы для сравнительной зоогеографии Понта, долженствующие послужить основанием для "генеалогии ракообразных". В: *Труды I-го съезда русских естествоиспытателей и врачей в Санкт-Петербурге*. С.-Петербург, 1: 17–137.

176. Черняков, Д.А. 1992. Распределение макрозообентоса восточной части Тендровского залива. В: *Природные комплексы Черноморского гос. биосферного заповедника.* Киев, с. 66–73.

177. Шуйский, В.Ф., Максимова, Т.В. & Петров Д.С. 2002. Биоиндикация качества водной среды, состояния пресноводных экосистем и их антропогенных изменений. В: *Экология и развитие Северо-Запада России: сб. науч. докл. VII Междунар. конф. (С.- Петербург, 2–7 авг. 2002 г.)*. СПб., 19 с.

178. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методысистемной идентификации. Тольятти. ИЭВБ РАН – 463 с.

179. Alexandrov, B., Boltachev, A., Kharchenko, T., Lyashenko, A., Son, M., Tsarenko, P. & Zhukinsky, V. 2007. Trends of aquatic alien species invasion in Ukraine. *Aquatic. Invasions*, 2(3): 215–242.

180. Arbačiauskas, K., Semenchenko, V., Grabowski, M., Leuven, R. S. E. W., Paunović, M., Son, M.O., Csányi, B., Gumuliauskaitė, S., Konopacka A., Nehring, S., van der Velde, G., Vezhnovetz, V. & Panov, V.E. 2008. Assessment of biocontamination of benthic macroinvertebrate communities in European inland waterways. *Aquatic Invasions*, 3(2): 211–230.

181. Bacela, K., Konopacka, A. & Grabowski, M. 2009. Reproductive biology of Dikerogammarus haemobaphes: an invasive gammarid (Crustacea: Amphipoda) colonizing running waters in Central Europe. *Biological Invasions*, 11(9): 2055–2066.

182. Bakir, A.K., Katağan, T., Aker, H.V., Özcan, T., Sezgin, M., Ateş, A.S., Kocak, C. & Kirkim, F. 2014. The marine arthropods of Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 38: 765–831.

183. Borja, A., Muxika, I., Franco, J. 2003. The application of a Marine Biotic Index to different impact sources affecting soft-bottom benthic communities along European coasts. *Mar. Poll. Bull*. 46: 835-845.

184. Bray, R.J. & Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325–349.

Dauvin J.C., Ruellet T. 2007. Polychaete/amphipod ratio revisited. *Mar. Poll. Bull*. 55: 215–224.

185. Eichwald, E. 1841. Fauna Caspio-Caucasica. *Noveaux memoires de la Societe Imperiale de naturalistes de Moscou*. 7. p. 1–230.

186. Filimon, A., Abaza, V., Marin, O. & Dumitrache, C. 2016. Community Structure of Zoobenthos Associated with Cystoseira barbata Facies from the Southern Romanian Black Sea coast, Journal of Environmental Protection and Ecology (JEPE) 17(3): 942–949.

187. Frédéric, T., Jérôme, F. & Kevin, D.L. 2002. Conflict of interest between a nematode and a trematode in an amphipod host: test of the "sabotage" hypothesis. *Verlag*, 296 – 301.

188. Galil, B. S., Nehring, S. & Panov, V. 2007. Waterways as invasion highways – Impact of climate change and globalization. *Biological Invasions*, 193: 59–74.

189. Gebruk, A.A., Borisova, P.B., Glebova, M.A., Basin, A.B., Simakov, M.I., Shabalin, N.V. & Mokievsky V.O. 2019. Macrozoobenthos of the shallow waters of Pechora Bay (SE Barents Sea). *Nature Conservation Research*, (4): 1–11.

190. Gier, O. 1993. *Meiobenthology: the microscopic fauna in aquatic sediment*. Spr. Fer. Ber. 328.

191. Grabowski, M., Bącela, K. & Wattier, R. 2007. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea, Amphipoda) colonizes next alpine lake – Lac du Bourget, France. *Aquatic invasions*, 2(3): 268–271.

192. Grintsov, V. & Sezgin, M. 2011. *Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea*. DigitPrint, Sevastopol.

193. Grintsov, V.A. 2018. On finding of Monocorophium insidiosum Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae) in the coastal waters of Crimea (Black Sea), a new species for this region. *Marine Biological Journal*, 3(2): 33–39.

194. Katsanevakis, S., Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Ertan, Çinar, M., Oztürk, B., Grabowski, M., Golani, D. & Cardoso, A. 2014. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: a pan-European review. *Aquatic Invasions*, 9(4): 391–423.

195. Kennedy, C.R. 2006. *Ecology of the Acanthocephala*. Cambridge.

196. Kolyuchkina, G.A., Syomin, V.L., Simakova, U.V. & Mokievsky, V.O. 2018. Presentability of the Utrish nature reserve's benthic communities for the north caucasian Black sea coast. *Nature Conservation Research*, 3(4): 1–16.

197. Konsulov, A. 1998. *Black Sea biological diversity. Bulgaria*. New York, 5: 131 p.

198. Kudrenko, S. & Kvach, Y. 2005. Diet composition of two gobiid species in the Khadzhibey Estuary (North-Western Black Sea, Ukraine). Acta Universitatis Nicolai Copernici (Limnological Papers), 24: 61–68.

199. Kudrenko, S.A. 2010. Amphipods of the northwestern Black Sea. In: *The XIVth International Colloquium on Amphipoda* (*Sevilla, 13–18 September 2010*). Sevilla. p. 58–59.

200. Kudrenko, S.A. 2016. Amphipoda (Crustacea, Amphipoda) communities in the north-western part of the Black Sea. *Vestnik zoologii*, 50(5): 387–394.

201. Lyubina, O.S., Bryazgin, V. F. & Raznovskaya, S.V. 2014. The Composition and Distribution of Benthic Amphipods. Crustacea: Amphipoda) in the Southern Barents Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 40(4): 241–254.

202. Margalef, R. 1958. Information theory in ecology. *General Systems*, 3: 36–71.

203. Mokievsky, V.O., Vorobjeva, L.V., Garlitska, L.A., Miljutinaa, M. A. & Kucheruk, N.V. 2010. Long Term Changes in the Meiobenthos of the Eastern Part of the Black Sea. *Okeanologiya*, 50(6): 994–1001.

204. Moravec, F. 1994. *Parasitic nematodes of freshwater fishes of Europe*. Dordrecht.

205. Novac, A., Surugiu, V., Teacă, A. & Begun T. 2009. The distributional patterns of the zoobenthos from the artificial hard substratum of the Agigea dyke (Romanian Black Sea coast): preliminary results. In: *1st International Workshop. Research in Shallow Marine and Fresh Water Systems, May 1 –16, 2009*. p. 39–44.

206. Panov, V.E., Alexandrov, B., Arbaciauskas, K., Binimelis, R., Copp, G.H., Grabowski, M., Lucy, F., Leuven, R. S.E.W., Nehring, S., Paunovic, M., Semenchenko, V. & Son M. O. 2009. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integrated Environmental Assessment and Management*, 5(1): 110–126.

207. Pielou, E.C. 1966. The mesurements of diversity in different types of biological collections. *J. Theoret.Biol*, 13: 131–144.

208. Rathke, H. 1837. Zur Fauna der Krym. Ein Beitrag: *Mem. Acad. Sci. St. – Petersburg*, 6B (3), p. 291–454.

209. Revkov, N.K., Boltacheva, N.A., Nikolaenko, T.V. & Kolesnikova, E.A. 2002. Zoobenthos Biodiversity over the Soft Bottom in the Crimean Coastal Zone of the Black Sea. *Oceanology*, 42(4): 536–546.

210. Revkov, N.K., Boltacheva, N.A., Timofeev, V.A., Bondarev, I.P. & Bondarenko L.V. 2018. Macrozoobenthos of the Zernov's Phyllophora Field, Northwestern Black Sea: species richness, quantitative representation and long-term variations. *Nature Conservation Research*, 3(4): 32-43.

211. Revkov, N.K., Petrov, A.N., Kolesnikova, E.A. & Dobrotina, G.A. 2008. Comparative analysis of long-term alteration in structural organization of zoobenthos under permanent anthropogenic impact (Case study: Sevastopol Bay, Crimea). *Морський екологічний журнал*, 3(7): 37–49.

212. Shannon, C.E., & Weaver, W., 1949, *The Mathematical Theory of communication*. University of Illinois Press. Urbana. Illinois.: 125 p.

213. Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature. S*. 163. p. 688.

214. Son, M., Prokin, A., Dubov, P., Konopacka, A., Grabowski, M., MacNeil, C. & Panov, V. 2020. Caspian invaders vs. Ponto-Caspian locals – range expansion of invasive macroinvertebrates from the Volga Basin results in high biological pollution of the Lower Don River. *Management of Biological Invasions*, 11(2): 178–200.

215. Sørensen, T.A. 1948. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs (Biologiske Skrifter)*, 5: 1–34.

216. Stoykov, S., & Uzunova, S. 2001. Dynamics of macrozoobenthos in the Southern Bulgarian Black Sea coastal and open-sea areas. *Mediterranean Marine Science*, 2(1), 27–36.

217. Uzunova, S., 2012. Checklist of marine Amphipoda (Crustacea, Malacostraca) from the Bulgarian Black Sea area, *Известия на съюза на учените*, Варна: 72–79.

218. Uzunova, S., 2010. The zoobenthos of eelgrass populations from Sozopol Bay (Black Sea). *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 16(3): 358–363.

219. Sezgin, M., Kocatas, A. & Katagan, T. 2001. Amphipod Fauna of the Turkish Central Black Sea Region. *Turkish Journal of Zoology*, 25: 57–61.

220. Sezgin, M. & Katağan, T. 2007. An account of our knowledge of the amphipod fauna of the Black Sea. *Crustaceana*, 80(1): 1–11.