

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ДОННЫХ БИОЦЕНОЗОВ ГЕЛЕНДЖИКСКОЙ БУХТЫ ЧЕРНОГО МОРЯ

Г. А. Колючкина¹, В. Л. Семин¹, А. Б. Басин¹, А. В. Загайнов^{1,2}, Д. В. Кондарь¹,
И. В. Любимов¹, У. В. Симакова¹, В. Ю. Федулов¹, М. И. Симаков¹,
В. А. Тимофеев³, А. Г. Островский¹

¹ *Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН,
Россия, 117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36,
e-mail: kolyuchkina.ga@ocean.ru;*

² *Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1,
e-mail: leshazagainov@yandex.ru;*

³ *Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН,
Россия, 299011, Севастополь, проспект Нахимова, д. 2,
e-mail: tamplier74@mail.ru*

Проведена оценка состояния макрозообентоса и мейобентоса Геленджикской бухты Черного моря в 2020, 2021 гг. на основании трех дночерпательных съемок. Проанализированы гранулометрический состав грунта, окислительно-восстановительный потенциал поровой воды, содержание органического углерода, а также тип донной растительности. В бухте отмечено четыре типа сообществ макрозообентоса. Основными доминантами выступали двустворчатые и брюхоногие моллюски. В центральной области бухты сообщества были сходны с типичными черноморскими сообществами из пояса венусового песка. Пространственная структура макрозообентоса определялась гранулометрическим составом грунта. Макрозообентос был представлен в основном подвижной зарывающейся инфауной, по типу питания принадлежащей к фильтраторам, имеющим двустворчатую раковину (двустворчатые моллюски). Мейобентос бухты был представлен в основном нематодами, которые доминировали как в прибрежных областях, так и в более глубоководных. Пространственная структура мейобентоса определялась гранулометрическим составом грунта, а зависимость от типа растительности и окислительно-восстановительного потенциала была недостоверной. В прибрежье найден участок дна с восстановительными условиями в поверхностном слое грунта, низким обилием макрозообентоса. Станция с восстановительными условиями отличалась доминированием более крупных (до 5 см) червеобразных сегментированных полифагов и хищников и отсутствием ювенильных форм макрозообентоса. Здесь было отмечено наименьшее число таксонов мейобентоса, а нематодно-копеподный индекс достигал 620:1, что на порядок выше, чем на других станциях бухты. Проведено сравнение современного состояния сообществ с историческими данными (1979, 1990 гг.). Показано, что на современном этапе биоразнообразие бухты возросло, а обилие макрозообентоса снизилось. Исследование содержания кислорода в толще вод не выявило гипоксии. Устойчивых областей гипоксии или заморов в придонном слое вод отмечено не было.

Ключевые слова: Черное море, Геленджикская бухта, донные биоценозы, макрозообентос, мейобентос, гипоксия

Введение

Кислород имеет основополагающее значение для экосистемы Черного моря. Он не только необходим для выживания отдельных организмов, но и участвует в регулировании цикла основных биогенов и углерода. Было показано, что содержание кислорода в водах Черного моря сокращается со второй половины XX века (Saret et al., 2016). Интенсификация поступления минеральных удобрений из водосборов рек и потепление климата над Европейским континентом, включая черноморский бассейн, увеличили потребление кислорода в процессе дыхания водных организмов и привели к уменьшению его растворимости в воде. В результате, с 1970-х гг. сезонная гипоксия регулярно регистрируется на северо-западном широком шельфе Черного моря (Saret et al., 2013). На северо-восточном берегу Черного моря, южнее полуострова Абрау, шельф сравнительно узкий (до 10 км в ширину), поэтому формирование здесь сезонной гипоксии не происходит. Кроме того, этот сектор моря характеризуется сравнительной открытостью, здесь не так много замкнутых бухт и заливов, как, например, в северо-западной части или в Крыму. Тем не менее, и в этой части побережья существуют горячие точки по уровню загрязнения и антропогенной эвтрофикации: Сочи, Новороссийский порт, Туапсе, Геленджикская бухта (Ежегодник, 2019; Бородулина, Часовников, 2020).

Геленджикская бухта – одна из немногочисленных естественных полузакрытых бухт на северо-восточном побережье Черного моря. В отличие от ковшовых акваторий, эта бухта не имеет порога, отгораживающего внутреннюю часть, и ее воды постоянно обмениваются с морскими (Сухинов, Цирулик, 2002). Однако эта акватория находится в непосредственной близости от г. Геленджик и является как популярным курортом, так и местом интенсивного судоходства. Не смотря на это, уровень загрязнения тяжелыми металлами и нефтепродуктами здесь в 2 раза ниже по сравнению с акваториями других портов, не превышает установленных норм, и воды бухты относятся к категории «чистые» по классификации ГОИН (Ежегодник, 2019). Основным источником загрязнения вод бухты являются водотоки (крупнейший – руч. Су-Аран), а также неисправная система городской канализации (Бородулина, Часовников, 2020).

По данным начала XXI в., циркуляция вод в бухте подразделяется на четыре основных типа (Кривошея, Савин, 2003). При трех из них в восточной части бухты формируется антициклонический круговорот, способствующий аккумуляции в этом районе терригенного материала вещества и загрязняющих веществ в донных осадках. Было показано, что содержание лабильных сульфидов в верхнем слое грунта в бухте может достигать 700–900 мг S/дм³ сырого ила (Сорокин, Закусина, 2008). Мы предполагаем, что здесь, в прибрежной зоне, весьма вероятно возникновение сезонной придонной гипоксии, хотя прямыми измерениями снижения содержания кислорода в придонном слое этого до сих пор показано не было. Структура сообществ макрозообентоса в Геленджикской бухте также подтверждает это предположение. Последняя подробная макрозообентосная съемка в бухте, проведенная в 1979–1980 гг., позволила выявить три типа биоценозов: обедненный с доминированием *Necallainasa truncata*,

Loripes lucinalis-Tritia reticulata (в западной и восточной частях) и *Chamelea gallina-Diogenes pugilator* (на большей части бухты), а также безжизненный полужидкий ил вблизи впадения ливневых канализаций у берега (Мельник, Черненко, 1994). После 1990-х гг. исследования структуры сообществ зообентоса здесь не проводились, а антропогенное влияние продолжает возрастать. Так, 4 июля 2018 г. произошла крупная авария на канализационной станции г. Геленджик, что привело к произвольному сливу сточных вод в бухту в районе центра Геленджика со стороны Толстого мыса. Поэтому основной задачей настоящей работы стала оценка состояния донной биоты и содержания кислорода в водах бухты.

Материалы и методы

В ходе двух экспедиций ИО РАН «Черное море-2020» и «Черное море-2021» в летний период (июль–август) в Геленджикской бухте Черного моря (рисунок 1) с борта МНИС «Ашамба» дночерпателем «Океан» с площадью захвата 0.1 м² были отобраны пробы макрозообентоса (1 повторность на станцию) и мейобентоса (3 повторности). Параллельно был определен окислительно-восстановительный потенциал поровых вод донных осадков (ОВП) и собран грунт для гранулометрического анализа. В 2020 г. материал собирали в восточной части бухты на пяти станциях в июле и на трех станциях в августе (частичный повтор июльской схемы). В июле 2021 г. сетка станций была расширена: пробы были собраны на девяти станциях на акватории всей бухты (частичный повтор схемы 2020 г.).

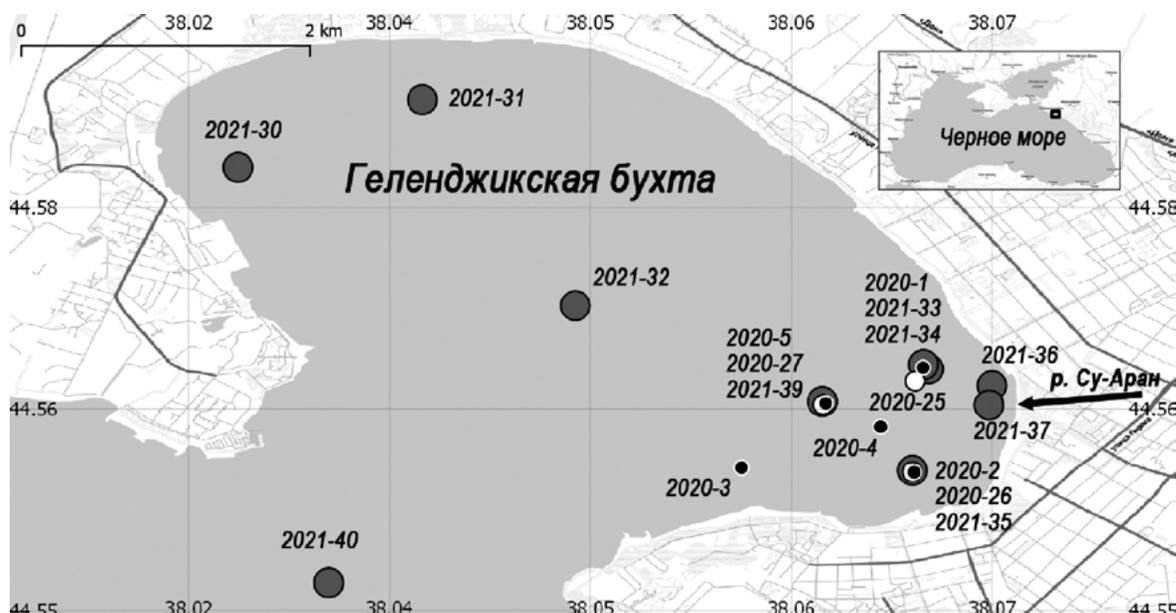


Рис. 1 – Схема отбора проб в Геленджикской бухте. Большими серыми кругами обозначены станции 2021 г., черными кругами – станции июля 2020 г., белыми кругами – станции августа 2020 г. Номера соответствуют годам и номерам станций. Стрелкой обозначено место впадения ручья Су-Аран

Методика отбора проб была единой. На каждой станции отбирали две пробы. Из первого дночерпателя тотально весь грунт использовали для количественного исследования макрозообентоса, из второго – трубчатыми пробоотборниками отбирали пробы грунта для анализа гранулометрического состава, содержания органического и карбонатного углерода и мейобентоса (3 повторности), а также определяли ОВП.

Пробы макрозообентоса промывали на палубе через сито (ячейка 0.5×0.5 мм) и фиксировали 4 % формалином на морской воде. В лабораторных условиях проводили первичный разбор, идентификацию организмов бентоса по возможности до вида, подсчет и взвешивание особей каждого вида (с точностью до 0.001 г). При идентификации использованы определители фауны Черного моря (Киселева, 2004 – полихеты; Grintsov, Sezgin, 2011 – амфиподы; Мордухай-Болтовской, 1968–1972 – для остальных групп). Проверка валидности видовых названий (на ноябрь 2022 г.) осуществлялась согласно международной базе данных WoRMS (WoRMS Editorial Board, 2022).

Для исследования мейобентоса трубчатым пробоотборником было собрано три пробы и помещено в одну емкость (суммарная площадь проб 10 см^2). Пробы фиксировали 8 % формалином, окрашивали красителем «бенгальский розовый». Разделение грунта и животных осуществлялось центрифугированием. Подсчет многоклеточного мейобентоса проводился по основным таксономическим группам (Schmidt-Rhaesa, 2020).

Измерение окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) поровой воды донных осадков проводили с помощью портативного ОВП-метра SanXin SX630 (± 8 мВ) послойно: в поверхностном слое (0–1 см) – $ОВП_{(0-1)}$, на 1–5 см $ОВП_{(1-5)}$ и 5–10 см $ОВП_{(5-10)}$ глубинах в толще осадка.

Для анализа гранулометрического состава грунта и углерода отбирали две вырезки глубиной 5 см пробоотборником с площадью 0.0013 м^2 . Их смешивали до гомогенности и делили на две равные части, одну из которых хранили при температуре $2-8 \text{ }^\circ\text{C}$ для анализа гранулометрического состава, а другую замораживали и хранили в течение месяца при температуре $-18 \text{ }^\circ\text{C}$ для анализа содержания углерода. Гранулометрический состав грунта был изучен с помощью ситового метода (частицы более 63 мкм) и лазерного анализатора размера частиц Shimadzu SALD-2300 (Kyoto, Japan) (для частиц ила – менее 63 мкм) в Лаборатории химии океана ИО РАН в соответствии с международным стандартом ISO13320. Для анализа использовали суммарное содержание четырех основных фракций: гравий (более 2000 мкм), песок (63–2000 мкм), грубый ил (8–63 мкм) и тонкий ил (менее 8 мкм). Измерения содержания в грунте углерода проводили только для проб 2021 г. Для анализа замороженные 100–150 г осадка в лабораторных условиях сушили при $60 \text{ }^\circ\text{C}$, измельчали и гомогенизировали (Беляев и др., 2010). Содержание углерода определяли в высушенных пробах на приборе Shimadzu TOC-L с приставкой SSM 5000A. Органический углерод ($C_{\text{орг}}$) определялся по разности общего ($C_{\text{общ}}$) и карбонатного ($C_{\text{карб}}$) углерода. При измерении $C_{\text{общ}}$ происходит каталитическое окисление пробы в токе воздуха ($t = 900 \text{ }^\circ\text{C}$). При определении карбонатного углерода проба окисляется в присутствии ортофосфорной кислоты ($t = 200 \text{ }^\circ\text{C}$).

Было проведено измерение **содержания кислорода** в толще вод в 4-х точках 13 июня 2020 г. и в 8-ми точках, включая устье р. Су-Аран, 10 июля 2021 г. Измерения проводились от поверхности до дна с помощью оптодных датчиков в 2020 г. Aanderaa 4330f (профилограф Winchi), в 2021 г. – Aanderaa 5730 (прибор OxyLogger) и RinkoIII, (СТД-зонд RBR Concerto). Глубина станций составила от 3.1 до 9.7 м.

Основную статистическую обработку данных проводили в программе Primer v. 6.1.16 с расширением Permanova 1.0.6. Оценку видового разнообразия макробентоса проводили, используя кумулятивную кривую накопления числа видов с увеличением числа проб. Кроме того проводили расчет ожидаемого полного числа видов с поправкой Chao2 на встречаемость редких видов (Chao, 1987). Для анализа видового богатства и разнообразия использовали индексы биоразнообразия Шеннона (H'), видового богатства Маргалёфа (d), выравненности распределения обилий видов Пielу (J') (Clarke, Warwick, 2001).

Поскольку использование данных о численности завышает роль мелкоразмерных организмов, а данных о биомассе – роль крупноразмерных, в качестве меры обилия макрозообентоса использовали интенсивность метаболизма (R , скорость дыхания) (Кучерук, Савилова, 1985):

$$R = c \times N^{0.25} \times B^{0.75},$$

где c – специфичный для таксона коэффициент удельной интенсивности метаболизма, кДж/ч (Алимов, 1979); N – численность, экз./м²; B – биомасса таксона на станции, г/м².

Вид, имеющий наибольшую интенсивность метаболизма (наибольшее обилие), считался доминирующим.

Для оценки структуры сообществ был проведен постанционный анализ данных. Сравнение структуры сообществ на станциях проводили с использованием кластерного анализа на основе матриц сходства по индексу Брея-Кертиса log-трансформированной интенсивности метаболизма видов для макрозообентоса и численности таксонов для мейобентоса. Для определения неслучайности группировок кластерной диаграммы использовали метод SIMPROF (Clarke et al., 2008). Уровень значимости был принят за 0.05. Для определения видов, дающих наибольший вклад в сходство и различия в кластерах, использовали процедуру SIMPER (Clarke, Ainsworth, 1993). Для идентификации факторов, наиболее точно объясняющих разделение станций по структуре биоты на группы, выявленные с помощью SIMPROF анализа, использовали методы BEST и LINKTREE (Clarke et al., 2008). Для анализа корреляций между пространственной структурой макрозообентоса и факторов окружающей среды использовали процедуру RELATE (Clarke, 2014). Непараметрический регрессионный анализ проводили методом DistLM (Clarke, Gorley, 2006), в качестве меры сходства использовали индекс Брея-Кертиса по численности (мейобентос) и по интенсивности метаболизма (макрозообентос). В качестве факторов (с добавлением классификатора Indicator) – глубина, гранулометрический состав грунта (% содержание фракций <8, 8–63, 63–2000, >2000 мкм), ОБП (в трех слоях грунта), пространственное расположение станции (расстояние в метрах в проекциях на ось долготы и ось широты от станции 2021-32 до каждой станции), для станций 2021 г. – $C_{\text{орг}}$ и $C_{\text{карб}}$.

Анализ структуры макрозообентоса на основании жизненных форм проводили в пакете R ade4 с использованием Fuzzy Correspondence Analysis (FCA) по интенсивностям метаболизма состояний признаков на станциях (Bremner et al., 2006). Для этого использовали стандартный набор признаков и их состояний (таблица 1, 2) (по Kokarev et al., 2017). Разнообразию признаков (*FD*, от англ. Functional diversity – функциональное разнообразие) оценивалось по квадратичной энтропии Rao, которая обычно используется в исследованиях морского бентоса на основе признаков жизненных форм. Его рассчитывали с помощью программы «FunctDiv.xls» (Lepš et al., 2006). Индексы *FD* рассчитывали отдельно для каждого признака и суммировали по станциям. Для оценки связи между таксономическим разнообразием и разнообразием жизненных форм мы использовали индекс избыточности жизненных форм как соотношение между индексом разнообразия признаков и индексом Шеннона (отношение FD/H') (van der Linden et al., 2012). Если это соотношение низкое, то избыточность жизненных форм высокая, то есть много видов проявляют один и тот же признак. Для оценки общей избыточности жизненных форм для макрозообентоса бухты была проведена линейная регрессия *FD* на H' . Сильная связь с коэффициентом регрессии близким к 1 указывает на низкую избыточность (каждый вид имеет уникальный набор жизненных форм), в противном случае – избыточность высокая (несколько видов имеют сходные признаки) (Micheli, Halpern, 2005).

Таблица 1 – Список и расшифровка кодов жизненных форм и состояний признаков

Признак	Состояние	Код	Признак	Состояние	Код
Тип питания	Собирающие детритофаги	FN1	Личиночное развитие	Пелагическая	RM1
	Роющие детритофаги	FN2		Короткая пелагическая	RM2
	Хищники/всеядные	FN3		Бентосная	RM3
	Фильтраторы	FN4	Положение в пространстве	Эпифауна	EP1
	Симбиотрофы	FN5		Инфауна	EP2
	Растительные микрофаги	FN6	Образ жизни	Стоящие трубки	LH1
	Сосущие и паразитические	FN7		Роющие	LH2
Подвижность	Подвижные	M1		Ползающие по поверхности/плавающие	LH3
	Частично подвижные	M2		Прикрепленные	LH4
	Сидячие	M3	<1	LT1	
Наибольший размер тела, см	<1	S1	Продолжительность жизни, лет	1–2	LT2
	1–3	S2		3–10	LT3
	3–5	S3		<1	M1.1
	>5	S4	Время наступления половой зрелости, лет	1–2	M2.1
Форма тела	Червеобразные сегментированные	BD1	Плодовитость, яиц	3–4	M3.1
	Червеобразные несегментированные	BD2		1–10	F1
	Двустворчатые	BD3		10–100	F2
	Спиральные	BD4		100–1000	F3
	Членистые	BD5		1000–10000	F4
	Радиальные	BD6		10000–1млн	F5
	Плоские	BD7		>1млн	F6
	Шарообразные	BD8			

Непараметрический анализ корреляций по Спирману проводили в программе Statistica 12 (Statsoft Inc.). Корреляцию считали достоверной при $p < 0.05$. Для выявления корреляций жизненных форм и абиотических факторов применяли анализ корреляций координат станций по первым двум осям на FCA-ординации со значениями абиотических характеристик.

Результаты

Структура биотопов

В июле 2020 г. в восточной части Геленджикской бухты не было отмечено гипоксии (концентрации кислорода менее 63 мкмоль/л, (Vaquer-Sunyer, Duarte, 2008)) в придонных водах. Содержание кислорода в придонном слое не опускалось ниже 234 мкмоль/л. В июле 2021 г. измерения содержания кислорода в этом районе в водной толще от дна до поверхности не выявили аноксии или гипоксии (содержание кислорода составляло 218–312 мкмоль/л), причем минимальные значения наблюдались локально на глубине свыше 8 м.

Донные осадки Геленджикской бухты были представлены заиленными песками и илами с примесью ракуши. Илы с примесью песка и ракуши были встречены в центральной части бухты (2021-32) и в ее восточной части (2020-3, 2020-4), а также в районе впадения р. Су-Аран (2020-1, 2020-25, 2020-33, 2020-34) (таблица 1). На самых мелководных станциях (2020-2, 2020-26, 2021-36 и 2021-37) и на выходе из бухты (2020-3, 2021-40) грунты были песчаными с небольшой примесью ила и ракуши (рисунок 2).

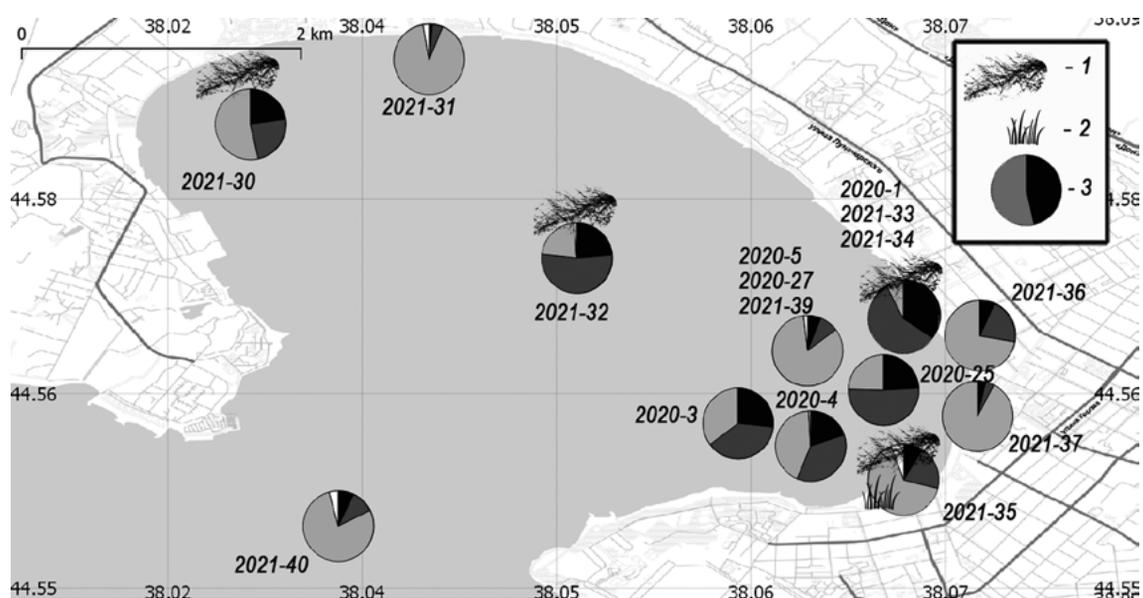


Рис. 2 – Пространственная структура биотопов в Геленджикской бухте в 2020–2021 г. (1 – нитчатые водоросли; 2 – *Zostera* sp.; 3 – соотношение гранулометрических фракций: черным цветом обозначено процентное содержание тонкого ила; темно-серым – грубого ила; светло-серым – песка; белым – гравия)

На двух станциях, где пробоотбор повторяли в июле и августе 2020 г. и июле 2021 г., не было выявлено отличий в гранулометрическом составе грунта. Но на станции 2020-2 (повторы: 2020-26, 2021-35), грунты были чрезвычайно изменчивыми: в июле 2020 г. и в июле 2021 г. (таблица 2) на ней преобладала песчаная фракция, а в августе 2020 г. – илистая (рисунок 2).

В 2020 г. в верхнем сантиметре грунта были отмечены положительные значения ОВП (окислительные условия), а в подлежащих слоях – отрицательные или слабоположительные, что свидетельствует о восстановительных условиях. В 2021 г. ОВП на всех станциях за исключением станции 2021-36 был положительным в верхних 10 см грунта. Здесь ОВП был отрицательным в верхних 10 см грунта, присутствовал запах сероводорода. Эта станция расположена напротив небольшого пирса, к которому с севера примыкала закрытая буйками акватория, а с юга – городской песчаный пляж в 150 м от впадения р. Су-Аран. Грунт представлял собой заиленный крупный песок с ракушкой, растительными остатками, терригенным материалом и мусором.

Наибольшее содержание $C_{\text{орг}}$ (1.44 %) было отмечено на станции у впадения р. Су-Аран (станция 2021-33) с высоким содержанием фракции ила (75 %), а также отрицательным ОВП₍₁₋₅₎ и ОВП₍₅₋₁₀₎. Наименьшее – на станции в западной части бухты (станция 2021-31) с содержанием ила 6 % и положительным ОВП₍₀₋₁₀₎.

Содержание органического углерода положительно коррелировало с содержанием в грунте илистых фракций менее 63 мкм ($R = 0.82$). ОВП грунта не коррелировал ни с содержанием в нем $C_{\text{орг}}$, ни одной из гранулометрических фракций, но коррелировал с $C_{\text{карб}}$ ($R_{\text{ОВП}(1-5)} = 0.72$, $R_{\text{ОВП}(5-10)} = 0.83$; $R_{\text{ОВП}(0-1)}$ – недост. корр.). Ни один из исследуемых параметров не коррелировал с глубиной пробоотбора.

На некоторых станциях грунт был покрыт ковром нитчатых зеленых (*Cladophora* spp.), бурых (*Ectocarpus* spp.) и желто-зеленых (*Vaucheria* cf. *dichotoma* (Linnaeus) C. Martius), а также харовых (*Chara vulgaris* L.) водорослей (таблица 2, рисунок 2), на станции 2021-35 в дночерпатель попали отдельные побеги морской травы *Zostera* sp.

Таблица 2 – Номера станций, глубины и даты отбора проб, абиотические характеристики (ОВП – окислительно восстановительный потенциал в грунте послыно, мВ; содержание размерных гранулометрических фракций, %; C_{орг} – содержание органического и ТПС – общего неорганического углерода в донных осадках
 * – повтор станции 2020-1, ** – повтор станции 2020-2; *** – повтор станции 2020-5, Н.Д. – нет данных)

Год-станция	Дата	Глубина, м	T на дне, °С	Растительность	ОВП, мВ				Содержание гранулометрических фракций, мкм				Содержание углерода	
					0–1 см	1–3 см	3–5 см	<8	8–63	63–2000	>2000	C _{орг}	C _{карб}	
2020-1*	02.07.2020	7.9	Н.Д.	Водоросли	45	-33	-120	30	55	15	0	Н.Д.	Н.Д.	
2020-2**	02.07.2020	3	Н.Д.	Водоросли	20	-70	-110	16	20	60	4	Н.Д.	Н.Д.	
2020-3	02.07.2020	8.6	Н.Д.	Нет	40	-30	-80	27	38	35	0	Н.Д.	Н.Д.	
2020-4	02.07.2020	7.8	Н.Д.	Нет	40	25	0	20	36	43	1	Н.Д.	Н.Д.	
2020-5***	02.07.2020	9	Н.Д.	Нет	50	20	0	19	29	52	1	Н.Д.	Н.Д.	
2020-25*	03.08.2020	8.1	Н.Д.	Водоросли	72	4	-56	31	50	18	1	Н.Д.	Н.Д.	
2020-26***	03.08.2020	4.2	Н.Д.	Водоросли, <i>Zostera sp.</i>	122	52	-60	30	55	14	0	Н.Д.	Н.Д.	
2020-27***	03.08.2020	9.3	Н.Д.	Нет	70	50	30	13	26	59	2	Н.Д.	Н.Д.	
2021-30	01.07.2021	5.5	26.5	Водоросли	105	70	66	23	24	54	0	0.85	6.73	
2021-31	01.07.2021	4.6	23.6	Нет	130	130		1	5	91	3	0.07	7.89	
2021-32	01.07.2021	10.1	19.0	Водоросли	200	60	50	24	53	22	1	0.77	5.01	
2021-33*	01.07.2021	7.8	20.3	Водоросли	90	60	50	24	51	25	0	1.44	5.06	
2021-34*	01.07.2021	7.9	20.6	Нет	70	50	30	34	58	8	0	Н.Д.	Н.Д.	
2021-35***	01.07.2021	4.0	24.0	Водоросли, <i>Zostera sp.</i>	145	60	40	9	20	65	6	0.65	4.75	
2021-36	01.07.2021	2.6	27.5	Нет	-60	-80	-90	7	21	72	0	0.98	4.57	
2021-37	01.07.2021	2.4	25.6	Нет	60	60	50	4	4	92	0	0.25	6.64	
2021-39***	01.07.2021	9.4	22.7	Нет	250	130	70	6	9	83	2	0.18	6.08	
2021-40	01.07.2021	20.0	14.9	Нет	130	60	60	7	11	78	4	0.41	6.35	

Структура макрозообентоса

Всего в 2020–2021 гг. на 18 станциях обнаружено 103 вида макрозообентоса (9–55 на станцию) (Приложение 1, а также см. таблицу 3). Ожидаемое полное число видов с поправкой Chao2 составило 119 ± 8 . Было встречено 13 крупных таксонов, среди которых наибольшим видовым разнообразием отличались Polychaeta (36 видов), Crustacea (27 видов), Bivalvia (17 видов) и Gastropoda (12 видов), кроме того, был встречен один вид Echinodermata (*Amphiura stepanovi*) и не идентифицированные до вида представители Tunicata, Oligochaeta, Chironomidae, Nematoda, Nemertea, Phoronida, Turbellaria (рисунок 3). Наименьшее число видов отмечено на выходе из бухты на глубине 20 м на ракушечно-песчаном грунте без растений (станция 2021-40), наибольшие – близ устья Су-Аран на станции 2020-1 в биотопе ила и нитчатых водорослей и на станции 2020-26 в биоценозе *Zostera* sp.

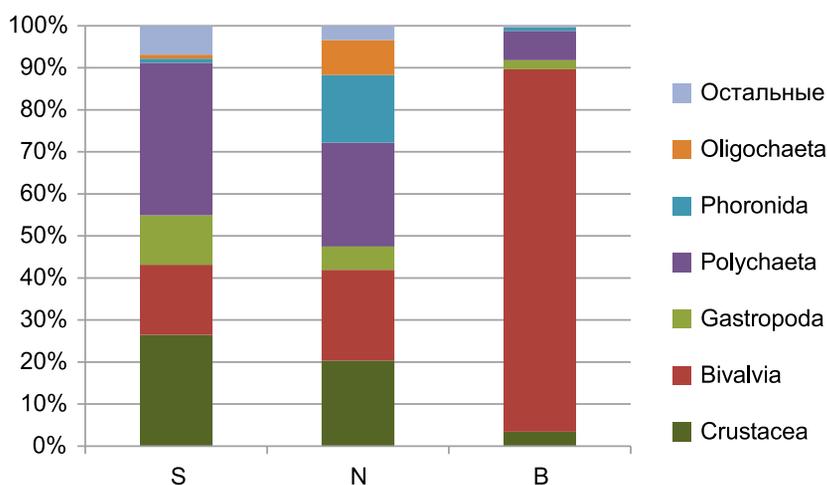


Рис. 3 – Соотношение числа видов, численности и биомассы крупных таксонов макрозообентоса Геленджикской бухты (*S* – число видов, *N* – численность, *B* – биомасса)

Численность макрозообентоса составляла от 710 до 24 541 экз./м². Наименьшая численность была отмечена на станции 2021-33 близ устья Су-Аран, а наибольшая – на станции 2020-26 в биоценозе *Zostera* sp. Наименьшие биомассы макрозообентоса были отмечены на станции 2020-27 в центре восточной части бухты на песчаном грунте (5.9 г/м²), а наибольшие – в биоценозе *Zostera* sp. на станции 2021-35 (110.6 г/м²).

Многомерный анализ данных на основании присутствия/отсутствия видов показал, что сходство станций составляло 15–65 %, на основании интенсивностей метаболизма – 27–67 % (рисунок 4). Таким образом, видовой состав и структура сообществ макрозообентоса сильно отличались от станции к станции – были мозаичным. Расположение сообществ не было постоянным: в пределах одного и того же участка, где пробы отбирали повторно в июле, августе 2020 г. и июле 2021 г., сообщества имели сходство до 67 %.

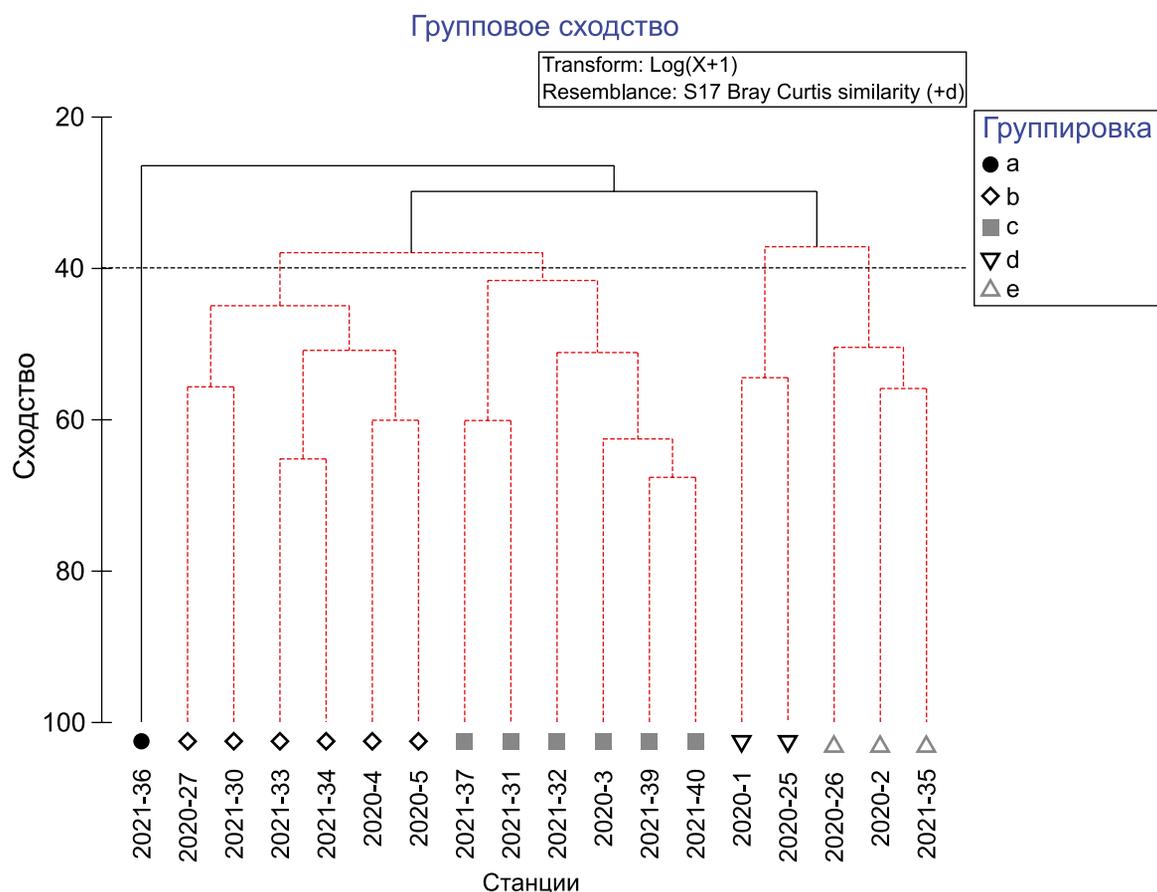


Рис. 4 – Кластерная диаграмма сходства станций по структуре макрозообентоса на основании трансформированной интенсивности метаболизма

Как видно из кластерной диаграммы (рисунок 4), более всего от других по структуре макрозообентоса отличалась станция 2021-36. Это единственная станция, где фиксировалось отрицательное значение ОВП и запах сероводорода. Здесь были сравнительно низкие показатели обилия макрозообентоса: биомасса составляла 16 г/м², а численность – 1500 экз./м². Однако видовое богатство было близко к среднему по бухте: найдено 24 вида макрозообентоса, индекс видового богатства Маргалёфа составлял 3.14. Из-за низкого обилия беспозвоночных был отмечен низкий индекс биоразнообразия Шеннона. Индекс выровненности распределения обилий видов Пielу здесь был близок к минимальному для бухты (0.53), что связано с резко выраженным доминированием крупных полихет – *Nephtys hombergii* (таблица 3). Основу численности на станции составляли подвижные и мелкие представители сем. Spionidae и *Capitella capitata* – оппортунисты, хорошо переживающие гипоксию и предпочитающие районы богатые органикой. Из двустворчатых моллюсков здесь встречен единственный взрослый экземпляр *Abra segmentum*, собирающего детритофага, устойчивого к гипоксии; молоди двустворчатых и брюхоногих моллюсков найдено не было. Здесь отмечен вид-вселенец *Hiatella arctica* (единственный ювенильный экземпляр) и инвазивная полихета *Desdemona ornata*.

Таблица 3 – Число видов макрозообентоса (S), численность (N , экз./м²), биомасса (B , г/м²), индексы видового богатства Маргалефа (d), выравненности распределения обилий Пиелу (J'), биоразнообразия Шеннона (H'), индекса жизненных форм (FD) и избыточности жизненных форм (FD/H') в Геленджикской бухте Черного моря в 2020–2021 гг. * – значения индекса FD/H' меньше 1

Год-станция	Группа станций	S	N	B	d	J'	H'	FD	FD/H'
2021-36	A	24	1500	16.0	3.14	0.53	1.67	3.49	2.1
2020-4	B	26	4910	31.0	2.94	0.58	1.88	4.10	2.2
2020-5	B	21	1610	17.0	2.71	0.79	2.41	3.51	1.5
2020-27	B	18	980	5.9	2.47	0.82	2.37	4.44	1.9
2021-30	B	18	750	14.9	2.57	0.80	2.32	3.27	1.4
2021-33	B	14	710	10.9	1.98	0.75	1.97	3.49	1.8
2021-34	B	15	920	17.2	2.05	0.76	2.05	3.09	1.5
<i>B – средние</i>		<i>19</i>	<i>1647</i>	<i>16.2</i>	<i>2.45</i>	<i>0.75</i>	<i>2.17</i>	<i>3.65</i>	<i>1.7</i>
2020-3	C	21	2400	74.7	2.57	0.70	2.14	2.91	1.4
2021-37	C	20	1120	33.5	2.71	0.81	2.43	3.87	1.6
2021-31	C	10	880	47.2	1.33	0.49	1.13	0.81	0.7*
2021-32	C	20	1140	52.4	2.70	0.75	2.23	3.01	1.4
2021-39	C	15	1100	50.3	2.00	0.70	1.90	1.59	0.8*
2021-40	C	9	1130	36.6	1.14	0.74	1.64	0.77	0.5*
<i>C – средние</i>		<i>16</i>	<i>1295</i>	<i>49.1</i>	<i>2.08</i>	<i>0.70</i>	<i>1.91</i>	<i>2.16</i>	<i>1.1</i>
2020-1	D	44	15 740	35.5	4.45	0.67	2.52	4.75	1.9
2020-25	D	53	21 540	39.9	5.21	0.71	2.83	4.45	1.6
2020-2	E	31	4250	40.6	3.59	0.72	2.47	4.76	1.9
2021-35	E	29	2180	110.6	3.64	0.81	2.74	1.67	0.6*
2020-26	E	55	24 541	25.9	5.34	0.63	2.52	4.89	1.9
<i>E – средние</i>		<i>38</i>	<i>10324</i>	<i>59.0</i>	<i>4.19</i>	<i>0.72</i>	<i>2.58</i>	<i>3.77</i>	<i>1.5</i>

Группа станций В (2020-4, 2020-5, 2020-27, 2021-30, 2021-33, 2021-34, сходство 43 %) включала станции биотопа песчанистого ила с нитчатыми водорослями и станции с песчаным грунтом без водорослей. Здесь найдено всего 44 вида беспозвоночных (14–26 на станцию). Ожидаемое число видов было существенно ниже, что указывает на преобладание в сообществе редких видов. Численность варьировала от 710 до 4910 экз./м², а биомасса – от 5.9 до 31.0 г/м². На станциях этой группы видовое богатство было ниже, но индекс Шеннона и Пиелу – выше, чем на станции 2020-36. Сходство станций (на основании процедуры SIMPER) на 70 % здесь обеспечивали четыре вида: полихеты *N. hombergii* и *Melinna palmata* и двустворчатые моллюски *Chamelea gallina* и *Pitar rudis*. Доминантами сообществ были *C. gallina*, *P. rudis* и *N. hombergii*. Видами, отмеченными на всех станциях этой группы, были полихеты *M. palmata*, *Heteromastus filiformis*, *Aricidea (Strelzovia) claudiae*. На станции 2020-4 в единственном экземпляре был отмечен вид, который редко встречается в дночерпательных пробах – рак-крот *Necallianassa truncata*. Кроме того, на этой станции была обнаружена инвазивная полихета *Sigambra tentaculata*.

Станции С (2020-3, 2021-37, 2021-31, 2021-32, 2021-39, 2021-40) группировались на уровне сходства 45 %. Эти станции располагались в разных частях бухты на песчаных и песчано-ракушечных грунтах (в западной и восточной части, выходе из бухты), но относились преимущественно к глубинам более 5 м. Здесь обнаружено 44 вида беспозвоночных, от 9 до 21 на станцию (таблица 3). Численность варьировала от 880 до 2400 экз./м², а биомасса – от 33.5 до 74.7 г/м². Индекс видового богатства и ожидаемое число видов в этой группе станций были наименьшими среди других групп станций. Сходство структуры сообществ здесь обеспечивали на 70 % двустворчатые моллюски *C. gallina*, *P. rudis* и *Lucinella divaricata*. Доминантами были *C. gallina* и *P. rudis*, а также на станциях 2020-3 и 2021-32 – двустворчатый моллюск-вселенец *Anadara kagoshimensis*. 100 % встречаемостью на станциях этой группы отличались всего два вида – *C. gallina* и *Lucinella divaricata*. Из недавних вселенцев здесь отмечена полихета *D. ornata*.

На станциях 2020-25 и 2020-1 (сходство 52 %, группа D), отобранных в районе впадения р. Су-Аран в августе и июле 2020 г., было найдено 53 и 44 вида макрозообентоса (всего 68 видов). Здесь отмечали очень высокие численности и средние биомассы макрозообентоса, видового разнообразия, а также наивысшие значения индекса Шеннона. Эти станции на 70 % объединяли двустворчатые моллюски *Parvicardium exiguum*, *Cerastoderma glaucum* и *C. gallina*, полихеты *N. hombergii*, а также Nemertini sp. и Oligochaeta sp. Доминировал здесь *P. exiguum*, а на станции 2020-1 содоминантами являлись *C. glaucum*, *N. hombergii* и *Bittium reticulatum*. Из видов-вселенцев здесь отмечены ювенильные особи *Anadara kagoshimensis* и полихета *Marenzelleria neglecta* (на обеих станциях) а также *Amphibalanus improvisus* и *D. ornata* (станция 2020-25).

И, наконец, отдельно на уровне сходства 50 % группировались станции с зарослями *Zostera* sp. (группа E: 2020-2, 2020-26 и 2021-35), сходство которых на 66 % определяли двустворчатые моллюски *Loripes orbiculatus* (34 % сходства), *P. rudis* и *P. exiguum*, а также полихеты *M. palmata*. Эти организмы и являлись доминантами на станциях. Всего здесь найдено 68 видов беспозвоночных, 29–55 видов на станцию. Численность варьировала в широких пределах – от 2180 до 24 541 экз./м², а биомасса – от 25.9 до 110.6 г/м². На станциях 2020 г. *L. orbiculatus* был представлен преимущественно ювенильными особями, а в 2021 г. было отмечено наличие взрослой популяции вида (раковина длиной около 1 см).

Анализ линейных корреляций структуры сообществ макрозообентоса и абиотических факторов (DistLM) показал, что гранулометрический состав грунта и глубина объясняли 33 % изменчивости данных: ($p = 0.0021$, 24 % изменчивости и $p = 0.0354$, 9.4 %, соответственно). Для оценки влияния факторов на группировку станций для выявления нелинейных зависимостей был применен метод LINKTREE. Оказалось, что отличия станции 2021-6 по структуре макрозообентоса коррелировали с ОВП₍₀₋₁₎ ($R = 0.52$): на станции 2021-36 они были отрицательными, а на остальных станциях – положительными. Расхождение остальных станций на две большие группы (D-E и B-C) коррелировало ($R = 0.4$) с содержанием ила и песка, но различия между группами проходили при минимальных отличиях в содержании фракций, поэтому, хотя

различия и были достоверными, их расхождение, по всей видимости, объяснялось какими-то другими, неучтенными, факторами. Отличие группы станций E от кластера D-B-C объяснялось глубиной ($R = 0.44$): станции группы E были отобраны на глубинах менее 4.2 м, а остальные – на глубинах более 5.5 м. Отличие группы станций D от других объяснялось положительным ОВП_(5–10) ($R = 0.47$), в отличие от станций кластера B и C. Разделение остальных станций на группы объяснялось достоверными, но низкими корреляциями с абиотическими параметрами.

Поскольку абиотические факторы показали хоть и достоверную, но низкую корреляцию со структурой макрозообентоса, было проверено, какие таксономические группы вносили наибольший вклад в корреляции методом RELATE. Оказалось, что группы, отличающиеся низкой численностью особей на станциях (Crustacea, Turbellaria, Phoronida, Nemertea, Oligochaeta, Echinodermata, Tunicata, Chironomidae), не коррелировали ни с одним из абиотических факторов (таблица 4). Наибольшие корреляции были выявлены для полихет (с глубиной, гранулометрическим составом и пространственным расположением станций) и для моллюсков (с гранулометрическим составом). Однако значения коэффициентов этих корреляций были низкими ($R < 0.32$).

Таблица 4 – Значения коэффициента корреляции по Спирману и уровни значимости (в скобках) для разных таксономических групп зообентоса и абиотических характеристик грунта. * отмечены достоверные корреляции (меньше 5%)

Фактор Группа	Глубина	Гранулометрический состав грунта	ОВП	Пространственное расположение станции
Макрозообентос	0.146 (9.3 %)	0.246 (1.2 %)*	0.175 (8.1 %)	0.124 (19.4 %)
Mollusca	0.043 (33.6 %)	0.191 (3.9 %)*	0.093 (21.8 %)	0.009 (40.8 %)
Polychaeta	0.317 (0.4 %)*	0.292 (0.8 %)*	0.301 (0.8 %)	0.219 (3.4 %)*
Crustacea	-0.068 (63.7 %)	-0.037 (60.6 %)	-0.093 (72 %)	-0.093 (72 %)
Другие группы, суммарно	-0.153 (89.5 %)	0.053 (26.8 %)	0.088 (28.2 %)	-0.217 (91.2 %)
Мейобентос	0.107 (21.2 %)	-0.252 (89.3 %)	-0.083 (63.5 %)	0.119 (28 %)

Анализ жизненных форм макрозообентоса

Анализ жизненных форм макрозообентоса на станциях в Геленджикской бухте показал, что по положению в пространстве доминировали инфаунные организмы (от 44 до 100 % интенсивности метаболизма на станциях). Фильтраторы составляли 36–98 % общей интенсивности метаболизма на станция, за исключением станции 2021-36, где роль фильтраторов не превышала 7 %. На станциях, где присутствовали заросли *Zostera sp.*, роль фильтраторов снижалась (до 36–49 %) и большой вклад (19–45 %) вносили симбиотрофы, представленные в бухте двустворчатым моллюском *Loripes orbiculatus*. На станции 2021-36 наблюдалось доминирование всеядных и хищников (55 %). По признаку подвижности на всех станциях лидировали

подвижные организмы (76–100 %). Большинство видов макрозообентоса относились к размерной группировке 1–5 см (52–100 %), более крупные организмы (длина тела более 5 см) доминировали лишь на станции 2021-36 (54 %). По интенсивности метаболизма на большинстве станций доминировали (от 39 до 99 %) организмы с двустворчатой раковиной, представленные в бухте двустворчатыми моллюсками. Исключение составила станция 2021-36, где лидировали (59 %) сегментированные червеобразные организмы, представленные здесь полихетами и олигохетами. По типу личиночного развития в бухте доминировали организмы, имеющие пелагическую личинку (78–100 %), по образу жизни – роющие формы (62–100 %). Наибольший вклад беспозвоночных, строящих трубки, был отмечен на станции из биоценоза zostеры (до 16 %) и станции 2020-27. Основу сообществ (19–99 %) составляли высокоплодовитые животные (10 000 – 1 млн яиц) с продолжительностью жизни от 3 до 10 лет, приступающие к размножению уже на 1–2 год жизни. Исключение составил биоценоз zostеры, где большой вклад (34–77 %) вносили организмы с низкой плодовитостью (100–1000 яиц, *L. orbiculatus*).

Многомерный анализ данных (FCA) показал, что первые две оси объясняли 52 % изменчивости данных, причем первая ось – 29 %, а вторая – 23 % (таблица 5). Расхождение станций по оси 1 объясняли факторы: тип питания, наибольшие размеры, форма тела, возраст наступления половой зрелости и плодовитость. А по второй оси – тип питания, наибольшие размеры, форма тела и плодовитость. Корреляции были низкими, а положения станций на оси не совпадало с их расположением в пространстве, что указывает на мозаичную структуру пространственного распределения сообществ по признакам жизненных форм.

Таблица 5 – Значения корреляций признаков по осям FCA

(* выделены признаки, вносящие наибольший вклад, более 0.1: пять по оси 1 и четыре по оси 2)

Код	Признак	Ось 1	Ось 2
FH	Тип питания	0.18*	0.19*
M	Подвижность	0.01	0.00
S	Размеры	0.15*	0.16*
BD	Форма тела	0.12*	0.14*
RM	Стратегия размножения	0.04	0.02
EP	Положение в пространстве	0.08	0.02
LH	Образ жизни	0.04	0.02
LT	Продолжительность жизни	0.00	0.00
MT	Половая зрелость	0.18*	0.00
F	Плодовитость	0.19*	0.21*
Общая изменчивость		0.295	0.228

Избыточность жизненных форм в Геленджикской бухте была высока, она превышала практически на всех станциях индекс Шеннона, а коэффициент их линейной регрессии составлял 0.37. Таким образом, в бухте большинство признаков жизненных

форм были свойственны большому числу видов. Индекс избыточности жизненных форм был меньше 1 лишь на четырех станциях: 2021-31, 2021-39, 2021-40 и 2021-35. Индекс избыточности жизненных форм здесь был наименьшим (от 0.7 до 1.6). На первых трех станциях было отмечено наименьшее видовое разнообразие и низкая численность макрозообентоса. На последней (в биоценозе zostеры) видовое разнообразие было высоким, а численность бентоса – низкой, что привело к высокому значению индекса Шеннона, и, соответственно, низкому значению индекса избыточности жизненных форм. Однако, как видно из таблицы 3, четкой связи между типом биотопа и избыточности жизненных форм выявлено не было.

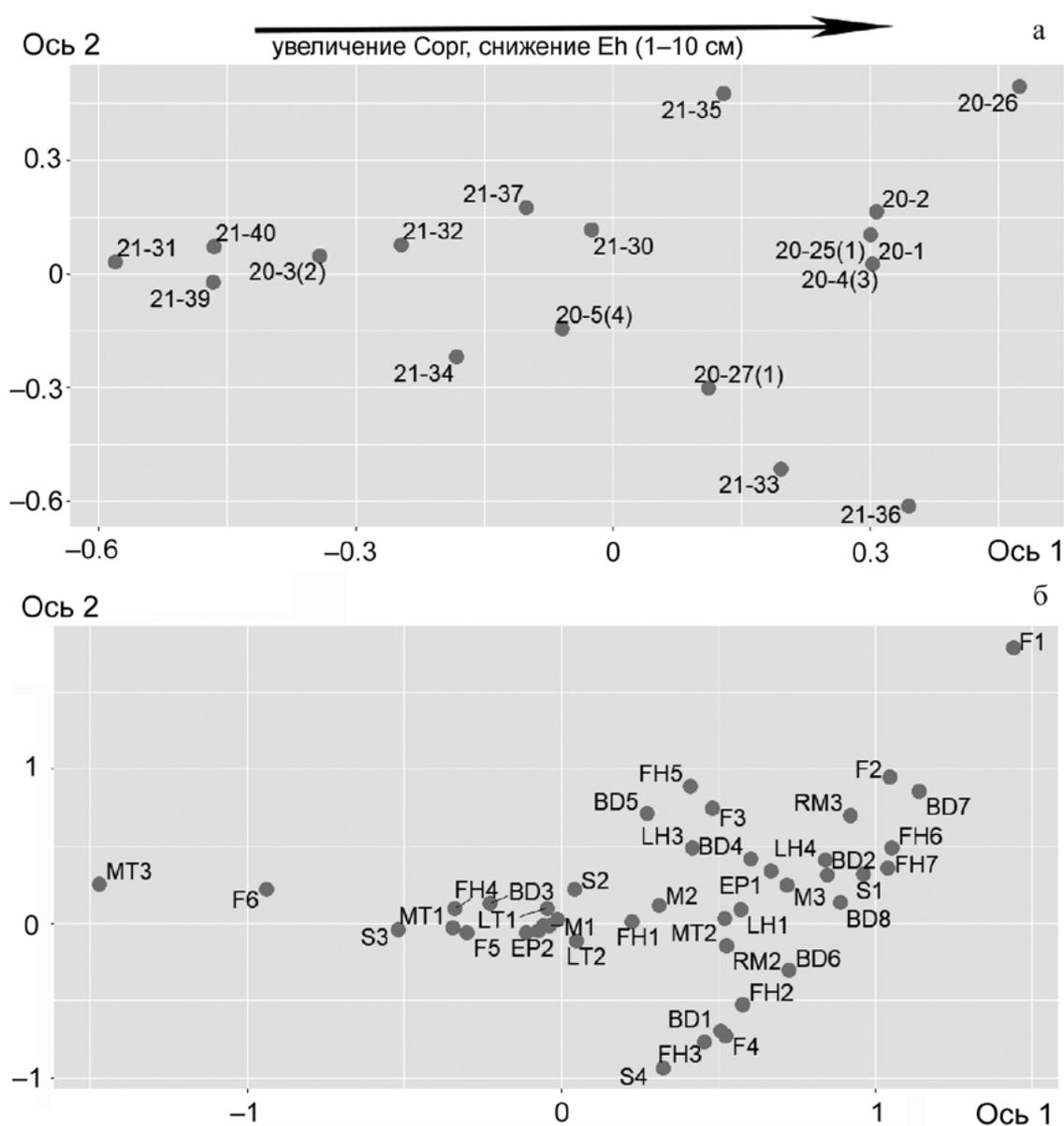


Рис. 5 – Ординация (FCA) станций (а) и признаков жизненных форм (б) на основании относительной интенсивности метаболизма организмов макрозообентоса на станциях в Геленджикской бухте в 2020–2021 гг.

Положение станций на первой оси положительно коррелировало (по Спирману) с содержанием в грунте органического углерода ($R = 0.87$) и отрицательно с ОВП (1-5) ($R = 0.64$) и ОВП (5-10) ($R = 0.65$) (рисунок 5). Положение станций по второй оси – ни с одним из исследованных факторов. Таким образом, при высоких значениях $C_{орг}$ в донных осадках и минимальных значениях ОВП в нижних слоях донных осадков (1–10 см) преимущество получали низкоплодовитые мелкоразмерные растительноядные микрофаги и сосущие несегментированные червеобразные, плоские и шарообразные низкоплодовитые беспозвоночные, лишённые планктонной личинки. Напротив, на станциях с низким содержанием органического углерода и высокими значениями ОВП доминировали крупные высокоплодовитые фильтраторы с поздним наступлением половой зрелости, двустворчатой раковиной (представленные в бухте двустворчатыми моллюсками).

Структура мейобентоса

В восточной части Геленджикской бухты были отмечены представители шести эумейобентосных групп: Nematoda, Harpacticoida, Turbellaria (а также их науплиарные стадии), Ostracoda, Acari и Kinorhyncha. Кроме того были отмечены ювенильные экземпляры Polychaeta, Oligochaeta, Bivalvia, Gastropoda, взрослые особи которых принадлежат к макрозообентосу. На всех станциях встречались 3–5 групп эумейобентоса и 1–4 таксона псевдомейобентоса.

Суммарная численность мейобентоса варьировала от 357 до 2467 экз./10 см², а численность эумейобентоса – от 263 до 2400 экз./10 см² (рисунок 6). Наиболее многочисленными среди эумейобентоса были Nematoda и Harpacticoida. На большинстве станций доминировали Nematoda (от 20 до 100 % эумейобентоса). На станции 2020-27 (в биотопе илистого песка) доминировали Harpacticoida, составляя 57 % численности эумейобентоса, а нематодно-копеподное соотношение было меньше единицы (1:2). На большинстве станций нематодно-копеподное отношение составляло 9:1 – 50:1. Ещё одним исключением была станция 2021-36, где нематодно-копеподное соотношение составляло 620:1. На этой станции ощущался запах сероводорода и ОВП был отрицательным даже в верхнем слое грунта. И хотя здесь численность мейобентоса достигала 1864 экз./10 см², были отмечены три группы эумейобентосных организмов (Nematoda, Harpacticoida, Acari) и ювенильные стадии Polychaeta, но все группы, кроме нематод, были представлены единичными особями.

Таким образом, максимальное разнообразие мейобентоса наблюдается на самой глубоководной станции восточной части бухты (2020-27 – 11 таксонов), а минимальное – на станции 2021-36. На станциях в районе впадения р. Су-Аран на отдалении от берега около 650 м (2020-25 и 2020-1) отмечено наибольшее количество олигохет – животных, предпочитающих места обитания, богатые органикой. Анализ корреляций структуры сообществ мейобентоса и абиотических факторов (DistLM), а также процедура RELATE (таблица 4), не выявили достоверных зависимостей. Численность Harpacticoida показала положительную корреляцию с содержанием гравия ($R = 0.73$; $p < 0.04$).

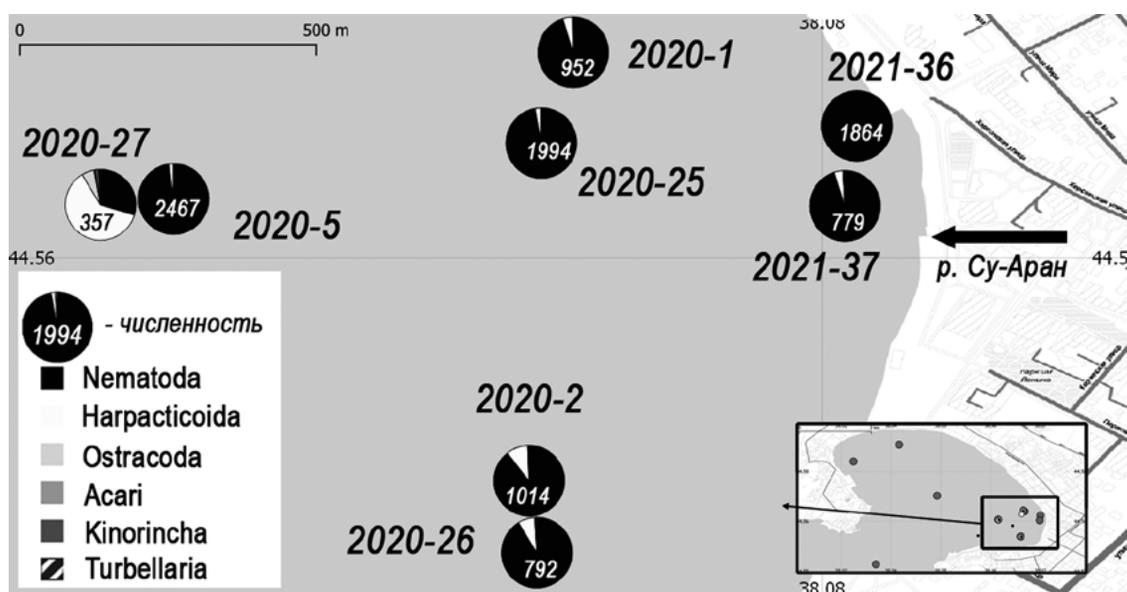


Рис. 6 – Соотношение численностей основных таксонов эумейобентоса и численность (экз./10 см²) мейобентоса в Геленджикской бухте Черного моря в 2020–2021 гг.

Обсуждение

Современное состояние экосистемы Геленджикской бухты и вероятность гипоксии

В 2020 и 2021 гг. в акватории бухты в летний сезон ни в столбе воды, ни в поверхностном слое донных осадков не было отмечено выраженных условий гипоксии. Единственный участок дна с сероводородным заражением и отличным от других станций составом как макрозоо-, так и мейобентоса, по всей видимости, был сильно локализован. На соседних участках, расположенных на расстоянии 150–350 м от него, сходных условий отмечено не было. По всей видимости, этот участок представляет собой локальную яму, где скапливается выносимый с ливневыми стоками терригенный материал. Наличие участков черного полужидкого азойного ила с запахом сероводорода было отмечено и во время предыдущих съемок (Мельник, Черненко, 1994). В 1990 г. такая зона располагалась близ берега, где открывались стоки бассейна «Нептун» (совр. Геленджикский Дельфинарий), коллектора очистных сооружений, около десяти выпусков ливневой канализации и хозяйственно-бытовых стоков. Было сделано предположение, что заморная зона в бухте тяготеет к берегу, где локализованы все эти источники терригенного стока. Подтверждением этого является снижение в бухте с глубиной содержания в грунте лабильных (кислотно-растворимых) сульфидов (Сорокин, Закускина, 2008). Так, на глубинах 6–8 м было отмечено наиболее высокое содержание лабильных сульфидов – 820–905 мг S/дм³ сырого ила, а на станциях глубин 10–12 м – уже в 4 раза меньше (140–280 мг S/дм³ сырого ила). Кроме того, на границе курортной

зоны, по сравнению с открытыми водами, была отмечена как более низкая концентрация кислорода в придонном слое, так и более высокие значения биохимического потребления кислорода (Евграфов, Евграфова, 2015). По всей видимости, отсутствие заморных зон в удаленных от берега более глубоких участках бухты связано с лучшей вентиляцией этих зон олиготрофными морскими водами. Полный обмен воды в Геленджикской бухте составляет от одного до семи дней, причем наибольших значений он достигает лишь летом, в период высокой рекреационной нагрузки (Сухинов, Цирулик, 2002).

Основным фактором, определяющим пространственное распределение макрозообентоса в Геленджикской бухте, был гранулометрический состав грунта. Как и в конце XX в. (по данным 1979–1980 гг. – Миловидова, Кирюхина, 1985; по данным 1997–1999 гг. – Шкабара, 2015), в ходе настоящего исследования было показано преобладание в грунте песчаной фракции. Так, в 1979–1980 гг. лишь вблизи впадения р. Су-Аран присутствовали крупнозернистые илы (размер гранул 10–100 мкм), а мелкозернистых илов (менее 10 мкм) отмечено не было (Миловидова, Кирюхина, 1985). В 1997–1999 гг. центральные и западные, более глубокие, области бухты покрыты песчаным грунтом с примесью ракуши, а в прибрежной области и в восточной части бухты у впадения р. Су-Аран присутствовали илистые осадки с преобладанием мелкозернистых илов (менее 10 мкм). По нашим данным, содержание фракции менее 8 мкм в грунтах было наибольшим в районе впадения р. Су-Аран и достигало 33 %, однако значений более 20 % оно достигало и в центральной, и в западной частях бухты. Таким образом, по всей видимости, уровень заиления Геленджикской бухты увеличивается. В ходе настоящего исследования выявлена высокая степень корреляции между содержанием в грунте ила и органического углерода: наиболее заиленные районы отличаются и обогащением $C_{\text{орг}}$. Однако наибольшие концентрации $C_{\text{орг}}$, отмеченные в бухте в ходе настоящего исследования, примерно соответствовали средним содержаниям $C_{\text{орг}}$ в грунтах глубин 20–30 м северо-восточного побережья Черного моря (Чикина, 2009) и лишь на одной станции (2021-33) превосходили 1 %. Для сравнения, высокие значения органического углерода отмечаются в Севастопольской и Балаклавской бухтах, где эта характеристика достигает 2–3 % (Малахова, 2013). Таким образом, содержание $C_{\text{орг}}$ в Геленджикской бухте не отличается от фоновых значений окружающего ее северо-восточного побережья.

В истории Геленджикской бухты есть знаковое событие, определившее структуру ее донных сообществ: на северо-восточный берег в 1970-х гг. был намыт песок для пляжа. В результате площадь рыхлых грунтов увеличилась, и водорослевая растительность в этой части бухты была замещена морскими травами с доминированием *Zostera noltei* Hornemann (Громов, 1998). В настоящее время рыхлые грунты покрывают большую часть бухты и, по всей видимости, области с доминированием zostеры в бухте располагаются не только под восточным берегом, но и в западной части. Здесь в 1990 г. был отмечен и доминировал характерный для биоценоза zostеры (van der Heide et al., 2012) двустворчатый моллюск *Loripes orbiculatus* (Мельник, Черненко, 1994). Морские травы, в отличие от водорослей, благодаря наличию корневой системы,

стабилизируют грунт и имеют возможность произрастать на рыхлых, подвижных субстратах (Bostrum, Bonsdorff, 2000). Заросли zostеры являются одним из биоценозов, в которых из-за повышенной седиментации возможно накопление органического вещества и, как следствие, возникновение гипоксии (Rasmussen, 1973; de Boer, 2007). Сходные условия создают и полисапробные водоросли, на массовое развитие которых указывают работы конца XX в. (Громов, 1998). Однако, по данным настоящего исследования, ни уровень обогащения грунта органическим углеродом, ни прямое измерение ОВП в толще грунта не выявили признаков гипоксии. И лишь на одной станции (2021-36) была найдена такая зона. Однако даже здесь в пробах найдены организмы и макрозообентоса, и мейобентоса. А по видовому богатству макрозообентоса эта зона не отличалась от соседних станций. По всей видимости, не смотря на высокий уровень трофности вод бухты (Бородулина, Часовников, 2020), заморные явления здесь пока являются скорее исключением, что объясняется отсутствием порога и интенсивным водообменом с морем.

Анализ жизненных форм макрозообентоса также не выявил признаков гипоксии в Геленджикской бухте. По типу питания в бухте доминировали двусторчатые фильтраторы, не являющиеся характерными для гипоксических областей. В зоне гипоксии часто наблюдается сдвиг в трофической структуре сообществ, путях реминерализации органического вещества, а также снижение биотурбации и гетерогенности биотопов (Coleman, Williams, 2002). Гипоксия приводит к тому, что преобладание фильтраторов сменяется на преобладание детритофагов. В некоторых случаях снижается и роль хищников (основной пикноклин Черного моря – Koluchkina et al., 2022). По нашим данным, в Геленджикской бухте такое соотношение типов питания и сдвиг в сторону детритофагов/полифагов был отмечен лишь на одной станции – 2021-36. В условиях гипоксии обычно мелкие формы преобладают над крупноразмерными из-за большего соотношения поверхность/объем и большей эффективности диффузии (Levin, 2003). Кроме того, мелкоразмерные виды обычно являются оппортунистами с долгоживущей личинкой, высокой плодовитостью, быстрым ростом и коротким жизненным циклом (Wu, 2002). Но, по данным 2020–2021 гг., основной жизненной формой, доминирующей в большинстве районов Геленджикской бухты, являются сравнительно крупные (3–5 см), хотя и высокоплодовитые, и инфаунные подвижные роющие детритофаги и фильтраторы. А на станции 2021-36, где отмечен сероводородный ил, доминировали еще более крупные животные (более 5 см). При сезонной или эпизодической гипоксии изменяется и положение животных в осадках, обычно становится больше форм, обитающих в поверхностном и надповерхностном слое, чем погруженных в грунт (Long et al., 2008). В Геленджикской бухте, напротив, эпифауна была представлена существенно меньшим числом форм, чем инфауна. Кроме того, в Геленджикской бухте отмечается высокая избыточность жизненных форм макрозообентоса над его таксономическим разнообразием, что указывает на большой «запас прочности» этой экосистемы. Исчезновение или появление видов не принесет существенных изменений в структуру жизненных форм макрозообентоса.

Наиболее чувствительным к гипоксии параметром является видовое разнообразие (Diaz, Rozenberg, 1995; Gray et al., 2002). Исчезновение видов, не переносящих снижение содержания кислорода ниже критического уровня, ведет к значительному сокращению видового богатства и выравниванию обилий видов. В настоящем исследовании даже для станции с черным илом и запахом сероводорода не было показано снижение видового богатства макроскопических беспозвоночных по сравнению с окружающими районами бухты. Здесь было отмечено даже больше видов макрозообентоса, чем, например, в центральной области бухты. А вот индекс распределения обилий видов Пиелу здесь был один из самых низких для всех исследованных станций (0.53), поскольку высокого обилия достигали всего два вида – полихета *Nephtys hombergii* и двустворчатый моллюск *Abra segmentum*. Эти виды характерны для многих опресненных лиманов и заливов Азово-Черноморского региона, а также для открытой части Азовского моря (Атлас, 2019). Они хорошо переносят недостаток кислорода, являются подвижными и крупными животными, способными избегать или переживать гипоксию. С другой стороны на станции были отмечены ракообразные (*Amphithoe ramondi*, *Dexamine spinosa*, *Microdeutopus* sp. и *Tanaidae* sp.) – группа, которая обычно первая исчезает при дефиците кислорода (Diaz, Rozenberg, 1995; Gray et al., 2002). Известно, что в условиях гипоксии обычно преимущество получают виды с различными дыхательными выростами – жабрами, пальпами и пр., такие как полихеты сем. *Spionidae*, *Cirratulidae* и *Ampharetidae* и др. (Lamont and Gage, 2000). На станции 2021-36 в Геленджикской бухте к таким организмам относилось всего несколько таксонов: *Microspio metschnikowianus*, *Spio decoratus*, *Oligochaeta* gen. sp., *N. hombergii*, *Amphiura stepanovi*.

Из инвазивных видов в Геленджикской бухте были отмечены шесть. Из них двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis*, полихета *Sigambra tentaculata* и усногий рак *Amphibalanus improvisus* – сравнительно давние вселенцы, натурализовавшиеся в регионе еще в XX в. (Киселева, 1981; Колючкина и др., 2020). А полихеты *Marenzelleria neglecta* и *Desdemona ornata*, а также двустворчатый моллюск *Hiatella arctica*, впервые были найдены на северо-восточном побережье Черного моря в ходе настоящего исследования.

По составу мейобентоса станция 2021-36 отличалась от других за счет более высокого (на 1–2 порядка) нематодно-копеподного соотношения, резкого доминирования нематод над остальными группами как эумейобентоса, так и псевдомейобентоса. Учитывая, что в нормоксических условиях нематоды и гарпактикоидные копеподы обычно доминируют в мейофауне по численности и биомассе (Заика и др., 2011), а также опираясь на соответствие наших данных по количественному и качественному составу мейобентоса данным для схожих участков Черного моря (Мокиевский и др., 2010; Ремизова, 2014), можно сделать вывод, что гипоксии в юго-восточной части Геленджикской бухты в июле–августе 2020 г. не наблюдалось.

Изменения донных биоценозов Геленджикской бухты во времени

Видовое разнообразие макрозообентоса Геленджикской бухты было сравнительно высоким. Так, на рыхлых грунтах глубин 10–70 м Черного моря на четырех разрезах (полуостров Абрау, Голубая бухта, бух. Инал и пос. Шепси) в 2014–2017 гг. было отмечено 129 форм макрозообентоса, 12–53 видов на станцию (Колючкина и др., 2020). Это лишь немногим выше, чем в настоящем исследовании в пределах одной Геленджикской бухты, а по числу видов на станцию – не отличалось. По всей видимости, разнообразие биотопов в бухте (в настоящем исследовании их было выявлено пять) выше, чем на открытом побережье, что и позволяет развиваться более разнообразной фауне в пределах небольшой акватории. Не последнюю роль в этом играют и морские травы, практически не встречающиеся в современный период на открытом побережье Кавказа южнее г. Новороссийск. Они способствуют повышению биоразнообразия за счет того, что крупные надземные побеги и листья ослабляют скорость движения воды в придонном слое и способствуют осаждению мелкодисперсных фракций и детрита на дно, создавая условия, благоприятные для развития сестонофагов и детритофагов (Wlodarska-Kowalczyk et al., 2014). В то же время надземные части и корневища морских трав обеспечивают пищевыми ресурсами, создают естественные ниши, субстрат для прикрепления и убежища для донных животных (Fredriksen et al., 2010). Поэтому участки грунта, покрытые ковром морских трав, обычно отличаются более высоким обилием и разнообразием макрозообентоса, по сравнению с близлежащими, лишенными высшей растительности, биотопами (Fredriksen et al., 2010). В Геленджикской бухте именно этот биоценоз отличался наиболее высоким видовым разнообразием, индексом биоразнообразия Шеннона и обилием макрозообентоса. Основным доминантом здесь был двустворчатый моллюск-симбиотроф *Loripes orbiculatus*. Этот моллюск живет в непосредственном контакте с ризосферой zostеры и редко отмечается в районах, где нет этой морской травы (van der Heide et al., 2012). Пищеварительная система *L. orbiculatus* редуцирована, и он питается преимущественно за счет симбиотрофных бактерий, обитающих в его жабрах и использующих сульфид в качестве донора электронов. Заросли zostеры способствуют интенсивному осадконакоплению, что приводит к накоплению C_{org} и способствует гипоксии в толще грунта (de Voer, 2007). *Loripes orbiculatus*, благодаря бактериям, способствует снижению содержания сульфидов в грунтах и обогащению грунта кислородом посредством активной биотурбации. По данным 1990 г. сообщества с доминированием *L. orbiculatus* отмечали в западной части Геленджикской бухты (Мельник, Черненко, 1994). Однако более детальный анализ этой работы показал, что сообщество восточной части бухты, обозначенное как биоценоз рака-отшельника *Diogenes pugilator*, также характеризовался высоким обилием *L. orbiculatus* (биомасса составляла 4.7 г/м², а численность – 128 экз./м²) и отличался от сообщества западной части бухты лишь наличием рака-отшельника, который является мигрирующей формой. Таким образом, в 1990 г. и в восточной, и в западной частях бухты сообщества макрозообентоса были сходными и отличались присутствием симбионта zostеры – *L. orbiculatus*. Биомассы

этих сообществ составляли 105.5 г/м² в западной части бухты и 35 г/м² – в восточной. Это было сопоставимо с современными показателями. А численность в 1990 г. была на 1–2 порядка ниже, чем в 2020–2021 гг. – 416–880 экз./м². Возможно, это объясняется разными методиками отбора проб (авторы не указывают диаметр пор сита, использованного для промывки проб).

В центральной области бухты, напротив, сообщества в 2020–2021 гг. стали менее продуктивными. Здесь, по нашим данным, располагается биоценоз с доминированием двустворчатых моллюсков *Chamelea gallina* и *Pitar rudis*, типичных доминантов пояса венусового песка открытого побережья Кавказа (Киселева, 1981; Колючкина и др., 2020). В 1990 г. численность макрозообентоса в этом биоценозе в Геленджикской бухте составляла 7320 экз./м², а биомасса – 4500 г/м² (Мельник, Черненко, 1994). Сравнимые значения биомассы макрозообентоса достигались в 1986 г. на открытом черноморском побережье Кавказа (Киселева, 1992). Основными видами, обеспечивающими столь высокие биомассы, являлись *C. gallina* (83 % биомассы в Геленджикской бухте) и хищный брюхоногий моллюск *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (6 %) (Мельник, Черненко, 1994). Средний индивидуальный вес *C. gallina* составлял около 0.9 г, а рапан – около 34 г. Наличие в Геленджикской бухте крупных рапан с численностью 8 экз./м², по всей видимости, стало причиной снижения обилия двустворчатых моллюсков, поскольку они составляют основу рациона рапаны. Ни на одной станции 2020–2021 гг. не было отмечено *R. venosa*, а индивидуальный вес *C. gallina* составлял от 0.08 до 0.3 г, в среднем 0.08 г, что на порядок ниже, чем в 1990 г. Сходная ситуация была отмечена в начале 2000-х гг. на открытом побережье Черного моря, когда после резкого подъема численности и биомассы двустворчатых моллюсков, в том числе и *C. gallina*, последовал подъем численности *R. venosa* и резкий спад обилия сначала двустворчатых моллюсков, потом *R. venosa* (Чикина, 2009). Присутствие мелкоразмерных особей *C. gallina*, по всей видимости, является приспособлением против выедания рапанами, поскольку известно, что крупные экземпляры хищника предпочитают крупных двустворчатых моллюсков (Savini, Occhipinti-Ambrogi, 2006). *Rapana venosa* способна совершать миграции в поисках пищи, поэтому, вероятно, настоящее состояние биоценозов центральной части Геленджикской бухты может измениться при увеличении средних размеров двустворчатых моллюсков и появлении в бухте рапан.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ и Министерства Образования, Науки и Молодежной политики Краснодарского края № 19-45-230012 и Госзадания ФИЦ ИнБЮМ (г.р. № 121030100028-0). Авторы благодарят С. Б. Куклеву и А. Г. Зацепина за помощь в организации экспедиций, Е. А. Стрельцову за проведение гранулометрического анализа донных осадков, а также команду МНИС «Ашамба». Авторы чрезвычайно признательны за помощь в поиске литературных источников О. В. Максимовой и Е. И. Колючкиной.

Список литературы

1. *Алимов А. Ф.* Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 5–20.
2. *Багдасарян К. Г., Таташвили К. Т., Казахашвили Ж. Р., Мусхулишвили Л. В., Бадзошвили Ц. И., Ахвелидиани Е. Г., Жгенти Е. Ш., Тактакишвили Г. Д., Квалиашвили Г. А.* Справочник по биологии морских двустворок. М.: Наука, 1966. 352 с.
3. *Беляев Н. А., Пересыпкин В. И., Поняев М. С.* Органический углерод воды, взвеси и верхнего слоя донных осадков западной части Карского моря // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 748–757.
4. *Бородулина П. А., Часовников В. К.* Сезонная динамика азотсодержащих веществ в прибрежной зоне Черного моря на примере Геленджикской и Голубой бухт // *Экология гидросферы*. 2020. № 1 (5). С. 10–20. [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2020-1\(5\)-10-20](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2020-1(5)-10-20).
5. *Голиков А. Н., Старобогатов Я. И.* Класс брюхоногие моллюски – Gastropoda // *Определитель фауны Черного и Азовского морей* / Ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовской. Киев: Наукова думка, 1972. Т. 2. С. 65–166.
6. *Грезе И. И.* Амфиподы Черного моря и их биология. Киев: Наукова думка, 1977. 156 с.
7. *Громов В. В.* Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России. Автореферат дис. . . . доктора. биол. наук: 03.00.05. СПб.: СПбГУ, 1998. 45 с.
8. *Гурьянова Е. Ф.* Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод (Amphipoda-Gammaridea): монография // *Определители по фауне СССР*. Изд. ЗИН АН СССР. Вып. 41. Л.: Наука, 1951. 1029 с.
9. *Евграфов А. В., Евграфова И. М.* Гидрологические и гидрохимические наблюдения в составе работ по инженерно-экологическим изысканиям для объектов морских портов // *Природообустройство*. 2015. Т. 3. С. 86–90.
10. *Заика В. Е., Иванова Е. А., Сергеева Н. Г.* Сезонные изменения мейобентоса в бухтах Севастополя с анализом влияния донной гипоксии // *Морской экологический журнал*. 2011. № 2. С. 29–36.
11. Качество морских вод по гидрохимическим показателям. Ежегодник 2019. Электронная версия: <http://www.oceanography.ru/index.php/component/jdownloads/finish/41/1848>.
12. *Киселева М. И.* Бентос рыхлых грунтов Черного моря. Киев: Наукова думка, 1981. 168 с.
13. *Киселева М. И.* Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Черного моря* / Отв. ред. В. Е. Заика. Киев: Наукова думка, 1992. С. 84–98.
14. *Киселева М. И.* Многочетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей. Апатиты: Кольский научный Центр, 2004. 409 с.
15. *Колючкина Г. А., Семин В. Л., Григоренко К. С., Басин А. Б., Любимов И. В.* Роль абиотических факторов в вертикальном распределении макрозообентоса северо-восточного побережья Черного моря // *Зоологический журнал*. 2020. Т. 99. № 7. С. 784–800. <https://doi.org/10.31857/S0044513420070053>.
16. *Кривошея В. Г., Савин М. Т.* Особенности циркуляции вод и осадконакопления в Геленджикской бухте // *Геоэкологические исследования и охрана недр: сборник статей*. М.: ООО «Геоинформцентр», 2003. Т. 4. С. 7–12.
17. *Кусакин О. Г.* Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод Северного полушария. Л.: Наука, 1979. Т. I–III. 2203 с.
18. *Ломакина Н. Б.* Кумовые раки морей СССР. Л.: Зоологический институт АН СССР, 1958. 301 с.
19. *Макаров Ю. Н.* Высшие ракообразные. Вып. 1–2: Десятиногие ракообразные // *Фауна Украины*. 2004. Т. 26. 430 с.

20. *Маккавеева Е. Б.* Экология клешненосных осликов (Anisopoda) и равноногих раков (Isopoda) в Черном море // Вестник зоологии. 1992. Т. 5. С. 46–50.
21. *Малахова Л. В.* Полихлорированные бифенилы и органический углерод в донных отложениях Севастопольской и Балаклавской бухт (Черное море) // Морской экологический журнал. 2013. Т. 12. № 1. С. 52–58.
22. *Мельник Р. Г., Черненко С. А.* Особенности распределения зообентоса // Комплексные исследования техногенного загрязнения в прибрежной зоне Кавказского шельфа Черного моря. Роскомнедра. Геленджик: ГП НИПИОкеангеофизика, 1994. С. 198–207.
23. *Миловидова Н. Ю., Кирюхина Л. Н.* Черноморский макрозообентос в санитарно-биологическом аспекте. Киев: Наукова думка, 1985. 104 с.
24. *Мокиевский В. О., Воробьева Л. В., Гарлицкая Л. А., Милютин М. А., Кучерук Н. В.* Многолетние изменения в мейобентосе восточной части Черного моря // Океанология. 2010. Т. 50. № 6. С. 994–1001.
25. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1968–1972. Т. 1–3. 1312 с.
26. *Мюллер Г.* Класс немуртины – Nemertini // Определитель фауны Черного и Азовского морей / Ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовской. Киев: Наукова думка, 1968. Т. 1. С. 84–110.
27. *Нарчук Э. П.* Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны) // Труды Зоологического Института РАН. 2003. Т. 294. 253 с.
28. *Ремизова Н. П.* Современное состояние мейобентоса рыхлых грунтов Черноморского побережья России // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2014. № 1. С. 87–90.
29. *Сорокин Ю. И., Закускина О. Ю.* Кислотно-растворимые сульфиды в верхнем слое донных осадков северо-восточного шельфа Черного моря: связь с загрязнением и экологические последствия // Океанология. 2008. Т. 48. № 2. С. 224–231.
30. *Сухинов А. И., Цирулик Д. В.* Моделирование циркуляции вод в Геленджикской бухте // Известия Южного федерального университета. Технические науки. 2002. Т. 24. № 1. С. 216–217.
31. *Татишвили К. Г., Багдасарян К. Г., Казахашвили З. Р.* Справочник по экологии морских брюхоногих. М.: Наука, 1968. 170 с.
32. *Часовников В. К., Чжу В. П., Очередник О. А.* Анализ концентраций загрязняющих веществ (нефтепродуктов, фенолов, СПАВ, ХОП, ПАУ, тяжелых металлов и др.) в водной толще и в донных осадках Геленджикской и Голубой бухт // Некоторые результаты комплексной прибрежной экспедиции «Черное Море-2017» на МНИС «Ашамба». М.: Научный мир, 2018. С. 67–78. <https://doi.org/10.29006/978-5-91522-472-7-2018.3>.
33. *Чикина М. В.* Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Черного моря: пространственная структура и многолетняя динамика. Дис. . . . канд. биол. наук: 03.00.18. М.: ИО РАН, 2009. 117 с.
34. *Шкабара Н. А.* Эколого-технологическое изучение покрытия барьерного типа для защиты от коррозии и морского обрастания нефтегазопроводов, плавучих средств и портовых сооружений (на примере Геленджикской бухты). Дис. . . . канд. техн. наук. 03.02.08. Краснодар: ФГБОУ ВПО «Кубанский гос. ун-т», 2015. 113 с.
35. Экологический Атлас. Черное и Азовское моря // ПАО «НК «Роснефть», ООО «Арктический Научный Центр», Фонд «НИР». М.: Фонд «НИР», 2019. 464 с.
36. *Bostrum C., Bonsdorff E.* Zoobenthic community establishment and habitat complexity – the importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal recruitment // Marine ecology progress series. 2000. Vol. 205. P. 123–138. <https://doi.org/10.3354/meps205123>.

37. *Bremner J., Rogers S. I., Frid C. L. J.* Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA) // *Ecological Indicators*. 2006. Vol. 6. No. 3. P. 609–622. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.026>.
38. *Capet A., Stanev E. V., Beckers J. M., Murray J. W., Grégoire M.* Decline of the Black Sea oxygen inventory // *Biogeosciences*. 2016. Vol. 13. No. 4. P. 1287–1297. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1287-2016>.
39. *Chao A.* Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability // *Biometrics*. 1987. Vol. 43. No. 4. P. 783–791.
40. *Clarke K. R., Gorley R. N., Somerfield P. J., Warwick R. M.* Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 3rd ed. Plymouth: Primer-E Ltd, 2014. 256 p.
41. *Clarke K. R., Gorley R. N.* PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E. Plymouth. 2006. 192 p.
42. *Clarke K. R., Warwick R. M.* Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd ed. Plymouth: Primer-E Ltd, 2001. 172 p.
43. *Clarke K., Somerfield P., Gorley R.* Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage // *Journal of experimental marine biology and ecology*. 2008. Vol. 366. P. 56–69. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.009>.
44. *Clarke K. R., Ainsworth M.* A method of linking multivariate community structure to environmental variables // *Marine ecology progress series*. 1993. Vol. 92. P. 205–219.
45. *Coleman F. C., Williams S. L.* Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity // *Trends in ecology & evolution*. 2002. Vol. 17. No. 1. P. 40–44. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02330-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02330-8).
46. *De Boer W. F.* Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: A review // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 591. P. 5–24.
47. *Diaz R. J., Rosenberg R.* Marine benthic hypoxia, a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna // *Oceanography and marine biology: an Annual review*. 1995. Vol. 33. P. 245–303.
48. *Didziulis V.* NOBANIS - Invasive Alien Species Fact Sheet - *Marenzelleria neglecta* // Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS, 2006. www.nobanis.org. (дата обращения 01.10.2022).
49. *Fredriksen S., De Backer A., Boström C., Christie H.* Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas // *Marine biology research*. 2010. Vol. 6. No. 2. P. 189–200. <https://doi.org/10.1080/17451000903042461>.
50. *Gray J. S., Wu R. S., Or Y. Y.* Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment // *Marine ecology progress series*. 2002. Vol. 238. P. 249–279. <https://doi.org/10.3354/meps238249>.
51. *Grintsov V., Sezgin M.* Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea. Digit print, 2011. 151 p.
52. *Gudmundsson H.* Life history patterns of polychaete species of the family Spionidae // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 1985. Vol. 65. No. 1. P. 93–111.
53. ISO 13320:2009. Particle Size Analysis – Laser Diffraction Methods. 2009. 51 p.
54. *Kokarev V. N., Vedenin A. A., Basin A. B., Azovsky A. I.* Taxonomic and functional patterns of macrobenthic communities on a high-Arctic shelf: A case study from the Laptev Sea // *Journal of sea research*. 2017. Vol. 129. P. 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.08.011>.
55. *Kolyuchkina G. A., Syomin V. L., Simakova U. V., Sergeeva N. G., Ananiev R. A., Dmitrevsky N. N., Lyubimov I. V., Zenina M. A., Podymov O. I., Basin A. B., Ostrovskii A. G.* Benthic community structure near the margin of the oxic zone: A case study on the Black Sea // *Journal of marine systems*. 2022. Vol. 227. P. 103691. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103691>.

56. *Lamont P. A., Gage J. D.* Morphological responses of macrobenthic polychaetes to low oxygen on the Oman continental slope, NW Arabian Sea // *Deep sea research. Part II: Topical studies in oceanography*. 2000. Vol. 47. No. 1–2. P. 9–24. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00102-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00102-2).
57. *Leps J., de Bello F., Lavorel S., Berman S.* Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter // *Preslia*. 2006. Vol. 78. No. 4. P. 481–501.
58. *Levin L. A.* Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia // *Oceanography and marine biology, an Annual review*. 2003. Vol. 41. P. 1–45.
59. *van der Linden P., Patrício J., Marchini A., Cid N., Neto J. M., Marques J. C.* A biological trait approach to assess the functional composition of subtidal benthic communities in an estuarine ecosystem // *Ecological Indicators*. 2012. Vol. 20. P. 121–133. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.02.004>.
60. *Long W. C., Brylawski B. J., Seitz R. D.* Behavioral effects of low dissolved oxygen on the bivalve *Macoma balthica* // *Journal of experimental marine biology and ecology*. 2008. Vol. 359. No. 1. P. 34–39. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.02.013>.
61. MarLIN. BIOTIC – Biological Traits Information Catalogue. Marine Life Information Network. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom, 2006. www.marlin.ac.uk/biotic (дата обращения. 02.02.2022).
62. *Micheli F., Halpern B. S.* Low functional redundancy in coastal marine assemblages // *Ecology Letters*. 2005. Vol. 8. No. 4. P. 391–400. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x>.
63. *Rasmussen E.* Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark) // *Ophelia*. 1973. Vol. 11. P. 1–507.
64. *Savini D., Occhipinti-Ambrogi A.* Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea // *Helgoland marine research*. 2006. Vol. 60. No. 2. P. 153–159. <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0029-4>.
65. *Schmidt-Rhaesa A.* (Ed.). Guide to the identification of marine meiofauna. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil., 2020. 607 p.
66. *van der Heide T., Govers L. L., de Fouw J., Olf H., van der Geest M., van Katwijk M. M., Piersma T., van de Koppel J., Silliman B. R., Smolders A. J. P., van Gils J. A.* A three-stage symbiosis forms the foundation of seagrass ecosystems // *Science*. 2012. Vol. 336. No. 6087. P. 1432–1434. <https://doi.org/10.1126/science.1219973>.
67. *Vaquier-Sunyer R., Duarte C. M.* Thresholds of hypoxia for marine biodiversity // *P. Natl. Acad. Sci. USA*. 2008. Vol. 105. P. 15452–15457. <https://doi.org/10.1073/pnas.080383310>.
68. *Włodarska-Kowalczyk M., Jankowska E., Kotwicki L., Balazy P.* Evidence of Season-Dependency in Vegetation Effects on Macrofauna in Temperate Seagrass Meadows (Baltic Sea) // *PLoS One*. 2014. Vol. 9. No. 7. P. e100788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100788>.
69. WoRMS Editorial Board (2022). World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2022-11-01. <https://doi.org/10.14284/170>.
70. *Wu R. S. S.* Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses // *Marine pollution bulletin*. 2002. Vol. 45. No. 1–12. P. 35–45. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00061-9](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00061-9).

Статья поступила в редакцию 11.11.2022, одобрена к печати 12.12.2022.

Для цитирования: Колючкина Г. А., Семин В. Л., Басин А. Б., Загайнов А. В., Кондарь Д. В., Любимов И. В., Симакова У. В., Федулов В. Ю., Симаков М. И., Тимофеев В. А., Островский А. Г. Современное состояние донных биоценозов Геленджикской бухты Черного моря // *Океанологические исследования*. 2022. № 50 (4). С. 101–136. [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2022.50\(4\).5](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2022.50(4).5).

CONTEMPORARY STATE OF BOTTOM BIOCEANOSES OF THE GELENDHIK BAY OF THE BLACK SEA

G. A. Kolyuchkina¹, V. L. Semin¹, A. B. Basin¹, A. V. Zagainov^{1,2},
D. V. Kondar¹, I. V. Lyubimov¹, U. V. Simakova¹, V. Yu. Fedulov¹,
M. I. Simakov¹, V. A. Timofeev³, A. G. Ostrovskii¹

¹ *Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
36, Nakhimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia,
e-mail: kolyuchkina.ga@ocean.ru;*

² *M. V. Lomonosov Moscow State University,
1, Leninskiye Gory, Moscow, 119991, Russia,
e-mail: leshazagainov@yandex.ru;*

³ *A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS,
2, prospekt Nakhimova, Sevastopol, 299011, Russia,
e-mail: tamplier74@mail.ru*

The state of macrozoobenthos and meiobenthos of the Gelendzhik Bay of the Black Sea was assessed in 2020–2021 based on three bottom grab surveys. Five types of biotopes were identified based on the particle size distribution of the bottom sediments, the redox potential of pore water, the content of organic carbon, and the type and presence of macrophytobenthos. A study of the oxygen content in the water column did not reveal hypoxia. Four types of macrozoobenthos communities were noted in the bay. The main dominants were bivalves and gastropods. In the central part of the bay, the communities were similar to typical Black Sea communities from the venus sand belt. The spatial structure of macrozoobenthos was associated with the type of biotope identified on the basis of abiotic characteristics and benthic vegetation. Macrozoobenthos was represented mainly by mobile burrowing infauna, belonging to the type of food filter feeders with a bivalve shell (bivalves). The meiobenthos of the bay was represented mainly by nematodes, which dominated both coastal areas and deeper waters. The spatial structure of the meiobenthos was determined by the granulometric composition of the bottom sediments, and the dependence on the type of vegetation and the redox potential of pore water was unreliable. In the coastal area, the reducing conditions were found in the surface layer of the bottom sediments, and also the low abundance and biomass of macrozoobenthos. The station with reducing conditions was distinguished by the dominance of larger (up to 5 cm) worm-like segmented polyphages and predators and the absence of juvenile forms of macrozoobenthos. At the station with reducing conditions, the lowest species diversity of meiobenthos was noted, and the nematode-copepod index reached 620:1, which is an order of magnitude higher than at other stations in the bay. A comparison of the current state of communities with historical data (1979, 1990) was made. It is shown that at the present stage the biodiversity of the bay has increased, while the abundance of macrozoobenthos has decreased. There were no stable areas of hypoxia or freezes in the bottom layer of waters

Keywords: Black Sea, Gelendzhik Bay, biocenoses, macrozoobenthos, meiobenthos, hypoxia

Acknowledgements: The study is supported by the Russian Fund for Basic Research and the Krasnodarsky Region Ministry of Education, Sciences and Youth Policy via the joint research (grant number 19-45-230012); and the State Tasks of the IBSS (No. 121030100028-0). The authors thank S. B. Kuklev and A. G. Zatsepin for their

help in organizing expeditions, E. A. Streltsova for the bottom sediments grain structure analysis, as well as the team MNIS “Ashamba”. The authors are extremely grateful for the help in finding literary sources by O. V. Maksimova and E. I. Kolyuchkina.

References

1. Alimov, A. F., 1979: Intensivnost' obmena u vodnykh poykilotermnykh zhivotnykh. *Obshchiye osnovy izucheniya vodnykh ekosistem*, Leningrad, Nauka, 5–20.
2. Bagdasaryan, K. G., K. T. Tatashvili, Zh. R. Kazakhashvili, L. V. Muskhulishvili, Ts. I. Badzoshvili, Ye. G. Akhvelidiani, Ye. Sh. Zhgenti, G. D. Taktakishvili, and G. A. Kvaliashvili, 1966: *Spravochnik po biologii morskikh dvustvorok*. Moscow, Nauka, 352 p.
3. Belyaev, N. A., V. I. Peresyarkin, and M. S. Ponyaev, 2010: The organic carbon in the water, the particulate matter, and the upper layer of the bottom sediments of the west Kara Sea. *Oceanology*, **50** (5), 706–715, <https://doi.org/10.1134/S0001437010050085>.
4. Borodulina, P. A. and V. K. Chasovnikov, 2020: Seasonal dynamics of nitrogen-containing substances in the Black Sea coastal zone by example Gelendzhik and Golubaya Bay. *Ekologiya gidrosfery*, **8** (5), 10–20, [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2020-1\(5\)-10-20](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2020-1(5)-10-20).
5. Bostrum, C. and E. Bonsdorff, 2000: Zoobenthic community establishment and habitat complexity – the importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal recruitment. *Marine ecology progress series*, 205, 123–138, <https://doi.org/10.3354/meps205123>.
6. Bremner, J., S. I. Rogers, and C. L. J. Frid, 2006: Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA). *Ecological Indicators*, **6** (3), 609–622, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.026>.
7. Capet, A., E. V. Stanev, J. M. Beckers, J. W. Murray, and M. Grégoire, 2016: Decline of the Black Sea oxygen inventory. *Biogeosciences*, **13** (4), 1287–1297, <https://doi.org/10.5194/bg-13-1287-2016>.
8. Chao, A., 1987: Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, **43** (4), 783–791.
9. Chasovnikov, V. K., V. P. Chzhu, and O. A. Ocherednik, 2018: Analiz kontsentratsiy zagryaznyayushchikh veshchestv (nefteproduktov, fenolov, SPAV, KHOP, PAU, tyazhelykh metallov i dr.) v vodnoy tolshche i v donnykh osadkakh Gelendzhikskoy i Goluboy bukht. *Nekotoryye rezul'taty kompleksnoy pribrezhnoy ekspeditsii “Chernoye More-2017” na MNIS “Ashamba”*. Moscow, Nauchny mir, 67–78, <https://doi.org/10.29006/978-5-91522-472-7-2018.3>.
10. Chikina, M. V., 2009: *Makrozoobentos rykhlykh gruntov Severo-Kavkazskogo poberezh'ya Chernogo morya: prostranstvennaya struktura i mnogoletnyaya dinamika*. Dis. . . . kand. biol. nauk: 03.00.18, Moscow, IO RAN, 117 p.
11. Clarke, K. R. and M. Ainsworth, 1993: A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine ecology-progress series*, **92**, 205–205.
12. Clarke, K. R. and R. N. Gorley, 2006: *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E. Plymouth, 192 p.
13. Clarke, K. R., R. N. Gorley, P. J. Somerfield, and R. M. Warwick, 2014: *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 3rd ed. Plymouth, Primer-E Ltd, 256 p.
14. Clarke, K., P. Somerfield, and R. Gorley, 2008: Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of experimental marine biology and ecology*, **366**, 56–69, <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.009>.

15. Clarke, K. R. and R. M. Warwick, 2001: *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd ed., Plymouth, Primer-E Ltd, 172 p.
16. Coleman, F. C. and S. L. Williams, 2002: Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, **17** (1), 40–44, [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02330-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02330-8).
17. De Boer, W. F., 2007: Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: A review. *Hydrobiologia*, **591**, 5–24.
18. Diaz, R. J. and R. Rosenberg, 1995: Marine benthic hypoxia, a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and marine biology. An annual review*, **33**, 245–303.
19. Didziulis, V., 2006: NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Marenzelleria neglecta*. Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS, www.nobanis.org, (last accessed in 01.10.2022).
20. *Ekologicheskiy Atlas. Chernoye i Azovskoye morya*, 2019: PAO “NK Rosneft”, OOO “Arkticheskiy Nauchnyy Tsentr”, Fond “NIR”. Moscow, Fond “NIR”, 464 p.
21. Fredriksen, S., A. De Backer, C. Boström, and H. Christie, 2010: Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas. *Marine biology research*, **6** (2), 189–200, <https://doi.org/10.1080/17451000903042461>.
22. Golikov, A. N. and Ya. I. Starobogatov, 1972: Klass bryukhonogiye mollyuski – Gastropoda. *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morey*. Ed. F. D. Mordukhay-Boltovskoy, Kiyev, Naukova dumka, **2**, 65–166.
23. Gray, J. S., R. S. Wu, and Y. Y. Or, 2002: Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine ecology progress series*, **238**, 249–279, <https://doi.org/10.3354/meps238249>.
24. Greze, I. I., 1977: *Amfipody Chernogo morya i ikh biologiya*. Kiyev, Naukova dumka, 156 p.
25. Grintsov, V. and M. Sezgin, 2011: *Manual for identification of Amphipoda from the Black Sea*. Digit print, 151 p.
26. Gromov, V. V., 1998: *Donnaya rastitel'nost' verkhnikh otdelov shel'fa yuzhnykh morey Rossii*. Avtoreferat Dis. . . . doktora. biol. nauk: 03.00.05. Saint Petersburg, SPbGU, 45 p.
27. Gudmundsson H., 1985: Life history patterns of polychaete species of the family Spionidae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **65** (1), 93–111.
28. Guryanova, Ye. F., 1951: *Bokoplavy morey SSSR i sopedel'nykh vod (Amphipoda-Gammaridea): monografiya. Opredeleni po faune SSSR*, Izd. ZIN AN SSSR, **41**, Leningrad, Nauka, 1029 p.
29. ISO 13320:2009. Particle Size Analysis – Laser Diffraction Methods, 2009, 51 p.
30. *Kachestvo morskikh vod po gidrokhimicheskim pokazatelyam*, 2019: Yezhegodnik, Elektronnaya versiya // <http://www.oceanography.ru/index.php/component/jdownloads/finish/41/1848>.
31. Kiseleva, M. I., 1981: *Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya*. Kiyev, Naukova dumka, 168 p.
32. Kiseleva, M. I., 1992: Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u poberezh'ya Kavkaza. *Mnogoletniye izmeneniya zoobentosa Chernogo morya*. Kiyev, Naukova dumka, 84–98.
33. Kiseleva, M. I., 2004: *Mnogoshchetinkovyye chervi (Polychaeta) Chernogo i Azovskogo morey*. Apatity, Kol'skiy nauchnyy Tsentr, 409 p.
34. Kokarev, V. N., A. A. Vedenin, A. B. Basin, and A. I. Azovsky, 2017: Taxonomic and functional patterns of macrobenthic communities on a high-Arctic shelf: a case study from the Laptev Sea. *Journal of sea research*, **129**, 61–69, <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.08.011>.
35. Kolyuchkina, G. A., V. L. Syomin, K. S. Grigorenko, A. B. Basin, and I. V. Lyubimov, 2020: The role of abiotic environmental factors in the vertical distribution of macrozoobenthos at the northeastern black sea coast. *Biology Bulletin*, **47** (9), 1126–1141, <https://doi.org/10.1134/S1062359020090071>.

36. Kolyuchkina, G. A., V. L. Syomin, U. V. Simakova, N. G. Sergeeva, R. A. Ananiev, N. N. Dmitrevsky, I. V. Lyubimov, M. A. Zenina, O. I. Podymov, A. B. Basin, and A. G. Ostrovskii, 2022: Benthic community structure near the margin of the oxic zone: A case study on the Black Sea. *Journal of marine systems*, **227**, 103691, <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103691>.
37. Krivosheya, V. G. and M. T. Savin, 2003: Osobennosti tsirkulyatsii vod i osadkonakopleniya v Gelendzhikskoy bukhte. *Geoekologicheskkiye issledovaniya i okhrana nedr: sbornik statey*, Moscow, OOO «Geoinformtsentr», **4**, 7–12.
38. Kusakin, O. G., 1979: *Morskiye i solonovatovodnyye ravnonogiye rakoobraznyye (Isopoda) kholodnykh i umerennykh vod Severnogo polushariya*. Leningrad, Nauka, **I-III**, 2203 p.
39. Lamont, P. A. and J. D. Gage, 2000: Morphological responses of macrobenthic polychaetes to low oxygen on the Oman continental slope, NW Arabian Sea. *Deep Sea Research, Part II: Topical Studies in Oceanography*, **47** (1–2), 9–24, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00102-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00102-2).
40. Leps, J., F. de Bello, S. Lavorel, and S. Berman, 2006: Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, **78** (4), 481–501.
41. Levin, L. A., 2003: Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and marine biology, an Annual review*, **41**, 1–45.
42. van der Linden, P., J. Patrício, A. Marchini, N. Cid, J. M. Neto, and J. C. Marques, 2012: A biological trait approach to assess the functional composition of subtidal benthic communities in an estuarine ecosystem. *Ecological Indicators*, **20**, 121–133, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.02.004>.
43. Lomakina, N. B., 1958: *Kumovyye raki morey SSSR*. Leningrad, Zoologicheskii institut AN SSSR, 301 p.
44. Long, W. C., B. J. Brylawski, and R. D. Seitz, 2008: Behavioral effects of low dissolved oxygen on the bivalve *Macoma balthica*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, **359** (1), 34–39, <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.02.013>.
45. Makarov, Yu. N., 2004: Vysshkiye rakoobraznyye. Vyp. 1–2: Desyatinogiye rakoobraznyye, *Fauna Ukrainy*, **26**, 430 p.
46. Makkaveeva, E. B., 1992: Ekologiya kleshnenosnykh oslikov (Anisopoda) i ravnonogikh rakov (Isopoda) v Chyornom more. *Vestnik zoologii*, **5**, 46–50.
47. Malakhova, L. V., 2013: Polikhlorirovannyye bifenily i organicheskiy uglerod v donnykh otlozheniyakh Sevastopol'skoy i Balaklavskoy bukht (Chornoye more). *Morskoy ekologicheskii zhurnal*, **12** (1), 52–58.
48. MarLIN, 2006: *BIOTIC – Biological Traits Information Catalogue. Marine Life Information Network*. Plymouth, Marine Biological Association of the United Kingdom, <http://www.marlin.ac.uk/biotic>, (last accessed in 02.02.2022).
49. Mel'nik, R. G. and S. A. Chernenko, 1994: Osobennosti raspredeleniya zoobentosa. *Kompleksnyye issledovaniya tekhnogennogo zagryazneniya v pribrezhnoy zone Kavkazskogo shel'fa Chernogo morya*. Roskomnedra, Gelendzhik, GP NIPIokeangeofizika, 198–207.
50. Micheli, F., and B. S. Halpern, 2005: Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, **8** (4), 391–400, <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00731.x>.
51. Milovidova, N. Yu. and L. N. Kiryukhina, 1985: *Chernomorskiy makrozoobentos v sanitarno-biologicheskoy aspekto*. Kiyev, Naukova dumka, 104 p.
52. Mokievsky, V. O., L. V. Vorobjeva, L. A. Garlitska, M. A. Miljutina, and N. V. Kucheruk, 2010: Long-term changes in the meiobenthos of the eastern part of the Black Sea. *Oceanology*, **50** (6), 945–952, <https://doi.org/10.1134/S0001437010060147>.
53. Mordukhay-Boltovskoy, F. D., 1968–1972: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morey*. Kiyev, Naukova dumka, **I-III**, 1312 p.
54. Myuller, G., 1968: Klass nemertiny – Nemertini. *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morey*, Ed. F. D. Mordukhay-Boltovskoy. Kiyev, Naukova dumka, **1**, 84–110.

55. Nartshuk, E. P., 2003: Key to families of Diptera (Insecta) of the fauna of Russian and adjacent countries. *Proceedings of the Zoological Institute*, **294**, 253 p.
56. Rasmussen, E., 1973: Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark) with a survey of the eelgrass (*Zostera*) vegetation and its communities. *Ophelia*, **11** (1), 1–507.
57. Remizova, N. P., 2014: Sovremennoye sostoyaniye meyobentosa rykhlykh gruntov Chernomorskogo pribrezh'ya Rossii. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Severo-Kavkazskiy region. Yestestvennyye nauki*, **1**, 87–90.
58. Savini, D. and A. Occhipinti-Ambrogi, 2006: Consumption rates and prey preference of the invasive gastropod *Rapana venosa* in the Northern Adriatic Sea. *Helgoland Marine Research*, **60** (2), 153–159, <https://doi.org/10.1007/s10152-006-0029-4>.
59. Schmidt-Rhaesa, A. (Ed.), 2020: *Guide to the identification of marine meiofauna*. München, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 607p.
60. Shkabara, N. A., 2015: *Ekologo-tehnologicheskoye izucheniye pokrytiya bar'yernogo tipa dlya zashchity ot korrozii i morskogo obrastaniya neftegazoprovodov, plavuchikh sredstv i portovykh sooruzheniy (na primere Gelendzhikskoy bukhty)*. Dis. ... kand. tekhn. nauk. 03.02.08. Krasnodar, FGBOU VPO Kubanskiy gosudarstvennyy universitet, 113 p.
61. Sorokin, Y. I., and O. Y. Zakuskina, 2008: Acid-soluble sulfides in the upper layer of the bottom sediments on the northeastern shelf of the Black Sea: relation to the pollution and environmental aftereffects. *Oceanology*, **48** (2), 204–211, <https://doi.org/10.1134/S0001437008020069>.
62. Sukhinov, A. I. and D. V. Tsurulik, 2002: Modelirovaniye tsirkulyatsii vod v Gelendzhikskoy bukhte. *Izvestiya Yuzhnogo federal'nogo universiteta. Tekhnicheskiye nauki*, **24** (1), 216–217.
63. Tatishvili, K. G., K. G. Bagdasaryan, and Z. R. Kazakhashvili, 1968: *Spravochnik po ekologii morskikh bryukhonogikh*, Moscow, Nauka, 170 p.
64. van der Heide, T., L. L. Govers, J. de Fouw, H. Olf, M. van der Geest, M. M. van Katwijk, T. Piersma, J. van de Koppel, B. R. Silliman, A. J. P. Smolders, and J. A. van Gils, 2012: A three-stage symbiosis forms the foundation of seagrass ecosystems. *Science*, **336** (6087), 1432–1434, <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1219973>.
65. Vaquer-Sunyer, R. and C. M. Duarte, 2008: Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 15452–15457, <https://doi.org/10.1073/pnas.080383310>.
66. Włodarska-Kowalczyk, M., E. Jankowska, L. Kotwicki, and P. Balazy, 2014: Evidence of season-dependency in vegetation effects on macrofauna in temperate seagrass meadows (Baltic Sea). *PLoS One*, **9** (7), e100788, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100788>.
67. WoRMS Editorial Board (2022). *World Register of Marine Species*. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ, Accessed 2022-11-01, <https://doi.org/10.14284/170>.
68. Wu, R. S. S., 2002: Hypoxia: from molecular responses to ecosystem responses. *Marine pollution bulletin*, **45** (1–12), 35–45, [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00061-9](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00061-9).
69. Yevgrafov, A. V. and I. M. Yevgrafova, 2015: Gidrologicheskiye i gidrokhimicheskiye nablyudeniya v sostave rabot po inzhenerno-ekologicheskim izyskaniyam dlya ob'yektov morskikh portov. *Prirodoobustroystvo*, **3**, 86–90.
70. Zaika, V. Ye., Ye. A. Ivanova, and N. G. Sergeyeva, 2011: Sezonnyye izmeneniya meyobentosa v bukhtakh Sevastopolya s analizom vliyaniya donnoy gipoksii. *Morskoy ekologicheskiy zhurnal*, **2**, 29–36.

Submitted 11.11.2022, accepted 12.12.2022.

For citation: Kolyuchkina, G. A., V. L. Semin, A. B. Basin, A. V. Zagainov, D. V. Kondar, I. V. Lyubimov, U. V. Simakova, V. Yu. Fedulov, M. I. Simakov, V. A. Timofeev, and A. G. Ostrovskii, 2022: Contemporary state of bottom biocenoses of the Gelendzhik Bay of the Black Sea. *Journal of oceanological research*, **50** (4), 101–136, [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2022.50\(4\).5](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2022.50(4).5).

ПРИЛОЖЕНИЕ 1.

Встречаемость беспозвоночных макрозообентоса в Геленджикской бухте в 2020–2021 гг.,
 коды признаков жизненных форм и литературные источники этих данных, * – виды-вселенцы

Вид	Таксон	Встречае- мость, %	Признаки жизненных форм	Источник данных
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	Bivalvia	83	FH4, M1, S3, BD3, RM1, EP2, LH2, LT3, MT1, F5	MarLIN, 2006
<i>Micronephthys longicornis</i> (Perejaslavtseva, 1891)	Polychaeta	83	FH3, M1, S1, BD1, RM1, EP2, LH1, LT1, MT1, F4	Киселева, 2004
<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	Bivalvia	78	FH4 (50%), FH5 (50%), M1, S2, BD3, RM1, EP2, LH2, LT2, MT1, F5	Киселева, 1981
<i>Aricidea (Strelzovia) claudiae</i> Laubier, 1967	Polychaeta	78	FH1 (50%), FH2 (50%), M2, S2, BD1, RM2, EP2, LH1, LT1, MT1, F3	Киселева, 2004
<i>Nemertea</i> sp.	Nemertini	78	FH3, M1, S2, BD2, RM2 (50%), RM3 (50%), EP2, LH2, LT2	Мюллер, 1968
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	Bivalvia	72	FH4, M1, S2, BD3, RM1, EP2, LH2, LT2 (50%), MT1, F5	Киселева, 1981
<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	Bivalvia	72	FH4, M1, S2, BD3, RM1, EP2, LH2, LT1, MT1, F5	Киселева, 1981
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	Polychaeta	72	FH2, M2, S2, BD1, RM1, EP2, LH2, LT2, MT2, F3	Киселева, 2004
<i>Melinna</i> cf. <i>palmata</i> Grube, 1870	Polychaeta	72	FH1, M2, S3, BD1, RM2, EP2, LH1, LT3, MT2, F3	Киселева, 2004
<i>Tellinidae</i> sp.	Bivalvia	67	FH1, M1, S2, BD3, RM1, EP2, LH2, LT3, MT2, F5	MarLIN, 2006
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarek, 1818	Polychaeta	67	FH3, M1, S4, BD1, RM1, EP2, LH2, LT3, MT2, F4	Киселева, 1981
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	Crustacea	61	FH1 (20%), FH4 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP2, LH1, LT2, MT1, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Edwardsiidae</i> sp.	Anthozoa	61	FH3, M2, S2, BD6, RM2, EP1 (10%), EP2 (90%), LH2	Киселева, 1981
<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)	Polychaeta	61	FH2, M2, S2, BD1, RM2, EP2, LH1, LT2, MT1, F5	Киселева, 2004
<i>Phoronida</i> sp.	Phoronida	61	FH4, M2, S3, BD2, RM1, EP1 (10%), EP2 (90%), LH1, LT1, MT1, F2	MarLIN, 2006
<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	Bivalvia	56	FH4, M1, S2, BD3, RM1, EP2, LH2, LT2 (50%), MT1, F5	Киселева, 1981
<i>Prionospio multibranchiata</i> Berkeley, 1927	Polychaeta	50	FH2, M2, S2, BD1, RM1, EP2, LH2 (90%), LH3 (10%), LT2, MT1, F3	Киселева, 2004; MarLIN, 2006
<i>Oligochaeta</i> sp.	Oligochaeta	50	FH2, M1, S1, BD1, RM1, EP2, LH2, LT2, MT1	MarLIN, 2006
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	Crustacea	44	FH6, M2, S1, BD5, RM3, EP1, LH3, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)	Bivalvia	44	FH4, M1, S2, BD3, RM1, EP1, LH2, LT3, MT2, F5	MarLIN, 2006
<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguière, 1789)	Bivalvia	39	FH4, M1, S3, BD3, RM1, EP1 (50%), EP2 (50%), LH2, LT3, MT2, F5	MarLIN, 2006
<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	Bivalvia	39	FH4, M2, S2, BD3, RM1, EP1, LH2 (50%), LH4 (50%), LT3, MT2, F5	MarLIN, 2006
<i>Apeudopsis ostroumovi</i> Bacescu & Carausu, 1947	Crustacea	33	FH1, M1, S1, BD5, RM3, EP2, LH1 (50%), LH2 (50%), LT1, MT1, F2	Маккавеева, 1992
<i>Diogenes pugilator</i> (Roux, 1829)	Crustacea	33	FH1 (90%), FH4 (10%), M1, S3, BD4 (10%), BD5 (90%), RM1, EP1, LH3, LT3, MT1, F3	Киселева, 1981
<i>Iphinoe elisae</i> Băcescu, 1950	Crustacea	33	FH1 (20%), FH4 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP2, LH2, LT2, MT1, F2	Ломакина, 1958
<i>Loripes orbiculatus</i> Poli, 1795	Bivalvia	33	FH4 (40%), FH5 (60%), M1, S2, BD3, RM1, EP2, LH2, LT3, MT2, F3	van der Heide et al., 2012

Вид	Таксон	Встречаемость, %	Признаки жизненных форм	Источник данных
<i>Amphipoda</i> sp.	Crustacea	28	M2, S1, BD5, RM3, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Iphinoe tenella</i> Sars, 1878	Crustacea	28	FH1 (20%), FH4 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP2, LH2, LT2, MT1, F2	Ломакина, 1958
<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)*	Bivalvia	28	FH4, M2, S4, BD3, RM1, EP2, LH2, LT3, MT2, F6	MarLIN, 2006
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	Gastropoda	28	FH6, M1, S1, BD4, RM1, EP1, LH3, LT3, MT1, F4	MarLIN, 2006
<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845	Polychaeta	28	FH7, M1, S1, BDI, RM3, EP2, LH2	Киселева, 2004
<i>Spio decorata</i> Bobretzky, 1870	Polychaeta	28	FH1, M2, S1, BDI, RM1, EP2, LH1, LT1, MT1, F4	Gudmundsson, 1985
<i>Marenzelleria neglecta</i> Sikorski & Bick, 2004*	Polychaeta	11	FH1 (50%), F4 (50%), M1, S4, BDI, RM1, EP2, LH2, LT1, MT1, F4	Didziulis, 2006
<i>Nephtys cirrosa</i> Ehlers, 1868	Polychaeta	11	FH3, M1, S4, BDI, RM1, EP2, LH2, LT3, MT2, F5	Киселева, 2004
Nereidae sp.	Polychaeta	11	FH3, M1, BDI, RM1	Киселева, 2004
Oweniidae sp.	Polychaeta	11	FH4, M3, S2, BDI, RM1, EP2, LH1	Киселева, 2004
Phyllodoceidae sp.	Polychaeta	11	FH3, M1, S3, BDI, RM1, EP2, LH2 (70%), LH3 (30%)	Киселева, 2004
Syllidae sp.	Polychaeta	11	FH2 (70%), FH7 (20%), M1, S1, BDI, RM1, EP2, LH2, LT2, MT1, F3	Киселева, 2004
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914	Polychaeta	11	FH7, M1, S1, BDI, RM3, EP2, LH2, F1	Киселева, 2004
<i>Spio symphyta</i> Meißner, Bick & Bastrop, 2011	Polychaeta	11	FH1, M2, S1, BDI, RM1, EP2, LH1, LT2, MT1, F3	Киселева, 2004
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	Crustacea	22	FH2 (20%), FH4 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP2, LH1, LT1, MT1, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	Bivalvia	22	FH1 (50%), FH2 (50%), M1, S2, BD3, RM1, EP1, LH2, LT2, MT1, F5	Багдасарян и др., 1966
<i>Limponia capitata</i> (O. F. Müller, 1774)	Gastropoda	22	FH6, M1, S1, BD7 (50%), BD8 (50%), RM1, EP1, LH2 (50%), LH3 (50%)	MarLIN, 2006
<i>Harmathoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	Polychaeta	22	FH3, M1, S2, BDI, RM1, EP1, LH3, LT2, MT2, F2 (50%), F3 (50%)	Киселева, 2004
<i>Magelona rosea</i> Moore, 1907	Polychaeta	22	FH1, M1, S2, BDI, RM1, EP2, LH2, LT3, MT2, F5	Киселева, 2004
Nematoda sp.	Nematoda	22	M1, S1, BD2, EP2, LH2, LT1, MT1	Мордухай-Болговской, 1968
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	Crustacea	17	FH1, M1, S2, BD5, RM3, EP1, LH3, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
Corophiidae sp.	Crustacea	17	FH1 (20%), FH4 (60%), FH6 (20%), M2, S1, BD5, RM3, EP1 (50%), EP2 (50%), LH1, LT1, MT1, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Iphinoe</i> sp.	Crustacea	17	FH1 (20%), FH4 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP2, LH2, LT2, MT1, F2	Ломакина, 1958
<i>Pteroculodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)	Crustacea	17	FH1 (20%), FH4 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP2, LH2, LT1, MT1, F2 (50%), F3 (50%)	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Stenosoma capito</i> (Rathke, 1836)	Crustacea	17	FH3, M1, S2, BD5, RM3, EP1, LH3, LT1, MT1, F2	Кусакин, 1979
Tanaidae sp.	Crustacea	17	FH4, M1, S1, BD5, RM3, EP2, LH2, LT1, MT1	Маккавеева, 1992
<i>Brachiura</i> sp.	Crustacea	17	FH1 (20%), FH3 (80%), M1, S2, BD5, RM1, EP1 (50%), EP2 (50%), LH2 (20%), LH3 (80%), LT3, MT2, F4	Макаров, 2004
<i>Rissoa</i> sp.	Gastropoda	17	FH6, M1, S1, BD4, RM1, EP1, LH3, LT2, MT1	Татишвили и др., 1968

Продолжение приложения 1

Вид	Таксон	Встречаемость, %	Признаки жизненных форм	Источник данных
<i>Desdemona ornata</i> Bance, 1957*	Polychaeta	17	FH4, M3, S1, BD1, RM1, EP2, LH1, LT1, MT1	MarLIN, 2006
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1869)	Polychaeta	17	FH1, M3, S3, BD1, RM1, EP2, LH1, LT2, MT2, F4	Киселева, 2004; MarLIN, 2006
<i>Amphicorina armandi</i> (Claparède, 1864)	Polychaeta	17	FH4, M2, S1, BD1, RM3, EP2, LH1, LT1, MT1, F2 (50%), F3 (50%)	Киселева, 2004
<i>Scoletepis (Parascolelepis) tridentata</i> (Southern, 1914)	Polychaeta	17	FH1, M3, S1, BD1, RM1, EP2, LH1	Киселева, 2004
<i>Turbellaria</i> sp.	Turbellaria	17	FH3, M1, S2, BD7, RM2, EP2, LH2 (50%), LH3 (50%), F4	MarLIN, 2006
<i>Apherusa bispinosa</i> (Spence Bate, 1857)	Crustacea	11	FH1 (20%), FH2 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP1, LH3, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Cumacea</i> sp.	Crustacea	11	FH4, M1, S1 (80%), S2 (20%), BD5, RM3, EP1 (50%), EP2 (50%), LH2, LT1, MT1, F2	Ломакина, 1958
<i>Erichthonius difformis</i> H. Milne Edwards, 1830	Crustacea	11	FH1 (20%), FH4 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP1, LH1, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Gammarus subtypicus</i> Stock, 1966	Crustacea	11	FH6, M2, S1, BD5, RM3, EP1, LH3, LT1, MT1, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Gilvossius candidus</i> (Olivi, 1792)	Crustacea	11	FH1, M1, S3, BD5, RM1, EP2, LH2, LT2, MT1, F3 (50%), F4 (50%)	Макаров, 2004
<i>Necallinassa truncata</i> (Giard & Bonnier, 1890)	Crustacea	11	FH1, M1, S3, BD5, RM1, EP2, LH2, LT3, M1, F5	MarLIN, 2006
<i>Abra nitida</i> (O. F. Müller, 1776)	Bivalvia	11	FH1, M1, S2, BD3, RM1, EP2, LH2, LT2, MT1, F5	Киселева, 1981
<i>Amphiura stapanovi</i> Djakonov, 1954	Echinodermata	11	FH1, M1, S1, BD6, RM3, EP2, LH3, LT3, MT2, F3	Киселева, 1981
<i>Bela nebula</i> (Montagu, 1803)	Gastropoda	11	FH3, M1, S2, BD4, EP2, LH3, F2	Голиков, Старобогатов, 1972
<i>Retusa variabilis</i> (Milaschewitsch, 1912)	Gastropoda	11	FH3, M1, S1, BD4, EP2, LH3, F2	Киселева, 1981
<i>Parthenina terebellum</i> (Philippi, 1844)	Gastropoda	11	FH3, M1, S1, BD4, EP2, LH3, F2	Голиков, Старобогатов, 1972
<i>Retusa robagliana</i> (P. Fischer, 1869)	Gastropoda	11	FH7, M1, S1, BD4, EP1, LH3	Киселева, 1981
<i>Capitella</i> cf. <i>capitata</i> (Fabricius, 1780)	Polychaeta	11	FH2, M2, S1, BD1, RM2, EP2, LH2, LT2, MT1, F3	Киселева, 2004
<i>Lagis koreni</i> Malmgren, 1866	Polychaeta	11	FH1, M3, S3, BD1, RM1, EP2, LH1, LT2, MT2, F4	Киселева, 2004
Polychaetidae sp.	Polychaeta	11	FH2, M1, S1, BD1, EP2, LH2, LT1, MT1, F4	Киселева, 2004
<i>Molgula euprocta</i> (Drasche, 1884)	Tunicata	11	FH4, M3, S3, BD8, RM2, EP1, LH4, LT3, MT1 (50%), MT2 (50%), F3	MarLIN, 2006
<i>Gastrana fragilis</i> (Linnaeus, 1758)	Bivalvia	6	FH1, M3, S3, BD8, RM2, EP1, LH4, LT3, MT1 (50%), MT2 (50%), F3	Голиков, Старобогатов, 1972
<i>Lentidium mediterraneum</i> (O. G. Costa, 1830)	Bivalvia	6	FH4, M1, S1, BD3, RM1, EP2, LH2, LT2, MT1	MarLIN, 2006
<i>Tritia reticulata</i> (Linnaeus, 1758)	Gastropoda	6	FH3, M1, S2, BD4, RM1, EP1, LH3, F4	Мурина, Артемьева, 1991; Киселева, 1981
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	Gastropoda	6	FH6, M1, S2, BD4, RM2, EP1, LH3	Голиков, Старобогатов, 1972

Вид	Таксон	Встречаемость, %	Признаки жизненных форм	Источник данных
<i>Theodoxus</i> sp.	Gastropoda	6	FH6, M1, S1, BD4, EP1, LH3	Толиков, Старобогатов, 1972
<i>Ebala pointeli</i> (de Folin, 1868)	Gastropoda	6	FH7, M2, S1, BD4, RM1, EP1, LH3	Толиков, Старобогатов, 1972
<i>Tritia pellucida</i> (Risso, 1827)	Gastropoda	6	FH3, M1, S2, BD4, RM3, EP2, LH2, LT2, MT1, F2	Киселева, 1981
<i>Amphithoe ramondi</i> Audouin, 1826	Crustacea	6	FH1 (20%), FH4 (60%), FH6 (20%), M2, S1, BD5, RM3, EP1 (50%), EP2 (50%), LH1, LT1, MT1, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)*	Crustacea	6	FH6, M3, S2, BD5, RM1, EP1, LH4, LT3, MT3, F4	MarLIN, 2006
<i>Iphinoe maeotica</i> Sowinskyi, 1893	Crustacea	6	FH1 (20%), FH4 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP2, LH2, LT2, MT1, F2	Ломакина, 1958
<i>Microdeutopus</i> sp.	Crustacea	6	FH1 (20%), FH4 (80%), M2, S1, BD5, RM3, EP2, LH1, LT1, MT1, F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Mysidacea</i> sp.	Crustacea	6	FH6, M2, S1, BD5, RM3,	MarLIN, 2006
<i>Nototropis guttatus</i> Costa, 1853	Crustacea	6	FH6, M2, S1, BD5, RM3, EP1 (50%), EP2 (50%), F2	Грезе, 1977; Гурьянова, 1951
<i>Pseudocuma (Pseudocuma) longicorne</i> (Bate, 1858)	Crustacea	6	FH1 (50%), FH2 (50%), M2, S1, BD5, RM3, EP2, LH2, LT2, MT1, F2	Ломакина, 1958
<i>Donax semistriatus</i> Poli, 1795	Bivalvia	6	FH4, M1, S2, BD3, RM1, EP2, LH2, LT3, MT2, F5	Багдасарян и др., 1966
<i>Hiatella arctica</i> (Linnaeus, 1767)*	Bivalvia	6	FH4, M2, S3, BD3, RM1, EP2, LH2	Багдасарян и др., 1966
<i>Capitellidae</i> sp.	Polychaeta	6	BD1	Киселева, 2004
<i>Glycera tridactyla</i> Schmarida, 1861	Polychaeta	6	FH3, M1, S4, BD1, RM1, EP2, LH2, LT3, MT3, F2 (50%), F3 (50%)	Киселева, 2004
<i>Microspio mecznikowiana</i> (Claparède, 1869)	Polychaeta	6	FH1 (50%), FH6 (50%), M3, S1, BD1, RM1, EP2, LH1	Киселева, 2004
<i>Phyllodoce (Anatitides) maculata</i> (Linnaeus, 1767)	Polychaeta	6	FH3, M1, S3, BD1, RM1, EP2, LH2 (70%), LH3 (30%), LT3, MT1, F3	Киселева, 2004
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843	Polychaeta	6	FH3, M1, S3, BD1, RM1, EP2, LH2, LT3, MT2, F5	Киселева, 2004
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	Polychaeta	6	FH2 (50%), FH6 (50%), M1, S3, BD1, RM1, EP2, LH2, LT2, MT1, F4 (50%), F5 (50%)	Киселева, 2004
<i>Sabellidae</i> sp.	Polychaeta	6	FH4, M2, S1, BD1, RM3, EP2, LH1, LT1, MT1, F2 (50%), F3 (50%)	Киселева, 2004
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)*	Polychaeta	6	FH7, M1, S1, BD1, RM3, EP2, LH2, LT1, MT1, F2	Киселева, 2004
<i>Syllidae</i> sp.	Polychaeta	6	FH2 (70%), FH7 (30%), M1, S1, BD1, RM1 (50%), RM2 (50%), EP2, LH2, LT2, MT1, F3	Киселева, 2004
<i>Schistomerings rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	Polychaeta	6	FH4, M3, S1, BD1, RM1, EP1 (50%), EP2 (50%), LH1	Киселева, 2004
<i>Websterinereis glauca</i> (Claparède, 1870)	Polychaeta	6	FH3, M1, S2, BD1, RM1, EP2, LH2 (70%), LH3 (30%), LT2, MT2, F4	Киселева, 2004
<i>Chironomidae</i> sp.	Chironomidae	6	FH2, M1, S1, BD1 (50%), BD5 (50%), RM3, EP2, LH2, LT1, MT1, F4	Нарчук, 2003