

УДК 574.587

ДОННЫЕ БИОЦЕНОЗЫ ТАМАНСКОГО ЗАЛИВА АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2023 г. И. В. Любимов¹, *, Г. А. Колючкина¹, У. В. Симакова¹, А. Б. Басин¹¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

*e-mail: sapvanes@gmail.com

Поступила в редакцию 14.12.2022 г.

После доработки 13.03.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Проведено исследование видового состава и структуры макрофитобентоса, макрозообентоса и грунтов Таманского залива, одного из немногих районов Азовского моря, где морская трава *Zostera marina* L. образует подводные луга. Материал был собран в 2008–2009 гг. до начала этапа осолонения Азовского моря. Было выделено три основных зоны с разными типами грунта, в пределах которых располагались четыре основных биоценоза макробентоса. Важным фактором среды оказалось содержание ила (с размером гранул 0.01–0.05 мм и менее 0.001 мм) в грунте. Пространственная структура макрозообентоса коррелировала с проективным покрытием *Z. marina*. Обсуждаются возможные причины выявленных закономерностей распределения сообществ.

Ключевые слова: *Zostera marina*, макрозообентос, инфауна, эпифауна, макрофитобентос, Таманский залив, структура сообществ, факторы среды

DOI: 10.31857/S0030157423060102, **EDN:** QNBONN

ВВЕДЕНИЕ

В прибрежных морских экосистемах одной из групп видов-эдификаторов являются морские травы [48]. Разнообразие и обилие макрозообентоса в биоценозе морских трав, как правило, значительно выше, чем на соседних участках грунта, лишенных высшей растительности [48]. Одним из наиболее распространенных видов морских трав в северном полушарии является zostера морская, или взморник — *Zostera marina* L. Она широко распространена в прибрежных зонах бассейнов Тихого и Атлантического океанов [47]. Это растение образует густые подводные луга с общим проективным покрытием (ОПП) до 100%, занимающие обширные площади на мелководьях как южных [29], так и северных [8] морей РФ. У кавказских берегов Черного моря в середине XX в. обширные заросли zostеры (*Z. marina* и *Zostera noltei* Hornemann, 1832) занимали все песчаные мелководья [14], а их суммарная фитомасса достигала нескольких десятков тысяч тонн [21].

В первой половине XX в. по всему миру площади морских лугов zostеры сократились, что связывают с изменением климата и антропогенной эвтрофикацией, повлекшими за собой уменьшение прозрачности вод, а также с распространением паразитического организма *Labyrinthula zosterae* D. Porter et Muehlstein et Short, 1991 (Chromista) [52]. Сокращение площадей зарослей zostеры наблюдалось и в Черноморском регионе [32]. В XXI в. отмечается постепенное восстанов-

ление морских лугов *Z. marina* в Черном море в крымских водах [18, 29] и в других европейских акваториях [46]. У берегов Кавказа в XXI в. zostера стала встречаться массово лишь в бухтах и на Керченско-Таманском шельфе [6]. В Азовском море сокращение обилия zostеры не было выражено, однако здесь она образует плотные луга лишь в лиманах и заливах (Бейсугский, Утлюкский, Таманский), а также в Керченском проливе [36].

Одним из районов наиболее массового произрастания zostеры морской в Азово-Черноморском регионе является Таманский залив [36]. Несмотря на то, что Таманскому заливу присвоен статус водно-болотных угодий мирового значения [40], донные экосистемы этого района остаются сравнительно плохо изученными. Последние работы по описанию макрофитобентоса залива являются обобщением данных конца XX века [16], или основаны на съемке 2005 г. — до разлива мазута 11 ноября 2007 г. [7]. Изучению макрозообентоса Таманского залива посвящен ряд современных работ [7, 12, 49, 50]. Было показано, что несмотря на высокий антропогенный пресс и последствия катастрофы, донная фауна остается стабильной на протяжении более 100 лет [19, 31, 50]. Принципиально не повлияло на структуру биоценозов и появление нового вселенца — двусторчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* Tokunaga, 1906 [50], изменившего облик черноморских сообществ [36]. Ни в одной из современных работ не проводилось исследование фауны морских лугов залива, а также не исследовалось влияние

эдификаторных макрофитов на структуру макрозообентоса. Кроме того, исследования инфанного макрозообентоса морских лугов в Азово-Черноморском регионе немногочисленны и в основном касаются западного побережья Крыма (по данным 1993 г. [35]; современные данные [26]). Целью настоящей работы была оценка обилия и пространственной структуры макробентоса Таманского залива, а также выявление факторов, их определяющих.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Таманский залив — типичный мелководный лагунный водоем лишенный постоянного пресного стока и открывающийся в Керченский пролив. Глубины в заливе не превышают 6 м [11]. Соленость здесь зависит от направления течения в Керченском проливе и ветра [33]. В период наблюдений 2008 г. она составляла от 14.0 до 17.4‰, в 2009 г. — от 15 до 17‰. Температура вод в заливе коррелирует с температурой воздуха и изменяется в широких пределах (в 2008 г. от 25.4 до 29.0°C, в 2009 г. от 26.4 до 27.5°C). Дно Таманского залива сложено преимущественно рыхлыми грунтами. Мелководный порог отделяет западную, ближайшую к Керченскому проливу, часть Таманского залива с более интенсивными течениями от его восточной части, где водообмен ослаблен [33].

Отбор и обработка проб. Пробы собирали на глубинах 0.5–5.0 м 18–29 июля 2008 г. и 3–10 июля 2009 г. (рис. 1) с использованием легководолазного снаряжения. В 2008 г. сетка станций равномерно покрывала весь залив, в 2009 г. были исследованы биотопы морских лугов *Zostera marina* в трех районах залива: у косы Тузла (ст. 09-1–09-9), во внутренней части Таманского залива у южного берега (ст. 09-10–09-18) и в открытой части Таманского залива (ст. 09-28–09-36). В каждом районе был исследован участок дна 150 × 150 м. Отбор проб макрофитобентоса проводили в трехкратной повторности в радиусе 1–2 м от мест отбора макрозообентосных проб. В 2008 г. материал собирали с помощью квадратных рамок площадью 0.0625–0.1 м² (всего 20 количественных проб на 10 станциях). В 2009 г. — с помощью рамки площадью 0.0625 м² на трех станциях в удаленных друг от друга участках Таманского залива (9 проб на 3х станциях). ОПП определяли при водолажном обследовании площадки 100 м². Пробы макрофитов на берегу разбирали сразу либо фиксировали 4% раствором формальдегида в морской воде. В каждой пробе определяли все макроскопические водоросли, линейный размер талломов которых превышал 0.3–0.5 см, по возможности до видового уровня, а также все высшие растения по “Определителю зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР” А.Д. Зиновой [20]. Названия таксонов приведены в соответ-

ствии с современной классификацией по Algae-base, 2022 [37]. В качестве основной характеристики сообществ была использована биомасса (абс. сух. вес, 12 часов при температуре 85°C), определявшаяся с точностью до 0.001 г.

В 2008 г. было собрано 86 проб макрозообентоса с 21 станции г., а в 2009 г. — 49 проб с 20 станций (табл. 1). В 2008 г. на каждой станции собирали 3–5 проб трубчатым пробоотборником с площадью 0.0095 м². В 2009 г. отбирали в одну банку три таких пробы (площадь пробы составила 0.0285 м²), в трех повторностях на станцию. После промывки через сито ($d = 0.5$ мм) пробы фиксировали 4% раствором формальдегида на морской воде.

В лабораторных условиях пробы отмывали от формалина проточной водой и переводили в 70% этанол, затем проводили идентификацию организмов макрозообентоса по возможности до вида, подсчет и взвешивание (возд. сух. вес) особей каждого вида/таксона (с точностью до 0.001 г). Для идентификации использованы определители фауны Черного и Азовского морей [13, 22, 30]. Проверка валидности видовых названий (на октябрь 2022 г.) осуществлялась согласно международной базе данных WoRMS.

На каждой станции трубчатым пробоотборником диаметром 4 см в одной повторности были отобраны пробы верхних 5 см грунта для определения его гранулометрического состава (хранили в сухом виде) и содержания органического углерода ($C_{орг}$) (хранили при температуре –18°C).

Содержание общего органического углерода ($C_{орг}$) в сухом веществе определяли на анализаторе TOC Vcph (Shimadzu Co.) Shimadzu сотрудники Лаборатории химии океана Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН в течение полугодия после пробоотбора. Анализ гранулометрического состава грунта был выполнен сотрудниками Аналитической лаборатории ИО РАН водно-ситовым методом по усовершенствованной методике Петелина (ИО РАН) и Аттерберга (AWI, Германия) [4]. Было определено содержание основных 14-ти фракций: от <0.001 до >10 мм.

Везде в тексте приводятся средние значения $\pm$ стандартное отклонение.

Статистическая обработка и анализ данных. Для анализа данных использовали программу Primer v. 6.1.16 с расширением Permanova 1.0.6. (Primer E Ltd. 2009). Непараметрический анализ корреляций по Спирману проводили в программе Statistica 12 (Statsoft Inc.). Полнота выявления видового разнообразия была оценена с помощью кумулятивной кривой накопления числа видов с увеличением числа проб, а также расчета ожидаемого полного числа видов с поправкой *Chao2* на встречу редких видов [41]. Для анализа структуры макрофитобентоса использовали постанционную биомассу макрофитов, а также биомассу и числен-

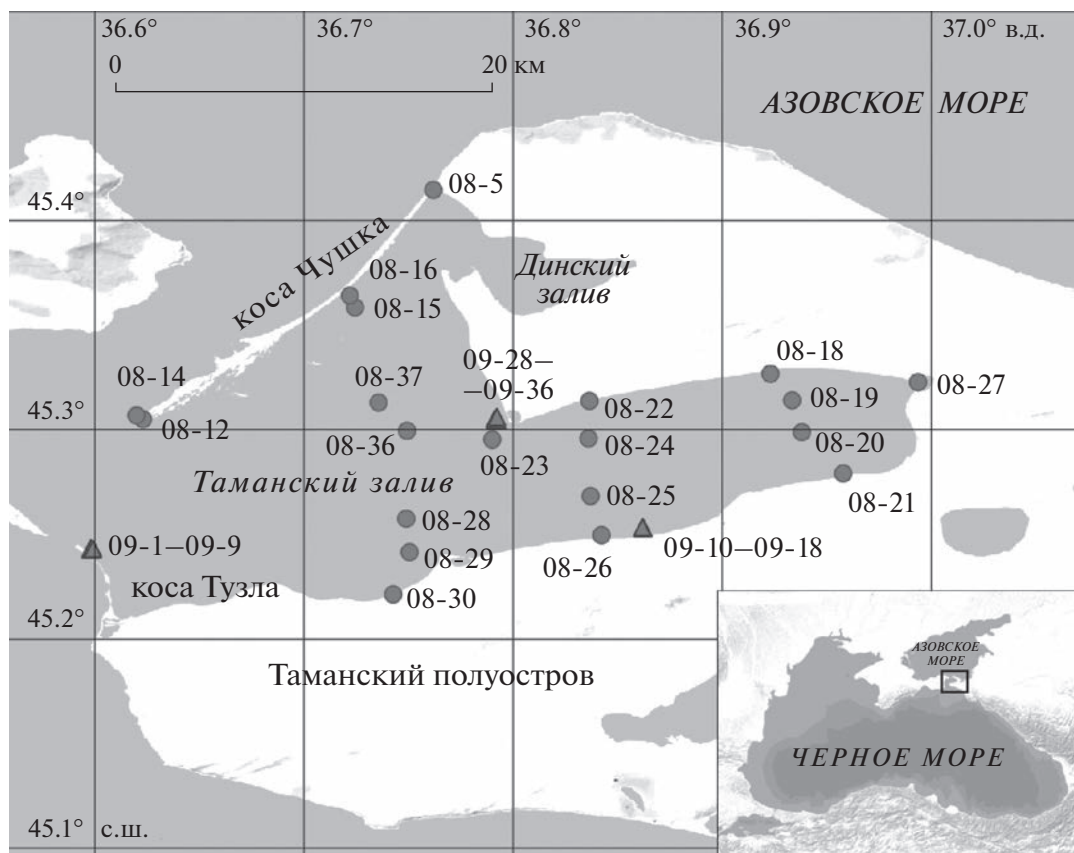


Рис. 1. Карта станций отбора проб в Таманском заливе в 2008–2009 гг.

ность различных частей *Z. marina* (дочерних и материнских побегов, генеративных побегов, дочерних и материнских корней и корневищ) [1, 2].

В качестве меры обилия макрозообентоса использовали интенсивность метаболизма (R , скорость дыхания) [25]:

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

где c — специфичный для таксона коэффициент удельной интенсивности метаболизма, кДж/ч [5]; N — численность, экз./м²; B — биомасса таксона на станции, г/м².

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

Для оценки пространственной структуры грунтов использовали метод главных компонент (PCA) на основании нормализованных данных о содержании в нем разных гранулометрических фракций и содержании органического углерода. Для оценки структуры сообществ макрозообентоса был проведен постанционный анализ данных. Сравнение структуры сообществ на станциях проводили с использованием кластерного анализа на основе матриц сходства по индексу Брея-Кертиса lg-трансформированной интенсивности метаболизма для макрозообентоса, биомассы для

макрофитобентоса и численности побегов *Z. marina*. Для определения достоверности различий между кластерами использовали метод SIMPROF [43]. Уровень значимости был принят за 0.05. Для определения видов, дающих наибольший вклад в сходство и различия в кластерах, использовали процедуру SIMPER [42]. Достоверность различий между массивами данных проверяли методами одномерного ANOSIM и Permutational ANOVA (PERMANOVA) [38, 42]. Для идентификации факторов, наиболее точно объясняющих разделение станций по структуре биоты на группы, выявленные с помощью SIMPROF анализа, использовали методы BEST и LINKTREE [43]. Для анализа значимости различий в распределении биоты и факторов окружающей среды использовали процедуру RELATE [44].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственная структура донных осадков

Было выделено три группы станций по составу грунта, далее зоны (рис. 2). Первая зона включала станции глубин 4–6 м в центральных областях Таманского залива. На них доминировал самый тонкий ил (размер частиц менее 0.01 мм) и было отмечено высокое содержание C_{org} (в среднем

Таблица 1. Основные характеристики макрозообентоса, макрофитобентоса и факторов среды на станциях съемки 2008 г. в Таманском заливе

№	d	Биотоп	C _{орг}	Фракция грунта			ОПП		Макрофитобентос				Макрозообентос		
				>2 мм	0.05–2 мм	<0.05 мм	макрофиты	Z. marina	S	B	N _z	B _z %	S	N	B
08-5	0.5	Плавни	–	3.2	96.7	0.1	0	0	0	0	0	0	8	17687	95.9
08-12	0.7	Плавни	5.01	13.6	44.2	42.2	0	0	0	0	0	0	15	6254	90.8
08-14	1.0	Макрофиты	–	6.5	56.0	37.5	75	50	15	375.7	830	81	22	2379	58.4
08-15	0.4	Плавни	0.07	1.7	73.9	24.4	0	0	0	0	0	0	15	14213	33.8
08-16	0.2	Плавни	–	–	–	–	0	0	0	0	0	0	15	61141	394.7
08-18	1.8	Макрофиты	–	–	–	–	100	25	16	445.8	145	7	22	2606	240.9
08-19	3.7	Ил, нитчатки	2.9	–	–	–	0	10	–	–	–	–	18	11422	553.1
08-20	4.0	Ил, нитчатки	–	–	–	–	100	10	4	68.6	0	0	17	21372	216.7
08-21	1.8	Макрофиты	–	11.9	83.3	4.9	50	25	–	–	–	–	14	3237	334.3
08-22	1.5	Морские луга	–	14.9	37.5	47.6	100	80	2	224.3	320	22	33	9396	279
08-23	2.5	Морские луга	0.51	15.2	57.6	27.2	100	100	1	339.7	608	100	40	17529	1572.6
08-24	4.5	Ил, нитчатки	2.18	0.0	1.4	98.6	100	20	–	–	–	–	14	7264	139.9
08-25	4.0	Ил, нитчатки	1.86	8.4	1.5	90.2	100	10	–	–	–	–	23	14845	173.5
08-26	2.5	Морские луга	1.79	30.3	56.5	13.3	100	80	5	422.1	827	91	25	10475	263.3
08-27	1.0	Плавни	–	3.9	29.6	66.5	80	0	4	53.3	0	0	21	11770	354.6
08-28	5.0	Ил, нитчатки	1.86	0.6	3.3	96.1	100	5	–	–	–	–	23	11976	393.5
08-29	4.2	Ил, нитчатки	2.08	0.0	5.1	94.9	100	10	5	74.6	315	19	21	7422	198.6
08-30	1.0	Песок	0.02	1.5	96.7	1.8	0	0	–	–	–	–	19	5001	60.2
08-36	4.0	Ил, нитчатки	–	3.6	3.0	97.0	20	10	4	12.1	0	0	8	1711	532.2
08-37	3.3	Ил, нитчатки	2.38	0.0	4.4	95.6	20	10	9	36.6	176	19	17	3185	415

Примечания. № – номер станции; d – глубина, м; C_{орг} – содержание органического углерода в донных осадках, %; фракция грунта – содержание гранулометрической фракции грунта, %; ОПП – общее проективное покрытие, %; S – число видов; B – биомасса, г/м²; N_z – численность Z. marina, экз/м²; B_z% – биомасса Z. marina, %; N – численность, экз./м²; прочерк – нет данных.

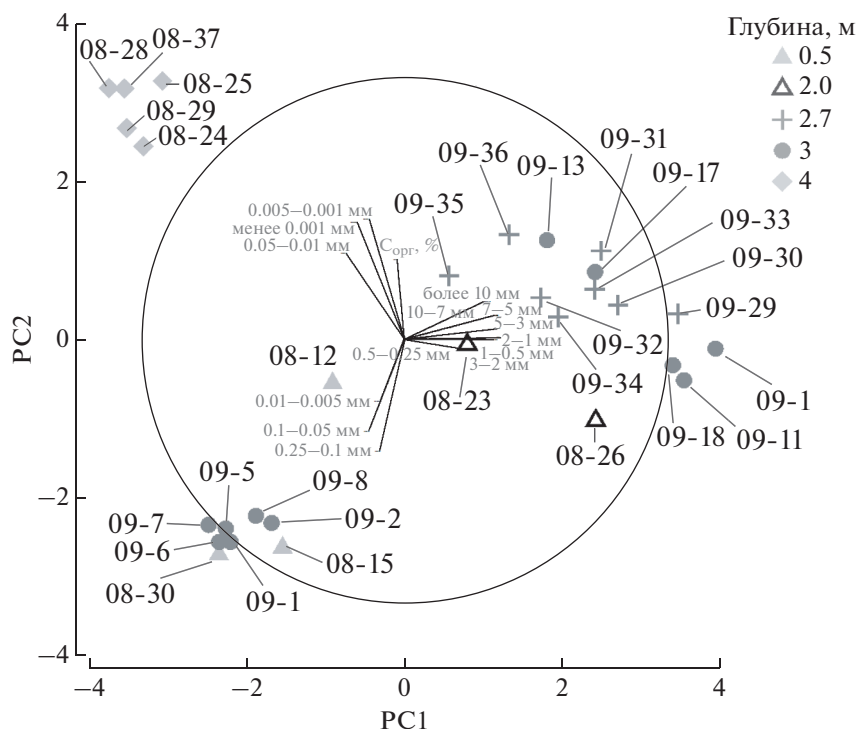


Рис. 2. Результаты анализа главных компонент по содержанию на станциях различных гранулометрических фракций и органического углерода в грунтах.

2.21 ± 0.39%) (табл. 1). Вторую группу образовывали станции зоны морских лугов (ст. 09-1–09-9) у косы Тузла и прибрежных мелководий (ст. 08-5, 08-14, 08-15, 08-30). Здесь преобладала песчаная фракция (табл. 1, 2), а содержание органического углерода не превышало 1% (0.02–0.63%). И третья группа станций — зона морских лугов в центральной и внутренней частях Таманского залива (ст. 09-10–09-18 и ст. 09-28–09-36), где было высоко содержание наиболее крупных фракций грунта (>2 мм) (табл. 1, 2), представленных в заливе ракушкой (до 59% на станции). Содержание органического углерода здесь составляло 0.57–1.52 на ст. 09-10–09-18 и 1.39–2.53% на ст. 09-28–09-36, в среднем $0.99 \pm 0.36\%$ и $1.59 \pm 0.47\%$, соответственно.

Содержание $C_{\text{орг}}$ в донных осадках коррелировало (по Спирману, $p = 0.004$) лишь с тремя гранулометрическими фракциями: тонкого ила (0.001–0.005 мм и <0.001 мм) и тонкого песка (0.1–0.25 мм), при этом коэффициент корреляции составлял 0.58, 0.67 и –0.81, соответственно. Таким образом, в грунтах с высоким содержанием тонкого песка отмечены низкие значения $C_{\text{орг}}$, а с высоким содержание тонкого ила — высокие.

Структура макрофитобентоса

Сообщества макрофитобентоса Таманского залива были сформированы, главным образом, морскими травами, харовыми и другими зелены-

ми водорослями. Однако в прибрежной зоне на валунах и антропогенных твердых субстратах были отмечены отдельные таломы бурой водоросли *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze. Непрерывный пояс растительности (ОПП = 100%) в исследованной части залива в 2008–2009 гг. занимал глубины от 1 до 3.5 м. От уреза воды до 1.0 м макрофиты встречались отдельными пятнами, образуя в основном одновидовые скопления (ОПП = 50–80%) либо скопления неприкрепленных форм (в тростниковых плавнях косы Чушка). На глубинах 4.0–6.0 м на сильно заиленном грунте были встречены отдельные растения рдестов *Stuckenia pectinata* (L.) Börner, 1912, морских трав *Zostera* spp. и *Zannichellia major* (Hartm.) Rchb. (численность менее, чем 1 экз./м²) с ОПП около 10%. На многих станциях (ст. 08-20, 08-24, 08-25, 08-28, 08-29) глубин 4.0–6.0 м был обнаружен слой нитчатых зеленых водорослей, покрывающий грунт с ОПП = 100% (табл. 1).

Всего на 13 станциях в 2008–2009 гг. было найдено 32 вида макрофитобентоса (Angiospermae — 5 видов, Chlorophyta — 13, Phaeophyceae — 1, Rhodophyta — 9, Charales — 4). Морские травы (*Zostera marina*, *Zostera noltei*, *S. pectinata*, *Z. major*, *Ruppia* L. sp.) встречались на всех станциях, за исключением ст. 08-5, 08-15, 08-16, собранных в тростниковых плавнях. Биомасса макрофитов варьировала от 12 до 1410 г/м².

Таблица 2. Основные характеристики макрозообентоса и факторов среды на станциях съемки 2009 г. в поясе морских лугов со 100% ОПП *Zostera marina* в Таманском заливе. (Обозначения см. табл. 1)

№	d	Биотоп	C _{орг}	Фракция грунта			Макрофитобентос				Макрозообентос		
				>2 мм	0.05–2 мм	<0.05 мм	S	B	N _z	B _z %	S	N	B
09-1	3.0	Морские луга	0.29	4.0	79.9	16.0	1	1410.1 ± 265.5	507 ± 122	100	17	9298	265.5
09-2			0.27	5.2	79.8	15.0					13	3298	87.2
09-5			0.49	4.1	74.8	21.1					18	4690	134
09-6			0.56	2.6	72.4	25.0					18	3742	86.1
09-7			0.45	4.0	71.9	24.1					14	3157	96.7
09-8			0.63	5.2	85.5	9.4					14	2526	49.5
09-10	3.0	Морские луга	0.57	51.5	27.5	21.1	1	543.9 ± 76.8	347 ± 74	100	19	6304	930.4
09-13			1.52	41.2	24.5	34.0					18	6573	777.2
09-14			0.76	—	—	—					15	6713	320.9
09-16			0.96	52.4	39.6	8.0					13	5274	785.5
09-17			0.81	41.9	27.2	30.9					15	4853	695.2
09-18			1.33	47.6	30.5	22.0					22	6280	1743.1
09-29	2.7	Морские луга	1.30	41.1	47.2	11.7	3	458.6 ± 69.6	427 ± 56	99.9	26	3789	108.6
09-30			1.46	33.5	48.2	18.3					21	2865	93.2
09-31			2.08	50.4	30.3	19.3					21	4959	610.9
09-32			1.39	36.9	41.5	21.6					22	5789	751.7
09-33			1.43	47.3	36.4	16.3					29	7356	702.5
09-34	2.7	Морские луга	1.09	30.3	49.2	20.5					20	3029	251.3
09-35			2.53	27.8	38.1	34.2					17	5169	221.2
09-36			1.42	46.6	20.4	33.0					20	5789	607.9

Примечания. Обозначения см. табл. 1.

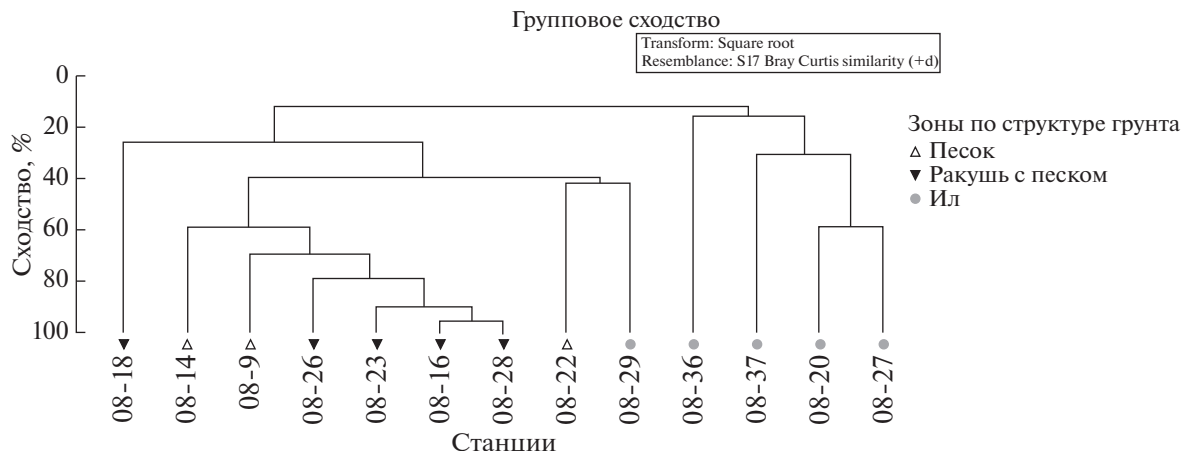


Рис. 3. Кластерограмма сходства станций Таманского залива, построенная на основании значений индекса сходства Брея–Кёртиса, рассчитанного по $(\lg + 1)$ -трансформированной биомассе видов макрофитобентоса. Номерами отмечены номера станций.

Анализ структуры макрофитобентоса на основании трансформированной биомассы отдельных видов (рис. 3) с помощью SIMPROF теста позволил выделить четыре группы станций (ANO-SIM global $R = 0.943$, $p = 0.1\%$).

Первая группа станций объединяла все станции 2009 г., а также станции 08-22, 08-23, 08-26 и 08-29. Структура донной растительности подводных лугов на станциях 09-1–09-9, 09-10–09-18, 09-28–09-36, 08-23 на основании биомассы была сходной практически на 100%, на всех этих станциях отмечен только один вид макрофитобентоса – собственно *Z. marina*. По структуре грунтов станции 09-1–09-9 группировались отдельно от других станций зоны zostеры, а по структуре макрофитобентоса, напротив были близки почти на 100%. Однако структура зарослей zostеры по численности побегов близ косы Тузла существенно отличалась от других станций. Здесь была наибольшей численность вегетативных побегов (507 экз./м²), а также были найдены генеративные побеги (62 экз./м²), не встреченные более ни на одной из обследованных станций. Кроме того, биомасса zostеры на ст. 09-1–09-9 достигала 1410 г/м², тогда как на ст. 09-10–09-18, ст. 09-28–09-36 и ст. 08-23 биомасса zostеры была ниже в 2.6–4 раза (табл. 2). Таким образом, в районе косы Тузла в 2009 г. были отмечены наиболее плотные и продуктивные заросли zostеры. На остальных станциях этой группы было отмечено 2–5 видов макрофитобентоса. Станции 08-22 и 08-26 объединялись на уровне сходства 67%, а ст. 08-29 на уровне 50% с остальными станциями этой группы. ОПП zostеры на ст. 08-22 и ст. 08-26 составляло 80%, на ст. 08-29 10%. Биомасса *Z. marina* достигала 90–100% за исключением станций 08-22 (2 вида), где она была второстепенным видом (23% биомассы), а доминантом – *S. pectinata* (77%). На ст. 08-26 кроме *Z. marina* были отмечены мор-

ская трава *Z. noltei*, красные водоросли *Chondria capillaris* (Hudson) M.J.Wynne и зеленые *Ulva intestinalis* Linnaeus, на ст. 08-29 – зеленые водоросли *Cladophora vadorum* (Areschoug) Kützing и *Ulva* sp. и красная водоросль *Ceramium virgatum* Roth.

Еще одна группировка включала две прибрежные станции (ст. 08-14 и ст. 08-18) со сходством по структуре макрофитобентоса 45%. Их объединяло наибольшее для исследованных станций залива видовое разнообразие (16 и 15 видов, соответственно) и средние биомассы макрофитобентоса (376 и 254 г/м², соответственно). На ст. 08-14 биомасса *Z. marina* достигала 81% общей биомассы, а на ст. 08-18 всего лишь 7%. На последней содоминировали *Z. noltei* (86 г/м²) и харовые водоросли (*Chara* sp. и *Lamprothamnium papulosum* (K.Wallroth) J. Groves, 77 и 37 г/м², соответственно).

Третья группа станций (08-20, 08-27, 08-37, 30% сходство) отличалась низкими биомассами макрофитобентоса (37–55 г/м²). На станциях 08-20 и 08-27 было найдено по 4 вида (табл. 1), доминировала морская трава *Z. major* (38 и 45 г/м²). На ст. 08-20, кроме этого были отмечены рдесты, зеленые водоросли *Cladophora liniformis* Kützing и *C. vadorum*, а на ст. 08-27 – красные водоросли *Gracilaria dura* (C.Agardh) J.Agardh, *C. virgatum* и *Ceramium siliculosum* var. *elegans* (Roth) G.Furnari. На ст. 08-37 биомасса составляла 35 г/м², доля морских трав достигала 80%. Здесь было найдено 10 видов макрофитов, в том числе *Z. major* и *C. liniformis*, а также *Ruppia* sp., *Z. marina*, зеленые водоросли *Cladophora coelothrix* Kützing, *Rhizoclonium* Kützing, *Ulva intestinalis* L., *Ulva maeotica* (Proshkina-Lavrenko) P.M.Tsarenko и красные *Carradoriella denudata* (Dillwyn) Savoie et G.W. Saunders и *Ch. capillaris*.

Наконец, ст. 08-36 отличалась от всех остальных изученных станций чрезвычайно низкой

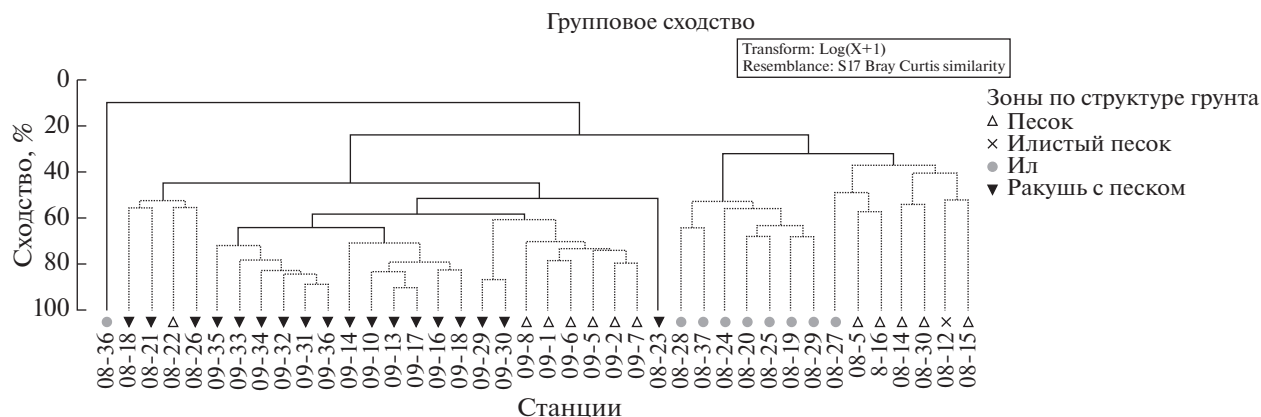


Рис. 4. Результаты кластерного анализа структуры макрозообентоса на станциях на основе значений индекса сходства Брея–Кёртиса, рассчитанного по трансформированной $\lg(x + 1)$ интенсивности метаболизма для станций 2008–2009 гг. в Таманском заливе.

биомассой макрофитов (12 г/м^2). Доминировала здесь *Ruppia* sp. (58% биомассы), кроме того, отмечены *Z. noltii*, *C. vadorum*, *C. capillaris*, *Ulothrix* sp.

Еще одна, пятая, группа станций, не включенная в многомерный анализ, относилась к зоне тростниковых плавней, где донная растительность была представлена неприкрепленными талломами нитчаток.

Структура макрозообентоса

В 2008–2009 гг. на 41 станции был найден 91 вид макрозообентоса (в 2008 г. — 86, а в 2009 — 47 видов). Кумулятивная кривая накопленного числа видов не выходила на плато, поэтому был проведен расчет ожидаемого полного числа видов с поправкой *Chao2* на встречаемость редких видов. Оно составило: для 2008 г. — 116 ± 15 видов, а для 2009 г. — 61 ± 11 видов.

В исследованный период макрозообентос Таманского залива был представлен девятью крупными таксонами, причем большая часть видов относилась к Arthropoda (30%) и Polychaeta (40%), меньший вклад вносили Gastropoda (11%) и Bivalvia (10%). Остальные таксоны были представлены 1–2 видами (Anthozoa — 2%, и Tunicata — 1%) или не были идентифицированы до видового уровня (Oligochaeta, Phoronidae, Nemertea, Platyhelminthes и Insecta). Наибольшее число видов макрозообентоса (33 и 40) было найдено в поясе zostеры на ст. 08-22 и 08-23 (табл. 1). На большинстве станций были отмечены 21–29 видов (табл. 1, 2). Низкое видовое разнообразие (8–15 видов) было отмечено в зоне плавней и в зоне подводных лугов в 2009 г. у косы Тузла.

Многомерный анализ данных показал, что по структуре макрозообентоса станции достоверно (ANOSIM global $R = 0.933$, $p = 0.1\%$) группировались в 4 большие группы на уровне 40–55% сходства по интенсивности метаболизма, а ст. 08-36

отличалась от всех на 90% (рис. 4). На ней было отмечено низкое видовое разнообразие (8 видов), низкая численность (1711 экз./м^2), но высокая биомасса макрозообентоса (532 г/м^2) (табл. 1). Здесь доминировал (93% от суммарной интенсивности метаболизма, 7% численности и 98% биомассы) крупный (до 3 см в длину) инвазивный двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1909), не отмеченный более ни на одной из станций. Кроме того, здесь доминировали по численности полихеты *Alitta succinea* (Leuckart, 1847), *Nephtys hombergii* Savigny in Lamarck, 1818, *Harmothoe imbricata* (Linnaeus, 1767) и *Heteromastus filiformis* (Claparède, 1864), а также представители Oligochaeta, Sagartiidae и Talitridae.

В группе, объединяющей станции 08-5, 08-12, 08-15, 08-16 (биотоп прибрежных тростниковых плавней у косы Чушка), ст. 08-14, 08-27, 08-30 (прибрежных мелководий Таманского залива и Керченского пролива) было найдено 39 видов макрозообентоса (8–22 вида на станцию), численность варьировала от 2379 до 17687 экз./м^2 , биомасса от 34 до 96 г/м^2 (табл. 1). Исключение составила ст. 08-16, где численность составила 60615 экз./м^2 за счет амфипод из сем. Corophiidae (до 47000 экз./м^2), а биомасса 395 г/м^2 за счет многочисленных двустворчатых моллюсков *Abra segmentum* (Récluz, 1843) (2869 экз./м^2 , 324 г/м^2), а также ст. 08-27, где биомасса достигала 355 г/м^2 за счет *A. segmentum* (3116 экз./м^2 , 258 г/м^2). Сходство станций группы определяли доминанты сообществ: *A. segmentum* и двустворчатый моллюск *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789) (55% сходство на основании процедуры Simper), численность которых не превышала 10% от общей численности животных на станциях, но биомасса достигала 19–86%. На ст. 08-14, где в отличие от других станций этой группы были отмечены морские травы, доминировал мелкоразмерный при-

крепленный двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791), достигая численности 674 экз./м² и биомассы 15 г/м². Высокую роль на ст. 08-12 и 08-15 играли полихеты *Hediste diversicolor* (O.F. Müller, 1776) (51 и 20 г/м², 1685 и 280 экз./м², соответственно), а на ст. 08-5 — мелко-размерные брюхоногие моллюски *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805) (9749 г/м², 30 г/м²).

Третья группа станций объединяла биоценозы илистых грунтов центральных областей Таманского залива глубин 3.3–5 м (ст. 08-19, 08-20, 08-24, 08-25, 08-28, 08-29 и 08-37). Здесь было найдено 39 видов макрозообентоса (14–23 вида на станцию). Численность варьировала от 1711 до 21372 экз./м², биомасса от 140 до 553 г/м². Сходство станций на уровне 57% на 74% обеспечивали четыре вида: *C. glaucum*, *N. hombergii*, *H. acuta* и брюхоногий моллюск *Bittium reticulatum* (da Costa, 1778). От станций предыдущей группы их отличало отсутствие полихет *H. diversicolor* и очень низкая встречаемость (лишь на ст. 08-19, 08-25 и 08-29) и обилие (26–158 экз./м², 0.7–5.6 г/м²) *A. segmentum*. Основной вклад в биомассу здесь обеспечивал *C. glaucum*, составляя 20–94% от общей биомассы макрозообентоса. По численности лидировали три вида мелкоразмерных организмов: *N. hombergii*, *H. acuta* и *B. reticulatum*, а так же *Rissoa* spp., составляя 60–90% численности макрозообентоса.

Станции морских лугов (за исключением ст. 08-22 и 08-26) группировались на уровне сходства 63% (рис. 3). Всего здесь было найдено 58 видов. Число видов здесь варьировало в широких пределах: от 13 на станциях 09-1–09-9 до 40 на ст. 08-23 (табл. 1, 2). Численность макрозообентоса составляла от 2526 до 17529 экз./м², а биомасса от 50 до 1573 г/м². Сходство станций на 70% обеспечивали пять видов: *B. reticulatum*, *A. segmentum*, *M. lineatus*, *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Loripes orbiculatus* Poli, 1795. *Bittium reticulatum*, *A. segmentum* и *M. lineatus* были доминантами сообществ, обеспечивая около 60–77% численности. По биомассе лидировали мидии (50% биомассы), за исключением станций близ косы Тузла (55–76% биомассы — *B. reticulatum* и *L. orbiculatus*).

Отдельную группу образовали станции прибрежной части Таманского залива глубин 1.5–2.5 м (ст. 08-18, 08-21, 08-22, 08-26). Макрозообентос здесь был представлен 49 видами (14–33 вида на станцию). Численность составляла 2606–10475 экз./м², биомасса 241–334 г/м². Три вида (*A. segmentum*, *L. orbiculatus*, *M. lineatus*) обеспечивали 70% сходства станций. Основным доминантом был *L. orbiculatus*, который составлял 12–73% численности макрозообентоса и 16–81% биомассы.

Из 91 вида, найденного в заливе, встречаемость 63 не превышала 25%. Среди них преиму-

щественно были представители Arthropoda, Polychaeta и Gastropoda, отличающиеся мелкими размерами и не вносящие существенного вклада в биомассу. Единственный доминирующий вид, попавший в эту группу, и отмеченный на единственной станции — *A. kagoshimensis*. Встречаемость 27–49% отличались полихеты сем. Nereididae, *Pectinaria* sp., *Glycera tridactyla* Schmarda, 1861, *Leiochone leiopygos* (Grube, 1860), ракообразные *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), *Dexamine spinosa* (Montagu, 1813), *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), *Iphinoe* sp., Talitridae gen. sp., *Microdeutopus* sp., *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931), двустворчатые моллюски *C. glaucum*, *M. galloprovincialis*, брюхоногие моллюски *H. acuta*, а также не идентифицированные до вида представители Nemertea, Oligochaeta и Turbellaria.

Характерными видами залива являлись всего 11 видов, встречаемость которых составляла от 54 до 85%: двустворчатые моллюски *A. segmentum*, *M. lineatus*, *Parvicardium exiguum* (Gmelin, 1791), *L. orbiculatus*, брюхоногие моллюски *Rissoa* sp., *B. reticulatum*, полихеты *N. hombergii*, *H. filiformis*, *Harmothoe imbricata* (Linnaeus, 1767), *Melinna palmata* Grube, 1870 и актинии из сем. Sagartiidae. Был проведен кластерный анализ сходства структуры сообществ на основании присутствия/отсутствия этих видов для исключения влияния фактора недостаточного объема выборки. Оказалось, что все станции группировались на уровне 20%, станции пояса подводных лугов — на уровне 50% сходства, а станции остальных биоценозов — 35%.

Сопоставление распределения абиотических факторов и сообществ макробентоса

Разделение станций по зонам, выделенным на основании структуры грунта, лишь частично совпадало с группировками по структуре растительных сообществ. Различия между группами были достоверными лишь для зоны ила и ракуши с песком (PERMANOVA $p = 0.031$). Процедура RELATE также выявила низкое сходство и достоверность зависимости в распределении структуры грунтов и макрофитобентоса (Rho: 0.276, уровень значимости 3.3%). Процедура BEST выявила, что достоверно со структурой растительных сообществ коррелировали всего шесть факторов — глубина и содержание пяти фракций грунта: 7–10 мм, 5–7 мм, 0.01–0.05 мм, 0.001–0.005 мм и менее 0.001 мм. Проведенный на основании значений этих факторов и структуре растительных сообществ (по биомассе) анализ LINKTREE позволил идентифицировать факторы, наиболее достоверно объясняющие различия между группировками макрофитобентоса. Отличие станций 08-27, 08-36, 08-37 от других было связано с незначительными различиями в содержании фракции грунта 0.001–0.005 мм и, по всей видимости,

объяснялось другими, не учтенными в работе факторами. Группировка станций 08-22 и 08-29 совпадала с низкой долей на них илистых фракций.

Выявлена достоверная корреляция между структурой макрозообентоса и макрофитобентоса (RELATE Rho: 0.672, уровень значимости 0.2%).

Разделение станций по зонам на основании структуры грунта с высокой степенью достоверности совпадало с разделением на группы сообществ макрозообентоса (PERMANOVA $p = 0.001$). Тест RELATE показал следующие значения между структурой макрозообентоса и глубиной (Rho: 0.637, уровень значимости 0.1%), гранулометрическим составом грунта (Rho: 0.446, уровень значимости 0.1%), $C_{орг}$ (Rho: 0.391, уровень значимости 0.1%) и ОПП zostеры (Rho: 0.755, уровень значимости 0.1%). Процедура BEST выявила, что достоверно со структурой сообществ коррелировали пять факторов: глубина, ОПП zostеры, содержание ила (размерная фракция менее 0.001 мм), мелкого песка (0.1–0.25 мм) и ракуши (7–10 мм). Процедура LINKTREE позволила определить, какие из них наилучшим образом объясняли разделение станций по структуре макрозообентоса на группы. Основная дивергенция совпадала с разделением станций по ОПП zostеры. Станции с ОПП zostеры 20% и менее относились к зоне илов глубин 4–5 м и песчаных грунтов глубин менее 1 м, а станции с ОПП zostеры >25% — к прибрежным зарослям макрофитов и подводным лугам zostеры на глубинах 1.5–3.0 м.

ОБСУЖДЕНИЕ

Биоценозы Таманского залива Азовского моря

Азовское море в течение XX в.—начале XXI в. претерпело три волны осолонения и перестройки экосистемы. Первые две были связаны с сооружением Цимлянского и Краснодарского водохранилищ, а третья, зарегистрированная в 2010-х гг. — с аридизацией климата и снижением стока рек [27]. Как показали результаты предыдущих исследований, экосистемы Таманского залива, в отличие от Азова, остаются сравнительно стабильными в течение последних 100 лет [7, 19, 31, 50]. Настоящее исследование было выполнено в период наибольшего распреснения Азовского моря, когда соленость в его центральной части не превышала 11‰. Данные 2013 г. [50] указывают на отсутствие принципиальных изменений в структуре донных сообществ Таманского залива по сравнению с 2008 г., что сохраняет актуальность выявленных в настоящей работе закономерностей.

На основании данных по структуре грунтов, макрозообентоса и макрофитобентоса в Таманском заливе было выделено четыре пояса. На глубинах менее 1 м в прибойной зоне располагались биоценозы с доминированием моллюсков *Abra segmentum* и *Cerastoderma glaucum*, лишенные при-

крепленной донной растительности. Глубже (до 2.5 м), в зоне, менее подверженной воздействию волнения, на песчано-ракушечных грунтах располагались наиболее разнообразные сообщества макрофитов с доминированием морских трав, их симбионта *Loripes orbiculatus* (Bivalvia) [55] и закрепляющихся на корнях морских трав моллюсков Mytilidae spp. На глубинах 2.5–3 м располагался пояс чистых моновидовых зарослей *Zostera marina* и высокопродуктивных биоценозов макрозообентоса с доминированием прикрепленных видов Mytilidae spp. В центральных областях на глубинах 4–5 м на тонких илах, число видов и обилие макрофитобентоса были чрезвычайно низкими, а общее проективное покрытие *Z. marina* не превышало 20%. Здесь доминировали крупные подвижные моллюски *C. glaucum* и *Anadara kagoshimensis*.

Таманский залив является типичной лагуной [50]. Как и для других лагун [39], здесь отмечается низкое видовое разнообразие, высокая продуктивность, и в то же время высокая устойчивость населяющих его бентосных сообществ [50]. В настоящем исследовании были встречены около 21% от фауны беспозвоночных [9], 28–45% флоры водорослей и практически все виды водных цветковых растений Азовского моря [36]. Низкое число видов в Таманском заливе частично объясняется отсутствием в нем чисто пресноводных и более солоноводных видов. Несмотря на повышенную по сравнению с Азовским морем (в 2008–2009 гг.) соленость, в Таманском заливе бентос имел большие черты сходства с азовоморскими биоценозами, чем с черноморскими. В заливе не были отмечены типичные черноморские доминанты рыхлых грунтов — *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758), *Pitar rudis* (Poli, 1795) и многие другие виды, характерные для прибрежной зоны Черного моря [23]. Это связано, по всей видимости, с суровостью условий в заливе — большими перепадами температур, переменной соленостью, характером грунта, неустойчивым кислородным режимом и ограниченным количеством биотопов [50]. С другой стороны, виды, доминирующие в заливе (*A. segmentum*, *C. glaucum*, *Bittium reticulatum*, *Nephtys hombergii*) являются обычными обитателями черноморских бухт, где встречаются морские травы рода *Zostera* (Севастопольская бухта [24]; Геленджикская бухта [34]). Гидрологические условия в областях бухт, где отмечается zostера, близки к таманским: более низкая соленость и более высокий уровень трофности вод по сравнению с Черным морем.

Расположение биоценозов в Таманском заливе имело концентрический характер, поскольку здесь отсутствует характерный для большинства черноморских бухт и заливов, имеющих пресный сток, градиент гидрологических характеристик [36]. Сходным образом — в виде концентрических поясов располагаются и биоценозы центральных областей Азовского моря [10, 19]. Как и в откры-

той части Азова, в Таманском заливе были выявлены области с доминированием *A. segmentum* и *C. glaucum*. В Азовском море биоценоз *A. segmentum* отмечали на глубинах 10–11 м на илистых ракушечниках вокруг наиболее обедненных кислородом зон, а биоценоз *C. glaucum* опоясывал его ближе к берегу, располагаясь на алевритовых илах, на глубинах 7–10 м. В Таманском заливе биоценоз с доминированием *A. segmentum*, напротив, был приурочен к наиболее мелководным областям прибрежных плавней, а наибольшее обилие *C. glaucum* было отмечено в центральных областях залива на глубинах 4–6 м. Здесь, в центре, отмечено и наиболее продуктивное поселение инвазивного двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis*, к 2021 г. вытеснившего биоценоз *C. glaucum* в южной части Азовского моря из-за повышения солености [17]. По всей видимости, распределение этих видов связано с характером грунта. По нашим данным, в Таманском заливе песчаные и песчано-ракушечные грунты располагались в прибрежных областях, а илистые — в центральных районах. В Азовском море пояс ракуши располагается кольцом вокруг центральной заиленной области, где обычны заморы. В наиболее благоприятные годы, когда соленость повышалась, а заморы отступали, центральные области (за исключением пояса ракуши) в Азове также занимали биоценозы *C. glaucum* [27].

Эдификаторная роль *Zostera marina* в Таманском заливе

Наибольшее обилие и разнообразие макрофитов в Таманском заливе было отмечено на глубинах от 1.5 до 2.5 м. На этих глубинах, по всей видимости, условия освещения, гидродинамики и грунты являются оптимальными для развития, как водорослей, так и морских трав. Именно в этой зоне встречаются антропогенные твердые субстраты (остатки древних построек, современные гидротехнические сооружения, затопленные суда и пр.), на которых могут закрепляться водоросли. Такой тип донной растительности благоприятствует развитию разнообразного и продуктивного макрозообентоса [48, 51]. Наиболее многочисленны и обильны здесь были моллюски: *Mytilaster lineatus* и *Loripes orbiculatus*, редко занимающие доминирующие позиции в Азове [27].

Глубже, на 2.5–3.0 м в Таманском заливе располагались луга морской травы *Z. marina* — практически монодоминантные заросли с ОПП 100%. Здесь ярко проявлялась эдификаторная роль *Z. marina* для сообществ макрозообентоса. Во-первых, макрозообентос зарослей отличался высоким числом видов и биомассой, а во-вторых — однородностью пространственной структуры и присутствием здесь специфического набора видов. Это, по всей видимости, объясняется монотонностью биотопа и низкой мозаичностью эди-

фикаторного вида, образующего очень плотные заросли. И хотя один из районов (коса Тузла) и отличался от других по структуре зарослей zostеры и отсутствию мидий *Mytilus galloprovincialis*, даже здесь отличия укладывались в пределы общей изменчивости. Некоторые доминанты биоценоза морских лугов (*M. lineatus*, *A. segmentum* и др.), были характерны и для других биотопов Таманского залива, играя в них роль второстепенных или характерных видов. Однако один из характерных видов морских лугов не был отмечен в районах, где ОПП zostеры было ниже 20% — *Loripes orbiculatus*. Этот двустворчатый моллюск живет в непосредственном контакте с ризосферой zostеры и редко отмечается в районах, где нет этой морской травы [54]. 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 [45]. *Loripes orbiculatus* благодаря бактериям способствует снижению содержания сульфидов в грунтах и обогащению грунта кислородом благодаря активной биотурбации. Таким образом, образуется трехсторонний симбиоз, что приводит к повышению продуктивности самих подводных лугов.

Специфическая донная макрофауна характерна и для подводных лугов других широт (например, Балтийского моря [53]). Заросли zostеры создают естественные ниши, субстрат для прикрепления и убежища для донных животных, обеспечивают их пищевыми ресурсами [48]. Поэтому участки грунта, покрытые ковром морских трав, обычно отличаются более высоким обилием и разнообразием макрозообентоса по сравнению с близлежащими лишенными высшей растительности биотопами [48].

Распространение подводных лугов в Таманском заливе

Морские луга расположены в заливе узким поясом, резко обрывающимся на глубинах около 3 м и сменяющийся на глубинах 4–6 м разреженной растительностью с ОПП zostеры, не превышающим 20%. В соседнем Черном море плотные заросли *Z. marina* опускаются до глубины 5 м, а отдельные растения встречаются до 12 м [3]. Что лимитирует развитие лугов *Z. marina* столь узким диапазоном глубин в Таманском заливе?

По всей видимости, верхняя граница zostеры и макрозообентоса в целом, определяется прибойностью [28], которая в прибрежной зоне выше, чем на глубинах 2.5–3.0 м. Еще одним фактором может быть промерзание грунтов залива, поскольку в зимний период Таманский залив по-

крывается льдом [11]. Нижнюю границу морских лугов в Таманском заливе, по всей видимости, определяют пониженные условия освещенности и подвижность грунта. Это предположение подтверждают отрицательные корреляции обилия zostеры и характера грунта: с увеличением численности и биомассы zostеры гранулометрический состав менялся от преобладания тонких илов к большему содержанию песчаных и гравийных фракций (побережье Крыма — [28]; наст. исследование). Сочетание очень интенсивной седиментации и, как следствие, чрезвычайно подвижного грунта — полужидкого тонкого ила, способствующего уже при легком волнении возникновению мути, препятствует закреплению макрофитов и снижает проникновение света в нижние горизонты. Ослабление светового потока обеспечивает и высокая продукция фитопланктона, связанная с высокой эвтрофностью Таманского залива [32]. Кроме того, грунты центральных областей залива содержат высокие концентрации органического углерода, что способствует развитию бактериальной флоры и возникновению недостатка кислорода и заморам [31]. Известно, что густых зарослей zostеры на глубинах более 4 м в Таманском заливе не находили ни в начале [19], ни в середине XX века [31]. Так, в 1910 г. на единственной станции, собранной на глубине около 4 м, было отмечено сообщество двустворчатого моллюска *C. glaucum* на илистых грунтах [19]. В 1955 г. при подробных дночерпательных съемках глубин 4–6 м в Таманском заливе были найдены также илистые грунты с доминированием либо *C. glaucum*, либо полихеты *Nephtys hombergii*. Обе работы [19, 31] были проведены с использованием драг и дночерпателей, а подводные наблюдения авторами не осуществлялись, поэтому судить о плотности zostеры в исследованных ими биотопах невозможно. По нашим данным, *C. glaucum* встречался в большинстве биоценозов залива, но не обнаружен в плотных зарослях zostеры. Это указывает на то, что в начале и середине XX в. в заливе на глубинах 4–6 м действительно не было сплошных подводных лугов.

В Азовском море так же, как и в Таманском заливе, грунты на большей части акватории рыхлые [36]. В Азове макрофитобентос также приурочен к узкой прибрежной полосе, в основном в западной и южной частях моря [36]. В открытой центральной части Азова макрофитобентос не отмечается из-за чрезвычайно подвижных легко взмучиваемых грунтов, интенсивного волнения и низкой освещенности в толще вод, а также периодических заморов [15].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таманский залив, расположенный между Черным и Азовским морями, географически относится к Азовскому морю. Структура бентоса зали-

ва также более близка к азовоморской. Повышенная по сравнению с Азовским морем соленость в заливе, близкая к черноморской, не приводит к формированию в заливе типично черноморских биоценозов макрозообентоса. Наиболее сходны донные биоценозы Таманского залива с биоценозами черноморских бухт. Основным отличием таманских донных сообществ от азовоморских — гораздо большее развитие макрофитов. Если в Азовском море макрофитобентос занимает лишь узкую прибрежную полосу, то в Таманском заливе он покрывает практически все дно, отсутствуя лишь в прибойной зоне и зоне тростниковых плавней. Широкое распространение в Таманском заливе макрофитов создает чрезвычайно мозаичные условия формирования грунтов и развития макрозообентоса. Одним из наиболее однородных биоценозов залива являются подводные луга *Zostera marina*, в которых формируется специфическое сообщество макрофауны, характеризующееся высоким видовым разнообразием и биомассой. Нижняя граница подводных лугов проходит в заливе мелководнее, чем в Черном море, и центральные области залива отличаются чрезвычайно разреженной высшей растительностью. Это связано с низкой прозрачностью воды и подвижностью грунтов в заливе. Сходные условия и закономерное отсутствие zostеры и подводных лугов характерны и для центрального бассейна мелководного (глубины до 14 м) Азовского моря. О возможных периодических заморах говорят исследования середины XX века [31], однако в период 2008–2009 гг. гипоксии и аноксии в придонном слое вод здесь отмечено не было [33]. Однако продолжающееся в современный период осолонение бассейна Азова, повышение летних температур и ветровые депрессии могут способствовать возникновению заморных условий и в Таманском заливе, что требует продолжения мониторинга экосистемы этого уникального водоема.

Благодарности. Авторы чрезвычайно признательны Т.А. Алексеевой за проведение анализа гранулометрического состава грунта и Н.А. Беляеву за анализ содержания органического углерода в донных осадках, В.Л. Семину за помощь в идентификации полихет, а также В.О. Мокиевскому за обсуждение результатов работы.

Исследования выполнялись в рамках темы Государственного задания ИО РАН FMWE-2021-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров В.В. Оценка состояния ценопопуляций *Zostera marina* L. в районе Севастополя (Чёрное море) // Экология моря. 2000. Т. 52. С. 26–30.
2. Александров В.В. Взаимосвязь морфоструктуры черноморской *Zostera marina* L. и гранулометрического состава донных осадков // Экология моря. 2001. Т. 58. С. 45–49.

3. Александров В.В. Морфологическая структура особой морской травы *Zostera marina* L. на различных глубинах // Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона: материалы V меж. конф., Керчь, 8–9 окт. 2009. Керчь: ЮгНИРО, 2010. С. 84–93.
4. Алексеева Т.Н., Свальный В.Н. Усовершенствованная методика водно-механического анализа тонкозернистых осадков // Литология и полезные ископаемые. 2005. № 6. С. 651–665.
5. Алимов А.Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 5–20.
6. Афанасьев Д.Ф. Запасы некоторых видов макрофитов на российском шельфе Черного моря: современное состояние, многолетняя динамика и анализ причин изменения // Известия ТИНРО. 2008. Т. 155. С. 161–168.
7. Бирюкова С.В., Семин В.Л., Громов В.В. Состояние донных сообществ Таманского залива после постройки дамбы Тузла в Керченском проливе // Наука Юга России. 2016. Т. 12. № 2. С. 53–67.
8. Вехов В.Н. Зостера морская (*Zostera marina* L.) Белого моря. М.: Изд-во МГУ, 1992. 143 с.
9. Воловик С.П., Корпакова И.Г., Барабашин Т.О. и др. Фауна водных и прибрежно-водных экосистем Азово-Черноморского бассейна. Краснодар: ФГУП “ФЗНИИРХ”, 2010. С. 249.
10. Воробьев В.П. Бентос Азовского моря // Тр. АЗЧерНИРО. 1949. Вып. 13. Симферополь: Крымиздат, 1949. 193 с.
11. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. V. Азовское море: Под ред. Терзиева Ф.С. и др. СПб: Гидрометеиздат, 1991. 237 с.
12. Головкина Е.М., Набоженко М.В. Современное состояние донных сообществ Керченского пролива (Российский сектор) и заливов Таманского полуострова // Вестник Южного Научного Центра РАН. 2012. Т. 8. № 2. С. 53–61.
13. Гринцов В.А. Амфиподы Чёрного моря: иллюстрированный атлас-определитель. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2022. 476 с.
14. Громов В.В. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб: БИН РАН, 1998. 50 с.
15. Громов В.В. Экологические особенности водной растительности акватории Азовского моря // Экологические исследования среды и биоты Азовского бассейна и Керченского пролива. Т. 7. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2005. С. 107–118.
16. Громов В.В. Водная и прибрежно-водная растительность северного и западного побережья Азовского моря // Журнал СФУ. Биология. 2012. Т. 5. № 2. С. 121–137.
17. Живоглядова Л.А., Ревков Н.К., Фроленко Л.Н. и др. Экспансия двусторчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) в Азовском море // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14. № 1. С. 83–94.
18. Заика В.Е., Болтачев А.Р., Зуев Г.В. и др. Флористические и фаунистические изменения на Крымском шельфе Черного моря после 1995–1998 гг. // Морской экологический журнал. 2004. Т. 3. № 2. С. 37–44.
19. Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Императорской Академии Наук. 1913. Т. 32. № 1. 99 с.
20. Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М., Л.: Наука, 1967. 398 с.
21. Калугина А.А. Донная растительность Черного моря у берегов Северного Кавказа // Запасы морских растений и их использование. М.: Наука, 1964. С. 26–57.
22. Киселева М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей: Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2004. 409 с.
23. Колочкина Г.А., Семин В.Л., Григоренко К.С. и др. Роль абиотических факторов в вертикальном распределении макрозообентоса северо-восточного побережья Черного моря // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 7. С. 784–800.
24. Копий В.Г. Макрозообентос в прибрежной зоне бухт Севастополя // Морский Экологический Журн. 2011. Отд. вып. 2. С. 43–48.
25. Кучерук Н.В., Савилова Т.А. Количественная и экологическая характеристика донной фауны шельфа и верхнего склона Северо-Перуанского апвеллинга // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1985. Т. 89. Вып. 4. С. 59–70.
26. Макаров М.В. Биоразнообразие макрозообентоса зарослей макрофитов у берегов Крыма // Биоразнообразие и устойчивое развитие: материалы 3 междунар. научно-практ. Конф., Симферополь, 15–19 сент. 2014, С. 200–202.
27. Матишов Г.Г., Шохин И.В., Набоженко М.В. и др. Многолетние изменения донных сообществ Азовского моря в связи с характером осадконакопления и гидрологическим режимом // Океанология. 2008. Т. 48. № 3. С. 425–435.
28. Мильчакова Н.А. Статистический анализ влияния гранулометрического состава донных осадков на численность и размерную структуру популяций *Zostera marina* L. в Черном море // Экология моря, 1989. Т. 32. С. 59–63.
29. Мильчакова Н.А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 152–208.
30. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Определитель фауны Черного и Азовского морей: Свободноживущие беспозвоночные, в 3 т. Киев: Наукова думка, 1968–1972. 3 т.
31. Несис К.Н. Донная фауна Керченского пролива. Дипломная работа. М: Московский технологический институт рыбного хозяйства. 1956. Рукопись. Гидробиологический музей им. Н.С. Гаевской Калининградского государственного технического университета.
32. Саенко Е.М., Марушко Е.А. Состояние запасов *Zostera marina* L. и *Zostera noltii* Hornem в Керченском проливе и Северо-Восточной части Черного моря // Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов: Труды V Балтийского морского форума. Всероссийская науч. конф. 2017. С. 66–70.
33. Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Лапина Н.М. и др. Комплексные экологические исследования Керченского пролива и Таманского залива после ката-

- строфы танкера с мазутом (2007–2010 гг.) // Труды ВНИРО. 2013. Т. 150. С. 65–77.
34. Семин В.Л., Колочкина Г.А., Любимов И.В. и др. Современное состояние макробентоса Геленджикской бухты Черного моря // Комплексные исследования Мирового океана. Материалы VI Всероссийской науч. конф. молодых ученых. Москва. 8–24 апр. 2021. М.: ИО РАН. С. 308–309.
 35. Терентьев А.С. Сообщества зарослевых биоценозов Джарылгачского залива Черного моря // Заповедники – 2019: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Материалы IX Всероссийской научно-практической конф. Симферополь. 09–11 октября 2019. Симферополь: Изд. Типография “Ариал”, 2019. С. 400–405.
 36. Экологический Атлас. Черное и Азовское моря. Москва: Фонд “НИР”. 2019. 464 с.
 37. AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2022) – Guiry, M.D. & Guiry, G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>; searched on 18.08.2022.
 38. Anderson M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecology. 2001. V. 26. P. 32–46.
 39. Carrada, G.C., Fresi, E. Le lagune salmastre costiere. Alcune riflessioni sui problemi e sui metodi // Le lagune costiere: ricerca e gestione. 1988. Massa Lubrense: CLEM. P. 35–56.
 40. CBD/EBSA/WS/2017/1/4. 2018. Report of the regional workshop to facilitate the description of ecologically and biologically significant marine areas in the Black Sea and the Caspian Sea (Baku, 24–29 April 2017). 361 p.
 41. Chao A. Estimating the population size for capture recapture data with unequal catchability // Biometrics. 1987. V. 43. № 4. P. 78–791.
 42. Clarke K.R., Ainsworth M., A method of linking multivariate community structure to environmental variables // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. V. 92. P. 205–219.
 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. V. 366. P. 56–69.
 44. Clarke K.R., Gorley R.N., Somerfield P.J. et al. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis // 2014. 3rd edn. Plymouth, Primer-E Ltd., 256 p.
 45. De Boer W. F. Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review // Hydrobiologia. 2007. V. 591. № 1. P. 5–24.
 46. de los Santos C.B., Krause-Jensen D., Alcoverro T. et al. Recent trend reversal for declining European seagrass meadows // Nature communications. 2019. V. 10. № 1. P. 1–8.
 47. Den Hartog C. The sea-grasses of the World // North-Holland Pub. Co., Amsterdam. 1970. 275 p.
 48. Fredriksen S., De Backer A., Boström C. et al. Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas // Marine Biology Research. 2010. V. 6. № 2. P. 189–200.
 49. Kolyuchkina G.A., Belyaev N.A., Spiridonov V.A. et al. Long-term effects of Kerch Strait residual oil-spill: hydrocarbon concentration in bottom sediments and biomarkers in *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2012. V. 12. № 5. P. 461–469.
 50. Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Spiridonov V.A. et al. The resilience of macrozoobenthos of boreal coastal lagoons to non-indigenous species invasion: a case study of Taman Bay (the Sea of Azov) // Regional Studies in Marine Science. 2019. V. 28. 100573.
 51. Möller T., Kotta, J., Martin, G. Spatiotemporal variability in the eelgrass *Zostera marina* L. in the north-eastern Baltic Sea: canopy structure and associated macrophyte and invertebrate communities // Estonian Journal of Ecology. 2014. V. 63. № 2. P. 90–108.
 52. Muehlstein L.K. Perspectives on the wasting disease of eelgrass *Zostera marina* // Dis Aquat Org. 1989. P. 211–221.
 53. Silberberger M.J., Thormar J., Fredriksen S. Small-scale removal of seagrass (*Zostera marina* L.): effects on the infaunal community // Marine Biology Research. 2016. V. 12. № 9. P. 993–1002.
 54. van der Heide T., Govers L.L., de Fouw J. et al. A three-stage symbiosis forms the foundation of seagrass ecosystems // Science. 2012. V. 336. № 6087. P. 1432–1434.

Bottom Biocenoses of Taman Bay (Sea of Azov)

I. V. Lyubimov^{a, #}, G. A. Kolyuchkina^a, U. V. Simakova^a, A. B. Basin^a

^aShirshov Institute of Oceanology Russian Academy of Science, Moscow, Russia

[#]e-mail: sapvanes@gmail.com

In this research, the species composition and structure of macrophytobenthos, macrozoobenthos, and bottom sediments of the Taman Bay, one of the areas of the Sea of Azov where the seagrass *Zostera marina* L. forms underwater meadows. The material was collected in 2008–2009 before of the Sea of Azov salinization. Three main zones with different types of bottom sediments (sands, sands with shells and silts) were identified, within which four main macrobenthic biocenoses were located (unvegetated coastal biocenosis, mosaic macrophyte communities outside the surf zone, *Z. marina* underwater meadows and the central regions' biocenosis with the dominance of mobile forms of macrozoobenthos and a low abundance of macrophytes). The main environmental factor associated with this distribution of macrophytobenthos was the content of silt (with a granule size of less than 0.001 mm). The spatial structure of the macrozoobenthos correlated with the projective cover of *Z. marina*. Possible reasons for the revealed regularities in the distribution of communities are discussed.

Keywords: macrozoobenthos, infauna, epifauna, macrophytobenthos, Taman Bay, community structure, environmental factors