



УДК [595.371:57.06](262.5+262.54)

**ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ AMPHIPODA (CRUSTACEA)  
ЧЁРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ**© 2022 г. **В. А. Гринцов**

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [vgrintsov@gmail.com](mailto:vgrintsov@gmail.com)

Поступила в редакцию 24.11.2020; после доработки 04.05.2021;  
принята к публикации 24.12.2021; опубликована онлайн 22.03.2022.

На основе собственных и литературных данных установлено, что в настоящее время в Чёрном и Азовском морях зарегистрировано 140 видов амфипод, относящихся к 73 родам, 29 семействам и 3 подотрядам. Таксономическое разнообразие амфипод исследовано с использованием индекса таксономической отличительности  $\Delta^+$  (дельта) и его варибельности  $\Lambda^+$  (лямбда), а также с применением кластерного анализа и многомерного шкалирования. По индексу  $\Delta^+$  отмечено, что таксономическая структура амфипод Чёрного моря и Азовского моря иерархически выровнена и близка к общему списку амфипод этих морей. По индексу  $\Lambda^+$  таксономическая структура амфипод как Азовского, так и Чёрного моря близка к среднеожидаемому уровню варибельности структуры таксономического дерева. В районе Турции и Крыма зарегистрировано больше видов амфипод, чем в других регионах. Из проанализированных районов Чёрного моря по  $\Delta^+$ ,  $\Lambda^+$  и методу многомерного шкалирования выделено два отличающихся региона — северо-западная часть и восточное побережье (Кавказ). Первый характеризуется слабым таксономическим разнообразием вследствие малого числа родов и семейств на фоне значительного числа видов понто-каспийской фауны. Причиной этого является наличие эстуариев крупных рек и распреснённых лиманов. Восточное побережье, напротив, характеризуется большим таксономическим разнообразием на фоне относительно малого числа видов. Одна из причин — слабая выраженность шельфа и близкий свал глубины, что сопровождается малой представленностью рыхлых грунтов. Кластерный анализ подтвердил отличия северо-западной части Чёрного моря и восточного побережья (Кавказ) от других регионов. Кроме того, по методу кластерного анализа выявлено сходство таксономического состава Amphipoda северо-запада Чёрного моря с таковым Азовского моря. Из всех амфипод выделены понто-каспийские виды, обитающие почти исключительно в эстуариях крупных рек и в распреснённых лиманах. Они, вследствие малого числа родов и семейств на фоне значительного числа видов, характеризуются таксономической структурой, сдвинутой по отношению к таксономической выровненности в сторону обеднения.

**Ключевые слова:** Amphipoda, таксономическое разнообразие, Чёрное море, Азовское море

Амфиподы играют важную роль в экосистемах прибрежной зоны морей и океанов. Значимость этой таксономической группе придают большое число видов, зачастую с высокой численностью, распространённость практически во всех биотопах, а также существенная степень участия в пищевых цепях морских рыб и беспозвоночных (Грезе, 1977). Амфиподы зарегистрированы во всех прибрежных биотопах Чёрного и Азовского морей, где их плотность достигает десятков тысяч экземпляров на  $m^2$  условной поверхности субстрата (Грезе, 1977). В результате многолетних исследований во всех регионах Чёрного моря, а также в Азовском море были опубликованы

списки видов, или чек-листы, амфипод (Грезе, 1977, 1985 ; Гринцов, 2011 ; Киселева, 1981 ; Кудренко, 2017 ; Мордухай-Болтовской и др., 1969 ; Неврова, 2013 ; Kolyuchkina et al., 2019 ; Petrescu, 1998 ; Sezgin, 1998 ; Sezgin & Katağan, 2007 ; Uzunova, 2012). В итоге, используя полученную информацию, стало возможным провести анализ таксономического состава и структуры этой группы в сравнительном аспекте по регионам Чёрного моря (западный — Болгария, Румыния; южный — Турция; восточный — Кавказ; северный — Крым; северо-западный — Украина), а также в Азовском море. Настоящая статья — первая для данного направления в исследовании амфипод этих двух морей. Изучение таксономического состава фауны амфипод необходимо для экологического мониторинга состояния биоразнообразия прибрежных экосистем.

Целью работы было изучить состав фауны и сравнить структуру таксоценов амфипод Чёрного и Азовского морей, а также регионов Чёрного моря с использованием индексов таксономического разнообразия, MDS-анализа (multidimensional scaling) и кластерного анализа.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для составления списка видов амфипод Чёрного и Азовского морей использованы собственные и литературные данные (Грезе, 1977, 1985 ; Гринцов, 2003a, b, 2009a, 2011 ; Киселева, 1981 ; Кудренко, 2017 ; Кънева-Абаджиева, 1968 ; Мордухай-Болтовской и др., 1969 ; Неврова, 2013, 2016 ; Gönlügür, 2006 ; Grintsov & Sezgin, 2011 ; Grintsov, 2009b, 2010, 2018 ; Kolyuchkina et al., 2019 ; Kudrenko, 2016 ; Özbek, 2011 ; Özbek & Özkan, 2011 ; Petrescu, 1998 ; Sezgin, 1998 ; Sezgin & Katağan, 2007 ; Sezgin et al., 2001 ; Uzunova, 2012). Оценку таксономического разнообразия амфипод выполнили с применением алгоритмов статистического анализа пакета PRIMER v5.2 (Clarke & Gorley, 2001 ; Warwick & Clarke, 1998); использовали индекс таксономической отличительности  $\Delta^+$  (дельта) и его вариабельности  $\Lambda^+$  (лямбда), применяли методы кластерного анализа и многомерного шкалирования. Индекс таксономической отличительности и его вариабельности рассчитан также для каждого из регионов Чёрного моря. Кроме того, данные сопоставлены с материалами для Азовского моря. Для сравнения взяты следующие регионы: Турция (южный регион), Болгария (западный), Румыния (западный), Кавказ (восточный), Украина (северо-западный), Крым (северный), Азовское море. В каждом из них учтены списки таксонов амфипод, полученные в результате многолетних исследований.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время в Чёрном и Азовском морях зарегистрировано 140 видов амфипод, относящихся к 73 родам, 29 семействам и 3 подотрядам (табл. 1).

**Таблица 1.** Распределение амфипод по регионам Чёрного моря (1–5) и в Азовском море (6). Видовые названия приведены в соответствии с <http://www.marinespecies.org/> по состоянию на 20.03.2021

**Table 1.** Distribution of Amphipoda in the Black Sea regions (1–5) and in the Sea of Azov (6). Species names are aligned with <http://www.marinespecies.org/> as of 20.03.2021

Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<b>Ampeliscidae</b>							
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<i>Ampelisca pseudosarsi</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	+						Ср.
<i>Ampelisca pseudospinimana</i> Bellan-Santini & Kaim-Malka, 1977	+						Атл., Ср.
<i>Ampelisca spinipes</i> Boeck, 1861	+						Атл., Ср.
<b>Ampithoidae</b>							
<i>Ampithoe ramondi</i> Audouin, 1826	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср., Инд., Тих.

Продолжение на следующей странице...

Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<i>Biancolina algicola</i> Della Valle, 1893	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Cymadusa crassicornis</i> (Costa, 1853)	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Pleonexes gammaroides</i> Spence Bate, 1856	+	+	+		+	+	Атл., Ср.
<b>Aoridae</b>							
<i>Microdeutopus algicola</i> Della Valle, 1893	+		+				Атл., Ср.
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke, 1843)		+	+		+		Атл., Ср.
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i> Costa, 1853	+	+	+	+		+	Атл., Ср.
<i>Microdeutopus stationis</i> Della Valle, 1893	+		+				Атл., Ср.
<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)	+	+	+		+	+	Атл., Ср.
<b>Atylidae</b>							
<i>Nototropis guttatus</i> Costa, 1853	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср., Инд.
<i>Nototropis massiliensis</i> (Bellan-Santini, 1975)	+	+					Ср.
<b>Bathyporeiidae</b>							
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i> (Spence Bate, 1857)	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<b>Behningiellidae</b>							
<i>Cardiophilus baeri</i> G. O. Sars, 1896			+		+	+	ПК
<b>Calliopiidae</b>							
<i>Apherusa bispinosa</i> (Spence Bate, 1857)	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<i>Apherusa chiereghinii</i> Giordani-Soika, 1949	+	+					Ср.
<b>Caprellidae</b>							
<i>Caprella acanthifera</i> Leach, 1814	+	+	+	+	+		Атл., Ср.
<i>Caprella danilevskii</i> Czerniavski, 1868	+	+	+				Атл., Ср., Инд., Тих.
<i>Caprella equilibra</i> Say, 1818	+						Атл., Ср., Инд., Тих.
<i>Caprella liparotensis</i> Haller, 1879	+	+					Атл., Ср.
<i>Caprella mitis</i> Mayer, 1890	+	+					Атл., Ср.
<i>Caprella rapax</i> Mayer, 1890	+						Ср.
<i>Phthisica marina</i> Slabber, 1769	+	+	+	+	+		Атл., Ср., Инд., Тих.
<i>Pseudoprotella phasma</i> (Montagu, 1804)		+	+				Атл., Ср.
<b>Cheirocratidae</b>							
<i>Cheirocratus sundevallii</i> (Rathke, 1843)		+	+				Атл., Ср.
<b>Cheluridae</b>							
<i>Chelura terebrans</i> Philippi, 1839		+					Атл., Ср., Инд., Тих.
<b>Colomastigidae</b>							
<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861		+					Атл., Ср., Инд., Тих.
<b>Corophiidae</b>							
<i>Chelicorophium chelicorne</i> (G. O. Sars, 1895)			+	+			ПК
<i>Chelicorophium curvispinum</i> (G. O. Sars, 1895)	+		+	+		+	ПК
<i>Chelicorophium maeoticum</i> (Sowinsky, 1898)	+	+	+			+	ПК
<i>Chelicorophium mucronatum</i> (G. O. Sars, 1895)			+	+			ПК
<i>Chelicorophium nobile</i> (G. O. Sars, 1895)			+	+			ПК
<i>Chelicorophium robustum</i> (G. O. Sars, 1895)	+		+	+		+	ПК
<i>Chelicorophium sowinskyi</i> (Martynov, 1924)			+	+			ПК
<i>Corophium orientale</i> Schellenberg, 1928	+	+	+				Ср.
<i>Corophium volutator</i> (Pallas, 1766)		+				+	Атл., Ср.
<i>Crassicorophium bonellii</i> (H. Milne Edwards, 1830)			+	+			Атл.
<i>Crassicorophium crassicorne</i> (Bruzelius, 1859)		+	+	+		+	Атл., Ср.
<i>Leptocheirus pilosus</i> Zaddach, 1844	+		+				Атл., Ср.
<i>Medicorophium runcicorne</i> (Della Valle, 1893)	+	+	+		+		Ср.

Продолжение на следующей странице...

Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1853)	+	+	+				Атл., Ср., Инд., Тих.
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)		+	+				Атл., Ср., Тих.
<b>Dexaminidae</b>							
<i>Dexamine spiniventris</i> (Costa, 1853)	+						Атл., Ср., Инд.
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813)	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<i>Dexamine thea</i> Boeck, 1861		+					Атл., Ср.
<i>Tritaeta gibbosa</i> (Spence Bate, 1862)	+	+					Атл., Ср.
<b>Gammarellidae</b>							
<i>Gammarellus angulosus</i> (Rathke, 1843)			+				Атл., Ср.
<i>Gammarellus carinatus</i> (Rathke, 1837)		+			+		ЧМ
<b>Gammaridae</b>							
<i>Amathillina cristata</i> (G. O. Sars, 1894)	+		+	+		+	ПК
<i>Chaetogammarus placidus</i> (G. O. Sars, 1896)				+			ПК
<i>Chaetogammarus olivii</i> (H. Milne Edwards, 1830)	+	+	+	+			Атл., Ср.
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinskyi, 1894)		+		+		+	ПК
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	+					+	ПК
<i>Dikerogammarus gruberi</i> Mateus & Mateus, 1990	+			+			ПК
<i>Dikerogammarus istanbulensis</i> Özbek, 2011	+						ПК
<i>Echinogammarus foxi</i> (Schellenberg, 1928)	+	+	+				Ср.
<i>Echinogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1899)		+		+		+	Атл.
<i>Echinogammarus karadagiensis</i> Grintsov, 2009		+					ЧМ
<i>Echinogammarus warpachowskyi</i> (G. O. Sars, 1894)				+			ПК
<i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931)	+	+		+		+	Ср.
<i>Gammarus crinicornis</i> Stock, 1966	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Gammarus insensibilis</i> Stock, 1966	+	+	+	+			Атл., Ср.
<i>Gammarus subtypicus</i> Stock, 1966	+	+	+	+			Ср.
<i>Gmelina costata</i> G. O. Sars, 1894				+		+	ПК
<i>Gmelinopsis tuberculata</i> G. O. Sars, 1896				+		+	ПК
<i>Kuzmelina kusnezovi</i> (Sowinskyi, 1894)				+		+	ПК
<i>Shablogammarus subnudus</i> (G. O. Sars, 1896)				+			ПК
<i>Yogmelina pusilla</i> (G. O. Sars, 1896)				+		+	ПК
<b>Hyalidae</b>							
<i>Apohyale crassipes</i> (Heller, 1866)	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Apohyale perieri</i> (Lucas, 1849)	+	+	+	+			Атл., Ср., Тих.
<i>Apohyale prevostii</i> (H. Milne Edwards, 1830)		+				+	Атл., Ср.
<i>Hyale pontica</i> Rathke, 1836	+	+	+	+		+	Атл., Ср.
<i>Parhyale aquilina</i> (Costa, 1857)	+						Ср., Тих.
<i>Parhyale taurica</i> Grintsov, 2009		+					ЧМ
<i>Protohyale (Boreohyale) camptonyx</i> (Heller, 1866)	+						Атл., Ср.
<i>Protohyale (Protohyale) schmidti</i> (Heller, 1866)	+	+					Атл., Ср.
<b>Iphigenellidae</b>							
<i>Iphigenella acanthopoda</i> G. O. Sars, 1896				+			ПК
<i>Iphigenella andrussowi</i> G. O. Sars, 1894				+		+	ПК
<i>Iphigenella shablensis</i> Carausu, 1943				+			ПК
<b>Ischyroceridae</b>							
<i>Centraloecetes dellavallei</i> (Stebbing, 1899)	+	+	+		+		Атл., Инд., Ср.
<i>Erichthonius difformis</i> H. Milne Edwards, 1830	+	+	+	+	+	+	Атл., Ср.
<i>Erichthonius punctatus</i> (Spence Bate, 1857)	+		+				Атл., Инд., Ср.

Продолжение на следующей странице...

Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<i>Erichthonius rubricornis</i> (Stimpson, 1853)			+				Атл., Ср., Тих.
<i>Jassa marmorata</i> Holmes, 1905	+	+					Атл., Инд., Тих., Ср.
<i>Jassa ocia</i> (Spence Bate, 1862)	+	+	+	+		+	Атл., Ср.
<i>Jassa pusilla</i> (G. O. Sars, 1894)		+	+				Атл., Ср.
<b>Kuriidae</b>							
<i>Micropythia carinata</i> (Spence Bate, 1862)	+		+				Атл.
<b>Leucothoidae</b>							
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	+						Атл., Инд., Тих., Ср.
<b>Lysianassidae</b>							
<i>Nannonyx propinquus</i> Chevreux, 1911	+						Атл.
<i>Nannonyx reductus</i> Greze, 1975		+					ЧМ
<b>Megaluropiidae</b>							
<i>Megaluropus agilis</i> Hoek, 1889		+	+		+		Атл., Инд., Ср.
<i>Megaluropus massiliensis</i> Ledoyer, 1976		+	+				Ср.
<b>Melitidae</b>							
<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	+	+	+	+		+	Атл., Тих., Ср.
<b>Microtopidae</b>							
<i>Microtopus longimanus</i> Chevreux, 1887		+	+	+	+	+	Атл.
<i>Microtopus maculatus</i> Norman, 1867		+	+			+	Атл., Ср.
<b>Oedicerotidae</b>							
<i>Deflexilodes gibbosus</i> (Chevreux, 1888)	+	+	+		+		Атл., Ср.
<i>Deflexilodes griseus</i> (Della Valle, 1893)	+						Атл., Ср.
<i>Perioculodes longimanus</i> (Spence Bate & Westwood, 1868)	+	+	+	+	+	+	Атл., Инд., Тих., Ср.
<i>Synchelidium maculatum</i> Stebbing, 1906	+	+		+	+		Атл., Ср.
<b>Phoxocephalidae</b>							
<i>Harpinia crenulata</i> (Boeck, 1871)	+						Атл., Ср.
<i>Harpinia dellavallei</i> Chevreux, 1910	+						Атл., Ср.
<b>Photidae</b>							
<i>Megamphopus cornutus</i> Norman, 1869		+	+		+		Атл., Ср.
<i>Photis longicaudata</i> (Spence Bate & Westwood, 1862)	+						Атл., Тих., Ср.
<b>Pontogammaridae</b>							
<i>Compactogammarus compactus</i> (G. O. Sars, 1895)				+			ПК
<i>Euxinia sarsi</i> (Sowinsky, 1898)				+		+	ПК
<i>Euxinia weidemanni</i> (G. O. Sars, 1896)				+		+	ПК
<i>Niphargogammarus intermedius</i> (Carausu, 1943)				+		+	ПК
<i>Niphargoides corpulentus</i> G. O. Sars, 1895				+			ПК
<i>Obesogammarus crassus</i> (G. O. Sars, 1894)				+		+	ПК
<i>Obesogammarus obesus</i> (G. O. Sars, 1894)				+		+	ПК
<i>Pandorites podoceroideus</i> G. O. Sars, 1895						+	ПК
<i>Paraniphargoides motasi</i> (Carausu, 1943)				+			ПК
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> (G. O. Sars, 1894)				+			ПК
<i>Pontogammarus aestuarius</i> (Derzhavin, 1924)	+						ПК
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sovinskiy, 1894)	+		+	+		+	ПК
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G. O. Sars, 1894)	+			+		+	ПК
<i>Stenogammarus compressus</i> (G. O. Sars, 1894)				+			ПК
<i>Stenogammarus deminutus</i> (Stebbing, 1906)				+		+	ПК
<i>Stenogammarus kereuschii</i> Derzhavin & Pjatakova, 1962				+			ПК
<i>Stenogammarus (Stenogammarus) macrurus</i> (G. O. Sars, 1894)				+		+	ПК

Продолжение на следующей странице...

Таксоны амфипод	Регионы						
	1	2	3	4	5	6	
<i>Stenogammarus similis</i> (G. O. Sars, 1894)				+		+	ПК
<i>Turcogammarus aralensis</i> (Uljanin, 1875)						+	ПК
<i>Turcogammarus turcarum</i> (Stock, 1974)	+			+			ПК
<i>Uroniphargoides spinicaudatus</i> (Carausu, 1943)				+			ПК
<b>Stenothoidae</b>							
<i>Stenothoe marina</i> (Spence Bate, 1856)	+		+			+	Атл., Ср.
<i>Stenothoe monoculoides</i> (Montagu, 1813)	+	+	+	+	+		Атл., Ср.
<b>Talitridae</b>							
<i>Britorchestia brito</i> (Stebbing, 1891)			+				Атл., Ср.
<i>Cryptorchestia cavimana</i> (Heller, 1865)	+		+	+			Атл., Ср.
<i>Deshayesorchestia deshayesii</i> (Audouin, 1826)	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Orchestia bottae</i> H. Milne Edwards, 1840		+		+		+	Атл.
<i>Orchestia gammarellus</i> (Pallas, 1766)	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Orchestia mediterranea</i> Costa, 1853	+	+	+				Атл., Ср.
<i>Orchestia montagui</i> Audouin, 1826	+	+		+			Атл., Инд., Ср.
<i>Platorchestia platensis</i> (Krøyer, 1845)	+	+					Атл., Инд., Тих., Ср.
<i>Speziorchestia stephenseni</i> Cecchini, 1928	+						Ср.
<i>Talitrus saltator</i> (Montagu, 1808)	+						Атл., Ср.
<b>Tryphosidae</b>							
<i>Orchomene humilis</i> (Costa, 1853)	+	+	+		+		Атл., Ср.

**Примечание:** 1 — Турция, южный регион; 2 — Крым, северный регион; 3 — Болгария, Румыния, западный регион; 4 — Украина, северо-западный регион; 5 — Кавказ, восточный регион; 6 — Азовское море. Атл. — Атлантический океан; Инд. — Индийский океан; ПК — понто-каспийская фауна; Ср. — Средиземное море; Тих. — Тихий океан; ЧМ — Чёрное море (эндемик).

**Note:** 1 denotes Turkey, southern region; 2, Crimea, northern region; 3, Bulgaria, Romania, western region; 4, Ukraine, northwestern region; 5, Caucasus, eastern region; 6, the Sea of Azov. Атл. denotes the Atlantic Ocean; Инд., the Indian Ocean; ПК, Ponto-Caspian fauna; Ср., the Mediterranean Sea; Тих., the Pacific Ocean; ЧМ, the Black Sea (endemic species).

Распределение числа видов амфипод по регионам Чёрного и Азовского морей представлено на рис. 1.

Наибольшее число видов сосредоточено в двух регионах — в южной части Чёрного моря (Турция) и в Крымском побережье (см. рис. 1). Число видов в других регионах существенно ниже. Побережье Турции характеризуется разнообразием биотопов, способствующих выживанию большего числа видов амфипод, чем в других регионах Чёрного моря. Кроме того, в этот регион в первую очередь проникают организмы из Средиземного моря. Так, ряд видов отмечен только у берегов Турции (см. табл. 1). Крым характеризуется наличием всех вариантов субстратов от обширного шельфа на западе с чётко выраженными биотопами рыхлых грунтов до скалистого побережья от юго-запада до юго-востока, где в изобилии представлены биотопы твёрдых субстратов, что позволяет большему числу видов заселять прибрежную зону.

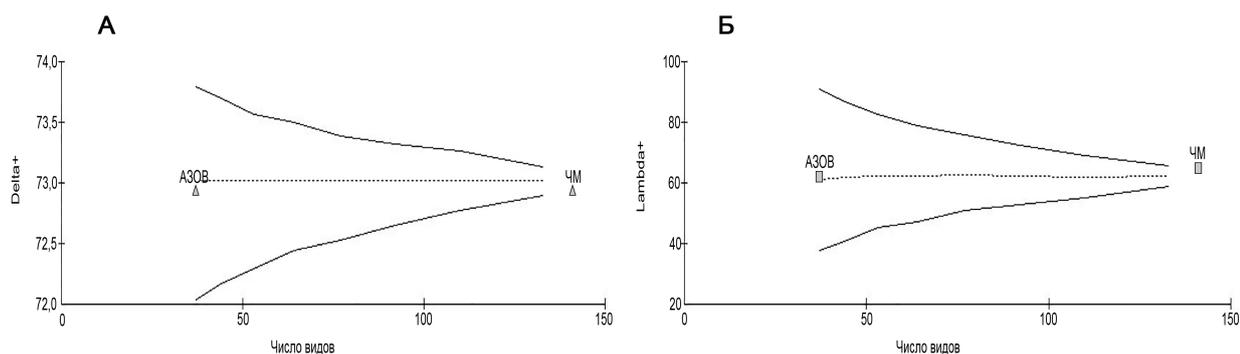
Анализ по (Uzunova, 2012) средней таксономической отличительности  $\Delta^+$  (дельта) и индекса варибельности  $\Lambda^+$  (лямбда) для амфипод Чёрного и Азовского морей выявил следующие особенности. По индексу  $\Delta^+$  все амфиподы обоих морей расположены практически на линии среднеожидаемой величины (пунктир на рис. 2) для общего списка амфипод Чёрного и Азовского морей (рис. 2), что характеризует эти таксономические структуры как иерархически выровненные и близкие по вертикальной архитектонике к структуре всех амфипод Азовского и Чёрного морей.

По значению индекса  $\Lambda^+$  (рис. 2Б) таксоцен всех амфипод как Азовского, так и Чёрного морей близок к среднеожидаемой структуре таксономического древа всего Азово-Черноморского района (рис. 3).



**Рис. 1.** Распределение числа видов амфипод, зарегистрированных в прибрежье акваторий Чёрного и Азовского морей, по регионам (их границы обозначены пунктиром)

**Fig. 1.** Number of Amphipoda species recorded in the coastal areas of the Black Sea and the Sea of Azov (the boundaries of the regions are indicated by dotted lines)



**Рис. 2.** Значения индексов таксономической отличительности  $\Delta^+$  (А) и вариабельности  $\Lambda^+$  (Б) для таксоцены амфипод Чёрного (ЧМ) и Азовского (Азов) морей, рассчитанных на основе общего списка видов этих двух морей

**Fig. 2.** Average taxonomic distinctness  $\Delta^+$  (А) and its variability  $\Lambda^+$  (Б) for Amphipoda taxocene from the Black Sea (ЧМ) and the Sea of Azov (Азов) (based on total species list for both seas)

По индексу средней таксономической отличительности  $\Delta^+$  из 95%-ной вероятностной воронки выпадают два района — северо-западная часть Чёрного моря и восточное побережье (Кавказ). Каждый район характеризуется собственной спецификой, накладывающей отпечаток на таксономию амфипод. В прибрежной зоне северо-западной части Чёрного моря из-за эстуариев крупных рек (Дунай, Днепр) и распреснённых лиманов понижается солёность. Вследствие этого из всех районов Чёрного моря именно в северо-западной части отмечено наибольшее разнообразие понто-каспийской фауны. Между тем понто-каспийская фауна характеризуется слабым разнообразием родов и особенно семейств. Ряд родов представлен значительным количеством видов, наибольшее разнообразие отмечено на уровне родов *Chelicorophium*, *Pontogammarus* и *Stenogammarus*. Всё это привело к сдвигу точки северо-западной части Чёрного моря в область графика для  $\Delta^+$  (рис. 3А) ниже 95%-ной вероятностной воронки.

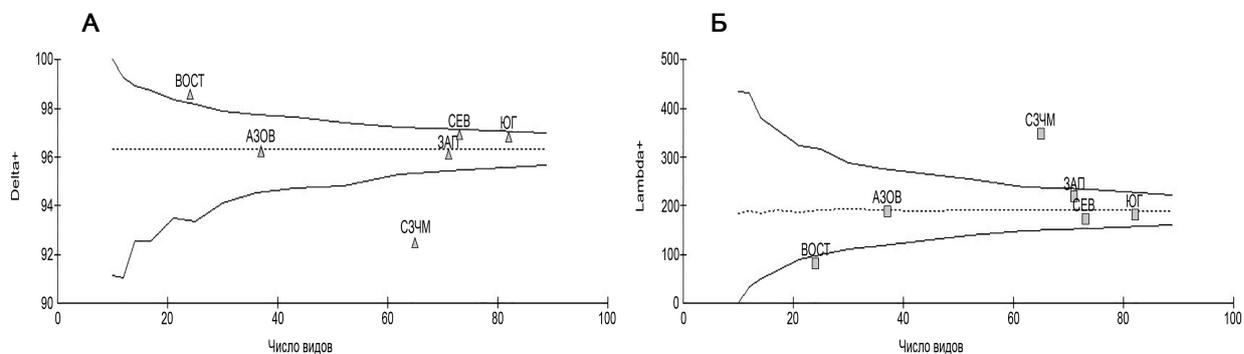
Восточная часть Чёрного моря (Кавказ) характеризуется быстрым свалом глубины и слабо выраженным шельфом. Среди биотопов в прибрежье преобладают скальные образования, валуны и камни; рыхлые грунты выражены слабо. Это привело к обеднению фауны амфипод в целом.

В противоположность фауне северо-западной части Чёрного моря, фауна амфипод восточной части представлена относительным множеством родов и семейств на фоне небольшого числа видов, а максимальное разнообразие отмечено именно на уровне семейств. Это способствовало сдвигу точки восточной части Чёрного моря в область графика  $\Delta^+$  (рис. 3А) выше 95%-ной вероятностной воронки.

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

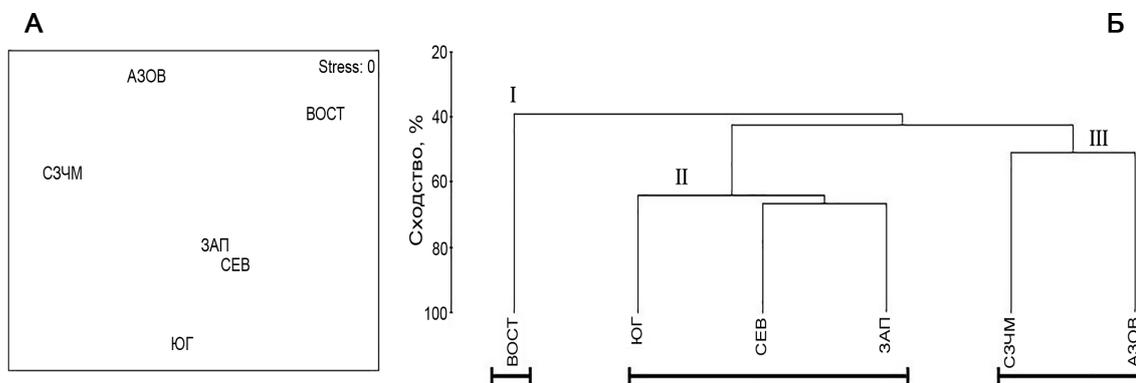
По значению индекса вариабельности  $\Lambda^+$  (рис. 3Б) также выделены два региона за пределами 95%-ной вероятностной воронки — северо-западная и восточная части Чёрного моря. Причины выделения данных регионов указаны выше, при анализе индекса средней таксономической отличительности  $\Delta^+$ .

Результаты многомерного шкалирования (MDS-ординация, рис. 4А) выявили различия в расположении районов Чёрного моря и Азовского моря.



**Рис. 3.** Значения индексов таксономической отличительности  $\Delta^+$  (А) и вариабельности  $\Lambda^+$  (Б) для таксоцены амфипод из регионов Чёрного и Азовского морей. Азов — Азовское море; Вост — восточная часть Чёрного моря (Кавказское побережье); Зап — западная часть Чёрного моря (Болгария, Румыния); СЗЧМ — северо-западная часть Чёрного моря (Украина); Сев — северная часть Чёрного моря (Крым); Юг — южная часть Чёрного моря (Турция)

**Fig. 3.** Average taxonomic distinctness  $\Delta^+$  (A) and its variability  $\Lambda^+$  (B) for Amphipoda taxocene from the regions of the Black Sea and the Sea of Azov. Азов denotes the Sea of Azov; Вост, Black Sea eastern coast (Caucasus); Зап, Black Sea western coast (Bulgaria, Romania); СЗЧМ, Black Sea northwestern coast (Ukraine); Сев, Black Sea northern coast (Crimea); Юг, Black Sea southern coast (Turkey)



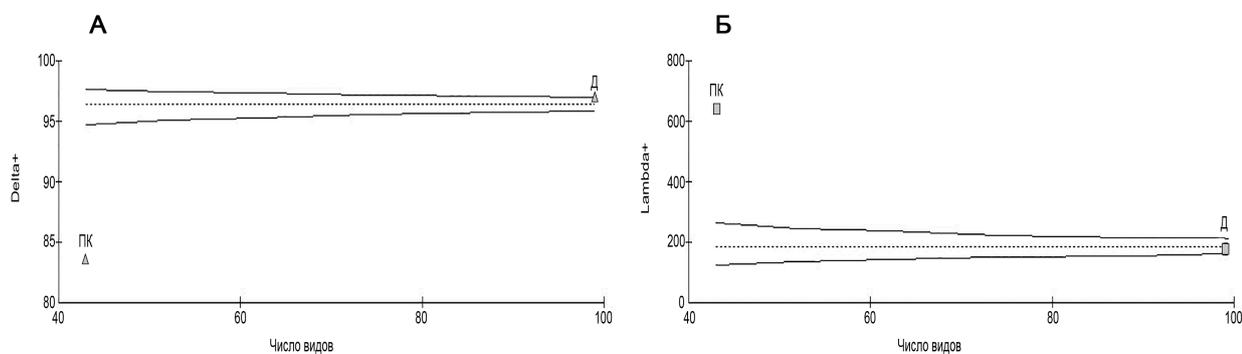
**Рис. 4.** Результаты MDS-анализа (А) и дендрограмма сходства (Б) для районов Чёрного и Азовского морей (индекс сходства Брея — Кёртиса, трансформированная матрица в режиме «присутствие/отсутствие», функция стресса 0). Обозначения те же, что на рис. 3

**Fig. 4.** MDS ordination plot (A) and dendrogram of similarity (Б) for the regions of the Black Sea and the Sea of Azov (Bray–Curtis index, presence/absence, stress 0). The designations are the same as in Fig. 3

Согласно результатам кластерного анализа, наиболее близко расположены два района — Крым и западный (Болгария, Румыния). Совпадение сходства видового состава в природе и сходства видового состава на графике зарегистрировано при нулевом уровне функции стресса. Выявленные различия между районами подтверждают данные кластерного анализа, проведённого на основе индекса сходства Брея — Кёртиса в режиме «присутствие/отсутствие» (рис. 4Б).

По данным кластерного анализа, на уровне значения индекса Брея — Кёртиса 45 % выделяются три кластера. Кластер I включает район Кавказа, который можно охарактеризовать как регион с относительно малым числом видов, но с высоким таксономическим разнообразием (рис. 4Б). Причины выделения данного региона указаны выше, при анализе индекса средней таксономической отличительности  $\Delta^+$ . Кластер II объединил три района Чёрного моря — южный (Турция), западный (Болгария и Румыния) и Крым. Этот кластер можно охарактеризовать как охватывающий наибольшую часть акватории Чёрного моря и отличающийся большим таксономическим разнообразием и относительно большим числом видов. Кластер III охватил распреднённую мелководную часть Чёрного моря (северо-запад) и Азовское море, также распреднённую по сравнению с Чёрным. Кластер характеризуется слабым таксономическим разнообразием на фоне наибольшего видового разнообразия понто-каспийских амфипод.

Поскольку понто-каспийская фауна амфипод Чёрного и Азовского морей имеет особенности в расположении относительно других зоогеографических групп амфипод (обитание почти исключительно в эстуариях крупных рек и в распреднённых лиманах), а также в соотношении числа семейств, родов и видов (мало семейств и родов на фоне большого числа видов), её возможно рассмотреть отдельно от остальных зоогеографических групп амфипод — атлантических, средиземноморско-атлантических, эндемиков Чёрного моря, всеветных, средиземноморско-черноморских [названия зоогеографических групп по (Грезе, 1977)] (рис. 5).



**Рис. 5.** Значения индексов таксономической отличительности  $\Delta^+$  (А) и вариабельности  $\Lambda^+$  (Б) для понто-каспийских амфипод и для амфипод других зоогеографических групп Чёрного и Азовского морей. ПК — понто-каспийские амфиподы; Д — другие амфиподы

**Fig. 5.** Average taxonomic distinctness  $\Delta^+$  (A) and its variability  $\Lambda^+$  (B) for Ponto-Caspian Amphipoda and Amphipoda of other zoogeographic groups of the Black Sea and the Sea of Azov. ПК denotes Ponto-Caspian Amphipoda; Д, other Amphipoda

По индексу средней таксономической отличительности  $\Delta^+$  (рис. 5А) из 95%-ной вероятностной воронки выпадает понто-каспийская фауна. Она, как было отмечено выше, характеризуется низким разнообразием из-за небольшого количества родов и особенно семейств. Некоторые роды (*Chelicorophium*, *Pontogammarus* и *Stenogammarus*) представлены значительным количеством видов, то есть наибольшее разнообразие зарегистрировано на уровне родов. Это характеризует таксономическую структуру понто-каспийских амфипод как сдвинутую от таксономической выровненности в сторону обеднения, что и отразилось на положении точки

понто-каспийской фауны на графике (рис. 5А). Значения для других амфипод точно соответствуют среднеожидаемой величине таксономической выровненности, и они попадают в 95%-ную вероятностную воронку.

По значению индекса варибельности  $\Lambda^+$  (рис. 5Б) также выделяется понто-каспийская фауна амфипод. Эта группа, вследствие вышеуказанной особенности своей таксономии, попала на графике в точку, соответствующую низкой степени варибельности таксономического состава. Другие амфиподы попали в 95%-ную вероятностную воронку и находятся почти на линии среднеожидаемой величины для Чёрного и Азовского морей.

#### Выводы:

1. В Чёрном и Азовском морях зарегистрировано 140 видов амфипод, относящихся к 73 родам, 29 семействам и 3 подотрядам.
2. Таксономическая структура фауны амфипод Чёрного моря и амфипод Азовского моря иерархически выровнена по соотношению таксонов и близка к общему списку амфипод этих морей.
3. С учётом результатов анализа методами многомерной статистики выделено два отличающихся региона — северо-западная часть (характеризуется низким таксономическим разнообразием вследствие малого числа родов и семейств на фоне значительного числа видов) и восточное побережье (характеризуется наибольшим таксономическим разнообразием на фоне относительно малого числа видов).
4. Методом кластерного анализа выявлено сходство таксономического состава Amphipoda опреснённых участков (северо-запад Чёрного моря и Азовское море). Понто-каспийские виды, обитающие почти исключительно в эстуариях крупных рек и в распреснённых лиманах, характеризуются таксономической структурой, сдвинутой по отношению к таксономической выровненности в сторону обеднения, вследствие малого числа родов и семейств на фоне значительного числа видов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления производственными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0).

**Благодарность.** Автор выражает глубокую благодарность к. б. н. Н. И. Копытиной (ФИЦ ИнБЮМ) за помощь в анализе данных по многомерной статистике.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Грезе И. И. Амфиподы Чёрного моря и их биология. Киев : Наукова думка, 1977. 154 с. [Greze I. I. *Amfipody Chernogo morya i ikh biologiya*. Kyiv : Naukova dumka, 1977, 154 p. (in Russ.)]
2. Грезе И. И. Высшие ракообразные. Вып. 5: Бокоплавы. Киев : Наукова думка, 1985, 172 с. (Фауна Украины ; т. 26). [Greze I. I. *Vysshie rakoobraznye*. Iss. 5: *Bokoplavy*. Kyiv : Naukova dumka, 1985, 172 p. (Fauna Ukrainy ; vol. 26). (in Russ.)]
3. Гринцов В. А. Новые данные о морфологии, биологии и экологии *Jassa* spp. (Amphipoda, Ishyoceridae), обитающей в Чёрном море. *Вестник зоологии*. 2003а. Т. 37, № 2. С. 73–76. [Grintsov V. A. New data on morphology, biology and ecology of the amphipod *Jassa* spp. (Amphipoda, Ishyoceridae) from the Black Sea. *Vestnik zoologii*, 2003a, vol. 37, no. 2, pp. 73–76. (in Russ.)]
4. Гринцов В. А. О нахождении на побережье Крыма нового для Украины вида амфипод *Orchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae). *Вестник зоологии*. 2003б. Т. 37, № 3. С. 42. [Grintsov V. A. On the first find of *Orchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae), a species new for Ukrainian fauna in Crimean shore. *Vestnik zoologii*, 2003b, vol. 37, no. 3, pp. 42. (in Russ.)]
5. Гринцов В. А. *Parhyale taurica* sp. nov. (Amphipoda, Hyalidae) – новый вид бокоплава из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море). *Бюллетень Московского общества*

- испытателей природы. Отдел биологический. 2009а. Т. 114, вып. 2. С. 73–76. [Grintsov V. A. *Parhyale taurica* sp. nov. (Amphipoda, Hyalidae) – the new species from the Crimea coastal zone (Black Sea). *Vyulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2009а, vol. 114, iss. 2, pp. 73–76. (in Russ.)]
6. Гринцов В. А. *Ampelisca sevastopoliensis* sp. n. (Amphipoda, Ampeliscidae) – новый вид бокоплава из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2011. Т. 116, вып. 1. С. 67–69. [Grintsov V. A. *Ampelisca sevastopoliensis* sp. n. (Amphipoda, Ampeliscidae) – new species from coastal zone of Crimea (Black Sea). *Vyulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2011, vol. 116, iss. 1, pp. 67–69. (in Russ.)]
7. Киселева М. И. *Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1981. 168 с. [Kiseleva M. I. *Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1981, 168 p. (in Russ.)]
8. Кудренко С. А. Amphipoda макрозообентоса Григорьевского лимана (Arthropoda, Crustacea). *Вісник Одеського національного університету. Біологія*. 2017. Т. 22, вып. 1 (40). С. 57–67. [Kudrenko S. A. Amphipoda (Arthropoda, Crustacea) in the macrozoobenthos of the Hryhorivka estuary. *Visnyk Odeskoho natsionalnoho universytetu. Biologiya*, 2017, vol. 22, iss. 1 (40), pp. 57–67. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.18524/2077-1746.2017.1\(40\).105230](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2017.1(40).105230)
9. Кънева-Абаджиева В. Нов вид за фауната на Черно море – *Cheirocratus sundevallii* (Rathke) (Amphipoda, Gammaridea). *Известия на НИИ по океанография и рибно стопанство*. 1968. Т. 9. С. 93–96. [K"neva-Abadzhieva V. Nov vid za faunata na Chernomore – *Cheirocratus sundevallii* (Rathke) (Amphipoda, Gammaridea). *Izvestiya na NII po okeanografiya i ribno stopanstvo*, 1968, vol. 9, pp. 93–96. (in Bulg.)]
10. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Грезе И. И., Василенко С. В. Отряд амфиподы, или разноногие. Amphipoda // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Киев : Наукова думка, 1969. Т. 2. С. 440–494. [Mordukhai-Boltovskoi F. D., Greze I. I., Vasilenko S. V. Otryad amfipody, ili raznonogie. Amphipoda. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Kyiv : Naukova dumka, 1969, vol. 2, pp. 440–494. (in Russ.)]
11. Неврова Е. Л. Таксономическое разнообразие и структура таксоцены бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в Севастопольской бухте // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 3. С. 55–68. [Nevrova E. L. Taxonomic diversity and structure of benthic diatom taxocene (Bacillariophyta) at Sevastopol Bay (the Black Sea). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 3, pp. 55–68. (in Russ.)]
12. Неврова Е. Л. Структурные основы региональных отличий таксономического разнообразия донных диатомовых (Bacillariophyta) Чёрного моря // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 1. С. 43–63. [Nevrova E. L. The structural basis of regional differences in taxonomic diversity of benthic diatoms (Bacillariophyta) of the Black Sea. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 1, pp. 43–63. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.1.05>
13. Clarke K. R., Gorley R. N. *PRIMER 5: User Manual. Tutorial*. Plymouth : PRIMER-E, 2001, 92 p.
14. Gönllügür G. Crustacea fauna of the Turkish Black Sea coasts: A check list. *Crustaceana*, 2006, vol. 79, no. 9, pp. 1129–1139. <https://doi.org/10.1163/156854006778859641>
15. Grintsov V., Sezgin M. *Manual for Identification of Amphipoda From the Black Sea*. Sevastopol : Digit Print, 2011, 151 p., 379 ill.
16. Grintsov V. A new amphipod species *Echinogammarus karadagiensis* sp. n. (Amphipoda, Gammaridae) from Crimean coasts (Black Sea, Ukraine). *Vestnik zoologii*, 2009b, vol. 43, no. 2, pp. 23–26.
17. Grintsov V. On finding *Dexamine thea* (Amphipoda, Dexaminidae) in the Ukrainian territorial waters (Crimea, Black Sea). *Vestnik zoologii*, 2010, vol. 44, no. 3, pp. 281–283.
18. Grintsov V. A. On finding of *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae) in the coastal waters of Crimea (Black Sea), a new species for this region. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 2, pp. 33–39. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.02>
19. Kolyuchkina G. A., Spiridonov V. A., Zolota A. K., Basin A. B., Simakova U. V., Syomin V. L., Biryukova S. V., Nabozhenko M. V. 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, vol. 28, art. no. 100573 (10 p.). <http://dx.doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100573>
20. Kudrenko S. A. Amphipod (Crustacea, Amphipoda) communities in the north-western part of the Black Sea. *Vestnik zoologii*, 2016, vol. 50, no. 5, pp. 387–394.
21. Özbek M. Distribution of the Ponto-Caspian amphipods in Turkish fresh waters: An overview. *Mediterranean Marine Science*, 2011, vol. 12, no. 2, pp. 447–453. <https://doi.org/10.12681/mms.44>
22. Özbek M., Özkan N. *Dikerogammarus istanbulensis* sp. n., a new amphipod species (Amphipoda: Gammaridae) from Turkey with a key for the genus. *Zootaxa*, 2011, vol. 2813, pp. 55–64. <http://doi.org/10.5281/zenodo.201896>
23. Petrescu I. Contribution to the knowledge of amphipods (Crustacea: Amphipoda) from Romania. 7. Amphipods from Agigea (Black Sea). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 1998, vol. 15, pp. 51–73.
24. Sezgin M. *Sinop Yarımadası sahilleri supra, medio ve üst infralittoral zonlarda yer alan Amphipoda (Crustacea) türleri üzerine bir araştırma* : Yüksek Lisans Tezi / Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Fen Bilimleri Enstitüsü. Samsun, 1998, 121 p.
25. Sezgin M., Katağan T. An account of our knowledge of the amphipod fauna of the Black Sea. *Crustaceana*, 2007, vol. 80, no. 1, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1163/156854007779696479>
26. Sezgin M., Kocataş A., Katağan T. Amphipod fauna of the Turkish central Black Sea region. *Turkish Journal of Zoology*, 2001, vol. 25, no. 1, pp. 57–61.
27. Uzunova S. Checklist of marine Amphipoda (Crustacea, Malacostraca) from the Bulgarian Black Sea area. *Известия на съюза на учените – Варна, Серия "Морски науки"*, 2012, pp. 72–79.
28. Warwick R. M., Clarke K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 1998, vol. 35, iss. 4, pp. 532–543. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x>

## TAXONOMIC DIVERSITY OF AMPHIPODA (CRUSTACEA) FROM THE BLACK SEA AND THE SEA OF AZOV

V. A. Grintsov

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [vgrintsov@gmail.com](mailto:vgrintsov@gmail.com)

In the Black Sea and the Sea of Azov, 140 Amphipoda species were registered belonging to 73 genera, 29 families, and 3 suborders. Taxonomic diversity of amphipods from these two seas was studied. For the investigation, average taxonomic distinctness  $\Delta^+$  and its variability  $\Lambda^+$  were used, and cluster analysis and multidimensional scaling were applied. By  $\Delta^+$  index, the taxonomic structure of the Black Sea and the Sea of Azov Amphipoda is hierarchically aligned and close to a total taxonomic list of amphipods of these seas. By  $\Lambda^+$  index, the taxonomic structure of Amphipoda both from the Sea of Azov and the Black Sea is close to the average expected level of structure variability of the phylogenetic tree. In the coastal areas of Turkey and Crimea, more Amphipoda species were recorded than in other regions. Out of the Black Sea regions studied by  $\Delta^+$  and  $\Lambda^+$  indices and multidimensional scaling, two, *i. e.* northwestern coast and eastern coast (Caucasus), were selected as different ones. The first one is characterized by low taxonomic diversity due to a small number of genera and families against the backdrop of a significant number of species of the Ponto-Caspian fauna. It is associated with the presence of estuaries of large rivers and freshened lagoons. On the contrary, the Black Sea eastern coast is characterized by high taxonomic diversity against the backdrop of a small number of species. It is associated mostly with weak shelf manifestation and close slope of depth, with loose soils being poorly represented. Cluster analysis confirmed that these two Black Sea regions, *i. e.* northwestern coast and eastern coast, differ from other ones. Moreover, by cluster analysis, the similarity of Amphipoda taxonomic composition for the Black Sea northwestern coast and the Sea of Azov was revealed. Out of all the amphipods, Ponto-Caspian species stand out which inhabit predominantly estuaries of large rivers and freshened lagoons. Those are characterized by a taxonomic structure shifted in terms of taxonomic evenness towards impoverishment; it is due to a small number of genera and families against the backdrop of a significant number of species.

**Keywords:** Amphipoda, taxonomic diversity, Black Sea, Sea of Azov