

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ЗООБЕНТОСА НА ШЕЛЬФЕ ЧЁРНОГО МОРЯ

© 2021 Шаловенков Н.Н.

Центр экологических исследований, Севастополь 299001, Россия;
e-mail: shaloven@rambler.ru

Поступила в редакцию 27.11.2019. После доработки 15.11.2021. Принята к публикации 24.11.2021

Число чужеродных видов в зообентосе Чёрного моря возросло до 65 видов. В зависимости от масштаба их распространения в Чёрном море, чужеродные виды зообентоса объединены в три группы: 1) 5 видов расселились на всех участках черноморского шельфа, 2) 35 видов обнаружены в нескольких районах и 3) 25 видов найдены только в одном из районов моря. В соответствии с сезонными и годовыми значениями термохалинных характеристик на черноморском шельфе выделено шесть районов: Варненский – Бургасский, Дунайский, Северо-западный, Крымский, Кавказский и Анатолийский.

Зообентос рассматриваемых шести районов шельфа имеет различия не только в количестве, но и в составе чужеродных видов. Результаты многомерного статистического анализа выявили низкий уровень сходства видов между этими районами черноморского шельфа. Наибольшее сходство по составу чужеродных видов зообентоса проявилось для Дунайского района с заливами Варненский и Бургасский, которые граничат друг с другом. Видовой состав чужеродных видов Кавказского шельфа имел большее сходство с Варненским – Бургасским и Дунайским районами, чем с соседними Крымским и Анатолийским. Локальные градиенты температуры и солёности определяют мезомасштабную изменчивость, что может служить экологическими барьерами и ограничивать естественный обмен чужеродными видами между районами шельфа.

Ключевые слова: зообентос, чужеродные виды, термохалинные характеристики, экологические барьеры, фронтальные зоны, Чёрное море.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-4-157-177

Введение

Зообентос Чёрного моря представлен средиземноморскими, понто-каспийскими реликтовыми и чужеродными видами. Вселение средиземноморских видов в Чёрное море началось 5–7 тыс. лет назад после образования проливов Босфор и Дарданеллы [Архангельский, Баталина, 1929]. Процесс вселения новых средиземноморских видов, по И.И. Пузанову – «медитеранизация» [Пузанов, 1967], продолжается и сейчас. Как следствие, из-за повышения солёности понто-каспийские реликтовые виды были оттеснены в опреснённые районы моря. Проникновение чужеродных видов зообентоса датируется VII–V вв. до н. э. [Gomoiu, Skolka, 1996] и первым чужеродным видом зообентоса Чёрного моря считается моллюск *Teredo navalis* (Linne, 1758). Активное вселение чужеродных видов отмечается с начала XX в. [Gomoiu et al., 2002]. Основной вектор проникновения чужеродных ви-

дов – это балластные воды [Gomoiu, 2001; Alexandrov, Berlinsky, 2005; Alexandrov et al., 2007; Александров, 2015]. Более 40 неместных видов зообентоса уже насчитывалось к началу XXI в. [Gomoiu et al., 2002; Alexandrov et al., 2007]. Следует отметить, что тенденция увеличения числа чужеродных видов происходит на фоне глобальных климатических изменений [Shalovenkov, 2019]. Число чужеродных видов зообентоса продолжает возрастать и к 2020 г. уже составляло 63 вида [Шаловенков, 2020]. Наблюдается статистически значимая зависимость между числом обнаруженных чужеродных видов и отклонениями летней температуры воды от средней многолетней в течение последних 100 лет. При этом, отдельные неаборигенные виды были отмечены исследователями только в определённых районах Чёрного моря [Alexandrov, 2017].

Цель данной работы – используя опубликованные данные, выполнить анализ про-

странственного распределения чужеродных видов зообентоса на шельфе Чёрного моря.

Материалы и методы

Использованы опубликованные материалы по регистрации отдельных чужеродных видов на шельфе Чёрного моря [Băcescu et al., 1971; Шадрин, 1999; Alexandrov, Zaitsev, 2000; Zaitsev, Öztürk, 2001; Миронов и др., 2002; Шадрин и др., 2002; Gomoiu, Skolka, 2005; Alexandrov et al., 2007; Shiganova, Öztürk, 2010; Зайцев, 2011; Çinar et al., 2011; Шиганова и др., 2012; Bologa, Sava, 2012; Alexandrov, 2017; Shalovenkov, 2019; Болтачева и др., 2020; Шаловенков, 2020; и др.]. Кроме того, взята информация из баз данных: «AquaNIS» (Информационная система по водным неместным и криптогенным видам) [2019] и «WoRMS» (Всемирный реестр морских видов) [2019].

На черноморском шельфе выделено шесть районов: заливы Варненский – Бургасский, Дунайский, Северо-западный, Крымский, Кавказский и Анатолийский (рис. 1), которые отличались сезонными и годовыми значениями температуры и солёности вод [Иванов, Белокопытов, 2011].

Степень сходства (различий) видовых составов неместных видов зообентоса в шести районах черноморского шельфа оценивалась с помощью кластерного анализа (программный пакет STATISTICA – версия 8).

Результаты и обсуждение

Число чужеродных видов в зообентосе Чёрного моря возросло с 63 [Шаловенков, 2020] до 65 (табл. 1). В зависимости от масштаба их распространения в Чёрном море, неместные виды зообентоса объединены в три группы:

- расселились на всех участках черноморского шельфа,
- обнаружены в нескольких районах,
- найдены только в одном из 6 районов моря.

Первая группа чужеродных видов зообентоса. Пять неместных видов зообентоса были обнаружены во всех районах черноморского шельфа. Это ракообразные: *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) и *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), а также моллюски: *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и

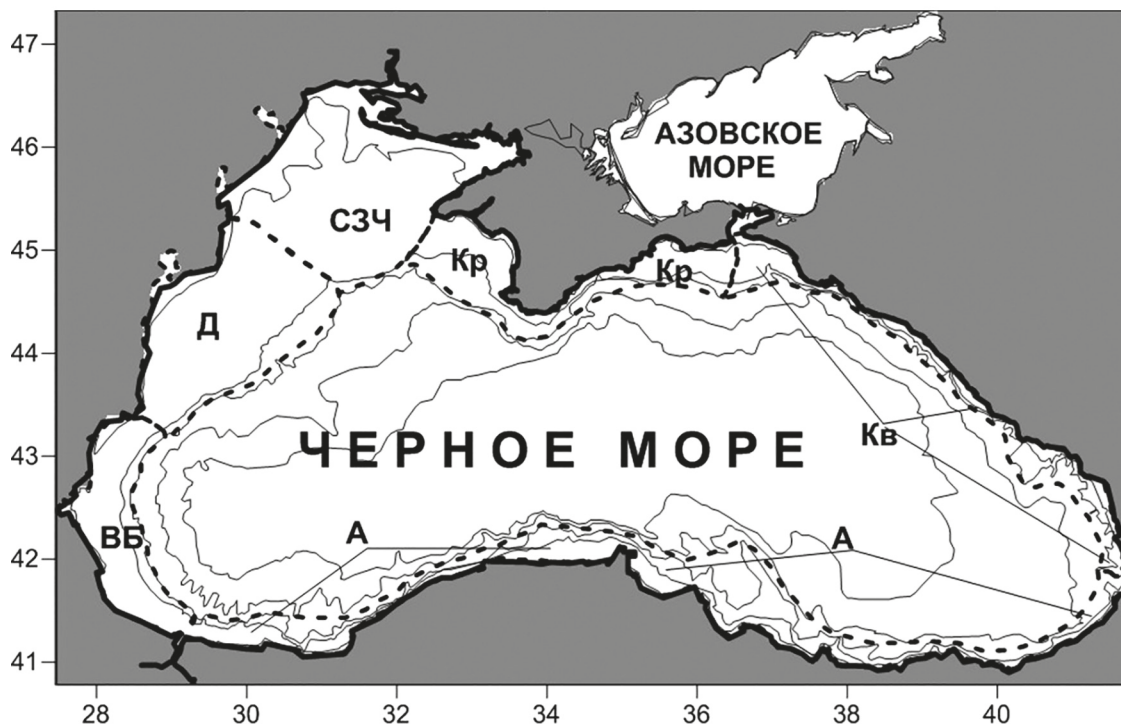


Рис. 1. Районы прибрежного шельфа Чёрного моря: «ВБ» – Варненский – Бургасский, «Д» – Дунайский, «СЗЧ» – Северо-западный, «Кр» – Крымский, «Кв» – Кавказский, «А» – Анатолийский; (районирование шельфа на основе сезонных карт распределения температуры и солёности [Иванов, Белокопытов, 2011]).

Таблица 1. Список чужеродных видов зообентоса, зарегистрированных в отдельных районах шельфа: «ВБ» – Варненский – Бургасский, «Д» – Дунайский, «СЗЧ» – Северо-западный, «Кр» – Крымский, «Кв» – Кавказский, «А» – Анатолийский, «Ч» – во всех районах черноморского шельфа*.

Таксономические группы, виды	Район шельфа	Год обнаружения	Авторы
Protozoa, Foraminifera			
<i>Sorites orbiculus</i> (Forskål in Niebuhr, 1775)	А	2010	Meriç et al., 2010
Coelenterata, Hydrozoa			
<i>Blackfordia virginica</i> Mayer, 1910	ВБ, Д, СЗЧ	1925	Вълканов, 1935; Мордухай-Болтовской, 1968
<i>Bougainvillia muscus</i> (Allman, 1863)	ВБ, СЗЧ	1933	Симкина, 1963
<i>Calypsothrix cerulea</i> Clarke, 1882	ВБ, СЗЧ, Кв	1932	Распалев, 1933; Мордухай-Болтовской, 1968
<i>Campanulina pumila</i> (Clark, 1875)	Кр	1990	Гришичишева, Шадрин, 1999
<i>Eudendrium capillare</i> Alder, 1856	Кр	1990	Гришичишева, Шадрин, 1999
<i>Eudendrium vaginatum</i> Allman, 1863	Кр	1990	Гришичишева, Шадрин, 1999
<i>Pachycordyle michaeli</i> (Berrill, 1948)	СЗЧ	2002	Марфенин, 1983
Anthozoa, Actiniaria			
<i>Cylista elegans</i> (Dalyell, 1848)	СЗЧ, Кр	2008	Ковтун, 2010
<i>Diadumene lineata</i> (Verrill, 1869)	ВБ, Д, СЗЧ, Кр	1960	Băcescu et al., 1971
Entoprocta, Kamptozoa			
<i>Urnatella gracilis</i> Leidy, 1851	Д, СЗЧ	1950	Gomoiu, Skolka, 1996
Annelida, Polychaeta			
<i>Capitellethus dispar</i> (Ehlers, 1907)	А	1959	Rullier, 1963
<i>Dipolydora quadrilobata</i> (Jacobi, 1883)	ВБ, Д, Кр	1990-е	Todorova, Panayotova, 2006
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)	ВБ, Д, СЗЧ, Кр, Кв	1929	Анненкова, 1929
<i>Glycera capitata</i> Örsted, 1843	Кр, Кв	1970-е	Мордухай-Болтовской 1972
<i>Hesionides arenaria</i> Friedrich, 1937	ВБ, СЗЧ	1950-е	Вълканов, 1935
<i>Hydroides dianthus</i> (Verrill, 1873)	Кр	2009	Болтачева и др., 2011
<i>Magelona mirabilis</i> (Johnston, 1865)	ВБ, Д, СЗЧ, Кр	1970-е	Marinov, 1977
<i>Marenzelleria neglecta</i> Sikorski & Bick, 2004	Кр, Кв	2015	Syomin et al., 2017
<i>Nephtys ciliata</i> (Muller, 1788)	А	1960-е	Rullier, 1963
<i>Polydora cornuta</i> Bosk, 1802	ВБ, Д, СЗЧ, Кр, Кв	1962	Surugiu, 2005
<i>Polydora websteri</i> Hartman in Loosanoff & Engle, 1943	Д, Кр	1990	Surugiu, 2005
<i>Prionospio pulchra</i> Imajima, 1990	А, Кр	2000	Dagli, Çinar, 2011
<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)	Кр, Кв	1960-е	Киселёва, 1964
<i>Streblospio gynobranchiata</i> Rice & Levin, 1998	Д, Кр, Кв	2001	Мурина и др., 2008
<i>Streblospio shrubsolii</i> (Buchanan, 1890)	ВБ	1957	Marinov, 1957
<i>Streptosyllis varians</i> Webster & Benedict, 1887	ВБ	1964	Кынева-Абаджиева, Маринов, 1966
Annelida, Oligochaeta			
<i>Tubificoides benedii</i> (d'Udekem, 1855)	Д, СЗЧ	1916	Загорский, Рубинштейн, 1916
Crustacea, Cirripedia			
<i>Amphibalanus amphitrite</i> (Darwin, 1854)	Д, СЗЧ	1844	Мавродиади, 1908

<i>Amphibalanus eburneus</i> (Gould, 1841)	А, Кр	1892	Остроумов, 1892
** <i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854)	Ч	1844	Бучинский, 1885
Crustacea, Isopoda			
<i>Saduria entomon</i> (Linnaeus, 1758)	СЗЧ, Кр	2009	Kvach, 2009.
<i>Sphaeroma walker</i> Stebbing, 1905	Д, Кр	2004	Skolka, Gomoiu, 2004
Crustacea, Decapoda			
<i>Callinectes sapidus</i> Rathbun, 1896	А, ВБ, Д, Кр, Кв	1967	Булгурков, 1968
<i>Dyspanopeus sayi</i> (Smith, 1869)	Д	2009	Micu at al., 2010b
<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edwards, 1853	Д, СЗЧ, Кр	1934	Зайцев, 1998
<i>Hemigrapsus sanguineus</i> (De Haan, 1835 [in De Haan, 1833–1850])	Д	2008	Micu at al., 2010a
<i>Palaemon macrodactylus</i> Rathbun, 1902	ВБ, Д	2002	Micu, Niță, 2009
** <i>Pandalus latirostris</i> Rathbun, 1902	СЗЧ, Кв	1959	Сальский, 1963
<i>Penaeus japonicus</i> Spence Bate, 1888	СЗЧ	1970-е	Zaitsev, Ozturk, 2001
<i>Penaeus semisulcatus</i> De Haan, 1844 [in De Haan, 1833–1850]	Кв	2005	Хворов и др., 2006
** <i>Rhithropanopeus harrisi</i> (Gould, 1841)	Ч	1934	Макаров, 1939
<i>Sirpus zariquieyi</i> Gordon, 1953	А	1982	Kocataş, 1982
Mollusca, Opisthobranchia			
<i>Trinchesia perca</i> (Er. Marcus, 1958)	Кр	2007	Martynov et al., 2007
Mollusca, Gastropoda			
<i>Corambe obscura</i> (A. E. Verrill, 1870)	ВБ, Д, СЗЧ, Кр	1986	Синегуб, 1994
<i>Ercolania viridis</i> (A. Costa, 1866)	СЗЧ	2001	Зайцев и др., 2004
<i>Neptunea arthritica</i> (Valenciennes, 1858)	ВБ, Кр	2000	Шадрин и др., 2002
<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (Gray, 1843)	Д, СЗЧ, Кр	1951	Чухчин, 1984
** <i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	Ч	1946	Драпкин, 1953
Mollusca, Bivalvia			
** <i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	Ч	1968	Киселёва, 1992
<i>Arcuatula senhousia</i> (Benson, 1842)	ВБ, Д, СЗЧ, Кв	2002	Micu, Micu, 2004
<i>Corbicula fluminea</i> (O. F. Müller, 1774)	СЗЧ	1995	Сон, 2007
<i>Crassostrea virginica</i> (Gmelin, 1791)	Д	1973	Skolka, Gomoiu, 2004
<i>Magallana gigas</i> (Thunberg, 1793)	Д, СЗЧ, Кр, Кв	1900- 1910	Скарлато, Старобогатов, 1972
<i>Mya arenaria</i> Linnaeus, 1758	А, ВБ, Д, СЗЧ, Кр	1966	Бешевли, Колягин, 1967
<i>Mytilopsis leucophaeata</i> (Conrad, 1831)	А, СЗЧ, Кв	2001	Therriault et al., 2004
<i>Mytilus edulis</i> Linnaeus, 1758	А, СЗЧ	1990	Зайцев и др., 2004
<i>Mytilus trossulus</i> Gould, 1850	СЗЧ	2001	Зайцев и др., 2004
<i>Perna viridis</i> (Linnaeus, 1758)	Кр	2000	Миронов и др., 2002
<i>Pteria hirundo</i> (Linnaeus, 1758)	Д	2002	Alexandrov, 2017.
<i>Ruditapes philippinarum</i> (Adams & Reeve, 1850)	Д, Кв	1985	Alexandrov, 2017
** <i>Teredo navalis</i> Linnaeus, 1758	Ч	750-500 д.н.э.	Grossu, 1962
Echinodermata, Asteroidea			
<i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758	А	2003	Karhan et al., 2008

Chordata, Ascidiacea			
<i>Styela clava</i> Herdman, 1881	Д	2004	Micu, Micu, 2004
<i>Molgula manhattensis</i> (De Kay, 1843)	Д	1971	Băcescu et al., 1971

*Подготовлена на основе таблицы из [Шаловенков, 2020] с дополнением новых обнаруженных видов. ** Вид не включён в многомерный статистический анализ.

Teredo navalis (Linne, 1758). Моллюск-сверлильщик («корабельный червь») *T. navalis* проник в Чёрное море ещё в VII–V вв. до н. э. [Gomoiu, Skolka, 1996]. Усоногий рак *A. improvisus* был зарегистрирован в середине XIX в. в сообществе обрастаний [Alexandrov et al., 2007]. Остальные чужеродные виды проникли в Чёрное море уже в последние столетия (табл. 1).

Первые исследования древоточца *T. navalis* были выполнены ещё в середине XIX в. [Маркузен, 1867]. Они были связаны с необходимостью оценки негативного влияния этого моллюска на деревянные гидротехнические сооружения в Чёрном море [Ульянин, 1872; Остроумов, 1892; Зернов, 1913]. Было установлено, что на распространение этого вида в море влияют два основных фактора: температура и солёность [Никитин Галаджиев, 1934; Зенкевич, 1934; Булатов, 1941; Солдатова, 1961; Рябчиков, Николаева, 1963]. Массовое размножение тередо происходит, обычно, в летние месяцы, хотя в планктоне личинки присутствуют и в холодный период года [Брайко, 1958]. Высокая плодовитость и возможность длительного периода личиночной стадии позволяют моллюску выживать в условиях «поиска» древесного субстрата в море. Плотность оседания личинок корабельного червя может достигать от 500 тыс. до 1 млн особей на 1 м² древесины [Брайко, 1958]. В некоторых районах моря за трёхмесячный период деревянный брус может терять до 70% своего первоначального веса. Продолжительность жизни моллюска-древоточца, в среднем, около 2 лет.

Усоногий рак *A. improvisus* – типичный представитель сообществ обрастания [Турпаева, 1967; Зевина, 1972]. Биомасса вида колеблется от 3% до 29% от общей биомассы сообществ обрастаний на отдельных участках побережья Чёрного моря [Zaitsev, Öztürk, 2001]. Максимальные показатели были за-

регистрированы в Одесском морском порту на гидротехнических сооружениях, где его численность достигала 81 360 экз./м², а биомасса составляла 5884.0 г/м² [Виноградов и др., 2012]. Кроме сообществ обрастания на твёрдых субстратах усоногий рак встречается также и в донных сообществах на мягких грунтах, поселяясь, преимущественно, на раковинах живых и мёртвых моллюсков, на панцирях ракообразных. Ракообразные *A. improvisus* были обнаружены в донных сообществах мягких грунтов на глубине 50 м [Băcescu et al., 1965; Киселёва, 1981]. Как правило, доля этого вида в биомассе и численности зообентоса невелика, а встречаемость в донных сообществах может быть довольно высокой. Биологические показатели развития этого чужеродного вида имеют широкий диапазон пространственной изменчивости в донных сообществах мягких грунтов. Максимальная численность усоного рака *A. improvisus* была зарегистрирована на шельфе в районе трансформации речных Дунайских вод (Дунайский район шельфа), где она достигала 41 378 экз./м² [Gomoiu, 1986]. Наибольшая биомасса *A. improvisus* отмечена в районе заливов Варненский и Бургасский, там она достигала 7 кг/м² [Маринов, 1990]. 100% встречаемость этого чужеродного вида зарегистрирована в донном сообществе мидии на шельфе Дунайского района и во всех сообществах Керченского пролива [Teacă et al., 2006; Иванов, Синегуб, 2008]. Усоногий рак *A. improvisus* не был обнаружен на отдельных участках Кавказского и Анатолийского побережья [Зевина, 1972].

Краб Харриса (*R. harrisii*), также, как и усоногий рак *A. improvisus*, присутствует и в сообществах твёрдых субстратов (скалы, камни), и на рыхлых грунтах. Этот чужеродный вид не выделяется высокими значениями биомассы и численности на шельфе Чёрного моря. Так, у Крымского побережья средняя

биомасса краба не превышала 4 г/м² (максимум – 32.066 г/м²), а средняя численность – 5 экз/м² (максимум – 100 экз/м²). В Дунайском районе зарегистрированы более высокие показатели (по сравнению с другими районами), где максимальные значения биомассы достигали 37.348–64.009 г/м², а численность 311–533 экз/м² [Surugiu, Zamfirescu, 2004]. Также высокие показатели развития популяции краба Харриса зарегистрированы в солёных озёрах Варна и Белослав (район заливов Варненский и Бургасский), где максимальные значения биомассы локальной популяции *R. harrisii* достигали 640 г/м², а численность – 260 экз/м² [Todorova, Konsulova, 2008].

Чужеродный моллюск *R. venosa*, в отличие от рака *A. improvisus* и краба *R. harrisii*, характеризуется более низкой встречаемостью и численностью в локальных популяциях. При этом, этот инвазивный вид имеет довольно высокие значения биомассы. Обычно, в донных сообществах средняя численность рапаны не превышает 1 экз/м² при встречаемости 5%, а биомасса варьирует от 0.1 до 200 г/м² [Abaza et al., 2010; Болтачева и др., 2011; Троценко и др., 2012; Ревков и др., 2015]. Однако, на отдельных участках черноморского шельфа максимальная плотность расселения моллюска-вселенца может достигать 10–12 экз/м², а биомасса – 400 г/м² [Цветков, Маринов, 1986; Gomoiu, 2005; Todorova, Konsulova, 2008; Чикина, 2009; Алемов, Тихонова, 2012; Золотарёв, Терентьев, 2012; Снигирев, 2012]. В Керченском проливе *R. venosa* имеет довольно высокие значения встречаемости. При этом, отмечается высокая пространственная изменчивость этого показателя с повышением значений по проливу: с юга на север. Так, в южной части пролива этот показатель не превышает 12.5% от числа выполненных бентосных станций, а в северной части встречаемость моллюска составляет 100%. В среднем встречаемость моллюска в проливе составляет 25% [Алемов, Тихонова, 2012]. Также следует отметить, что в донном сообществе *Mytilus galloprovincialis* на одном из участков Крымского побережья были зафиксированы рекордные показатели для моллюска-хищника. Здесь численность и биомасса *R. venosa* достигали 100 экз/м² и 6032 г/м², соответ-

ственно [Shalovenkov, 2017]. Через несколько месяцев живые мидии на данной площади дна не были обнаружены. Как отмечают исследователи, негативное воздействие рапаны вызывает локальные изменения в донных сообществах, изменяя среду обитания в отдельных районах Чёрноморского шельфа [Чухчин, 1984; Todorova, Konsulova, 2008; Чикина, 2009].

Чужеродный моллюск *A. kagoshimensis*, после первого обнаружения в 1968 г. на побережье Кавказа [Киселёва, 1992], в течение сорока лет расселился почти по всему черноморскому шельфу. Максимальные значения биомассы анадары были зарегистрированы в 1980-е гг. в прибрежном шельфе Бургасского залива, где биомасса вида-вселенца превышала 4000 г/м², при максимальной численности в 400 экз/м² [Цветков, Маринов, 1986]. В последующие годы в этом районе биомасса моллюска снизилась и уже не превышала 1100 г/м² [Маринов, 1990]. В последние 10–15 лет высокие показатели биомассы и численности моллюска были также зарегистрированы на шельфе Кавказа – 1180 г/м² и 2590 экз/м² [Чикина, 2009] и в приустьевых участках шельфа рек Дунай и Днестр – 2700 г/м² и 1160 экз/м², соответственно [Стадниченко, Золотарёв, 2009]. В этих двух районах черноморского шельфа, а также в Керченском проливе, высокие показатели развития популяций чужеродного моллюска *A. kagoshimensis* обусловили его доминирование по биомассе и численности в зообентосе. Следствием вселения анадары стало формирование новых для Чёрного моря донных сообществ [Чикина и др., 2003; Chikina, Kucheruk, 2005; Синегуб, 2006; Иванов, Синегуб, 2008; Чикина, 2009]. Следует отметить, что данные районы характеризуются более низким уровнем солёности за счёт выноса трансформированных речных вод и водных масс с пониженной солёностью из Азовского моря (рис. 2).

В районе Анатолийского побережья анадара была отмечена только в начале 1990-х гг., то есть практически через 20 лет после первой регистрации на шельфе Кавказского побережья [Киселёва, 1992]. К сожалению, информация о численности и биомассе локальных популяций моллюска-вселенца в

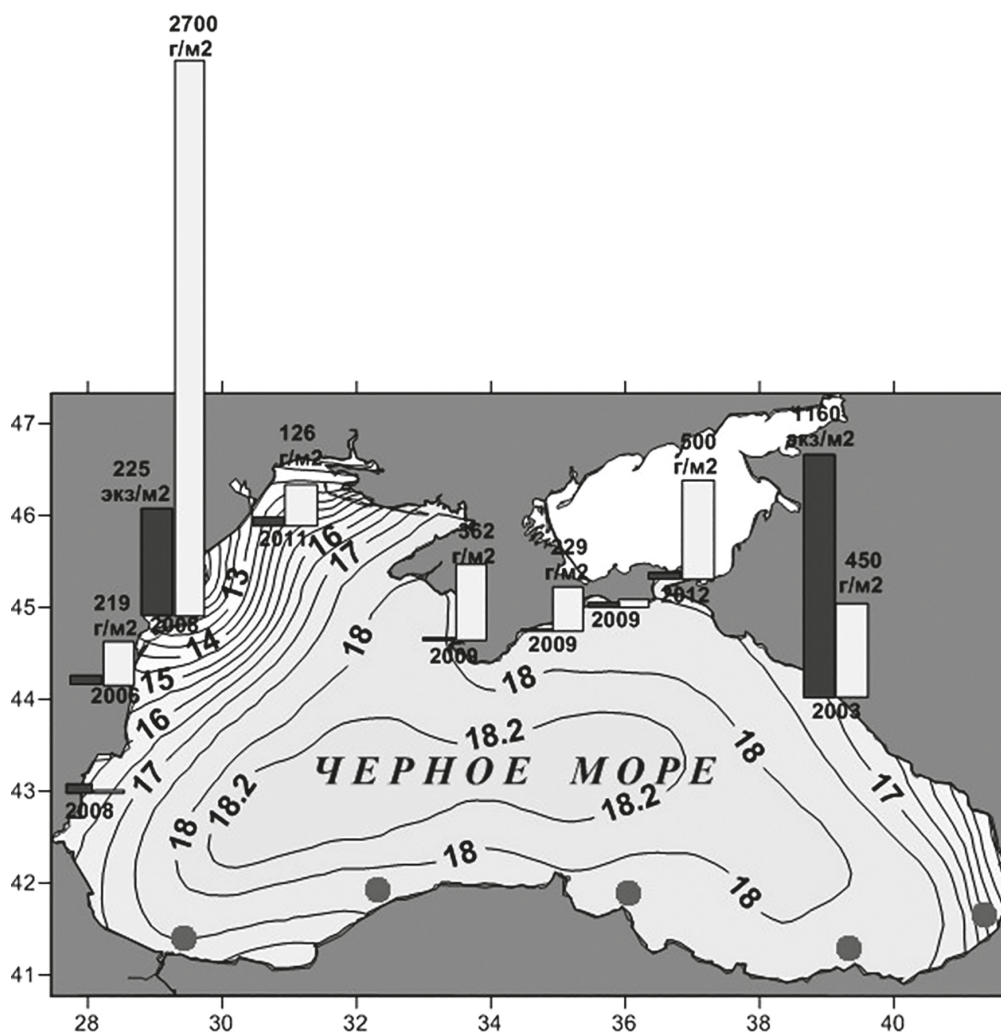


Рис. 2. Изменчивость биомассы (светлый прямоугольник) и численности (тёмный прямоугольник) моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) на шельфе Чёрного моря [Abaza et al., 2006; Todorova, Konsulova, 2008; Стадниченко, Золотарёв, 2009; Chikina, 2009; Ревков, 2011; Финогенова, 2011; Головкина, Набоженко, 2012]; ● – регистрация моллюска у Анатолийского побережья и изменчивость солёности (‰) на поверхности моря в весенний период [Иванов, Белокопытов, 2011].

этом районе Чёрного моря не приведена в материалах местных исследователей [Düzgüneş, 1995; Sahin et al., 1999, 2006, 2009; Albayrak, 2003; Çinar et al., 2005]. На шельфе Крыма моллюск *A. kagoshimensis* впервые был обнаружен в 1999 г. [Ревков и др., 2002], что совпало с возрастанием температуры прибрежных вод в этот период [Shalovenkov, 2017]. В последующие годы чужеродный моллюск расселился на многих участках Крымского шельфа. Причём, встречаемость его в районах горного побережья Крыма в несколько раз выше по сравнению с побережьем степных районов полуострова, которые отличаются между собой объёмами дождевых стоков в море [Shalovenkov, 2017]. Максимальные зна-

чения биомассы чужеродного моллюска для шельфа Крыма достигают 374 г/м², а численность – 83 экз/м² [Болтачева и др. 2011; Ревков и др., 2015].

Остальные чужеродные виды (58 видов) зообентоса имеют ограниченный ареал на черноморском шельфе (табл. 1). **Во вторую группу неместных видов** были включены 35 видов, которые расселились в двух-трёх, как правило, соседствующих районах моря. Среди этих видов следует отметить моллюска *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, который, также, как и моллюск *A. kagoshimensis*, сформировал новые донные сообщества в Чёрном море. Однако, в отличие от анадары, распространение моллюска *M. arenaria* ограничено только

северным, северо-западным и западным районами шельфа. Наиболее высокие показатели численности и биомассы локальных популяций мии были зарегистрированы в 1970–1980-х гг. В северо-западной части шельфа (район устья Днестра) и в лиманах биомасса моллюска-вселенца в эти годы достигала 4.5–9.5 кг/м² при численности 2000–4860 экз/м² [Савчук 1970; Замбриборщ и др., 1973; Иванов, 2012]. В районе устья Дуная в этот период также были отмечены высокие показатели развития мии, где её биомасса доходила до 16 кг/м², а численность до 8000 экз/м² [Gomoiu, 2005]. Средняя биомасса моллюска *M. arenaria* варьировала от 300 до 900 г/м² в данных районах. Сейчас суммарная биомасса моллюсков здесь, практически, не превышает 100 г/м² (рис. 3), хотя регистрируется высокая их численность: до 7000 экз/м². Эти высокие значения численности были обеспечены за счёт оседания молоди моллюска [Стадниченко, Золотарёв, 2009]. Тем не менее, биомасса моллюска здесь не достигает высоких значе-

ний, что указывает на значительный уровень смертности среди молодых особей в последние годы.

В Керченском проливе сообщество мии распространено на небольшой площади в северном участке пролива [Иванов, Синегуб, 2008; Иванов, 2008, 2010]. Численность и биомасса доминирующего вида в проливе ниже, чем в западной и северо-западной частях Чёрного моря и составляли, в среднем, около 20 экз/м² и не более 300 г/м². Моллюск *M. arenaria* в течение 50 лет, после вселения в Чёрное море, не смог создать устойчивых популяций на шельфе крымского побережья. Здесь миа впервые была зарегистрирована в районе Карадага в 1981 г. [Киселёва, 1992]. В последствии были зарегистрированы также единичные находки моллюска на шельфе Крыма [Киселёва, 1979, 1992; Shalovenkov, 2017]. На этом участке черноморского шельфа средняя численность чужеродного вида не превышала 1–5 экз/м², а биомасса – 0.3 г/м², то есть моллюск был представлен только недавно

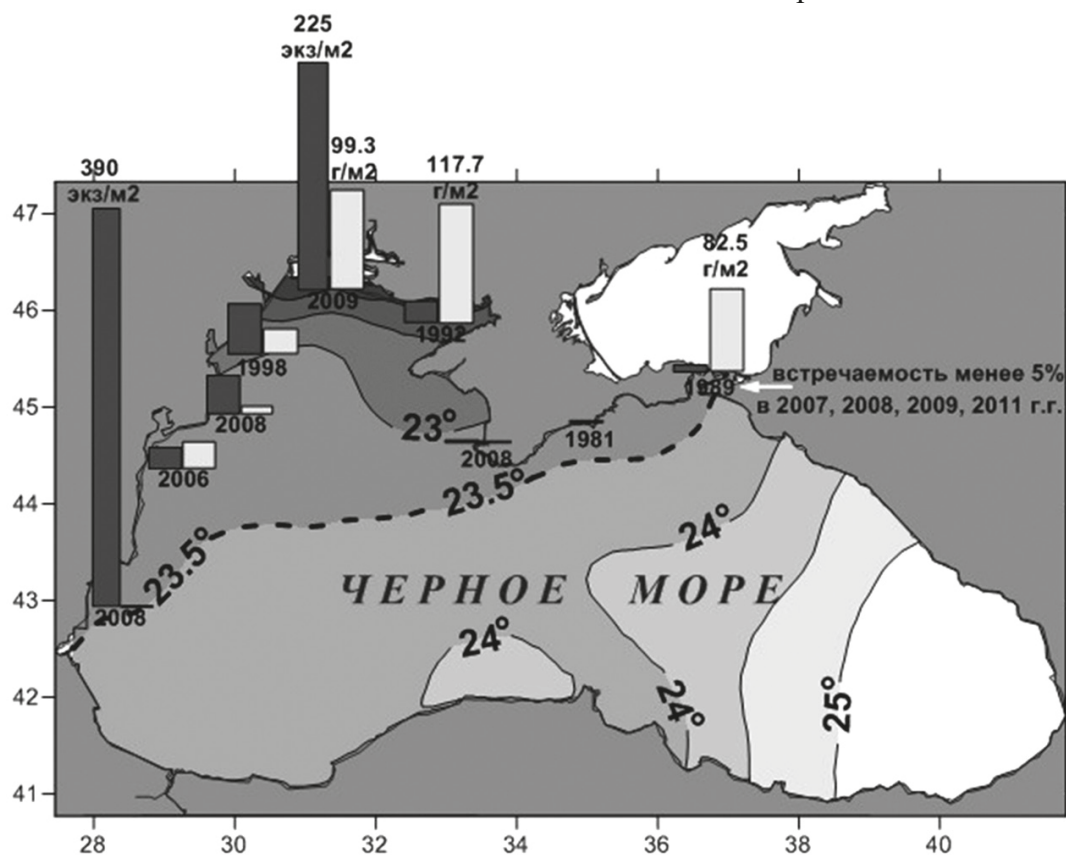


Рис. 3. Биомасса (светлый прямоугольник) и численность (тёмный прямоугольник) моллюска *Mya arenaria* Linnaeus, 1758, зарегистрированные на черноморском шельфе [Золотарёв и др., 1990; Киселёва, 1992; Макаров, Костылёв, 2001; Gomoiu, 2005; Синегуб, 2006; Abaza et al., 2006; Шурова, Золотарёв, 2007; Иванов, Синегуб, 2008; Todorova, Konsulova, 2008; Стадниченко, Золотарёв, 2009]; пространственная изменчивость среднемесячной температуры (°C) воды в летний период на поверхности моря [Иванов, Белокопытов, 2011].

осевшими молодыми особями [Shalovenkov, 2017]. В восточной и южных частях моря, то есть у берегов Кавказа и Анатолийского побережья, этот чужеродный моллюск до сих пор не был зарегистрирован. Известно, что относительно высокие значения температуры воды являются лимитирующим фактором для взрослых и личинок моллюска *M. arenaria* [Newell, Hidu, 1986; Strasser, 1999]. В Чёрном море условная граница распространения мии совпадает с пространственным положением изотермы 23.5 °C в летний период (рис. 3). В районах с более высокой температурой воды в летний период моллюск не был зарегистрирован.

Изотерма 24 °C в летний период, возможно, является границей распространения ложной мидии *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) в прибрежных областях Чёрного моря. Обычно, максимальное количество планктонных личинок этого чужеродного вида отмечают в температурном диапазоне 20–24 °C [Van der Gaag et al., 2014]. За десятилетний период, после первого обнаружения неместного моллюска в Днестровском лимане (2001 г.), он адаптировался к условиям в северо-западной части моря. В 2013–2014 гг. показатели численности *M. leucophaeata* в этом районе моря уже выросли до 600–2400 экз/м² в локальных скоплениях обрастания твёрдых субстратов [Zhulidov et al., 2018]. В Кавказском районе (эстуарная область реки Туапсе) было обнаружено только два экземпляра данного неместного вида. В эстуарные области моря проник также чужеродный вид *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842). Кроме Анатолийского района, единичные экземпляры этого вида были обнаружены во всех остальных районах черноморского шельфа. Моллюск *A. senhousia*, в отличие от ложной мидии Конрада *M. leucophaeata*, поселяется на мягких грунтах и является более чувствительным к пониженной солёности [Zhulidov et al., 2021].

В обрастаниях твёрдых субстратов был найден чужеродный двустворчатый моллюск *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758. Встречается он в Северо-западном и Анатолийском районах моря [Зайцев и др., 2004]. Возможно, этот чужеродный вид обитает и в других районах шельфа, но из-за высокой степени морфоло-

гического сходства раковин *M. edulis* с черноморской мидией его могут идентифицировать как *M. galloprovincialis* [Шурова, 2013].

Одним из наиболее крупных моллюсков, проникших в Чёрное море, является гигантская тихоокеанская устрица *Magallana gigas* (Thunberg, 1793). Первые экземпляры этого моллюска были найдены в начале XX в. в окрестностях Севастополя и теперь хранятся в Зоологическом институте РАН [Скарлато, Старобогатов, 1972]. Позже тихоокеанская устрица была обнаружена в Новороссийской бухте [Драпкин, 1956]. В период с 1980 по 1991 г. с целью культивирования данный вид моллюска специально завозили в прибрежные марихозьяства Чёрного моря [Zolotarev, 1996]. Сейчас единичные особи и небольшие группы тихоокеанской устрицы встречаются в бентосе вдоль кавказского и крымского побережий, а также в Джарлыгачском заливе [Орленко, 2012].

В 1980-е гг. моллюск *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) также рассматривался как объект аквакультуры и был завезён в прибрежные районы прилегающих к устью Дуная и Кавказских рек [Alexandrov, 2017]. По-видимому, эксперимент по выращиванию моллюска не удался. В последующие годы нахождение данного чужеродного вида в бентосе Чёрного моря не подтверждалось. Однако, в 2020 г. несколько особей *R. philippinarum* были обнаружены рыбаком в районе Дунайского прибрежного шельфа и идентифицированы румынскими специалистами Национального института дельты Дуная (Danube Delta National Institute, Tulcea, Romania).

Ещё один чужеродный вид в сообществах обрастаний – это полихета *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), которая образует обширные поселения на твёрдых субстратах. Полихеты *F. enigmaticus* строят известковые трубки, которые при высокой плотности расселения формируют своеобразный подводный биогенный риф. Так, в Варненском – Бургаском и Дунайском районах этот неместный вид сформировал новые для Чёрного моря сообщества обрастаний, в которых его биомасса достигает 7–8 кг/м² [Marinov, 1957; Dumitrescu, 1962; Pitiş, Lăcătuşu, 1971;

Цветков, Грынчарова, 1976; Маринов, 1977]. Возможность изменять биотоп за счёт строительства рифов – ключевая особенность, которая позволяет *F. enigmaticus* создавать сообщества нового типа. Сообщество обрастаний с преобладанием чужеродной полихеты отличается видовым составом от соседствующего сообщества моллюска *Mytilus galloprovincialis* [Micu, Micu, 2004]. После обнаружения в Чёрном море [Анненкова, 1929] ареал вида несколько десятилетий был ограничен тремя районами: Варненским – Бургаским, Дунайским и Кавказским. Только в конце XX в. полихета *F. enigmaticus* была обнаружена у Крымского побережья и в северо-западной части Чёрного моря. Предполагают, что более низкая температура вод в этих районах была лимитирующим фактором [Шурова и др., 2002]. Повышение температуры поверхностного слоя воды в Чёрном море, на фоне общих климатических изменений, в последние несколько десятилетий позволило чужеродному виду расселиться и в северных районах моря. Плотные скопления (рифы) полихеты *F. enigmaticus* в этих двух районах не обнаружены. Тем не менее, на отдельных гидросооружениях Севастопольской бухты численность чужеродного вида в осенне-зимний период достигала 1242–5279 экз/м², а биомасса около 0.7–3.0 г/м² [Гринцов, Мурина, 2002].

Кроме *F. enigmaticus*, 10 неаборигенных видов полихет распространились на несколько районов черноморского шельфа (табл. 1): *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883), *Glycera capitata* (Oersted, 1843), *Hesionides arenaria* (Friedrich, 1937), *Magelona mirabilis* (Johnston, 1845), *Marenzelleria neglecta* Sikorski & Bick, 2004, *Polydora cornuta* (Bosk, 1802), *Polydora websteri* Hartman in Loosanoff & Engle, 1943, *Prionospio pulchra* Imajima, 1990, *Sigambra tentaculata* (Treadwell, 1941) и *Streblospio gynobranchiata* Rice & Levin, 1998. Подробный анализ расселения с оценкой биологических показателей этих чужеродных видов представлен в ряде обзорных работ [Киселёва, 2004; Surugiu, 2005; Kurt, Çinar, 2012; Болтачева и др., 2020; и др.].

За вековой период после проникновения неместная олигохета *Tubificoides benedii* (Udekem, 1855) освоила прибрежную зону

моря и лиманы Северо-западного и Дунайского районов. Вид обитает на различных грунтах и глубинах до 26 м, численность его может достигать 700 экз. м² [Шурова, 2006].

В список неместных видов гидроидов, обнаруженных в различных районах моря, включено три вида: *Blackfordia virginica* (Mayer, 1910), *Bougainvillia muscus* (Allman, 1863) и *Calyptospadix cerulea* Clarke, 1882. Они проникли в Чёрное море еще в первой половине XX в. Это представители сообщества обрастания, которые расселились, преимущественно, в эстуарных областях. Полипоидное поколение образует стелющиеся колонии на твёрдых субстратах, створках моллюсков и стеблях водной растительности [Наумов, 1960].

Два чужеродных вида актиний *Diadumene lineata* (Verrill, 1869) и *Cylista elegans* (Dalyell, 1848) проникли в Чёрное море. Актиния *D. lineata* была обнаружена во второй половине XX в., а *C. elegans* – совсем недавно: в 2008 г. Вид *D. lineata* за полувековой период стал массовым в сообществе обрастаний, расселился в западных и северных районах черноморского шельфа. В некоторых местах образует обильные сублиторальные поселения, которые бывают многочисленны: более 1000 экз/м² [Ковтун и др., 2012]. Актиния достаточно устойчива к изменчивости температуры и солёности. Так, популяции *D. lineata* выживают в диапазоне температур от 1.0 до 27.5 °C и солёности – от 0.5 до 35‰ [Shick, Lamb., 1977]. Неместный вид *C. elegans* обнаружен только у западного побережья Крыма и в Одесском заливе [Гребельный, Ковтун, 2013]. В крымских пещерах небольшие скопления актиний наблюдали на глубине до 3 м. Причём, они занимали удалённые от входа в пещеру участки, куда никогда не проникает дневной свет. В Одесском заливе чужеродный вид был обнаружен на глубине 11–14 м, однако здесь животные не образовывали скоплений [Ковтун, 2008].

Тихоокеанская креветка *Pandalus latirostris* Rathbun, 1902, или травяной чилим, рассматривался в середине прошлого века как перспективный объект для интродукции в Чёрном море [Мишарев, 1962; Сальский, 1963]. С этой целью в 1959–1963 гг. проводи-

лись работы по вселению *P. latirostris* в Хаджибейском лимане (Одесская обл.) и в Кизилташских лиманах (Краснодарский край). Эти работы не увенчались успехом, и в настоящее время нет сведений о нахождении тихоокеанской креветки в Чёрном море. Другой неместный вид креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 на момент обнаружения уже успел образовать популяцию на довольно большой акватории в Дунайском и Варненском – Бургасском районах шельфа Чёрного моря [Misu, Niță, 2009; Raykov et al., 2010]. Кроме того, совсем недавно (2017–2019 гг.) были выловлены самка и четыре личинки восточной креветки *P. macrodactylus* в районе Керченского пролива [Евченко и др., 2019; Тимофеев и др., 2019].

Два неаборигенных вида *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 (голубой краб) и *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 (китайский мохнаторукий краб) периодически отлавливают в эстуарных участках разных районов моря [Зайцев, 1978, 1998], Голубой краб уже многие годы встречается в Босфорском проливе, откуда, возможно, его распространение по градиенту снижения солёности поверхностных вод в другие районы бассейна Чёрного моря [Зайцев, 1998]. Крабы *C. sapidus* и *E. sinensis* обитают в широких диапазонах солёности и температуры воды, что позволяет этим видам адаптироваться к изменчивым условиям эстуарных областей моря.

Неместные брюхоногие моллюски *Corambe obscura* (A. E. Verrill, 1870), *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) и *Neptunea arthritica* (Valenciennes, 1858) обнаружены в нескольких районах моря, преимущественно в эстуарных областях. Голожаберный моллюск *C. obscura* в течение пяти лет (1986–1991 гг.) расселился в прибрежной зоне Чёрного моря от Бургасского залива до Керченского пролива [Синегуб, 1994]. Несмотря на то, что это хищный вид и питается исключительно мшанками, его расселение не привело к значимым изменениям в структуре местных сообществ обрастаний [Рогинская, Гринцов, 1990; Gomoiu & Skolka, 1997]. Новозеландский моллюск *P. antipodarum* после первого обнаружения (1951 г.) стал широко распро-

странённым видом, образуя большие популяции как в эстуарных областях, так и в пресноводных водоёмах бассейна Чёрного моря [Son, 2008]. Дальневосточный моллюск *N. arthritica* был обнаружен в сообществе обрастания – *Mytilus galloprovincialis* в одной из бухт Севастополя на глубине 10 м. Были найдены как взрослые, так и молодые особи [Шадрин и др., 2002]. Кроме того, исследователи отмечали моллюска *N. arthritica* в прибрежных водах района Варненский – Бургасский [Alexandrov, 2017]. В последнее десятилетие отсутствует информация об обнаружении этого вида в прибрежных районах Чёрного моря.

В третью группу были включены 25 чужеродных видов, которые обнаружены только в одном из шести районов моря (табл. 1). Причём, найдены единичные экземпляры этой группы неместных видов в зообентосе. Поэтому ещё рано судить об их натурализации и формировании популяций в каком-либо из районов черноморского шельфа. Практически, половина из них (48%) проникли в Чёрное море после 2000 г. Это указывает на возрастание активности распространения чужеродных видов в зообентосе Чёрного моря в период масштабных климатических изменений в регионе [Шаловенков, 2020]. Наибольшее число видов зообентоса, которые включены в третью группу, обнаружено в трёх районах: Дунайский, Северо-западный и Крымский (табл. 2).

Зообентос рассматриваемых районов шельфа имеет различия не только в количестве, но и в составе неаборигенных видов. Результаты многомерного статистического анализа выявили низкий уровень сходства между шестью районами черноморского шельфа (рис. 4). Так, относительное расстояние сходства (различий) при группировке в кластеры варьировало в диапазоне 0.77–0.95, то есть их объединение выполнялось на последних этапах анализа.

Наибольшее сходство по составу чужеродных видов зообентоса выявлено для Дунайского района с заливами Варненский и Бургасский, которые граничат друг с другом. Совершенно неожиданными были результаты статистических расчётов для Кавказского

Таблица 2. Число чужеродных видов зообентоса, обнаруженных в отдельных районах Чёрного моря

Район шельфа	Суммарное число чужеродных видов в районе	Число чужеродных видов, зарегистрированных только в данном районе
Анатолийский	16	5
Варненский – Бургасский	21	2
Дунайский	31	4
Северо-западный	29	7
Крымский	32	5
Кавказский	13	1

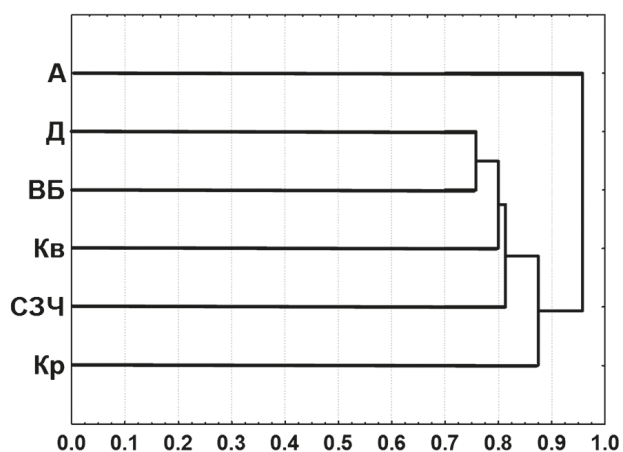


Рис. 4. Дендрограмма сходства (различий) состава чужеродных видов зообентоса между районами черноморского шельфа, обозначение районов, как на рисунке 1.

шельфа, где состав неместных видов имел большее сходство с Варненским – Бургасским и Дунайским районами, чем с соседними Крымским и Анатолийским. Это несмотря на то, что Кавказский район отделён от побережья устья Дуная, Варненского и Бургасского заливов центральными водными массами Чёрного моря. Тем не менее, следует обратить внимание на то, что эти три района черноморского шельфа имеют близкие диапазоны сезонных изменений температуры и солёности прибрежных вод.

В поверхностном слое Чёрного моря температура воды изменяется в широких пределах: от 0 °С зимой до 28–29 °С летом [Иванов и Белокопытов, 2011]. Поле температуры морской поверхности имеет постоянный градиент от северо-западной к юго-восточной части моря (рис. 3). Пространственные градиенты температуры наиболее выражены зимой, а в весенне-летний период они значительно сглажены. В феврале температура поверхностных вод на северо-западе и юго-востоке обычно

составляет 0 и 9 °С, соответственно [Блатов и др., 1984]. В мае эта разница температур составляет около 5.5 °С (11 °С на северо-западе и 16.5 °С на юго-востоке), а в августе она составляет около 4 °С (21 °С на северо-западе и 25 °С на юго-востоке). В ноябре структура поля температуры поверхности аналогична структуре в мае (от 10.5 до 15.5 °С).

Солёность воды в прибрежных районах Чёрного моря колеблется от 0 до 37‰ [Иванов и Белокопытов, 2011]. Минимальная солёность наблюдается вблизи устьев рек в периоды паводков. Это более низкое значение солёности характерно для северо-западной, западной и юго-восточной частей Чёрного моря (рис. 2). Высокая солёность (до 34–37‰) встречается в придонных слоях пролива Босфор и в прилегающих частях Чёрного моря, куда проникают средиземноморские воды. В феврале солёность поверхностных вод самая высокая во всех районах моря. Воды с солёностью менее 17‰ занимают менее 5% территории Чёрного моря. В мае солёность поверхностных вод под влиянием речного весеннего паводка в юго-восточной части моря уменьшена до 15.5‰, в северо-западной части – до 10‰ и даже меньше [Блатов и др., 1984]. Постепенное расширение зоны с низкой солёностью наблюдается в Чёрном море в августе и связано с диффузией воды от таяния горных ледников Кавказских гор в течение лета. В ноябре поверхностная солёность Чёрного моря приближается к зиме. Поле солёности поверхностных вод Чёрного моря отличается от температурного поля тем, что в течение года оно имеет более стабильное распределение.

Варненский и Бургасские заливы имеют термохалинные характеристики воды близ-

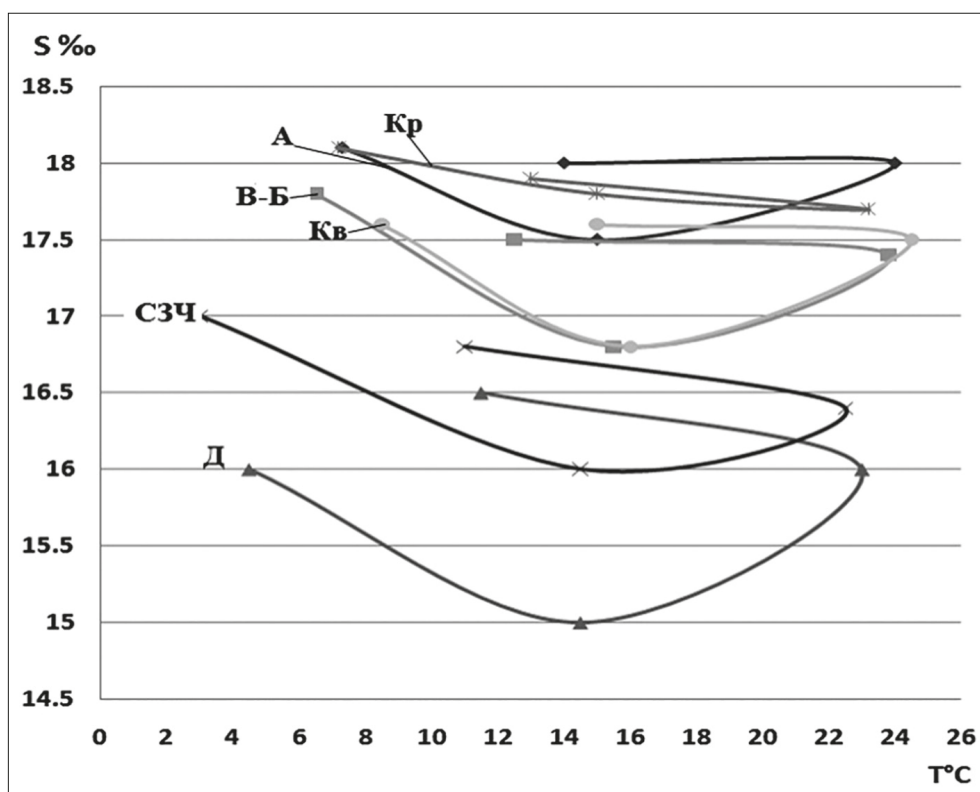


Рис. 5. Межсезонная изменчивость термохалинных характеристик поверхностных вод в районах Черноморского шельфа по данным сезонных карт распределения температуры и солёности [Иванов, Белокопытов, 2011], обозначение районов, как на рисунке 1.

кие по значениям с Кавказским районом в течение всех сезонов года (рис. 5), хотя они находятся и на значительном расстоянии друг от друга (около 800 км). Вероятно, сходство в экологических (термохалинных) условиях обусловило большую степень сходства составов чужеродных видов зообентоса в этих районах.

Следует отметить, что наблюдаются участки моря с относительно высокими градиентами температуры и солёности. Пространственные градиенты температуры и солёности формируют гидрологические фронты водных масс, которые являются своеобразными барьерами и могут ограничивать естественный обмен чужеродными видами между районами шельфа. На северо-западном шельфе и в восточной части моря проявляются две основные температурные фронтальные зоны [Артамонов и др., 2012]. Эти фронтальные зоны достигают наивысшей интенсивности в начале зимы. Фронтальные зоны солёности отчётливо проявляются в поверхностном слое вдоль западного и восточного побережья

Чёрного моря. Они достигают наибольшей интенсивности весной, как результат половодья рек [Блатов и др., 1984; Блатов, Иванов, 1992; Артамонов и др., 2012].

Экологические барьеры, образованные гидрологическими фронтальными зонами, создают препятствия для обмена чужеродными видами между районами прибрежного шельфа. Тем не менее, чужеродные виды все же могут преодолевать их, «путешествуя» в обрастании корпусов или в балластных водах кораблей. Данный вектор инвазии является основным для зообентосных организмов [Gomoiu, 2001; Alexandrov, Berlinsky, 2005; Alexandrov et al., 2007; Александров, 2015]. Однако, не все виды-вселенцы смогут выжить, если экологические условия выходят за пределы их толерантности.

Таким образом, с одной стороны, география маршрутов морского транспорта, заходящего в порты Чёрного моря, определяет особенности состава видов-вселенцев для районов моря. С другой стороны, специфика экологических условий в районах определяет

отличительные особенности местной среды обитания, в которой адаптируются и выживают только определённые чужеродные виды.

Заключение

В соответствии с сезонной и межгодовой изменчивостью термохалинных характеристик вод черноморского шельфа выделено шесть районов: Варненский – Бургасский, Дунайский, Северо-западный, Крымский, Кавказский и Анатолийский.

Чужеродные виды зообентоса (65 видов), в зависимости от распространения в Чёрном море, объединены в три группы: 1) расселились на всех участках черноморского шельфа, 2) обнаружены в некоторых районах и 3) найдены только в одном из 6 районов моря.

Пять следующих чужеродных видов зообентоса (первая группа) были обнаружены на всём черноморском шельфе: *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854) и *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), а также моллюски: *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и *Teredo navalis* (Linne, 1758).

Во вторую группу чужеродных видов были включены 35 видов, расселившихся в двух-трех,-соседствующих районах моря.

25 чужеродных видов (третья группа) были обнаружены только в одном из шести районов Чёрного моря. Эти виды не сформировали популяции, а были найдены только их единичные экземпляры. Половина чужеродных видов третьей группы (48%) попали в Чёрное море после 2000 г. Это указывает на интенсификацию распространения чужеродных видов зообентоса Чёрного моря в период климатических изменений.

Зообентос исследованных районов шельфа имеет различия не только в численности, но и в составе чужеродных видов. Результаты статистического анализа показали отсутствие корреляций между шестью районами черноморского шельфа. Наибольшее сходство по составу чужеродных видов зообентоса обнаружено в Дунайском районе с соседними заливами Варненский и Бургасский, Видовой состав чужеродных видов на шельфе побережья Кавказа имел большее сходство с Варнен-

ским – Бургасским и Дунайским районами, чем с соседними Крымским и Анатолийским. В течение года термохалинные характеристики Варненского и Бургасского заливов близки к Кавказскому району, хотя они значительно удалены друг от друга (около 800 км). Вероятно, подобие экологических, в том числе и термохалинных, условий обусловило сходство составов чужеродных видов зообентоса в этих районах.

Пространственные градиенты температуры и солёности формируют фронтальные зоны, которые могут быть барьерами и ограничивать естественный обмен чужеродными видами между районами шельфа.

Благодарности

Выражаю благодарность глубокоуважаемому рецензенту за внимание к работе и предложение по расширению информационных материалов, которые позволили улучшить содержание рукописи.

Благодарю Орхана Имбрама – сотрудника Национального института дельты Дуная (Orhan Ibram, Danube Delta National Institute, Tulcea, Romania) за предоставленную информацию о находке моллюска *R. philippinarum*.

Финансирование работы

Работа не имела финансовой поддержки.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Александров Б.Г. Закономерности вселения новых видов в Чёрное море и некоторые подходы к их изучению // Научные записки Тернопольского национального педагогического университета им. Владимира Гнатюка. Серия Биология. 2015. Т. 64. № 3–4. С. 29–32.
- Алемов С.В., Тихонова Е.А. Показатели загрязнения донных осадков и характеристика малакофауны Керченского пролива (2009 г.) // Научные записки Тернопольского национального педагогического уни-

- верситета им. Владимира Гнатюка. Серия Биология. 2012. Т. 51. № 2. С. 13–17.
- Анненкова Н.П. Полихеты из реликтового озера Палеостом (Зап. Кавказ) и рек, связанных с ним // Доклады АН СССР. 1929. № 6. С. 138–140.
- Артамонов Ю.В., Белокопытов В.Н., Скрипалёва Е.А. Особенности изменчивости гидрологических и биооптических характеристик на поверхности Чёрного моря по данным спутниковых и контактных измерений // Устойчивость и эволюция океанологических характеристик экосистемы Чёрного моря. Севастополь: НПЦ Экокси-Гидрофизика, 2012. С. 88–115.
- Архангельский А.Д., Баталина М.А. К познанию истории развития Чёрного моря // Известия Академии наук СССР. VII серия. Отделение физико-математических наук. 1929. № 8. С. 691–706.
- Бешевли Л.Е., Колягин В.А. О находке моллюска *Mya arenaria* L. (Bivalvia) в северо-западной части Чёрного моря // Вестник зоологии. 1967. № 3. С. 82–84.
- Блатов А.С., Булгаков Н.П., Иванов В.А. Изменчивость гидрофизических полей Чёрного моря. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 239 с.
- Блатов А.С., Иванов В.А. Гидрология и гидродинамика шельфовой зоны Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1992. 242 с.
- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В., Лебедевская М.В. Новый для Чёрного моря вид полихет *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) из прибрежных вод Крыма // Морской экологический журнал. 2011. Т. 10. № 2. С. 34–38.
- Болтачева Н.А., Лисицкая Е.В., Подзорова Д.В. Распространение полихет-вселенцев в биотопах северной части Чёрного моря // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 4. С. 15–33.
- Брайко В.Д. К биологии черноморского древоточца *Teredo navalis* L. // Труды Севастопольской биологической станции. 1958, Т. 10. С. 76–82.
- Булатов Г.А. Отношение личинок черноморского *Teredo navalis* L. к температурам воды // Доклады АН СССР. 1941. Т. 32. № 4. С. 291–292.
- Булгурков К. *Callinectes sapidus* Rathbun (Crustacea, Decapoda) в Чёрном море // Известия Научного института рыбного хозяйства и океанографии (НИРХО). Варна. 1968. Т. 9. С. 97–99.
- Бучинский П. Краткий очерк фауны лиманов Новороссийского края // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. 1885. Т. 10, вып. 1. С. 11–23.
- Виноградов А.К., Богатова Ю.И., Синегуб И.А. Экосистемы акваторий морских портов Черноморско-Азовского бассейна. Одесса: Астропринт, 2012. 528 с.
- Вълканов А. Бележки върху нашите бракични води // Годишник на Софийски Унив. ФМФ. 1935. Т. 32(3). С. 209–341.
- 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.
- Гребельный С.Д., Ковтун О.А. Новая для фауны Чёрного моря актиния *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) (Anthozoa: Sagartiidae), способная к клональному размножению // Биология моря. 2013. Т. 39. № 1. С. 17–23.
- Гринцов В.А., Мурина В.В. Некоторые вопросы экологии полихет – обитателей искусственного рифа прибрежного района Севастополя // Экология моря. 2002. № 61. С. 45–48.
- Гришичишева Н.П., Шадрин Н.В. Гидроиды как эпибионты мидии и цистозеры // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. Севастополь: Аквита, 1999. С. 229–237.
- Драпкин Е.И. Новый моллюск в Чёрном море // Природа. 1953. № 9. С. 92–95.
- Драпкин Е.И. Нахождение элементов тихоокеанской фауны в Чёрном море. // Труды проблемных и тематических совещаний / Зоологический институт АН СССР. 1956. Вып. 6. С. 151–154.
- Евченко О.В., Заремба Н.Б., Ребик С.Т. О находке личинок креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Decapoda, Palaemonidae) в Керченском проливе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 27–35.
- Загорский Н., Рубинштейн Д. Материалы к системе биоценозов Одесского залива // Записки императорского общества сельского хозяйства Южной России. 1916. Т. 86 (1). С. 203–241.
- Зайцев Ю.П. Это удивительное море. Одесса: Маяк, 1978. 159 с.
- Зайцев Ю.П. Морские гидробиологические исследования Национальной Академии наук Украины в 90-е годы XX столетия. Шельф и приморские водоёмы Чёрного моря // Гидробиологический журнал. Т. 34. Вып. 6. 1998. С. 3–21.
- Зайцев Ю.П. Некоторые особенности диверситологии Понто-Азова (Обзор) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2011. Вып. 25. С. 274–285.
- Зайцев Ю.П., Александров Б.Г., Берлинский Н.А. и др. Базовые биологические исследования Одесского морского порта (август – декабрь 2001 года): итоговый отчет. Серия монографий Одесского демонстрационного центра программы Глобалласт. Одесса, 2004. Вып. 7. 171 с.
- Замбриборщ Ф.С., Гринбарт С.Б., Джуртубаев М.М. Сравнительные исследования донных биоценозов приустьевых и смежных с ними акваторий северо-западной части Чёрного моря // Биологическая продуктивность и пути её рационального использования. Мат-лы Всесоюзного симпозиума по изученности Чёрного и Средиземного морей, использования и охране их ресурсов (Севастополь, окт. 1973 г.). Киев: Наукова думка, 1973. Ч. 3: С. 40–46.
- Зевина Г.Б. Обрастания в морях СССР. М.: Изд-во МГУ, 1972. 265 с.
- Зенкевич Л.А. Исторический очерк и методика биологических к биолого-статистических исследований // Материалы к изучению древоточцев в морях СССР. Труды ЦНИИ водного транспорта. 1934. Т. 87. Вып. 1. С. 3–32.

- Зернов С.А. Къ вопросу объ изученіи жизни Чёрнаго моря // Записки императорской академии наукъ. Санкт-Петербург. 1913. Т. 32, вып. 1. 299 с.
- Золотарёв П.Н., Рубинштейн И.Г., Ларченко Н.А., Повчун А.С. Состояние бентоса Каркинитского залива Чёрного моря в 80-е годы. Депон. рук. в ВИНТИ, N 5447. Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 1990. 34 с.
- Золотарёв П.Н., Терентьев А.С. Изменения в сообществах макробентоса Гудаутской устричной банки // Океанология. 2012. Т. 52. № 2. С. 251–257
- Иванов Д.А. Вселение моллюска *Mya arenaria* L. в Керченский пролив, её распределение, численность и размерный состав // Экологические проблемы Чёрного моря. Одесса: ИНВАЦ, 2008. С. 142–147.
- Иванов Д.А. Распределение вселенца *Mya arenaria* L. в зависимости от факторов внешней среды (Керченский пролив) // Рыбное хозяйство Украины. 2010. № 1. С. 6–11.
- Иванов Д.А. Возрастная структура популяции мии (*Mya arenaria* L.) и её изменчивость в северо-западной части Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: ЭкоСи-Гидрофизика, 2012. Вып. 26(1). С. 407–418.
- Иванов Д.А., Белокопытов В.Н. Океанография Чёрного моря. Севастополь: МГИ НАНУ, 2011. 212 с.
- Иванов Д.А., Синегуб И.А. Трансформация биоценозов Керченского пролива после вселения хищного моллюска *Rapana thomasiana* и двустворчатых *Mya arenaria* и *Cunearca cornea* // Современные проблемы Азово-Черноморского региона. Мат-лы III Международной конференции 10–11 ноября 2007. Керчь: ЮгНИРО, 2008. С. 45–51.
- Киселёва М.И. О нахождении полихеты *Ancistrosyllis tentaculata* Tredwell в Чёрном и Каспийском морях // Зоологический журнал. 1964. Т. 43, вып. 10. С. 1557–1559.
- Киселёва М.И. Зообентос: состав, размерная характеристика и вертикальное распределение // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1979. С. 208–239.
- Киселёва М. И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1981. 166 с.
- Киселёва М.И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1992. С. 84–99.
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2004. 409 с.
- Ковтун О.А. Новый для Чёрного моря вид актинии *Sagartia* sp. (Cnidaria: Anthozoa, Actiniaria, Sagartiidae) из подводных пещер Западного Крыма // Морской экологический журнал, 2008. Т. 7. № 4. С. 60.
- Ковтун О. А. Новый вселенец, актиния из сем. *Sagartiidae* (Cnidaria: Anthozoa, Actiniaria) в Одесском заливе (Чёрное море) // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9. № 1. С. 72.
- Ковтун О.А., Самаян Н.П., Мартынов А.В. Вселенец – актиния *Diadumene lineata* (Anthozoa: Actiniaria: Diadumenidae) в северной части Чёрного моря // Морской экологический журнал. 2012. Т. 11. № 4. С. 27–38.
- Кынева-Абаджиева В., Маринов Т. Распределение на зообентоса пясчната биоценоза пред българския черноморски бряг // Изв. на НИИ за рибно стопанство и океанограф. 1966. Т. 7. С. 69–95.
- Мавродиadi П. Черноморские циррипедии и грегарины, паразитирующие на них // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. 1908. Т. 32. С. 101–128.
- Макаров А.К. О некоторых новых элементах в составе фауны черноморских лиманов в связи с судоходством // Докл. АН СССР. 1939. Т. 23. № 8. С. 25–26.
- Макаров Ю.Н., Костылев Э.Ф. Моллюски в эвтрофированных районах украинского шельфа Чёрного моря (по результатам наблюдений 1997–1998 гг.). Вестник Житомирского гос. университета им. Ивана Франко. 2001. Вып. 10. С. 120–122.
- Маринов Т. Многощетинности червей (*Polychaeta*) // Фауна на България. София: Изд-во Българ. АН, 1977. Т. 6. 258 с.
- Маринов Т.М. Зообентос Болгарского сектора Чёрного моря. София: Изд-во Болгарской академии наук, 1990. 196 с.
- Маркузен И.А. Заметки о фауне Чёрнаго моря // Труды первого съезда русскихъ естествоиспытателей, происходившаго съ 28 декабря 1867 по 4 января 1868 г. Санкт-Петербург, 1867. С. 176–179.
- Марфенин Н.Н. Новый вид *Cordylophora* (Hydrozoa, Clavidae) из Чёрного моря // Зоологический журнал. 1983. Т. 62, вып. 11. С. 1732–1734.
- Миронов С.С., Шадрин Н.В., Гринцов В.А. Новые виды моллюсков в морских и континентальных водах Крыма // Экология моря. 2002. 61. С. 43.
- Мишарев Ю.А. Опыт акклиматизации тихоокеанской креветки в Чёрном море // Рыбное хозяйство. 1962. № 8. С. 20–22.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Под редакцией В.А. Водяницкого. Киев: Наукова думка, 1968. Т. 1. 437 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Общая характеристика фауны Чёрного и Азовского морей // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей / Под ред. В.А. Водяницкого. Киев: Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 316–324.
- Мурина В.В., Селифонова Ж.П., Мельник В.Ф. Находка многощетинкового червя *Streblospio* sp. (Polychaeta: Spionidae) в Новороссийском порту Чёрного моря // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7. № 1. С. 46.
- Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 626 с.
- Никитин В., Галаджиев М. Планктонные личинки тередия и их распространение в Чёрном море. // Труды ЦНИИ водного транспорта. 1934. Т. 87, вып. 1. С. 89–97.
- Орленко А.Н. Гигантская устрица (*Crassostrea gigas* Thunberg) как аллохтонный вид фауны Чёрного моря // Труды ЮГНИРО. 2012. Т. 50. С. 129–133.

- Остроумов А.А. По поводу американского баянуса *Balanus burneus* в Севастопольской бухте // Вестник Естествознания. 1892
- Пузанов И.И. Медитеранизация фауны Чёрного моря и перспективы её усиления // Зоол. журнал. 1967. Т. 46, вып. 9. С. 1287–1297.
- Ревков Н.К. Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря. // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2011. С. 140–162.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Бондарев И.П., Бондаренко Л.В., Тимофеев В.А. Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов. Симферополь: Н. Орианда, 2015. С. 566–588.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Николаенко Т.В., Колесникова Е.А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов Крымского побережья Черного моря // Океанология. 2002. Т. 42. № 4. С. 561–571.
- Рогинская И.С., Гринцов В.А. Голожаберный моллюск *Doridella obscura* Verill – новый вселенец в Чёрное море // Океанология. 1990. Т. 30. С. 855–857.
- Рябчиков П.И., Николаева Г.Г. Оседание личинок сверлильщика дерева и температура воды в Геленджикской бухте Чёрного моря // Тр. ИОАН. 1963. Т. 70. С. 179–185.
- Савчук М.Я. Распространение и некоторые особенности биологии *Mya arenaria*. // Океанология. 1970. Т. 10, вып. 3. С. 521–528.
- Сальский В.А. Акклиматизация тихоокеанских травяных шримсов *Pandalus kessleri* в Хаджибейском лимане Одесской области // Акклиматизация животных в СССР. М.: Пищ. пром-сть, 1963. С. 30–31.
- Симкина Р.Г. К экологии гидроидного полипа *Perigonimus megas* Kinne нового вида в фауне СССР // Труды Института океанологии. 1963. Т. 70. С. 216–224.
- Синегуб И.А. О расширении ареала голожаберного моллюска *Doridella obscura* Verrill в Чёрном море // Гидробиологический журнал. 1994. Т. 30. № 3. С. 107–109.
- Синегуб И.А. Донные сообщества. 1984–2002. Глава 7. Макрозообентос. Раздел 2. // Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. Киев: Наукова думка, 2006. С. 276–285.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 178–249.
- Снигирёв С.М. Современное состояние рапаны жилковатой *Rapana thomasiana thomasiana* Crosse, 1861 в прибрежных водах острова Змеиный (СЗЧМ) // Материалы VII международной конференции. Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона. Керчь, 2012. Т. 1. С. 137–139.
- Солдатов И.Н. Влияние условий различной солёности на двустворчатого моллюска *Teredo navalis* // Труды ИОАН. 1961. Т. 49. С. 162–179.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Стадниченко С.В., Золотарёв В.Н. Популяционная структура морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная в 2007–2008 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2009. Вып. 20. С. 248–261.
- Тимофеев В.А., Симакова У.В., Спиридонов В.А. Первая находка восточной креветки *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 (Crustacea Decapoda Palaemonidae) в территориальных водах России в Черноморско-Азовском бассейне // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 1. С. 110–119.
- Троценко Б.Г., Жугайло С.С., Себах Л.К., Евченко О.В., Заремба Н.Б., Загайный Н.А. Оценка влияния изменчивости гидрологических, гидрохимических и гидробиологических параметров на биопродуктивность Керченского пролива // Основные результаты комплексных исследований в Азово-Черноморском бассейне и Мировом океане. Труды ЮгНИРО. 2012. Т. 50. С. 86–97.
- Турпаева Е.П. К вопросу о взаимоотношениях видов в биоценозах обрастания // Труды ИОАН. 1967. Т. 85. С. 43–47.
- Ульянин В.Н. Материалы для фауны Чёрного моря. Отчет о поездках к берегам Чёрного моря, совершенных по поручению Императорского Общества Любителей Естествознания, Антропологии и Этнографии вьльтние мьсяцы 1868 и 1869 годовъ // Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии при Московском университете. 1872. Т. 9. С. 5–113.
- Финогенова Н.Л. Популяционные характеристики поселений *Anadara inaequivalvis* (Bivalvia, Arcidae) Одесского региона Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2011. Вып. 25. Т. 1. С. 392–399.
- Хворов С.А., Болтачев А.Р., Решетников С.И. и др. Первая находка зелёной тигровой креветки *Penaeus semisulcatus* (Penaeidae, Decapoda) в Чёрном море // Экология моря. 2006. Вып. 72. С. 65–69.
- Цветков Л., Грынчарова Т. Подводни обрастания в лимана на р. Ропотамо. 1. Условия за развитието на обрастателния биоценоз // Гидробиология (София). 1976. Т. 4. С. 3–18.
- Цветков Л.П., Маринов Т.М. Фаунистическое пополнение Чёрного моря и изменения его донных экосистем // Гидробиология (София). 1986. Т. 27. С. 3–21
- Чикина М.В. Макрозообентос рыхлых грунтов Северо-Кавказского побережья Чёрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт

- океанологии имени П.П. Ширшова РАН, 2009. 25 с
- Чикина М.В., Колючкина Г.А., Кучерук Н.В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequivalvis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // Экология моря. 2003. Вып. 64. С. 72–77.
- Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1984. 176 с.
- Шадрин Н.В. Функционирование экосистем и экономика: взаимосвязи на глобальном и локальном уровнях // Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу. Севастополь: Акватита, 1999. С. 10–24.
- Шадрин Н.В., Миронов С.С., Голиков А.Н. Находка в Чёрном море живых особей *Neptunea arthritica* (Bernardi, 1857) (Gastropoda, Buccinidae) // Экология моря. 2002. Т. 62. С. 29.
- Шаловенков Н.Н. Тенденции вселения чужеродных видов зообентоса в Чёрное море // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 1. С. 72–80.
- Шиганова Т.А., Мусаева Э.И., Лукашова Т.А. и др. Увеличение числа находок средиземноморских видов в Чёрном море // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 61–99.
- Шурова Н.М. Появление в Чёрном море атлантической олигохеты *Tubificoides benedii* (Annelida, Oligochaeta) и особенности её распространения на северо-западном шельфе // Вестник зоологии. 2006. Т. 40. №5. С. 453–455.
- Шурова Н.М. Структурно-функциональная организация популяции мидий *Mytilus galloprovincialis* Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 2013. 208 с.
- Шурова Н.М., Золотарёв В.Н. Структура популяций морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: сборник научных трудов. Севастополь: Экокси-Гидрофизика, 2007. Вып. 15. С. 556–566.
- Шурова Н.М., Лосовская Г.В., Золотарёв В.Н. Зооценоз мидий как биотоп для интродуцированных видов. // Экологические проблемы Чёрного моря. Одесса: ОЦНТЕИ, 2002. С. 298–301.
- Abaza V., Voicenco L., Bologa A.S., Dumitrache C., Moldoveanu M., Sburlea A., Staicu I., Timofte F. Biodiversity structure from the Romanian marine area // Cercetari marine – Recherches marines, INCDM Constanta. 2006. Vol. 36. P. 15–29.
- Abaza V., Dumitrache C., Dumitrescu E. Structure and distribution of the main mollusks from the Romanian marine areas designated for their growth and exploitation // Recherches Marines – Cercetări Marine. 2010. Vol. 39. P. 137–152.
- Albayrak S. On the Mollusca fauna of the Black Sea near Istanbul // Zoology in the Middle East. 2003. Vol. 30. P. 69–75.
- Alexandrov B. (Ed.) Black Sea non-indigenous species. Black Sea Commission Publication, 1–40. 2017 // (<https://www.cbd.int/doc/meetings/mar/obsaws-2017-01/other/obsaws-2017-01-bsc-submission-03-en.pdf>). Проверено 25.11.2019.
- Alexandrov B., Berlinsky N. Introduced species in the Black Sea: the role of ballast water at Odessa Port, Ukraine. // NEAR Curriculum in Natural Environmental Science, Terre et Environnement. 2005. Vol. 50. P. 141–154.
- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Liashenko A., Son M., Tsarenko P. et al. Trends of aquatic alien species invasion in Ukraine. Aquatic Invasions // The European Journal of Applied Research on Biological Invasions in Aquatic Ecosystems. 2007. Vol. 2. Is. 3. P. 215–242.
- Alexandrov B., Zaitsev Yu. Chronicle of exotic species introduction into the Black Sea. // Proceedings of the International Symposium. The Black Sea ecological problems. Odessa, Ukraine, SCSEIO. 2000. P. 14–19.
- AquaNIS – The Information system on aquatic non-indigenous and cryptogenic species // (<http://www.corpi.ku.lt/databases/index.php/aquanis/>). Проверено 25.11.2019.
- Băcescu M., Gomoiu M.T., Bodeanu N., Petran A., Muller G.I., Stanescu S. Recherches ecologiques sur les fonds sablonneux de la Mer Noire (cote roumaine) // Travaux du Muséum National d’Histoire Naturelle “Grigore Antipa”. 1965. Vol. 5. P. 33–81.
- Băcescu M., Müller G.I., Gomoiu M.-T. Cercetari de ecologie bentala in Marea Neagra – analiz cantitativa, calitativa si comparata a faunei bentale Pontice // Ecologie marină. Bucuresti: Editura Academiei Republicii Socialiste Romania. 1971. Vol. 4. 357 p.
- Bologa A.S., Sava D. Present state and evolution trends of biodiversity in the Black Sea: decline and restoration // J. Black Sea/Mediterranean Environ. 2012. Vol. 18. P. 144–154
- Chikina M., Kucheruk N. Long-term changes in the structure of benthic communities in the northeastern part of the Black Sea. Influence of alien species. // Oceanology. 2005. Vol. 45. Is. 1. P. 176–182.
- Çinar M.E., Bilecenoglu M., Öztürk B., Katağan T. & Aysel V. Alien species on the coasts of Turkey // Mediterranean Marine Science. 2005. Vol. 6. Is. 2. P. 119–146.
- Çinar M.E., Bilecenoglu M., Öztürk B., Katağan T., Yokeş M.B., Aysel V., Dağlı E., Açık S., Özcan T. & Erdoğan H. An updated review of alien species on the coasts of Turkey // Mediterranean Marine Science. 2011. Vol. 12. Is. 2. P. 257–315.
- Dagli E., Çinar M.E. Species of the subgenus *Minuspio* (Polychaeta: Spionidae: Prionospio) from the southern coast of Turkey (Levantine Sea, eastern Mediterranean), with the description of two new species // Zootaxa. 2011. Vol. 3043. P. 35–53.
- Dumitrescu E. Nouvelle contribution à l’étude des Polychètes de la Mer Noire. Travaux du Muséum d’Histoire Naturelle, Grigore Antipa. 1962. Vol. 3. P. 61–68.
- Düzgüneş E. Ecological Characteristics of *Anadara cornea* in the Eastern Black Sea. // Medcoast 95. International Conference, October 24–27, Tarragona, Spain. 1995. Vol. 1. P. 75–85.
- Gomoiu M.-T. Problems of Ecological Reconstruction in Coastal Marine Zones at the Romanian Littoral // Ecologie și protecția ecosistemelor. Conscanfa. 1986. Vol. 5. P. 68–72.
- Gomoiu M. Impacts of naval transport development on marine ecosystems and invasive species problems //

- Journal of Environmental Protection and Ecology. 2001. Vol. 2. Is. 2. P. 475–481.
- Gomoiu M.-T. Non-indigenous species in the Romanian Black Sea littoral zone: *Mya arenaria*, *Rapana venosa* and others. // *Terre et Environnement*. 2005. Vol. 50. P. 155–176.
- Gomoiu M.-T., Alexandrov B., Shadrin N., Zaitsev Y. The Black Sea – a recipient, donor and transit area for alien species. // *Invasive Aquatic Species of Europe, Distribution, Impacts and Management*. Dordrecht, Netherlands: Springer. 2002. P. 341–350.
- Gomoiu M.-T., Skolka M., Changements récents dans la biodiversité de la Mer Noire dus aux immigrants // *Geo-Eco-Marina*. 1996. Vol. 1. P. 49–66.
- Gomoiu M.-T., Skolka M. A new gastropod opisthobranch at the Romanian Black Sea Coast. National Institute of Marine Geology and Geo-ecology of Romania Proc. Intern. Workshop on "Fluvial-Marine Interactions" in Mafnas, Romania, Oct. 1–7, 1996 // *Geo-Eco-Marina*. 1997. Vol. 2. P. 201–204.
- Gomoiu M., Skolka M. *Invasive Species in the Black Sea*. Constanta: Ovidius University Press Publishers, 2005. 150 p.
- Grossu A.V. *Mollusca Bivalvia // Fauna României*. Bucuresti: Editura Academiei Republicii Socialiste Romania, 1962. Vol. 3 (2). 426 p.
- Karhan S.Ü., Kalkan E., Yokeş M.B. First record of the Atlantic starfish, *Asterias rubens* (Echinodermata: Asteroidea) from the Black Sea // *JMBA Marine Biodiversity Records*. 2008. Vol. 1 (63) // (<https://doi.org/10.1017/S175526720700663X>). Проверено 25.11.2019.
- Kocataş A. On the Occurrence of *Sirpus zariquieyi* Gordon (Decapoda Brachyura) in the Black Sea and Sea of Marmara // *Crustaceana*. 1982. Vol. 43. No. 2. P. 177–180.
- Kurt Sahin G., Çinar M.E. A check-list of polychaeta species (Annelida: Polychaeta) from the Black Sea // *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment*. 2012. Vol. 18. Is. 1. P. 10–48.
- Kvach Y. First report of *Saduria (Mesidotea) entomon* (Linnaeus, 1758) (Isopoda: Chaetiliidae) in the Black Sea // *Aquatic Invasions*. 2009. Vol. 4(2). P. 393–395.
- Marinov T. Beitrag zur Kenntnis unserer Schwarzmeer Polychaeten fauna // *Proc. Mar. Biol. Station. Varna*, 1957. Vol. 19. P. 105–119.
- Martynov A.V., Korshunova T.A., Grintsov V.A. Opisthobranch mollusks of the Northern Black Sea. I. Short history of studies and the first record of a non-indigenous nudibranch species *Trinchesia perca* (Er. Marcus, 1958) (Nudibranchia: Tergipedidae) // *Ruthenica*. 2007. Vol. 17. P. 43–54.
- Meriç E., Yokeş B., Avşar N., Dinçer F. Indo-Pasifik kökenli Göçmen Foraminiferler Karadeniz'e Ulaçyorlar mı. // 45. Yil Jeoloji Sempozyumu. 2010. Bildiri Özleri Kitabı, 13–16 Ekim, Trabzon. 2010. P. 149–151.
- Micu D., Micu S. A new type of macrozoobenthic community from the rocky bottoms of the Black Sea // *International Workshop on Black Sea Benthos*. 18–23 April 2004, İstanbul, Turkey. 2004. P. 75–88.
- Micu D., Niță V. Record of the Asian prawn *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 from the Black Sea // *Aquatic invasion*. 2009. Vol. 4. P. 597–604.
- Micu D., Niță V., Todorova V. First record of the Japanese shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae) from the Black Sea // *Aquatic invasions*. 2010a. Vol. 5. Is. 2. P. 4.
- Micu D., Niță V., Todorova V. First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) from the Black Sea // *Marine Biodiversity Records*. 2010b. Vol. 3. P. 1–6.
- Newell C.R., Hidu H. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (North Atlantic) – softshell clam // *U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep.* 1986. Vol. 82(11.53). U.S. Army Corps of Engineers. 17 p.
- Paspalev G. Hydrobiologische Untersuchungen fiber den Golf von Varna // *Arb. Biol. Meeresst. in Varna*. 1933. Vol. 2. P. 29–32.
- Pitis I., Lăcătuşu V. Pollution biologique de l'eau du port de Constanta (Mer Noire) avec *Mercierella enigmatica*. // *Rapp. Comm. int. Mer Medit.* 1971. Vol. 20(3). P. 287–288.
- Raykov V.S., Lepage M., Pérez-Domínguez R. First record of oriental shrimp, *Palaemon macrodactylus* Rathbun, 1902 in Varna Lake, Bulgaria // *Aquatic Invasions*. 2010. Vol. 5. P. 91–95.
- Rullier F. Les annélides polychètes du Bosphore, de la Mer de Marmara et de la Mer Noire, en relation avec celles de la Méditerranée // *Rapports et Procès-verbaux des réunions de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*. 1963. Vol. 17. Is. 2. P. 161–260.
- Şahin C., Düzgüneş E., Mutlu C., Aydin M., Emiral H. Determination of the Growth Parameters of the *Anadara cornea* R. 1844 Population by the Bhattacharya Method in the Eastern Black Sea // *Turkish Journal of Zoology*. 1999. Vol. 23 (1). P. 99–106.
- Sahin C., Düzgüneş E., Okumuş İ. Seasonal variations in condition index and gonadal development of the introduced blood cockle *Anadara inaequalvis* (Bruguiere, 1789) in the southeastern Black Sea coast // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2006. Vol. 6 (2). P. 155–163.
- Sahin C., Emiral H., Okumus I., Mutlu Gozler A. The Benthic Exotic Species of the Black Sea: Blood Cockle (*Anadara inaequalvis*, Bruguiere, 1789: Bivalve) and Rapa Whelk (*Rapana thomasi*, Crosse, 1861: Mollusc). // *Journal of Animal and Veterinary Advances*. 2009. Vol. 8. Is. 2. P. 240–245.
- Shalovenkov N. Non-native zoobenthic species at the Crimean Black Sea Coast // *Mediterranean Marine Science*. 2017. Vol. 18. Is. 2. P. 260–270.
- Shalovenkov N. Alien species invasion: case study of the Black Sea. Chapter 31 // *In book: Coast and estuaries. The Future*. Editors E. Wolanski, J. Day, M. Elliott, R. Ramesh. Publisher: Elsevier, 2019. P. 547–568.
- Shick M., Lamb A.L. Asexual Reproduction and Genetic Population Structure in the Colonizing Sea Anemone *Haliplanella luciae* // *Biology Bulletin*. 1977. 53. P. 604–617.
- Shiganova T., Öztürk B. Trend on increasing Mediterranean species arrival into the Black Sea // *Climate forcing*

- and its impacts on the Black Sea Marine Biota. No 39 in CIESM Workshop Monographs. Monaco: CIESM, 2010. P. 75–91.
- Skolka M., Gomoiu M.-T. Invasive species in Black Sea. Ecological impact of invasive species in aquatic ecosystems. Constanta: Ovidius University Press, 2004. 180 p.
- Son M.O. Rapid expansion of the New Zealand mud snail *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) in the Azov-Black Sea Region // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3(3). P. 335–340.
- Strasser M. *Mya arenaria* – an ancient invader of the North Sea coast // Helgoländer Meeresuntersuchungen. 1999. Vol. 52. P. 309–324.
- Surugiu V., Zamfirescu St. Quantitative Analysis of Macrozoobenthic Communities of Mangalia Bay // Studii si Cercetari Stiintifice. Seria Biologie. 2004. Vol. 9. P. 48–53.
- Surugiu V. Inventory of inshore polychaetes from the Romanian coast (Black Sea) // Mediterranean Marine Science. 2005. Vol. 6(1). P. 51–73.
- Syomin V., Sikorski A., Bastrop R., Köhler N., Stradomsky B., Fomina E., Matishov D. The invasion of the genus *Marenzelleria* (Polychaeta: Spionidae) into the Don River mouth and the Taganrog Bay: morphological and genetic study // J. Marine Biol. Assoc. U. Kingd. 2017. Vol. 97(5). P. 975–984.
- Teacă A., Begun T., Gomoiu M.-T. Recent data on benthic populations from hard bottom mussel community in the Romanian Black Sea coastal zone // Geo-eco-marina. 2006. Vol. 12. P. 43–51.
- Therriault T.W., Docker M.F., Orlova M.I., Heath D.D., MacIsaac H.J. Molecular resolution of the family Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) with emphasis on Ponto-Caspian species, including first report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 30. P. 479–489.
- Todorova V., Konsulova T. Ecological state assessment of zoobenthic communities on the Northwestern Black Sea shelf – the performance of multivariate and univariate approaches // Proceedings of the 1st Biannual Scientific Conference: Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond, Biodiversity, Ecophysiology. 2008. Vol. 1. P. 726–742.
- Todorova V., Panayotova M. Alien aquatic fauna from the Bulgarian Black Sea and coastal lakes – an inventory of introductions and impacts // NEOBIOTA. From Ecology to Conservation. 4th European Conference on Biological Invasions. Vienna (Austria), 27–29 September. 2006. P. 251–252.
- Van der Gaag M., Van der Velde G., Wijnhoven S., Rajagopal S. Temperature dependent larval occurrence and spat settlement of the invasive brackish water bivalve *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Dreissenidae). // Journal of Sea Research. 2014. Vol. 87. P. 30–34.
- WoRMS – The World Register of Marine Species // (<http://www.marinespecies.org>.) Проверено 25.11.2019.
- Zaitsev Y.P., Öztürk B. Exotic species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas. Istanbul: Published by Turkish Marine Research Foundation. 2001. 267p.
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Van der Velde G., Leuven R.S.E.W., Son M.O., Gurtovaya T.Yu., Zhulidov D.A., Nalepa T.F., Santiago-Fandino V.J.R., Chuikov Yu.S. Status of the invasive brackish water bivalve *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Dreissenidae) in the Ponto-Caspian region // BioInvasions Records. 2018. Vol. 7. No. 2. P. 111–120.
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Son M.O., Morhun H., Van der Velde G., Leuven Rob S.E.W., Santiago-Fandino V.J.R., Nalepa T.F. Additional records of the bivalves *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Dreissenidae) and *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842) (Mytilidae) in the Ponto-Caspian region // Bioinvasions Records. 2021. Vol. 10. Is. 1. P. 119–135.
- Zolotarev V. The Black Sea ecosystem changes related to the introduction of new mollusk species // Marine ecology. 1996. 17. P. 227–236.

DISTRIBUTION OF ALIEN ZOOBENTHIC SPECIES ON THE SHELF OF THE BLACK SEA

© 2021 Shalovenkov N.N.

The Centre for Ecological Studies, Sevastopol 299001; Russia;
e-mail: shaloven@rambler.ru

The number of alien species in the zoobenthos of the Black Sea increased up to 65 species. Depending on the scale of their distribution in the Black Sea, non-native zoobenthos species are combined into three groups: 1) 5 species have spread in the entire sea, 2) 35 species were found in several areas, and 3) 25 species were found only in one of the areas of the sea. Six areas of the Black Sea shelf have been identified (Varna – Burgas, Danube, Northwestern, Crimean, Caucasian and Anatolian) in accordance with the seasonal and annual values of the thermohaline characteristics.

The zoobenthos differed not only in quantity, but also in the composition of non-native species between the six areas of the shelf. The results of multivariate statistical analysis revealed a low level of similarity between these areas of the Black Sea shelf. The greatest similarity in the composition of alien species of zoobenthos was observed for the Danube region with the Varna and Burgas bays, which border each other. The species composition of the alien species of the Caucasian shelf was more similar to the Varna – Burgas and Danube areas than to the neighboring Crimean and Anatolian areas. Spatial gradients of temperature and salinity form hydrological fronts of water masses, which are a kind of ecological barriers and can limit the natural exchange of alien species between shelf areas.

Key words: zoobenthos, alien species, thermohaline characteristics, ecological barriers, frontal zones, Black Sea.