

Современное состояние и многолетние изменения таксоцена морских полихет Карадагского заповедника (Республика Крым, Российская Федерация)

Вера Георгиевна Копий

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН,

Севастополь, 299011, Российская Федерация

E-mail: verakopiy@gmail.com

Получена 30 января 2024 г.; принята к публикации 1 марта 2024 г.

Аннотация. В 2021–2022 гг. изучена таксономическая и трофическая структура и количественное развитие полихет в прибрежных водах Карадагского заповедника. Обнаружено 40 видов, относящихся к 30 родам и 15 семействам, в то время как за весь период с 1938 по 2022 гг. в этом районе отмечено 75 видов. По спектру питания максимально представлены полифаги, минимально – фитофаги. Средняя численность полихет 2021–2022 гг. составила 100 ± 53 экз./м², средняя биомасса – 3.55 ± 0.023 г/м²; основной вклад в общую численность и биомассу внёс вид *S. papillocercus* – 98 и 99%, соответственно. Рассмотрено изменение видового состава, численности и биомассы морских полихет Карадагского заповедника, обитавших на твёрдых грунтах в период 1984–2022 гг. и на мягких грунтах в период 1938–2021 гг. На мягких грунтах с 1984 до 2021 гг. отмечено 29 видов полихет, а в период 2021–2022 гг. только два вида – *Namanereis littoralis* и *Saccocirrus papillocercus*. В обрастаниях скал, напротив, наибольшее число видов (38) обнаружено в 2021–2022 гг., а наименьшее (14) – в 1938–1940 гг. (всего за период 1938–2022 гг. обнаружено 65 видов). За период с 1938 по 2022 гг. в прибрежных биотопах мягких и твёрдых грунтов морской акватории Карадагского природного заповедника произошла трансформация фауны полихет и её трофической структуры. Снижение численности и разнообразия многощетинковых червей на мягких грунтах, и особенно уменьшение доли фитофитов, предположительно, связано с уменьшением биомассы водорослей-макрофитов. Полученные результаты, дополненные сведениями о структуре фитоценозов и особенностях донного субстрата, могут быть использованы в целях экологического мониторинга заповедных акваторий Чёрного моря.

Ключевые слова: Polychaeta, таксоцен, численность, биомасса, Карадаг, мягкие и твёрдые донные субстраты.

Current state and long-term changes in the taxocene of marine polychaetes of the Karadag Nature Reserve (Republic of Crimea, Russian Federation)

Vera G. Kopyi

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS,

Sevastopol, 299011, Russian Federation

E-mail: verakopiy@gmail.com

Received January 30, 2024; accepted March 1, 2024

Abstract. Taxonomic and trophic structure and quantitative development of polychaetes are examined in the marine coastal areas of the Karadag Nature Reserve in 2021–2022. 40 species belonging to 30 genera and 15 families are discovered. From 1938 to 2022, 75 species have been recorded in this area. According to the nutritional spectrum, polyphages are the most represented, phytophages are the least represented. The average number of polychaetes in 2021–2022 is 100 ± 53 ind./m², the average biomass is 3.55 ± 0.023 g/m²; *S. papillocercus* prevails in the total abundance and biomass, 98 and 99%, respectively. The change in the species composition, abundance and biomass of marine polychaetes of the Karadag Nature Reserve, inhabiting hard bottom substrates (1984–2022) and soft soils (1938–2021), is considered. From 1984 to 2021, 29 species of polychaetes have been recorded on soft substrates, and only two species in 2021–2022: *Namanereis littoralis* and *Saccocirrus papillocercus*. In underwater rock assemblages, on the contrary, the largest number of species (38) has been found in 2021–2022, and the smallest (14) in 1938–1940 (a total of 65 species found during 1938–2022). A transformation of the species composition and trophic structure of polychaetes occurred in the coastal biotopes of soft and hard bottom substrates in the marine area of the Karadag Nature Reserve from 1938

to 2022, with a decrease in the number of phytophages, as well as a decrease in quantitative characteristics. Presumably, the decrease in the number and diversity of polychaete worms on soft substrates is associated with a decrease in the macrophyte algae biomass. The results obtained, supplemented by data on the structure of phytocenoses and characteristic of bottom substrates, can be used in environmental monitoring of protected water areas of the Black Sea.

Key words: Polychaeta, taxocene, abundance, biomass, Karadag, soft and hard bottom substrates.

Введение

Карадагский государственный природный заповедник был создан постановлением Совета Министров Украинской ССР от 9 августа 1979 г. № 386 и затем в соответствии с постановлением Правительства Российской Федерации от 13 сентября 2018 г. № 1091 (Собрание законодательства Российской Федерации, 2018, № 39, статья 5966) отнесен к ведению Министерства науки и высшего образования Российской Федерации. Карадагский заповедник является одним из центров сохранения биологического разнообразия флоры и фауны морских сообществ. Он расположен в восточной части Крымского полуострова, между посёлками Коктебель и Курортное. Берег изрезан бухтами и мысами со множеством скал и гротов (рис. 1). Пляжи занимают менее 30% длины береговой линии и в основном расположены в вершинах бухт; заповедная морская зона включает 809.1 км² акватории Чёрного моря; длина береговой линии горного массива Карадаг в пределах заповедника составляет около 8 км (Лисицкая, Мурина 2012; Мильчакова и др. 2015; Мальцев и др. 2018; Копий 2019; Рябушко и др. 2019).

Прибрежная зона Карадагского заповедника относится к числу флористически богатых акваторий. В настоящее время здесь известно 178 видов и внутривидовых таксонов макроводорослей и 526 видов морских микроводорослей. Среди водорослей, растущих на скалах, наиболее обычны виды родов *Cystoseira* C. Agardh, 1820,



Рис. 1. Скала Иван Разбойник на морском побережье Карадагского заповедника.

Fig. 1. Ivan Razboynik rock, seashore of the Karadag Nature Reserve.

Enteromorpha Link, 1820, *Phyllophora* Greville, 1830, *Corallina* Linnaeus, 1758 и *Padina* Adanson, 1763 (Синегуб 2004; Белич и др. 2019).

Макрозообентос, в том числе полихеты, занимает важное место в морских экосистемах. Он является не только кормовой базой для беспозвоночных и промысловых рыб, но и биоиндикатором для оценки экологического состояния водоёмов. На территории заповедника уже более 100 лет проводятся исследования сообществ макробентоса различных биотопов (Гринцов и др. 2005; Киселева и др. 2009; Копий, Бондаренко 2009; Мазлумян и др. 2009; Киселёва и др. 2010; Колова и др. 2011; Болтачева и др. 2015; Костенко 2015; Гринцов, Лисицкая 2016; Копий 2017; Биология ... 2018; Гринцов 2018; Копий 2018, 2019). Из основных биотопов супралитораль и верхний горизонт литорали исследованы в наименьшей степени. Несмотря на то, что краевые сообщества суши и моря в первую очередь попадают под влияние негативных факторов, ранее они не привлекали внимание исследователей. Предполагалось, что в зоне заплеска условия жизни для гидробионтов крайне неблагоприятны, и поэтому морские организмы здесь постоянно не обитают. Но в последние десятилетия интерес к исследованию этой зоны возрос (Зайцев 2006; Копий 2018; Копий, Бондаренко 2020). Добавим, что твёрдые грунты оказались наименее исследованы по сравнению с мягкими из-за их меньшей распространённости и трудоёмкости отбора бентосных проб.

Рассмотрение эталонных биотопов, сосредоточенных в заповедниках, необходимы для экологического мониторинга. Поэтому цель данной работы – изучить современное состояние таксоцено полихет, обитающих на мягких и естественных твёрдых субстратах в морской акватории Карадагского заповедника и провести сравнительный анализ многолетних изменений их таксономического состава и количественного развития.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы бентосных съёмок в августе 2021 и 2022 гг. на скалах Кузьмичёв Камень, Иван Разбойник, Золотые Ворота, Лев, Маяк, в бухтах Баракта и Сердоликовая, а также на мягких грунтах в районе Кузьмичёва Камня и пляжа Биостанции (рис. 2).

Всего на исследованных участках собрано 90 проб (в 2021 г. – 26 проб обрастаний и 28 проб на мягких грунтах, в 2022 г. – 36 проб обрастаний). Отбор проб перифитона осуществляли с помощью рамки площадью 0.04 м², обшитой мельничным газом, на мягких грунтах – ручным дночерпателем площадью захвата 0.04 м².

Мягкие грунты отбирали для анализа на глубине 0–0.5 м, пробы перифитона со скал – на глубинах 0, 1, 2, 5 м. Фиксировали материал в 4%-ном нейтрализованном формалине. Затем в лабораторных условиях отобранный материал промывали через сито с диаметром ячеек 0.5 мм. В пробе подсчитывали количество особей каждого вида и определяли сырой вес на торсионных весах 3-го класса с точностью до 0.001 г и максимальным разрешением 250 мг, более мелкие экземпляры – на торсионных весах 3-го класса «AXIS» с точностью до 0.0005 г и максимальным разрешением 50 мг. Перед взвешиванием полихет вынимали из трубок и обсушивали на фильтровальной бумаге.

При описании количественного развития полихет использовали показатели численности (N, экз./м²), биомассы (B, г/м²) и индекса функционального обилия (ИФО), рассчитанного по формуле:

$$\text{ИФО} = N^{0.25} \times B^{0.75}$$

N – численность вида, B – биомасса вида (Сёмкин, Горшков 2010).

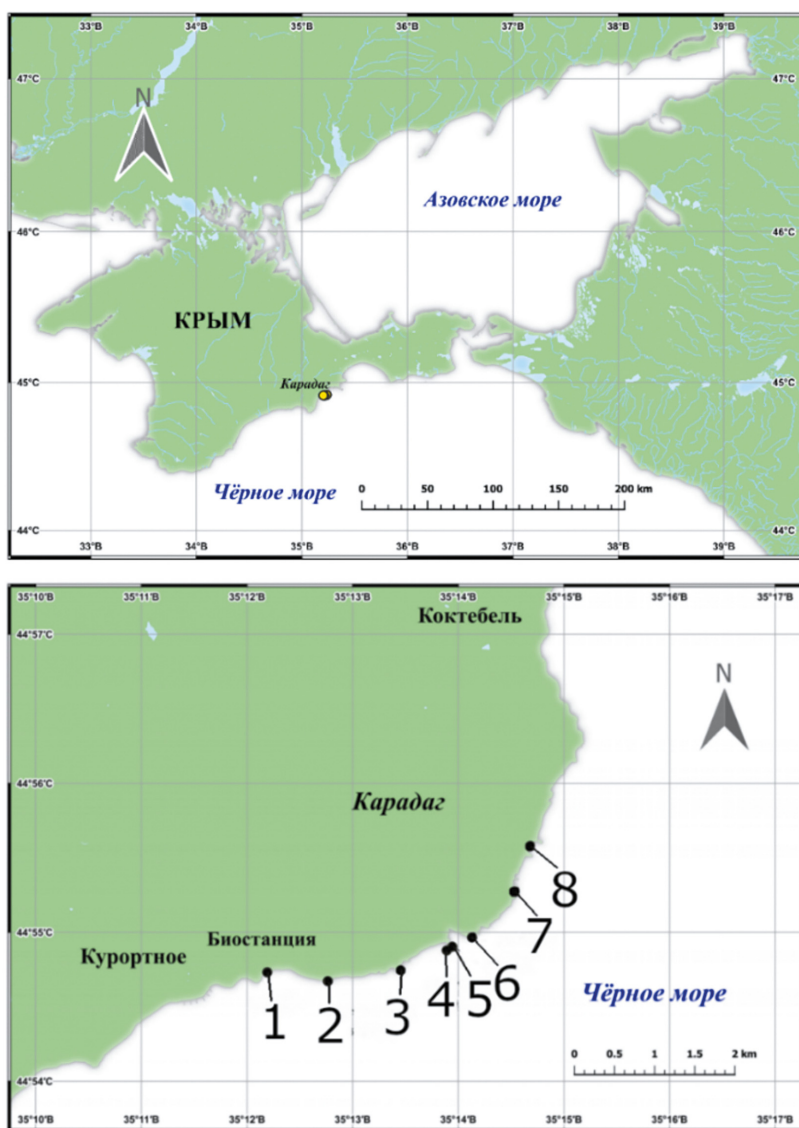


Рис. 2. Карта-схема района исследований: 1 – пляж Биостанции, 2 – скала Кузьмичёв Камень, 3 – скала Иван Разбойник, 4 – скала Золотые Ворота, 5 – скала Лев, 6 – скала Маяк, 7 – бухта Барахта, 8 – бухта Сердоликовая.
Fig. 2. Map of study area: 1: Biostation's beach, 2: Kuzmichev Kamen rock; 3: Ivan Razboynik rock, 4: Zolotye Vorota rock, 5: Lev rock, 6: Mayak rock, 7: Barakhta Bay, 8: Serdolikovaya Bay.

Видовую идентификацию и выделение трофических групп осуществляли с помощью литературных источников (Киселева 1981, 2004). Таксономическая принадлежность приводилась в соответствии с базами данных World Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board).

Ранжированная кривая доминирования-разнообразия видов строилась по расчётным значениям индексов плотности (ИП) видов:

$$\text{ИП} = \text{ИФО} \times 3$$

P – встречаемость вида.

Для сравнения сходства фауны рассчитывали коэффициент Сёренсена-Чекановского:

$$i = 2a/b + c$$

a – число общих видов, b и c – число видов в сравниваемых списках.

Материалы по полихетам мягких грунтов сравнивали с данными 1984 г. (Киселёва М. И., архив отдела экологии бентоса Института биологии южных морей РАН) и 2008 г. (Копий 2014); по обрастаниям – 1938–1940 гг. (Шаронов 1952), 1976–1978 гг. (Синегуб 2004) и годов 2002–2009 гг. (Лисицкая, Мурина 2012), 2009–2012 гг. (Ковалева и др. 2014; Болтачева и др. 2015; Копий 2019).

Результаты и обсуждение

В результате анализа собранного материала установлено в прибрежной акватории Карадагского заповедника в биотопах скальных обрастаний и на мягких грунтах было выявлено и идентифицировано 40 видов полихет, относящихся к 30 родам и 15 семействам. На мягких грунтах отмечено только 2 вида полихет (*Namanereis littoralis* (Grube, 1982) и *Saccocirrus papillocercus* Bobretzky, 1872), принадлежащих семействам Nereididae и Saccocirridae. В биотопе водорослевых обрастаний скал эти виды не зарегистрированы, но обнаружено 38 других видов полихет (табл. 1).

На скалах наибольшее количество видов (7) отмечено в семействе Syllidae, наименьшее (1) – в 10 семействах. Выявлены доминирующие виды (встречаемость >50% (Воробьев 1949)) для обрастаний естественных твёрдых субстратов – *E. viridis*, *N. zonata*, *Ph. inornata*, *P. pictus*, *S. clavata*, *S. hyalina*, *S. gracilis*, *S. prolifera*. К относительно редким видам (встречаемость менее 25%) относятся 24 вида полихет – *A. mediterranea*, *C. capitata*, *D. rubrovittata*, *F. stellaris*, *F. enigmaticus*, *G. tuberculata*, *H. spongicola*, *H. extenuata*, *H. imbricata*, *H. impar*, *L. neapolitana*, *L. leiopygos*, *L. ninetta*, *N. unicornis*, *N. pseudocorrugata*, *P. cultrifera*, *Ph. maculata*, *Ph. mucosa*, *P. jubatus*, *P. cirrifera*, *P. capsulifera*, *S. rudolphi*, *S. triqueter*, *S. variegata*.

Тринадцать видов полихет отмечены на всех скалах. Только в одной пробе встречено пять видов полихет: *F. stellaris*, *L. leiopygos* (скала Золотые Ворота), *N. pseudocorrugata*, *P. capsulifera* (бухта Сердоликовая) и *H. spongicola* (скала Иван Разбойник).

Средняя численность полихет по всему полигону составила 1827 ± 376 экз./м², средняя биомасса – 6.005 ± 1.202 г/м². Основной вклад в общую численность внёс *P. pictus* (17%), в общую биомассу – *A. succinea* (41%).

Максимальная численность полихет отмечена в акватории бухты Сердоликовая, где чаще всего встречался *S. clavata* (27% от общего числа видов). Наибольшая биомасса зарегистрирована в обрастаниях скалы Лев, с преобладанием *A. succinea* (72% биомассы).

Трофическая структура таксоцена полихет, обитающих в обрастаниях скал Карадага, представлена полифагами, фитофагами, плотоядными видами и животными, спектр питания которых не изучен. Самая многочисленная группа – полифаги, к которой принадлежат 19 видов полихет, на их долю приходится 51% общего количества зарегистрированных видов. Наименьшее количество видов (1) отмечено в группе фитофагов.

Ранжированный ряд по численности возглавляют плотоядные (рис. 3). По этому показателю преобладает *P. pictus* (50%), который собирает пищу с помощью хоботка. Его спектр питания составляют мертвые копеподы и другие органические остатки (Guérin 1971; Fauchald 1979; Киселева 2004; Ricevuto et al. 2015). Затем следуют

Табл. 1. Видовой состав и количественные показатели полихет твёрдых грунтов (обрастания скал) (2021–2022 гг.).

Table 1. Species composition and quantitative indicators of polychaetes on hard substrates (fouling of rocks) (2021–2022).

Виды Species	$\frac{N}{B}$ Средняя численность (N, экз./м ²) и биомасса (B, г/м ²) Average number of individuals (N, ind./m ²) and biomass (B, g/m ²)						
	Кузь- мичёв Kuzmi- chev Kamen rock	Иван Разбойник Ivan Razboynik rock	Золотые ворота Zolotyе Vorota rock	Лев Lev rock	Маяк Mayak rock	Барахта Barakhta Bay	Сердо- ликовая Serdo- liko-vaya Bay
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)	–	<u>31</u> 0.538	<u>213</u> 5.194	<u>250</u> 7.167	<u>92</u> 1.883	–	<u>3</u> 0.038
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)	–	–	<u>19</u> 0.017	–	<u>13</u> 0.004	–	–
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	<u>8</u> 0.004	–	<u>8</u> 0.007	<u>3</u> 0.001	<u>6</u> 0.003	–	<u>3</u> 0.0008
<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)	<u>25</u> 0.017	<u>16</u> 0.034	<u>52</u> 0.073	<u>6</u> 0.004	<u>6</u> 0.017	<u>3</u> 0.009	<u>5</u> 0.001
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	<u>17</u> 0.021	<u>22</u> 0.022	<u>58</u> 0.029	<u>38</u> 0.029	<u>46</u> 0.029	<u>16</u> 0.021	<u>25</u> 0.037
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)	–	–	<u>19</u> 0.008	<u>6</u> 0.003	<u>29</u> 0.039	<u>16</u> 0.008	<u>10</u> 0.006
<i>Fabricia stellaris</i> (Müller, 1774)	–	–	<u>2</u> 0.0006	–	–	–	–
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)	–	–	–	<u>9</u> 0.011	<u>2</u> 0.013	–	–
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)	<u>25</u> 0.083	<u>13</u> 0.008	<u>8</u> 0.041	<u>6</u> 0.006	<u>6</u> 0.006	<u>3</u> 0.002	<u>3</u> 0.001
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)	–	<u>3</u> 0.006	–	–	–	–	–
<i>Harmothoe extenuata</i> (Grube, 1840)	<u>17</u> 0.033	<u>6</u> 0.009	–	–	–	<u>6</u> 0.005	–
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	–	–	<u>6</u> 0.002	<u>6</u> 0.002	<u>6</u> 0.003	–	–
<i>Harmothoe impar</i> (Johnston, 1839)	–	–	<u>8</u> 0.004	<u>3</u> 0.014	<u>13</u> 0.012	–	–
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	<u>125</u> 0.092	<u>88</u> 0.098	<u>81</u> 0.065	<u>36</u> 0.031	<u>79</u> 0.077	<u>25</u> 0.033	<u>23</u> 0.074
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1869)	<u>17</u> 0.021	–	<u>4</u> 0.013	–	<u>6</u> 0.003	–	–
<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)	–	–	<u>2</u> 0.004	–	–	–	–
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & H Milne Edwards, 1833	<u>8</u> 0.083	<u>6</u> 0.059	<u>17</u> 0.394	<u>9</u> 0.122	<u>2</u> 0.008	<u>6</u> 0.047	<u>3</u> 0.015

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840)	–	–	<u>8</u> 0.014	<u>6</u> 0.019	<u>4</u> 0.003	<u>3</u> 0.002	<u>13</u> 0.007
<i>Neodexiospira pseudocorrugata</i> (Bush, 1905)	–	–	–	–	–	–	<u>5</u> 0.0005
Nereididae	<u>175</u>	<u>288</u>	<u>377</u>	<u>306</u>	<u>185</u>	<u>266</u>	<u>723</u>
Blainville, 1818	0.073	0.123	0.063	0.085	0.041	0.122	0.108
<i>Nereis zonata</i>	<u>242</u>	<u>275</u>	<u>92</u>	<u>50</u>	<u>19</u>	<u>22</u>	<u>190</u>
Malmgren, 1867	3.133	2.484	1.196	0.269	0.435	2.477	2.786
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	–	–	<u>2</u> 0,867	<u>13</u> 0,858	<u>2</u> 0,071	–	–
<i>Pholoe inornata</i>	<u>17</u>	<u>19</u>	<u>40</u>	<u>41</u>	<u>38</u>	<u>28</u>	<u>40</u>
Johnston, 1839	0.054	0.02	0.028	0.028	0.024	0.021	0.018
<i>Phyllodoce maculata</i> (Linnaeus, 1767)	<u>8</u>	<u>9</u>	<u>13</u>	<u>8</u>	–	<u>3</u>	–
0.021	0.022	0.053	0.006	–	0.002	–	
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843	–	<u>3</u>	<u>8</u>	<u>3</u>	<u>6</u>	<u>19</u>	<u>13</u>
–	0.016	0.042	0.022	0.011	0.006	0.002	
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1833)	<u>8</u>	<u>13</u>	<u>48</u>	<u>47</u>	<u>56</u>	<u>59</u>	<u>65</u>
0.317	0.303	0.642	0.449	1.01	1.044	0.963	
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky, 1868	<u>8</u>	<u>3</u>	–	–	–	–	–
0.175	0.003	–	–	–	–	–	
<i>Polyopthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)	<u>17</u>	<u>22</u>	<u>160</u>	<u>769</u>	<u>390</u>	<u>119</u>	<u>513</u>
0.042	0.013	0.16	0.558	0.243	0.027	0.251	
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883	<u>25</u>	–	<u>31</u>	<u>11</u>	<u>13</u>	–	<u>8</u>
0.058	–	0.021	0.004	0.004	–	0.001	
<i>Protoaricia capsulifera</i> (Bobretzky, 1870)	–	–	–	–	–	–	<u>3</u> 0.0008
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparède, 1863)	50	<u>69</u>	<u>140</u>	<u>333</u>	<u>350</u>	<u>216</u>	<u>753</u>
0.004	0.008	0.01	0.01	0.025	0.009	0.0305	
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)	–	–	<u>6</u> 0.006	–	<u>8</u> 0.008	–	–
<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	<u>27</u> 0.047	<u>31</u> 0.037	–	–	<u>3</u> 0,005
<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863	<u>175</u>	<u>84</u>	<u>146</u>	<u>189</u>	<u>113</u>	<u>106</u>	<u>198</u>
0.225	0.115	0.108	0.114	0.081	0.067	0.163	
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	<u>83</u>	<u>25</u>	<u>125</u>	<u>69</u>	<u>152</u>	<u>34</u>	<u>25</u>
0.071	0.014	0.144	0.061	0.093	0.026	0.008	
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	<u>125</u>	<u>13</u>	<u>65</u>	<u>114</u>	<u>192</u>	<u>25</u>	<u>125</u>
0.096	0.019	0.059	0.068	0.139	0.022	0.089	
<i>Syllis variegata</i> Grube, 1860	–	<u>9</u>	<u>2</u>	<u>25</u>	<u>2</u>	<u>6</u>	<u>35</u>
–	0.008	0.001	0.006	0.002	0.003	0.029	
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)	–	<u>16</u>	<u>8</u>	<u>6</u>	<u>19</u>	<u>22</u>	<u>8</u>
–	0.017	0.006	0.003	0.022	0.03	0.009	
Bcero	<u>1033±</u>	<u>1175±</u>	<u>1795±</u>	<u>2393±</u>	<u>1854±</u>	<u>1203±</u>	<u>2795±</u>
Total	<u>622</u>	<u>172</u>	<u>793</u>	<u>1468</u>	<u>887</u>	<u>762</u>	<u>836</u>
	<u>3.939±</u>	<u>4.623</u>	<u>9.3186±</u>	<u>9.984±</u>	<u>4.313±</u>	<u>3.98±</u>	<u>4.644±</u>
	<u>1.96</u>	<u>±1.25</u>	<u>2.704</u>	<u>4.51</u>	<u>1.91</u>	<u>2.57</u>	<u>2.18</u>

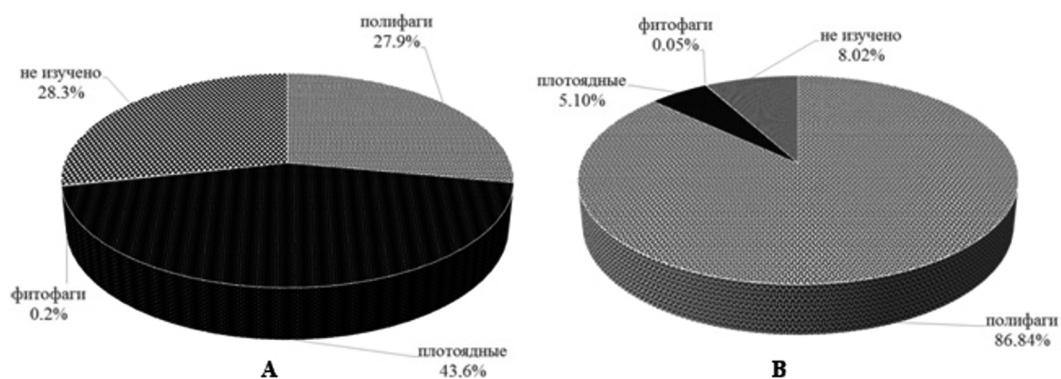


Рис. 3. Трофическая структура таксоцена полихет из обрастаний прибрежных скал (А – по численности, В – по биомассе).

Fig. 3. Trophic structure of the polychaete taxocene on coastal rock fouling (A: by abundance, B: by biomass).

животные, спектр питания которых не изучен, с преобладанием *S. hyalina* (34%). Полифаги занимают третье место; среди них преобладает *N. zonata* (31%), который в основном питается детритом и диатомовыми водорослями (Киселева 2004, Копий, Бондаренко 2020). Минимальны по численности на твёрдых грунтах полихеты-фитофаги.

Ранжированный ряд по биомассе возглавляют полифаги. Значительный вклад в этот показатель (48%) вносит *A. succinea*, которая питается детритом с растительными остатками, нитчатыми водорослями, червями, мелкими рачками, моллюсками, личинками хирономид, гидроидами, фораминиферами и нематодами (Киселёва 2004; Копий, Бондаренко 2020). Затем следуют животные, спектр питания которых не исследован. Среди них вид *L. ninetta* вносит 26.5% в общую биомассу полихет. Плотоядные занимают третье место, среди них преобладает вид *P. pictus* (77%). Самая малая доля биомассы отмечена у фитофагов.

В обрастаниях скал ранжированный ряд по индексу плотности возглавляют полихеты из семейства Nereididae – *A. succinea* и *N. zonata* (рис. 4). В Чёрном море они обитают на глубинах до 50 м в обрастаниях скал, камней и подводных сооружений (Киселева 2004; Копий, Бондаренко 2020).

Анализ литературных и собственных данных указывает на относительное богатство фауны полихет, обитающих в заповеднике на твёрдых (скальных) и мягких грунтах. За весь период исследований было идентифицировано 75 видов полихет, принадлежащих к 59 родам и 22 семействам. Наибольшее количество выявленных видов полихет принадлежит к родам *Harmothoe* Kinberg, 1856, *Syllis* Lamarck, 1818 (по 4 вида) и одному семейству Syllidae (12 видов).

На мягких грунтах в течение 1984–2021 гг. обнаружено 29 видов полихет, принадлежащих к 24 родам и 14 семействам (табл. 2).

В 1984 г., согласно архивным данным, на мягких грунтах зарегистрировано 26 видов полихет, принадлежащих к 21 роду и 13 семействам. Из них единично отмечены 18 видов (69%). Почти на всех станциях обнаружен *S. clavata*. В районе пляжа Биостанции в массовом количестве зарегистрирован *P. jubatus*, в районе Кузьмичёва Камня – *P. synophthalmica*, на остальных станциях эти виды встречались единичными особями. В 2008 г. выявлено всего 6 видов полихет, принадлежащих к 6 родам и 6 семействам, три вида (*M. fragilis*, *P. jubatus* и *P. kefersteini*) отмечены

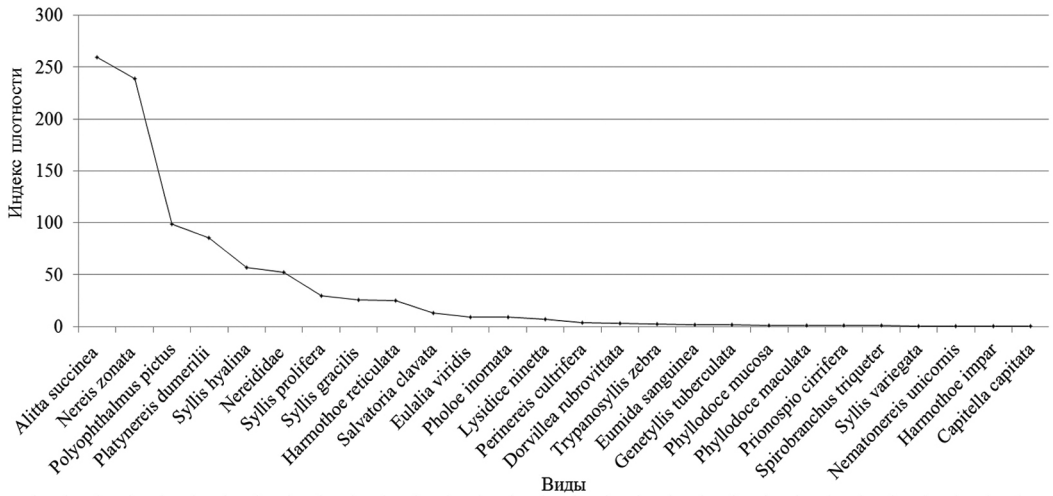


Рис. 4. Ранжированный ряд полихет по индексу плотности.

Fig. 4. Polychaete species ranked by their density index.

однократно в виде единичных экземпляров (Копий 2014; Копий, Бондаренко 2009). В 2021 г. обнаружено всего два вида многощетинковых червей. Полихета *N. littoralis* зарегистрирована в количестве двух экземпляров только в одной пробе в районе Кузьмичёва Камня, *S. papillocercus* встречен в 69% бентосных проб. Таким образом, за период с 1984 по 2021 гг. видовой состав полихет мягких грунтов заповедника уменьшился в 13 раз. Во все периоды исследований зарегистрирован *S. papillocercus*, но его численность была различной. В 1984 г. данный вид однократно зафиксирован в районе пляжа биостанции (56 экз./м²), в 2008 г. максимальная численность достигала 4813 экз./м², а в 2021 г. – снизилась до 550 экз./м². Двадцать два вида полихет обнаружено только в 1984 г., 2 вида – только в 2008 г., 1 вид – только в 2021 г. Возможно, что это снижение численности и разнообразия полихет связано с изменением структуры фитоценозов и уменьшением биомассы водорослей – макрофитов, ранее отмеченное в акватории Карадагского заповедника (Мильчакова 2015).

В обрастаниях скал за прошедший период (1938–2022 гг.) обнаружено 65 видов полихет, принадлежащих к 50 родам и 19 семействам (табл. 3). Наибольшее число видов обнаружено в 2021–2022 гг. Возможно, что наряду с другими причинами изменение количества этих видов в разные периоды связано с объёмом исследованного материала, различными глубинами исследования и сезонами года. Установлено, что полихеты *H. reticulata*, *N. zonata*, *P. cultrifera*, *P. dumerilii*, *S. gracilis* и *S. prolifera* зарегистрированы во все периоды исследований. Наибольшее количество видов полихет, обнаруженных только в один период исследований, относится к 2002–2009 гг.: *A. gracilis*, *E. naidina*, *J. heterostropha*, *Ph. lineata*, *P. militaris*, *P. caliendrum*, *Polydora* sp., *S. triquetet*, *P. limbata*, *V. infundibulum*.

Только в 1938–1940 гг. был обнаружен *N. laevigata*; в 1978–1980 гг. – *N. fucata*, *N. paretti*, *P. remota*, *P. aurantiaca*, *P. limbatus*, *P. macroceros*, *S. filicornis*, *S. pusilla* и *S. corrugatus*; в 2009–2012 гг. – *E. longissimi*, *Hesionidae* gen. sp., *M. longicornis*, *N. pulligera*, *S. bulbosa*, *S. corrugatus*; в 2021–2022 гг. – *A. mediterranea*, *F. enigmaticus*, *H. extenuata*, *H. impar*, *L. neapolitana*, *L. leiopygos*, *N. unicornis*, *Ph. mucosa*. Необходимо отметить, что восемь обнаруженных нами видов (*A. mediterranea*, *F. enigmaticus*, *H. extenuata*, *H. impar*, *L. leiopygos*, *N. pseudocorrugata*, *P. capsulifera*, *S. triquetet*)

Табл. 2. Видовой состав полихет мягких грунтов (1984–2021 гг.).

Table 2. Species composition of polychaetes of soft substrates (1984–2021).

Виды Species	Годы Years		
	1984	2008	2021–2022
<i>Arenicola marina</i> (Linnaeus, 1758)	+		
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	+		
<i>Capitella minima</i> (= <i>Capitostatus minimus</i>) Langerhans, 1880	+		
<i>Eumida sanguinea</i> (= <i>Eulalia sanguinea</i>) (Örsted, 1843)	+		
<i>Genetyllis tuberculata</i> (= <i>Phyllodoce tuberculata</i>) (Bobretzky, 1868)	+		
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	+		
<i>Malacoceros fuliginosus</i> (= <i>Scolecopsis fuliginosa</i>) (Claparède, 1868)	+		
<i>Malacoceros tetracerus</i> (Schmarda, 1861)	+		
<i>Microphthalmus fragilis</i> Bobretzky, 1870		+	
<i>Mysta picta</i> (= <i>Eteone picta</i>) (Quatrefages, 1866)	+		
<i>Naineris laevigata</i> (Grube, 1855)	+		
<i>Namanereis littoralis</i> (Grube, 1982)			+
<i>Nephtys</i> sp.	+		
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	+		
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	+		
<i>Pholoe minuta</i> (= <i>Pholoe synophthalmica</i>) (Fabricius, 1780)	+		
<i>Pisione remota</i> (Southern, 1914)		+	
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky, 1868	+	+	
<i>Prionospio cirrifera</i> Wiren, 1883	+		
<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)	+	+	
<i>Pterocirrus limbatus</i> (= <i>Eulalia limbata</i>) (Claparède, 1868)	+		
<i>Saccocirrus papillocercus</i> Bobretzky, 1872	+	+	+
<i>Salvatoria clavata</i> (Claparede, 1863)	+	+	
<i>Pterocirrus macroceros</i> (= <i>Eulalia macroceros</i>) (Grube, 1860)	+		
<i>Spio filicorni</i> (Müller, 1776)	+		
<i>Syllides longocirratu</i> s (Örsted, 1845)	+		
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	+		
<i>S. hyalina</i> Grube, 1863	+		
<i>S. variegata</i> Grube, 1860	+		
Количество видов Number of species	26	6	2

не были указаны в 2004 г. в аннотированном списке морской флоры и фауны Карадагского природного заповедника (Мурина и др. 2004), но *N. pseudocorrugata* был зарегистрирован ранее в сборах 2009–2012 гг., а вид *S. triquetra* – в бентосных пробах 1978–1980 и 2009–2012 гг.

В период с 1938 по 2012 гг. по частоте встречаемости (от 83.5 до 100%) и количественным показателям доминировал *N. zonata*. В 1938–1940 гг. его численность была 1037 экз./м², а биомасса – 1.216 г/м², что составило 78% общей численности

Табл. 3. Видовой состав полихет твёрдых грунтов (1938–2022 гг.).

Table 3. Species composition of polychaetes of hard substrates (1938–2022).

Виды Species	Годы Years				
	1938– 1940	1978– 1980	2002– 2009	2009– 2012	2021– 2022
1	2	3	4	5	6
<i>Alitta succinea</i> (Leuckart, 1847)		+	+		+
<i>Amphiglena mediterranea</i> (Leydig, 1851)					+
<i>Amphitritides gracilis</i> (Grube, 1860)			+		
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)				+	+
<i>Dorvillea rubrovittata</i> (Grube, 1855)			+	+	+
<i>Eulalia viridis</i> (Linnaeus, 1767)	+		+	+	+
<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)	+		+	+	+
<i>Eunereis longissimi</i> (Johnston, 1840)				+	
<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845			+		
<i>Fabricia stellaris</i> (= <i>Fabricia sabella</i>) (Müller, 1774)		+	+		+
<i>Ficopomatus enigmaticus</i> (Fauvel, 1923)					+
<i>Genetyllis tuberculata</i> (Bobretzky, 1868)			+		+
<i>Haplosyllis spongicola</i> (Grube, 1855)			+		+
<i>Harmothoe extenuata</i> (Grube, 1840)					+
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)		+	+	+	+
<i>Harmothoe impar</i> (Johnston, 1839)					+
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	+	+	+	+	+
Hesionidae gen. sp.				+	
<i>Janua heterostropha</i> (= <i>Janua pagenstecheri</i>) (Montagu, 1803)			+		
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1869)					+
<i>Leiochone leiopygos</i> (Grube, 1860)					+
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin et H Milne Edwards, 1833		+	+	+	+
<i>Micronephthys longicornis</i> (= <i>Micronephthys stammeri</i>) (Perejaslvtseva, 1891)				+	
<i>Mysta picta</i> (= <i>Eteone picta</i>) (Quatrefages, 1866)	+	+	+		
<i>Nainereis laevigata</i> (Grube, 1855)	+				
<i>Neanthes fucata</i> (Savigny, 1822)		+			
<i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840)					+
<i>Neodexiospira pseudocorrugata</i> (Bush, 1905)				+	+
Nereidae gen. sp.	+			+	+
<i>Nereiphylla paretii</i> Blainville, 1828		+			
<i>Nereis</i> sp.				+	
<i>Nereis zonata</i> Malmgren, 1867	+	+	+	+	+
<i>Nudisyllis pulligera</i> (Krohn, 1852)				+	
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)	+	+	+	+	+
<i>Pholoe inornate</i> (= <i>Pholoe synophthalmica</i>) Johnston, 1839		+	+	+	+
<i>Phyllodoce lineata</i> (Claparède, 1870)			+		
<i>Phyllodoce maculate</i> (Linnaeus, 1767)			+		+
<i>Phyllodoce mucosa</i> Örsted, 1843					+
<i>Pileolaria militaris</i> Claparède, 1870			+		
<i>Pisione remota</i> (Southern, 1914)		+			

1	2	3	4	5	6
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et Milne Edwards, 1833)	+	+	+	+	+
<i>Polycirrus caliendrum</i> Claparède, 1869			+		
<i>Polycirrus jubatus</i> Bobretzky, 1868	+		+		+
<i>Polycirrus</i> sp.				+	
<i>Polydora</i> sp.			+		
<i>Polyophthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)			+		+
<i>Protoaricia capsulifera</i> (Bobretzky, 1870)					+
<i>Spirobranchus triqueter</i> (= <i>Pomatoceros triqueter</i>) (Linnaeus, 1758)			+		
<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883			+	+	+
<i>Proceraea aurantiaca</i> (Claparède, 1868)		+			
<i>Pseudomystides limbate</i> (Saint-Joseph, 1888)			+		
<i>Pterocirrus limbatus</i> (Claparède, 1868)		+			
<i>Pterocirru macroceros</i> (Grube, 1860)		+			
<i>Sabellaria taurica</i> (Rathke, 1837)	+			+	
<i>Salvatoria clavate</i> (Claparède, 1863)			+	+	+
<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)			+		+
<i>Sphaerosyllis bulbosa</i> Southern, 1914				+	
<i>Spio filicornis</i> (Müller, 1776)		+			
<i>Spirobranchus triqueter</i> (= <i>Potamoceros triqueter</i>) (Linnaeus, 1758)		+		+	+
<i>Spirorbis pusilla</i> Rathke, 1837		+			
<i>Spirorbis corrugatus</i> (Montagu, 1803)		+		+	
<i>Syllis gracilis</i> Grube, 1840	+	+	+	+	+
<i>Syllis hyaline</i> Grube, 1863			+	+	+
<i>Syllis prolifera</i> Krohn, 1852	+	+	+	+	+
<i>Syllis variegata</i> Grube, 1860	+	+	+		+
<i>Trypanosyllis zebra</i> (Grube, 1860)			+	+	+
<i>Vermiliopsis infundibulum</i> (Philippi, 1844)			+		
Количество видов Number of species	14	23	36	29	38

Примечание: 1938–1940 гг. – литературные данные (Шаронов 1952); 1978–1980 гг. – (Синегуб 2004); 2002–2009 гг. – (Лисицкая, Мурина 2012); 2009–2012 гг. – (Болтачева и др. 2015; Ковалева и др. 2014; Копий 2019); 2021–2022 гг. – данные автора.

Note: 1938–1940: literature data (Sharoniov 1952); 1978–1980: (Sinegub 2004); 2002–2009: (Lisitskaya, Murina 2012); 2009–2012: (Boltacheva et al. 2015; Kovaleva et al. 2014; Kopyi 2019); 2021–2022: original data from the author.

и 57% общей биомассы полихет; в 1978–1980 гг. численность изменилась незначительно (1288 экз./м²), а биомасса возросла до 4.768 г/м² при вкладе в общую численность и биомассу 68.5% и 69.6%, соответственно; в 2009–2012 гг. численность снизилась почти в 2 раза (722 экз./м²), но биомасса возросла в 1.5 раза (7.108 г/м²), вклад в общую численность и биомассу составил 49% и 53%, соответственно. В наших пробах по встречаемости также доминировал *N. zonata*, но частота снизилась до 53%. По сравнению с периодом 2009–2012 гг. численность этого нереиса уменьшилась в 5.6 раза (129 экз./м²), однако он остался доминантом по этому показателю. Вклад *N. zonata* в общую численность и биомассу полихет составил 7% и 24%,

соответственно. В 2021–2022 гг. максимальная биомасса была зарегистрирована у полихеты *A. succinea*.

В ходе изучения трофической структуры таксоцена полихет выяснилось, что во все периоды исследований доминировали полифаги. В 1978–1980 гг. доля детритофагов составляет 5%, к 2002–2009 гг. она снижается до 3%, в последующие годы детритофаги не обнаружены вовсе. Так же происходит сокращение доли фитофагов: в 2002–2009 гг. доля фитофагов составила 8%, в 2009–2012 гг. – 4%, в 2021–2022 гг. – 3%. Снижение доли фитофагов может быть связано с деградацией цистозировых фитоценозов на глубинах 1–2 м и трансформацией их в смешанные фитоценозы бурых, зелёных и красных мезосапробных водорослей (Костенко и др. 2008).

Анализ фаунистического сходства видового состава полихет в различные периоды показал варьирование индекса Сёренсена-Чекановского от 0.35 до 0.68 (табл. 4).

Табл. 4. Сравнительный анализ видового состава полихет в различные периоды исследований по индексу Сёренсена-Чекановского.

Table 4. Comparative analysis of the polychaetes species composition in different periods of research based on Sørensen-Czekanowski index.

	1938–1940	1978–1980	2002–2009	2009–2012	2021–2022
1938–1940	0				
1978–1980	0.44	0			
2002–2009	0.45	0.47	0		
2009–2012	0.45	0.48	0.35	0	
2021–2022	0.4	0.43	0.68	0.59	0

Низкие значения данного индекса свидетельствуют о значительных различиях между видовым составом полихет в разные периоды исследований. Сходство видового состава полихет более 50% отмечено при сравнении 2021–2022 гг. с периодами 2002–2009 и 2009–2012 гг. (табл. 4).

Заключение

В материалах 2021–2022 гг. по всему полигону исследований обнаружено 40 видов полихет, относящихся к 30 родам и 15 семействам. Средняя численность полихет составила 100 ± 53 экз./м², средняя биомасса – 3.547 ± 0.023 г/м². Основной вклад в общую численность и биомассу внёс вид *S. papillocercus* – 98 и 99%, соответственно. В биотопе обрастаний обнаружено 38 видов полихет. Средняя численность полихет составила 1827 ± 376 экз./м², средняя биомасса – 6.005 ± 1.202 г/м². Основной вклад в общую численность внёс *Polyophthalmus pictus* (17%), в общую биомассу – *Alitta succinea* (41%). Трофическая структура полихет представлена полифагами, фитофагами и плотоядными видами; спектр питания ряда видов остаётся невыясненным. Полифаги (19 видов) – самая многочисленная группа, и лишь один вид является фитофагом.

По результатам литературных и собственных данных установлено, что за весь период с 1938 по 2022 гг. в прибрежье Карадагского заповедника на скалах и мягких грунтах идентифицировано 75 видов полихет.

На мягких грунтах с 1984 до 2021 гг. отмечено 29 видов полихет, а в период 2021–2022 гг. только два вида – *Namanereis littoralis* и *Saccocirrus papillocercus*. Следовательно, в течение 1984–2022 гг. количество видов в этих биотопах сократилось более чем в 13 раз.

В обрастаниях скал, напротив, наибольшее число видов (38) обнаружено в 2021–2022 гг., а наименьшее (14) – в 1938–1940 гг. (всего за период 1938–2022 гг. 65 видов). В трофической структуре обрастателей доминировали полифаги, наименьшая доля принадлежала фитофагам, причём этот показатель за прошедший период уменьшился с 8 до 3%. Снижение доли фитофагов может быть связано с деградацией цистозировых фитоценозов на малых глубинах (1–2 м) и трансформацией их в фитоценозы с содоминированием бурых многолетников с зелёными и красными мезосапробными водорослями.

Таким образом, за период с 1938 по 2022 гг. в прибрежных биотопах мягких и твёрдых грунтов морской акватории Карадагского природного заповедника произошла трансформация видового состава, количественных параметров и трофической структуры полихет. Предположительно, снижение численности и разнообразия многощетинковых червей на мягких грунтах связано с уменьшением биомассы водорослей–макрофитов. Несомненно, что здесь важную роль также играют особенности фитоценозов и субстрата, рассмотрение которых не входило в задачи данного исследования. Влияние на фауну полихет Карадагского заповедника типа и структуры растительных сообществ, произрастающих на скалах, песчаных и илистых субстратах, будет рассмотрено отдельно на основе результатов данного исследования, которые уже сейчас могут быть использованы при комплексной сравнительной оценке видового состава и количественных показателей таксоцены полихет в целях экологического мониторинга заповедных акваторий Чёрного моря.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам отдела экологии бентоса Института биологии южных морей РАН (ФИЦ ИнБЮМ РАН) к. б. н., с. н. с. В. А. Тимофееву, к. б. н., с. н. с. М. В. Макарову, к. б. н., н. с. М. А. Ковалёвой и сотруднику отдела оптики и биофизики моря Морского гидрофизического института РАН м. н. с. А. А. Латушкину за помощь в сборе материала, вед. инж. И. Н. Аннинской за помощь в обработке проб. Автор благодарен к. б. н., с. н. с. Г. А. Колочкиной (Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН), а также редакторам журнала за полезные замечания по данной работе и ценные советы в плане дальнейших исследований.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ РАН по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 1023032000049-6-1.6.21).

Литература (References)

- Белич Т. В., Садогурская С. А., Садогурский С. Е.** 2019. К изучению водорослей–макрофитов и цианобактерий прибрежно–аквальных комплексов юго–восточного района Крыма // *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. Вып. 131. С. 61–69. (**Belich T. V., Sadogurskaya S. A., Sadogurskiy S. Ye.** 2019. To the study of algae–macrophytes and cyanobacteria of the coastal–aquatic complexes of the south–eastern region of the Crimea. *The Bulletin of the State Nikita Botanical Garden* 131: 61–69. [In Russian].) <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.131.2019.07>
- Биология Чёрного моря у берегов Юго–Восточного Крыма*. 2018. (Ред. Костенко Н. С.) – Симферополь: ИТ «АРИАЛ». 376 с. (*The Biology of the Black Sea Offshore Area at the South–Eastern Crimea*. 2018. (Ed. N. S. Kostenko). Simferopol: ARIAL, 376 pp. [In Russian].) <https://doi.org/10.21072/978-5-907032-04-0>
- Болтачева Н. А., Ковалёва М. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В.** 2015. Многолетние изменения макрофауны скал в зоне верхней сублиторали у Карадага (Чёрное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского. Сборник научных трудов (ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова). – Симферополь: Н. Орианда. С. 530–548. (**Boltacheva N. A., Kovaleva M. A., Makarov M. V., Bondarenko L. V.** 2015. Macrofauna on the rocks: long–term changes in the upper subtidal zone of Karadag (Black Sea). In: A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds.): 100 years of the T. I. Vyazemsky Karadag research station: Proceedings. Simferopol: N. Orianda, pp. 530–548. [In Russian].)

- Воробьев В. П.** 1949. Бентос Азовского моря // Труды Азово–Черноморской научной рыбохозяйственной станции. Вып. 13. – Симферополь: Крымиздат, 193 с. (**Vorobyov V. P.** 1949. Benthos of the Sea of Azov. In: Proceedings of the Azov–Black Sea Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography. Vol. 13. Simferopol: Krymizdat, 193 pp. [In Russian].)
- Гринцов В. А.** 2018. Макрозообентос твердых естественных и искусственных субстратов // Биология Черного моря у берегов Юго–Восточного Крыма (ред. Н. С. Костенко). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», С. 262–272. (**Grintsov V. A.** 2018. Macrozoobenthos of solid natural and artificial substrates In: N. S. Kostenko (Ed.). The Biology of the Black Sea Offshore Area at the South–Eastern Crimea. Simferopol: PP “ARIAL”, pp. 262–272. [In Russian].) <https://doi.org/10.21072/978-5-907032-04-0>
- Гринцов В. А., Лисицкая Е. В.** 2016. Видовое разнообразие беспозвоночных сообщества обрастания зоны заплеска района Карадага // Заповедники Крыма. Биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление. Материалы VIII междунар. научно–практической конференции 28–30 апреля 2016 г. – Симферополь. С. 287–289. (**Grintsov V. A., Lisitskaya E. V.** 2016. Species diversity of invertebrates in the fouling community of the splash zone of the Karadag region. In: The Nature Reserves of the Crimea. Biological and Landscape Diversity, Conservation and Management. Proceedings of the VIII International Scientific–Practical Conference, 28–30 April 2016. Simferopol, pp. 287–289. [In Russian].)
- Гринцов В. А., Мурина В. В., Евстигнеева И. К.** 2005. Биоразнообразие и структура сообщества обрастания твердых субстратов Карадагского природного заповедника (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. Т. IV. № 3 С. 37–47. (**Grintsov V. A., Murina V. V., Evstigneeva I. K.** 2005. Biodiversity and structure of fouling community on the hard substrata of Karadag natural reservation (the Black Sea). *Marine Ecological Journal* 4(3): 37–47. [In Russian].)
- Зайцев Ю. П.** 2006. Введение в экологию Чёрного моря. – Одесса: Эвен. 224 с. (**Zaitsev Yu. P.** 2006. An introduction to Black Sea ecology. Odessa: Even, 224 pp. [In Russian].)
- Киселёва М. И.** 1981. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. – Киев: Наукова думка 163 с. (**Kiseleva M. I.** [Soft–bottom benthos of the Black Sea. Kiev: Naukova Dumka Publ., 163 pp. [In Russian].)
- Киселёва М. И.** 2004. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. – Апатиты: Изд–во Кольского науч. центра РАН. 409 с. (**Kiseleva M. I.** 2004. Polychaetes (Polychaeta) of the Azov and Black Seas. Apatity: Kola Science Centre Press of the RAS, 409 pp. [In Russian].)
- Киселёва Г. А., Колова К. А., Молчанова Ю. В.** 2010. Полихеты в ассоциациях водорослей акватории Карадага // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. Вып. 3. С. 42–49. (**Kiseleva G. A., Kolova K. A., Molchanova Y. W.** 2010. Polychaeta in the tangle of the algae on the aquatorium of Karadag. *Optimization and Protection of Ecosystems* 3: 42–49. [In Russian].)
- Киселёва Г. А., Коновалов В. С., Лапченко А. А., Колова К. А.** 2009. Видовой состав и динамика макрозообентоса в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. Вып. 20. С. 57–66. (**Kiselyova G. A., Konovalov W. S., Lapchenko A. A., Kolova K. A.** 2009. Species diversity and dynamics of the macrozoobenthos of associations of algae in Karadag Natural Reserve. *Optimization and Protection of Ecosystems* 20: 57–66. [In Russian].)
- Ковалёва М. А., Болтачева Н. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В.** 2014. Обрастания естественных твердых субстратов (скал) акватории Карадагского природного заповедника // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. Вып. 10. С. 77–81. (**Kovaleva M. A., Boltacheva N. A., Makarov M. V., Bondarenko L. V.** 2014. The fouling community on the natural hard substrata of Karadag Nature Reserve (the Black Sea). *Optimization and Protection of Ecosystems* 10: 77–81. [In Russian].)
- Колова К. А., Молчанова Ю. В., Киселёва Г. А.** 2011. Динамика видового богатства макрозообентоса в ассоциациях водорослей Карадагского природного заповедника // *Морський екологічний журнал*. Отд. вып. № 2. С. 37–42. (**Kolova K. A., Molchanova Yu. V., Kiselyova G. A.** 2011. Dynamics of species diversity of the macrozoobenthos of the algae tangle in Karadag Natural Reserve. *Marine Ecological Journal* Sep. Iss. 2: 37–42. [In Russian].)
- Копий В. Г.** 2014. Полихеты зоны псевдолиторали Карадага (Крым, Чёрное море) // Актуальные проблемы экологии в 2 частях. Часть 1. X международная научно–практическая конференция 1–3 октября 2014. – Гродно. С. 91–93. (**Kopiy V. G.** 2014. Polychaetes of the pseudolittoral zone of Karadag (Crimea, Black Sea). In: Actual problems of ecology In 2 hours. Part 1. X International Scientific Practical Conference. 1–3 October 2014. Grodno, pp. 91–93. [In Russian].)

- Копий В. Г.** 2017. Макрозообентос зоны псевдолиторали крымских заповедников // *Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН*. Т. 1(3). С. 29–37. (**Kopyi V. G.** 2017. Macrozoobenthos in the pseudolittoral zone of the Crimean Nature Reserves. *Proceedings of the T. I. Vyazemsky Karadag scientific station – Nature Reserve of the RAS*1(3): 29–37. [In Russian].)
- Копий В. Г.** 2018. Макрозообентос псевдолиторали // *Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма* / Ред. Н. С. Костенко. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ». С. 252–255. (**Kopyi V. G.** 2018. Macrozoobenthos of pseudolittoral In: N. S. Kostenko (Ed.). *The Biology of the Black Sea Offshore Area at the South–Eastern Crimea*. –Simferopol: PP “ARIAL”, pp. 252–255. [In Russian].)
- Копий В. Г.** 2019. Полихеты обрастаний в прибрежных акваториях заповедников Крыма и Кавказа // *Биота и среда заповедных территорий*. № 2. С. 48–65. (**Kopyi V. G.** 2019. Polychaetes of fouling substrates at the coastal marine reserves of the Crimea and the Caucasus. *Biota and Environment of the Protected Territories*. Iss. 2: 48–65. [In Russian].) <https://doi.org/10.25808/26186764.2019.92.22.004>
- Копий В. Г., Бондаренко Л. В.** 2009. Бентос биотопа песка зоны заплеска Карадага // *Заповедники Крыма. Теория, практика и перспективы заповедного дела в Черноморском регионе. Материалы V междунар. научно–практической конференции 22–23 октября 2009.* – Симферополь. С. 294–298. (**Kopyi V. G., Bondarenko L. V.** 2009. Benthos of the biotope of sand of splash zone of Karadag. In: Bagrov N. V. (Ed.). *The Nature Reserve of Crimea. Theory, Practice and Perspectives Conservation Business in the Black Sea Region. Proceedings of the 5th International Scientific Practical Conference, 22–23 October 2009*. Simferopol, pp. 294–298. [In Russian].)
- Копий В. Г., Бондаренко Л. В.** 2020. Атлас обитателей псевдолиторали Азово–Черноморского побережья Крыма. – Севастополь: Изд–во Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН. – 120 с. (**Kopyi V. G., Bondarenko L. V.** 2020. Atlas of the inhabitants of the pseudo–littoral of the Sea of Azov–Black Sea coast of Crimea. Sevastopol: IBBS, 120 pp. [In Russian].) <https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-1-1>.
- Костенко Н. С.** 2015. Гидробиологические исследования на Карадаге (обзор) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов (ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова). – Симферополь: Н. Орианда. С. 385–440. (**Kostenko N. S.** 2015. Hydrobiological research at the Karadag Mountain Area (Review). In: A. V. Gaevskaya and A. L. Morozova (Eds.). *100 years of the T. I. Vyazemsky’s Karadag Scientific Station: issue of scientific papers*. Simferopol: N. Orianda, pp. 385–440. [In Russian].)
- Костенко Н. С., Дикий Е. А., Заклецкий А. А.** 2008. Тенденции многолетних изменений фитоценозов «цистозирового пояса» Карадагского природного заповедника (Крым, Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. Т. 7 (3). С. 25–36. (**Kostenko N. S., Dikiy E. A., Zaklyotsky A. A.** 2008. Long–term changes in *Cystoseira* phytocenosis of Karadag Natural Reserve (Crimea, Black Sea). *Marine Ecological Journal* 7 (3): 25–36. [In Russian].)
- Лисицкая Е. В., Мурина В. В.** 2012. Биоразнообразие Polychaeta обрастания твёрдых субстратов (Карадаг, Чёрное море) // *Заповедники Крыма. Биоразнообразие и устойчивое развитие. тезисы докладов II международной научно–практической конференции 12–16 сентября 2012.* – Симферополь. – С. 201–204. (**Lisitskaya E. V., Murina V. V.** 2012. Biodiversity of Polychaeta fouling on solid substrates (Karadag, Black Sea). In: *The Nature Reserves of the Crimea. Biodiversity and Sustainable Development. Abstracts of reports of the II International Scientific Practical Conference 12–16 September 2012*. Simferopol, pp. 201–204. [In Russian].)
- Мазлумян С. А., Болтачёва Н. А., Ревков Н. К.** 2009. Изменение разнообразия бентоса в биотопе песка Карадагского природного заповедника (юго–восточное побережье Крыма // *Карадаг 2009: сборник научных трудов, посвящённый 95–летию Карадагской научной станции и 30–летию Карадагского природного заповедника НАН Украины* (ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова). – Севастополь: ЭКОСИ–Гидрофизика. – С. 382–400. (**Mazlumyan S. A., Boltachova N. A., Revkov N. K.** 2009. Changes of benthos diversity in the sand biotope (south–eastern Crimea). In: A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds.). *Karadag 2009, Collection of scientific papers dedicated to the 95th anniversary of the Karadag Research Station and 30th anniversary of the Karadag Natural Reserve of the National Academy of Sciences of Ukraine*. Sevastopol: ECOSI–Gidrofizika, pp. 382–400. [In Russian].)
- Мальцев В. И., Смирнова Ю. Д., Кондратьева Е. Н.** 2018. Результаты гидролого–гидрохимического мониторинга акватории Карадагского природного заповедника и прилегающих

- прибрежных мелководий в 2012–2018 гг. // *Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН*. Т. 4(8). С. 3–15. (Maltsev V. I., Smirnova Yu. D., Kandratiyeva E. N. 2018. Results of hydrological and hydrochemical monitoring of the water area of the Karadag Nature Reserve and adjacent near-shore shallow waters in 2012–2018. *Proceedings of T. I. Vyazemsky Karadag scientific station Nature Reserve of the RAS*4(8): 3–15. [In Russian].)
- Мильчакова Н. А.** 2015. Состояние макрофитобентоса Карадагского природного заповедника и прилегающих особо охраняемых природных территорий // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сборник научных трудов (ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова). – Симферополь: Н. Орианда. – С. 506–523. (Milchakova N. A. 2015. Current state of macrophytobenthos in Karadag Nature Reserve and adjacent objects of the marine protected area (Crimea, the Black Sea). In: Gaevskaya A. V., Morozova A. L. (Eds.). 100 years of the T. I. Vyazemsky Karadag research station. Simferopol: N. Orianda Publ, pp. 506–523. [In Russian].)
- Мильчакова Н. А., Александров В. В., Бондарева Л. В., Панкеева Т. В., Чернышёва Е. Б.** 2015. Морские охраняемые акватории Крыма. Научный справочник (ред. Мильчаковой Н. А.). – Симферополь: Н. Орианда. – 312 с. (Milchakova N. A., Aleksandrov V. V., Bondareva L. V., Pankeeva T. V., Chernysheva E. V. 2015. Marine protected areas of the Crimea. Scientific handbook (Ed. Milchakova N. A.). Simferopol: N. Orianda Publ, 312 pp. [In Russian].)
- Мурина В. В., Киселева Г. А., Костенко Н. С.** 2004. Видовой состав и количественное развитие многощетинковых червей из сообщества обрастаний волнореза пос. Курортное (Карадаг) // Сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАНУ. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ – С. 340–361. (Murina V. V., Kiseleva G. A., Kostenko N. S. 2004. Species composition and quantitative development of polychaete worms from the fouling community of the breakwater of the village. Resort (Karadag). In: Proceedings dedicated to 90th anniversary of T. I. Vyazemsky Karadag scientific station and 25th anniversary of Karadag Nature Reserve. Book 2. Simferopol. SONAT, pp. 340–361. [In Russian].)
- Рябушко Л. И., Бондаренко А. В., Балычева Д. С.** 2019. Особо охраняемые природные территории черноморского побережья Крыма (очерк) // *Биота и среда заповедных территорий*. № 2. С. 117–135. (Ryabushko L. I., Bondarenko A. V., Balycheva D. S. 2019. Specially Protected Natural Areas of the Black Sea Coast of Crimea (Essay). *Biota and Environment of Natural Areas* 2: 117–135. [In Russian].). <https://doi.org/10.25808/26186764.2019.49.13.008>
- Сёмкин Б. И., Горшков М. В.** 2010. Об оценке сходства и различия в серии флористических и фитоценологических описаний // *Комаровские чтения*. Вып. 57. С. 203–220. (Semkin B. I., Gorshkov M. V. 2010. About estimation of similarity and dissimilarity in series of floristic and phytocenotic lists. *Komarov Readings* 57: 203–220. [In Russian].)
- Синегуб И. А.** 2004. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Чёрном море у Карадага. Карадаг: гидробиологические исследования // Сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАНУ. Кн. 2. – Симферополь: СОНАТ. – С. 121–133. (Sinigub I. A. 2004. Macrofauna of upper rocky sublittoral in the Black Sea near Karadag. In: Proceedings dedicated to 90th anniversary of T. I. Vyazemsky Karadag scientific station and 25th anniversary of Karadag Nature Reserve. Book 2. Simferopol: SONAT, pp. 121–132. [In Russian].)
- Шаронов И. В.** 1952. Фауна скал и каменистых россыпей у Карадага // *Труды Карадагской биологической станции*. Вып. 12. С. 68–77. (Sharonov I. V. 1952. Fauna of rocks and stony placers near Karadag. *Proceedings of Karadag Scientific Station* 12: 68–77. [In Russian].)
- Fauchald K., Jumars P. A.** 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology – An Annual Review* 17: 193–284.
- Guérin J. P.** 1971. Modalités d'élevage et description des stades larvaires de *Polyophthalmus pictus* Dujardin (Annélide Polychète). *Vie Milieu* 22: 143–152.
- Ricevuto E., Vizzini S., Gambi M. C.** 2015. Ocean acidification effects on stable isotope signatures and trophic interactions of polychaete consumers and organic matter sources at a CO₂ shallow vent system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 468: 105–117. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.03.016>
- WoRMS Editorial Board.** 2022. World Register of Marine Species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2022–06–07. <https://doi.org/10.14284/170>