

Распространение *Phoronis* в биоценозах Черного и Азовского морей

Болтачева Н. А., Лисицкая Е. В., Ревков Н. К.

Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН
Севастополь, Россия
nboltacheva@mail.ru, e.lisitskaya@gmail.com, nrevkov@yandex.ru

На основании собственного материала, собранного в 2010–2022 годы, и литературных данных проанализировано распространение представителя рода *Phoronis* в биоценозах Черного и Азовского морей. Все обнаруженные форонисы отнесены к виду *Phoronis* cf. *psammophila*. Отмечены их эколого-морфологические отличия от типичных представителей вида из других морей. Черноморские экземпляры более мелкие: длина тела – до 16 мм, диаметр – 0,25–0,75 мм, длина щупалец – 0,25–1,65 мм, количество щупалец – 33–60, тогда как для *P. psammophila* из других морей указано 60–190 щупалец. Половозрелые особи имели длину тела от 6,5 мм. Актинотрохи черноморского форониса зарегистрированы в планктоне с мая по октябрь в диапазоне температур 17,6–25,6 °С. Максимальная встречаемость личинок (61,5 %) отмечена при температуре воды 20–21,9 °С. Расширены представления о батиметрических границах обитания форониса в Черном море – от 2 до 110 м. Вид впервые обнаружен в Азовском море, где он зарегистрирован при солёности воды 12,53–14,39 ‰, что расширяет солёностный диапазон обитания вида. Установлено, что в Азово-Черноморском бассейне форонис обитает преимущественно на сильно заиленных грунтах. Наибольшая плотность форониса – 1828 экз./м² – отмечена в западной части Каркинитского залива на глубине 35 м. В Черном море форонис зарегистрирован преимущественно в биоценозах *Mytilus galloprovincialis*, *Pitar rudis* и *Terebellides stroemi*, в Азовском море – в биоценозе с доминированием *Anadara kagoshimensis*.

Ключевые слова: зообентос, Phoronida, *Phoronis psammophila*, актинотроха, Черное море, Азовское море.

ВВЕДЕНИЕ

К типу Phoronida относятся исключительно морские широко распространенные в Мировом океане донные беспозвоночные, обитающие на заиленных грунтах и образующие в отдельных биотопах обширные поселения. В настоящее время данный тип животных включает 11 видов (Emig, de Mittelwahr, 2023). Однако, количество описанных в разное время видов личинок форонид (актинотрох *Phoronis*) превышает 30 (Temereva, Neretina, 2013; Temereva et al., 2016).

Впервые актинотроху *Phoronis*, в дальнейшем названную *Actinotrocha metschnikoffi*, из Одесского залива Черного моря описал И. И. Мечников (Metschnikoff, 1869, 1871, цит. по Selys-Longchamps, 1907). *Actinotrocha metschnikoffi* неоднократно находили в планктоне Новороссийской и Севастопольской бухт в конце 19 – начале 20-го века (Зернов, 1904, 1913), в 30-х годах 20-го века в Каркинитском заливе (Галаджиев, 1948). Взрослая форма этого форониса была описана как новый вид *Phoronis euxinicola* Selys-Longchamps, 1907. В течение длительного времени находки форонид в бентосе Черного моря относили именно к этому виду (Зернов, 1913; Киселева, 1968; Маринов, 1990; Северо-западная часть..., 2006; Petrova, Stoykov, 2013), впоследствии признанному «nomen nudum» (Emig, de Mittelwahr, 2023).

Исследования зообентоса Каркинитского залива и всей северо-западной части Черного моря показали довольно широкое распространение форониса, который был идентифицирован как *Phoronis psammophila* Cori, 1889 (Băcescu et al., 1971; Золотарев, Повчун, 1986; Повчун, 1990, 1992; Золотарев, 1994; Emig et al., 2003). У турецких берегов этот вид был впервые зарегистрирован в 2000 году (Emig et al., 2003). В тот же период С. С. Эмиг (Emig, 1982) синонимизировал личинку *Actinotrocha metschnikoffi* с *Actinotrocha sabatieri* Roule, 1896, которая является типичной личинкой *P. psammophila*.

У румынского побережья был указан и другой вид – *Phoronis hippocrepi* Wright, 1856 (Iacobescu, 1969, цит. по Băcescu et al., 1971). Однако, по мнению С. С. Emig, данная идентификация *P. hippocrepi* сомнительна, а обнаруженные образцы, вероятно, принадлежат *P. psammophila* (Emig et al., 2003).

В некоторых списках видов форонид для Черного моря помимо перечисленных двух видов указан третий – *Phoronis muelleri* Selys-Longchamps, 1903 (Темерева, 2017; Emig, de Mittelwahr, 2023). Данный вид известен для Средиземного моря (Emig et al., 2003; Çinar, 2014), однако сведений о его конкретных находках в Черном море нам найти не удалось. Таким образом, единственным видом, находки которого в Черном море подтверждены специалистами, является *P. psammophila* (Emig et al., 2003; Çinar, 2014).

Цель нашей работы – проанализировать распространение *Phoronis* в различных биоценозах Черного и Азовского морей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для наших исследований послужили сборы макрозообентоса из экспедиций НИС «Профессор Водяницкий» (рейсы № 64, 68, 70, 72, 84, 86, 90, 96, 103, 122) в 2010–2022 годы. Работы проведены на шельфе северной части Черного моря от берегов Румынии до Кавказского побережья (район Туапсе), а также в юго-западной части Азовского моря. Станции выполнены в диапазоне глубин от 10 до 137 м (табл. 1). Использованы материалы дночерпательных проб, собранных с 291 станции. Отбор донных осадков осуществляли с помощью дночерпателя «Океан-50» (площадь захвата 0,25 м²). Грунт промывали через сита с наименьшим диаметром 1 мм. Материал фиксировали 4 % раствором формалина. Пробы разбирали в лаборатории под микроскопом МБС-9, часть фиксированных экземпляров форонисов использовали для морфометрических исследований. В работе использованы архивные данные отдела экологии бентоса ИнБЮМ. Анализ батиметрического распределения форониса выполнен на материалах, собранных в северо-западной части Черного моря (153 станции). На каждый из рассмотренных диапазонов глубин, взятых с интервалом 20 м, приходилось от 10 до 66 станций.

Для анализа нахождения личинок форониса в планктоне использованы прибрежные сборы меропланктона (всего 286 проб), выполненные в 2010–2022 годы в бухтах юго-западного Крыма, в акватории поселков Качивели и Никита (Южный берег Крыма) и в прибрежье Карадага (юго-восточный Крым). Меропланктон собирали сетью Джеди с диаметром входного отверстия 36 см и ячейей мельничного газа 135 мкм, облавливали слой 0–10 м. Глубина на станциях отбора проб составляла 13–15 м. Материал разбирали в живом виде, используя микроскопы МБС-9 и Микмед-5. В пробах подсчитывали личинок форониса. Фотографии актинотрох выполнены фотокамерой «Sony cyber-shot 16.2». Встречаемость актинотрох в разные сезоны рассчитана на основании 134 проб, взятых на внешнем рейде Севастополя.

В данной работе мы обратили свое внимание на место форониса в составе различных комплексов донной фауны. В биоценотический анализ включены 72 станции, на которых присутствовал форонис. Рассмотрено вхождение форониса в биоценотические комплексы, выделенные как на основе процедуры многомерного анализа данных, так и по простому доминированию видов на станциях по методу В. П. Воробьева (1949). Многомерный анализ данных выполнен в пакете программ PRIMER (Cluster, MDS, SIMPER анализы) (Clarke, 1993; Clarke, Gorley, 2001). Выделение биоценотических комплексов (фаунистическая классификация) проведено на основе трансформированной (присутствие/отсутствие видов) матрицы данных по станциям. Для минимизации стресс-фактора (Clarke, 1993; Clarke, Gorley, 2001) учтены виды с встречаемостью более 10 % (отмечены на 7 и более станциях из 72). В качестве меры сходства станций использована статистика Брэя-Куртиса (Bray, Curtis, 1957). Определение руководящих видов выделенных пространственных группировок бентоса (комплексов) производилось на основе их вклада (по нетрансформированным значениям биомасс) во внутриклубочное сходство.

Таблица 1

Координаты станций, выполненных в 2010–2022 годы на НИС «Профессор Водяницкий» в Азово-Черноморском бассейне, на которых обнаружен форонис

№ рейса/ дата	№ станции	Координаты		Глубина, м	Грунт	№ рейса/ дата	№ станции	Координаты		Глубина, м	Грунт	
		°N	°E					°N	°E			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
64/ VII. 2010	15	45,01632	33,226867	70	И	84/ IV. 2016	26	44,860668	35,3234	51	И	
68/ XI. 2010	4	45,2986	31,38891	52	ИР	86/ VI. 2016	1	45,20325	33,10955	18	ИР	
	11	45,64033	30,6059	27	ИР		2	45,26433	32,898	44	ИР	
	15	46,08833	31,09883	34	И		3	45,6265	32,71033	28	ИП	
	16	45,98184	31,08953	35	И		7	45,74567	33,02983	20	ИР	
	19	45,50134	31,13704	46	ИР		8	45,75417	33,06533	14	ИР	
	23	45,96709	31,35875	22	ИП		39	45,52944	36,42517	11	И	
	26	45,95515	31,58244	23	ИР		48-а	44,88	33,35333	65	ИП	
	29	45,7458	31,58567	33	ИР		48	44,8799	33,3386	70	ИР	
70/ VII. 2011	7	44,32642	34,19455	33	ИП	90/ X. 2016	49	44,7885	33,45367	55	ИП	
	9	44,66805	35,3846	94	И		50	44,76617	33,3865	86	ИР	
	24	46,0582	31,222033	31	ИР		3	45,14667	33,12062	41	ИП	
	29	45,76	32,2433	35	ИР		4	45,20753	32,82515	55	И	
	30	45,81298	32,4892	35	И		5	45,08984	32,55284	81	И	
	31	45,91408	32,738683	26	И		9	45,29137	32,05017	50	И	
	34	45,9224	33,270767	11	ИР		17	45,834917	36,00925	12	И	
	36	45,89655	33,183567	11	И		20	45,499817	36,507867	11	ИР	
	38	45,78367	33,017833	19	И		23	44,061667	35,571667	23	И	
	39	45,68549	32,766033	27	И		96/ VII. 2017	2	45,60369	32,71745	26	ИР
	40	45,57849	32,5145	34	И			3	45,58768	32,76983	20	И
42	45,15297	33,11495	36	И	5	45,69628		32,76843	27	ИР		
43	45,04992	33,061117	87	И	6	45,72285		32,98145	20	ИР		
72/ V. 2013	4	44,5038	33,3506	102	И	8		45,78553	32,99762	20	И	
	5	33,4011	44,4712	104	ИР	9		45,73717	32,71747	28	ИП	
	8	34,984	44,7828	52	И	11		45,25415	32,51668	55	ИР	
	13	44,8339	35,3	63	И	12		45,22015	32,83478	56	ИП	
	14	44,8925	35,2358	39	И	13		45,26018	32,88137	45	И	
	26	45,5851	32,5189	30	ИР	15		44,8797	33,3581	74	И	
	30	45,5645	32,6733	25	ИР	16		44,6255	33,2328	110	И	
	31	45,6106	32,582	28	ИР	20	44,402317	33,698433	62	И		
	32	46,4198	31,159	20	ИР	28	44,871167	35,23855	51	ИР		
	47	45,0747	33,2365	37	ПР	39	44,529767	33,341267	102	И		

Таблица 1 (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
84/ IV. 2016	1	44,73223	33,26221	97	И		40	45,70037	32,46075	37	ИР
	2	44,766	33,38843	88	И	103/ IX. 2018	39	44,46483	33,59198	69	ИР
	3	45,70215	32,7665	27	И		131	44,15129	38,83814	95	ИР
	4	45,53893	32,44097	42	И	122/ VI. 2022	192	44,945923	35,286892	25	ИР
	20	44,9912	35,574718	31	И		199	44,948361	35,345593	30	И
	21	44,916385	35,582433	40	И		200	44,94503	35,372907	37	И

Примечание к таблице. И – ил; ИР – заиленный ракушечник; ИП – заиленный песок; ПР – песок с ракушечником.

РЕЗУЛЬТАТЫ

***Phoronis cf. psammophila* в бентали.** В бентосных пробах всего обнаружено 892 экземпляра *Phoronis*. Форонисы находились в тонких трубках, инкрустированных мелкими песчаными или илистыми частицами. Фиксированные особи – желтовато-белого цвета. У особей, хранившихся в формалине несколько месяцев, заметна розовато-оранжевая пигментация в проксимальной части щупалец лофофора (рис. 1 а).

Длина тела форонисов (без лофофора) составляла от 5 до 16 мм, в среднем – $9,7 \pm 0,6$ мм (n=31 экз.). Диаметр тела в основании лофофора – от 0,25 до 0,5 мм, в среднем – $0,33 \pm 0,01$ мм. Диаметр тела в области ампулы – от 0,3 до 0,75 мм, в среднем – $0,5 \pm 0,02$ мм. Число щупалец составляло 51 ± 2 (n=15 экз.). Медиальные и латеральные щупальца лофофора имели одинаковую длину – от 0,25 до 1,65 мм, в среднем $1 \pm 0,07$ мм (n=21 экз.). Лофофор переходного типа между овальным и подковообразным. У некоторых особей отмечены укороченные щупальца одной длины – можно предположить, что особи находились на стадии регенерации после их утери (рис. 1 б). У двух из промеренных особей в кроне щупалец лофофора были отмечены яйца, собранные в одно скопление (рис. 1 с). Размеры этих самок составляли 6,5 и 10,8 мм, диаметр яиц – 50–70 мкм. Самки были обнаружены в пробах, собранных на глубине 30–35 м в августе 2011 года (Каркинитский залив) и июне 2022 года (р-н Карадага).

Форонис был отмечен в пробах макрозообентоса, собранных в юго-западной части Азовского моря и практически на всей обследованной части шельфа Черного моря – на 76-ти из 291 выполненных станций (рис. 2). Он обнаружен на глубинах от 11 м до глубин, близких к предельным для обитания макрозообентоса в Черном море – 110 м.

Наиболее широко форонисы распространены на обширном шельфе северо-западной части Черного моря (СЗЧМ). Показатели его встречаемости и плотности поселений в этом районе различались на разных глубинах (рис. 3). Наибольшие средние значения плотности отмечены на глубине 20–39 м, с её увеличением плотность уменьшалась. Однако, встречаемость форониса на указанной глубине была ниже, чем на 80–99 м. Максимальная численность форониса (1828 экз./м²) отмечена в Каркинитском заливе на глубине 35 м.

Форонис предпочитает илистый грунт. Из всех станций, на которых он был обнаружен, на 48,6 % отмечен илистый грунт, на 38,9 % – заиленный ракушечник, на 11,1 % – заиленный песок и на 1,4 % станций – песок с ракушечником (см. табл. 1).

***Phoronis cf. psammophila* в пелагиали.** В планктонных пробах, собранных у черноморского побережья Крыма, обнаружены личинки форонид – актинотрохи *Phoronis*. Личинки встречались на разных стадиях развития (рис. 1 d, e). Размеры наиболее мелких личинок составляли 168–200 мкм, они имели шесть коротких щупалец, прозрачное тело с просвечивающимся кишечником и черными пигментными пятнами. Максимальный размер личинок, обнаруженных в планктоне и находящихся на более поздних стадиях развития, достигал 750 мкм. Эти актинотрохи имели более длинные щупальца, их число не превышало 14. Тело прозрачное, в полости тела просматривались органы пищеварения. По всему телу

хорошо заметны черные пигментные пятна, у основания щупалец – яркая оранжевая пигментация.

Исследования меропланктона в разных районах Крымского побережья в период 2010–2022 годы (см. рис. 2) показали следующее. В юго-западной части (акватория Севастополя – от Качи до Балаклавы) актинотрохи *Phoronis* встречались в планктоне в единичных экземплярах. Их максимальная численность (9 экз./м³) отмечена в мае 2011 года на внешнем рейде Севастопольской бухты, где глубина составляет 10–13 м. У южного берега Крыма (акватории поселков Качивели и Никита) за трехлетний период круглогодичного отбора проб личинки форонид зарегистрированы не были. В юго-восточной части у берегов Карадага, как и в юго-западной части Крыма, актинотрохи *Phoronis* в летний период встречались постоянно, но их численность не превышала 7 экз./м³.



Рис. 1. *Phoronis* cf. *psammophila*

a – общий вид с частью трубки и лофофор; *b* – передний конец особи на стадии регенерации; *c* – лофофор со скоплением яиц (ov) среди щупалец. Актинотроха *Phoronis* на разных стадиях развития: *d* – личинка с 6 щупальцами; *e* – личинка с 14 щупальцами. Мерная линейка: *a*, *b* – 40 мкм, *c*, *e* – 100 мкм; *d* – 50 мкм.

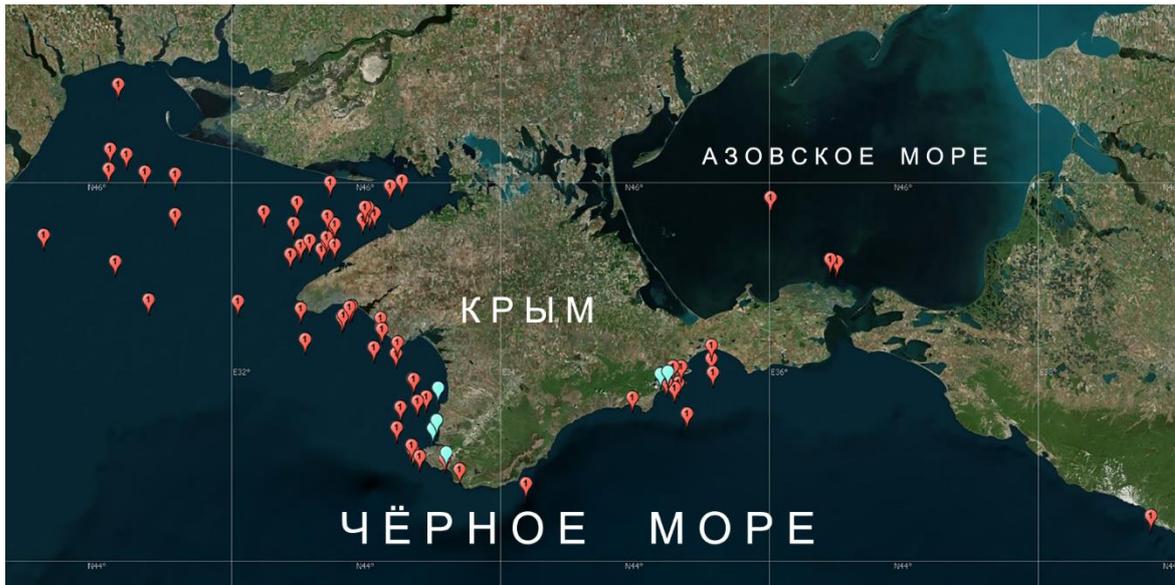


Рис. 2. Карта-схема мест обнаружения в Азово-Черноморском бассейне *Phoronis* cf. *psammophila* в бентосе (красные метки) и актинотрох *Phoronis* в планктоне (голубые метки)

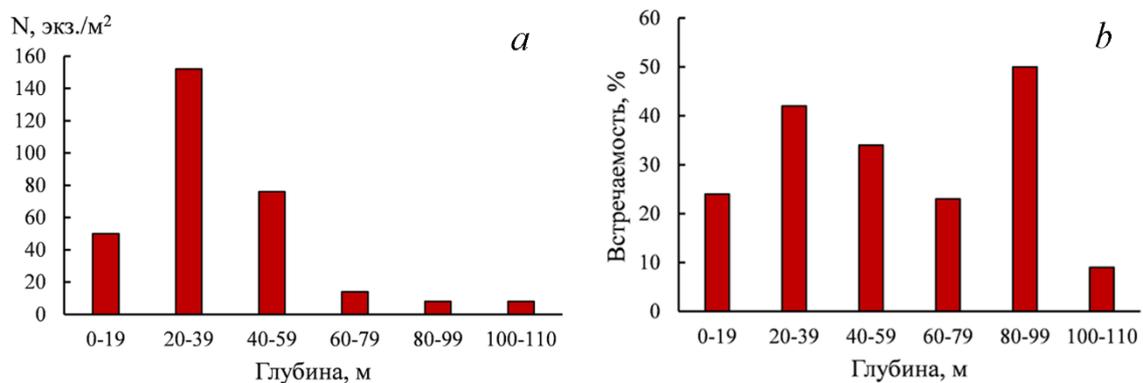


Рис. 3. Плотность (а) и встречаемость (б) *Phoronis* cf. *psammophila* на разных глубинах в северо-западной части Черного моря

В целом, актинотрохи *Phoronis* были зарегистрированы в планктоне с мая по октябрь. Сроки появления личинок существенно зависели от температуры воды. Актинотрохи появлялись в планктоне при прогреве воды до 17,6 °С, и встречались на 25 % выполненных при данных температурных условиях станциях. По мере возрастания температуры воды увеличивалась и встречаемость личинок – до 61,5 % в температурном диапазоне 20–21,9 °С. За весь период наблюдений при температуре воды ниже 17 °С и выше 25,6 °С личинки зарегистрированы не были (рис. 4).

***Phoronis* cf. *psammophila* в фаунистических комплексах и биоценозах.** Общий список видов, отмеченных в пробах совместно с форонисом довольно обширен. Он включает 208 видов, представляющих практически все таксоны в ранге типа, обычные для черноморской фауны: Annelida (58 видов Polychaeta и не идентифицированные до вида представители Oligochaeta), Arthropoda (49 видов), Mollusca (66), Bryozoa (8), Cnidaria (12), Echinodermata (3), Chordata (8). Представители Nemertea, Plathelminthes, Porifera до вида не идентифицированы.

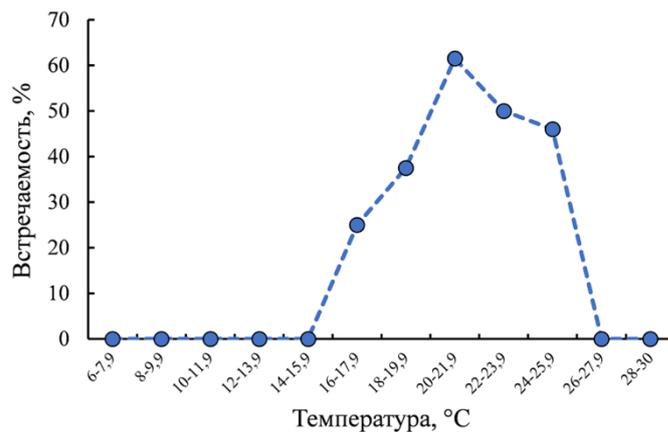


Рис. 4. Встречаемость актинотрох *Phoronis* при различной температуре воды в районе Севастополя в период 2010–2022 годы

По результатам иерархической кластеризации станций выделены два крупных фаунистических комплекса – кластеры станций А и В (представлены соответственно 30 и 29 станциями), два малочисленными комплекса – кластеры С и D (соответственно 9 и 3 станции) и одна маргинальная станция – обозначена как Е (рис. 5 а, b).

Комплексы А, В, С и Е – описывают фаунистическую привязку обитания форониса на шельфе Черного моря, комплекс D – на юго-западном участке Азовского моря. Станции комплекса В расположены в относительно глубоководной зоне (средняя глубина – 68 м) Крымского шельфа. Станции остальных фаунистических комплексов относительно мелководны, со средними глубинами: А – 28 м, С – 26 м, D – 11 м, Е – 18 м (рис. 6).

По доминирующим видам, оцененным по их вкладу во внутрикомплексное сходство (программа Simper) на основе нетрансформированных значений биомасс выделенные черноморские комплексы можно обозначить как: А – *Pitar rudis*, В – *Terebellides stroemi*, С – *Mytilus galloprovincialis* (табл. 2). Комплекс Е, отмеченный нами на одной станции, по доминирующему по биомассе виду может быть обозначен как *Gouldia minima*. Комплекс D, выделенный для станций Азовского моря, характеризовался доминированием *Anadara kagoshimensis*.

Выделяя биоценозы в районах обитания форониса с использованием метода В. П. Воробьева (1949) – по биомассе доминирующего вида – приходим к следующим выводам. Станции, на которых был встречен форонис, в 34 % случаев относились к биоценозу *Mytilus galloprovincialis*, в 18 % случаев – к биоценозу *Pitar rudis*, в 15 % – к биоценозу *Terebellides stroemi*. Средняя глубина в указанных биоценозах составляла 40, 27 и 72 м соответственно. На 4 % станций отмечено численное доминирование *Melinna palmata* Grube, 1870, на отдельных станциях доминировали *Nephtys hombergii*, *Gouldia minima* (Montagu, 1803), *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758), *Papillicardium papillosum* (Poli, 1791), *Tritia reticulata*, *Ciona intestinalis* (Linnaeus, 1767).

Наибольшая средняя плотность форониса (104 ± 79 экз./м²) зарегистрирована в биоценозе *Mytilus galloprovincialis*. В биоценозах *Pitar rudis* и *Terebellides stroemi* она составляла 73 ± 29 и 52 ± 34 экз./м² соответственно. В Азовском море на всех станциях на глубине 10–12 м зарегистрирован биоценоз *Anadara kagoshimensis*. Плотность форониса составляла 2–20 экз./м².

Из многощетинковых червей в биоценозе *Mytilus galloprovincialis* по численности преобладали *Prionospio cirrifera* Wirén, 1883 (средняя плотность 864 экз./м²), *Melinna palmata* (средняя плотность 4266 экз./м²), *Nephtys hombergii* (средняя плотность 161 экз./м²). На отдельных станциях доминировали *Aricidea (Strelzovia) claudiae* Laubier, 1967, *Heteromastus*

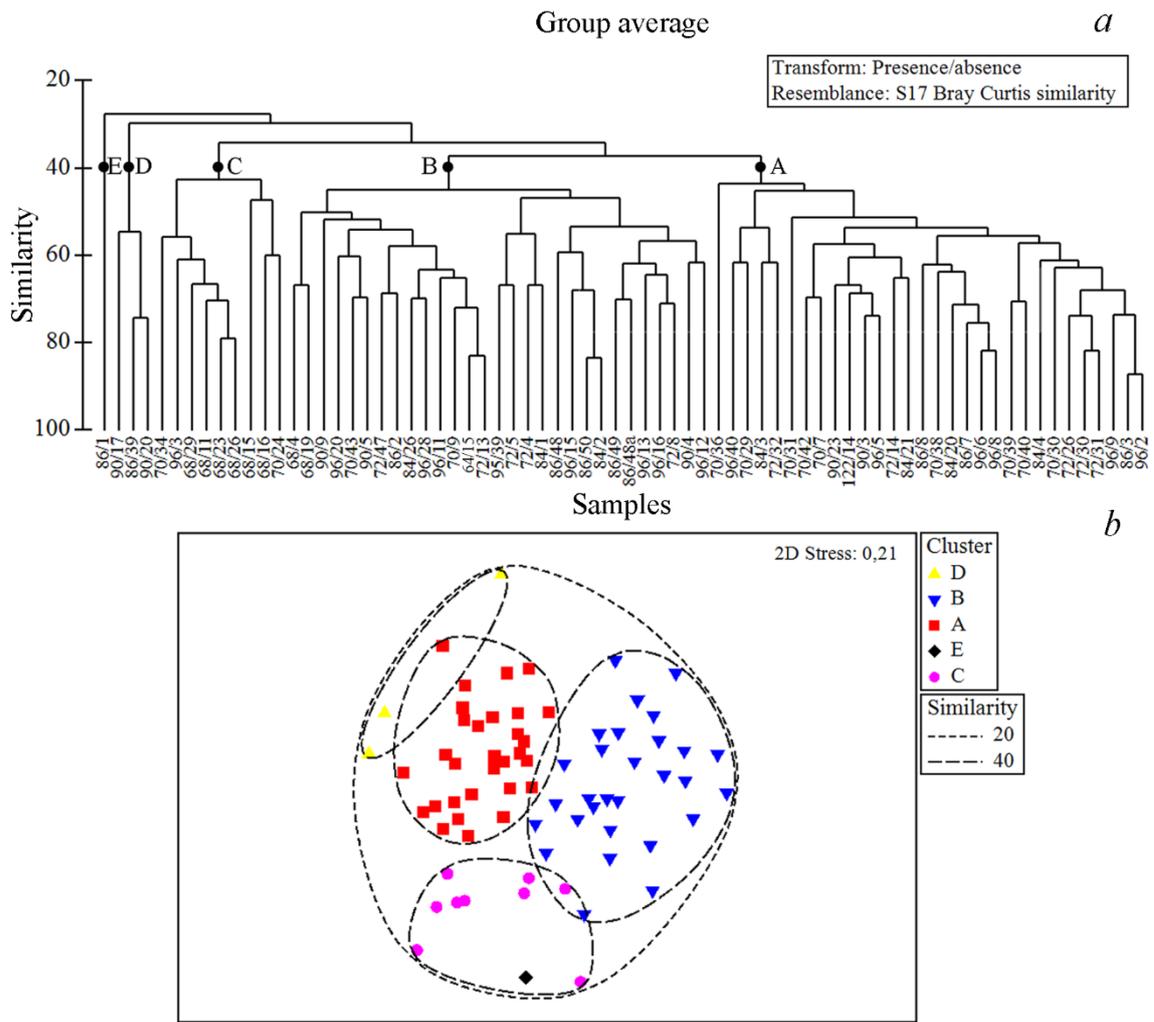


Рис. 5. Иерархическая кластеризация (а) и ординация станций (б), на которых обнаружен форонис
В дендрограмме указаны номера рейсов и станций.

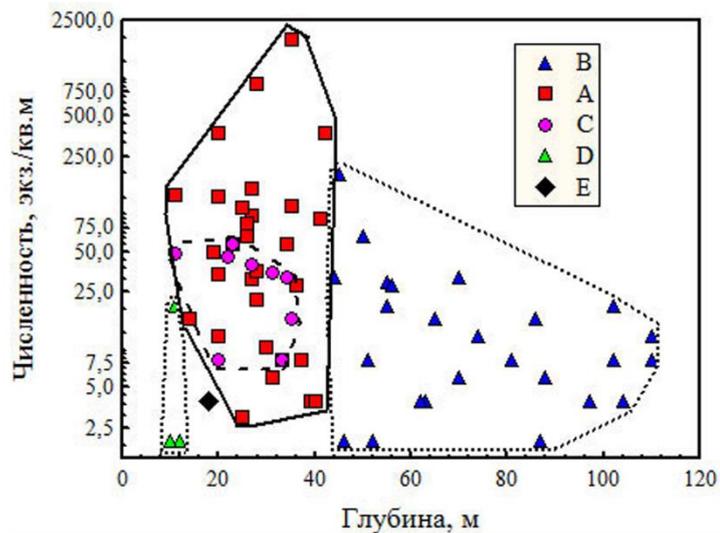


Рис. 6. Ординация численности форониса и его фаунистических комплексов по глубине

Таблица 2

Наиболее значимые виды в фаунистических комплексах, выделенных на основе процедуры многомерного анализа данных, и позиция в этих комплексах *Phoronis* cf. *psammophila*

Кластеры станций	Виды-лидеры по вкладу во внутрикмплексное сходство станций, %	Виды-лидеры по средней биомассе, г/м ²
A	<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795) – 42,59 <i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818 – 18,05 <i>Tritia reticulata</i> (Linnaeus, 1758) – 9,43 (<i>P. cf. psammophila</i> – 0,3/19)	<i>Mytilus galloprovincialis</i> (Linnaeus, 1758) – 86,03 <i>Pitar rudis</i> – 26,83 <i>Tritia reticulata</i> – 11,19 (<i>P. cf. psammophila</i> – 0,61/17)
B	<i>Terebellides stroemi</i> Sars, 1835 – 37,72 <i>Mytilus galloprovincialis</i> – 23,11 <i>Nephtys hombergii</i> – 18,35 (<i>P. cf. psammophila</i> – 0,24/16)	<i>Mytilus galloprovincialis</i> – 91,65 <i>Modiolula phaseolina</i> (R. A. Philippi, 1844) – 4,31 <i>Terebellides stroemi</i> – 4,07 (<i>P. cf. psammophila</i> – 0,02/36)
C	<i>Mytilus galloprovincialis</i> – 91,7 <i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791) – 2,99 <i>Asciidiella aspersa</i> (Müller, 1776) – 1,86 (<i>P. cf. psammophila</i> – 0,04/22)	<i>Mytilus galloprovincialis</i> – 181,63 <i>Asciidiella aspersa</i> – 14,56 <i>Polittitapes aureus</i> (Gmelin, 1791) – 8,84 (<i>P. cf. psammophila</i> – 0,04/32)
D	<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906) – 89,48 <i>Nephtys hombergii</i> – 6,00 <i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin, 1854) – 4,41 (<i>P. cf. psammophila</i> – 0,01/7)	<i>Anadara kagoshimensis</i> – 246,69 <i>Nephtys hombergii</i> – 13,56 <i>Amphibalanus improvisus</i> – 6,19 (<i>P. cf. psammophila</i> – 0,01/9)

Примечание к таблице. Для форониса после черты показана позиция в ранжированном ряду видов.

filiformis (Claparède, 1864), *Aonides paucibranchiata* Southern, 1914, *Dipolydora quadrilobata* (Jacobi, 1883). В биоценозе *Pitar rudis* численное преимущество было у *Aricidea claudiae* (средняя плотность 583 экз./м²), также доминировали *Nephtys hombergii*, *Heteromastus filiformis*, *Prionospio cirrifera*. В биоценозе *Terebellides stroemii* помимо самого доминанта среди полихет преобладали те же виды – *Nephtys hombergii*, *Aricidea claudiae*, *Melinna palmata*. Среди субдоминантов на отдельных станциях отмечены также *Eunereis longissima* (Johnston, 1840) и *Micronephthys longicornis* (Perejaslvtseva, 1891) (на илистых грунтах), *Sabellaria taurica* (Rathke, 1837) и *Lagis neapolitana* (Claparède, 1869) (на песках) и *Sigambra tentaculata* (Treadwell, 1941) (на заиленных ракушечниках). В Азовском море в биоценозе *Anadara kagoshimensis* отмечено доминирование *Nephtys hombergii*, *Polydora cornuta* Bosc, 1802, *Streblospio gynobranchiata* Rice & Levin, 1998.

ОБСУЖДЕНИЕ

У трех видов форонид, когда-либо указанных для Черного моря, имеются определенные морфологические и экологические особенности. Все собранные в период нашего исследования форонисы обнаружены на заиленных рыхлых грунтах. При изучении фауны жестких субстратов Крымского побережья представители форонид зарегистрированы не были (Болтачева и др., 2015). В то же время, для румынского побережья Черного моря приведен вид *Phoronis hippocreperia* (Băcescu et al., 1971; Emig et al., 2003), который является перфоратором, обитает на камнях, раковинах моллюсков (Emig, 1982). В период размножения у *P. hippocreperia* образуются два скопления эмбрионов в лофофоральной полости (Emig, 1979). У обнаруженных нами особей отмечено одно скопление эмбрионов, что характерно для *P. psammophila* (Темерева, Малахов, 2009). У третьего вида, фигурирующего в списках видов форонид Черного моря – *Phoronis muelleri* – при размножении яйца свободно выметываются в воду, скопления эмбрионов в лофофоре не образуются (Emig, 1982; Temereva, Malakhov, 2012). Кроме этого, данный вид характеризуется различной длиной щупалец лофофора, тогда

как у *P. psammophila* все щупальца одинаковой длины (Emig, 1979). У всех проанализированных нами экземпляров щупальца были равной длины. Мы не проводили гистологических исследований, необходимых для корректной идентификации форонисов, однако, учитывая перечисленные выше морфологические и экологические особенности, обнаруженные нами экземпляры соответствуют лишь одному из трех, указанных для Черного моря видов, и мы полагаем, что это – *P. cf. psammophila*.

Сравнивая полученные нами данные с описанием *P. psammophila*, можно отметить ряд морфометрических особенностей. Для данного вида указаны следующие размеры тела: длина – до 80–190 мм, диаметр – 0,5–2 мм, длина щупалец 1,5–2,5 мм (Emig, 1979; Темерева 2017). Черноморские экземпляры более мелкие: длина тела – до 16 мм, диаметр – 0,25–0,75 мм, длина щупалец – 0,25–1,65 мм. Отчасти это может быть связано с методами фиксации, так как известно, что при фиксировании длина тела форонисов уменьшается в 2–2,5 раза (Selys-Longchamps, 1907). Возможно, меньшие размеры *P. psammophila* в Черном море по сравнению с другими морями связаны с пониженной соленостью воды в Азово-Черноморском бассейне (14–18 ‰). Количество щупалец также отличается – черноморские экземпляры имели 33–60, для *P. psammophila* из других морей указано 60–190 щупалец (Emig, 1979; Темерева, 2017). Форониды, обнаруженные Е. Н. Темеревой (2020) у Кавказского побережья Черного моря и определенные ею как *P. psammophila*, также имели морфологические признаки (длина тела 8–10 мм и диаметр 0,16–0,3 мм, число щупалец 40, строение лофофотра), отличающие их от типичных представителей вида. Автор предположила, что это были молодые (возможно, недавно метаморфизовавшие) экземпляры. В наших сборах были обнаружены половозрелые особи, имеющую в лофофотрах скопления эмбрионов, поэтому можно допустить, что половозрелость у данного вида в Черном море наступает при довольно маленьких размерах тела – от 6,5 мм и более.

Известно, что в Средиземном море (залив Марселя) форонисы *P. psammophila* со зрелыми гонадами встречаются в весенне-летний период, а их максимальная встречаемость в 1970 году (70–80 %) отмечена в июне-июле (Emig, 1982). О размножении форонисов можно судить по наличию их личинок в планктоне. Известно, что актинотрох *Phoronis* в Черном море отмечали в 1902–1912 годы ежегодно в мае – августе (Зернов, 1904, 1913). В различных участках СЗЧМ, в том числе в Каркинитском заливе и Придунайском районе, актинотрохи *Phoronis* были отмечены в небольших количествах в летние сезоны 1930-х и 1973–2003 годы (Галаджиев, 1948; Северо-западная часть..., 2006). В сентябре–октябре 1984 года актинотрохи форониса были обнаружены в юго-западной части Черного моря (Прибосфорский район) (Мурина, Казанкова, 1987). В западной части Каркинитского залива в 1932 году максимальная численность актинотрох (*Actinotrocha metschnikoffi*) – 25 экз./м³ – была отмечена в августе (Галаджиев, 1948). В августе 2011 года актинотрохи были обнаружены в планктоне Феодосийского и Каркинитского заливов, где их численность достигала соответственно 11 и 63 экз./м³ (устное сообщение Ю. А. Загородней). В наших материалах численность личинок форониса у западных и восточных берегов Крыма не превышала 7 экз./м³. Они встречались в планктоне с мая по октябрь, с максимальной плотностью в июне – июле. Температурный диапазон нахождения в планктоне личинок форониса – 17,6–25,6 °С, максимальная встречаемость актинотрох (61,5 %) отмечена при температуре воды 20–21,9 °С.

С начала 20-го века и до 60-х годов представителей *Phoronis* в бентосе Черного моря находили в единичных экземплярах и считали достаточно редкими (Зернов, 1913; Прокудина, 1952; Киселева, Славина, 1966; Киселева, 1968; Vacescu et al., 1971). Они были отмечены в бентосе у берегов Румынии (Văcescu et al., 1971), в Одесском регионе (Северо-западная часть..., 2006), Севастопольской бухте (Зернов, 1913), у берегов юго-восточного Крыма (район Карадага) (Прокудина, 1952), у берегов Кавказа в районе Анапы (Миловидова, 1967), Туапсе и от Адлера до Батуми (Киселева, Славина, 1966; архивн. данные). Их относили либо к *Phoronis euxinicola* (Киселева, Славина, 1966; Миловидова, 1967; Киселева, 1968; Маринов, 1990; Северо-западная часть..., 2006), либо к *Phoronis* sp. (Прокудина, 1952; Киселева, 1981, 1985; Золотарев, Повчун, 1986). Для побережья Болгарии в этот период они не были известны

(Вълканов, 1957). Следует отметить, что в сводном списке видов беспозвоночных СЗЧМ указано, что к 1960-м годам в этом районе были отмечены лишь актинотрохи, находки взрослого форониса были известны лишь южнее острова Змеиный в румынских водах (Виноградов и др., 1967). В этот же период у западных берегов Крыма данный вид тоже не был отмечен (Киселева, Славина, 1964).

Результаты исследований зообентоса в 1980-х годах показали широкое распространение *Phoronida* в Черном море. Форонисы были обнаружены у южного берега Крыма в Ялтинском заливе, где их средняя плотность достигала 190 экз./м² (Киселева, 1985). Вид стал массовым у Болгарского побережья, его численность достигала 450 экз./м² (Маринов, 1990). В 1979–1989 годы было отмечено широкое распространение форониса и в СЗЧМ, где он входил в состав многих биоценозов, причем, в некоторых его средняя плотность достигала 216–236 экз./м² (Золотарев, Повчун, 1986; Повчун, 1990; Золотарев, 1994). Форонисов из этих сборов С. С. Emig определил как *P. psammophila* (Повчун, 1987, 1990; Золотарев, 1994; Emig et al., 2003). Указанное увеличение численности и более широкое распространение форонисов могло быть связано с повышением эвтрофирования вод Черного моря в тот период. Ответной реакцией экосистем бентали на органическое обогащение придонных вод (при условии их хорошей аэрации) явилось увеличение численности и биомассы бентоса и, в особенности, видов-фильтраторов (Ревков, 2011; Болтачева, Заика, 2018), к которым и относятся форониды. В СЗЧМ этот процесс проявился наиболее ярко, к тому же в этом регионе было отмечено заиление обширных площадей дна вследствие донного тралового промысла (Самышев, Золотарев, 2018), что, возможно, способствовало формированию благоприятного субстрата для распространения форониса.

Исследования в начале 21 века расширили сведения об ареале *P. psammophila* в Черном море. Вид был отмечен в турецких водах у Трапезунда (Emig et al., 2003), в озере Донузлав (Западный Крым) (Болтачева и др., 2002; Ревков и др., 2021), в Керченском проливе и побережье Керченского полуострова (Терентьев, 2001; Терентьев, Колесников, 2021). По устному сообщению С. В. Алёмова, в 2009 году в Керченском проливе (район острова Тузла) плотность поселений форониса достигала 563 экз./м². Было подтверждено наличие *P. psammophila* в донных биоценозах у кавказского побережья (Темерева, 2017, 2020). Форонисов по-прежнему находили у берегов Болгарии, но авторы относили их к несуществующему (не валидному) виду *P. euxinicola* (Stoykov, Uzunova, 2001; Petrova, Stoykov, 2013).

Наши исследования подтвердили широкое распространение форониса – от берегов Румынии до Кавказского побережья. При этом, новыми стали сведения о его обитании у западных берегов Крыма – от Севастополя до мыса Тарханкут. Форонис впервые был отмечен в юго-западной части Азовского моря, что явилось следствием повышения его солености с соответствующими элементами понтизации фауны (Болтачева и др., 2022).

P. psammophila – космополит, тропическо-низкобореальный вид, широко распространенный в Тихом, Атлантическом и Индийском океанах, в Средиземном море у побережья Испании, Италии, Турции, Греции, Кипра (Emig et al., 2003; Темерева, 2017; Emig, de Mittelwahr, 2023). Вид является мелководным, в Средиземном море его находки ограничены глубинами 0,5–69 м (Emig et al., 2003). В северо-западной части Черного моря *P. psammophila* был зарегистрирован на глубинах до 89 м (Самышев, Золотарев, 2018). В материалах из рейсов НИС «Профессор Водяницкий» форонисы обнаружены в диапазоне глубин 11–110 м, при этом глубоководные находки сконцентрированы в районе юго-западного Крыма. У Кавказского побережья вид обнаружен на глубине 95 м. На небольшой глубине (2–10 м) форонисы обнаружены в районе Севастополя – в Севастопольской, Балаклавской (наши неопубликованные данные), Камышовой (устное сообщение С. В. Алёмова) бухтах и в озере Донузлав (Ревков и др., 2021).

P. psammophila – эвритермный вид, в Средиземном море отмечен в диапазоне температур от 0 до 28 °С (Emig, 1966). В районах обнаружения форониса в Черном море температура поверхностного слоя вод меняется от 0 °С в зимний сезон до 28–29 °С в летний, на глубине 35–40 м температура колеблется от 8 до 13 °С, глубже 50–55 м залегает квазиоднородный

слой с температурой воды около 8 °С (Иванов, Белокопытов, 2011). То, что форонисы распространены не только на малых глубинах, но и на глубине 50–110 м при постоянной низкой температуре, позволяет предположить, что здесь они находятся в зоне выселения, так как размножение этого вида при такой температуре не происходит. *P. psammophila* обитает при солёности от 18,0 (Чёрное море) до 38,5 ‰ (Средиземное море) (Emig et al., 2003). Нами в Азовском море форонисы обнаружены и при солёности 12,53–14,39 ‰ (Болтачева и др., 2022).

Считается, что *P. psammophila* предпочитает мелкозернистые, иногда заиленные пески (Темерева, 2017). Именно на песках отмечена наибольшая плотность этого вида – 18000 экз./м², однако он встречается и на илистых грунтах, ракушечнике, в зарослях морских трав *Zostera*, *Posidonia*, *Cymodocea* (Emig, 1982; Emig et al., 2003). Показано, что содержание $C_{орг}$ в некоторой степени влияет на численность *P. psammophila* (Emig, 1966). По нашим данным на черноморском шельфе форонис обитает преимущественно на илистых или сильно заиленных грунтах. Лишь на 11,1 % станций, где был обнаружен форонис, грунты были представлены слабо заиленным песком. Его наибольшая плотность – 1828 экз./м² – отмечена в западной части Каркинитского залива на илистом с примесью крупного ракушечника грунте (глубина 35 м). В Севастопольской и Балаклавской бухтах форонис также обнаружен на илистых грунтах, в ряде случаев, имеющих признаки сероводородного заражения (наши неопубликованные данные). В Донузлаве форонис найден на устричниках, а также в зарослях харовых водорослей *Lamprothamnium papulosum* (K. Wallroth) J. Groves, 1916 (Болтачева и др., 2002; Ревков и др., 2021). У Турецкого побережья Чёрного моря *P. psammophila* отмечен в зарослях *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, 1870 (Emig et al., 2003). Анализ распределения форониса в Одесском регионе (СЗЧМ) показал, что на илистых грунтах его встречаемость составляет 39,6 %, на ракушечнике – 2,9 %, на чистых песках вид не был зарегистрирован (Воробьева и др., 2017).

В настоящее время форонис в Чёрном море стал массовым видом и входит в состав различных биоценозов. Его обнаружение в диапазоне глубин 11–110 м, охватывающем практически всю обитаемую для макрозообентоса зону черноморской бентали, свидетельствует о широкой экологической валентности данного вида и возможности вхождения в различные локальные и поясные донные биоценозы, формирующие вертикальную структуру черноморской бентали. Результаты оценки вхождения форониса в различные биоценотические комплексы/биоценозы бентали с помощью методов многомерной статистики и методом Воробьева оказались в определённой мере сходными. Как в первом, так и во втором случае мы имеем дело с одними и теми же наиболее значимыми ценозообразующими видами: *Pitar rudis*, *Terebellides stroemi* и *Mytilus galloprovincialis*. Однако, каждый из обозначенных комплексов/биоценозов представлен разным количеством формирующих их станций. Так комплекс и биоценоз *Pitar rudis* образованы соответственно 30 и 13, *Terebellides stroemi* – 29 и 11, *Mytilus galloprovincialis* – 9 и 23 станциями из их общего массива. Методическая суть различия указанных двух методов заключается в том, что в первом (основан на методах многомерной статистики) за основу берётся сходство станций по набору обнаруженных на них видов, а затем определяется вид, который может претендовать на роль лидера выделенной группировки. По второму методу станцию напрямую относят к определённому биоценозу по доминирующему на ней по биомассе виду. Приведенные нами краткие пояснения указывают на важность учета методических подходов при сравнительном анализе материалов, получаемых разными исследователями.

В СЗЧМ в 1979–1989 годы *P. psammophila* чаще всего встречался на илистых и ракушковых грунтах в биоценозе мидии (Самышев, Золотарев, 2018). Интересно, что весной 1982 года здесь на месте подвергнувшегося замору биоценоза мидии возник временный биоценоз *P. psammophila*, в котором форонис был видом, доминирующим как по численности, так и по сырой массе (Самышев, Золотарев, 2018). У южного берега Крыма (прибрежье Ялты) в биоценозе мидии средняя плотность форониса достигала 190 экз./м² (Киселева, 1985). Довольно часто этот вид встречался в биоценозе *Terebellides stroemi*, характерном для илистых грунтов на глубине более 40 м. Высокую встречаемость форониса (до 40 %) в этом

биоценозе указывали и ранее (Повчун, 1990; Самышев, Золотарев, 2018). Форонис характерен для биоценозов *Melinna palmata* и *Nephtys hombergii*, также приуроченных к илистым грунтам. В 80-х годах 20-го века встречаемость данного вида в указанных биоценозах составляла 100 и 67 % соответственно (Самышев, Золотарев, 2018). В Каркинитском заливе в течение ряда лет выделяли биоценоз *Abra nitida*, в котором отмечали высокие значения численности (216 экз./м²) и встречаемости (100 %) форониса (Золотарев, Повчун, 1986; Самышев, Золотарев, 2018). Форонис обнаружен в этом биоценозе в Каркинитском заливе и нами. Как и в исследованиях прошлых лет (Киселева, Славина, 1966; Миловидова, 1967; Терентьев, 2001; Самышев, Золотарев, 2018), так и в настоящее время он зарегистрирован в биоценозах *Chamelea gallina* и *Gouldia minima*. У берегов юго-восточного Крыма форонис впервые отмечен нами в характерном для данного района биоценозе *Pitar rudis*.

Кроме перечисленных выше видов полихет-доминантов *Melinna palmata*, *Terebellides stroemi*, *Nephtys hombergii*, форонисы часто встречались совместно с *Prionospio cirrifera*, *Heteromastus filiformis*, *Aricidea claudiae*, *Dipolydora quadrilobata*. Все эти полихеты являются обитателями илистых или сильно заиленных грунтов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании анализа эколого-морфологических особенностей форонисов можно прийти к выводу, что обнаруженные нами экземпляры соответствуют виду *P. cf. psammophila*, однако, отмечены некоторые отличия от типичных представителей вида. Черноморские экземпляры гораздо более мелкие: длина тела – до 16 мм, диаметр – 0,25–0,75 мм, длина щупалец – 0,25–1,65 мм. Количество щупалец также отличается – черноморские экземпляры имели 33–60, а для *P. psammophila* из других морей указано 60–190 щупалец. Отмечены половозрелые особи с длиной тела от 6,5 мм. Актинотрохи *Phoronis* встречались в планктоне с мая по октябрь в диапазоне температур 17,6–25,6 °С. Максимальная встречаемость личинок (61,5 %) зарегистрирована при температуре воды 20–21,9 °С.

В настоящее время *P. cf. psammophila* широко распространен в Черном море – от берегов Румынии до кавказского побережья в диапазоне глубин 2–110 м. Нами впервые этот вид отмечен в Азовском море при более низкой, чем в Черном море солёности (12,53–14,39 ‰). В Азово-Черноморском бассейне форонис обитает преимущественно на илистых или сильно заиленных грунтах. Его наибольшая плотность – 1828 экз./м² – отмечена в западной части Каркинитского залива на заиленном крупном ракушечнике на глубине 35 м. В Черном море основными биоценозами обитания форониса являются *Mytilus galloprovincialis*, *Pitar rudis* и *Terebellides stroemi*, в Азовском море – биоценоз *Anadara kagoshimensis*.

Благодарности. Выражаем благодарность за помощь в сборе материала научным сотрудникам ИнБЮМ Д. В. Подзоровой, С. В. Щурову, О. А. Трощенко.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам: «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0) и «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0).

Список литературы

- Болтачева Н. А., Колесникова Е. А., Ревков Н. К. Фауна макрозообентоса лимана Донузлав (Черное море) // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 10–15.
- Болтачева Н. А., Ковалева М. А., Макаров М. В., Бондаренко Л. В. Многолетние изменения макрофауны скал в зоне верхней сублиторали у Карадага (Чёрное море) // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского: сб. науч. тр. / [Ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова]. – Симферополь, 2015. – С. 530–548.

- Болтачева Н. А., Заика В. Е. Моллюски *Chamelea gallina* и *Mytilus galloprovincialis* верхней сублиторали: многолетние изменения // Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма / [Ред. Н. С. Костенко]. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – С. 87–96.
http://karadag.com.ru/static/media/images/books/nature_and_history/THE%20BIOLOGY%20OF%20THE%20BLACK%20SEA.pdf
- Болтачева Н. А., Ревков Н. К., Надольный А. А., Аннинская И. Н. Донная фауна юго-западной части Азовского моря. Таксономический состав и биоценотическая организация макрозообентоса в 2016–2017 гг. // Морской биологический журнал. – 2022. – Т. 7, № 2. – С. 3–22. <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.01>
- Виноградов К. А., Лосовская Г. В., Каминская Л. Д. Краткий обзор видового состава беспозвоночных северо-западной части Черного моря (по систематическим группам) // Биология северо-западной части Черного моря. – Киев: Наукова думка, 1967. – С. 177–201.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря // Труды АзЧерНИРО. 1949. – Вып. 13. – 193 с.
- Воробьева Л. В., Кулакова И. И., Синегуб И. А. и др. Одесский регион Черного моря: гидробиология пелагиали и бентали / [Ред. Б. Г. Александров]. – Одесса: Астропринт, 2017. – 324 с.
- Вълканов А. Каталог на нашата черноморска фауна // Трудове на Морската биологична станция. – 1957. – Т. 19. – С. 1–61. (на болгарском).
- Галаджиев М. А. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в районе южного берега Крыма // Труды Севастопольской биологической станции. – 1948. – Т. 6. – С. 173–223.
- Зернов С. А. К вопросу о годичной смене планктона у Севастополя // Известия Императорской Академии Наук. – 1904. – Т. XX, № 4. – С. 119–134.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Императорской Академии наук. – 1913. – Сер. 8. – Т. 32, № 1. – 299 с.
- Золотарев П. Н. Структура биоценозов бентали Северо-Западной части Черного моря и ее трансформация под воздействием антропогенных факторов: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.10 Гидробиология. – Керчь: ЮГНИРО. – 1994. – 16 с.
- Золотарев П. Н., Повчун А. С. Макрозообентос глубоководной части Каркинитского залива Черного моря // Экология моря. – 1986. – Вып. 22. – С. 48–57. <https://repository.marine-research.ru/items/feefe725-527a-4b8f-ad13-e004444bd834>
- Иванов В. А., Белокопытов В. Н. Океанография Черного моря. – Севастополь: Морской гидрофизический институт, 2011. – 212 с.
- Киселева М. И. Класс форонида-Phoronioidea // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Т. 1: Свободноживущие беспозвоночные: простейшие, губки, кишечнорастворные, черви, щупальцевые. – Киев, 1968. – С. 418–420.
- Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. – Киев: Наукова думка, 1981. – 165 с. <https://repository.marine-research.ru/items/18a45e11-1f8b-4ddc-937d-42f68b777b42>
- Киселева М. И. Характеристика донных сообществ Ялтинского залива в разные сезоны 1979–82 гг. – Севастополь, 1985. – 31 с. – Деп. в ВИНТИ 28.03.85, No 2165-85 Деп. <https://rest.marine-research.ru/api/core/bitstreams/021b431b-8d8e-474c-be7a-acc058f60462/content>
- Киселева М. И., Славина О. Я. Донные биоценозы у западного побережья Крыма // Труды Севастопольской биологической станции. – 1964. – Т. 15. – С. 152–177.
- Киселева М. И., Славина О. Я. Количественное распределение макробентоса у побережья Кавказа. // Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. – Киев: Наукова думка, 1966. – С. 55–74.
- Маринов Т. М. Зообентосът от Българския сектор на Черно море. – София: Издателство на българската академия на науките, 1990. – 195 с. (на болгарском).
- Миловидова Н. Ю. Донные биоценозы бухт северо-восточной части Черного моря // Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. – Киев: Наукова думка, 1967. – С. 3–17.
- Мурина Г.-В. В., Казанкова И. И. Личинки донных беспозвоночных в планктоне Черного моря // Экология моря. – 1987. – Вып. 25. – С. 30–37.
- Повчун А. С. Формирование сообщества черноморской мидии. Сообщение I // Экология моря. – 1987. – Вып. 27. – С. 18–27.
- Повчун А. С. Изменения донных сообществ Каркинитского залива Черного моря за 50 лет // Гидробиологический журнал. – 1990. – Т. 26, № 5. – С. 20–27.
- Повчун А. С. Изменения донных сообществ Каркинитского залива // Многолетние изменения зообентоса Черного моря / [Ред. Заика В. Е.]. – Ин-т биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины. – Киев: Наукова думка, 1992. – С. 105–137.
- Прокудина Л. А. Каталог фауны и флоры Черного моря района Карадагской биологической станции // Труды Карадагской биологической станции. – 1952. – Вып. 12. – С. 116–126.
- Ревков Н. К. Макрозообентос украинского шельфа Черного моря. Современное состояние зооресурсов бентали Азово-Черноморского бассейна. В книге: Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / [Ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская, Г. Е. Шульман, Ю. А. Загородняя]. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 140–162.
- Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Ревкова Т. Н., Бондаренко Л. В., Щуров С. В., Лукьянова Л. Ф. Донная фауна озера Донузлав (Черное море) в условиях промышленной добычи песка // Экосистемы. – 2021. – № 27. – С. 5–22.

- Самышев Э. З., Золотарев П. Н. Механизмы антропогенного воздействия на бенталь и структуру донных биоценозов северо-западной части Черного моря. – Севастополь: ООО «Колорит», 2018. – 208 с. DOI: 10.21072/978-5-6042012-2-0 <https://rest.marine-research.ru/api/core/bitstreams/4f277018-34d2-42a2-937e-f383c69fa9af/content>
- Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / [Ред. Зайцев Ю. П., Александров Б. Г., Миничева Г. Г.]. – Киев: Наук. Думка, 2006. – 701 с.
- Темерева Е. Н. Синописис мировой фауны форонид (Phoronida). Научный доклад. – Москва, 2017. – 73 с. <https://publications.hse.ru/mirror/pubs/share/direct/313103520?ysclid=lomkr8f0c9980666175>
- Темерева Е. Н. Форониды Черного моря // Сборник тезисов II Всероссийской научно-практической школы-конференции «Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана» 28 сентября – 02 октября 2020 г. Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН Республика Крым, пгт. Курортное. – 2020. – С. 245–247.
- Темерева Е. Н., Малахов В. В. Развитие форонид (Phoronida, Lophophorata) // Ученые записки Казанского Государственного университета. – 2009. – Т. 151, кн. 2. – Естественные науки. – С. 8–33.
- Терентьев А. С. Биоценоз *Chamelea* на шельфе Опуцкого природного заповедника // Заповедники Крыма на рубеже тысячелетий. – Симферополь, 2001. – С. 115–117.
- Терентьев А. С., Колесников М. В. Донные сообщества Керченского пролива Черного моря // Труды ГОИН. – 2021. – Вып. 222. – С. 251–270.
- Băcescu M., Müller G. I. & Gomoiu M. T. Foronide. In: Ecologia Marine – cercetari de ecologie bentala in Marea Neagra // Editions de l'Académie de la République Socialiste de Roumanie, 1971. – Vol. 4. – P. 241 (357 pp.) (in Roumanian).
- Bray J. R., Curtis J. T. An ordination of the upland forest communities of South Wisconsin // Ecol. Monogr. – 1957. – Vol. 27. – P. 325–347.
- Çinar M. E. Checklist of the phyla Platyhelminthes, Xenacoelomorpha, Nematoda, Acanthocephala, Myxozoa, Tardigrada, Cephalorhyncha, Nemertea, Echiura, Brachiopoda, Phoronida, Chaetognatha, and Chordata (Tunicata, Cephalochordata, and Hemichordata) from the coasts of Turkey // Turkish Journal of Zoology. – 2014. – Vol. 38. – P. 698–722.
- Clarke K. R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Australian Journal of Ecology. – 1993. – Vol. 18. – P. 117–143.
- Clarke K. R., Gorley R. M. PRIMER v5: User Manual. – Tutorial. Primer-E: Plymouth. – 2001. – 92 p.
- Emig C. C. Anatomie et écologie de *Phoronis psammophila* Cori (Golfe de Marseille; Etang de Berre) // Recueil Des De La Travaux Station Marine D'endoume. – 1966. – Vol. 40. – P. 161–248.
- Emig C. C. British and other Phoronids: Synopses of the British Fauna // Academic Press: New York, 1979. – N 13. – 57 pp.
- Emig C. C. The biology of Phoronida // Advances in Marine Biology. – 1982. – Vol. 19. – P. 1–89.
- Emig C. C., Çinar M. E., Ergen Z. Phoronida from the Eastern Mediterranean and Black Sea // Cahiers de Biologie Marine. – 2003. – Vol. 44 (2). – P. 185–190.
- Emig C. C., de Mittelwihl C. Phoronid@. Phoronida Database 2023. Available at 10.03.2023. <http://paleopolis.rediris.es/Phoronida/>
- Petrova E., Stoykov S. Biocenological investigations of the macrozoobenthos in the northern part of the Bulgarian Black Sea coast in depths up to 30 // Bulgarian Journal of Agricultural Science. 2013. – Vol. 19 (Supplement 1). – P. 16–20.
- Selys-Longchamps M. *Phoronis*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel // R. Friedländer & Sohn, Berlin, 1907. – Vol. 30. – 280 pp.
- Stoykov S., Uzunova S. Dynamics of macrozoobenthos in the Southern Bulgarian Black Sea coastal and open-sea areas // Mediterranean Marine Sciences. – 2001. – Vol. 2 (1). – P. 27–35.
- Темерева Е. Н., Малахов В. В. Embryogenesis in phoronids // Invertebrate Zoology. – 2012. – Vol. 8 (1). – P. 1–39.
- Темерева Е. Н., Неретина Т. В. A distinct phoronid larva: morphological and molecular evidence // Invertebrate Systematics. – 2013. – Vol. 27, N 6. – P. 622–633.
- Темерева Е. Н., Неретина Т. В., Ступникова А. Н. An original description of the larval stages of *Phoronis australis* Haswell, 1883 and an analysis of the world fauna of phoronid larvae/ Russian Journal of Marine Biology. – 2016. – Vol. 41, N 2. – P. 128–138.

Boltachova N. A., Lisitskaya E. V., Revkov N. K. Distribution of *Phoronis* in the biocenoses of the Black Sea and the Sea of Azov // Ekosistemy. 2023. Iss. 36. P. 209–224.

The distribution of representative of the genus *Phoronis* in the biocenoses of the Black Sea and the Sea of Azov was analyzed both on the bases of the material collected by the authors in 2010–2022 and other data. The discovered phoronids were attributed to the species *Phoronis* cf. *psammophila*. Their ecological and morphological differences from typical representatives of the species found in other seas are indicated. Black Sea specimens were smaller: with body length up to 16 mm, diameter – 0.25–0.75 mm, tentacle length – 0.25–1.65 mm, number of tentacles – 33–60. For *P. psammophila* from other seas, 60–190 tentacles were reported. Mature individuals had a body length of 6.5 mm or more. Actinotroch larvae of the Black Sea phoronid were recorded in plankton from May to October in the temperature range of 17.6–25.6 °C. The highest occurrence of larvae (61.5%) was observed at a water temperature of 20–21.9 °C. The bathymetric boundaries of *Phoronis* habitat in the Black Sea were found to extend from 2 to 110 m. *Phoronis* cf. *psammophila* was first found in the Sea of Azov, where it was recorded at a water salinity of 12.53–14.39 ‰. This expands the salinity range of the species' habitat. It was specified that in the Azov-Black Sea basin, this phoronid predominantly inhabits heavily silted sediments. The highest density of *Phoronis* cf. *psammophila* (1828 ind./m²) was recorded in the western part of Karkinitzky Bay at a depth of 35 m. In the Black Sea, this species was recorded mainly in the biocenoses of *Mytilus galloprovincialis*, *Pitar rudis*, and *Terebellides stroemi*, in the Sea of Azov it was registered in the biocenosis with dominance of *Anadara kagoshimensis*.

Key words: zoobenthos, Phoronida, *Phoronis psammophila*, actinotroch larvae, Black Sea, Sea of Azov.

Поступила в редакцию 01.07.23
Принята к печати 07.11.23