

УДК 594-155.3(262.5)

**ТАКСОЦЕН МОЛЛЮСКОВ РЫХЛЫХ ГРУНТОВ
ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО СЕКТОРА ЧЁРНОГО МОРЯ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

© 2025 г. Г. А. Колючкина¹, И. В. Любимов¹, Н. А. Данилова^{1,2}

¹Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация

²Российский государственный аграрный университет — МСХА имени К. А. Тимирязева,
Москва, Российская Федерация
E-mail: galka.sio@gmail.com

Поступила в редакцию 13.11.2023; после доработки 19.04.2024;
принята к публикации 20.03.2025.

В условиях нарастающих климатических и антропогенных изменений одной из наиболее актуальных задач современной экологии является понимание взаимосвязи динамики морских экосистем и окружающей среды. В то же время далеко не все происходящие в морских шельфовых экосистемах изменения можно объяснить влиянием внешних факторов, поскольку динамика экосистем, связанная с действием внутренних процессов, таких как естественные сукцессии, известна фрагментарно. Донные сообщества играют ведущую роль в функционировании экосистем, модифицируя среду обитания, влияя на круговорот питательных веществ и первичную продуктивность. С донными экосистемами связывают возможность иммобилизации и секвестра углерода, оценка которых остаётся фундаментальной научной задачей. Прибрежные сообщества Чёрного моря являются удобной моделью для такого рода исследований. Здесь доминирующие позиции в бентосе занимают карбонатпродуцирующие организмы — моллюски. Целью настоящей работы было изучение динамики обилия и популяционной структуры моллюсков рыхлых грунтов прибрежной зоны северокавказского побережья Чёрного моря в 2015–2022 гг. Выполнены ежегодные сборы материала на глубинах 10 и 25 м. Проанализированы структура таксоцены моллюсков и динамика размерной структуры поселений его основных доминантов: на 10-м глубине — *Chamelea gallina* и *Lucinella divaricata*, а на 25-м глубине — *Gouldia minima* и *Pitar rudis*. Колебания обилия этих видов достигали порядка величин. Наибольшие биомассы таксоцены отмечены в 2020 г., что совпало с максимальными значениями температуры и солёности поверхностных вод (с засушливым периодом). Выявлено успешное ежегодное пополнение, установлен мультимодальный вид размерно-частотных диаграмм этих моллюсков, за исключением *G. minima*, ювенильные стадии которой в пробах практически не встречались. На основании анализа размерно-частотных диаграмм сделана попытка оценить средний предельный возраст особей в поселениях этих видов. Не выявлено линейных зависимостей между значениями абиотических факторов и структурой таксоцены. Охарактеризованы тенденции параллельного изменения обилия ювенильных особей в поселениях и общей биомассы каждого из исследованных видов.

Ключевые слова: Чёрное море, двустворчатые моллюски, макрозообентос, динамика поселений

Донные сообщества играют ведущую роль в функционировании морских экосистем, модифицируя среду обитания и влияя на круговорот питательных веществ и на первичную продуктивность. С донными экосистемами связывают возможность иммобилизации и секвестра углерода, оценка которых остаётся фундаментальной научной проблемой [Романкевич, Ветров, 2001]. В условиях всё более активных климатических и антропогенных изменений одной из наиболее

актуальных задач современной экологии является изучение формирования отклика морских экосистем — структурных перестроек сообществ, динамики трофических взаимодействий и адаптации видов к меняющимся условиям окружающей среды. В то же время далеко не все перестройки, происходящие в бентосе морского шельфа, можно объяснить влиянием внешних факторов. Динамика экосистем, связанная с действием внутренних процессов, таких как естественные сукцессии, изучена фрагментарно [Жирков, 2010]. Сообщества макрозообентоса рыхлых грунтов Чёрного моря являются удобной моделью для такого рода исследований. В литературе нет ни одной работы, посвящённой анализу механизмов динамики черноморского макрозообентоса, которая была бы выполнена на однородном ряде долговременных наблюдений (4–5 лет и более). Однако известно, что донные экосистемы Чёрного моря в конце XX — начале XXI в. претерпевали драматические изменения. Причины этих перестроек уходят корнями далеко в глубь XX в., когда начались неконтролируемый вылов рыбных ресурсов и зарегулирование крупных водотоков, впадающих в Чёрное море, произошла антропогенная гиперэвтрофикация бассейна, а также возросло его загрязнение [Bologa et al., 1995]. Большую роль в перестройках сообществ играли виды-вселенцы. В результате в 1970-е гг. произошло изменение показателей биоразнообразия и обилия макрозообентоса, причём наиболее сильно оно затронуло северо-западную часть Чёрного моря [Митилиды Чёрного моря, 1990; Ревков, 2003; *Exotic Species in the Aegean*, 2001; Marinov, Stoykov, 1990; Tiganus, 1997]. Гиперэвтрофикация привела к вспышкам развития планктона, что вызвало увеличение содержания органического углерода в толще воды, усиление седиментации и сокращение концентрации кислорода в придонном слое [Bologa et al., 1995]. В северо-западной части Чёрного моря стали ежегодно появляться области гипоксии и происходить заморы в бентосных сообществах; также изменилась структура поселений двустворчатых моллюсков: преобладающим классом стали молодые особи [Bologa et al., 1995]. В результате в 1980-е гг. зарегистрированы почти двукратное сокращение количества видов макрозообентоса, преимущественно за счёт ракообразных, снижение роли псаммофильных видов и увеличение роли пелофильных, в том числе дальних вселенцев [*Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), *Bivalvia*] [Алексеев, Синегуб, 1992; Bologa et al., 1995]. К началу XXI в. в северо-западной части Чёрного моря появилась тенденция к восстановлению видового разнообразия и структуры сообществ после катастрофических перестроек [Dumitrache, Abaza, 2004; Revkov et al., 2018].

На северо-восточном побережье Чёрного моря, напротив, в 1999–2005 гг. было отмечено снижение видового разнообразия макрозообентоса на фоне значительных ежегодных колебаний численности и биомассы в биоценозе *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758) [Кучерук и др., 2002; Chikina, Kucheruk, 2005]. Этот биоценоз в XX в. был зафиксирован на глубинах 10–30 м [Киселева, 1981, 1992]. В связи с двойным прессом хищных вселенцев [гребневика *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 — на планктонные личиночные стадии; брюхоногого моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) — на взрослые донные стадии] к 1999 г. двустворчатые моллюски на глубинах 10–30 м практически не встречались [Кучерук и др., 2002]. Осенью 1999 г., после появления и массового развития инвазивного облигатного ктенофорофага — гребневика *Beroe ovata* Bruguère, 1789, благодаря которому оказался ослаблен пресс на личиночные стадии, — было отмечено массовое оседание двустворчатых моллюсков по всему побережью Северного Кавказа от Геленджика до Адлера [Кучерук и др., 2002; Chikina, Kucheruk, 2005]. В 2001 г. биомасса основных доминантов достигала значений более $1 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$, а численность — около 2,5 тыс. экз. $\cdot \text{м}^{-2}$ [Chikina, Kucheruk, 2005], но к 2005 г. они снизились практически до нулевых отметок [Кучерук и др., 2012]. Однако если на глубине 10–15 м доминантом оставалась, как и в XX в., *Ch. gallina*, то на 20–30 м ключевые позиции занял вселенец *A. kagoshimensis*. К 2005 г. из-за повторно возросшего пресса *R. venosa* на двустворчатых моллюсков численность и биомасса макрозообентоса упали на порядок — до 340–554 экз. $\cdot \text{м}^{-2}$ и 12–146 г $\cdot \text{м}^{-2}$ [Чикина, 2009]. В 2005–2007 гг. на глубинах 10–15 м доминировал вид *Ch. gallina*, а на 20–30 м преобладал

прежде второстепенный вид сообщества *Ch. gallina* — *Pitar rudis* (Poli, 1795) [Кучерук и др., 2012]. Такое разделение поясного сообщества на две зоны сохранялось и в 2010-е гг. [Колючкина и др., 2020]. При этом в 2014–2017 гг. установлено увеличение роли не отмечавшегося в начале 2000-х гг. двустворчатого моллюска *Gouldia minima* (Montagu, 1803) — одного из руководящих видов сообщества *Ch. gallina* в XX в. [Киселева, 1981]. В последние годы появляются сообщения о стабилизации обилия и показателей видового разнообразия макрозообентоса на Северном Кавказе [Колючкина и др., 2020; Селифонова, Часовников, 2017; Фроленко, Живоглядова, 2020; Фроленко и др., 2019], однако ни в одной из работ не проанализированы данные длительных наблюдений обилия макрозообентоса и динамики поселений основных доминантов сообществ — двустворчатых моллюсков. Сотрудники Института океанологии имени П. П. Ширшова РАН проводили ежегодный мониторинг состояния макрозообентоса в районе узкого шельфа (бухта Инал). Целью настоящей работы были исследование структуры и динамики таксоцены Mollusca и динамики популяционной структуры двустворчатых моллюсков — доминантов, а также анализ определяющих их факторов в бухте Инал на глубинах 10 и 25 м в 2015–2022 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены в 2015–2022 гг. в конце июня — начале июля на узком шельфе северо-восточного сектора Чёрного моря напротив бухты Инал (Туапсинский район Краснодарского края РФ) в ходе ежегодных экспедиций Института океанологии на МНИС «Ашамба». Пробы собирали дночерпателем «Океан» с площадью захвата 0,1 м² на глубинах 10 м (N44.3276°, E38.6146°) и 25 м (N44.3212°, E38.6024°) в трёх повторностях на станции, за исключением проб, собранных на глубине 25 м в 2021–2022 гг. (тогда было получено только две повторности). Всего проанализировали 46 проб с 16 станций. Из дополнительного дночерпателя пластиковым цилиндром отбирали верхние 5 см донных осадков для определения гранулометрического состава. Средняя поверхностная температура вод февраля — марта на метеостанции в районе города Туапсе получена с сайта <http://portal.esimo.ru/portal>. Температуру воды в момент съёмки измеряли портативным зондом-логгером Star-Oddi DST centi-TD ($\pm 0,1$ °C).

Непосредственно после отбора пробы макрозообентоса тотально промывали через сито с диаметром ячеек 0,5 мм, а затем фиксировали 4%-ным раствором формалина, приготовленным на морской воде. В лаборатории из каждой пробы выбирали все экземпляры моллюсков, переводили их в 75%-ный спирт, выполняли таксономическую идентификацию, определяли численность и воздушно-сухую биомассу видов в пробах (на весах с дискретностью до 0,001 г), а также средний вес особей (частное биомассы и численности). Полученные данные численности и биомассы для каждой пробы пересчитывали на 1 м². При идентификации использовали ключи определителя фауны Чёрного моря [1972], а также списки чужеродных видов [Шаловенков, 2020]. Проверку валидности видовых названий (на декабрь 2023 г.) выполняли согласно международной базе данных WoRMS [2023].

Анализ гранулометрического состава грунта проведён сотрудниками аналитической лаборатории Института океанологии водно-ситовым методом. Определено содержание основных фракций — от < 0,01 до > 10 мм.

Основную статистическую обработку данных по структуре таксоцены проводили в программе PRIMER v6.1.16 с расширением PERMANOVA+ v1.0.6. Видовое разнообразие оценивали, используя кумулятивную кривую накопления числа видов с увеличением числа проб. Кроме того, выполняли расчёт ожидаемого полного числа видов с поправкой Chao2 на встречаемость редких видов [Chao, 1987]. Для выделения группировок проб провели кластерный анализ. Матрицы сходства рассчитывали с помощью индекса Брея — Кёртиса по $\log(x + 1)$ -трансформированной

биомассе. Рапана *R. venosa* — мигрирующий хищник, питающийся другими моллюсками, — была предварительно исключена из списка видов для анализа структуры таксоцены. В настоящем исследовании обилие этого вида рассматривали как фактор. Для определения достоверности различий между кластерами использовали метод SIMPROF (уровень достоверности 0,01). Достоверность различий между массивами данных проверяли при помощи непараметрического дисперсионного анализа Permutational ANOVA (PERMANOVA). Для подтверждения адекватности применённых методов (оценки вклада в изменчивость структуры сообществ пространственного и временного факторов) выполнили дополнительный двухфакторный анализ PERMANOVA данных лог-трансформированной биомассы видов в пробах для глубин 10 и 25 м (фактор 1 — глубина; фактор 2, вложенный в глубину, — год).

Для выявления динамики таксоцены применяли усреднение матриц сходства данных по биомассе (процедура Distance among centroids из пакета PERMANOVA+), в качестве группирующего фактора использовали год исследования [Anderson, 2001]. Для определения видов, вносящих наибольший вклад в сходство и различия в кластерах, применяли процедуру SIMPER для $\log(x + 1)$ -трансформированной биомассы видов в пробах. Доминирующими считали виды, вносящие максимальный вклад в биомассу таксоцены. На основании данных о встречаемости видов в пробах внутри каждого кластера (группы проб) различали виды [Воробьев, 1949]: руководящие («константы»), имеющие встречаемость 50–100 %; характерные, 25–50 %; редкие, менее 25 %.

Для анализа корреляций между структурой макрозообентоса и факторами окружающей среды использовали непараметрический регрессионный анализ DistLM [Clarke, Gorley, 2006], в качестве меры сходства применяли индекс Брея — Кёртиса по $\log(x + 1)$ -трансформированной биомассе видов в пробах. Как предикторы использовали: год от начала исследования; географические координаты, отражающие пространственное расположение станций; гранулометрический состав грунта (10 фракций); среднюю температуру поверхностных вод февраля — марта в районе метеостанции города Туапсе; обилие хищного брюхоногого моллюска *R. venosa*. Перед анализом выполнили нормализацию данных предикторов. Предикторы группировали по типу (использовали Group variables); критерий выбора (Selection criterion) — Adjusted R^2 ; процедура выбора (Selection procedure) — Step-wise. Достоверным во всех случаях считали значение $p < 0,001$. Для одномерных данных (по числу видов на станции, численности и биомассе таксоцены) проводили непараметрический анализ корреляций по Спирману (коэффициент корреляции R_{Sp}) с теми же предикторами. Корреляцию считали достоверной при $p < 0,001$. Парные отличия между независимыми выборками оценивали с использованием непараметрического критерия Манна — Уитни (достоверными считали различия при $p < 0,001$).

Для доминирующих видов исследовали динамику размерной структуры их поселений. Для этого использовали тотально все экземпляры каждого вида в двух пробах на станции. При суммарном объёме выборки менее 100 экз. объединяли материал трёх проб. При количестве экземпляров более 300 на одну пробу использовали материал одной пробы. Количество исследованных образцов могло отличаться от численности вида в пробе, поскольку в процессе повторных измерений часть особей была утеряна или имела повреждённую раковину. Повреждённых особей не измеряли повторно. Было измерено 89,4–97,9 % особей в пробах. У всех особей измеряли длину раковин. Для этого моллюсков каждого вида тотально из каждой исследуемой пробы отдельно располагали на ровной поверхности и фотографировали с масштабной линейкой (цена деления 0,1 мм), ориентируя камеру параллельно поверхности. Полученные снимки (300 dpi) анализировали в программе ImageJ 1.53a (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA). Точность программного определения превышала цену деления масштабной линейки, поэтому значения округляли до 0,1 мм. Отклонение получаемых с использованием программы и штангенциркуля (цена деления 0,02 мм) длин раковин составляли 2,4 %, или 0,3 мм (трёхкратное измерение

длин раковин в программе; результаты измерений штангенциркулем принимали за 100 %). Таким образом, точность измерений с использованием цифрового подхода составила 0,3 мм. Размерно-частотные распределения получали и анализировали в программе PAST 4.03 (Mixture analysis). Анализ основан на алгоритме EM [Dempster et al., 1997], позволяющем выявлять локальные оптимумы. Процедура автоматически запускается 20 раз, каждый раз с новыми случайными стартовыми позициями для массива данных. Стабильность решения проверяли при трёхкратном повторном запуске алгоритма. Оптимальное решение (количество групп) выбирали при одновременном минимальном значении индекса Акаике [Akaike, 1974] и максимальном значении логарифмического правдоподобия.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика биотопа. В районе исследования отмечены песчаные (на глубине 10 м) и песчано-гравийные (на глубине 25 м) грунты. На 10-м глубине в грунте практически не зарегистрирована гравийная фракция, ($0,4 \pm 0,8$) %, в отличие от 25-м глубины, где содержание гравия достигало ($15,2 \pm 8,9$) % (рис. 1). Степень заиления между глубинами 10 и 25 м отличалась недостоверно. В 2015–2022 гг. зафиксирован слабо достоверный тренд увеличения содержания пелита ($R_{Sp} = 0,69$; $p = 0,06$) на глубине 25 м.

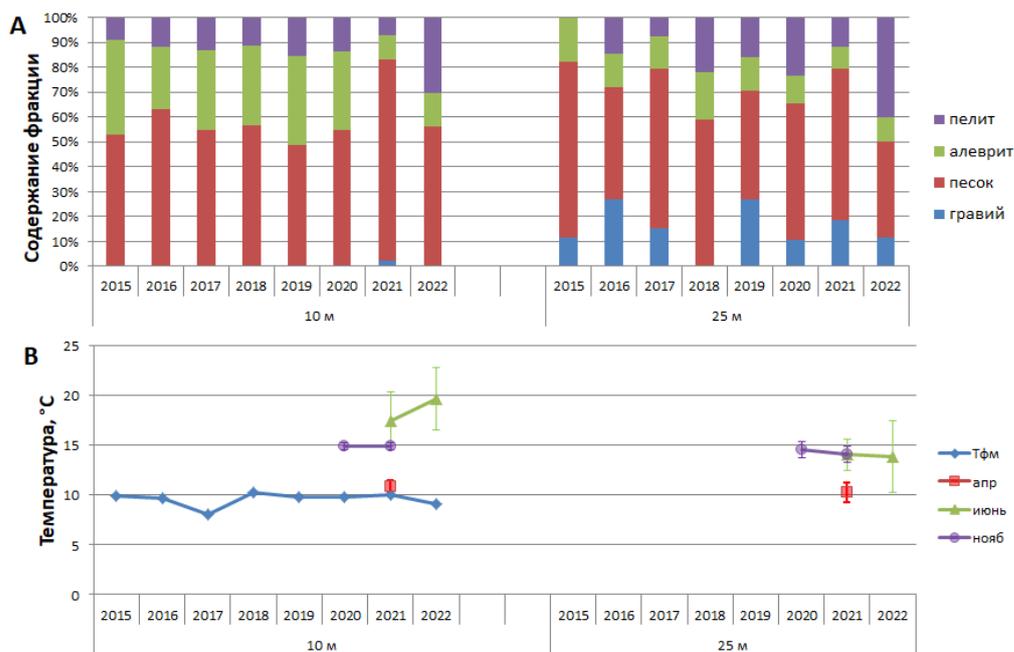


Рис. 1. Гранулометрический состав грунта (А); средние температуры поверхности воды в феврале — марте (Тфм) по данным метеостанции города Туапсе и температуры воды в точках наблюдения в разные сезоны (В) на глубинах 10 и 25 м в бухте Инал в 2015–2022 гг.

Fig. 1. Grain-size distribution of bottom sediments (A); mean water surface temperatures in February–March (Тфм) according to the Tuapse weather station data and water temperatures at observation sites in different seasons (B) at depths of 10 and 25 m in the Inal Bay in 2015–2022

Температурный режим на 10-м и 25-м глубинах различался лишь в летний период. И для 2021 г., и для 2022 г. выявлена достоверно более высокая температура вод — ($+17,4 \pm 2,9$) °C против ($+14,1 \pm 2,9$) °C в 2021 г. и ($+19,7 \pm 3,1$) °C против ($+13,9 \pm 2,6$) °C в 2022 г. (рис. 1В). Достоверных трендов средней температуры февраля — марта в исследованный период не отмечено. Наименьшее значение зафиксировано в 2017 г. ($+8,1$ °C). Также более низкое значение по сравнению со средним за период отмечено в 2022 г. ($+9,1$ °C).

Структура и динамика таксоцены Mollusca. В 2015–2022 гг. на глубинах 10 и 25 м найдено 29 видов моллюсков. На 10-м глубине в 27 пробах зарегистрировано 20 видов, от 3 до 12 на пробу [в среднем (7 ± 2) ; здесь и далее среднее \pm стандартное отклонение] (рис. 2А). Ожидаемое число видов с поправкой Chao2 — (21 ± 1) , что указывает на достаточно высокую репрезентативность выборки. Не выявлено тенденций изменения числа видов со временем; достоверные отличия отмечены лишь для 2019 и 2020 гг., когда число видов выросло почти вдвое. На 25-м глубине в 25 пробах найдено 24 вида [с поправкой Chao2 — (30 ± 8)], от 3 до 14 на пробу [в среднем (8 ± 3)] (рис. 2А). Число видов не было постоянным: минимум определен в 2016–2017 гг., максимум — в 2020 г. (отличия достоверны, $p < 0,05$).

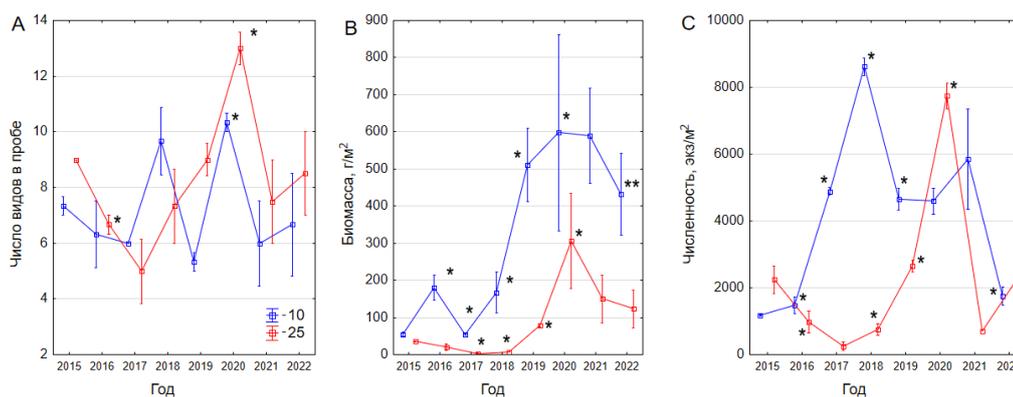


Рис. 2. Динамика числа видов в пробе (А), суммарной биомассы (В) и численности (С) таксоцены Mollusca на глубинах 10 и 25 м. * — значения параметра, достоверно отличающиеся от предыдущих; ** — от значений 2020 г. Планки погрешностей — стандартная ошибка среднего; точки — среднее

Fig. 2. Dynamics of the species number *per* sample (А), total biomass (В), and abundance (С) of Mollusca taxocenosis at depths of 10 and 25 m. * marks values of the parameter that significantly differ from those of the previous year; ** mark values that significantly differ from those of 2020. Error bars are standard error of the mean; points are the mean

В 2015–2022 гг. суммарная биомасса в таксоцене Mollusca колебалась в широких пределах — $45,8\text{--}869,1 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ на 10 м и $0,3\text{--}513,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ на 25 м (рис. 2В). На протяжении 2015–2018 гг. на 10-м глубине биомасса испытывала ежегодные колебания (межгодовые отличия достоверны, $p < 0,05$), достигая минимальных значений в 2015 и 2017 гг. и максимальных в 2016 и 2018 гг. В 2019 г. биомасса таксоцены на этой глубине возросла более чем в два раза по сравнению с таковой 2018 г. (рис. 2В). Тенденция роста биомассы сохранилась и в 2020 г. В 2021–2022 гг. появился тренд снижения биомассы, отличия между значениями в 2020 и 2022 гг. были достоверными (рис. 2В). На 25-м глубине биомасса уменьшилась от $(35,1 \pm 3,5) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в 2015 г. до $(3,4 \pm 2,7) \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ в 2017 г. С 2018 по 2020 г. биомасса таксоцены возрастала (межгодовые отличия достоверны, $p < 0,05$) на два порядка. В 2021 г. значение снизилось в три раза (отличия от 2020 г. недостоверны из-за малого количества проб). В 2022 г. биомасса сохранялась примерно на таком же уровне (отличия от 2020 г. недостоверны). При объединении проб 2021 и 2022 гг. их отличия по биомассе от значений 2020 г. становились достоверными. Таким образом, и на 10 м, и на 25 м параллельно зарегистрировано увеличение биомасс в таксоцене Mollusca в 2018–2020 гг. и снижение с 2021 г., достоверно определяемое в 2022 г.

Численность в таксоцене Mollusca в эти годы колебалась в широких пределах — от 60 до $10\,050 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$ (рис. 2С). На 10-м глубине в 2015–2016 гг. численность была низкой. В 2017 г. она достоверно увеличилась в 3,3 раза, а в 2018 г. — ещё почти вдвое. В 2019 г. отмечено достоверное снижение численности до значений 2017 г. В 2020 и 2021 гг. достоверных межгодовых отличий не выявлено, а в 2022 г. численность в таксоцене сократилась вдвое. На 25-м глубине

с 2015 по 2017 г. отмечено снижение численности на порядок. С 2018 по 2020 г. зарегистрирован рост численности на порядок. В 2021 и 2022 гг. численность была сходной и достоверно отличалась от значений 2020 г. в 4,5 раза.

Хищный брюхоногий моллюск *R. venosa* обнаружен всего в шести пробах в 2017, 2018, 2021 и 2022 гг. (рис. 3). Достоверных тенденций обилия вида не выявлено.

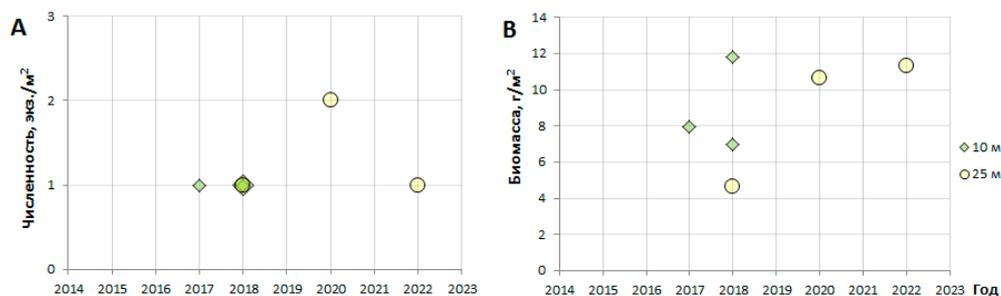


Рис. 3. Численность (А) и биомасса (В) *Rapana venosa* в пробах 2015–2022 гг. на глубинах 10 и 25 м в бухте Инал

Fig. 3. *Rapana venosa* abundance (A) and biomass (B) in samples of 2015–2022 at depths of 10 and 25 m in the Inal Bay

Двухфакторный дисперсионный анализ (PERMANOVA) показал, что вклад различий по глубинам в общую изменчивость данных по биомассе выше, чем по годам в каждом диапазоне глубин (табл. 1). Таким образом, мы отвергаем нулевую гипотезу о том, что никаких статистически значимых различий между структурой таксоценов глубин 10 и 25 м не существует, а также об отсутствии межгодовых отличий.

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA) для $\log(x+1)$ -трансформированных биомасс видов таксоценов Mollusca на глубинах 10 и 25 м в бухте Инал в 2015–2022 гг.

Table 1. Results of two-way analysis of variance (PERMANOVA) for $\log(x+1)$ -transformed biomass of species of Mollusca taxocene at depths of 10 and 25 m in the Inal Bay in 2015–2022

Фактор	Степени свободы	Сумма квадратов	Средняя сумма	Pseudo-F	P (перестановочный)	Число перестановок	Вклад в вариацию (SS/SS _{total}), %
Глубина, м	1	38 827	38 827	94,303	0,001	999	48
Год (глубина, м)	14	28 849	2060,7	5,005	0,001	999	36
Остаточная изменчивость	31	12 763	411,7				
Общая изменчивость	46	80 636					

Кластерный анализ данных по биомассе позволил выделить четыре основных группировки проб (рис. 4). Состав видов и встречаемость в них приведены в табл. 2.

Группировка 1 объединяла все 24 пробы, собранные на глубине 10 м в 2015–2022 гг. Среднее сходство проб (SIMPER) здесь достигало 71 %. Основной вклад в сходство проб (96 %) вносили три вида — *Ch. gallina*, *Donax semistriatus* Poli, 1795 и *Lucinella divaricata* (Linnaeus, 1758). Встречаемостью 100 % характеризовались два основных доминанта таксоценона — *Ch. gallina* и *L. divaricata* (табл. 2). Эти два вида, а также *D. semistriatus* (встречаемость 88 %) и *A. kagoshimensis* (встречаемость 50 %) вносили основной вклад во внутриклубное сходство

по лог-трансформированной биомассе (суммарно до 96–100 %). Руководящими видами таксоцены в этой группировке были *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778) и *Fabulina fabula* (Gmelin, 1791), однако их вклад во внутрикомплексное сходство по биомассе таксоцены не превышал 3 %. Брюхоногие моллюски отличались от двустворчатых более низкой встречаемостью (до 25 %) и низкой биомассой. Отмечены всего 3 экз. хищного брюхоногого моллюска *R. venosa* — в 2017 г. (индивидуальная масса особи составляла 7,9 г) и 2018 г. (11,7 и 6,9 г).

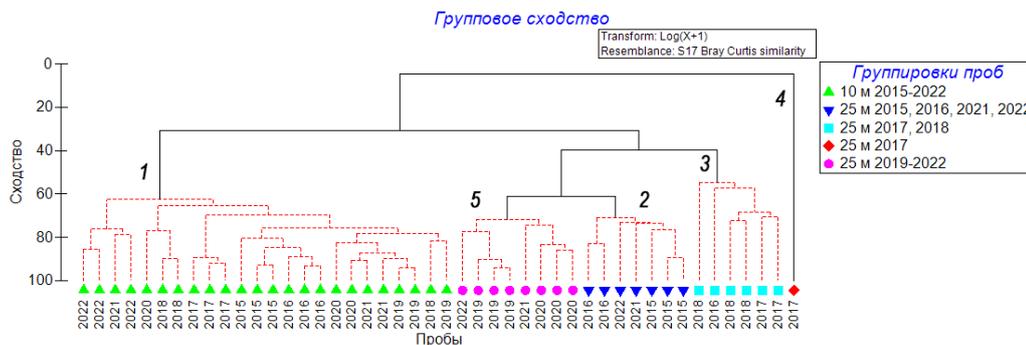


Рис. 4. Результаты кластерного анализа структуры таксоцены Mollusca на основе значений индекса сходства Брея — Кёртиса, рассчитанного по $\log(x + 1)$ -трансформированной биомассе для проб 2015–2022 гг. в бухте Инал. Красным пунктиром показаны группировки, выделенные процедурой SIMPROF (уровень достоверности 1 %). Цифрами обозначены номера группировок

Fig. 4. Results of cluster analysis of Mollusca taxocenosis structure based on values of the Bray–Curtis similarity index calculated from the $\log(x + 1)$ -transformed biomass for samples of 2015–2022 in the Inal Bay. Red dotted lines show the groupings identified by SIMPROF procedure (confidence level of 1 %). Digits indicate numbers of the groupings

Остальные группировки объединяли пробы 25-м глубины. Группировка 2 включала 7 проб 2015, 2016, 2021 и 2022 гг. Число видов на пробу здесь составляло от 6 до 11, в среднем (8 ± 2) ; биомасса — $(45,0 \pm 24,5)$ г·м⁻². Эта группа объединила пробы с низкой биомассой. Численность изменялась от 700 до 3040 экз·м⁻². Пробы объединялись на уровне сходства в среднем 74 % (SIMPER). Основной вклад в сходство проб (96 %) вносили три вида — *G. minima*, *P. rudis* и *Ch. gallina*. Эти виды, а также *S. subtruncata* и *L. divaricata* имели встречаемость 100 %. Основной вклад во внутрикомплексное сходство по биомассе в этой группировке вносили два вида, *G. minima* (35–83 %) и *P. rudis* (4–49 %), обеспечивая суммарно 56–93 % биомассы. Вклад *Ch. gallina* в биомассу составлял 3–17 %, *S. subtruncata* — 1–7 %, *L. divaricata* — 2–10 %. Характерным видом таксоцены в этой группировке был вселенец *A. kagoshimensis*, отмеченный на 86 % станций. Его вклад в биомассу составлял 1–3 %; лишь в одной пробе, где попала одна крупная особь этого вида (длина раковины 36,2 мм) с индивидуальной массой 10,8 г, значение достигло 32 %. Встречаемость видов класса Gastropoda не превышала 29 %. Единственный экземпляр *R. venosa* найден в 2022 г. (индивидуальная масса 11,3 г).

Группировка 3 включала 6 проб 2016–2018 гг. Среднее сходство проб (SIMPER) — 54 %. Число видов — 5–10, (7 ± 2) вида на пробу. Биомасса таксоцены составляла здесь $(6,2 \pm 1,3)$ г·м⁻², численность — (560 ± 293) экз·м⁻²; таким образом, эта группа объединила пробы, где были отмечены минимальные в исследуемый период значения биомассы и численности. Основной вклад в сходство проб (96 %) вносили четыре вида — *G. minima*, *P. rudis*, *Ch. gallina* и *L. divaricata*. Они были отмечены во всех пробах группировки и формировали 63–92 % биомассы таксоцены. Характерными видами здесь также являлись *A. kagoshimensis* (встречаемость 67 %) и *S. subtruncata* (встречаемость 83 %), биомасса которых достигала в одной из проб 12 и 16 % соответственно. Здесь не выявлены Gastropoda, за исключением *R. venosa*, встреченной в единственном экземпляре в одной из проб 2017 г. (индивидуальная масса 4,7 г).

Таблица 2. Встречаемость Mollusca в 2015–2022 гг. в бухте Инал (%). Группировки: 1 — глубина 10 м, 2015–2022 гг.; 2 — глубина 25 м, 2015, 2016, 2021 и 2022 гг.; 3 — глубина 25 м, 2016–2018 гг.; 4 — глубина 25 м, 2017 г.; 5 — глубина 25 м, 2019–2022 гг.

Table 2. Mollusca occurrence in 2015–2022 in the Inal Bay (%). The groupings: 1, a depth of 10 m, 2015–2022; 2, a depth of 25 m, 2015, 2016, 2021, and 2022; 3, a depth of 25 m, 2016–2018; 4, a depth of 25 m, 2017; 5, a depth of 25 m, 2019–2022

Класс	Вид	Группировка				
		1	2	3	4	5
Bivalvia	<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	4	29	17	38	0
	<i>Abra nitida</i> (O. F. Müller, 1776)	0	0	0	13	0
	<i>Acanthocardia paucicostata</i> (G. B. Sowerby II, 1834)	0	0	17	25	0
	<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	50	86	67	100	0
	<i>Parvicardium simile</i> (Milaschewitsch, 1909)	0	14	17	0	0
	<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	100	100	100	100	0
	<i>Donax semistriatus</i> Poli, 1795	88	0	33	63	0
	<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)	46	100	100	100	100
	<i>Lentidium mediterraneum</i> (O. G. Costa, 1830)	42	0	0	0	0
	<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	100	100	100	100	0
	<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	17	0	33	38	0
	<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	4	14	17	38	0
	<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)	25	100	100	100	100
	<i>Spisula subtruncata</i> (da Costa, 1778)	92	100	83	100	100
	<i>Fabulina fabula</i> (Gmelin, 1791)	83	43	0	63	0
<i>Bela nebula</i> (Montagu, 1803)	4	0	0	0	0	
Gastropoda	<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	4	0	0	0	0
	<i>Brachystomia scalaris</i> (MacGillivray, 1843)	25	0	0	13	0
	<i>Calyptraea chinensis</i> (Linnaeus, 1758)	0	14	0	63	0
	<i>Epitonium clathrus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	0	13	0
	<i>Hydrobia acuta</i> (Draparnaud, 1805)	0	14	0	0	0
	<i>Parthenina interstincta</i> (J. Adams, 1797)	8	0	0	0	0
	<i>Parthenina terebellum</i> (R. A. Philippi, 1844)	0	14	0	0	0
	<i>Retusa truncatula</i> (Bruguière, 1792)	0	14	0	25	0
	<i>Retusa variabilis</i> (Milaschewitsch, 1912)	0	14	0	0	0
	<i>Rissoa splendida</i> Eichwald, 1830	4	14	0	25	0
	<i>Tragula fenestrata</i> (Jeffreys, 1848)	13	29	0	0	0
	<i>Tritia neritea</i> (Linnaeus, 1758)	4	0	0	0	0
	<i>Tritia reticulata</i> (Linnaeus, 1758)	8	0	0	13	0
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	13	14	17	13	0	
Количество проб в группе		24	7	6	1	8

Одна из проб, собранная на глубине 25 м в 2017 г., не входила ни в одну из группировок (отмечена номером 4). Здесь выявлены всего три вида — *S. subtruncata* (79 % биомассы), *P. rudis* (18 %) и *G. minima* (3 %). Суммарная биомасса составила $0,33 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. *R. venosa* не зарегистрирована.

Группировка 5 включала 8 проб 2019–2022 гг. Среднее сходство проб (SIMPER) — 49 %. Число видов на пробу — от 7 до 14, в среднем (11 ± 3). Значения биомассы таксоцена составляли ($250,5 \pm 182,6$) $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$, а численности — (4444 ± 2799) экз. $\cdot \text{м}^{-2}$. Группа объединила пробы, где были зафиксированы высокие показатели численности, биомассы и видового разнообразия. Основной вклад в сходство проб (96 %) вносили четыре вида — *G. minima*, *P. rudis*, *Ch. gallina* и *A. kagoshimensis*. Они формировали 88–98 % биомассы, причём большую часть — *G. minima* (в среднем 27 %) и *P. rudis* (в среднем 33 %). Биомасса *Ch. gallina* составляла в среднем 18 % (3–28 %), а *A. kagoshimensis* — 15 % (3–42 %). В двух пробах, где выявлен высокий вклад

A. kagoshimensis в биомассу, найдено по одному экземпляру этого вида — с длиной раковины 31,2 мм и индивидуальным весом 7,1 г и с длиной раковины 19,8 мм и индивидуальным весом 2,4 г. Характерными видами среди Bivalvia были *S. subtruncata* и *L. divaricata*, отмеченные в 100 % проб (суммарный вклад в биомассу < 5 %), а также *F. fabula* и *D. semistriatus*, зафиксированные в 63 % проб (суммарно 2–9 % биомассы). Среди Gastropoda характерным видом был лишь *Calyptraea chinensis* (Linnaeus, 1758), обнаруженный также в 63 % проб (< 1 % от биомассы). Два экземпляра *R. venosa* были найдены в одной пробе 2020 г. (индивидуальная масса 4,7 и 5,9 г).

Таким образом, на глубине 25 м отмечено изменение структуры таксоцено в течение исследуемого периода. Его направленность хорошо иллюстрирует диаграмма неметрического многомерного шкалирования (multidimensional scaling, MDS), построенная на основании матрицы дистанций между центроидами проб с группирующим фактором год (рис. 5). Выявлено два состояния системы — 2015 и 2019–2022 гг. и 2016–2018 гг. Различия между ними достоверны (PERMANOVA pseudo- $F = 9,1$; $p = 0,02$). Анализ SIMPER показал, что это было связано с разницей в биомассе трёх руководящих видов. Их биомасса в 2015 и 2019–2022 гг. была высокой (в среднем $126,2 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ для *P. rudis*, $86,6 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ для *G. minima* и $66,6 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ для *Ch. gallina*), а в 2016–2018 гг. — низкой (в среднем $8,1 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ для *P. rudis*, $9,9 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ для *G. minima* и $4,6 \text{ г}\cdot\text{м}^{-2}$ для *Ch. gallina*).

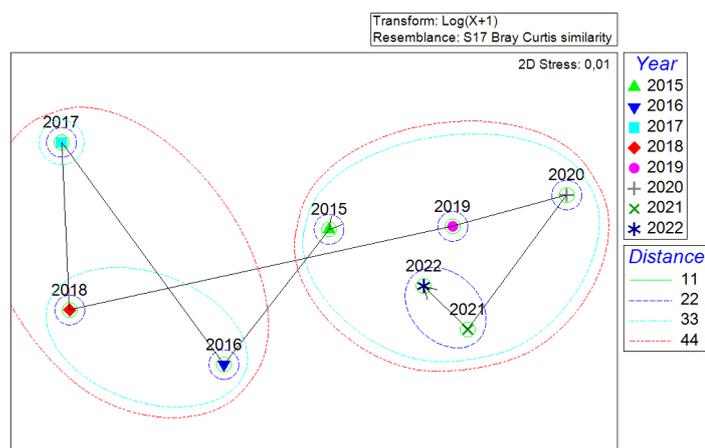


Рис. 5. MDS-диаграмма, построенная на основании матрицы дистанций между центроидами вращения проб с глубины 25 м с группирующим фактором год

Fig. 5. MDS diagram constructed on the basis of a matrix of distances between centroids of samples from a depth of 25 m with a grouping factor of year

Динамика обилия и размерной структуры доминирующих видов. Основной вклад в биомассу и межгодовую изменчивость биомасс вносили доминанты сообществ: на глубине 10 м — *Ch. gallina* и *L. divaricata*; на 25 м — *P. rudis* и *G. minima*, а в 2019–2022 гг. — ещё и *Ch. gallina* (рис. 6). Наибольшими изменениями в исследуемый период характеризовалась биомасса *Ch. gallina*, *P. rudis* и *G. minima*. На глубине 10 м основу численности составляли *L. divaricata* и *Ch. gallina*; на 25 м — *G. minima* и *P. rudis*, а в 2019–2020 гг. — ещё и *Ch. gallina*.

***Chamelea gallina*.** Количественные характеристики выборок *Ch. gallina* в 2015–2022 гг. представлены в табл. 3. Обилие основного доминанта 10-м глубины испытывало колебания в течение исследуемого периода (рис. 6А). Наибольшая биомасса зафиксирована в 2020–2021 гг.: тогда вид формировал 82–96 % общей биомассы таксоцено. Период наибольшей численности пришёлся на 2018 г., он предшествовал периоду максимальных биомасс (рис. 6С). Минимальный средний вес особей *Ch. gallina* в пробах отмечен в 2018 г.; также их низкий вес зарегистрирован в 2017 г. (рис. 6Е). Анализ размерно-частотных распределений показал, что в 2017–2018 гг. поселение состояло на 81–95 % из особей с длиной раковины менее 3 мм. В эти два года и в 2019 г.

выявлено всего два максимума на гистограммах (рис. 7). Между тем в 2019 г. особи с длиной раковины менее 3 мм (ювенильные) составляли лишь 20 % от исследованных, а большинство имело размеры 7–12 мм. Сходная картина распределения наблюдалась в 2015 и 2016 гг., но выделялся промежуточный пик особей с размерами около 4–7 мм. В 2020–2021 гг. разрыв между первым и вторым пиками увеличился. Выделялись два основных пика — ювенилий и взрослых особей с размерами 10–18 мм; между этими группами отмечены единичные особи средних размеров (4–6 и 7–10 мм). В 2022 г. число пиков возросло. Мы выделили пять максимумов, но условно из-за недостаточности выборки. Первые два пика, по всей видимости, относятся к ювенильным особям, а последний пик является составным, поскольку в выборке 2022 г. отмечены особи предельного для данного поселения (в 2015–2022 гг.) размера — 19,7 мм.

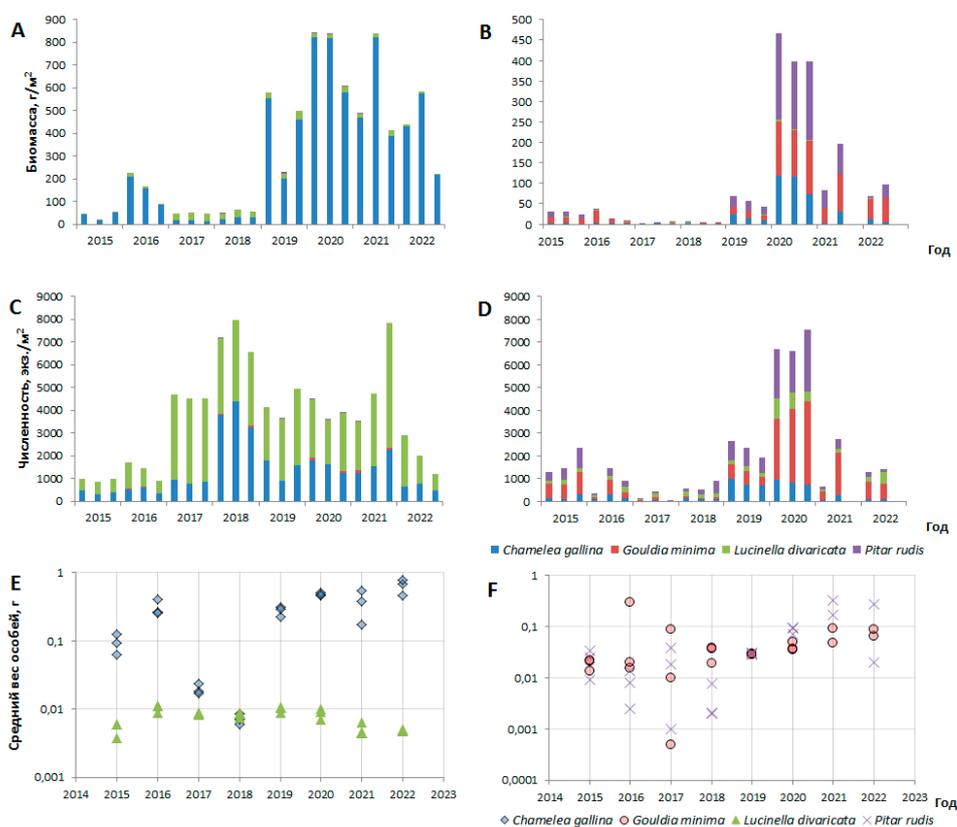


Рис. 6. Динамика биомассы (А, В), численности (С, D) и среднего веса особей (Е, F) основных доминантов глубин 10 м (А, С, Е) и 25 м (В, D, F) в бухте Инал в 2015–2022 гг.

Fig. 6. Dynamics of biomass (A, B), abundance (C, D), and mean weight of individuals (E, F) of the main dominants at depths of 10 m (A, C, E) and 25 m (B, D, F) in the Inal Bay in 2015–2022

Таблица 3. Количественные характеристики выборок *Chamelea gallina* в 2015–2022 гг.

Table 3. Quantitative characteristics of *Chamelea gallina* samples in 2015–2022

Характеристика выборок	Год							
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Количество исследованных проб	2	3	3	1	2	2	2	3
Общее количество измеренных особей	84	137	228	366	249	327	329	184
Минимальная длина раковины, мм	0,8	0,7	0,5	0,5	0,9	0,6	0,5	1,0
Средняя длина раковины, мм	5,6	8,1	2,3	1,8	7,6	9,7	6,7	10,4
Максимальная длина раковины, мм	12,2	17,1	13,0	8,9	13,8	17,3	19,7	19,0

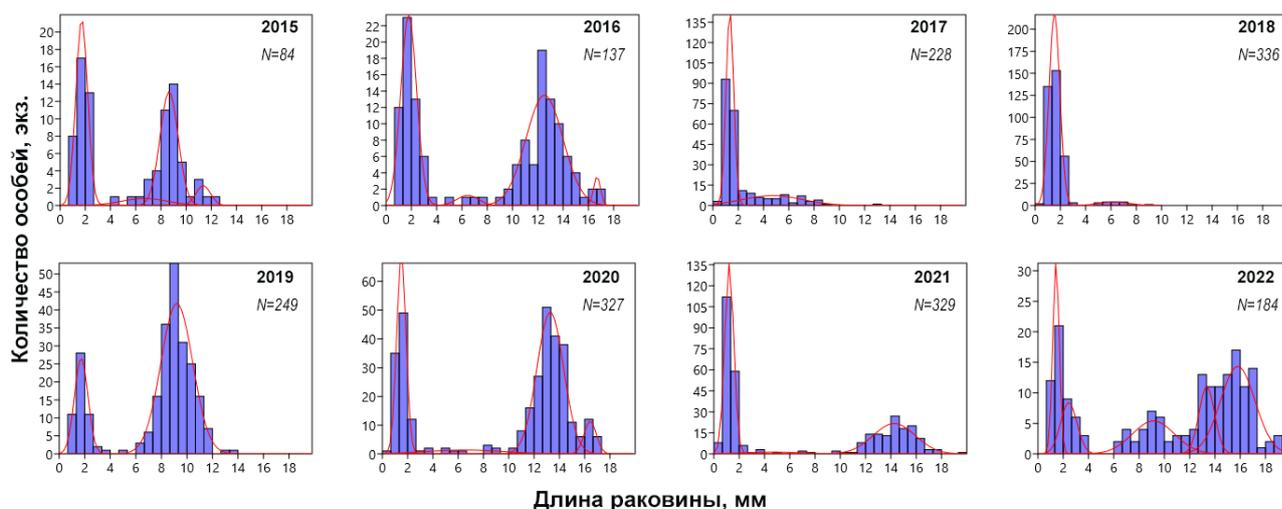


Рис. 7. Размерная структура поселения *Chamelea gallina* в разные годы в бухте Инал на глубине 10 м. Красные кривые — аппроксимирующие кривые нормального распределения для пиков численности (здесь и далее); N — объём выборки

Fig. 7. Size structure of *Chamelea gallina* population in different years in the Inal Bay at a depth of 10 m. Red curves are approximation curves of normal distribution for abundance peaks (hereinafter); N is sample size

***Pitar rudis*.** Количественные характеристики выборок *P. rudis* в 2015–2022 гг. представлены в табл. 4. В 2015–2016 гг. численность и биомасса этого вида в поселении были сходными, средний вес особей составлял 0,02–0,03 г. Поселение было представлено разновозрастными особями трёх размерных групп — 0–4, 4–6 и 6–10 мм (рис. 8). В 2017–2018 гг. биомасса упала на порядок, до 1,6 г·м⁻². Численность была минимальной в 2017 г. — 20–60 экз·м⁻². В 2017–2018 гг. поселение состояло преимущественно из ювенилий, а средний вес особей был наименьшим за всё время наблюдений. В 2018–2020 гг. отмечен тренд увеличения биомассы и численности особей, а также их среднего веса. В 2019 г. поселение включало три размерных группы — ювенилий до 4 мм, а также взрослых особей 4–8 и 9–10 мм. В 2020 г. в результате оседания особей предыдущего года произошло пополнение поселения, количество ювенильных особей достигло 48 %. Группы взрослых особей, выделенные для 2019 г., оказались неотличимыми друг от друга, и гистограмма имела всего два максимума. На 2021 г. пришлось спад биомассы и численности в поселении и рост среднего размера особей. При этом количество ювенилий составляло всего 27 % от общего, что указывает на отсутствие массового оседания в 2020 г. Вид гистограммы 2022 г. был сходным с таковым 2021 г., однако низкая численность особей не позволила выделить четыре пика; достоверно выделены только два — ювенильных и взрослых особей. Наибольший размер особей в пробах составил 15,6 мм.

Таблица 4. Количественные характеристики выборок *Pitar rudis* в 2015–2022 гг.

Table 4. Quantitative characteristics of *Pitar rudis* samples in 2015–2022

Характеристика выборок	Год							
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Количество исследованных проб	3	3	3	3	3	2	2	2
Общее количество измеренных особей	180	64	13	76	221	427	56	37
Минимальная длина раковины, мм	0,7	0,7	1,5	0,9	0,8	0,4	0,7	0,6
Средняя длина раковины, мм	3,1	2,5	2,7	2,2	3,7	4,9	7,5	6,1
Максимальная длина раковины, мм	9,5	6,8	7,8	5,5	10,2	13,2	15,6	12,9

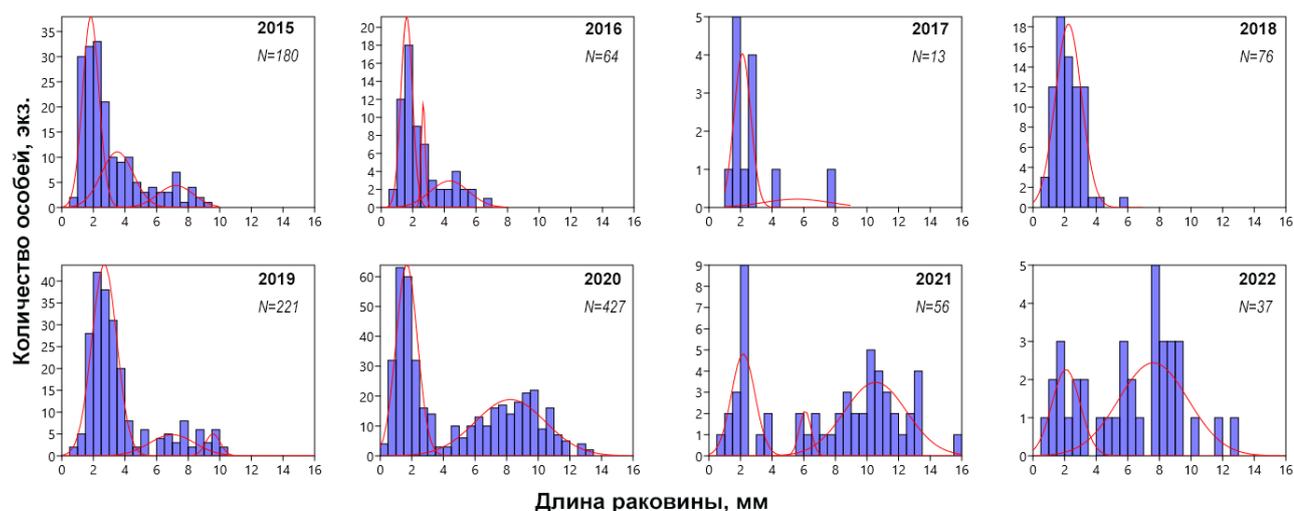


Рис. 8. Размерная структура поселения *Pitar rudis* в разные годы в бухте Инал на глубине 25 м
Fig. 8. Size structure of *Pitar rudis* population in different years in the Inal Bay at a depth of 25 m

***Gouldia minima*.** Количественные характеристики выборок *G. minima* в 2015–2022 гг. представлены в табл. 5. В целом картина изменения обилия поселения этого вида во времени была сходной с таковой поселений *P. rudis*, с которым он обитал в одном биотопе. *G. minima* превосходила *P. rudis* по численности в большинстве случаев, но имела более низкую биомассу. Средний вес особей *G. minima* и *P. rudis* был сходным. В 2016 г. средний вес особей *G. minima* достигал максимального значения, 0,3 г, а в 2017 г. отличался большим разбросом, от 0,001 до 0,04 г. Достоверных отличий среднего веса особей этого вида в поселении не зарегистрировано. Как и у *P. rudis*, у *G. minima* в 2017–2018 гг. выявлены наименьшие за исследованный период значения биомассы. В 2019 г. биомасса и численность поселения возросли, в 2020 г. достигли максимума. В 2021–2022 гг. зафиксировано постепенное снижение этих параметров, однако статистически достоверным было лишь отличие между 2020 и 2022 гг.

Таблица 5. Количественные характеристики выборок *Gouldia minima* в 2015–2022 гг.
Table 5. Quantitative characteristics of *Gouldia minima* samples in 2015–2022

Характеристика выборок	Год							
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Количество исследованных проб	3	3	3	3	3	2	2	2
Общее количество измеренных особей	211	102	14	20	156	626	224	140
Минимальная длина раковины, мм	0,9	1,1	2,1	2,2	1,5	0,6	0,6	1,1
Средняя длина раковины, мм	3,9	5,0	3,3	4,2	4,6	4,6	4,7	5,9
Максимальная длина раковины, мм	6,6	8,2	7,0	8,5	8,2	10,1	11,7	9,6

G. minima отличается от двух описанных выше видов меньшими размерами. Предельная длина раковины, отмеченная в наших исследованиях, составляла 11,7 мм (2021 г.). На гистограммах зарегистрировано до трёх пиков (рис. 9). Первый пик образовывали особи с длиной раковины до 3 мм, второй — 3–6 мм, третий — более 6 мм. Количество ювений не превышало 29 %, что резко контрастирует с картиной, наблюдаемой для двух предыдущих видов. Моллюски с размерами 1,0–2,5 мм массово встречены лишь в сборах 2015 и 2021 гг. Наибольшую численность практически во все годы обеспечивали особи с длиной раковины 4–9 мм. Смещения пиков между

годами не отмечено. Картина для *G. minima* отличается от таковой для первых двух видов: для этого моллюска в большинстве случаев не выявлено чёткого разделения пиков (с отсутствием особей промежуточных размеров). Исключение составили размерные гистограммы 2015, 2021 и 2022 гг.

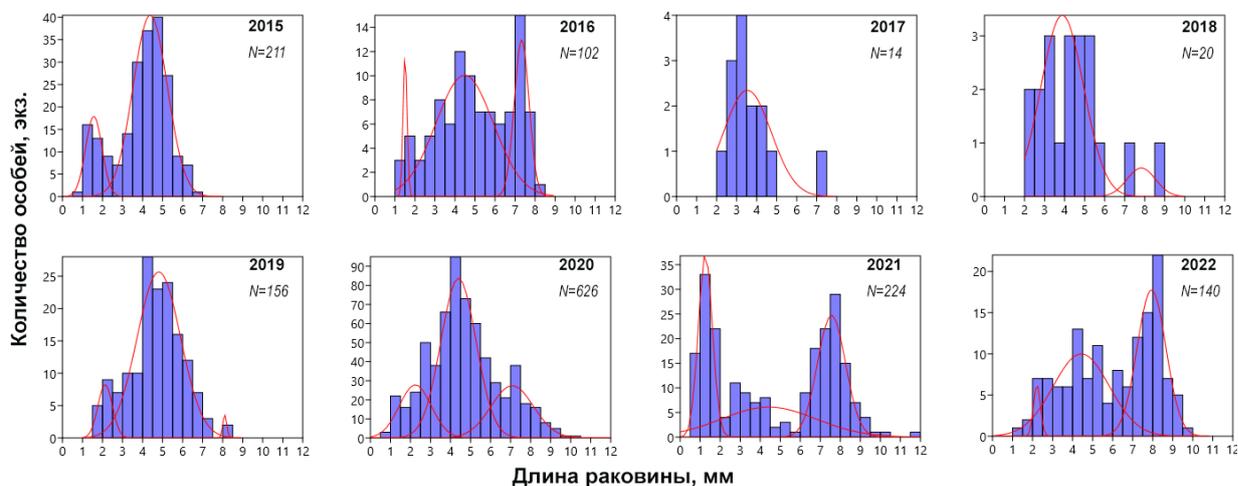


Рис. 9. Размерная структура поселения *Gouldia minima* в разные годы в бухте Инал на глубине 10 м
Fig. 9. Size structure of *Gouldia minima* population in different years in the Inal Bay at a depth of 10 m

Lucinella divaricata. Количественные характеристики выборок *L. divaricata* в 2015–2022 гг. представлены в табл. 6. Это самый мелкоразмерный вид, обитающий на глубине 10 м; он характеризовался минимальной амплитудой колебаний численности, биомассы и среднего веса особей (см. рис. 6). В 2015–2016 гг. его численность была незначительной и сопоставимой с численностью основного доминанта — *Ch. gallina*. В 2017 г. численность *L. divaricata* увеличилась в четыре раза по сравнению с таковой в предыдущие годы и с численностью *Ch. gallina*. Возросла и биомасса поселения *L. divaricata*. Оба параметра оставались стабильными на протяжении 2017–2021 гг., их значения лишь незначительно снизились в 2022 г. Поселения *L. divaricata* в бухте Инал в 2015–2022 гг. характеризовались наличием двух-трёх пиков на гистограммах размерной структуры (рис. 10). Первый пик — наиболее мелких особей с длиной раковины около 0,5–2 мм (ювенилий) — присутствовал во все годы, за исключением 2019 г. Второй пик, чрезвычайно обильный, включал особей с длиной раковины 2–4 мм и был отмечен во все годы наблюдения. Третий пик — особей 4–5,3 мм — был наименее обильным и сформированным лишь единичными экземплярами. Смещения пиков между годами не выявлено, общий вид гистограмм был сравнительно стабильным.

Таблица 6. Количественные характеристики выборок *Lucinella divaricata* в 2015–2022 гг.

Table 6. Quantitative characteristics of *Lucinella divaricata* samples in 2015–2022

Характеристика выборок	Год							
	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022
Количество исследованных проб	3	3	1	3	2	2	2	2
Общее количество измеренных особей	146	256	370	570	404	373	297	353
Минимальная длина раковины, мм	0,9	0,7	0,9	0,9	0,5	0,7	0,5	0,6
Средняя длина раковины, мм	2,2	2,7	2,2	2,6	2,7	2,5	1,8	1,9
Максимальная длина раковины, мм	4,5	5,1	4,9	5,3	5,3	4,6	4,7	4,9

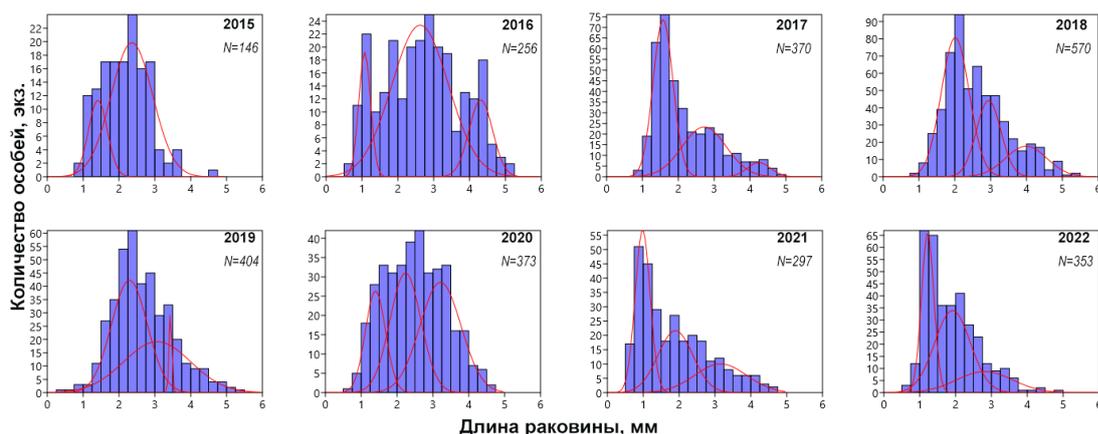


Рис. 10. Размерная структура поселения *Lucinella divaricata* в разные годы в бухте Инал на глубине 10 м

Fig. 10. Size structure of *Lucinella divaricata* population in different years in the Inal Bay at a depth of 10 m

Факторы, определяющие структуру и динамику таксоцено. Выполнен непараметрический анализ корреляций между доступными данными по абиотическим факторам (средняя температура поверхностных вод февраля — марта в районе метеостанции города Туапсе, гранулометрический состав грунта), обилием рапаны в пробах, а также информацией о суммарных характеристиках (численность, биомасса и число видов в пробах) и о структуре таксоцено (на основании лог-трансформированных биомасс видов в пробах). Достоверных зависимостей между суммарными характеристиками и факторами выявить не удалось. Биотопы 10-м и 25-м глубины достоверно отличались по содержанию гравийной фракции грунта и по температуре в летний период.

Анализ DistLM (последовательные тесты) показал, что для глубины 10 м выбранные предикторы объясняли 45,9 % изменчивости. Достоверно линейно коррелировали с биотическими данными гранулометрический состав грунта и средняя температура поверхностных вод февраля — марта (табл. 7, рис. 11). Единственным достоверным фактором оказалось содержание алеврита (табл. 8). Содержание этой фракции было достоверно ниже в пробах последних двух лет (2021–2022 гг.). Однако вклад фактора в объяснённую вариацию биотических данных был небольшим (всего 21,8 %), поскольку структура сообществ в эти годы достоверно не отличалась от таковой предыдущих лет наблюдений (см. рис. 4). Для таксоцено глубины 25 м не было выявлено достоверных корреляций ни с одним из доступных предикторов.

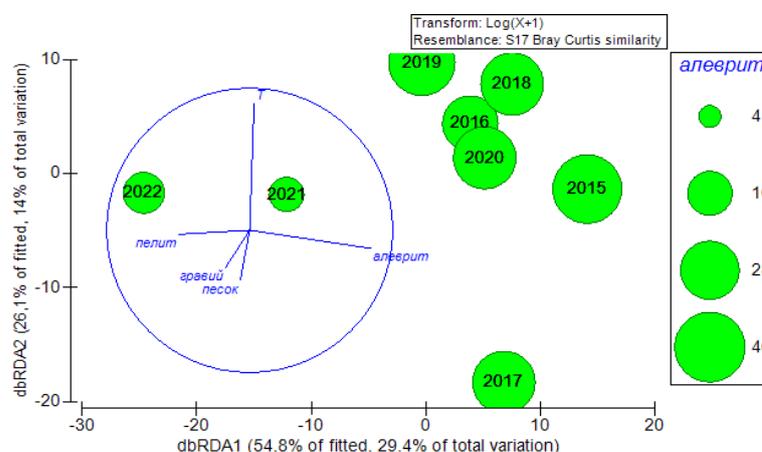
Таблица 7. Результаты DistLM-анализа влияния абиотических факторов на структуру таксоцено Mollusca (оптимальные комбинации, полученные при последовательных тестах)

Table 7. Results of DistLM analysis of the effect of abiotic factors on Mollusca taxocene structure (optimal combinations obtained in successive tests)

Предиктор	Скорректированный коэффициент детерминации	Pseudo-F	P-значение	Доля объяснённой общей вариации
Глубина 10 м				
+Гранулометрический состав	0,326	3,777	0,001	0,443
+Пространственное положение	0,449	3,116	0,006	0,149
+Температура	0,649	10,710	0,001	0,163
Глубина 25 м				
+Пространственное положение	0,172	3,181	0,009	0,251
+Гранулометрический состав	0,364	2,438	0,004	0,295
+Год	0,413	2,248	0,059	0,063
+Температура	0,460	2,210	0,062	0,057

Таблица 8. Результаты DistLM-анализа влияния абиотических факторов на структуру таксоцены Mollusca (оптимальные комбинации, полученные при последовательных тестах) для глубины 10 м**Table 8.** Results of DistLM analysis of the effect of abiotic factors on Mollusca taxocene structure (optimal combinations obtained in successive tests) at a depth of 10 m

Фактор	Скорректированный коэффициент детерминации	Pseudo- <i>F</i>	<i>P</i> -значение	Доля объяснённой общей вариации
+Алеврит	0,183	6,137	0,001	0,218
+Температура	0,253	3,066	0,016	0,100
+Пелит	0,329	3,387	0,017	0,099
+Песок	0,346	1,506	0,227	0,043
+Гравий	0,406	2,944	0,034	0,076

**Рис. 11.** Анализ влияния абиотических факторов на структуру таксоцены *Bivalvia* на глубине 10 м методом DistLM в 2015–2022 гг.; мера сходства — индекс Брея — Кёртиса (по $\log(x+1)$ -трансформированной биомассе); кругами разного размера обозначено процентное содержание алеврита в грунте**Fig. 11.** Analysis of the effect of abiotic factors on *Bivalvia* taxocene structure by the DistLM method within 2015–2022; similarity measure is Bray–Curtis index (based on $\log(x+1)$ -transformed biomass); different-sized circles indicate the percentage of silt in bottom sediments

При сопоставлении динамики биомасс отдельных видов и процента ювенильных особей в их поселениях достоверных зависимостей выявить не удалось из-за малой длины исследованного временного ряда, однако можно отметить некоторые тенденции. Вспышка обилия ювенильных особей *Ch. gallina* отмечена на фоне низкой биомассы поселения (2017–2018 гг.); при последующем росте биомассы произошло параллельное снижение обилия ювенилий (2019 г.) (рис. 12А). Сходная картина наблюдалась для *G. minima* и *P. rudis* (рис. 12С, D). Именно в этот период зафиксированы минимальные средние температуры февраля — марта.

В 2019–2020 гг. отмечен параллельный рост биомассы и обилия молоди у *Ch. gallina* и *G. minima*, а в 2021 г. выявлено параллельное снижение этих параметров. У *P. rudis*, как и у двух других венерид, в 2020 г. зарегистрирован пик биомассы, но при этом с 2017 г. происходило неуклонное снижение обилия молоди в пробах.

Для *L. divaricata* картина была иной: выявлены два периода, когда обилие ювенильных особей и общая биомасса изменялись в противофазе (2015–2017 и 2020–2022 гг.), и один период, когда их изменения были параллельными (2017–2019 гг.) (рис. 12В). Период наибольшей биомассы совпадал с периодом наименьших температур, когда обилие *Ch. gallina* было минимальным. В отличие от биомассы *Ch. gallina* в 2017–2020 гг., биомасса *L. divaricata* снижалась.

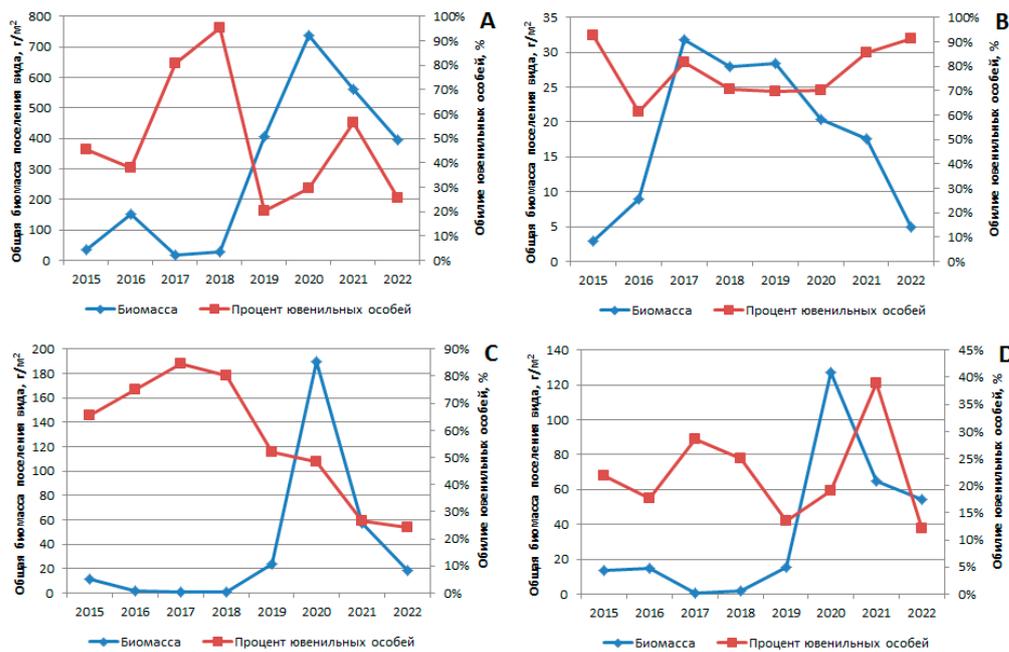


Рис. 12. Параллельные изменения общей биомассы поселений и обилия ювенильных особей *Chamelea gallina* (A), *Lucinella divaricata* (B), *Pitar rudis* (C) и *Gouldia minima* (D) в бухте Инал в 2015–2022 гг.

Fig. 12. Parallel changes in total biomass of population and abundance of juveniles of *Chamelea gallina* (A), *Lucinella divaricata* (B), *Pitar rudis* (C), and *Gouldia minima* (D) in the Inal Bay in 2015–2022

ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика размерной структуры и возраст моллюсков. Известно, что все четыре вида моллюсков, поселения которых изучены в настоящей работе, в условиях Чёрного моря имеют единственный пик размножения в году, хотя и растянутый во времени [Киселева, 1981; Ревков и др., 2014]. *Ch. gallina* размножается преимущественно в конце лета, а только что осевшие особи появляются в пробах в начале осени [Киселева, 1981]. Личинки встречаются в планктоне до февраля [Виноградова, 1950]. Пробы в ходе настоящего исследования собирали в конце июня — начале июля, до появления новых особей текущего года. Кроме того, ячея используемого в данной работе сита (0,5 × 0,5 мм) не позволяет учесть самые ранние стадии, а известно, что *Ch. gallina* при оседании имеет размер 0,2 мм [Захваткина, 1959; Киселева, 1981]. Поэтому с большой вероятностью первый пик особей с длиной раковины до 3 мм на размерно-частотных гистограммах *Ch. gallina* включал моллюсков, осевших осенью — зимой предыдущего года (поколение 0+). Зимой их рост происходит, по всей видимости, чрезвычайно медленно [Ревков и др., 2014], и, по нашим данным, они дорастают к июлю лишь до 2,5 мм. Когорта 1+ объединяла в разные годы особей от 5 до 10 мм, что согласуется с данными М. И. Киселевой [1981] по темпам роста этого вида в Чёрном море. Взрослые особи — когорт 1+ и более — формировали в большинстве случаев непрерывный сглаженный пик на гистограммах.

В 2018 г. в пробах бентоса с 10-м глубины отмечены высокие численности мелкоразмерных (0–3 мм) особей *Ch. gallina*. Это поколение (оседания осени 2017 г.) было обнаружено в пробах следующего, 2019 г. и дало рост биомассы в 2019 г. При этом нового массового оседания осенью 2018 г. и соответствующего ему высокого пика молоди в 2019 г. не наблюдали. Средний размер особей в поселении и его общая биомасса возросли. В результате в следующем, 2020 г. образовался разрыв между поколениями: регистрировали или мелкоразмерных особей когорты 0+

с размерами до 3 мм, или особей крупнее 10 мм, а когорта 1+ была представлена единичными экземплярами. Такой разрыв сохранялся и в 2021 г. Это позволило отчётливо проследить генерацию 2017 г. (в 2019 г. эти особи имели возраст 1+, в 2020 г. — 2+, в 2021 г. — 3+, в 2022 г. — 4+). Её обилие со временем падало, и к 2020 г. чётко отличить её от более поздних генераций стало затруднительно. Осенью 2020 г. произошло новое обильное пополнение поселений вида, на что указывает пик особей с размером 0–3 мм на гистограммах 2021 г. В 2022 г., после успешного оседания моллюсков 2020 г., вновь появились особи когорты 1+, при этом всё ещё присутствовали особи оседания 2017 г., образуя когорту 4+. В 2020 г. моллюски этой генерации достигали в длину примерно 13 мм (2+), в 2021 г. — 15 мм (3+); наконец, в 2022 г. эти особи, по всей видимости, имели размеры от 17 до 20 мм (4+). За весь современный период наблюдений не были зафиксированы экземпляры с длиной раковины более 20 мм, тогда как в середине XX в. наибольший отмеченный размер *Ch. gallina* составил 27 мм [Киселева, 1981]. Таким образом, по нашим данным, предельный возраст моллюсков — как минимум 4,5 года. Растянутое время пополнения поселения в течение года приводит к тому, что на гистограммах присутствует узкий пик молодости и более пологий суммарный пик взрослых особей, широкий из-за объединения поколений разного времени оседания [Киселева, 1981; Ревков и др., 2014; Чухчин, 1965]. Именно такая картина наблюдалась в большинстве случаев в 2015–2022 гг. (за исключением 2017 и 2018 гг.). Между тем структура поселения этого вида продолжает испытывать ежегодные колебания. После элиминации рапаной в 2003–2006 гг. в пробах были встречены лишь мелкоразмерные ювенильные особи, и постепенное восстановление началось только в 2007 г., после снижения численности рапаны [Кучерук и др., 2012]. Но если в начале 2000-х гг. из-за массового одновременного оседания двустворчатых моллюсков все особи поселения имели сходные размеры, то с середины 2010-х гг. выявлено присутствие нескольких размерных групп с доминированием ювенильных особей.

Для другого вида, *P. rudis*, обитающего на 25-м глубине, данных о продолжительности жизни в Чёрном море в литературе найти не удалось. Полученные нами сведения могут косвенно указывать на наибольший средний возраст моллюска в исследованном районе. По имеющимся литературным материалам, личинки этого вида встречаются в планктоне в июне — августе [Киселева, 1978]. Как и *Ch. gallina*, *P. rudis* имеет один, но распределённый во времени пик размножения, а оседание происходит осенью [Киселева, 1978]. Таким образом, наиболее мелкоразмерные особи (1–4 мм) имели возраст, по всей видимости, около 8–10 месяцев (0+). Такие особи образовывали пик во все годы наблюдения и, за исключением 2021–2022 гг., преобладали в поселении. Мы выделили четыре размерные группы, соответствующие, по-видимому, разным поколениям моллюсков: 0+ (до 4 мм), 1+ (4–8 мм), 2+ (9–13 мм) и 3+ (более 13 мм, единично отмеченные в 2021 г.). Моллюски крупнее 16 мм в данную выборку не попали. При всём этом в Геленджикской бухте в 2023 г. были найдены особи с длиной раковины 19 мм (собственные неопубликованные данные), а в XX в. размеры *P. rudis* достигали в Чёрном море 25 мм [Киселева, 1981]. В литературных источниках нам не удалось найти информацию о предельном возрасте этого вида; на основании проведённого анализа мы предполагаем, что он может составлять как минимум около четырёх лет. Однако в большинстве случаев одновременно в поселении были отмечены две-три размерные группы, относящиеся, по всей видимости, к разным поколениям. Таким образом, предельный возраст составлял, судя по всему, минимум три года. Наличие младших возрастных групп и их преобладание указывают на стабильное пополнение поселения. Однако после 2020 г. интенсивность пополнения стала снижаться.

G. minima в 2015–2022 гг. был содоминантом *P. rudis* на 25-м глубине. Этот вид был сравним по размерам с *P. rudis* в наших пробах (до 12 мм). Известно, что его предельный размер в Чёрном море составляет как раз 12 мм [Киселева, 1981]. Таким образом, это более мелкоразмерный вид, чем предыдущие два. Неизвестны точные сроки размножения *G. minima*, известно лишь, что оно происходит в летний период [Киселева, 1981]. По нашим данным, в поселениях

бухты Инал молоди (до 3 мм) в летний период было меньше, чем среднеразмерных экземпляров, практически во все годы исследования. Для уточнения этого вопроса необходимы более подробное изучение сроков созревания и вымета половых продуктов, а также сезонный анализ динамики поселений. Возможно, *G. minima* оседает уже в августе и успевает вырасти к началу зимы, в отличие от *P. rudis* и *Ch. gallina*, или, оседая одновременно с ними, характеризуется более высокой скоростью роста. На его высокую скорость роста указывают данные М. И. Киселевой [1978]: гульдии вырастали с июня по ноябрь на 3–4 мм, то есть 6-мм особи дорастали уже через пять месяцев до 9–10 мм. При этом длина раковины увеличивалась от половины максимального размера до почти максимального размера вида в Чёрном море. Скорость роста *P. rudis* в том же биотопе составляла всего 2 мм за пять месяцев [Киселева, 1981]. Таким образом, темп роста у *G. minima* выше, по всей видимости, чем у *P. rudis*. Предельный возраст *G. minima* также неизвестен [Киселева, 1981]. Мы предполагаем, что его возраст не превышает в исследуемом районе трёх лет. Во-первых, мы отмечали на гистограммах не более трёх пиков, чётко отделённых друг от друга. Во-вторых, вид гистограмм принципиально отличался от стандартной формы размерно-частотных распределений долгоживущих видов [Ревков и др., 2014], которым свойственны узкий и высокий пик мелкоразмерных особей и растянутый и пологий пик особей старших возрастов. У *G. minima* не зарегистрировано узкого и высокого пика молоди и растянутого пика взрослых особей, что может указывать на высокую скорость роста этих моллюсков, связанную с низкой продолжительностью жизни. В-третьих, не выявлено чёткого соответствия пиков в разные годы. Например, в 2016 г. зарегистрирован пик особей с длиной раковины около 4,5 мм. В 2017 г. такого пика отмечено не было, а максимумом характеризовались особи около 3 мм.

Наконец, наиболее мелкоразмерный вид, обитающий на глубине 10 м, *L. divaricata*, характеризовался наличием двух-трёх пиков на гистограммах, как и *G. minima*. Выраженность этих пиков была гораздо меньше, чем даже у *G. minima*. Чёткого разделения пиков не выявлено. Люцинелла имела ещё меньшие размеры, чем гульдия, — до 5,3 мм. Данных о размножении, скорости роста и возрасте *L. divaricata* в Чёрном море нам найти не удалось. По сведениям для западного участка Средиземноморского бассейна, этот вид размножается весной, его молодь оседает в начале лета [Sardá et al., 1999]. Если предположить, что сроки примерно совпадают, можно заключить, что оседание в исследуемом поселении могло проходить до наших съёмок, выполненных в конце июня — начале июля. Возможно, этим объясняется присутствие пика молоди на гистограммах в анализируемый период. Наибольшее количество пиков, отмеченных нами, — три, поэтому можно аккуратно предположить, что на Северном Кавказе предельный возраст *L. divaricata* составлял не более трёх лет. Однако, по данным Н. К. Ревкова и соавторов [2014], в водах Крыма такой характер распределения пиков на размерно-частотных гистограммах длин раковин этого вида сохраняется и в другие периоды года. Возникшее противоречие делает необходимым дополнительное исследование сезонной динамики размерной структуры *L. divaricata* на побережье Северного Кавказа.

Закономерности изменения размерной структуры двустворчатых моллюсков рыхлых грунтов Северного Кавказа изучены слабо. Последние данные о структуре поселений *Bivalvia* были приведены в работе М. В. Чикиной и соавторов [2003], посвящённой вселенцу *A. kagoshimensis*, доминанту глубин 20–30 м. Показано, что в начале 2000-х гг. структура его поселений была чрезвычайно однородной: большинство моллюсков имели сходный размер, что являлось результатом массового оседания осенью 1999 г. Скорость их роста была снижена из-за высокой плотности поселений (в 2001 г. численность особей *A. kagoshimensis* составляла 2462 экз.·м⁻², а в 2002 г. — 1420 экз.·м⁻²) [Чикина и др., 2003]. В возрасте двух лет они достигали среднего размера около 15–16 мм [Чикина и др., 2003]. По данным для Керченского пролива, годовой прирост первого и второго года жизни составлял 17 и 12 мм соответственно (к сожалению, плотность поселений автором не указана) [Жаворонкова и др., 2022]. В крымских водах в Чёрном море в условиях

садкового выращивания этот вид достигал размеров ($27,0 \pm 1,2$) мм за два года [Пиркова, 2012]. Сходная ситуация снижения темпов роста при высоких значениях численности была отмечена на глубине 10 м в начале 2000-х гг. и для другого вида — *Ch. gallina* [Кучерук и др., 2002; Чикина, 2009]. Показано, что в возрасте одного года особи этого вида достигали в Чёрном море длины 6–10 мм [Киселева, 1981], а в два года — 17–25 мм [Болтачева, Мазлумян, 2001]. В начале 2000-х гг. годовалые экземпляры *Ch. gallina* имели длину раковины около 2–3 мм, а двухгодовалые — не более 5 мм [Чикина, 2009]. В современный период темпы роста *Ch. gallina* возросли по сравнению с таковыми начала 2000-х гг. По всей видимости, одной из причин этого является более низкая численность в поселениях в последние годы: общая численность не превышает 10 тыс. экз. \cdot м⁻² в 2015–2022 гг. против 36 тыс. экз. \cdot м⁻² в 2001 г. [Кучерук и др., 2002]. Увеличился и предельный возраст этого долгоживущего вида. В начале 2000-х гг. возраст *Ch. gallina* не превышал трёх лет [Кучерук и др., 2012; Чикина, 2009]: особи, осевшие в 1999 г., к 2003 г. были полностью элиминированы за счёт пресса рапаны. Что касается современного периода, то многие особи *Ch. gallina*, осевшие в 2017 г., были живы ещё в 2022 г. (возраст составлял около 4,5 года).

Динамика таксоцены Mollusca на Северном Кавказе. Если в 2000-х гг. была важной роль инвазивных моллюсков (*R. venosa* и *A. kagoshimensis*) в донных сообществах рыхлых грунтов прибрежных вод Северного Кавказа [Кучерук и др., 2012; Чикина, 2009], то в 2010-х гг., по нашим данным, на первые позиции вышли прежние автохтонные доминанты: *Ch. gallina*, *L. divaricata*, *P. rudis* и *G. minima*. Кроме того, в сообществе глубин 10–30 м вновь стали отмечать второстепенные виды — *S. subtruncata* и *D. semistriatus* [Колочкина и др., 2020; настоящее исследование], обилие которых в начале XXI в. было чрезвычайно низким [Кучерук и др., 2002; Чикина, 2009]. Это указывает на постепенное восстановление структуры таксоцены после катастрофических перестроек начала XXI в. Между тем говорить о возвращении структуры таксоцены к докризисному состоянию пока не приходится. Численность и биомасса доминирующих видов, а также размерная структура их поселений всё ещё испытывают ежегодные колебания. Изменение обилия в таксоцене и размерной структуры поселений моллюсков могло быть связано с вариабельностью как абиотических факторов, так и обилия пищи или межвидовых/внутривидовых взаимодействий. Достоверных зависимостей между биомассой, численностью, числом видов в таксоцене, а также биомассой и численностью отдельных видов и доступными характеристиками окружающей среды и обилием рапаны выявить не удалось. Однако анализ структуры таксоцены по биомассе показал, что доля объяснённой вариации биотических данных для глубины 10 м за счёт гранулометрического состава грунта составляла 44,3 %. При этом гранулометрический состав отличался лишь для двух последних лет. Так, в 2021 г. было отмечено низкое содержание илистых фракций, а в 2021 г. низкое содержание алеврита сохранилось, но содержание пелита возросло в 3,5 раза по сравнению с таковым 2021 г. и оказалось в 2 раза выше, чем в 2015–2020 гг. (см. рис. 1А). Вторым фактором, достоверно внёсшим вклад в вариацию биотических данных, стала средняя температура февраля — марта. Её изменчивость объясняла 16,3 % вариации. При сравнительно сходных ежегодных показателях в 2017 и 2022 гг. температуры февраля — марта были снижены (см. рис. 1В).

Период наблюдений пришёлся на разные по температурному режиму годы. Зима 2016–2017 гг. была суровой [Podymov et al., 2021]. Тогда численность и биомасса моллюсков оказались сравнительно невысокими как на 10-м, так и на 25-м глубине, а крупные особи встречались редко. Возможно, это было прямо и/или косвенно связано с температурными условиями. Затяжной холодный период мог вызвать гибель взрослых моллюсков, а также особей, осевших осенью. Кроме того, после холодных зим происходит обычно более позднее весеннее цветение фитопланктона — основного источника пищи двустворчатых моллюсков. С повышением температуры и солёности вод в 2019–2020 гг. [Часовников, Бородулина, 2022; Podymov et al., 2021]

появилась тенденция к восстановлению численности и биомассы таксоцена, и после низких показателей обилия к 2020 г. таксоцен, напротив, характеризовался чрезвычайно высокими показателями численности и биомассы моллюсков. В 2021 г., после двух засушливых лет, произошло почти двукратное повышение количества атмосферных осадков, увеличился сток рек [Коршенко и др., 2022]. Это вызвало вспышку развития диатомовых водорослей [Часовников, Бородулина, 2022] — основного компонента питания исследуемых видов двустворчатых моллюсков [Киселева, 1981]. Тенденция, судя по всему, сохранилась и в 2022 г.: тогда весной на фоне обильного паводка была зафиксирована чрезвычайно сильная вспышка цветения кокколитофорид [Коршенко и др., 2022]. Между тем дальнейшего роста биомассы моллюсков не зарегистрировали. Отдалённо сходная ситуация была отмечена во время кризиса в северо-западной части Чёрного моря в конце XX в., когда антропогенная эвтрофикация вызвала каскад событий, приведших к ежегодным заморам в придонном слое [Bologa et al., 1995]. Одним из явлений, наблюдаемых в тот период, были ежегодные обильные цветения фитопланктона, но на фоне высокой доступности пищи происходило не увеличение обилия, а угнетение донных организмов-фильтраторов. Однако сложно предположить, что на открытом шельфе в зоне верхнего квазиоднородного слоя при значительном и постоянном волновом воздействии возможно образование устойчивых зон гипоксии, а тем более заморных зон. Другим объяснением снижения биомасс в 2021–2022 гг. может быть пресс взрослых особей на планктонные личинки — явление, отмеченное в прибрежных экосистемах [André et al., 1993]. По нашим данным, после массового оседания *Ch. gallina* в 2017 г., которое привело к появлению пика молоди в июле 2018 г., в последующие два года (в 2019 и 2020 гг.) было выявлено большое количество крупных особей, а обилие молодых особей было примерно в 2–3 раза ниже, чем крупных (см. рис. 12). И только в 2021 г. произошло новое обильное пополнение на фоне снижения численности крупных особей параллельно с увеличением их средних размеров.

Нельзя исключать и роль межвидовых взаимодействий в регуляции обилия изученных поселений двустворчатых моллюсков. Так, причинами массового оседания 1999 г. стали с большой вероятностью ограничение пресса планктотрофного гребневика *M. leidyi* на личиночные стадии двустворчатых моллюсков, а также отсутствие взрослых особей из-за выедания рапаны [Кучерук и др., 2002]. В период проведения настоящего исследования (2015–2022 гг.) тоже были отмечены случаи массового оседания двустворчатых моллюсков: в 2017 г. — *Ch. gallina* и *L. divaricata*, в 2020 г. — *P. rudis*, в 2021 г. — *G. minima*. Этому предшествовало, как и в 1999 г., снижение обилия взрослых особей. Однако в 2015–2022 гг. снижение обилия не было столь драматичным: значения биомассы макрозообентоса примерно соответствовали таковым середины XX в. [Киселева, 1981]. В середине 2010-х гг. не было зафиксировано вспышки численности *R. venosa*, и в течение всего исследуемого периода единичные среднеразмерные особи этого хищника изредка встречались в пробах. Таким образом, пресс рапаны вряд ли был пусковым механизмом массового оседания. Пресс желетелых на планктонные личинки моллюсков к середине 2010-х гг. уже существенно снизился, планктонное сообщество пришло к 2014 г. в равновесное состояние [Арашкевич и др., 2015]. Это, по всей видимости, во многом определяет присутствие ежегодного пополнения молодью всех бентосных видов. Под наибольшим прессом желетелых в период исследования могли находиться виды, появление личинок которых в планктоне происходило в конце весны — начале лета, то есть в сезон массового размножения *M. leidyi*, основного их потребителя [Луппова, 2017]. Однако в связи с тенденцией потепления вод северо-восточного побережья Чёрного моря в последние годы *Beroe ovata* — облигатный ктенофорофаг, питающийся мнемииопсисом, — стал появляться уже в июне-июле, а не в августе, как в начале 2000-х гг. [Мартынюк, 2017]. Это снижает вероятность выедания планктонных личинок донных животных мнемииопсисом в летне-осенний период. Наиболее интенсивное воздействие *M. leidyi* мог оказать лишь на *L. divaricata*, если его размножение происходило поздней весной — ранним летом, однако

для этого вида были отмечены очень высокие значения численности, что может косвенно быть показателем успешности его популяции в исследуемом регионе. Обильное оседание люцинеллы 2017 г. стало, вероятно, одним из следствий угнетения поселений обитающих в том же биотопе *Ch. gallina* в этот период.

Выводы:

1. В 2015–2022 гг. на глубине 10 м доминировали *Chamelea gallina* и *Lucinella divaricata*, а на глубине 25 м — *Pitar rudis* и *Gouldia minima*. Стабилизации количественного обилия этих видов в исследуемый период не отмечено. В 2020 г. зафиксирована вспышка их биомассы на глубинах 10 и 25 м. В 2021–2022 гг. выявлен спад биомасс.
2. Размерная структура поселений анализируемых видов в 2015–2021 гг. была нестабильной, но практически каждый год в популяциях отмечены мелкоразмерные особи предыдущего года оседания, за исключением *G. minima*, для которой мелкоразмерные особи зарегистрированы лишь в 2015 и 2021 гг. У *Ch. gallina* выявлено наиболее успешное поколение — генерация 2017 г.
3. Максимальный зафиксированный методом когорт возраст моллюсков в исследованных популяциях в 2015–2022 гг. достигал 4,5 года для *Ch. gallina*, 3,5 года для *P. rudis* и около 3 лет для *G. minima*. Для проверки предположения о приуроченности размножения *L. divaricata* к поздневесеннему периоду требуется дополнительное изучение сезонных изменений размерной структуры поселений и стадии созревания гонад.
4. Основными факторами, определяющими динамику популяций исследуемых видов в современный период, являются, по всей видимости, абиотические (гранулометрический состав грунта и температура). Период низких температур совпадал с низким обилием руководящих видов таксоцена — *Ch. gallina*, *P. rudis* и *G. minima*. Период уменьшения биомассы этих видов совпадал со снижением уровня алеврита в донных осадках.

Работа поддержана грантом РФФ № 23-27-00181.

Благодарность. Авторы чрезвычайно признательны всем коллегам, принимавшим участие в отборе проб в 2015–2022 гг.: У. В. Симаковой, А. Б. Басину, М. И. Симакову, В. А. Тимофееву, В. Л. Семину, А. А. Веденину, В. Н. Кокареву, В. А. Свасян, а также экипажу МНИС «Ашамба».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алексеев Р. П., Синегуб И. А. Макрозообентос и донные биоценозы Чёрного моря на шельфах Кавказа, Крыма и Болгарии // *Экология прибрежной зоны Чёрного моря* : сборник научных трудов / ред. В. В. Сапожников. Москва : ВНИРО, 1992. С. 218–234. [Alekseev R. P., Sinegub I. A. Macrozoobenthos and bottom biocenoses from the Black Sea shelves off the Caucasus, Crimea and Bulgaria. In: *Ecology of the Black Sea Coastal Areas* : collected papers / V. V. Sapozhnikov (Ed.). Moscow : VNIRO, 1992, pp. 218–234. (in Russ.)]
2. Арашкевич Е. Г., Луппова Н. Е., Никишина А. Б., Паутова Л. А., Часовников В. К., Дриц А. В., Подымов О. И., Романова Н. Д., Станичная Р. Р., Зацепин А. Г., Куклев С. Б., Флинт М. В. Судовой экологический мониторинг в шельфовой зоне Чёрного моря: оценка современного состояния пелагической экосистемы // *Океанология*. 2015. Т. 55, № 6. С. 964–970. [Arashkevich E. G., Louppova N. E., Nikishina A. B., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Drits A. V., Podymov O. I., Romanova N. D., Stanichnaya R. R., Zatsypin A. G., Kuklev S. B., Flint M. V. Marine environmental monitoring in the shelf zone of the Black Sea: Assessment of the current state of the pelagic ecosystem. *Okeanologiya*, 2015, vol. 55, no. 6, pp. 964–970. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0030157415060015>
3. Болтачева Н. А., Мазлумян С. А. Линейный рост и продолжительность жизни моллюска *Chamelea gallina* (Bivalvia: Veneridae) в Чёрном море // *Экология моря*. 2001. Вып. 55. С. 50–52. [Boltachova N. A., Mazlumyan S. A. The linear growth and lifetime

- of *Chamelea gallina* (Bivalvia: Veneridae) in the Black Sea. *Ekologiya morya*, 2001, iss. 55, pp. 50–52. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4385>
4. Виноградова З. А. Материалы по биологии моллюсков Чёрного моря // *Труды Карадагской биологической станции*. 1950. Вып. 9. С. 100–159. [Vinoogradova Z. A. Materialy po biologii mollyuskov Chernogo morya. *Trudy Karadagskoi biologicheskoi stantsii*, 1950, iss. 9, pp. 100–159. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6718>
 5. Воробьев В. П. *Бентос Азовского моря*. Симферополь : Крымиздат, 1949. 193 с. (Труды АзЧерНИРО ; вып. 13). [Vorob'ev V. P. *Bentos Azovskogo morya*. Simferopol : Krymizdat, 1949, 193 p. (Trudy AzCherNIRO ; iss. 13). (in Russ.)]
 6. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски – Gastropoda // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 3 : *Свободноживущие беспозвоночные. Членистоногие (кроме ракообразных), моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные, хордовые* / отв. ред. В. А. Водяницкий. Киев : Наукова думка, 1972. С. 65–166. [Golikov A. N., Starobogatod Ya. I. Klass bryukhonogie molluski – Gastropoda. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 3 : *Svobodnozhivushchie bespozvonochnye. Chlenistonogie (krome rakoobraznykh), mollyuski, iglokozhiye, shchetinkochelyustnye, khordovyye* / V. A. Vodnyanitsky (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1972, pp. 65–166. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6078>
 7. Жаворонкова А. М., Сытник Н. А., Золотницкий А. П. Возрастная структура и линейный рост анадары (*Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906)) Керченского пролива // *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2022. Т. 5, № 1. С. 45–55. [Zhavoronkova A. M., Sytnik N. A., Zolotnitsky A. P. Age composition and linear growth of the invasive ark clam species (*Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906)) in the Kerch Strait. *Vodnye resursy i sreda obitaniya*, 2022, vol. 5, no. 1, pp. 45–55. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/jgjqki>
 8. Жирков И. А. *Жизнь на дне. Биоэкология и биогеография бентоса*. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 453 с. [Zhirkov I. A. *Zhizn' na dne. Bioekologiya i biogeografiya bentosa*. Moscow : KMK Scientific Press, 2010, 453 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qksrxf>
 9. Захваткина К. А. Личинки двустворчатых моллюсков Севастопольского района // *Труды Севастопольской биологической станции*. 1959. Т. 11. С. 108–152. [Zakhvatkina K. A. Lichinki dvustvorchatykh mollyuskov Sevastopol'skogo raiona. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1959, vol. 11, pp. 108–152. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5397>
 10. Киселева М. И. *Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1981. 165 с. [Kiseleva M. I. *Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1981, 165 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8133>
 11. Киселева М. И. Особенности размерного состава популяций двустворчатых моллюсков, обитающих в разных биотопах // *Гидробиологический журнал*. 1978. Т. 14, № 1. С. 54–58. [Kiseleva M. I. Peculiarities of size composition of bivalves populations inhabiting different zones of biotope. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1978, vol. 14, no. 1, pp. 54–58. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/10110>
 12. Киселева М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря* / ред. В. Е. Заика. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. [Kiseleva M. I. Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u poberezh'ya Kavkaza. In: *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya* / V. E. Zaika (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1992, pp. 84–99. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5644>
 13. Колючкина Г. А., Семин В. Л., Григоренко К. С., Басин А. Б., Любимов И. В. Роль абиотических факторов в вертикальном распределении макрозообентоса северо-восточного побережья Чёрного моря // *Зоологический журнал*. 2020. Т. 99, вып. 7. С. 784–800. [Kolyuchkina G. A., Syomin V. L., Grigorenko K. S., Basin A. B., Lyubimov I. V. The role of abiotic factors in the vertical distribution of macrozoobenthos on the northeastern Black Sea coast. *Zoologicheskii zhurnal*, 2020, vol. 99,

- iss. 7, pp. 784–800. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0044513420070053>
14. Коршенко Е. А., Панасенкова И. И., Осадчиев А. А., Белякова П. А. Исследование сезонной и синоптической изменчивости плюмов малых рек северо-восточного побережья Чёрного моря в маловодных (2020 год) и полноводных (2021 год) условиях // *Морские исследования и образование (MARESEDU) – 2022* : труды XI Международной научно-практической конференции, Москва, 24–28 октября 2022 г. Т. 2 (4). Тверь : ПолиПРЕСС, 2022. С. 236–240. [Korshenko E. A., Panasenkov I. I., Osadchiev A. A., Belyakova P. A. Synoptic and seasonal variability of small river plumes in the north-eastern part of the Black Sea. In: *Marine Research and Education (MARESEDU) – 2022* : proceedings of the XI International conference, Moscow, 24–28 October, 2022. Tver : PoliPRESS, 2022, vol. 2 (4), pp. 236–240. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ehqtque>
 15. Кучерук Н. В., Басин А. Б., Котов А. В., Чикина М. В. Макрозообентос рыхлых грунтов северокавказского побережья Чёрного моря: многолетняя динамика сообществ // *Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря* / ред. А. Г. Зацепин, М. В. Флинт. Москва : Наука, 2002. С. 289–297. [Kucheruk N. V., Basin A. B., Kotov A. V., Chikina M. V. Macrobenthos of crumbly sediments of the Black Sea Caucasian coast: Long-term dynamics of the communities. In: *Multi-Disciplinary Investigations of the North-Eastern Part of the Black Sea* / A. G. Zatsepin, M. V. Flint (Eds). Moscow : Nauka, 2002, pp. 289–297. (in Russ.)]
 16. Кучерук Н. В., Флинт М. В., Максимова О. В., Чикина М. В., Симакова У. В. Современная динамика бентосных сообществ северо-восточного шельфа Чёрного моря // *Изменение природной среды России в XX веке* / ред. В. М. Котляков, Д. И. Люри. Москва : Молнет, 2012. С. 274–287. [Kucheruk N. V., Flint M. V., Maksimova O. V., Chikina M. V., Simakova U. V. Sovremennaya dinamika bentosnykh soobshchestv severo-vostochnogo shel'fa Chernogo morya. In : *The Change of the Natural Environment of Russia in the XX Century* / V. M. Kotlyakov, D. I. Lyuri (Eds). Moscow : Molnet, 2012, pp. 274–287. (in Russ.)]
 17. Луппова Н. Е. Коадаптация черноморских гребневиков-вселенцев *Beroe ovata* Mayer и *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz // *Международный журнал гуманитарных и естественных наук*. 2017. № 9. С. 12–15. [Luppova N. E. Coadaptation of Black Sea cross-crops *Beroe ovata* Mayer and *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz. *Mezhdunarodnyi zhurnal gumanitarnykh i estestvennykh nauk*, 2017, no. 9, pp. 12–15. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zhzkxt>
 18. Мартынюк М. Л. Особенности развития популяций гребневиков-вселенцев *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) и *Beroe ovata* Mayer, 1912 в северо-восточной части Чёрного моря // *Труды АзНИИРХ (результаты рыбохозяйственных исследований в Азово-Черноморском бассейне)* : сборник научных трудов по результатам исследований за 2014–2015 гг. / отв. ред. В. Н. Белоусов. Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2017. Т. 1. С. 97–103. [Martynuk M. L. Features of development of invasive Ctenophora *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz, 1865) and *Beroe ovata* Mayer, 1912 in the north-eastern Black Sea. In: *Proceedings of AzNIIRKh (rezul'taty rybokhozyaystvennykh issledovaniy v Azovo-Chernomorskom basseine)* : sbornik nauchnykh trudov po rezul'tatam issledovaniy za 2014–2015 gg. / V. N. Belousov (Eds). Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2017, vol. 1, pp. 97–103. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/vlcolz>
 19. *Митилиды Чёрного моря* / отв. ред. В. Е. Заика ; АН УССР, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1990. 208 с. [*Mitilidy Chernogo morya* / V. E. Zaika (Ed.) ; AN USSR, Institut biologii yuzhnykh morei imeni A. O. Kovalevskogo. Kyiv : Naukova dumka, 1990, 208 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1459>
 20. Пиркова А. В. Рост двустворчатого моллюска *Anadara inaequalvis* (Bivalvia) в Чёрном море при садковом выращивании // *Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона* : материалы VII Международной конференции, Керчь, 20–23 июня 2012 г. Керчь : ЮГНИРО, 2012. Т. 2. С. 73–78. [Pirkova A. V. Growth of bivalve mollusk *Anadara inaequalvis* (Bivalvia) in the Black Sea while growing in cages. In: *Current Fishery and Environmental Problems of the Azov-Black*

- Sea Region* : materials of VII International conference, Kerch, 20–23 June, 2012. Kerch : YugNIRO Publishers, 2012, vol. 2, pp. 73–78. (in Russ.). <https://elibrary.ru/yscpwo>
21. Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Лисицкая Е. В. Состав и сезонная динамика макрозообентоса локального биотического комплекса *Chamelea gallina* (Западный Крым, Чёрное море) // *Экосистемы*. 2014. № 11 (30). С. 247–259. [Revkov N. K., Timofeev V. A., Lisitskaya E. V. Composition and seasonal dynamics of macrozoobenthos in local biotic complex *Chamelea gallina* (Western Crimea, the Black Sea). *Ekosistemy*, 2014, no. 11 (30), pp. 247–259. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/vkczqp>
 22. Ревков Н. К. Многолетние изменения зообентоса рыхлых грунтов в районе юго-западного Крыма // *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)* / ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская ; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 222–229. [Revkov N. K. Fluffy bottom bed zoobenthos longstanding changes in the southwest Crimea region. In: *Modern Condition of Biological Diversity in Near-shore Zone of Crimea (the Black Sea Sector)* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaia (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2003, pp. 222–229. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1467>
 23. Романкевич Е. А., Ветров А. А. *Цикл углерода в арктических морях России*. Москва : Наука, 2001. 302 с. [Romankevich E. A., Vetrov A. A. *Tsikh ugleroda v arkticheskikh moryakh Rossii*. Moscow : Nauka, 2001, 302 p. (in Russ.)]
 24. Селифонова Ж. П., Часовников В. К. Экологическое состояние зообентоса прикавказской зоны Чёрного моря (район Джубга – Хоста) // *Системы контроля окружающей среды*. 2017. № 10 (30). С. 119–128. [Selifonova Zh. P., Chasovnikov V. K. Ecological condition of zoobenthos on the Caucasus coast near Dzhubga – Khosta (the Black Sea). *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2017, no. 10 (30), pp. 119–128. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qjgrpb>
 25. Фроленко Л. Н., Живоглядова Л. А. Состояние сообществ *Chamelea gallina* и *Pitar rudis* в северо-восточной части Чёрного моря осенью 2019 г. // *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2020. Т. 3, № 3. С. 45–55. [Frolenko L. N., Zhivoglyadova L. A. Status of the *Chamelea gallina* and *Pitar rudis* communities in the north-eastern Black Sea in the autumn of 2019. *Vodnye resursy i sreda obitaniya*, 2020, vol. 3, no. 3, pp. 45–55. (in Russ.)]. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2020_3_3_45
 26. Фроленко Л. Н., Живоглядова Л. А., Ковалев Е. А. Результаты исследований зообентоса северо-восточной части Чёрного моря по данным 2016–2017 гг. // *Водные биоресурсы и среда обитания*. 2019. Т. 2, № 4. С. 85–97. [Frolenko L. N., Zhivoglyadova L. A., Kovalev E. A. Results of the zoobenthos studies in the north-eastern Black Sea according to the data obtained in 2016–2017. *Vodnye resursy i sreda obitaniya*, 2019, vol. 2, no. 4, pp. 85–97. (in Russ.)]. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2019_2_4_85
 27. Часовников В. К., Бородулина П. А. Тенденции межгодовой изменчивости биогенных элементов в северо-восточной части Чёрного моря по данным судовых наблюдений за 2017–2021 гг. // *Экология гидросферы*. 2022. № 2 (8). С. 37–46. [Chasovnikov V. K., Borodulina P. A. Trends in the interannual variability of nutrients in the northeastern part of the Black Sea according to ship observations for 2017–2021. *Ekologiya gidrosfery*, 2022, no. 2 (8), pp. 37–46. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2\(8\)-37-46](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2022-2(8)-37-46)
 28. Чикина М. В. *Макрозообентос рыхлых грунтов северокавказского побережья Чёрного моря: пространственная структура и многолетняя динамика* : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18. Москва, 2009. 116 с. [Chikina M. V. *Makrozoobentos rykhlykh gruntov severokavkazskogo poberezh'ya Chernogo morya: prostranstvennaya struktura i mnogoletnyaya dinamika*. [dissertation]. Moscow, 2009, 116 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/nqjfxd>
 29. Чикина М. В., Колучкина Г. А., Кучерук Н. В. Аспекты биологии размножения *Scapharca inaequalvis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // *Экология моря*. 2003. Вып. 64. С. 72–77. [Chikina M. V., Koluchkina G. A., Kucheruck N. V. Some features of reproduction biology of *Scapharca*

- inaequivalvis* (Bruguière) (Bivalvia, Arcidae) in the Black Sea. *Ekologiya morya*, 2003, iss. 64, pp. 72–77. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4597>
30. Чухчин В. Д. Биология размножения *Venus gallina* L. (Lamellibranchiata) в Чёрном море // *Бентос* : сборник статей / отв. ред. В. А. Водяницкий. Киев : Наукова думка, 1965. С. 15–23. [Chukhchin V. D. Biology of reproduction of *Venus gallina* L. (Lamellibranchiata) in the Black Sea. In: *Bentos* : sbornik statei. Kyiv : Naukova dumka, 1965, pp. 15–23. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/97>
31. Шаловенков Н. Н. Тенденции вселения чужеродных видов зообентоса в Чёрное море // *Российский журнал биологических инвазий*. 2020. Т. 13, № 1. С. 72–80. [Shalovenkov N. N. Tendencies of invasion of alien zoobenthic species into the Black Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2020, vol. 13, no. 1, pp. 72–80. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/bpcrvn>
32. Akaike H. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 1974, vol. 19, no. 6, pp. 716–723. <https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
33. Anderson M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 2001, vol. 26, iss. 1, pp. 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
34. André C., Jonsson P. R., Lindegarth M. Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: The role of hydrodynamics and larval behaviour. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, vol. 97, no. 2, pp. 183–192.
35. Bologa A. S., Bodeanu N., Petranu A., Țigănuș V., Zaitsev Yu. P. Major modifications of the Black Sea benthic and planktonic biota in the last three decades. In: *Les mers tributaires de Méditerranée* / F. Briand (Éd.). Monaco : Musée océanographique, 1995, pp. 85–110. (Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco, n° special 15 ; CIESM, Science Series no. 1).
36. Chao A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 1987, vol. 43, iss. 4, pp. 783–791. <https://doi.org/10.2307/2531532>
37. Chikina M. V., Kucheruk N. V. Long-term changes in the structure of coastal benthic communities in the northeastern part of the Black Sea: Influence of alien species. *Oceanology*, 2005, vol. 45, suppl. 1, pp. 176–182. <https://elibrary.ru/ljkgvr>
38. Clarke K. R., Gorley R. N. *PRIMER v6: User Manual. Tutorial*. Plymouth : PRIMER-E, 2006, 190 p.
39. Dempster A. P., Laird N. M., Rubin D. B. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 1977, vol. 39, iss. 1, pp. 1–22. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1977.tb01600.x>
40. Dumitrache C., Abaza V. The present state of benthic communities in the Romanian coastal waters. *Cercetări Marine – Recherches Marines*, 2004, no. 35, pp. 61–75.
41. *Exotic Species in the Aegean, Marmara, Black, Azov and Caspian Seas* / Yu. P. Zaitsev, B. Öztürk (Eds.). Istanbul : Turkish Marine Research Foundation, 2001, 267 p.
42. Marinov T., Stoykov S. Seasonal investigations of macrozoobenthos in the Bulgarian shelf of Black Sea. *Oceanology [Bulgarian Academy of Sciences]*, 1990, vol. 19, pp. 49–62. (in Bulg.)
43. Podymov O. I., Zatsepin A. G., Ocherednik V. V. Increase of temperature and salinity in the active layer of the north-eastern Black Sea from 2010 to 2020. *Physical Oceanography*, 2021, vol. 28, no. 3, pp. 257–265. <https://doi.org/10.22449/1573-160X-2021-3-257-265>
44. Revkov N. K., Boltacheva N. A., Timofeev V. A., Bondarev I. P., Bondarenko L. V. Macrozoobenthos of the Zernov's *Phyllophora* field, northwestern Black Sea: Species richness, quantitative representation and long-term variations. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka*, 2018, vol. 3, no. 4, pp. 32–43. <https://doi.org/10.24189/ncr.2018.045>
45. Sardá R., Pinedo S., Martin D. Seasonal dynamics of macroinfaunal key species inhabiting shallow soft-bottoms in the Bay of Blanes (NW Mediterranean). *Acta Oecologica*, 1999, vol. 20, iss. 4, pp. 315–326. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(99\)00135-6](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(99)00135-6)
46. Tiganus V. Present state of marine biodiversity in the Romanian Black Sea waters. In: *CIESM Workshop on Mediterranean Marine Biodiversity*, Nicosia (Cyprus), 1–3 May, 1997. [Monaco] :

[Commission International pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée], 1997, pp. 61–62. (CIESM Workshop Series ; n° 1). 47. WoRMS. *World Register of Marine Species* : [site]. URL: <https://www.marinespecies.org/> [accessed: 10.10.2023].

TAXOCENE OF MOLLUSCS OF COASTAL SOFT SEDIMENTS IN THE NORTHEASTERN SECTOR OF THE BLACK SEA AT THE BEGINNING OF THE XXI CENTURY

G. Kolyuchkina¹, I. Lyubimov¹, and N. Danilova^{1,2}

¹Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

²Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation
E-mail: galka.sio@gmail.com

The key question of modern ecology is to understand the relationship between changes in marine ecosystems and the environment under ongoing climate change and increasing anthropogenic load. However, not all changes occurring in marine shelf ecosystems can be explained by the action of external factors, since the dynamics of ecosystems associated with internal processes, such as natural succession, is poorly understood. Benthic communities play a crucial role in ecosystem functioning by modifying habitats and affecting nutrient cycling and primary productivity. Bottom ecosystems are associated with the potential for carbon immobilization and sequestration the assessment of which remains a fundamental scientific challenge. Coastal communities of the Black Sea are a convenient model for such studies. Carbonate-producing organisms – molluscs – dominate in benthic ecosystems of this basin. The aim of the present work was to investigate the dynamics of abundance and population structure of molluscs in soft sediments of the coastal zone of the Black Sea at the North Caucasus in 2015–2022. Annual sampling was carried out at depths of 10 and 25 m. The structure of the mollusc taxocene and the dynamics of the size structure of populations of its main dominants were analyzed: at 10-m depth, *Chamelea gallina* and *Lucinella divaricata*; at 25-m depth, *Gouldia minima* and *Pitar rudis*. Fluctuations in their abundance reached orders of magnitude. The highest taxocene biomass was recorded in 2020 which coincided with the maximum surface water temperature and salinity (a drought period). Successful annual recruitment and multimodal appearance of size–frequency diagrams of these species were observed, except for *G. minima*, as its juvenile stages were almost absent in the samples. Based on the analysis of size–frequency diagrams, an attempt was made to estimate the mean limiting age of individuals in the population of these species. No linear relationships were revealed between values of abiotic factors and the taxocene structure. Trends of parallel changes in abundance of juveniles in a population and total biomass of each of the studied species were characterized.

Keywords: Black Sea, bivalves, macrozoobenthos, population dynamics