

Водные биоресурсы и среда обитания

2022, том 5, номер 3, с. 69–81

<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru

doi: 10.47921/2619-1024_2022_5_3_69

ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online



Aquatic Bioresources & Environment

2022, vol. 5, no. 3, pp. 69–81

<http://journal.azniirkh.ru>, www.azniirkh.ru

doi: 10.47921/2619-1024_2022_5_3_69

ISSN 2618-8147 print, ISSN 2619-1024 online

УДК 594.1: 574.5 (262.5)

ЗАКОНОМЕРНОСТИ БАТИМЕТРИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ МОЛЛЮСКОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СВОЙСТВ РЫХЛЫХ СУБСТРАТОВ У ПОБЕРЕЖЬЯ ЗАПАДНОГО КРЫМА

© 2022 А. Н. Петров

ФГБУН Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей
имени А.О. Ковалевского РАН» (ФИЦ ИнБЮМ), Севастополь 299011, Россия
E-mail: alexpet-14@mail.ru

Аннотация. Закономерности батиметрического распределения зообентоса в условиях гидродинамического воздействия и соподчиненных изменений гранулометрического состава и плотности донного субстрата изучены недостаточно. Цели работы: 1) оценить плотность донных отложений на разной глубине у побережья западного Крыма; 2) рассчитать силу давления на субстрат массовых видов моллюсков сем. *Veneridae*; 3) выявить причины смены видов в зависимости от свойств субстрата. Установлено, что интенсивное штормовое переотложение грунта происходит до глубины 12–14 м, где формируются песчаные субстраты плотностью 4–8 условных единиц (у. е.), на которых доминирует *Chamelea gallina*. Данный вид, обладающий массивной раковиной длиной до 30 мм и удельным давлением 80–90 мг/мм², обитает у поверхности плотного песка, избегая погружения в грунт и контакта с редокс-слоем глубже 6–10 см. На глубине 16–25 м штормовое воздействие на дно ослабевает; переотложению подвержены только песчано-алевритовые фракции грунта (плотность до 2,5 у. е.), в толще которого редокс-условия формируются уже на глубине 4–5 см. В этой зоне доминирует *Pitar rudis* с длиной раковин до 13 мм и давлением на грунт 35–40 мг/мм², что позволяет моллюскам удерживаться на поверхности субстрата и избегать контакта с редокс-слоем. На глубине более 27–30 м при штормовом перемешивании процессы седиментации мелких частиц преобладают над их горизонтальным переносом. В грансоставе субстрата доминируют алевро-пелитовые фракции, а редокс-слой формируется уже глубже 2 см. Для обитания макрозообентоса остается пригодным только поверхностный слой, состоящий из рыхлого ила плотностью 0,8–1,0 у. е., где доминирует *Polititapes aureus* с тонкой раковиной и наименьшими значениями давления (25–30 мг/мм²). Результаты исследований важны для понимания закономерностей пространственного распределения и адаптации массовых видов макробентоса под действием ключевых факторов среды.

Ключевые слова: гидродинамическая нагрузка, плотность субстрата, грансостав, поясные сообщества макробентоса, моллюски-венериды, батиметрическое распределение, Черное море

BATHYMETRIC DISTRIBUTION OF COMMON MOLLUSC SPECIES DEPENDING ON THE PROPERTIES OF SOFT SUBSTRATES NEAR THE COAST OF THE WESTERN CRIMEA

A. N. Petrov

*FSBIS Federal Research Center "A.O. Kovalevsky Institute of Biology
of the Southern Seas of RAS" (FRC IBSS), Sevastopol 299011, Russia
E-mail: alexpet-14@mail.ru*

Abstract. Up to the present day, the bathymetric distribution of zoobenthos under hydrodynamic load and subordinate changes in grain size composition and density of bottom substrate have not been fully investigated. The objectives of this study are as follows: 1) to evaluate the density of bottom sediments at different depths off the coast of the Western Crimea; 2) to calculate the pressure force exerted on substrate by the common species of bivalve molluscs (Veneridae); 3) to reveal the reasons for the changes in mollusc species composition due to differences in the properties of bottom sediments in different locations. According to the results of the underwater studies, strongly pronounced storm-induced re-sedimentation of sandy fractions is observed to the depth of 12–14 m. Sandy substrates with density of 4–8 conventional units (c. u.) are formed within this zone, and here prevails striped venus clam *Chamelea gallina*. These molluscs, characterized by a bulky shell (up to 30 mm) and high values of specific ground pressure (80–90 mg/mm²), can dwell near the dense sandy surface, avoiding contact with the subsurface redox layer located 6–10 cm deeper. At the depth of 16–25 m, the effect of storm hydrodynamics on the bottom weakens and only sandy aleurite fractions with density of up to 2.5 c. u. are getting re-sedimented. Sediment redox conditions develop at the depth of 4–5 cm. Within this zone, the most abundant species is rough pitar venus *Pitar rudis*, represented by the individuals with shells up to 13 mm in length and specific ground pressure of 35–40 mg/mm², which allows the molluscs to stay on the surface of substrate and avoid the contact with the redox layer. At the depth of more than 27–30 m, during the storm-induced mixing processes, the sedimentation of small ground particles prevails over their horizontal transfer. In the grain size composition of the substrate, aleurite-pelitic fractions prevail, and redox layer develops deeper than 2.5 cm from the bottom surface. Only the thin surface layer consisting of loose silt with density of 0.8–1.0 c. u. remains suitable for habitation of macrozoobenthos; here, golden carpet shell *Polititapes aureus*, characterized by a thin shell and the lowest ground pressure (25–30 mg/mm²), prevails in terms of abundance. The results of this investigation can facilitate the understanding of spatial distribution patterns and adaptive features of the most abundant macrobenthos species under the influence of key environmental factors.

Keywords: hydrodynamic load, substrate density, grain size composition, zonal communities of macrobenthos, venerid molluscs, bathymetric distribution, Black Sea

ВВЕДЕНИЕ

Прибрежные акватории Черного моря являются динамичными зонами, в наибольшей степени испытывающими влияние соподчиненных по значимости экологических факторов, среди которых исходную роль играют сезонно-метеорологические и гидролого-гидродинамические [1–3]. Гидродинамические факторы (шторма, прибой и придонные течения) оказывают прямое или опосредованное влияние на распределение и гранулометрический состав донных отложений, что в свою очередь влияет на кислородный режим, редокс-условия и уровни накопления органических веществ и различных поллютантов в поверхностном слое грунта [4–7]. Воздействие этих факторов определяет

особенности пространственного распределения, видовой состав и показатели количественного развития бентосных сообществ [8–11]. Отметим, что если пространственно-временные изменения ведущих абиотических факторов происходят, как правило, постепенно, то результирующие отклики структуры и состояния прибрежных сообществ бентоса могут меняться достаточно резко. Поэтому при ландшафтно-экологических исследованиях прибрежных районов важным является не только выявление закономерностей распределения и развития зообентоса, но и анализ причин, определяющих такие изменения.

У открытых участков черноморских побережий батиметрическое распределение макробентосных

сообществ носит поясной характер [10, 12]. Ведущими абиотическими факторами, определяющими поясность в чередовании зон распространения бентоса и, в частности, массовых видов малакофауны, являются гранулометрический состав и физико-химические свойства субстрата, на котором обитают моллюски [8, 9, 13].

При обитании на грунтах разного грансостава и, соответственно, с различными плотностными характеристиками, у двустворчатых моллюсков могут проявляться определенные морфологические изменения: уплощение формы раковины, уменьшение ее толщины, увеличение степени обводненности мягких тканей и др. [14–16]. Например, у мидий, обитающих на рыхлых грунтах, часто наблюдается более вытянутая форма раковин; при этом средние значения отношения длины (L) и высоты (H) раковины повышаются с изменением типа грунта в направлении ил \rightarrow песок \rightarrow ракуша [17]. Такие изменения носят адаптивный характер, т. к. моллюски, погружаясь макушками раковин в грунт, для захвата воды вынуждены как можно дальше вытягивать края мантии и сифоны. Адаптации могут быть направлены на поддержание животных у поверхности субстрата, где формируются благоприятные условия для дыхания и фильтрации [15, 18].

Механическая плотность поверхностных слоев донных отложений может быть столь низкой, что моллюски и иные крупные эпибентосные организмы не могут удерживаться у поверхности грунта и будут пассивно погружаться в его толщу, в итоге погибая от недостатка кислорода и пищи. В таком случае плотность субстрата может выступать в качестве ведущего лимитирующего фактора для обитания макробентосных организмов [14, 19]. Однако методические подходы для количественной оценки морфологических различий у моллюсков при обитании на рыхлых субстратах разного грансостава и плотности разработаны недостаточно.

Учитывая вышесказанное, в работе ставились задачи:

- 1) описать картину батиметрического распределения и оценить плотностные характеристики донных отложений различного гранулометрического состава на подводном склоне у побережья западного Крыма;
- 2) определить силу давления на субстрат у некоторых массовых видов черноморских двустворок (сем. Veneridae);

- 3) проанализировать причины неоднородности пространственного распределения исследуемых видов моллюсков в связи с различиями физико-механических и химических свойств донных отложений в пределах прибрежных биотопов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика района работ. Полигоном исследований был выбран типичный участок открытого побережья Западного Крыма между устьями рек Бельбек и Кача. Линия берега в данном районе в основном ровная, без изломов, поверхность примыкающего к морю берегового клифа нарушена оползновыми явлениями, образуя террасу с широким пляжем. Подводный склон характеризуется пологостью, уклон меняется от 0,011 до 0,017, снижаясь с глубиной до 0,008. Грунты в прибрежной полосе представлены галечно-гравийными наносами с участками кварцевых песков с примесью битой ракуши. Глубже 4–6 м донный субстрат представлен преимущественно средне- и мелкопесчаными фракциями, с глубиной постепенно переходящими в алевритовые и пелитовые илы.

Методы сбора и обработки проб. Единовременный отбор проб донных отложений и бентоса проводился в летний сезон в ходе водолазных работ. Подводные исследования велись вдоль нескольких трансект, заложенных перпендикулярно береговой линии с интервалом 300–400 м. Вдоль каждой трансекты в диапазоне глубины от 2 до 35 м с помощью ручного цилиндрического пробоотборника отбиралось по 5–6 проб. Гранулометрический анализ проводился ситовым методом разделения на фракции без промывки водой (сухое рассеивание) с использованием набора сит с размером ячеек 5; 2; 1; 0,5; 0,25; 0,1 и 0,05 мм.

Помимо сбора проб грунта и биологического материала, подводные исследования включали в себя оценку плотностных характеристик рыхлых грунтов и влияния гидродинамической (штормовой) активности на субстрат, а также качественное определение восстановительных процессов в его верхнем слое. Оценка механической плотности донных отложений выполнена с помощью ручного водолазного пенетрометра собственной разработки. Данный прибор состоит из металлического стержня диаметром 7 мм и длиной около 0,5 м с нанесенными на нем делениями через каждые 0,5 см. Для утяжеления стержня на одном из кон-

цов закреплен свинцовый наконечник. Конструкция пенетromетра включает также треногу высотой 1,5 м, на которой закреплена трубка, снаряженная пружиной с фиксатором и служащая направляющей при движении стержня.

Для определения условной плотности рыхлого субстрата аквалангист устанавливает треногу и вертикально ориентирует стержень, зафиксированный в трубке со взведенной пружиной. После отпущения фиксатора пружина «выстреливает» стержень, который с постоянной силой погружается в грунт на некоторую глубину, определяемую по сантиметровым делениям шкалы на стержне. Величина плотности субстрата выражается в условных единицах (у. е.), равных $10/d$, где d — глубина погружения (см) стержня в грунт. По результатам измерений (по 3–5 повторностей в каждой точке), проведенных вдоль трансект на разной глубине, средняя глубина погружения стержня в грунт составляла от 1–3 см (на гравии и плотном песке) до 12–14 см на рыхлом алевропелитовом илу. Несмотря на приблизительность результатов измерений, данный метод позволяет оценивать плотностные свойства песчано-илистых грунтов на разных участках подводного склона.

Оценка интенсивности развития восстановительных процессов в грунте проводилась на основе качественного определения сульфидов и сероводорода с помощью добавления к свежезиэтой пробе нескольких капель нитропруссид натрия и щелочи (реакция Гмелина) по появлению фиолетового окрашивания. Глубину проявления редокс-слоя в грунтах разного грансостава в природных условиях оценивали с помощью пластины из прозрачного оргстекла, которой аквалангист делал вертикальный срез поверхностного слоя субстрата. Затем мерной линейкой определялась глубина залегания темно-серого «восстановительного» слоя, в котором частицы грунта покрыты гидротроилитом [20].

Характеристика биологических объектов.

Объектами исследования служили 3 вида двусторчатых моллюсков сем. Veneridae: *Chamelea gallina* (Linnaeus, 1758), *Pitar rudis* (Poli, 1795) и *Polititapes aureus* (Gmelin, 1791). Моллюски этих видов массово обитают в прибрежных районах Черного моря, являясь доминантами (или субдоминантами) в соответствующих поясных сообществах бентоса на рыхлых грунтах [11, 12]. Количественные пробы малакофауны отбирались аквалангистом ручным дночерпателем с площадью захвата 0,08 м². Сбор

моллюсков для определения размерно-частотного распределения особей в выборках в зависимости от глубины проводился бентосной драгой в ходе тралений с катера вдоль определенных изобат (8–9, 15–16, 22–23 и 30–33 м), соответствующих основным и краевым зонам обитания объектов исследования. Для изучаемых видов венерид рассчитаны средние значения биомассы, отражающие биотопические особенности распределения моллюсков.

У берегов Крыма и Кавказа вид *Ch. gallina* составляет основу одноименного биоценоза и широко распространен на песчаном грунте в диапазоне глубин от 7 до 30 м. Максимальные значения биомассы и численности моллюсков регистрируются в основной зоне биоценоза на глубине 22–25 м. При переходе к верхней и нижней краевым зонам средняя биомасса хамелеи снижается по сравнению с основной зоной в 3–8 раз [12]. Вид *P. rudis* также является массовым видом в поясных сообществах бентоса, замещая хамелею в качестве доминанта сообщества по мере усиления заиленности рыхлых субстратов с глубиной. У крымского побережья питар встречается в диапазоне глубин от 10 до 55 м, но массовые скопления (основная зона) образует на глубине 25–30 м. Вид *P. aureus* в Черном море обитает на илистых грунтах на глубине от 15 до 50–60 м, являясь субдоминантом в составе биоценозов *Gouldia minima* и *P. rudis* [12, 13].

Сила давления моллюсков на субстрат определялась по формуле [16]:

$$P = \frac{V_{\text{вн}}}{S} (\rho_m - \rho_e) \cdot g,$$

где $V_{\text{вн}}$ — внешний объем моллюска (с плотно сомкнутыми створками), мм³;

ρ_m — плотность моллюска (раковина и мягкие ткани), (2,7–2,8 мг/мм³);

ρ_e — плотность морской воды черноморской солености (1,014 мг/мм³);

g — гравитационная постоянная (9,8 м/с²);

S — площадь опоры моллюска на субстрат в прижизненном положении (мм²).

Внешний объем живых моллюсков рассчитывался на торсионных весах (точность — до 1 мг) по разности значений веса закрытого моллюска на воздухе и под слоем жидкости с известной плотностью и низким коэффициентом поверхностного натяжения. В качестве жидкости, в которую погружались объекты, использовался 30%-ный этило-

вый спирт (плотность 0,831 мг/мм³, коэффициент поверхностного натяжения — 22,3 дин/см).

Площадь наружной поверхности раковины, а точнее — площадь опоры на субстрат, значение которой может меняться в зависимости от вида, размера и преимущественного положения живых моллюсков в грунте, оценивалась двумя методами: 1) путем обергивания раковины тонкой металлической фольгой и последующего определения площади створок весовым методом; 2) на основе применения различных геометрических моделей: шарового сегмента, шарового сектора, конуса и др. — и их комбинаций [21]. Расчет площади поверхности моделей, наиболее близких к форме раковины, проводится по известным геометрическим формулам. Расчеты показали, что расхождение в результатах измерений площади поверхности створок двумя методами в среднем не превышает 9–13 % (в зависимости от размеров моллюсков), что позволило использовать в нашей работе данные, полученные на основе экспрессного модельного метода.

Статистическая обработка результатов основана на стандартных алгоритмах вариационного параметрического и рангового анализов [22]. Сравнение дисперсий независимых выборок проведено по критерию Фишера (ANOVA) для уровня значимости $p < 0,05$. Сравнение достоверности различий средних значений параметров выполнено по t -критерию Стьюдента (при нормальном

распределении вариант). Если распределение вариант отличалось от нормального, применялись непараметрические критерии Холма–Шидака (Holm–Šidák test) и Данна (Dunn's test) (для разноразмерных выборок).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты гранулометрического анализа донных отложений на разной глубине (усредненные данные по нескольким трансектам), а также оценки плотности грунтов, выполненной с помощью пенетрометра, отражены в табл. 1.

Сопоставление представленных в табл. 1 данных показывает, что на разной глубине плотностные показатели донных отложений (у. е.) тесно соотносятся с грансоставом грунтов по преобладающим размерным фракциям. Так, в прибойной зоне (глубина до 5–6 м) в составе грунтов преобладают гравийные фракции с наибольшей плотностью (до 9–11 у. е.). По мере увеличения глубины и степени заиленности донного субстрата вследствие ослабления прибойно-штормовой активности, отмечено снижение плотности поверхностного слоя до 3–4 у. е. (песчано-алевритовые грунты) и до 0,8–1,0 (алевро-пелитовые илы).

Отметим, что предельная глубина, до которой проявляется влияние штормовых волн на грунт и бентос, зависит от крутизны подводного склона, рельефа дна и степени рефракции волн [3, 23].

Таблица 1. Гранулометрический состав грунта на разных глубинах по основным фракциям (%) и механическая плотность субстрата (условные единицы, у. е.)

Table 1. Granulometric composition of the bottom substrates by main fractions (%) at different depths and the mechanical density of substrate (conventional units, c. u.)

Глубина, м Depth, m	Плотность грунта, у. е. Density of the bottom substrate, c. u.	Галечные грунты Pebble	Гравийные грунты Gravel	Пески крупные Coarse sand	Пески средние Medium sand	Пески мелкие Fine sand	Алевриты Aleurites	Пелиты (илы) Pelites (silts)
2–5	9,5±1,2	18,2	45,4	24,7	10,4	1,3	0	0
6–10	6,7±0,8	0	2,8	3,2	29,6	56,4	3,8	4,2
12–16	2,9±0,6	0	0,5	1,5	14,3	41,7	34,5	7,4
18–22	1,4±0,2	0	0,1	0,9	12,0	34,8	43,5	8,7
25–28	1,0±0,1	0	0	0,3	9,4	30,1	49,6	10,5
30–35	0,8±0,2	0	0	0	0,2	6,5	43,2	50,0

Примечание: Жирным шрифтом выделены преобладающие фракции

Note: Dominant fractions are highlighted in bold

При этом заметное воздействие подходящих к берегу волн на дно начинает сказываться на глубинах, равных 0,5–0,25 длины волны [6]. У берегов Крыма большинство штормов характеризуется длинами волн 35–40 м, в исключительных случаях — до 50 м [24]. Следовательно, активное переотложение песчаных фракций может наблюдаться до глубины 18–20 м. На большей глубине энергии штормовых волн уже недостаточно для заметного переотложения песчаных фракций, поэтому глубже 20–23 м грунты представлены илистыми отложениями [3, 6].

Картина батиметрического распределения исследуемых видов моллюсков может в значительной степени определяться особенностями биотопа (гидродинамикой придонных слоев водных масс, грансоставом и редокс-условиями в верхнем слое субстрата). Количественные показатели развития трех видов моллюсков-венерид

в зависимости от глубины и типа субстрата приведены в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что на подводном склоне поясной характер изменения биомассы трех видов моллюсков хорошо согласуется с изменением грансостава и физико-механических свойств рыхлого субстрата с глубиной. Основная зона обитания хамелеи находится в диапазоне глубины 14–22 м (максимум приходится на 15–16 м), где преобладают песчано-алевритовые субстраты, плотность которых составляет 1,6–2,2 у. е. Питар встречается начиная с глубины 14–16 м, а зона наибольшего развития вида приходится на глубину 22–25 м, где в составе грунта преобладают алеврито-песчаные фракции плотностью 1,2–1,3 у. е. *P. aureus* присутствует в пробах начиная с глубины 16–18 м, но в разных частях полигона биомасса вида варьирует, что затрудняет четкое выделение основной зоны обитания. Наибольшая плотность поселения этих

Таблица 2. Изменение с глубиной биомассы трех видов моллюсков на грунтах с разным грансоставом и плотностными показателями (в условных единицах, у. е.)

Table 2. Depth-based changes in the biomass of three species of molluscs on bottom substrates with different grain size composition and density (in conventional units, c. u.)

Глубина, м Depth, m	Тип грунта Type of the substrate	Плотность грунта, у. е. Density of the substrate, c. u.	Средняя биомасса моллюсков, г/м ² Average biomass of the molluscs, g/m ²		
			<i>Ch. gallina</i>	<i>P. rudis</i>	<i>P. aureus</i>
5	гравийно-песчаный gravel sandy	8,8	0,2	0,0	0,0
8	песчаный sandy	6,7	1,4	0,0	0,0
10	мелкопесчаный fine sandy	5,0	11,5	0,0	0,0
12	песчано-алевритовый sandy aleurite	3,4	137,4	0,1	0,0
15	песчано-алевритовый sandy aleurite	2,2	541,4	4,3	0,1
18	алеврито-песчаный aleurite sandy	1,6	412,5	81,6	0,2
22	алеврито-песчаный aleurite sandy	1,3	326,5	710,1	41,2
27	алевритовый aleurite	1,0	121,6	276,6	99,7
30	алевро-пелитовый aleurite pelitic	0,9	58,4	127,5	116,5
33	пелито-алевритовый pelite aleuritic	0,8	42,1	70,6	208,3

моллюсков приурочена к глубине 33–36 м, где преобладают пелито-алевритовые илы, плотность которых 1 у. е. и менее.

Графики изменения силы давления (P) моллюсков разных видов в зависимости от их линейных размеров представлены на рис. 1.

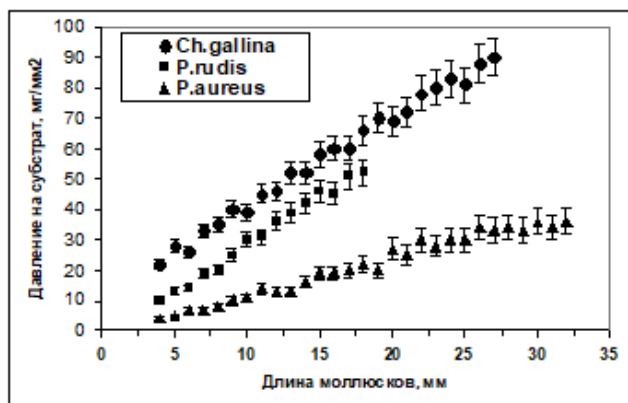


Рис. 1. Изменение силы давления на субстрат (P , мг/мм²) у трех видов моллюсков-венерид в зависимости от размеров раковины

Fig. 1. Changes in the pressure exerted on the substrate (P , mg/mm²) in 3 species of venerid molluscs depending on the shell size

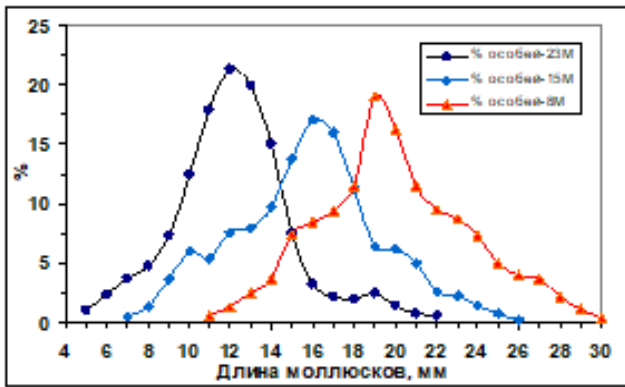
Результаты расчетов параметра P , полученные с учетом естественного положения моллюсков разных видов у поверхности грунта, показывают, что изменения плотностных свойств субстрата могут влиять на размерную структуру популяций малакофауны и на проявление адаптаций, направленных на снижение удельного давления особей на субстрат [15, 16]. Так, при сходных размерах наибольшие значения параметра P отмечены у *Ch. gallina*, а наименьшие — у *P. aureus*. Эти данные соотносятся со значениями плотности субстратов разного грансостава, на которых каждый из видов венерид достигает наибольшего развития. Различия между значениями силы давления у близкоразмерных особей хамелеи и питара, хотя и статистически значимы (при $p < 0,05$), но менее выражены, чем при сравнении этих видов с полтитапесом, для которого получены наименьшие значения силы давления. Живые особи хамелеи и питара располагаются в песчано-илистом грунте преимущественно в вертикальном положении, полностью закапываясь в него и выставив на поверхность только короткие сифоны. Полтитапесы, массово обитая на илистых субстратах с низкой плотностью, распола-

гаются у поверхности грунта почти горизонтально, лежа на одной из створок. По нашим подводным наблюдениям, такое прижизненное положение особенно характерно для наиболее крупных (25–30 мм) особей с массивной раковиной, что можно рассматривать в качестве поведенческой адаптации, направленной на увеличение площади опоры и, соответственно, снижение силы давления моллюсков на рыхлый грунт.

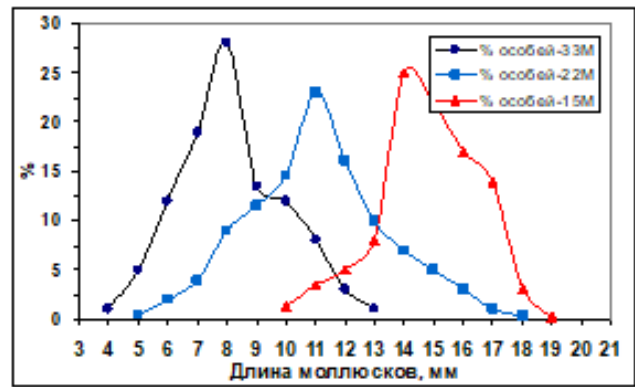
Для детализации особенностей субстратно-батиметрического распределения моллюсков построены размерно-частотные гистограммы — как для зон наибольшего развития видов (15 м для *Ch. gallina* и 22 м для *P. rudis*), так и для смежных, более мелководных или глубоководных участков подводного склона (краевые зоны) (рис. 2).

Гистограммы частотного распределения имеют одномодальный вид; максимумы определенных размерных классов на них приурочены к определенным глубинам и грунтам. Так, на глубине около 8 м на песчаном субстрате плотностью 6–7 у. е. в популяции *Ch. gallina* преобладают особи размером 19–20 мм (до 35 % общей численности), а доля наиболее крупных особей длиной свыше 23 мм составляет около 33 % (рис. 2А). Расчетная сила давления на субстрат таких крупных моллюсков с массивной раковиной может составлять 75–90 мг/мм². На глубине 15–16 м, где слабосортированные грунты в основном представлены песчано-алевритовой смесью плотностью около 2,2 у. е., в популяции доминируют среднеразмерные особи (16–17 мм), сила давления которых — 55–60 мг/мм². На глубине 23 м (алевритовые илы плотностью менее 1,3 у. е.) популяция хамелеи состоит преимущественно (59 %) из особей размером 11–13 мм с тонкой раковиной, сила давления которых на грунт составляет до 40 мг/мм².

Сходная закономерность прослеживается и в субстратно-батиметрическом распределении поселений *P. rudis* (рис. 2Б). На минимальной для развития данного вида глубине 15 м (плотность субстрата около 2,2 у. е.) в размерной структуре популяции преобладают крупные моллюски длиной 14–15 мм (47 %), сила давления которых составляет 45–50 мг/мм², что сходно со значениями этого параметра у среднеразмерных особей *Ch. gallina*. На глубине 22–23 м (алевритовые илы плотностью около 1,2 у. е.) питар достигает наибольшего развития; в размерной структуре доминируют моллюски длиной 11 мм, сила давления которых



А



Б

Рис. 2. Изменение размерной структуры популяций *Ch. gallina* (А) и *P. rudis* (Б) на разной глубине и грунтах в районе исследований

Fig. 2. Changes in the length composition of *Ch. gallina* (А) and *P. rudis* (Б) populations on different bottom substrates and at different depths in the investigated area

около 30 мг/мм². На максимальной исследованной глубине (33 м), на рыхлых пелито-алевритовых илах плотностью 0,8 у. е., популяция *P. rudis* представлена преимущественно мелкими особями длиной 7–8 мм с тонкой хрупкой раковиной, сила давления которых не превышает 20 мг/мм².

Из-за пространственной мозаичности распределения *P. aureus* на подводном склоне и малого объема выборок, размерно-частотные гистограммы для этого вида не были построены. В диапазоне глубины 30–35 м, на рыхлых илах, где отмечены наибольшие показатели количественного развития полититапеса, в выборках присутствовали разно-размерные особи длиной от 16 до 33 мм; при этом сила давления моллюсков изменялась от 22 до 30 мг/мм², слабо коррелируя с их линейными размерами. По итогам проведенных подводных исследований, основные закономерности батиметрического распределения исследуемых видов двустворчатых моллюсков под влиянием гидродинамического и эдафического факторов могут быть представлены в виде следующей схемы (рис. 3).

От уреза воды до глубин 4–5 м расположена зона прибоя (I), в пределах которой проявляется наибольшая гидродинамическая нагрузка на донный субстрат. Амплитуда колебаний иных абиотических факторов также максимальна. В этой зоне происходит существенное динамическое переотложение песчаных и даже гравийно-галечных фракций, что делает невозможным постоянное существование большинства неприкрепленных форм макробентоса.

На глубине до 8–12 м расположена зона интенсивного волнового воздействия (II), в пределах которой энергии волн достаточно для переотложения песчано-илистых фракций. Об этом свидетельствует повышенная мутность придонных водных слоев и постоянное наличие рифелей на дне. В пределах данного поясного биотопа формируются песчаные субстраты (плотность 4–6 у. е.), на которых обитают преимущественно крупные особи венерид с прочной массивной раковиной, защищающей от повреждений при пассивном перемещении моллюсков по субстрату и механическом засыпании частицами грунта во время шторма. Подтверждением этому служат результаты натуральных подводных экспериментов [25], в которых установлено, что при искусственном засыпании песчаным грунтом доля выживших моллюсков видов *Ch. gallina* и *P. rudis* зависит от размеров особей. Эти виды имеют короткие сифоны, поэтому для обеспечения нормальной фильтрации и питания эти моллюски должны обладать способностью либо активно перемещаться в толще субстрата в направлении к его поверхности (при штормовом засыпании), либо пассивно удерживаться у поверхности грунта. Так, при экспериментальном засыпании слоем грунта толщиной 15–18 см, на его поверхность выходят до 90 % крупных особей хамелеи и 60 % — питара [25]. Доля мелких особей, успешно преодолевших такой же слой грунта, для обоих видов была ниже (до 63 и 40 %, соответственно). По нашим наблюдениям, даже в период сильного шторма переотложению на

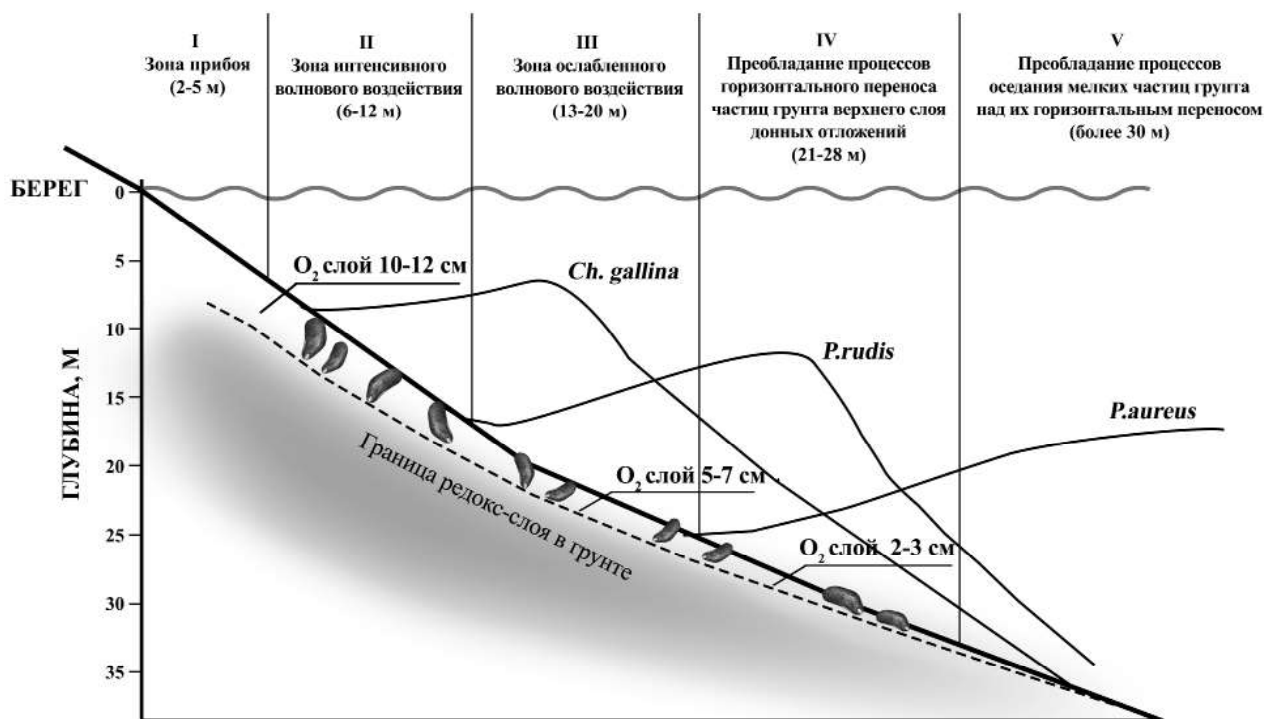


Рис. 3. Схема распределения и смены массовых видов моллюсков на подводном склоне в зависимости от гидродинамической активности и физико-химических свойств донных отложений

Fig. 3. Scheme of distribution of the most abundant mollusc species and changes in their composition on the nearshore underwater slope depending on hydrodynamic activity and physical and chemical properties of the bottom sediments

глубине 10–12 м подвергается поверхностный слой грунта толщиной не более 5–7 см. Эти данные указывают, что штормовое засыпание грунтом почти не оказывает негативного влияния на выживание и пространственное распределение крупных особей хамелеи и питара, хотя для мелких особей отрицательное действие этого фактора может быть существенным. У *P. aureus*, который массово обитает на глубине, где практически не проявляется штормовое переотложение поверхностных слоев илистого субстрата, у моллюсков практически отсутствует способность к вертикальной миграции. При засыпанию в эксперименте слоем грунта толщиной менее 10 см наблюдалась 100 % гибель особей полититапеса [25].

С увеличением глубины до 14–20 м в зоне ослабленного волнового воздействия (III) снижается интенсивность штормового переотложения поверхностного слоя грунтов, представленных преимущественно песчано-алевритовыми фракциями. В пределах этого биотопа отмечена максимальная биомасса *Ch. gallina*, а начиная с глубины 15–16 м в составе таксоцены возрастает доля *P. rudis*. Плотностные характеристики субстрата

(1,5–2,2 у. е.) превышают минимальные значения, лимитирующие выживание моллюсков, что позволяет особям обоих видов (длиной до 12–13 мм и силой давления до 40 мг/мм²) массово заселять данные биотопы (см. рис. 1). В то же время, крупные моллюски с массивной раковиной (*P* более 50–60 мг/мм²) уже не могут удерживаться у поверхности менее плотного ила. Они пассивно погружаются в его толщу и погибают, достигнув слоя с восстановительными условиями, который в летнее время регистрируется уже на глубине 4–5 см. Подтверждением этому служат находки значительного количества почерневших створок преимущественно от крупных особей хамелеи длиной свыше 20–23 мм. При этом створки, как правило, обнаруживаются не у поверхности субстрата, что можно было бы объяснить деятельностью хищников (рапана, некоторые бентосоядные рыбы), а в толще грунта на глубине 4–7 см, где проходит граница «сероводородного» слоя. В других работах [4, 5, 9] также отмечается, что у открытого побережья в зависимости от глубины и интенсивности гидродинамики, грансостава донных отложений и содержания органических веществ, граница

редокс-слоя в грунте может залегать в 6–15 см от его поверхности, оказывая влияние на распределение и состав сопутствующей фауны бентоса.

На глубине свыше 23–25 м (зона IV) вертикальное волновое перемешивание практически не оказывает воздействия на грансостав донного субстрата; здесь преобладают процессы горизонтального переноса частиц придонными течениями и их седиментации. Субстрат представлен алевро-пелитовыми илами, а редокс-слой в грунте проявляется уже на глубине 2–3 см. Пригодным для обитания макробентоса остается только поверхностный тонкий слой субстрата, обычно состоящий из подвижного тонкодисперсного ила с низкими плотностными характеристиками (менее 1,0–1,2 у. е.). Расчетные величины давления у *Ch. gallina* в пределах данного субстратного пояса в среднем на 20–24 % ниже, чем у моллюсков из выборок с глубины 13–20 м. На большей глубине в популяции по численности преобладают особи меньших размеров (см. рис. 1 и 2А), а средняя биомасса снижается с 400 до 60 г/м² (см. табл. 2). Сходные тенденции выявлены и для *P. rudis*: средняя биомасса на глубине 28–30 м в 2,5 раза ниже, чем в пределах основной зоны обитания (23 м), в т. ч. — за счет элиминации крупных особей с более массивной раковиной, почти не способных выживать на алевритовых грунтах с низкими показателями относительной плотности, критичными для этого вида. В выборках доминируют мелкие особи с тонкой раковиной длиной 7–8 мм в модальных классах.

У *P. aureus*, который массово встречается на глубине свыше 28–30 м (V зона), значения силы давления (25–30 мг/мм²), по-видимому, не являются пороговыми для выживания моллюсков на субстрате с низкой плотностью. По нашим наблюдениям, эти моллюски способны пассивно удерживаться у поверхности даже рыхлых донных отложений плотностью 1 у. е. и менее, не погружаясь в их толщу и избегая контакта с токсичным редокс-слоем. В этой зоне средняя биомасса полититапеса достигает наибольших значений (свыше 200 г/м²), а в выборках заметную долю составляют крупные особи длиной 24–27 мм. Отметим также, что на алевро-пелитовых илах на глубине 30 м и более у полититапеса значения силы давления в среднем на 10 % ниже, чем у особей сходных размеров, но обитающих на более плотных грунтах на глубине 20–22 м. Данные различия также подтверждают влияние механико-плотностных характери-

стик рыхлых субстратов на структуру популяции и батиметрическое распределение полититапеса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам подводных исследований, проведенных на участке побережья Западного Крыма, установлено, что в распределении доминирующих видов малакофауны на рыхлых грунтах ведущее значение имеют такие факторы, как снижение с глубиной гидродинамического (штормового) воздействия на дно и подчиненные ему изменения грансостава и плотности грунта, а также глубины залегания в его толще редокс-слоя. Интенсивное штормовое переотложение поверхностного слоя грунта, представленного крупно- и среднепесчанистыми фракциями, наблюдается до глубины 12–14 м, что может вызывать элиминацию мелких особей массовых видов моллюсков-венерид вследствие их пассивного перемещения по дну, засыпания грунтом и повреждения тонкой раковины. В пределах этой батиметрической зоны наибольшего развития достигает вид *Ch. gallina*; при этом плотность песчанистых субстратов достаточна для поддержания крупных особей (до 32 мм) с массивной раковиной и высокими значениями удельного давления (до 80–90 мг/мм²). Моллюски способны обитать у поверхности субстрата, не погружаясь в его толщу и избегая контакта с редокс-слоем, который в летний сезон регистрируется уже на глубине 8–10 см.

В диапазоне глубины 17–25 м влияние штормовой гидродинамики на подводный склон ослабевает и переотложению подвергаются только песчано-алевритовые фракции. Плотностные характеристики субстрата в этой зоне ниже, чем в предыдущей, но еще достаточны для пассивного поддержания моллюсков-венерид у поверхности грунта и избегания их контакта с редокс-слоем на глубине 4–5 см. В пределах этой зоны наибольшее развитие получает *P. rudis*; в популяции преобладают особи длиной до 12–13 мм и удельным давлением до 40 мг/мм².

На глубине 27–35 м грунты представлены алевро-пелитовыми фракциями, а редокс-условия формируются в толще субстрата уже на глубине 2–3 см. Для обитания макрозообентоса остается пригодным только самый поверхностный слой с нормальными кислородными условиями, состоящий из рыхлого ила с низкими плотностными свойствами. В таких условиях преимуществен-

ное развитие получают особи *P. aureus*, у которых отмечены наименьшие, по сравнению с двумя другими видами венерид, значения силы удельного давления (25–30 мг/мм²). Такие адаптивные особенности позволяют даже крупным особям полититапеса массово обитать в поверхностном слое илистого грунта, избегая контакта с редокс-слоем. Результаты выполненных исследований могут быть использованы при изучении закономерностей пространственного распределения и смены массовых видов малакофауны в прибрежных районах, а также в оценке адаптационных особенностей макробентоса под воздействием ключевых факторов среды.

Исследование выполнено в рамках темы Госзадания ФИЦ ИнБЮМ № 121030100028-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Петров А.Н., Шаляпин В.К. Общая характеристика гидролого-гидрометеорологического режима и его влияние на формирование донных ландшафтов бухты Ласпи (ЮБК) // Методология экологического нормирования : матер. Всесоюз. конф. (г. Харьков, 16–20 апреля 1990 г.). Харьков: Изд-во Всесоюзного научно-исследовательского института по охране вод, Карат, 1990. С. 138–139.
- Шуйский Ю.Д. Механический состав пляжевых наносов на западных берегах Крымского полуострова // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2007. № 15. С. 370–385.
- Гуров К.И., Фомин В.В., Лазоренко Д.И. Моделирование перераспределения песчаных фракций по подводному береговому склону под воздействием ветрового волнения // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2016. № 3. С. 65–71.
- Миловидова Н.Ю., Кирюхина Л.Н. Физико-химические свойства донных осадков и макрозообентос у юго-западного побережья Крыма // Экология моря. 1982. Т. 9. С. 36–42.
- Гуров К.И., Овсяный Е.И., Котельянец Е.А., Коновалов С.К. Геохимические характеристики донных отложений акватории Каламитского залива Черного моря // Морской гидрофизический журнал. 2014. № 5. С. 69–80.
- Гуров К.И., Удовик В.Ф., Фомин В.В. Моделирование штормовых изменений рельефа береговой зоны и гранулометрического состава наносов в районе пересыпи оз. Богайлы (Западный Крым) // Морской гидрофизический журнал. 2019. Т. 35, № 2. С. 185–196. doi: 10.22449/0233-7584-2019-2-185-196.
- Корзинин Д.В. Особенности формирования профиля равновесия подводного берегового склона (на примере аккумулятивных берегов Западного Крыма) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2015. № 1. С. 29–33.
- Петухов Ю.М. Анализ донного населения Ялтинского залива Черного моря на физико-географической основе // Экология моря. 1986. Т. 23. С. 30–34.
- Петров А.Н. Реакция прибрежных макробентосных сообществ Черного моря на органическое обогащение донных отложений // Экология моря. 2000. Т. 51. С. 45–51.
- Ревков Н.К., Болтачева Н.А., Николаенко Т.В., Колесникова Е.А. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов крымского побережья Черного моря // Океанология. 2002. Т. 42, № 4. С. 561–571.
- Самышев Э.З., Золотарев П.Н. Механизмы антропогенного воздействия на бенталь и структуру донных биоценозов северо-западной части Черного моря. Севастополь: Колорит, 2018. 208 с. doi: 10.21072/978-5-6042012-2-0.
- Киселева М.И. Бентос рыхлых грунтов Черного моря. К.: Наукова думка, 1981. 165 с.
- Многолетние изменения зообентоса Черного моря / Под ред. В.Е. Заики. К.: Наукова думка, 1992. 247 с.
- Thayer C.W. Morphologic adaptations of benthic invertebrates to soft substrata // Journal of Marine Research. 1975. Vol. 33, no. 2. Pp. 177–189.
- Петров А.Н. Применение индекса биологической плотности (ИБП) для изучения особенностей пространственного распределения массовых видов моллюсков на различных типах грунта : депонированная рукопись № 6652-B87 14.09.1987. М.: Изд-во Всесоюзного института научной и технической информации, 1987. 4 с.
- Петров А.Н. Изменение силы давления на субстрат как пример морфо-физиологических адаптаций у некоторых черноморских двустворок // Вклад молодых ученых и специалистов в решение современных проблем океанологии и гидробиологии : тезисы докл. III науч.-тех. конф. Крыма (г. Севастополь, 6–10 сентября 1988 г.). Севастополь: Севастопольская городская типография, 1988а. С. 96–98.
- Варигин А.Ю. Изменение формы раковины черноморской мидии в процессе адаптации к условиям среды обитания // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2003. № 9. С. 277–283.
- Newell C.R., Hidu H. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft-shelled clam *Mya arenaria* L. // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 1982. Vol. 65, no. 3. Pp. 285–295. doi: 10.1016/0022-0981(82)90060-0.
- Петров А.Н. Исследование экологии моллюсков с применением некоторых индексов (на примере черноморских двустворок) : автореф. дис. канд. биол. наук. Севастополь: Изд-во Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Академии наук УССР, 1990. 26 с.

20. Левин В.С. Методы анализа состава и физических свойств сублиторальных морских донных осадков в экологических исследованиях. Владивосток: Изд-во Института биологии моря Дальневосточного отделения Академии наук СССР, 1987. 113 с.
21. Михайлова Т.В., Петров А.Н., Повчун А.С. Расчет площади поверхности раковин некоторых видов черноморских двусторчатых моллюсков : депонированная рукопись № 8730-B87 20.11.1987. М.: Изд-во Всесоюзного института научной и технической информации, 1987. 7 с.
22. Sigmaplot for Windows-12.5. Systat Software Inc. 2009. 246 p. URL: www.sigmaplot.com/index.php (дата обращения 27.04.2022).
23. Горячкин Ю.Н., Репетин Л.Н. Штормовой ветроволновой режим у Черноморского побережья Крыма // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2009. № 19. С. 56–69.
24. Ефимов В.В., Комаровская О.И. Атлас экстремального ветрового волнения Черного моря. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. 59 с.
25. Просви́ров Ю.В. Формирование донных сообществ песчаных грунтов в районе Севастополя (полевой эксперимент) : автореф. дис. канд. биол. наук. Севастополь: Изд-во Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Академии наук УССР, 1990. 24 с.
1. Petrov A.N., Shalyapin V.K. Obshchaya kharakteristika gidrologo-gidrometeorologicheskogo rezhima i ego vliyaniye na formirovaniye donnykh landshaftov bukhty Laspi (YuBK) [General characteristics of the hydrological and hydrometeorological regime and its influence on the formation of the bottom landscapes of Laspi Bay (Southern Coast of Crimea)]. In: *Metodologiya ekologicheskogo normirovaniya : materialy Vsesoyuznoy konferentsii (g. Khar'kov, 16–20 aprelya 1990 g.)* [Methodology of environmental standardization. Proceedings of the All-Union Conference (Kharkiv, 16–20 April, 1990)]. Kharkiv: Vsesoyuznyy nauchno-issledovatel'skiy institut po okhrane vod [All-Union Scientific Research Institute for Protection of Waters] Publ., Karat [Carat], 1990, pp. 138–139. (In Russian).
2. Shuyskiy Yu.D. Mekhanicheskiy sostav plyazhevnykh nanosov na zapadnykh beregakh Krymskogo poluostrova [Mechanical composition of beach sediments on the western shores of the Crimean Peninsula]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa* [Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones and Comprehensive Use of Shelf Resources], 2007, no. 15, pp. 370–385. (In Russian).
3. Gurov K.I., Fomin V.V., Lazorenko D.I. Modelirovaniye pereraspredeleniya peschanykh fraktsiy po podvodnomu beregovomu sklonu pod vozdeystviem vetrovogo volneniya [Mathematical modeling of the redistribution of sand fractions according to a underwater coastal slope under the influence of the wind waves]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon morya* [Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea], 2016, no. 3, pp. 65–71. (In Russian).
4. Milovidova N.Yu., Kiryukhina L.N. Fiziko-khimicheskie svoystva donnykh osadkov i makrozoobentos u yugo-zapadnogo poberezh'ya Kryma [Physicochemical characteristics of bottom sediments and macrozoobenthos near the South-Western Crimea]. *Ekologiya morya* [Ecology of the Sea], 1982, vol. 9, pp. 36–42. (In Russian).
5. Gurov K.I., Ovsyanuy E.I., Kotelyanets E.A., Konvalov S.K. Geokhimicheskie kharakteristiki donnykh otlozheniy akvatorii Kalamitskogo zaliva Chernogo morya [Geochemical characteristics of the bottom sediments in Kalamitsky Bay of the Black Sea]. *Morskoy gidrofizicheskiy zhurnal* [Marine Hydrophysical Journal], 2014, no. 5, pp. 69–80. (In Russian).
6. Gurov K.I., Udovik V.F., Fomin V.V. Modeling of the coastal zone relief and granulometric composition changes of sediments in the region of the Bogaily Lake bay-bar (the Western Crimea) during storm. *Physical Oceanography*, 2019, vol. 26, issue 2, pp. 170–180. doi: 10.22449/1573-160X-2019-2-170-180.
7. Korzinin D.V. Osobennosti formirovaniya profilya ravnovesiya podvodnogo beregovogo sklona (na primere akkumulyativnykh beregov Zapadnogo Kryma) [Features of formation equilibrium profile underwater coastal slope (accumulative coast of the West Crimea as example)]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon morya* [Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea], 2015, no. 1, pp. 29–33. (In Russian).
8. Petukhov Yu.M. Analiz donnogo naseleniya Yaltinskogo zaliva Chernogo morya na fiziko-geograficheskoy osnove [Analysis of benthic population in the Yalta Bay of the Black Sea on the physical-geographical basis]. *Ekologiya morya* [Ecology of the Sea], 1986, vol. 23, pp. 30–34. (In Russian).
9. Petrov A.N. Reaktsiya pribrezhnykh makrobentosnykh soobshchestv Chernogo morya na organicheskoe obogashcheniye donnykh otlozheniy [Responses of the Black Sea macrobenthic communities upon organic enrichment impact of bottom sediments]. *Ekologiya morya* [Ecology of the Sea], 2000, vol. 51, pp. 45–51. (In Russian).
10. Revkov N.K., Boltacheva N.A., Nikolaenko T.V., Kolesnikova E.A. Zoobentos biodiversity over the soft bottom in the Crimean coastal zone of the Black Sea. *Oceanology*, 2002, vol. 42, no. 4, pp. 536–546.
11. Samyshev E.Z., Zolotarev P.N. Mekhanizmy antropogennogo vozdeystviya na bental' i strukturu donnykh biotsenozov severo-zapadnoy chasti Chernogo morya [Pattern of anthropogenic impact on benthos and

- structure of bottom biocenoses in the north-west part of the Black Sea]. Sevastopol: Kolorit [Coloring], 2018, 208 p. doi: 10.21072/978-5-6042012-2-0. (In Russian).
12. Kiseleva M.I. Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya [Soft-bottom benthos of the Black Sea]. Kyiv: Naukova dumka [Scientific Thought], 1981, 165 p. (In Russian).
 13. Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya [Long-term changes in zoobenthos of the Black Sea]. V.E. Zaika (Ed.). Kyiv: Naukova dumka [Scientific Thought], 1992, 247 p. (In Russian).
 14. Thayer C.W. Morphologic adaptations of benthic invertebrates to soft substrata. *Journal of Marine Research*, 1975, vol. 33, no. 2, pp. 177–189.
 15. Petrov A.N. Primenenie indeksa biologicheskoy plotnosti (IBP) dlya izucheniya osobennostey prostanstvennogo raspredeleniya massovykh vidov mollyuskov na razlichnykh tipakh grunta : deponirovannaya rukopis' № 6652-V87 14.09.1987 [Application of biological density index in studying the specific features of spatial distribution of the most abundant species of molluscs on various types of substrate. Deposited manuscript No. 6652-V87 14.09.1987]. Moscow: Vsesoyuznyy institut nauchnoy i tekhnicheskoy informatsii [All-Union Institute for Scientific and Technical Information] Publ., 1987, 4 p. (In Russian).
 16. Petrov A.N. Izmenenie sily davleniya na substrat kak primer morfo-fiziologicheskikh adaptatsiy u nekotorykh chernomorskikh dvustvorok [Changes in pressure force on the substrate as an example of morphological and physiological adaptations in some Black Sea bivalves]. In: *Vklad molodykh uchennykh i spetsialistov v reshenie sovremennykh problem okeanologii i gidrobiologii : tezisy dokladov III nauchno-tekhnicheskoy konferentsii Kryma (g. Sevastopol', 6–10 sentyabrya 1988 g.)* [Contribution of young scientists and specialists to the solution of modern problems of oceanology and hydrobiology. Abstracts of the 3rd Research and Technology Conference of Crimea (Sevastopol, 6–10 September, 1988)]. Sevastopol: Sevastopol'skaya gorodskaya tipografiya [Sevastopol City Publishing House], 1988a, pp. 96–98. (In Russian).
 17. Varigin A.Yu. Izmenenie formy rakoviny chernomorskoy midii v protsesse adaptatsii k usloviyam sredey obitaniya [Changes in the shell shape of Black Sea mussel during its adaptation to the environmental conditions]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa* [Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones and Comprehensive Use of Shelf Resources], 2003, no. 9, pp. 277–283. (In Russian).
 18. Newell C.R., Hidu H. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft-shelled clam *Mya arenaria* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1982, vol. 65, no 3, pp. 285–295. doi: 10.1016/0022-0981(82)90060-0.
 19. Petrov A.N. Issledovanie ekologii mollyuskov s primeneniem nekotorykh indeksov (na primere chernomorskikh dvustvorok) : avtoref. dis. kand. biol. nauk [Study of ecology of molluscs with application of certain indices (on example of the Black Sea bivalves). Extended abstract of Candidate's (Biology) Thesis]. Sevastopol: Institut biologii yuzhnykh morey im. A.O. Kovalevskogo Akademii nauk USSR [A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Science Academy of the Ukrainian SSR] Publ., 1990, 26 p. (In Russian).
 20. Levin V.S. Metody analiza sostava i fizicheskikh svoystv sublitoral'nykh morskikh donnykh osadkov v ekologicheskikh issledovaniyakh [Methods for analyzing the composition and physical properties of sublittoral marine bottom sediments in ecological studies]. Vladivostok: Institut biologii morya Dal'nevostochnogo otdeleniya Akademii nauk SSSR [Institute of Marine Biology of the Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences] Publ., 1987, 113 p. (In Russian).
 21. Mikhaylova T.V., Petrov A.N., Povchun A.S. Raschet ploshchadi poverkhnosti rakovin nekotorykh vidov chernomorskikh dvustvorchatykh mollyuskov : deponirovannaya rukopis' № 8730-V87 20.11.1987 [Calculation of the shell surface area of some species of the Black Sea bivalve molluscs. Deposited manuscript No. 8730-V87 20.11.1987]. Moscow: Vsesoyuznyy institut nauchnoy i tekhnicheskoy informatsii [All-Union Institute for Scientific and Technical Information] Publ., 1987, 7 p. (In Russian).
 22. Sigmaplot for Windows-12.5. Systat Software Inc. 2009, 246 p. Available at: www.sigmaplot.com/index.php (accessed 27.04.2022).
 23. Goryachkin Yu.N., Repetin L.N. Shtormovoy vetrovolnovoy rezhim u Chernomorskogo poberezh'ya Kryma [Storm wind and wave regime near Crimean coast of the Black Sea]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa* [Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones and Comprehensive Use of Shelf Resources], 2009, no. 19, pp. 56–69. (In Russian).
 24. Efimov V.V., Komarovskaya O.I. Atlas ekstremal'nogo vetrovogo volneniya Chernogo morya [Atlas of extreme wind waves in the Black Sea]. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika [EKOSI-Hydrophysics], 2009, 59 p. (In Russian).
 25. Prosvirov Yu.V. Formirovanie donnykh soobshchestv peschanykh gruntov v rayone Sevastopolya (polevoy eksperiment) : avtoref. dis. kand. biol. nauk [Formation of the bottom communities on sandy sediments in the Sevastopol region (field experiment), Extended abstract of Candidate's (Biology) Thesis]. Sevastopol: Institut biologii yuzhnykh morey im. A.O. Kovalevskogo Akademii nauk USSR [A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Science Academy of the Ukrainian SSR] Publ., 1990, 24 p. (In Russian).

Поступила 20.05.2022

Принята к печати 04.07.2022