

Восстановление биоценоза черноморского гребешка *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) у берегов Крыма (район Ласпи)

Н. К. Ревков*, Н. А. Болтачева

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия

*e-mail: nrevkov@yandex.ru

Аннотация

Представлено описание количественного развития, таксономической структуры и особенностей формирования биоценоза черноморского гребешка на юго-западном участке крымского шельфа (район Ласпи) после его депопуляции у берегов Крыма, совпавшей с периодом экологического кризиса черноморской экосистемы второй половины XX в. Материалом послужили бентосные пробы, собранные в октябре 2020 г. ручным водолазным дночерпателем на четырех станциях полигона. В биоценозе гребешка, сформировавшемся в биотопе слабо заиленного песка с ракушкой на глубине 13–34 м, отмечены 64 представителя макрозообентоса. Из них Crustacea – 12, Mollusca – 21, Polychaeta – 26, сборная группа Miscellaneous – 5 видов и не идентифицированные до вида представители Acari, Gromia, Nematoda, Nemertea, Turbellaria. Средняя численность и биомасса макрозообентоса (без учета мантийной жидкости двустворчатых моллюсков) составили $11\,231 \pm 2424$ экз./м² и 247.7 ± 156.3 г/м² соответственно. Предполагается, что предшественником биоценоза *Flexopecten* в районе его обнаружения был биоценоз *Gouldia*. При аналогичных методиках взвешивания (с учетом мантийной жидкости двустворчатых моллюсков) биомасса зообентоса в биоценозе *Flexopecten* (351 г/м²) оказалась сходной с аналогичными параметрами развития бентоса на сопоставимых глубинах у берегов Крыма в 1930-х гг. (388 г/м²), 1957 г. (354 г/м²) и 1981–2004 гг. (475 г/м²) в биоценозе *Chamelea*, относимом к наиболее развитым прибрежным поясным биоценозам Черноморского бассейна. Наблюдаемое восстановление поселений *F. glaber* и его превращение у берегов Крыма в ценозообразующий вид согласуется с современными восстановительными процессами в бентосе различных участков черноморского шельфа в посткризисный (после 1980–1990-х гг.) период деэвтрофикации бассейна Черного моря и улучшения экологического состояния его акваторий.

Ключевые слова: биоценоз, *Flexopecten glaber*, макрозообентос, Черное море

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана» (№ гос. регистрации 121030100028-0). Авторы выражают большую признательность О. Ю. Вяловой за сбор материала, Л. В. Бондаренко – за определение группы ракообразных, Л. В. Лукьяновой – за помощь в лабораторной обработке материала.

© Ревков Н. К., Болтачева Н. А., 2022



Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0)
This work is licensed under a Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0) License

Для цитирования: Ревков Н. К., Болтачева Н. А. Восстановление биоценоза черноморского гребешка *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) у берегов Крыма (район Ласпи) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2022. № 4. С. 90–103. EDN WQVQWD. doi:10.22449/2413-5577-2022-4-90-103

Restoration of the Biocoenosis of the Black Sea Scallop *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) off the Coast of Crimea (Laspi Area)

N. K. Revkov*, N. A. Boltachova

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

**e-mail: nrevkov@yandex.ru*

Abstract

The paper presents a description of the quantitative representation, taxonomic structure and formation features of the Black Sea scallop *Flexopecten galaber* biocoenosis in the southwestern section of the Crimean shelf (Laspi area), after its depopulation off the coast of Crimea, which coincided with the period of ecological crisis of the Black Sea ecosystem during the second half of the 20th century. The material was benthic samples collected by SCUBA divers using a manual grab sampler in October 2020. A total of 64 macrozoobenthos species were identified in the scallop biocoenosis formed in the biotope of slightly silted sand with shells debris at a depth of 13–34 m. The total list of species was represented by Crustacea (12 species), Mollusca (21), Polychaeta (26), Miscellaneous group (5) and by not identified to species level of Acari, Gromia, Nematoda, Nemertea, Turbellaria. The mean abundance and biomass (after removing the mantle cavity fluid of bivalves) values of macrozoobenthos reached $11,231 \pm 2,424$ ind./m² and 247.7 ± 156.3 g/m², respectively. It is assumed that the forerunner to the *Flexopecten* biocoenosis in the area of its detection was the *Gouldia* biocoenosis. The zoobenthos biomass (with mantle cavity fluid of bivalves) in the *Flexopecten* biocoenosis (351 g/m²) was similar to that values in the *Chamelea* biocoenosis at comparable depths off the coast of Crimea in the 1930s (388 g/m²), 1957 (354 g/m²), and 1981–2004 (475 g/m²); *Chamelea* biocoenosis is classified as one of the most abundant coastal belt biocoenosis of the Black Sea basin. The recovery of *F. glaber* beds observed off the coast of Crimea and its transformation into a coenoses-forming species are in line with the modern recovery processes in the benthos of various areas of the Black Sea shelf, after the crisis period of 1980–1990s, which are associated with de-eutrophication and the improvement of the ecological status of its water areas.

Keywords: *Flexopecten galaber*, macrozoobenthos, Black Sea, biocoenosis

Acknowledgments: the work was carried out under state assignment of the Federal Research Center of the IBSS on the topic “Regularities of formation and anthropogenic transformation of biodiversity and bioresources of the Azov-Black Sea basin and other regions of the World Ocean” (registration no. 121030100028-0). The authors are very grateful to O.Yu. Vyalova for collecting the material, L.V. Bondarenko for taxonomic identification of crustaceans, L.V. Lukyanova for assistance in laboratory processing.

For citation: Revkov, N.K. and Boltacheva, N.A., 2022. Restoration of the Biocoenosis of the Black Sea Scallop *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectinidae) off the Coast of Crimea (Laspi Area). *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, (4), pp. 90–103. doi:10.22449/2413-5577-2022-4-90-103

Введение

Черноморский гребешок *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) является единственным представителем семейства Pectinidae (класс Bivalvia) в Черном море¹⁾, образует поселения от уреза воды до глубин 40 м в биотопах плотного ракушечника, илисто-песчаных с примесью ракуши и крупно песчано-галечных грунтов [1]. В начале XX в. у Севастополя *F. glaber* в массе встречался на всех устричниках и более глубоких ярусах прибрежного песка [2]. В районе Керченского пролива в качестве руководящей формы бентоса совместно с *Ostrea edulis* Linnaeus, 1758 гребешок формировал собственный биоценоз, а у открытых берегов Крыма входил в различные биоценозы в качестве характерного или второстепенного вида [1]. Однако уже в 1950–1960-е гг. была отмечена тенденция сокращения черноморской популяции *F. glaber*. На рыхлых грунтах (без учета устричников) черноморский гребешок входил в состав только двух биоценозов – *Gouldia* (глубина 15–32 м, биотоп ракушечника с песком и небольшой примесью ила, западное побережье Крыма) [3] и *Parvicardium – Gouldia – Pholoe inornata* (глубина 10–25 м, галечно-песчаный грунт, Южный берег Крыма) [4]. Дальнейшие события 1970-х гг. (начало эвтрофирования Черноморского бассейна, гибель устричников) с последующим пиком экологического кризиса черноморской экосистемы в конце 1980-х – начале 1990-х гг. определили фактическую депопуляцию *F. glaber* и включение данного вида как сокращающегося в численности в Красные книги Республики Крым и города Севастополя^{2), 3)}.

Улучшение экологического состояния бассейна Черного моря в начале 2000-х гг. привело к восстановлению популяций некоторых видов донной фауны, численность и ареал которых ранее были сокращены [5, 6]. Начиная с 2010 г. стала появляться информация об обнаружении поселений *F. glaber* на различных участках побережья Крыма (залив Донузлав, бухты Казачья и Ласпи) [7, 8], массовом оседании их личинок на коллекторы мидийно-устричных ферм [9, 10], что привело к выработке практических рекомендаций по развитию аквакультуры данного вида у берегов Крыма [10].

Возвращение гребешка в бентос региона было ожидаемым, однако требующим контроля с точки зрения возможных изменений в структурных показателях развития бентоса. Целью работы является описание биоценоза черноморского гребешка, сформировавшегося в акватории одного из участков Юго-Западного Крыма (район Ласпи).

Материал и методы

Работа выполнена в октябре 2020 г. у берегов Юго-Западного Крыма (район Ласпи, б. Мечты). Бентосные пробы отбирали ручным водолазным дночерпателем ($S = 0.04 \text{ м}^2$) в четырех точках полигона: ст. 1 (глубина 19 м),

¹⁾ Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Класс двустворчатые моллюски – Bivalvia // Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев : Наукова думка, 1972. Т. 3. С. 178–249.

²⁾ Ревков Н. К. Гребешок черноморский *Flexopecten glaber ponticus* Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus, 1889 // Красная книга Республики Крым : животные. Симферополь : АРИАЛ, 2015. С. 39.

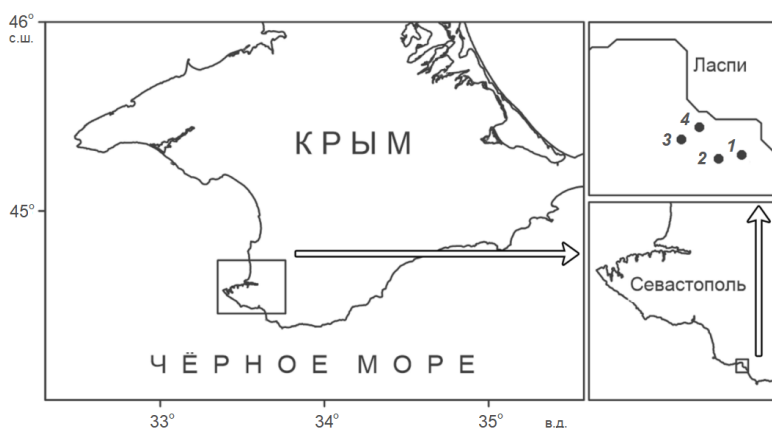
³⁾ Ревков Н. К. Гребешок черноморский *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) // Красная книга города Севастополя. Севастополь : РОСТ-ДООАФК, 2018. С. 432.

ст. 2 (34 м), ст. 3 (27 м) и ст. 4 (13 м) (рис. 1). Грунт в районе отбора проб представлен слабо заиленным амфиоксусным песком с ракушей (амфиоксусный – крупный, хорошо аэрируемый песок, характерный для зон обитания ланцетника *Branchiostoma (=Amphioxus) lanceolatum* [2]). Его промывку проводили через сито с ячейей фильтрации 0.5 мм; оставшуюся после промывки навеску фиксировали в 4 %-ном нейтрализованном формалине. Дальнейшая разборка материала выполнена в лабораторных условиях под биноклем. Организмы просчитывали и взвешивали с точностью до 0.001 г. Их численность и сырую биомассу пересчитывали на 1 м² дна. Массу двустворчатых моллюсков определяли после удаления мантийной жидкости. Видовая идентификация донной фауны выполнена по определителям (работа⁴⁾ и [11]) с верификацией таксонов по *WoRMS*⁵⁾. В таблице представлены средние значения (по четырем точкам отбора проб) численности и биомассы крупных таксонов с указанием стандартной ошибки измерений.

Оценка фаунистической однородности зообентоса проведена на трансформированной (по типу «присутствие/отсутствие видов») матрице численности видов с использованием коэффициента сходства станций (*Bray-Curtis similarity*) в программе *Cluster* пакета *PRIMER-6*. Определение доминирующего вида донной макрофауны выполнено на основе величины индекса плотности (ИП) в выражении

$$\text{ИП}_i = N_i^{0.25} B_i^{0.75} p_i,$$

где N_i – удельная численность, экз./м²; B_i – удельная биомасса, г/м²; p_i – удельная встречаемость вида i (0–1).



Р и с . 1 . Карта-схема бентосных станций в районе Ласпи

Fig . 1 . Schematic map of sampling locations in the Laspi area

⁴⁾ Определитель фауны Черного и Азовского морей : Свободноживущие беспозвоночные : В 3 т. Киев : Наукова думка, [1968–1972].

⁵⁾ URL: <http://www.marinespecies.org> (дата обращения: 01.12.2022).

Использованный в работе индекс плотности ИП_i является продолжением линейки индексов количественного учета таксонов с использованием параметров их встречаемости (p_i), удельных численности (N_i) и биомассы (B_i) ($N_i B_i$)^{1/2} [12]; ($N_i B_i$)^{1/2} p_i [13]; ($N_i B_i p_i$)^{1/3} ⁶⁾; ($B_i p_i$)^{1/2} [14–16], известных под общим названием «индексы плотности» и широко применявшихся в бентосных исследованиях Азово-Черноморского бассейна 1930–1980-х гг. Современная корректировка показателей степеней численности и биомассы пришла из работ по энергетике гидробионтов, где затраты на дыхание i -го вида гидробионтов на удельной площади оцениваются по формуле $Q_i = N_i^{0.25} B_i^{0.75} k$ [17; 18]. Это дало основание говорить о смысловой нагрузке выражения $N_i^{0.25} B_i^{0.75}$ как оценочном (приблизительном) эквиваленте энергетической роли гидробионтов и возможности использовать его при исследовании структурной организации бентоса [19–21].

При сопоставлении современной биомассы макрозообентоса с аналогичными данными предыдущих лет выполнен пересчет биомассы в биоценозе *Flexopecten* с учетом мантийной жидкости двустворчатых моллюсков по [22]. В тексте использованы названия биоценозов, сокращенные до родовых имен доминирующих в них видов.

Результаты

Все станции полигона имели высокую фаунистическую однородность с коэффициентом сходства (*Bray-Curtis Similarity*) более 50 %. Это определило возможность отнесения их к единому биоценозу – *Flexopecten glaber* ввиду занимаемых им доминирующих позиций по ИП. Значение ИП *F. glaber* (143.05) более чем в шесть раз превышает аналогичные параметры видов-субдоминантов, а именно – моллюсков *Bittium reticulatum* (22.76), *Gouldia minima* (20.93) и *Anadara kagoshimensis* (18.33). Более подробно ранжированный по ИП ряд видов в биоценозе *Flexopecten* мы рассматриваем при обсуждении полученного материала.

Всего на уровне видовых таксонов в биоценозе *Flexopecten* отмечены 64 представителя макрозообентоса. Из них Crustacea – 12, Mollusca – 21, Polychaeta – 26, сборная группа «Прочие виды» – 5 видов (см. Приложение). До вида не идентифицированы представители Acari, Gromia, Nematoda, Nemertea, Turbellaria, а также некоторые экземпляры полихет семейств Nereididae, Phyllodocidae и Syllidae.

Средняя численность и биомасса макрозообентоса в биоценозе гребешка составили $11\,231 \pm 2424$ экз./м² и 247.7 ± 156.3 г/м² соответственно (табл.). Наиболее многочисленны полихеты и моллюски (рис. 2, а). Среди них преобладали (плотность более 500 экз./м²) моллюски *Bittium reticulatum*, *Caecum armoricum*, *C. trachea*, полихеты *Pholoe inornata*, *Polygordius neapolitanus* и *Sigambra tentaculata*. По биомассе абсолютными лидерами являлись моллюски (рис. 2, б), среди которых после руководящего вида биоценоза *Flexopecten glaber* субдоминантные позиции занимал недавний (с 1969 г. [23]) вселенец в Черное море – *Anadara kagoshimensis*.

⁶⁾ Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Труды Севастопольской биологической станции. 1949. Т. VII. С. 127–192.

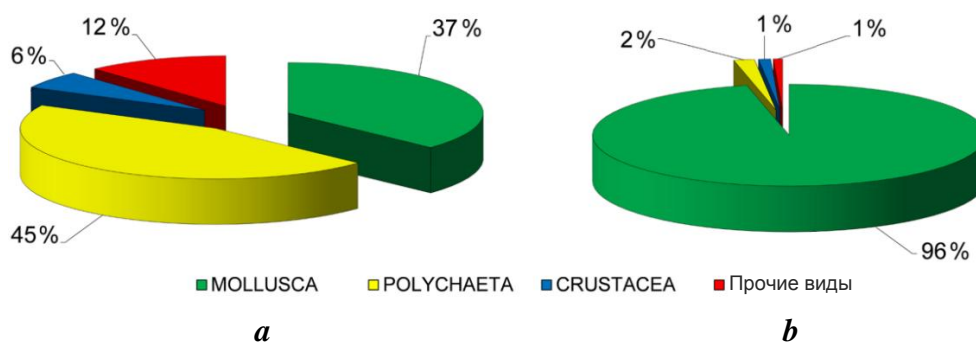
Средние показатели численности (N) и биомассы (B) макрозообентоса в биоценозе *Flexopecten glaber*

Mean density (N) and biomass (B) of the main macrozoobenthos taxa in the *Flexopecten glaber* biocoenosis

Таксон	N , экз./м ²	B , г/м ²
Annelida	5131 ± 1152	4.2 ± 1.3
Crustacea	644 ± 108	2.4 ± 0.6
Mollusca	4169 ± 1182	239.2 ± 156.8
Прочие виды	1288 ± 491	1.8 ± 0.6
<i>Всего</i>	11 231 ± 2424	247.7 ± 156.3

Примечание: биомасса моллюсков приведена без учета массы мантийной жидкости у двустворчатых моллюсков.

Note: the mollusk biomass is given exclusive of the mantle fluid mass in bivalves.



Р и с . 2 . Относительная представленность основных таксономических групп макрофауны по биомассе(a) и численности (b) в бентосе полигона

Fig. 2. Relative representation of the basic taxons of macrofauna (a – by biomass, b – by abundance) in the benthos of the study water area

Десять видов в биоценозе гребешка имели 100 %-ную встречаемость (отмечены на всех станциях). Это рак отшельник *Diogenes pugilator*, моллюски *Bittium reticulatum*, *Caecum armoricum*, *C. trachea*, *Lucinella divaricata*, *Mytilaster lineatus*, полихеты *Micronephthys longicornis*, *Pholoe inornata*, *Sigambra tentaculata* (вселенец в Черное море [24]) и Nemertea. Два вида – собственно руководящий вид биоценоза *Flexopecten glaber* и ланцетник *Branchiostoma lanceolatum* – включены в региональные Красные книги (г. Севастополя и Республики Крым). Первый как вид, сокращающийся в численности, второй – как редкий вид^{2), 3), 7)}.

⁷⁾ Алемов С. В. Ланцетник европейский *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas, 1774) // Красная книга города Севастополя. Севастополь : РОСТ-ДООАФК, 2018. С. 356.

Обсуждение

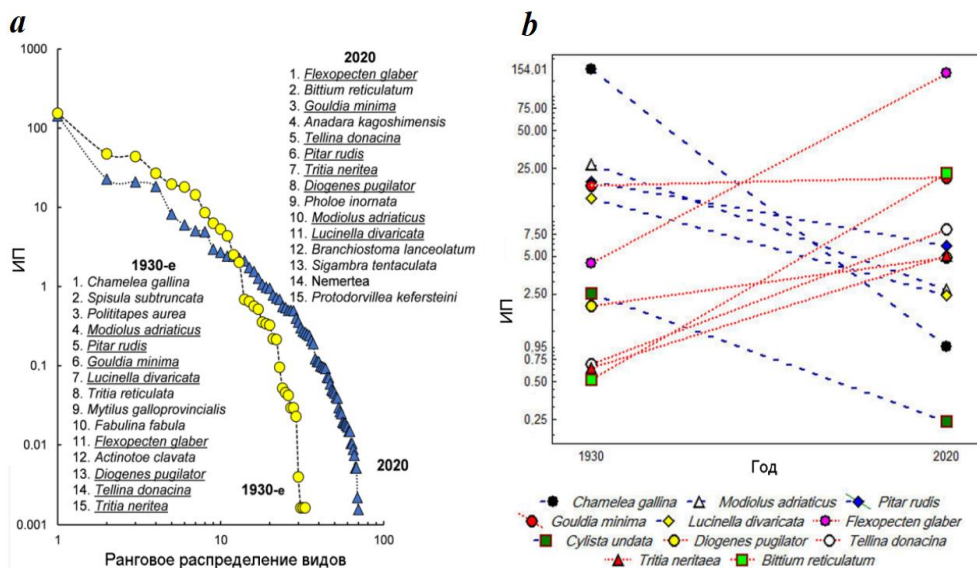
Биоценоз *Flexorecten* в рамках биоценотической классификации бентоса у берегов Крыма. Результатом восстановительных процессов в популяции *F. glaber* у берегов Крыма после фактической депопуляции этого моллюска в период кризиса черноморской экосистемы во второй половине XX в. стало формирование им собственного биоценоза на участке шельфа Юго-Западного Крыма. Сходный формат руководящего вида в первой половине XX в. отмечался у *F. glaber* в районе устричников [1, 2]. В иных биотопах у открытых берегов Крыма (илистый грунт, песок, ракуша, галька) *F. glaber* входил в состав характерных (в биоценозах *Ostrea – Mytilus*, *Modiolus adriaticus – Mytilus*, *Pitar – Gouldia – Chamelea*) и второстепенных (в биоценозах *Loripes – Mytilaster – Modiolus adriaticus*, *Bittium – Mytilaster*, *Chamelea – Polititapes*, *Chamelea – Lucinella*, *Lucinella – Pitar – Chamelea – Gouldia*, *Spisula – Acanthocardia – Pitar*, *Gouldia*, *Parvicardium – Gouldia – Pholoe inornata*) видов бентоса [1, 3, 4].

Не вдаваясь в особенности методов выделения отмеченных выше биоценозов, можно констатировать, что ранее черноморский гребешок наиболее часто встречался в тех из них, где ценозообразующими видами являлись *Chamelea gallina* и *Gouldia minima*. Подобный вариант встречаемости гребешка становится понятным, если обратиться к обобщенной схеме биоценотического подразделения черноморского бентоса рыхлых грунтов. В пределах глубин обитания гребешка (до 40 м) располагаются три основных биоценоза: *Mytilus*, *Chamelea* и *Gouldia* [16]. Первые два из них отнесены к категории региональных (поясных) – они располагаются на определенных глубинах и грунтах почти вдоль всего побережья Черного моря, третий входит в группу локальных биоценозов, занимающих обычно небольшие площади в отдельных районах моря [25]. Биоценоз *Chamelea* развивается в биотопе песчаных (глубина 7–30 м), биоценоз *Gouldia* – песчано-илистых (20–50 м), биоценоз *Mytilus* – илистых грунтов (20–53 м) [16].

Вполне логичным выглядит предположение, что восстановление поселений *F. glaber* у берегов Крыма будет идти в биотопах, благоприятных для его развития, а значит, и в биоценозах, существующих в рамках этих биотопов. Это биоценозы *Mytilus*, *Chamelea* и *Gouldia*.

Наблюдаемое восстановление поселений *F. glaber* и его превращение у берегов Крыма в ценозообразующий вид соответствует современным восстановительным (после кризиса 1980–1990-х гг.) процессам в бентосе различных участков черноморского шельфа, связываемым с деэвтрофикацией бассейна Черного моря и улучшением экологического статуса его акваторий [22, 26–29].

Биотоп биоценоза *Gouldia* как одна из зон формирования современного биоценоза *Flexorecten*. В выделенном нами биоценозе *Flexorecten* из трех отмеченных выше основных ценозообразующих видов (в пределах глубин до 40 м) у берегов Крыма (*M. galloprovincialis*, *Ch. gallina* и *G. minima*) наибольшее развитие имела *G. minima*, занявшая по ИП третью позицию после *F. glaber* и гастроподы *Bittium reticulatum* (рис. 3).



Р и с. 3. Кривые рангового распределения видов (а) и количественное развитие основных видов макрозообентоса (b) по ИП в биоценозе *Flexopecten* (район Ласпи, глубина 13–34 м) в 2020 г. и в илисто-песчаной группировке бентоса (район м. Фиолент – м. Сарыч, глубина 12–25 м) в 1930-х годах (по материалам Л. В. Арнольди [13]). Подчеркнуты виды, общие для двух периодов исследования

Fig. 3. Curves of the species rank distribution (a) and the quantitative representation of the principal macrozoobenthos species (b) according to the Density Index (DI) in the *Flexopecten* biocoenosis (Laspi area, depth 13–34 m) in 2020, and in the muddy-sand benthos grouping (area Cape Fiolent – Cape Sarych, depth 12–25 m) in the 1930s (on materials by L. V. Arnoldi [13]). The underlined species are shared by the two study periods

Оценочные вычисления показывают, что если из современной структуры бентоса рассматриваемого нами полигона исключить *F. glaber* и *A. kagoshimensis* (как вид-вселенец, недавно появившийся у берегов Крыма), то в получившемся реконструированном биоценозе *Gouldia* биомасса макрозообентоса составит 52 ± 10 г/м² (для сравнения учтен вес мантийной жидкости двустворчатых моллюсков), что сопоставимо со средней биомассой бентоса (30 г/м² [16]) в биоценозе *Gouldia* 1950-х гг. у берегов Крыма и Кавказа. Более того, относительная стабильность количественных показателей гультдии заметна при сопоставлении данных по району Ласпи в 2020 г. с аналогичными параметрами 1930-е гг. для Юго-Западного Крыма (рис. 3).

Выделенный нами биоценоз *Flexopecten* располагается в смешанном биотопе (слабо заиленный амфиоксусный песок с ракушей), включающем компоненты различных фракций грунта, которые присущи биотопам развития указанных выше основных биоценозов. Наиболее близок по количеству общих видов биоценоз *Flexopecten* оказался с биоценозами *Gouldia* (32 общих вида) и *Chamelea* (30); биоценоз *Mytilus* более дистанцирован (21). Не были отмечены ранее ни в одном из трех биоценозов у берегов Крыма, но присутствовали в биоценозе гребешка – 25 видов. Это семь ракообразных – *Chondrochelia savignyi*, *Elaphognathia bacescoi*, *Eurydice pontica*, *Liocarcinus navigator*,

Melita palmata, *Microdeutopus versiculatus*, *Palaemon elegans*, мшанка *Cradoscrupocellaria bertholletii*, мшанка *Cryptosula pallasiana*, двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis*, шесть гастропод – *Caecum armoricum*, *Ebala pointeli*, *Retusa umbilicata*, *Steromphala adriatica*, *Vitreolina incurva* и шесть полихет – *Lindrilus flavocapitatus*, *Lysidice ninetta*, *Lysidice unicornis*, *Nereiphylla pusilla*, *Polyophthalmus pictus* и *Schistomeringos rudolphi*.

Исходя из отмеченных выше специфики грунта, видового состава и количественного развития видов, мы полагаем, что ближайшим аборигенным предшественником биоценоза *Flexopecten* в рассматриваемом локальном биотопе заиленного амфиоксусного песка с ракушей на глубине 13–34 м мог являться биоценоз *Gouldia*. Ранее для него отмечалось смешанное представительство псаммофильных, пелофильных и эвриэдафичных форм бентоса [16].

В списке видов черноморского биоценоза *Gouldia*, приводимом М. И. Киселевой [16], *F. glaber* отсутствует. Однако мы обращаем внимание на то, что в более ранних публикациях она указывает на присутствие *F. glaber* в данном биоценозе как на западном (п-ов Тарханкут, район м. Урет, биотоп ракушечника с песком и небольшой примесью ила на глубине 10–25 м; стационарная встречаемость вида 5 % при численности 10 экз./м² и биомассе 13.1 г/м²) [3], так и на южном участке крымского шельфа (биоценоз *Parvicardium* – *Gouldia* – *Pholoe inornata*) [4]. По-видимому, это различие вызвано исключительно технической ошибкой «выпадения вида» при обобщении материалов. Наличие же гребешка в биоценозе *Gouldia* 1950-х гг. и в полученных нами данных 2020 г. свидетельствует о возвращении позиций вида (и, как показывают наши данные, даже их улучшении) в благоприятном для его развития биотопе.

Особенность количественного развития зообентоса в биоценозе Flexopecten. Чтобы дать оценку уровню биомассы, достигаемому в современном биоценозе *Flexopecten* у берегов Юго-Западного Крыма, сопоставим эти значения с аналогичными данными в поясном биоценозе *Chamelea*, формирующем максимум биомассы донной фауны рыхлых грунтов на глубинах до 32 м [30].

Наиболее ранние количественные материалы по региону, включающему интересующий нас участок акватории района Ласпи, представлены в работе Л. В. Арнольди [13]. На основе биотопических особенностей он выполнил подразделение бентоса Южного берега Крыма (от мыса Фиолент до мыса Сарыч) на четыре основных группировки: 1) прибрежного чистого песка (глубины 1–12 м, группировка *Chamelea* – *Lucinella* – *Spisula*), 2) илисто-песчаную (12–25 м, группировка *Chamelea*), 3) мидиевого ила (26–50 м, группировка *Mytilus*) и 4) фазеолинового ила (51–110 м, группировка *Modiolula* – *Molgula*). Интересующей нас группировкой из четырех выделенных является вторая. Средние биомассы макрозообентоса группировок *Chamelea* 1930-х гг. и *Flexopecten* 2020 г. оказались сопоставимыми: 388 против 351 г/м² соответственно. Руководящая форма 1930-х гг. *Chamelea gallina* (ИП = 154.01) в современном биоценозе *Flexopecten* расположилась в группе второстепенных видов (20-я позиция по ИП = 0.95) (см. рис. 3). Особо отметим, что уровень

количественного развития *Gouldia minima* в сравниваемые периоды времени почти не изменился (ИП = 18.04 в 1930-е гг. против ИП = 20.93 в 2020 г.), и в современный период в лидирующую группу бентоса наряду с его аборигенными представителями вошла *Anadara kagoshimensis* (ИП = 18.33), успешно закрепившаяся у берегов Крыма с 1990-х гг. [31].

В 1957 г. у открытых южных берегов Крыма в биоценозе *Chamelea* (9–25 м; биотоп мелкозернистого песка) биомасса макрозообентоса была невысокой и почти равной биомассе в биоценозе *Flexopecten* 2020 г. (354 г/м² против 351 г/м²) [4]. Во второй половине XX в. в период гиперэвтрофирования Черноморского бассейна [32] произошло повышение значений биомассы зообентоса в биоценозе *Chamelea*, связанное с положительной реакцией самой *Ch. gallina* в ответ на увеличение количества доступной пищи [35–37]. Соответственно этому, в 1981–2004 гг. биомасса зообентоса в биоценозе *Chamelea* у берегов Крыма достигала исторически максимальных средних значений – 495 г/м² [30].

Таким образом, в нашем случае, когда формирование биоценоза *Flexopecten* на анализируемом участке Юго-Западного Крыма шло на основе биоценоза *Gouldia*, биомасса макрозообентоса, достигаемая в биоценозе гребешка, становилась сопоставимой по уровню с биомассой основного биоценоза песчаной сублиторали – *Chamelea*. Учитывая различную биотопическую привязку двух биоценозов (биоценоза *Flexopecten*, сформировавшегося на базе илисто-песчаного биоценоза *Gouldia*, и песчаного биоценоза *Chamelea*), следует говорить об итоговом существенном расширении зоны сублиторали с высокой биомассой бентоса.

В данной работе нами рассмотрен один из возможных вариантов реализации *F. glaber* своего биотического потенциала у берегов Крыма в процессе возвращения в фауну региона «через» биоценоз *Gouldia*. Иные варианты могут быть связаны с прохождением *F. glaber* через иные условия в других существующих биоценозах.

Заключение

Описано появление биоценоза черноморского гребешка *Flexopecten glaber* на участке Юго-Западного Крыма в биотопе слабо заиленного амфиоксусного песка с ракушкой в диапазоне глубин 13–34 м. В составе биоценоза зарегистрировано 63 вида донной макрофауны с преобладанием групп Polychaeta (26 видов) и Mollusca (21 вид). Предполагается, что аборигенным предшественником биоценоза *Flexopecten glaber* в районе его обнаружения был биоценоз *Gouldia minima*.

При аналогичных методиках взвешивания (с учетом мантийной жидкости двустворчатых моллюсков) биомасса зообентоса в биоценозе *Flexopecten glaber* (351 г/м²) оказалась сходной с аналогичными параметрами развития бентоса на сопоставимых глубинах у южных берегов Крыма 1930-х гг. (388 г/м²), 1957 г. (354 г/м²) и 1981–2004 гг. (495 г/м²) в группировке *Chamelea gallina*, относимой к наиболее развитым прибрежным поясным биоценозам Черноморского бассейна.

Приложение

Список видов макрозообентоса в биоценозе *Flexopecten glaber*

ANNELIDA

<i>Aonides paucibranchiata</i> Southern, 1914	<i>Nereiphylla pusilla</i> (Claparède, 1870)
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)
<i>Eunice vittata</i> (Delle Chiaje, 1828)	<i>Pholoe inornata</i> Johnston, 1839
<i>Exogone naidina</i> Örsted, 1845	Phyllodocidae g.sp.
<i>Goniadella bobrezkii</i> (Annenkova, 1929)	<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin & Milne Edwards, 1834)
<i>Harmothoe imbricata</i> (Linnaeus, 1767)	<i>Polygordius neapolitanus</i> Fraipont, 1887
<i>Harmothoe reticulata</i> (Claparède, 1870)	<i>Polyopthalmus pictus</i> (Dujardin, 1839)
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	<i>Prionospio cirrifera</i> Wirén, 1883
<i>Lagis neapolitana</i> (Claparède, 1869)	<i>Protodorvillea kefersteini</i> (McIntosh, 1869)
<i>Lindrilus flavocapitatus</i> (Uljanina, 1877)	<i>Schistomeringos rudolphi</i> (Delle Chiaje, 1828)
<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & Milne-Edwards, 1833	<i>Sigambra tentaculata</i> (Treadwell, 1941)
<i>Lysidice unicornis</i> (Grube, 1840)	<i>Spirobranchus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Micronephthys longicornis</i> (Perejaslvtseva, 1891)	Syllidae g.sp.
<i>Mysta picta</i> (Quatrefages, 1866)	<i>Syllis hyalina</i> Grube, 1863
Nereididae g.sp.	

CRUSTACEA

<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	<i>Eurydice pontica</i> (Czerniavsky, 1868)
<i>Apseudopsis ostroumovi</i> Bacescu & Carausu, 1947	<i>Liocarcinus navigator</i> (Herbst, 1794)
<i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1814 [in Leach, 1813–1815])	<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)
<i>Chondrochelia savignyi</i> (Kroyer, 1842)	<i>Microdeutopus versiculatus</i> (Spence Bate, 1857)
<i>Diogenes pugilator</i> (P. Roux, 1829)	<i>Palaemon elegans</i> Rathke, 1836
<i>Elaphognathia bacescoi</i> (Kussakin, 1969)	<i>Pisidia bluteli</i> (Risso, 1816)

MOLLUSCA

<i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906)	<i>Steromphala adriatica</i> (Philippi, 1844)
<i>Ebala pointeli</i> (de Folin, 1868)	<i>Gouldia minima</i> (Montagu, 1803)
<i>Vitreolina incurva</i> (Bucquoy, Dautzenberg & Dollfus, 1883)	<i>Lepidochitona cinerea</i> (Linnaeus, 1767)
<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Caecum armoricum</i> de Folin, 1869	<i>Moerella donacina</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Caecum trachea</i> (Montagu, 1803)	<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)
<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819
<i>Tritia neritea</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin, 1791)
<i>Retusa umbilicata</i> (Montagu, 1803)	<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)
<i>Flexopecten glaber</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Rissoa parva</i> (da Costa, 1778)
<i>Modiolus adriaticus</i> Lamarck, 1819	

Прочие виды

Acari	<i>Leptosynapta inhaerens</i> (O.F. Müller, 1776)
<i>Cylista undata</i> (Müller, 1778)	Nematoda
<i>Branchiostoma lanceolatum</i> (Pallas, 1774)	Nemertea
Gromia	<i>Cradoscrupocellaria bertholletii</i> (Audouin, 1826)
<i>Cryptosula pallasiana</i> (Moll, 1803)	Turbellaria

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Невесская Л. А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. М. : Наука, 1965. 391 с.
2. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. СПб., 1913. 280 с. (Записки Императорской академии наук по физико-математическому отделению; т. 32, № 1). URL: <https://elib.rgo.ru/handle/123456789/217532> (дата обращения: 16.11.2022).
3. Киселева М. И., Славина О. Я. Донные биоценозы у западного побережья Крыма // Труды Севастопольской биологической станции. Севастополь : Флаг Родины, 1964. Т. 15. С. 152–177. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/5539> (дата обращения: 16.11.2022).
4. Киселева М. И., Славина О. Я. Донные биоценозы у южного берега Крыма // Труды Севастопольской биологической станции. Киев : Изд-во АН УССР, 1963. Т. 16. С. 176–191. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/5579> (дата обращения: 16.11.2022).
5. Ревков Н. К., Тимофеев В. А., Ревкова Т. Н. Многолетние изменения популяции *Urogebia pusilla* (Crustacea: Decapoda) на северном участке шельфа Черного моря (побережье Крыма) // Экосистемы. 2019. № 19. С. 123–132. EDN NPQSAF.
6. Filimon A. First record of *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia: Pectinidae) from the Romanian Black Sea shelf // Cercetări Marine. 2020. Iss. 50. P. 186–191.
7. Переладов М. В. Структура биотопа и современное состояние поселений устриц (*Ostrea edulis*) в озере Донузлав п-ов Крым, Черное море // Труды ВНИРО. 2016. Т. 163. С. 36–47. EDN XCSNNP.
8. Бондарев И. П. Новые данные о биологии и экологии *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Pectinidae) в Черном море // Водные биоресурсы и среда обитания. 2019. Т. 2, № 2. С. 36–44. EDN NSYSFW. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2019_2_2_36
9. Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. Мейоз, эмбриональное и личиночное развитие черноморского гребешка *Flexopecten glaber ponticus* (Bucquois, Dautzenberg & Dollfus, 1889) (Bivalvia, Pectinidae) // Морской биологический журнал. 2017. Т. 2, № 4. С. 50–57. doi:10.21072/mbj.2017.02.4.05
10. Рост и морфометрические особенности гребешка *Flexopecten glaber* (Bivalvia: Pectenidae) при садковом выращивании у берегов Крыма (Черное море) / Н. К. Ревков [и др.] // Ruthenica: русский малакологический журнал. 2021. Т. 31, № 3. С. 127–138. EDN HWBJLF. doi:10.35885/ruthenica.2021.31(3).3
11. Киселева М. И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей. Апатиты : Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004. 409 с.

12. *Зенкевич Л. А., Броцкая В. И.* Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря // Ученые записки МГУ. 1937. Вып. 13 : Зоология. С. 203–226.
13. *Арнольди Л. В.* Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море // Труды Зоологического института АН СССР. 1941. Т. 7, вып. 2. С. 94–113. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/2744> (дата обращения: 01.12.2022).
14. *Воробьев В. П.* Бентос Азовского моря. Симферополь : Крымиздат, 1949. 193 с. (Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии ; вып. 13).
15. *Старк И. Н.* Годовая и сезонная динамика бентоса в Азовском море // Труды АзНИИРХ. Ростов-на-Дону, 1960. Т. 1, вып. 1. С. 167–229.
16. *Киселева М. И.* Бентос рыхлых грунтов Черного моря. Киев : Наукова думка, 1981. 168 с. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/8133> (дата обращения: 1.12.2022).
17. *Кучерук Н. В., Савилова Т. А.* Количественная и экологическая характеристики донной фауны шельфа и верхнего склона района Североперуанского апвеллинга // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1985. Т. 90, вып. 6. С. 70–79.
18. *Мальцев В. И.* О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зооценозов // Гидробиологический журнал. 1990. Т. 26, № 1. С. 87–89. EDN YUFLRZ.
19. *Ревков Н. К., Николаенко Т. В.* Биоразнообразие зообентоса прибрежной зоны южного берега Крыма (район бухты Ласпи) // Биология моря. 2002. Т. 28, № 3. С. 170–180. EDN ZIUTDJ.
20. Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): community structure and spatial distribution in relation to environmental conditions / S. G. Denisenko [et al.] // Marine Ecology Progress Series. 2003. Vol. 258. P. 109–123. doi:10.3354/meps258109
21. *Ревков Н. К., Болтачева Н. А., Бондаренко Л. В.* Многолетние изменения зообентоса в акватории Ялтинского залива (Южный берег Крыма, Чёрное море) // Морской экологический журнал. 2014. Т. 13, № 2. С. 49–62. EDN SYRDCP.
22. Macrozoobenthos of the Zernov's *Phyllophora* Field, Northwestern Black Sea: species richness, quantitative representation and long-term variations / N. K. Revkov [et al.] // Nature Conservation Research. 2018. Vol. 3, iss. 4. P. 32–43. doi:10.24189/ncr.2018.045
23. *Киселева М. И.* Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. EDN NDQPFV.
24. *Киселева М. И.* О нахождении полихеты *Ancistrosyllis tentaculata* в Чёрном и Красном морях // Зоологический журнал. 1964. Т. 43, № 10. С. 1557–1558. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/11702> (дата обращения: 2.12.2022).
25. *Киселева М. И.* Донные биоценозы и их биомасса // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. Киев : Наукова думка, 1979. С. 218–239. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/8059> (дата обращения: 2.12.2022).
26. Long-term ecological changes in Romanian coastal Waters of the Black Sea / A. Cociasu [et al.] // Marine Pollution Bulletin. 1996. Vol. 32, iss 1. P. 32–38. doi:10.1016/0025-326X(95)00106-W
27. *Begun T., Teacă A., Gomoiu M.-T.* State of macrobenthos within *Modiolus phaseolinus* biocoenosis from Romanian Black Sea continental shelf // Geo-Eco-Marina. 2010. Vol. 16. P. 5–18. doi:10.5281/zenodo.56945

28. *Todorova V., Konsulova T.* Long term changes and recent state of Macrozoobenthic communities along the Bulgarian Black Sea coast // *Mediterranean Marine Science*. 2000. Vol. 1, no. 1. P. 123–131. doi:10.12681/mms.283
29. *Petrova E., Stoykov S.* Biocenological investigations of the macrozoobenthos in the northern part of the Bulgarian Black Sea coast in depths up to 30 m // *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2013. Vol. 19, suppl. 1. P. 16–20.
30. The state of zoobenthos / N. K. Revkov [et al.] // *State of the Environment of the Black Sea (2001–2006/7)*. Istanbul, 2008. Chapter 8. P. 243–290. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/6659> (date of access: 06.12.2022).
31. Биоразнообразие зообентоса рыхлых грунтов крымского побережья Чёрного моря / Н. К. Ревков [и др.] // *Океанология*. 2002. Т. 42, № 4. С. 561–571. EDN ZJLWON.
32. *Юнев О. А., Коновалов С. К., Великова В.* Антропогенная эвтрофикация в пелагической зоне Черного моря: долговременные тренды, механизмы, последствия. М. : ГЕОС, 2019. 164 с. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/7989> (дата обращения: 06.12.2022).
33. К вопросу о реакции черноморского макрозообентоса на эвтрофирование / Н. К. Ревков [и др.] // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь : МГИ, 1999. С. 199–212.
34. *Ревков Н. К.* Макрозообентос украинского шельфа Чёрного моря // *Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. С. 140–162. URL: <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1363> (дата обращения: 06.12.2022).
35. *Болтачева Н. А., Заика В. Е.* Моллюски *Chamelea gallina* и *Mytilus galloprovincialis* верхней сублиторали: многолетние изменения // *Биология Черного моря у берегов Юго-Восточного Крыма*. Симферополь : ИТ «АРИАЛ», 2018. С. 87–96. EDN PGBPFH. doi:10.21072/978-5-907032-04-0

Поступила 3.07.2022 г.; одобрена после рецензирования 10.08.2022 г.; принята к публикации 02.11.2022 г.; опубликована 23.12.2022 г.

Об авторах:

Ревков Николай Константинович, ведущий научный сотрудник, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0001-8308-5262**, **Scopus Author ID: 6508089586**, **ResearcherID: H-6119-2016**, nrevkov@yandex.ru

Болтачева Наталья Александровна ведущий научный сотрудник, Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН (299011, Россия, Севастополь, пр. Нахимова, 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0003-0618-1992**, **Scopus AuthorID: 36149089700**, nboltacheva@mail.ru

Заявленный вклад авторов:

Ревков Николай Константинович – постановка задачи исследования, анализ результатов и их интерпретация, подготовка графических материалов, формирование статьи

Болтачева Наталья Александровна – анализ состава и численности многощетинковых червей, анализ и обсуждение результатов, редактирование рукописи

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.