

И.П. Бондарев

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

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФАЦИАЛЬНОГО СТРУКТУРИРОВАНИЯ ШЕЛЬФА ЧЕРНОГО МОРЯ

*Рассмотрено распространение руководящих видов современных фаций Черного моря на основе эколого-физиологического подхода. Экологические группы и отдельные виды *Vivalvia* систематизированы в соответствии с филогенетической классификацией. Приуроченность отдельных видов экологических групп биоты к определенному биотопу определяется возможностью реализации основных жизненных функций: дыхание, питание, размножение. Показано, что состав бентосных форм фации зависит не только от типа донных отложений, но и интенсивности осадконакопления. Предложено использовать экологическую характеристику «седиментная резистентность» как физиологически обусловленную способность биологического вида противостоять поступлению того или иного типа осадочной взвеси. На макроуровне экосистема бентали шельфа Черного моря разделена на два биома, состоящих из видов с различными биогеографическими корнями.*

Ключевые слова: биоценозы, фации, физиология, Черное море, экология

Введение

Связь распределения донных организмов Черного моря с глубиной и определенным типом грунта отмечена уже в работах В.Н Ульянина (1872) и А.А. Остроумова (1891) [15, 16]. Самые большие успехи в реализации экосистемного подхода к изучению Черного моря связаны с именем академика С.А. Зернова. Используя передовые идеи таких известных зоологов, как E. Forbes (1843), J.R. Lorenz (1863) и G. Pruvot (1894, 1895, 1897-8), С.А. Зернов разработал принципиальную схему распределения бентосных организмов Черного моря, связав их с типом донных отложений и горных пород [15, 16]. Основным понятием, которым оперировал С.А. Зернов в своих построениях первоначально, был термин «фация» [15] (латинское «*facies*» — лицо, облик). Этот термин заимствован биологами из геологических работ, где он используется с 1669 г., но получил распространение в формулировке шведского геолога и палеонтолога А. Грессли (A. Gressly, 1838). А. Грессли понимал под фациями различные модификации донных отложений с постоянным петрографическим составом и специфическим

© И.П. БОНДАРЕВ, 2014

палеонтологическим набором ископаемых форм, которые сменяют друг друга, главным образом, в горизонтальном направлении [10, с. 352]. Различие в содержании понятия «фация» в работах геологов и биологов, которые называли этим термином совокупность организмов, характерных для определенного типа грунта и зоны моря, подтолкнуло Зернова к тому, что он практически отказался от использования термина «фация» в пользу термина «биоценоз» [16].

Понятие «биоценоз», введенное К. Мебиусом в 1877 г., обозначает совокупность организмов, обитающих на конкретной территории, но такую совокупность, которая образована в результате естественного отбора и соответствует всем внешним условиям (грунт, соленость, температура, наличие пищи). Благодаря С.А. Зернову термин «биоценоз» прочно закрепился в литературе по гидробиологии и экологии Черного моря и широко используется в настоящее время. При этом С.А. Зернов указал, что биоценозы (фации) могут быть внутренне неоднородны и могут изменяться во времени и в пространстве в пределах одного района. А одна и та же фация в разных районах может иметь специфические черты в составе биоценоза. «Все наши фации и биоценозы, конечно в некотором смысле слова, отвлечение и схема» [16].

Становление морской геологии как самостоятельной науки и активное изучение современных условий осадконакопления способствовали развитию понятия «фация». Наиболее широко применимой в настоящее время является формулировка Д.В. Наливкина: «Морской фацией следует называть участок морского дна с одинаковыми физико-географическими условиями, исторически сложившимися в процессе геологического развития водоема, и с одинаковым составом флоры и фауны» [25]. В более ранней редакции (Наливкин, 1932) понятие «фация» принято в первом в мире специализированном учебнике по геологии моря [21], а впоследствии и в географии, где фация является элементарной единицей географического ландшафта [11, 27]. Такое определение фации сближает содержание термина с тем, что вкладывал в него С.А. Зернов [15]. По сути, фация представляет собой эволюционное (историко-генетическое), пространственное и функциональное единство биотопа и биоценоза (биоценозная система, по В.И. Вернадскому) и является элементарной единицей экосистемы или биогеоценоза, как его представляют большинство биологов и географов, специализирующихся в изучении донных ландшафтов. Разница заключается в том, что геологи и географы в соответствии с профессиональными приоритетами на первое место ставят абиотические компоненты, а биологи — биотические. Такое различие не содержит принципиального противоречия и позволяет в целях унификации понятийной базы естественных наук использовать единый термин «фация» для экосистемных исследований. То, что такая унификация не только возможна, но и естественна, подтверждает тот факт, что материалы исследований мелководной зоны А.С. Зернова [15, 16] явились базовыми для описания прибрежных фаций в геологической литературе. Разделение С.А. Зерновым илов по биоценозам на мидиевый и фазеолиновый и соответствующие им фаии [15, 16] также было принято геологами [2] и используется по настоящее время.

Фаия является элементарной единицей экосистемы, а экосистемами, в соответствии с точным смыслом слова, называются геосистемы, в которых существенную роль играют биокомпоненты [1].

Процессы, совершающиеся в некоторых совокупностях организмов — популяциях и биоценозах — подчиняются стохастическим закономерностям, но последние складываются из отдельных индивидуальных реакций физиологической природы. Следовательно, эколого-физиологический подход к анализу тех или иных биологических явлений не является формальным объединением принципов и методов физиологии и экологии, а основывается на самой природе данных явлений, диктуя необходимость их комплексного изучения [18].

Объяснить на физиологической основе экологические связи ценозообразующих и индикаторных видов бентоса Черного моря — основная цель данной работы. Понимание причин распределения видов бентоса по их реакции на внешние условия позволяет установить закономерности формирования фаций. Эти закономерности важны как для актуальных исследований, так и палеорекоконструкций, а также для оценки перспектив развития экосистемы шельфа.

Названия высших таксонов *Vivalvia* дано по систематике, разработанной Я.И. Старобогатовым [33]. Названия биологических видов приводятся в соответствии с современной редакцией *World Register of Marine Species* [40].

Результаты и обсуждение

Окружающая среда организмов — динамическая система, развивающаяся по определенным закономерностям глобального и регионального масштаба. Региональные инвайронментальные особенности различного уровня определяют видовой и количественный состав организмов, составляющих живую компоненту фаций.

Энергетический и биохимический обмен организмов со средой обитания осуществляется посредством физиологических функций. Основными жизненными функциями организмов, определяющими их взаимодействие с окружающей средой, являются дыхание, питание и размножение.

Основой выделения фаций традиционно является система биоценоз — донный субстрат. В основе такого подхода лежит представление о том, что и донные отложения, и биота являются результатом развития геосистемы и отражают как физико-химическую, так и динамическую составляющие, а также историю формирования экосистемы. Определение фации (элементарной экосистемы) при таком подходе по бинарному принципу является обоснованным и достаточным. Характеристика только по биоценозу, определяемому по виду (комплексу видов)—доминанту, как и только по типу грунта, может быть неоднозначной. Так, например биоценоз мидии может быть распространен на скальном, ракушечном или илистом грунте. Аналогично, для одного типа грунта биоценоз может различаться, что, как сказано выше, послужило основанием разделения илов на мидиевые и фазеолиновые. Разная реакция бентосных организмов на характеристики водной толщи (температуру, соленость и др.) определяет возможность наличия на однотипных грунтах разных биоценозов а, следовательно, и фациальные различия. Для гидробионтов вообще и для бентосных организмов в частности, параметры водной толщи (температура, соленость, содержание растворенного кислорода) играют не меньшее, а иногда и большее значение, чем характеристики донных отложений. Определенные различия в структурировании рельефа и водных масс являются причиной существующего несовпадения границ геоструктур и современных морских фаций.

Влияние водных масс. Физико-химические характеристики водных масс имеют значительную амплитуду значений и являются основой для выделения крупных экологических комплексов. Наиболее существенным является разделение водной толщи Черного моря на оксигенную и аноксигенную зоны, каждой из которых соответствует специфический набор жизненных форм, принципиально различающихся по типу метаболизма. Таким образом, главной фациальной границей в Черном море является верхняя граница сероводородной толщи на глубинах 180—200 м. Между ней и бровкой шельфа располагается зона, которую предложено считать особой переходной ландшафтной зоной. Переходная ландшафтная зона между шельфом и материковым склоном охватывает диапазон глубин от 100 до 200 м, что соответствует диапазону перепада глубин шельфа (0—100 м). Основным фактором, определяющим смену фациальных условий в переходной зоне, является усиление гипоксии, до полной аноксии [7].

Кислородный режим. Шельф Черного моря располагается в зоне нормоксии, что создает комфортные базовые условия для дыхания донных организмов. Однако при определённых гидрологических условиях на обширных участках создаются условия гипоксии, приводящие к заморным явлениям. Для возникновения и распространения анаэробных условий в морских экосистемах необходимо, чтобы скорость потребления кислорода превышала скорость его поступления в придонные горизонты. Это происходит при слабом вертикальном обмене кислородом (физико-динамический механизм) и интенсивном развитии процессов деструкции органического вещества, связанных с окислением (биохимический механизм). В настоящее время действуют оба указанных механизма формирования сероводородных зон [35]. Особенно широко заморные процессы распространены на северо-западном шельфе Черного моря, где они происходят практически ежегодно. Анализ развития здесь сероводородной зоны свидетельствует о том, что этот процесс не связан с проникновением на мелководье глубинных сероводородсодержащих вод [35]. Изменения структуры и режима вод шельфа свидетельствуют о том, что в них происходит подавление вертикального турбулентного обмена кислородом и процесса фотосинтеза в придонном слое при параллельной интенсификации здесь деструктивных процессов. Заморы, имеющие циклическую повторяемость, приводят к сукцессионным изменениям одного из наиболее распространенных руководящих шельфовых видов — двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 вплоть до его деградации и замещения другими двустворчатыми моллюсками [24]. Дефицит кислорода возникает тем быстрее, а последствия гипоксии глубже, чем больше биомасса *M. galloprovincialis*. После восстановления благоприятного кислородного режима может происходить восстановление биоценоза [24, 30] и структуры фации.

Нижняя граница шельфа, с позиций классической океанологии, является важным структурно обусловленным элементом рельефа, контролирующим смену условий осадконакопления. Для обозначения группы фаций, развитых на внешнем шельфе, существует специальный термин — неритовые фации, которые за бровкой шельфа сменяются батинальными фациями. Принято считать, что в Чёрном море основной перегиб дна («бровка» шельфа) расположен на глубинах 90—110 м [36, 37], но само понятие «бровка» достаточно условно. Отмечаются существенные различия в глубине положения бровки, которая в зависимости от геоструктурных особенностей района может находиться на глубине до 190 м

(на юго-западном продолжении Каркинитского залива). У южного Крыма бровка шельфа проходит по изобатам 160—150 м, резко поднимаясь до глубины менее 100 м от меридиана Ялты. Далее к востоку, включая Кавказ, на всём северном побережье Черного моря бровка соответствует изобате 100 м, за исключением небольшого участка к югу от Керченского пролива, где край шельфа опускается до 120 м [37]. Совершенно очевидно, что при столь значительных различиях в глубине расположения, фактически достигающих по абсолютным значениям глубины самого шельфа, кислородные условия по обе стороны такой границы между шельфом и материковым склоном не могут быть аналогичными на всем её протяжении. Ландшафтными исследованиями установлено, что, вопреки положениям классической океанологии, морфологическая бровка шельфа в Черном море далеко не всегда является фациальной границей, разделяющей неритическую и батимальную зоны [7].

Анализ ландшафтных профилей, полученных с помощью подводной техники на участке северного шельфа Черного моря от мыса Айя до мыса Большой Утриш, показал, что нижняя граница биоценоза руководящего вида фазеолиновых илов *Modiolula phaseolina* (Philippi, 1844) в развитой форме более соответствует условной границе шельфа по изобате 100 м. Хотя сам биоценоз в разреженном виде распространяется глубже бровки до 120—130 м [7]. В некоторых районах крымско-кавказского шельфа уже с глубины 100 м на поверхности грунта отмечаются следы начального развития гипоксии. Поверхность ила приобретает все более чёрный цвет, свидетельствующий о наличии сероводорода. На поверхности грунта появляются пятна «плесени» — бактериально-грибковых образований, природа которых не изучена. Таким образом, нижней границей распространения шельфовых фаций следует считать границу распространения развитого биоценоза фазеолины [7].

Фазеолина, как руководящий вид современных илов внешнего шельфа, играет важнейшую роль в истории развития экосистемы Черного моря. Ее появление в Черном море маркирует начало джеметинского этапа в развитии бассейна [26]. Длительный спор о причинах смены мидийного биоценоза фазеолиновым [2, 26] решен на основе эколого-физиологического подхода [5].

Температурный режим. Исследования биоценологических отношений *M. galloprovincialis* и *M. phaseolina* показывают отсутствие между этими видами митилид межвидовой конкуренции. Представители обоих видов могут встречаться совместно, при этом отмечается явное положительное взаимовлияние численности совместно обитающих митилид. Выяснено, что биологическое развитие митилид обусловлено температурным лимитированием гаметогенеза и вымета гамет [12]. Оптимальная температура для гаметогенеза *M. galloprovincialis* находится в диапазоне от 16 °С до 18 °С. На глубине 40 — 50 м вымет гамет *M. galloprovincialis* происходит при достижении температуры выше 8 °С [20]. *M. phaseolina* способна осуществлять свой полный жизненный цикл только при постоянной температуре ниже 8 °С [12]. Личинки фазеолины не отмечены в верхнем, прогреваемом летом, слое воды. Установлено, что разделение по температурным режимам является основной причиной пространственного распределения биоценозов митилид. [12].

Температура водных масс в Черном море контролируется их распределением по глубине, однако зависимость эта не прямая [13, 32]. В структуре вод по

годовому ходу температур можно выделить три принципиальных слоя. В верхнем слое перемешивания (0—50 м) температура на протяжении года меняется в широких пределах от 7 до 25 °С, соленость составляет в среднем 17—19 ‰. На глубинах 45—100 м (на шельфе — до 120—130 м) расположен холодный промежуточный слой (ХПС), образующийся за счет зимнего охлаждения верхней водной толщи. Температура в этом слое постоянна (7—8 °С) на протяжении года, соленость составляет 19—20 ‰. Глубже температура водной толщи более высокая (от 8.5 °С на глубине 150 м, плавно повышающаяся до 9.1 °С в котловине на глубине 2000 м). Но по причине более высокой солености (21—22 ‰) водные массы имеют большую плотность, что препятствует опусканию холодных вод (7—8 °С) ниже 100—120 м.

Биоценоз *M. galloprovincialis* приурочен к верхней зоне перемешивания (до 45—50 м), где благоприятные условия для ее существования создает летний прогрев. В этой зоне формируется оптимальная температура для гаметогенеза *M. Galloprovincialis* в диапазоне от 16 °С до 18 °С. На глубине 40—50 м вымет гамет *M. galloprovincialis* происходит при достижении температуры выше 8 °С [20]. В диапазоне глубин 50—60 м мидия и фазеолина успешно сосуществуют, что подтверждает отсутствие антагонизма между этими видами [12]. Оптимальные условия для развития *M. phaseolina* созданы в границах ХПС на глубинах 60—100 м, где температура изменяется от 7.0 °С до 8.0 °С, что отражает бореальное происхождение вида. Именно с формированием на внешнем шельфе ХПС связано появление в Черном море комплекса холодолюбивых видов [5].

В диапазоне глубин 100—130 м биоценоз фазеолины может быть замещен биоценозом менее стенотермных видов бентоса: офиуры *Amphiura stepanovi* Djakonov, 1954 или плотоядного кишечнополостного организма *Pachycerianthus solitarius* (Rapp, 1829). Илы с доминированием пахицериянтуса распространяются от глубины 88 до 130 м, отдельные экземпляры вида отмечены до глубины 160 м.

Для джеметинских слоев и для современного биоценоза фазеолины Черного моря характерным элементом малакофауны является хищный брюхоногий моллюск *Trophonopsis breviata* (Jeffreys, 1882) — стенотермный холодолюбивый вид с бореальными корнями [4]. Практически синхронные датировки для *T. breviata* (2800 ± 45 у ВР) и *M. phaseolina* (2810 ± 40 у ВР) [38] подтверждают, что примерно 2800 лет назад сформировался характерный для бентали ХПС Черного моря комплекс видов, в котором ведущая роль принадлежит видам с бореальными корнями, а также умеренно холодолюбивым (кельтским) видам. Преимущественно к зоне ХПС приурочено распространение таких видов двустворчатых моллюсков, как *Abra renieri* (Bronn, 1831), *Abra alba* (W.Wood, 1802) и ценозообразующий вид *Parvicardium simile* (Milaschewisch, 1909). Установлено, что личинки *Acanthocardia paucicostata* (G. V. Sowerby II, 1834) встречаются также ниже термоклина. Взрослые особи этого вида обитают на илах на глубине 40—50 м, а великонхи встречаются в слое воды от —40 до —60 м. Эти виды представлены и в других биоценозах так называемого «фазеолинового пояса»: *Amphiura stepanovi*, *Pachycerianthus solitarius*, *Terebellides stroemii* Sars, 1835 (Polichaeta). Для бентали ХПС Черного моря характерен не только специфический набор зообентоса, но и холодолюбивый представитель фитобентоса — относящийся к семейству красных водорослей *Phyllophoraceae* вид *Coccotylus truncatus* (Pallas) (= *Phyllophora brodiei* (Turner)), который не встречается в Средиземном море, а является боре-

альным элементом экосистемы Черного моря [19]. Биоценозы холодолюбивых и довольно холодолюбивых (кельтских) видов, распространенные в глубоководной части шельфа, составляют *биоценозы ХПС*.

Зона активного перемешивания водной толщи, связанная с сезонным ходом температур и различиями плотностей, распространяется до глубины около 50 м. В этой зоне обитают виды, которым для их полного цикла жизнедеятельности необходим летний прогрев воды, обеспечивающий созревание гамет, нерест и выживание личинок. Благодаря высоким градиентам солености, температуры и грунтовых условий, фауны этой зоны наиболее разнообразны. Биоценозы бентали этой зоны можно объединить в *биоценоз верхней водной толщи* с преобладанием умереннотеплолюбивых (кельтских) и теплолюбивых (средиземноморско-лузитанских) видов. Эвритермные и некоторые довольно холодолюбивые виды кельтской группы также входят в состав этого биома.

Соленость. Соленость водных масс является важным параметром среды для жизнедеятельности любого водного организма, влияя на осмотические процессы всех внутренних систем организма и системы организм—среда. Биологические виды, колонизировавшие Черное море во время черноморского этапа его развития, являются преимущественно эвригаллиными организмами средиземноморско-атлантического происхождения. Обитая в нативных районах при солености, близкой к среднеокеанической (35 ‰), в Черном море они вынуждены приспособиться к солености почти в 2 раза ниже (17—20 ‰).

По различиям в соленостном режиме прибрежная зона Черного моря разделяется на три фаунистических района с характерным качественным составом бентоса [14].

Восточная половина моря — от юго-западного берега Крыма вдоль Кавказского побережья и восточной части Анатолийского побережья. Фауна этого района считается наиболее типичной для Черного моря.

Северо-Западный район охватывает обширный шельф между Крымом и западным побережьем Черного моря. Это наиболее опресняемая речными водами и охлаждаемая зимой часть моря [14]. Для этого района характерны биоценозы, сформированные видами, обитающими при пониженной солености (*Mya arenaria* L., 1758, *Lentidium mediterraneum* (O. G. Costa, 1829)).

Юго-Западный район охватывает западную и юго-западную части Анатолийского побережья, находящиеся под воздействием более соленых средиземноморских вод. В этом районе обнаружен ряд видов, привнесенных нижним босфорским течением из Мраморного моря и не встречающихся в других частях Черного моря. Низовое течение Босфора постоянно приносит из Мраморного моря в Черное виды, обитающие при нормальной океанической солености. Их список по мере расширения исследовательской базы постоянно увеличивается, и только моллюсков, которые отмечены исключительно в прибосфорском районе, насчитывается 22 вида [39]. Очевидно, эти виды способны некоторое время существовать в водах с повышенной для Черного моря соленостью. Но размножаться в прибосфорье и распространяться за пределы влияния вод босфорского течения эти виды не в состоянии. Поэтому, фактически они не принадлежат черноморской биоте, а являются своеобразным «клином» (wedge) фауны Мраморного моря, внедренным в Черное море [39].

Динамический режим. На основе анализа долгосрочных изменений комплекса океанологических характеристик установлена цикличность в развитии

основных биоценозов бентали Черного моря с периодом около 65—70 лет [6]. Эти изменения синхронны с периодами изменения состояния экосистемы пелагиали Черного моря. Анализ процессов увеличения или уменьшения биологической продуктивности пелагиали за период с 1928 по 2004 г. показал их связь с определенным типом атмосферной циркуляции [8]. При этом отмечено, что тип атмосферной циркуляции зависит от показателей теплового фона Черного моря, которые синхронны с изменением скорости вращения Земли. Последняя имеет 70-летнюю периодичность с зарегистрированными в 20-м веке максимумом в середине 1930-х и минимумом — в середине 1970-х годов. Изменение скорости вращения Земли отражается на интенсивности циркуляции водных масс. Показатель теплового фона Черного моря также синхронен с изменением скорости вращения Земли и максимумом потепления климата в 1935 г. с постепенным похолоданием до 1975 г. [8], что отмечено в монографии [9]. Последний тепловой максимум отмечен в начале 2000-х. Эти фазы синхронны изменениям показателей развития биоценоза мидии. Совпадение по времени периода роста показателей развития руководящих видов бентоса [6] с повышением общей урожайности пелагиали Черного моря, отмеченной с середины 1930-х по 1970-е гг. [8], свидетельствует о существовании общих закономерностей развития экосистемы, связанных с глобальными и, возможно, космическими факторами. Изменяющийся магнитный поток Солнца («солнечный ветер») проявляет цикличность и оказывает непосредственное влияние на тропосферу через ионосферу, предположительно замедляя или ускоряя вращение Земли. Этот поток, возможно, является внешним циклическим фактором, влияющим на изменение скорости вращения Земли, вследствие чего меняется температурный фон, атмосферная и водная циркуляция, трофность Черноморского бассейна и развитие биоценозов пелагиали [8] и бентали [6].

Наибольшее влияние динамические процессы различного масштаба и генезиса оказывают на прибрежные биоценозы. Максимальные колебания параметров развития установлены для биоценоза скаловой мидии. Биоценоз иловой мидии, реагируя на внешние воздействия аналогичным образом, претерпел колебания показателей развития меньшей амплитуды [6]. Менее всего показанные планетарные циклы отражаются на биоценозе фазеолины, поскольку его распространение приурочено к зоне ХПС, в пределах которого колебания параметров водной толщи, и прежде всего — температуры, минимально для всей шельфовой зоны.

Грунты и осадконакопление. Тип грунта и его состав являются одним из важнейших факторов распределения биоценозов. Донные отложения распределяются в соответствии с условиями осадконакопления, которые, в свою очередь, зависят от источника седиментного питания и динамики водной среды. Динамика водной толщи в значительной мере является функцией глубины, что определяет зональный характер распределения фаций. Но еще С.А. Зерновым [15, 16] было отмечено, что в защищенных от волнения участках бухт илистые грунты и соответствующие им донные организмы располагаются на значительно меньших глубинах, чем на участках открытого побережья. Неоднородности рельефа дна и характера подводных течений также вносят элементы дисгармонии в поясный характер распределения фаций.

Сопоставление данных по грансоставу грунта и составу бентоса [28] показало, что даже незначительное изменение в соотношении фракций грунта может

привести к смене руководящего вида биоценоза и, соответственно, к смене биоценоза и фации. Так с увеличением содержания алеврита в песчаном грунте в биоценозе *Ch.gallina* (L., 1758) увеличивается доля *Pitar rudis* (Poli, 1795), с последующим замещением вида-доминанта, сменой биоценоза и фации. Промежуточным вариантом может быть фация песка с биоценозом *G.minima* (Montagu, 1803).

Возможность осуществления основных физиологических функций является определяющим фактором для распределения бентоса на грунтах различного типа.

Одной из трех наиболее характерных биологических особенностей оксигенной зоны Черного моря является чрезвычайно выраженное явление биофильтра [14]. Основными фильтраторами в Черном море являются двустворчатые моллюски, которые занимают важное место в структуре экосистемы Черного моря. Очищая воду от sestонной взвеси, бивальвии участвуют и в формировании грунта своими фекалиями и псевдофекалиями. Створки отмерших моллюсков и их обломки составляют значительную часть биогенной компоненты грунтов шельфа. В отдельных районах грунты состоят из раковин моллюсков на 60–95 %, формируя фацию ракушечников. Двустворчатые моллюски обитают в Черном море на всех типах грунтов от уреза воды до глубины 190 м [31]. Представители класса *Bivalvia* составляют основу большинства шельфовых донных биоценозов, поэтому систематику их таксонов целесообразно использовать как основу структурирования экосистемы бентали шельфа Черного моря.

Первичное систематическое разделение класса *Bivalvia* основывается на типе жаберного аппарата. По этому признаку класс подразделяется на три надотряда: *Nuculiformii* (Protobranchia), *Mytiliformii* (Autobranchia) и *Conocardiiformii* (Septibranchia). Большинство видов двустворчатых моллюсков имеют аутобранхный аппарат с удлинненными филаментами (жаберными нитями). Филаменты, подразделенные на нисходящее и восходящее колена, вместе представляют собой фильтр-сито с размещенным на нем вододвижущим механизмом [33]. Таксономически самый крупный и широко распространенный в Мировом океане надотряд *Mytiliformii* (Autobranchia) разделяется на 8 отрядов, прежде всего по особенностям строения замка и желудка [33].

Наибольшее экологическое значение для Черного моря имеют представители двух отрядов — *Mytiliformes* и *Cardiiformes*, которые формируют донные биоценозы (в том числе поясные) или играют в них существенную роль. Представители обоих отрядов населяют бенталь от уреза воды до границ аэробной зоны. Однако в процессе эволюции они адаптировались к различным условиям жизни, что отражено в особенностях их физиологии и морфологии. Таксономическая структура ценозообразующих и наиболее распространенных двустворчатых моллюсков Черного моря, основанная на их филогении и морфологии, представлена в таблице.

Все моллюски надотряда *Mytiliformii* являются фильтраторами, однако способности фильтрации и, соответственно, спектры питания у представителей разных отрядов различны, что отражает их адаптивную специализацию к грунтовым условиям и условиям осадконакопления. Представители отряда *Mytiliformes* являются эпибентосными формами, у которых для крепления к грунту выработан специализированный аппарат. У представителей семейств *Mytilidae* и *Arcidae* — это биссус, который вырабатывается секретом специальной железы, расположенной у основания ноги моллюска. Биссус представляет собой тонкие, но

Таксономическая структура ценообразующих и наиболее распространенных двустворчатых моллюсков Черного моря

Superorder	Mytiliformii Ferussac, 1822 (= Autobranchia Grobben, 1822)					
Order	Mytiliformes Ferussac, 1822 (= Veneroidea H. & A. Adams, 1856)					
Suborder	Mytiloidei Ferussac, 1822		Cardioidei Ferussac, 1822		Veneroidei H. & A. Adams, 1856	
Infraorder	Ostreoidei Ferussac, 1822	Mytiloidei Ferussac, 1822	Cardioidei Ferussac, 1822	Tellinoidei Stoliczka, 1871	Myoidei Stoliczka, 1871	
Family	Ostreidae Rafinesque, 1815	Arcidae Lamarck, 1809	Cardiidae Lamarck, 1809	Scrobiculariidae H. & A. Adams, 1856	Veneridae H. & A. Adams, 1856	Myoidei Stoliczka, 1871
Species	<i>Ostrea edulis</i>	<i>Anadara kagoshimensis</i>	<i>Acanthocardia paucicostata</i> <i>Cerastoderma glaucum</i> <i>Parvicardium simile</i> <i>Parvicardium exiguum</i>	<i>Abra alba</i> <i>Abra nitida</i> <i>Abra tenieri</i>	<i>Chameleolina Gouldia minima</i> <i>Pitar rudis</i> <i>Venerupis aurea</i>	<i>Mya arenaria</i> <i>Lentidium mediterraneum</i>

Виды, формирующие биоценозы, выделены жирным шрифтом, выделены подчеркиванием: часто встречающиеся виды приведены без выделения. Авторы описания видов приведены в тексте статьи.

чрезвычайно прочные нити рогообразного вещества. Нити прикрепляются к твердому субстрату с помощью клейкого вещества, выделяемого железистой ямкой. На мягком субстрате биссусные нити отдельных особей, сплетаясь между собой, образуют подобие сети, которая уменьшает давление на грунт и позволяет моллюскам удерживаться на его поверхности [3, 12]. *Ostreidae* прирастают к субстрату левой (нижней) створкой, что обуславливает необходимость для их развития твердого субстрата и ограничивает распространение представителей семейства на рыхлые грунты. Являясь неподвижными или малоподвижными организмами, *Mytiliformes* не способны избежать засыпания подвижным песчаным грунтом и гибнут на песках уже на стадии личинки [12].

Mytiliformes — высокоспециализированные фильтраторы, питающиеся планктоном и детритом. Особенно активным фильтратором является *Mytilus galloprovincialis*. Одна взрослая особь мидии способна профильтровать 1,4—4,6 литров воды за час [3], очищая воду от взвеси и переводя ее в состав донных отложений. В зависимости от плотности поселений, мидии фильтруют в течении суток 2320—31410 л/м², откладывая при этом на дно 8—47 г переработанной взвеси [20]. По наблюдениям из подводных обитаемых аппаратов, в придонном слое над полями митилид прозрачность воды заметно выше, чем на соседних участках и в вышележащей толще воды.

В процессе фильтрации створки *Mytiliformes* постоянно приоткрыты. Вода поступает в мантийную полость благодаря работе ресничного покрова мантии, жабер и туловища, омывает жабры и выходит наружу. Отбор пищи начинается уже на входе воды через щель, обрамленную краями мантии. При контакте с рецепторами мантии крупных частиц моллюск способен закрыть створки, предотвращая попадание вовнутрь нежелательных объектов. Крупные (песчаные) частицы, попавшие внутрь раковины, травмируют организм, который вынужден нести энергетические затраты на их нейтрализацию, обволакивая специально выделяемой слизью. Большое количество песчаных частиц оказывает ингибирующее воздействие на организм. У угнетенной особи прекращается нормальная работа аддукторов, и моллюск перестает закрывать створки при механическом раздражении, что приводит, в конечном счете, к гибели организма [3, 12]. Именно поэтому на границе мидиевого ила с песками, где в результате колебания фациальных границ в толще грунта наблюдается переслаивание отложений различного типа, раковины мидий приурочены к глинистым слоям [2].

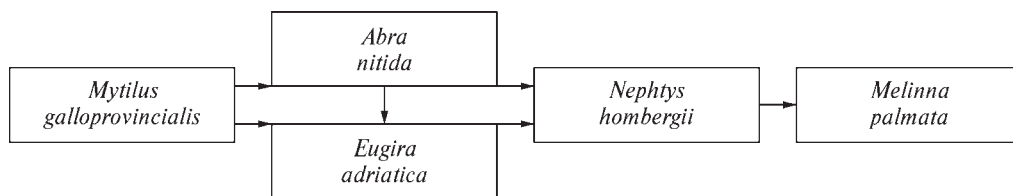
Максимальные показатели развития митилид характерны для фации скальных грунтов, где ингибирующее воздействие песчаных частиц минимально. Ядро сообщества макрофауны обрастания скал на современном этапе формируют два вида: *M. galloprovincialis* и *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1791). Мидия и митилястер не являются прямыми конкурентами или экологическими аналогами. Мидия способна не только выживать в условиях загрязнения вод, но даже предпочитает более мутные, богатые органикой. Митилястер, наоборот, плохо переносит загрязненные и мутные воды, но способен удерживаться на рыхлых известняках, с которых мидию срывает волновым воздействием. Митилястер — более теплолюбивый вид, чем мидия, что также является сдерживающим фактором для его проникновения на глубину [12].

К условиям подвижного песчаного грунта хорошо адаптированы представители отряда *Cardiiformes*, способные зарываться в грунт и длительное время на-

ходиться полностью или частично погруженными в нем. Зарывание происходит при помощи мощной ноги, которая дает возможность моллюскам перемещаться по поверхности грунта. Моллюски отряда Cardiiformes имеют хорошо развитый вводной сифон, через который вода для питания и дыхания всасывается внутрь раковины. Края отверстия вводного сифона снабжены многочисленными очень чувствительными щупальцами, фильтрующими взвешенные частицы из придонного слоя воды (Cardiidae, Myidae, Veneridae). Характерной особенностью моллюсков семейства Veneridae является наличие сифональных мембран, расположенных вокруг отверстий сифонов. Функция мембран заключается в регулировании тока воды, проходящей в мантийную полость. Сифон большинства представителей отряда расположен непосредственно над грунтом либо приподнят на высоту около 1 мм, как у полностью зарывающейся *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778) (Mactridae). *Abra nitida* (O. F. Müller, 1776) (Scrobiculariidae), также полностью зарытая в грунт, собирает пищу сильно вытянутым сифоном непосредственно с поверхности субстрата. Специфической среди Cardiiformes адаптацией обладает *Lentidium mediterraneum* (Myidae). Этот моллюск обитает на мелководье, где песок почти всегда несколько подвижен. Неглубоко зарываясь в грунт, моллюск стабилизируется в пространстве с помощью длинного, в пять раз превышающего размер раковины, волокна биссуса с липким корнем. Корень биссуса приклеивается к любому крупному предмету в грунте либо к зернам песка. Моллюск в таком положении способен перенести небольшой шторм [3].

Экологически близким представителям инфауны Cardiiformes является *Lucinella divaricata* (Luciniformes, Lucinidae), которая формирует биоценоз на илито-песчаном грунте. Этот моллюск также зарывается в грунт, располагая входное отверстие сифона на уровне субстрата [20].

По отношению к грунтам различают *стен-* и *эвриэдафические* формы, из которых первые приурочены к какому-либо одному субстрату, а вторые обитают на различных грунтах. Среди стенэдафических форм различают *литофилов*, *псаммофилов*, *аргиллофилов* и *пелофилов* в соответствии с типом субстрата обитания [22]. Однако этих определений недостаточно для понимания причин приуроченности, например мидии или фазеолины, к нескольким типам субстрата (скала, ракушечник и ил) при отсутствии на песчаных грунтах. Преимущественное распространение фазеолины в зоне илов позволяет ее считать пелофильным видом. Иловую форму мидии также логично отнести к пелофилам. Однако обе упомянутые «пелофильные» жизненные формы не выносят избыточного заиления и гибнут, замещаясь более пелофильными видами-доминантами и их сообществами. Доминирование той или иной систематической группы моллюсков тесно связано не просто с типом грунта, на котором обитают организмы, но с условиями осадконакопления и, прежде всего, с интенсивностью поступления осадка. Избыточное поступление алеврито-пелитовой взвеси угнетающе воздействует на мидию и весь ее биоценоз. Этот процесс, интенсифицированный и зачастую вызванный хозяйственной деятельностью человека, ведет к смене биоценоза, в котором способны выживать более пелофильные виды, а доминирующая роль переходит к представителям инфауны. Особенно сильно процессы заиления грунта проявились в наиболее закрытых частях моря. В отдельных районах СЗЧМ скорость накопления ила может достигать нескольких сантиметров в год [30]. В Каркинитском заливе значительные площади, занимаемые



Последовательность смены биоценозов глубоководной зоны Каркинитского залива в условиях заиления и эвтрофикации, по материалам [17, 29, 30]

ранее *M. Galloprovincialis*, сменили пелофильные сообщества. Поступление терригенного материала в пределах фации мидийного ила составляет от 0,03 до 0,5 мм/год, обычно не превышая 0,1–0,3 мм/год. На внешнем шельфе, где расположены основные поселения фазеолины, скорость накопления осадка примерно в 2–3 раза ниже [37]. Такие темпы осадконакопления, очевидно, не мешают мидии и фазеолине «перерабатывать» поступающую терригенную взвесь в осадок и не угнетают биоценозы двустворок — митилид.

Для более точной экологической характеристики бентосных форм целесообразно ввести термин «*седиментная резистентность*», как физиологически обусловленная способность биологического вида противостоять поступлению того или иного типа осадочной взвеси.

Так, например, определенная степень *пелорезистентности* позволяет *M. galloprovincialis* создавать поясный биоценоз иловой формы в диапазоне глубин 20–50 м. А слабая *псамморезистентность* ограничивает ее распространение в области накопления и распространения песчаного осадка. Наличие среди митилиформий более *псамморезистентных* видов (*Gibbomodiola adriatica* (Lam., 1819) (Mytilidae), *Anadara inaequalis* Bruguiere, 1789 (Arcidae)) расширяет границы их расселения на песчанистые грунты.

В условиях заиления субстрата и эвтрофикации биоценозы средней части шельфа заменяются в последовательности, показанной на рисунке на примере Каркинитского залива.

Сообщество асцидии *E. adriatica* Drasche, 1884 является обедненным вариантом сообщества *M. galloprovincialis* и возникло в процессе заиления мидийной банки. В этом сообществе асцидии имеют плотность поселения в 30 раз выше мидии, при том, что биомасса *M. galloprovincialis* в 2,6 раза выше. В случае дальнейшей деградации сообщества из него исчезнет *M. galloprovincialis* и сохранятся лишь немногие эврибионтные формы, такие как полихета *N. hombergii* Savigny in Lamarck, 1818 и двустворчатый моллюск *P. rudis* [29].

В сообществе *A. nitida* мидия встречается единично и не постоянно. Замена сообщества сестонофагов *M. galloprovincialis* на сообщество детритофагов *A. nitida* указывает на изменение режима района в сторону эвтрофикации [17].

Биоценозы *A. nitida* и *N. hombergii* довольно сходны между собой, и количество последнего вида одинаково в обоих сообществах. А биомасса и численность *A. nitida*, одного из характерных видов биоценоза *N. hombergii*, ниже в нем более чем в 90 и 56 раз соответственно, по сравнению с показателями развития в собственном сообществе. На границе этих сообществ весной преобладает

N. hombergii, а летом — *A. nitida*, что обусловлено сезонностью развития последнего вида. Сообщество *N. hombergii* в 1980-е годы занял район, в котором в 1930-е годы находилось сообщество *A. nitida*, описанное Л.В. Арнольди. Этот процесс указывает на эвтрофикацию и загрязнение центральной части Каркинитского залива в 1980-е годы, т.к. *N. hombergii* — один из немногих видов, который выживает в условиях загрязненных бухт [17]. Сообщество *N. hombergii* появилось в открытой части Каркинитского залива в 1980-х годах и динамично увеличивало площадь распространения, но уменьшало видовое разнообразие. При дальнейшем развитии процесса заиления в сообществе *N. hombergii* стала возрастать доля еще одного пелофила — *Melinna palmata* Grube, 1870 с последующей заменой на сообщество последнего вида (см. рис.).

Фация *M. palmata* пространственно может соседствовать с песчаными фациями с доминированием *Ch. gallina* или *P. rudis* и, при их заилении, способна заменять последние. Об этом говорит высокая частота встречаемости венерид (более 50%) в биоценозе *M. palmata*. При определенных условиях может происходить обратный процесс. Так, например, в 2008 г. в южной части Керченского пролива биоценоз *Ch. gallina* частично заместил биоценоз *M. palmata* [23].

В пределах биома ХПС фация илов с биоценозом пелорезистентного вида *M. phaseolina* имеет прерывистое распространение, местами заменяясь на действительно пелофильные биоценозы: *Parvicardium simile*, *Amphiura stepanovi*, *Pachycerianthus solitarius*, *Terebellides stroemii*. Очевидно, такое латеральное замещение происходит на участках с повышенным поступлением алевропелитового материала.

Расширение участков, охваченных процессом заиления, является выраженной тенденцией процесса осадконакопления в пределах шельфа на протяжении 20 века [6, 30]. В результате в некоторых районах Черного моря произошли радикальные изменения структуры экосистемы: исчезли устричники, которые сначала заменили мидийные ракушечники, а затем поля с различной степенью заиления и биоценозами по схеме, показанной выше на рисунке.

В соответствии с филогенетической классификацией *Bivalvia* фации шельфа Черного моря можно разделить на два комплекса с выделением фациальных рядов, групп и отдельных фаций — по типу грунта и руководящим видам. В случае, когда на отдельных участках доминирование переходит к виду-субдоминанту, либо в переходных зонах между фациями, где лидируют два вида или более, выделены субфации:

I. Комплекс фаций с доминированием фауны двустворчатых моллюсков отряда *Mytilifomes* (= *Mytiloida*).

I.1. Фациальный ряд скальных грунтов с доминированием отряда *Mytilifomes*.

I.1.1. Фация скальных грунтов с доминированием *M. galloprovincialis* и *M. lineatus*.

I.2. Ряд фаций ракушечников с доминированием представителей отряда *Mytilifomes*.

I.2.1. Фация ракушечников с доминированием *O. edulis* (Ostreidae).

I.2.2. Группа фаций ракушечников с доминированием *Mytilidae*.

I.2.2.1. Фация ракушечников с доминированием *M. galloprovincialis*.

I.2.2.1.2. Субфация на заиленных ракушечниках с видом — доминантом *G. adriatica*.

1.3. Ряд фаций илов и песчаных илов с доминированием фауны отряда *Mytilifomes*.

1.3.1. Фация алеврито-пелитовых илов с биоценозом *M. galloprovincialis*.

1.3.1.1. Субфация илов с биоценозом *M. galloprovincialis* — *M. phaseolina*.

1.3.2. Фация илов с биоценозом *M. phaseolina*.

1.3.3. Фация песчанистого ила с доминированием *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Arcoidea).

II. Фациальный комплекс с доминированием *Bivalvia* отряда *Cardiiformes* (=Veneroidea) пояса песчано-гравийных, песчаных и песчано-илистых и илистых грунтов.

II.1. Ряд прибрежных фаций песка—ила с доминированием представителей подотряда *Myoidei*, надсемейств: *Myoidea* Lam., 1809, *Mactroidea* Lam., 1809, *Tellinoidea* Blainville, 1814.

II.1.1. Фация песка с биоценозом *Lentidium mediterraneum* (*Myoidea*).

II.1.2. Фация песка и илистого песка с биоценозом *Mya arenaria* (*Myoidea*).

II.1.3. Фация песка с биоценозом *Donacilla cornea* (Poli, 1791) (*Mactroidea*).

II.1.4. Фация ила с примесью гравия и ракуши с биоценозом *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778) (*Mactroidea*) — *Abra nitida* (Müller, 1776) (*Tellinoidea*).

II.1.4. Фация ила с биоценозом *Abra nitida* (*Scrobiculariidae*).

II.2. Ряд фаций с доминированием представителей подотряда *Veneroidei*.

II.2.1. Фация гравийно-песчаного и песчаного грунта с биоценозом *Ch. gallina* (*Veneridae*).

II.2.2. Фация илистого песка с биоценозом *G. minima* (*Veneridae*).

II.2.3. Фация илистого песка и алеврито — песчанистого ила с биоценозом *P.rudis* (*Veneridae*).

II.3.1. Фация ила с примесью ракуши с биоценозом *Parvicardium simile* (*Cardiidae*).

В вышеприведенной схеме классифицированы только наиболее распространенные или достаточно четко обособленные фации. Только у берегов Крыма описано свыше 50 биоценозов и соответственно им могут быть выделены отдельные фации или субфации. Описание М.И. Киселевой сообщества с четырьмя видами-доминантами: *Ch. gallina* — *G. minima* — *P.rudis* — *Lucinella divaricata*, обитающими на песчано-ракушечном, илисто-песчано-ракушечном и песчано-илистом грунтах у Кавказа, отражает определенную условность в выделении фаций.

Фация илов с биоценозом *M. phaseolina* является базовой для группы фаций биома ХПС, поскольку этот вид входит в состав всех биоценозов этой экологической зоны. Более того, часть видов-доминантов, не имеющих твердого скелета (*Pachycerianthus solitarius*, *Terebellides stroemi*), в ископаемом состоянии не сохраняется и поэтому не может быть диагностирована. В таких случаях мы будем иметь дело с ископаемой фацией *M. phaseolina*. Однако и такие фации могут быть реконструированы по специфическому набору и количественному составу видов с твердым скелетом, и прежде всего по моллюскам *Bivalvia*.

Заключение

Взаимодействие между биотой и неживыми компонентами фаций, характер и причины которого позволяет выявить эколого-физиологический подход, определяет принципы распределения фаций на шельфе Черного моря.

Экосистема бентали представляет собой многоплановую и многоуровневую структуру. Моллюски класса *Bivalvia* являются руководящими видами наиболее широко распространенных биоценозов и присутствуют в составе подавляющего большинства фаций шельфа Черного моря, что отражает широкий спектр их адаптивных возможностей (табл.).

Эволюция филетических ветвей в процессе адаптации к факторам среды отражена в их систематике. Поэтому классификация таксонов двустворчатых моллюсков, наряду с составом грунта, является базой для систематизации большинства фаций. Использование филогенетической классификации позволяет создать целостное представление о функциональной структуре комплекса руководящих видов современных фаций Черного моря и о месте каждого вида в этой структуре.

Основными жизненными функциями организмов, определяющими их взаимодействие с окружающей средой, являются дыхание, питание и размножение. Различные физиологические реакции гидробионтов на характеристики водной толщи (температуру, соленость и др.) определяют возможность наличия на однотипных грунтах разных биоценозов а, следовательно, и фациальные различия. Доминирование той или иной систематической группы моллюсков тесно связано не просто с типом грунта, на котором обитают организмы, но с условиями осадконакопления и, прежде всего, с интенсивностью поступления осадка.

Способность генерировать биссусные нити позволяет митилиформиям заселять как твердые, так и рыхлые субстраты. Для более полной экологической характеристики бентосных форм целесообразно ввести в обращение понятия *седиментной резистентности*. Фильтрационная способность и темпы роста моллюсков, превышающие темпы поступления осадочного материала, позволяют оставаться на поверхности илистого грунта обширных пространств шельфа. Однако митилиформии гибнут в районах с высокими темпами поступления осадка. Таким образом, представители отряда *Mytiliformes*, широко распространенные в зоне развития илов, не являются пелофилами, а способны существовать и даже процветать на илах благодаря определенной степени *пелорезистентности*. Избыточное поступление илистой компоненты приводит к смене биоценоза и фации в целом. Наличие среди митилиформий *псамморезистентных* видов (*Gibbomodiola adriatica*, *Anadara kagoshimensis*) расширяет границы их расселения на песчаные грунты.

К условиям подвижного песчаного грунта хорошо адаптированы представители отряда *Cardiiformes*, способные зарываться в рыхлый грунт и длительное время находиться полностью или частично погруженными в него.

Экосистема Черного моря — динамично развивающаяся система, в которой изменение параметров среды действует на организмы по пороговому принципу. На определенном этапе развития даже незначительные изменения параметров среды обитания могут привести к смене руководящего вида, биоценоза и фации в целом.

Главной фациальной границей в Черном море является граница раздела аэробной и анаэробной зон. Переход от аэробных условий к анаэробным носит постепенный характер и не привязан строго к геоморфологическим границам. Шельф Черного моря находится в зоне нормоксии, и нижняя его граница не всегда совпадает с морфологической бровкой, а больше соответствует границе

распространения развитого биоценоза руководящего вида — фазеолины. Распространение фазеолины на большие глубины контролируется двумя основными факторами, ограничивающими физиологические возможности дыхания и размножения, увеличивающейся температурой водных масс и нарастающей гипоксией.

На шельфе Черного моря биоценозы объединяются в два биома (верхней водной массы и ХПС), в которые входят виды, различающиеся по биогеографическим корням, что наиболее выражено в отношении к температуре.

Несмотря на то, что фации связаны взаимными переходами во времени и пространстве, их выделение способствует пониманию функционирования экосистемы и создает возможности как для палеорекоkonструкций, так и для прогнозов изменения современной экосистемы. Широкое распространение двустворчатых моллюсков в современной экосистеме и в предыдущие этапы развития Черного моря позволяет создавать универсальные фациальные структурные схемы, базирующиеся на филогенетической классификации *Bivalvia*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арманд Д.А. Наука о ландшафте (Основы теории и логико-математические методы). — М.: Мысль, 1975. — 287 с.
2. Архангельский А.Д., Страхов Н.М. Геологическое строение и история развития Черного моря. — М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1938. — 226 с
3. Багдасарян К.Г., Татишвили К.Г., Казахашвили Ж.Р. и др. Справочник по экологии морских двустворок. Образ жизни двустворчатых моллюсков, принадлежащих к родам, представленным в морских и солонатоводных отложениях юга СССР. — М.: Наука, 1966. — 350 с.
4. Бондарев И.П. Биогеография и экология *Trophonopsis breviata* (Jeffreys, 1882) (Gastropoda Muricidae Trophoninae). // Морской экологический журнал. — 2011. — 10, вып.4. — С. 23—31.
5. Бондарев И.П. Основные черты и этапы формирования экосистемы Черного моря в позднем плейстоцене-голоцене // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. — 2012. — 2. — С. 53—71.
6. Бондарев И.П. Динамика руководящих видов современных фаций Черного моря // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. — 2013. — 3 (33). — С. 78—93
7. Бондарев И.П., Ломакин И.Э. Переходная зона между шельфом и материковым склоном северной части Черного моря: ландшафтный подход // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. — 2010. — 3. — С.57—64.
8. Брянцев В.А. Климатические изменения экосистем Азово-Черноморского бассейна // Современные проблемы экологии Азово — Черноморского региона: Материалы V Международной конференции (Керчь, 8—9 октября 2009 г.) — Керчь: Изд-во ЮгНИРО, 2010. — С. 3—7.
9. Будыко М.И. Изменение климата. — Л.: Гидрометеиздат, 1974. — 280 с.
10. Геологический словарь: в 2 т / Недрa. — М, 1978. — Т. 2. — 456 с.
11. Голиков А.Н., Скарлато О.А. Некоторые принципы ландшафтно-географического районирования шельфа на экологической основе // Биология моря. — 1979. — 5. — С. 3—16.
12. Заика В.Е., Валова Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. Митилиды Чёрного моря. — К.: Наукова думка, 1990. — 208 с.
13. Зайцев Ю.П. Введение в экологию Чёрного моря. — Одесса: «Эвен», 2006. — 222 с.
14. Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1986. — 739 с.
15. Зернов С.А. Основные черты распределения животных в Черном море у Севастополя // Известия Императорской Академии Наук. — 1908. — СПб. — С. 881—904.
16. Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Императорской Академии Наук. — 1913. — 32. — 1. — СПб. — 299 с.
17. Золотарев П.Н., Повчун А.С. Макрозообентос глубоководной зоны Каркинитского залива Черного моря // Экология моря. — 1986. — 23. — С. 48—57.

18. *Ивлев В.С.* Изучение распределения животных в градиентных условиях среды как метод эколого-физиологического анализа. // Труды Севастоп. биол. станции. — 1963. — XVI. — С. 277—281.
19. *Калугина-Гутник А.А.* Фитобентос Черного моря. — Киев: Наукова думка, 1975. — 247 с.
20. *Киселёва М.И.* Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. — Киев: Наукова думка, 1981. — 165 с.
21. *Кленова М.В.* Геология моря. — М.: Учпедгиз, 1948. — 495 с.
22. *Константинов А.С.* Общая гидробиология. — М.: «Высшая школа», 1972. — 472 с.
23. *Литвиненко Н.М., Евченко О.В.* Уровень развития донных биоценозов в районе перегрузочного рейда Керченского пролива // Современные проблемы экологии Азово — Черноморского региона. Материалы V Межд. конф. конференции (Керчь, 8—9 октября 2009 г.) — Керчь: Изд-во ЮгНИРО, 2010. — С. 37—40.
24. *Лосовская Г.В.* Сукцессионные изменения биоценоза мидии в северо-западной части Чёрного моря как отражение флюктуации численности и биомассы руководящего вида под влиянием заморозов // Экология моря. — 1988. — 28. — С. 33—35.
25. *Наливкин Д.В.* Учение о фациях. Т.1., Географические условия образования осадков. — М — Л.: Изд. АН СССР, 1955. — 554 с.
26. *Невесская Л.А.* Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря. Их систематика и экология. — М.: Наука, 1965. — 391 с.
27. *Петров К.М.* Подводные ландшафты. Теория, методы исследования. — Л.: Наука, 1989. — 126 с.
28. *Петухов Ю.М.* Физико-географический подход к изучению бентоса (на примере Ялтинского залива Черного моря) // Экология моря. — 1986.— 22. — С. 41—48.
29. *Повчун А.С.* Сообщество асцидии *Eugira adriatica* в Каркинитском заливе Черного моря // Экология моря. — 1986. — 23. — С. 34—38.
30. *Повчун А.С.* Изменения донных сообществ Каркинитского залива // Многолетние изменения зообентоса Черного моря. / Отв. Ред. Заика В.Е.; Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины. — Киев: Наукова Думка, 1992. — С. 105 — 137.
31. *Сергеева Н.Г., Заика В.Е., Бондарев И.П.* Нижняя граница зообентоса в Прибосфорском районе Черного моря // Мор. экол. журнал. — 2011. — 10. — 1. — С. 65—72.
32. *Сорокин Ю.И.* Черное море (природа, ресурсы). — М.: Наука, 1982. — 217 с.
33. *Старобогатов Я.И.* Морфологические основы филогении и системы *Bivalvia* // *Ruthenica*. — 1992. — 2. — 1. — С. 1—25
34. *Терентьев А.С.* Сукцессия биоценоза *Mytilus galloprovincialis* в биоценоз *Terebellides stroemi* в результате заиления Керченского предпроливья Черного моря // Современные проблемы экологии Азово — Черноморского региона. Матер. V Межд. Конф. (Керчь, 8—9 октября 2009 г.) — Керчь: Изд-во ЮгНИРО. — 2010. — С. 44—49.
35. *Фащук Д.Я.* Сероводородная зона северо-западного шельфа Черного моря; природа, причины возникновения, механизмы динамики // Водные ресурсы, 1995. — 22. — 5. — С. 568—584.
36. *Шнюков Е.Ф., Зиборов А.П.* Минеральные богатства Чёрного моря. — К., 2004. — 277 с.
37. *Шербаков Ф.А., Куприн П.Н., Потапова Л.И. и др.* Осадконакопление на континентальной окраине Чёрного моря / — М.: Наука, 1978. — 211 с.
38. *Ballard R.D., Coleman D.F., Rosenberg G.D.* Further evidence of abrupt Holocene drowning of the Black Sea shelf // *Marine Geology*. — 2000. — 170. — P.253—261.
39. *Demir M.* Shells of Mollusca Collected from the Seas of Turkey // *Turk. Journal Zoology*. — 2003. — 27. — P. 101 — 140.
40. World Register of Marine Species (WoRMS). — 2014. — Accessed at <http://www.marinespecies.org>

Статья поступила 12.09.2014

И.П. Бондарев

БИОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ФАЦІАЛЬНОГО СТРУКТУРУВАННЯ БЕНТАЛІ ШЕЛЬФУ ЧОРНОГО МОРЯ

Розглянуто поширення керівних видів сучасних фацій Чорного моря на основі еколого-фізіологічного підходу. Екологічні групи й окремі види *Bivalvia* систематизовано відповідно до філогенетичної класифікації. Приуроченість окремих видів екологічних груп біоти до певного біотопу визначається можливістю реалізації основних життєвих функцій: дихання, харчування, розмноження. Показано, що склад бентосних форм фації залежить не тільки від типу донних відкладів, а й інтенсивності нагромадження осаду. Запропоновано використовувати екологічну характеристику «седиментна резистентність» як фізіологічно обумовлену здатність біологічного виду протистояти надходженню того чи іншого типу осадової суспензії. На макрорівні екосистему бенталі шельфу Чорного моря розділено на два біоми, що складаються з видів з різним біогеографічним корінням.

Ключові слова: *біоценози, фації, фізіологія, Чорне море, екологія.*

I.P. Bondarev

BIOLOGICAL BASIS FOR STRUCTURING THE BENTHIC ZONE FACIES OF THE BLACK SEA SHELF

The distribution of the leading types of modern facies of the Black Sea on the basis of ecological and physiological approach discussed. Ecological groups and particular species of *Bivalvia* are systematized according to phylogenetic classification. The occurrence individual species of environmental groups to a particular biotope biota is determined by the possibility of realizing basic life functions: respiration, nutrition, reproduction. It is shown that the grouping of benthic forms in facies depends not only of the type of sediment, but the intensity of sedimentation. Hisp proposed for shpecies to make use an environmental characteristics «sediment resistance» as ability physiologically due to the resist flow of any type of sediment suspension. At the macro level the benthic ecosystem of the Black Sea is divided into two biomes consisting of species with different biogeographical origins.

Key words: *biocoenosis, ecology, facies, physiology, Black Sea.*