

УДК 911.52:551.46.07+574.9:594.3 (262.5)

И.П. Бондарев

Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) НАНУ, Севастополь

ДИНАМИКА РУКОВОДЯЩИХ ВИДОВ СОВРЕМЕННЫХ ФАЦИЙ ЧЕРНОГО МОРЯ

Рассмотрена динамика основных количественных показателей развития руководящих видов современных фаций Черного моря за последние 100 лет. Синхронность изменения показателей руководящих видов современных фаций с глобальными и космическими процессами позволяет объяснить причины изменений бентосных сообществ и дать прогноз трендов их развития.

Ключевые слова: биоценозы, динамика, планетарные циклы, фации, Черное море, экология.

Введение

Наиболее распространенные современные морские фации Черного моря — мидиевые и фазеолиновые илы названы по руководящим видам входящих в их состав биоценозов, что отражает их приоритетную роль в структуре фаций [2, 16]. Во второй половине 20 века, а особенно в его последней четверти, биоценозы Черного моря претерпели значительные изменения. Этот период характеризуется усилением эвтрофикации водоема и, как следствие, избыточным развитием фито- и зоопланктона, что привело к существенному снижению прозрачности воды. Это обстоятельство повлекло за собой угнетение и даже гибель фитоценозов на огромных площадях [13]. Практически перестало существовать филлофорное поле Зернова, которое было выделено как отдельная фация [16] и названо в числе трех биологических особенностей Черного моря [14]. Еще одна специфическая черта черноморской экосистемы — чрезвычайно развитое явление биофильтра [14], которое в основном обеспечивается широким распространением на шельфе двустворчатых моллюсков-фильтраторов. Наиболее широко распространенные *Bivalvia* являются руководящими видами современных морских фаций. Площади распространения этих видов также значительно сократились, изменился количественный и качественный состав биоценозов, которые составляют

© И.П. БОНДАРЕВ, 2013

основу экосистемы бентали Черного моря. Такого рода изменения, безусловно, вызывают озабоченность исследователей современным состоянием и опасения по поводу перспектив дальнейшего изменения морской экосистемы. Это диктует необходимость проведения анализа динамики базовых характеристик биоценозов и, прежде всего, показателей развития руководящих видов на фоне факторов внешнего влияния.

Эвтрофирование вод, повлекшее за собой деградацию важных для экосистемы биоценозов, интенсифицировано хозяйственной деятельностью человека. Негативное антропогенное воздействие не ограничивается избыточным привносом биогенов. Радиоактивное и химическое заражение вод, свалки грунта (дампинг), добыча в море песка — составляют неполный перечень антропогенного влияния [10, 13, 36, 45].

Анализ причин, вызвавших изменения биоценозов, и составление прогноза их вероятного развития возможны при рассмотрении динамики руководящих видов за достаточно длительный период.

Задачей предлагаемого исследования является изучение динамики определяющих состояние экосистемы бентали поясных биоценозов и их видов-доминантов. Последние обычно являются видами-эдификаторами, следовательно, определяют качественный и количественный состав биоценоза.

Методика

Для решения задачи были привлечены не только количественные данные за 100-летний период, но и информация качественного характера, которая содержится в работах начала XX века [1, 15, 16]. Эти данные сопоставлены с результатами сравнительных исследований глобальных климатических и астрофизических явлений [7, 8, 25].

Результаты и обсуждение

В Черном море только у берегов Крыма в 1980—2004 гг. было выделено около 50 биоценозов макрозообентоса [31], которые определены по руководящим видам-доминантам. Но только 3 вида формируют биоценозы, которые принято называть «поясными», поскольку они имеют циркумбассейновое распространение, приурочены к определенной зоне по глубинам, температуре и определенному типу грунтов, распределение которых также подчиняется поясной зональности. Эти три вида относятся к двум семействам двустворчатых моллюсков: Mytilidae (*Mytilus galloprovincialis* Lam., 1819 и *Modiolula phaseolina* (Philippi, 1844)) и Veneridae (*Chamelea gallina* (L., 1758)). Они выполняют важную экологическую функцию биологической очистки вод, и состояние их популяций во многом определяет состояние экосистемы Черного моря. Как виды-эдификаторы они определяют облик элементарной экосистемы, формируя не только биоценоз, но и определяя соответствующую фацию.

Динамика поясных биоценозов Mytilidae.

Биоценозы мидии (*M. galloprovincialis*). Мидия является наиболее эффективным фильтратором бентоса Черного моря. Популяции с высокой плотностью способны профильтровать в течение суток до 31410 л/м², отлагая при

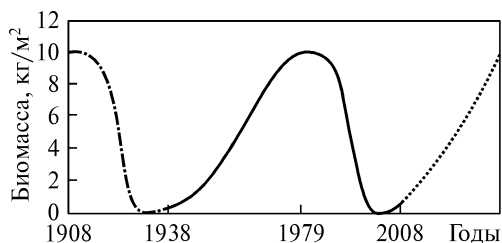


Рис. 1. Кривая изменения биомассы *M. galloprovincialis* южного побережья Крыма. Сплошная линия — по данным [20, 33, 34, 44], штрих-пунктирная линия (гипотетическая ретроспективная ветвь) — по [1, 15, 16], штриховая линия — перспективная (прогностическая) ветвь

этом на дно до 47 г переработанной взвеси [18]. Обычно выделяют две экоформы мидии: скаловую и иловую. Каждая из них формирует свой пояс в экосистеме Черного моря и соответствующую фацию. Скальные грунты не создают непрерывного контура, но распространены широко вдоль всего побережья. Строго говоря, все биоценозы, которые принято считать поясными, не создают непрерывных кольцевых зон, а местами замещаются по латерали другими комплексами. Это дает основание и фацию скального грунта считать (прерывисто) поясной.

Динамика показателей развития поселений скаловой мидии. Прибрежные скальные поверхности обычно прослеживаются до глубины около 10 м, реже до 15, в отдельных случаях до 32 м.

Доминантом зообентоса пояса скальных грунтов в начале 20-го века была мидия. Этот вывод можно сделать на основе качественной характеристики обилия *M. galloprovincialis*, который был «массовым видом и вместе с *M. lineatus* заселял скалы непосредственно от уреза воды». [15]. О высокой плотности мидийных поселений можно судить по изображениям, приведенным С.А. Зерновым в классической монографии 1913 г: фото 11, таблица 3 обрастаний свай Южной бухты [16]. Следующая цитата также характеризует развитие биоценоза скальных мидий «В портах и гаванях мидии покрывают опорные стенки, сваи и малоподвижные суда сплошным слоем. Скалы открытого моря также нередко бывают покрыты мидиями, как видно по фотографии, снятой во время осеннего падения уровня Черного моря (верхний рисунок на стр. 146)» [1]. На упомянутом фото изображена скала, покрытая сплошной сеткой крупной мидии более чем на 0,5 м над урезом воды. По вышеуказанным свидетельствам можно оценить развитие мидии в 1908—1914 гг. не ниже, чем на уровне 1970—1980-х годов, когда она имела максимальное развитие. Это иллюстрирует кривая колебания биомассы мидии в районе Карадага, для которого существуют наиболее полный многолетний набор данных (рис. 1). Поскольку колебания численности и биомассы скаловой мидии в пределах южного побережья Крыма от Севастополя до Карадага происходят синхронно, то с учетом информации С.А. Зернова можно построить ретроспективную ветвь графика предполагаемого изменения биомассы мидии от 1908 г.

По результатам съемки 1938—1940 гг. в районе Карадага [44] доля мидии в биоценозе составляла 0,2 % численности и 13 % биомассы (136,6 г/м²). Съемка 1976—1978 гг. [33] по той же сетке станций показала, что за прошедшее время мидия увеличила численность в 110 раз, а биомассу в 66,4 раза (до 15835 г/м², в среднем 9050 г/м²) и заняла доминирующее положение (17,3 % средней численности и 92,7 % биомассы бентоса). В 1990-е годы количество мидии значительно снизилось, а максимальное сокращение численности и биомассы мидии приходится

на конец 1990-х годов, когда этот вид практически исчез из прибрежной зоны на значительной части крымского побережья.

По данным 2005 г. мидия на прибрежных камнях Карадага либо отсутствовала, либо присутствовала единично и только на скале Золотые ворота отмечалась в виде отдельных небольших друз. Максимальное количество мидии отмечено на опорах пирса, где она образовывала плотную щетку, но во всех случаях мидия была представлена мелкими (до 4 см) молодыми особями [32]. По результатам исследования на Карадаге в 2009 г. биомасса мидии составила в среднем 707 г/м² [20], что позволяет говорить о постепенном восстановлении положения мидии в биоценозе скальных грунтов на современном этапе.

С учетом положительной динамики развития биоценоза мидии в последние годы логично продлить график в соответствии с тенденциями предшествующих лет. Полученная кривая (рис. 1) указывает на цикличность в развитии мидийных поселений. Полный цикл между соседними пиками кривой составляет приблизительно 70 лет, что позволяет ожидать нового пикового развития мидии в 2038 г. Амплитуда для перспективной гипотетической ветви показана на уровне предыдущих циклов, хотя реальные показатели могут быть существенно ниже за счет воздействия факторов влияния, ранее не характерных для среды обитания мидии.

Циклический характер изменения биомассы мидии показывает наличие популяционных волн в развитии вида, что возможно является результатом влияния внешнего фактора, который также развивается и воздействует циклично.

Интересно отметить, что количественные показатели *M.lineatus* по материалам проведенных съемок колебались в значительно меньших пределах, чем показатели *M.galloprovincialis*. Биомасса митилястера в разные периоды наблюдений составляла: в 1938—40 гг. — 698, в 1978—80 гг. — 549, в 2009 г. — 1043 г/м². В периоды максимального снижения показателей развития мидии митилястер выходит на доминирующие позиции не только по численности, но и по биомассе. Такая смена вида — доминанта на одних и тех же грунтах приводит к необходимости использования для долгосрочных экосистемных построений понятия — фация скальных грунтов с доминированием митилид (*M.galloprovincialis* — *M.lineatus*).

Катастрофическое падение численности и биомассы скаловой мидии конца 1990 — начала 2000 годов вызвало появление ряда гипотез, объясняющих этот феномен. Одной из причин было названо хищничество сравнительно недавнего вселенца — брюхоного моллюска *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (*Rapana thomasiana* Crosse, 1861), который считается одним из главных виновников гибели устриц в Черном море [41]. Не исключено, что «вклад» рапаны в исчезновение устриц имел место, но более важными причинами следует считать загрязнение вод различными поллютантами и заиливание грунтов в результате хозяйственной деятельности человека. Кроме того, отмечено, что гибель массовых поселений устриц в Черном море по времени совпадает с периодом резкого сокращения ее популяций в Средиземном море и в Атлантике. Причиной гибели в этих районах были эпизоотии [31]. Предположение об эпизоотии как главной причине деградации поселений мидии было высказано автором данной работы, при этом отмечено, что в кульминационный для ее развития период рапана может сыграть фатальную роль для отдельных популяций [4, 5]. Тот факт, что в середине 1930 годов мидийные поселения находились в кризисном состоянии, а рапана в Черном море еще не была обнаружена, позволяют исключить ее из списка факторов перво-

степенного влияния. В качестве основной причины предложено считать снижение степени эвтрофирования вод, которое ранее обеспечило максимальное развитие биоценоза мидии [20].

Есть предположение, что процесс деградации мидийных поселений связан с максимумом температур, превышающим физиологический оптимум комфортности для мидии (18—20 °С), который был отмечен в 2001—2002 гг. [31]. Если для скаловой мелководной формы такое предположение может быть учтено, то заморы мидии на глубинах, превышающих 15—20 м, где температура не превышала оптимальную, имели однозначно другую причину. Кроме того, есть основания утверждать, что массовая гибель мидии началась несколько раньше — в конце 1990-х гг., до времени короткопериодного повышения температуры. Наконец, самым весомым аргументом против предположения о летальном влиянии повышения температуры на мидийные поселения является тот факт, что наибольший расцвет мидии и связанного с ней биоценоза приходится на каламитский этап развития Черного моря. Это время соответствует климатическому оптимуму голоцена (атлантический этап), когда среднегодовые температуры были на 2—3° выше современных. В каламитское время биомасса мидии была выше современной, ее фация распространялась до края шельфа, который был более мелководным [2, 6]. Теплый атлантический климат способствовал распространению на шельфе *M. lineatus* [2, 27]. Возможно, что аномальное повышение летней температуры в конце 1930-х — начале 1940-х гг., а также в начале 2000-х гг. стимулировало микробиологические процессы, ингибирующие развитие мидии, например — развитие вирусов, вызвавших эпизоотию.

Постепенное восстановление популяции мидии на прежних местах обитания началось в 2003—2005 гг. Возможно, что перерыв в оседании молоди отчасти является следствием выедания планктонных личинок гребневиком, как показано ниже для венерид. Однако, характер кривой, отражающей периодичность в развитии мидии за последние 100 лет (рис. 1), показывает, что, скорее всего, популяционные волны связаны с процессами циклического характера.

Как показано на рис. 1, полный цикл развития сообщества скаловой мидии составляет примерно 70 лет. Анализ состояния экосистемы за период с 1928 по 2004 г. [7] показывает связь определенного типа атмосферной циркуляции с увеличением или уменьшением биологической продуктивности. Отмечено, что тип атмосферной циркуляции зависит от показателей теплового фона Черного моря, синхронного с изменением скорости вращения Земли [7]. Последняя имеет 70-летнюю периодичность с максимумом в середине 1930-х и минимумом — в середине 1970-х годов [32]. Изменение скорости вращения Земли отражается на интенсивности циркуляции водных масс. Показатель теплового фона Черного моря [7] также синхронен с изменением скорости вращения Земли и максимумом потепления климата в 1935 г. с постепенным похолоданием до 1975 г., отмеченным в монографии М.И. Будыко (1974) [8]. Эти фазы синхронны изменениям показателя развития мидии, отраженным на рис. 1. Совпадение по времени периода роста показателей развития мидии (рис. 1) с повышением общей урожайности экосистемы Черного моря, отмеченной с середины 1930-х по 1970-е гг. [7], свидетельствует о существовании общих закономерностей развития экосистемы, связанных с глобальными и космическими факторами. График изменения скорости вращения Земли в период с 1700 г. по 1970 г. [25] показывает, что ее максимальное

замедление приходится на начало 1900-х годов, что подтверждает правомерность показанного на рис. 1 пика развития мидии в этот период и достоверность ретроспективной части нашего графика.

Динамика поселений иловой мидии. Распространение иловой экоформы мидии обычно ограничено изобатами 20—53 м, но в некоторых районах она встречается и на меньших глубинах. Максимального развития биоценоз *M. galloprovincialis* достигает на глубине 40 м. [18]. Численность и биомасса иловой формы в Черном море также подвержена значительным изменениям как во времени, так и в пространстве.

Динамика популяций иловой мидии различных районов Черного моря в целом соответствует тенденциям, показанным для скаловой мидии.

В начале XX века указывается на «массовое нахождение» мидий в зоне ила до глубин 20—30 саженей [15]. О размерном составе и количестве иловой мидии можно составить представление и по фото из монографии А.С. Зернова (рис. 26, таблица 6), где показан обильный материал из драги [16].

В 1938—39 гг. для района Карадага средние значения биомассы *M. galloprovincialis* по данным М.Ю. Бекмана (1952) составляли 83.7 г/м². В дальнейшем биомасса увеличилась до 209.4 г/м² в 1957 г. [19]. В 1970—1980 гг. биоценоз иловой мидии имел высокие показатели развития. У побережья Крыма средняя биомасса вида составляла 728 г/м², у побережья Кавказа — 472 г/м² [18]. Наибольшая биомасса *M. galloprovincialis* характерна для СЗЧМ, но с 1983—84 до середины 1990-х гг. средняя биомасса мидии в этом районе снизилась в 3.6 раза (с 2571 г/м² до 709 г/м²). Средний возраст моллюсков уменьшился почти вдвое, а максимальный — более чем в три раза (26 и 8 лет соответственно), втрое снизилась продолжительность жизни и репродуктивный потенциал мидии [47]. В 2003 г. на станциях, расположенных на небольших глубинах украинского шельфа, смертность мидии по сравнению с 1990-ми годами заметно снизилась. При этом доля ежегодного выживания и максимальный возраст мидии увеличились, что свидетельствует об улучшении состояния популяций мидии [46].

Практически ежегодно на обширных пространствах шельфа СЗЧМ происходят сезонные заморные явления. Впервые возникновение дефицита кислорода на участках шельфа, не сопряженных с сероводородной толщей глубоководной впадины, было отмечено ещё в 1926 г. Н.М. Книповичем [40]. Со времени начала регулярных исследований шельфа СЗЧМ (середина 20-х гг.) до середины 1960-х гг. явления гипоксии периодически отмечались в локальных участках этого района как не вызывающие серьёзных экологических последствий. Со второй половины 60-х годов севернее линии м. Тарханкут — устье р. Дунай летом наблюдалось резкое ухудшение кислородного режима придонного слоя вод [40].

С 1978 г. гипоксия в северо-западной части Чёрного моря развивается ежегодно. Возникая в мае в приустьевых зонах, она распространяется к августу-сентябрю на его открытые участки (с глубинами 30—40 м), в заливы без пресного стока, охватывая 60—80 % площади района и развиваясь по вертикали до 12—15 м от поверхности дна. Весной 1990 г. дефицит кислорода отмечался только в придунайской зоне шельфа на площади менее 10 % всей акватории северо-западного шельфа, в июне гипоксия занимала уже более 30 %, в июле — 60 %, а в августе — 80 % его площади [40]. На мидийных банках дефицит кислорода возникает тем быстрее, а последствия гипоксии глубже, чем больше биомасса *M. galloprovincialis*.

cialis. После восстановления благоприятного кислородного режима может происходить восстановление биоценоза [22, 29].

Период интенсификация заморных процессов совпадает по времени с началом нового цикла усиления магнитного потока солнца, ускоряющего вращение Земли и влияющего на снижение общей биопродуктивности, как показано выше.

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. В отдельных районах СЗЧМ скорость накопления ила может достигать нескольких сантиметров в год [29]. В результате, к концу 1980-х гг. в некоторых районах Черного моря произошли радикальные изменения структуры экосистемы. Особенно сильно процессы заиления грунта проявились в наиболее закрытых частях моря. В Каркинитском заливе значительные площади, занимаемые ранее *M. galloprovincialis*, сменили более пелофильные сообщества: *A. nitida*, *E. adriatica*, *N. hombergii*, [17, 29].

Значительное сокращение площадей, занятых биоценозом мидии, стимулированное заилением, отмечено с 1986 по 1990 г. в Керченском предпроливье. На нижней границе биоценоза происходит его замещение пелофильным сообществом *Terebellides stroemi*. В результате замещения общая численность зообентоса уменьшилась в 11 раз; численность *Bivalvia* — в 70 раз, биомасса — в 450 раз. Потеря биомассы составила 99 % от исходной. Доля сестонофагов в новом сообществе сократилась до 16,67 % по численности и до 36,72 % по биомассе [37].

Замена сообщества фильтраторов-сестонофагов *M. galloprovincialis* на сообщество детритофагов значительно снижает очистительные возможности экосистемы и усиливает негативные последствия эвтрофикации.

Динамика биоценоза *Modiolula phaseolina*. Фазеolina — бореальный по происхождению вид, что определяет его возможность осуществлять свой полный жизненный цикл в Черном море только при постоянной температуре ниже 8 °C [24]. Такие условия существуют в пределах холодного промежуточного слоя (ХПС), расположенного на шельфе в диапазоне глубин от 45—50 м до 100—120 м [6, 35]. *M. phaseolina* может обитать практически на всех типах грунтов [26, 3]. Приуроченность его в Черном море к зоне развития илов обусловлена исключительно температурными условиями [6]. *M. phaseolina* является видом-эдификатором, его количественные показатели существенно выше, чем у других видов и могут превышать совокупный вклад всех остальных организмов биоценоза [18].

Преимущественно к зоне ХПС приурочены такие виды моллюсков как *T. breviata*, *Abra renieri*, *Abra alba* и ценозообразующий вид *P. simile*. Эти виды представлены и в других биоценозах так называемого «фазеолинового пояса»: *Pachycerianthus solitarius*, *Terebellides stroemi*, *Amphiura stepanovi*. Биоценозы с преобладанием холодолюбивых (бореальных) и довольно холодолюбивых (кельтских) видов, распространенных в глубоководной части шельфа, можно объединить в биом зоны ХПС.

Существует мнение, что многолетние колебания численности и биомассы не превышают сезонных флуктуаций [18]. Другие исследования говорят о деградации сообщества [12] и существенном изменении нижней границы в сторону уменьшения глубины [38]. Есть данные по перемещению зоны максимального

развития *M. phaseolina* в сторону меньших глубин [31, 39] при сохранении основных показателей для биоценоза в целом [31].

Незначительные сезонные и долгопериодные колебания температуры и других показателей ХПС являются причиной отсутствия явных циклических изменений показателей развития фазеолины и биоценоза в целом, которые характерны для биоценозов мидии.

Динамика биоценозов Veneridae

Представители семейства Veneridae формируют биоценозы на глубинах от 1 до 55 м, основная зона захватывает диапазон от 7 до 30 м. Наиболее широко распространены два вида-доминанта: *Chamelea gallina* (L., 1758) (= *Venus gallina*) и *Gouldia minima* (Montagu, 1803), гораздо менее — *Pitar rudis* (Poli, 1795).

Венериды обитают преимущественно на песчаных грунтах, но способны выдерживать присутствие как алеврито-пелитовых фракций, так и крупнозернистого материала. Обычно в биоценозах венерид доминирует один вид, но описаны сообщества и с двумя, а также с тремя и даже четырьмя видами-доминантами (*Ch. gallina* — *G. minima* — *P. rudis* — *Lucinella divaricata* L., 1758) [19].

В центральной части зоны развития венерид широко представлены псаммофильные формы: *Caecum trachea* (Montagu, 1803) (= *Caecum elegans*), *Donacilla cornea* (Poli, 1791), *L. divaricata*, *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778). На более заиленных участках присутствуют пелофильные и эвриэдафические формы (*Abra alba* (W. Wood, 1802) и др.). По мере увеличения глубины в составе грунта увеличивается доля алевритовой фракции и большее значение приобретает пелофил — *Pitar rudis* и другие виды, характерные для илов, например *Abra nitida* (O.F. Müller, 1776), *Acanthocardia paucicostata* (G.B. Sowerby II, 1834), *P. papillosum simile* (Milaschewich, 1916). *Pitar rudis* может преобладать в биоценозе, создавая максимальные концентрации на глубинах 25—28 м, где доля алевритовой фракции достигает 40 % [18]. Существенную роль в биоценозе питара может играть *G. minima*, который по численности иногда превосходит вид-доминант. Питар локально доминирует на алевритовых грунтах (с содержанием алевритовой фракции до 70 %) до глубины 55 м [18, 28].

Приведенные графики (рис. 2 а, б) основаны на данных, полученных во время съемок разных лет в районе Карадага [19, 23]. Сведения о частоте встречаемости венерид в биоценозе песка Черного моря в 1908 г. [16] приняты для построения приведенных региональных графиков. Можно допустить, что эти графики в целом отражают популяционную динамику *G. minima* и *Ch. gallina* за последние 100 лет. Изменения основных количественных характеристик свидетельствуют о волнообразных популяционных изменениях у обоих видов-доминантов зоны песка. Причем их развитие происходит преимущественно в противофазе, что отражает изменения в экосистеме, которые создают преимущественные возможности для одного или другого вида. Кроме того, это свидетельствует о конкурентных взаимоотношениях между видами. Как следует из графиков, показатель встречаемости видов изменялся довольно сильно. По сборам С.А Зернова 1908 г., диагностированным К.О. Милашевичем, наиболее характерным видом для песчаных грунтов Черного моря следует считать *G. minima* (встречаемость 100 %). Затем по частоте встречаемости шли *Pitar rudis* (= *Meterix rudis*), *Spisula subtruncata*

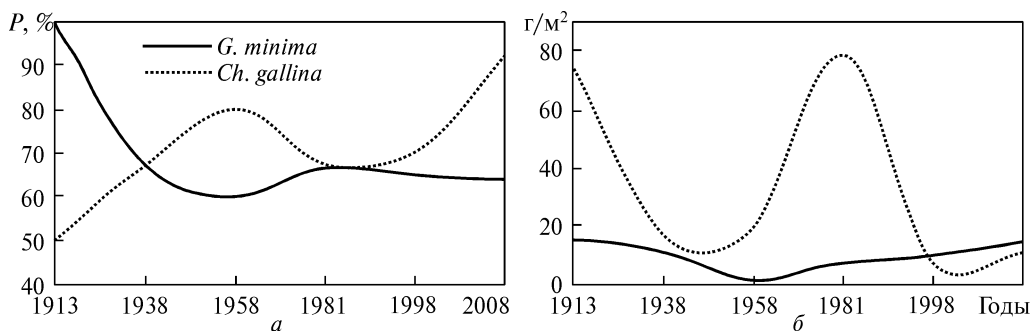


Рис. 2. Изменения количественных показателей развития доминирующих видов биоценоза песка в 1913 — 2008 гг.: а — частоты встречаемости (P , %), б — биомассы (B , г/м²). 1913 гг.: P — по [16], B — по аналогии с рис.1; 1938 — 1981 гг. — по [19]; 1938 — данные М.Ю. Бекмана (1952), 1957 — данные Г.В. Лосовской (1960); 2008 г. — по [23]

(= *Maetra subtruncata*), *Gibbomodiola adriatica* (Lam., 1819) (= *Modiola adriatica*), *Ch. gallina*. Последний вид имел частоту встречаемости менее 50 % [16]. И в 1970 г. и в современный период существуют биотопы с доминированием *G. minima* [18] либо с двумя, тремя и даже четырьмя видами-доминантами [19]. Но в биоценозе песка, в целом, во второй половине 20 века по интегральному показателю плотности ведущие позиции занимал *Ch. gallina* [30], что позволило говорить об одноименном пояском сообществе.

Колебания биомассы *Ch. gallina* очень значительны, в то время как показатель биомассы *G. minima* изменчив в гораздо меньшей степени (рис 2, б). Обращает на себя внимание значительное (аномальное) увеличение показателя биомассы *Ch. gallina* в 1970—1980 гг. (рис. 2, б). Этот период соответствует времени гиперэвтрофикации Черного моря и, очевидно, всплеск развития *Ch. gallina* связан с увеличением поступления количества органики. Соответственно, вслед за угасанием процесса эвтрофикации ее биомасса снизилась до «фоновых» величин [23, 30]. Обеспеченная данными часть графика изменения биомассы *Ch. gallina* (рис. 2, б (1938—2008 гг.) соответствует такому мнению. К сожалению, в работах начала XX века С.А. Зернова приводятся только количественные данные о встречаемости видов [16], но отсутствует даже косвенная (качественная) информация по биомассе, на основании которой можно было бы достроить гипотетическую ретроспективную часть соответствующего графика. Кроме того, обращает на себя внимание, что между показателями биомассы и встречаемости *G. minima* наблюдается прямая зависимость, у *Ch. gallina* положительная корреляция между этими показателями отсутствует. Максимальным показателям биомассы *Ch. gallina* соответствуют средние или сравнительно низкие показатели встречаемости. В динамике показателей встречаемости прослеживается цикличность, приблизительно соответствующая 70-летнему циклу развития мидии, причины которого рассмотрены выше. Можно предположить, что изменения биомассы *Ch. gallina* контролируются теми же процессами и построить ретроспективную гипотетическую ветвь графика в соответствии со сценарием развития *M. galloprovincialis* (рис. 1), как показано на рис. 2, б. Аналогичным образом можно достроить и перспективную часть графика.

По характеру изменения показателей биомассы пара видов — доминантов пояса песчаных грунтов *Ch. gallina* — *G. minima* в определенном смысле соответ-

ствуется паре *M. galloprovincialis* — *M. lineatus*, доминирующих на скальных грунтах. Последние элементы этих диад характеризуются меньшими индивидуальными размерами и испытывают значительно меньшие колебания показателей изменения биомассы. Вероятно, эти особенности взаимосвязаны. Виды, представители которых имеют более крупные размеры, гораздо в большей степени зависят от продуктивности экосистемы.

В условиях заиления биоценозы с доминированием венерид сменяются биоценозом с доминированием собирающего депозитофага — полихеты *Melinna palmata* Grube, 1870 [29]. 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* [21].

На рис. 2 отражены основные тенденции в развитии *Ch. gallina* и *G. minima*, но не показаны драматические изменения количественных показателей венерид, которые произошли в 1990-е годы. В этот период отмечено многолетнее отсутствие, вплоть до осени 1999 г., пополнения молодью популяций двустворчатых моллюсков [48]. Такое явление абсолютно не характерно для сообществ биотопа прибрежных песков [18]. Это привело к катастрофическому падению, а в некоторых районах к полному исчезновению на несколько лет *Ch. gallina* и *G. minima* [48]. Возможно, это явилось следствием выедания пелагических личинок этих моллюсков планктонным вселенцем — гребневиком *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 — безвыборочным хищником, в рацион которого входит зоопланктон, икра и личинки рыб, пелагические личинки бентоса. В сентябре-октябре 1999 г. у северокавказского побережья Черного моря наблюдалось массовое развитие очередного вселенца в пелагическую экосистему хищного гребневика *Beroe ovata* Bruguière, 1789, практически полностью уничтожившего популяцию *Mnemiopsis leidyi* [9]. Вероятно, резкое падение численности мнемииопсиса создало возможность массового оседания молоди двустворчатых моллюсков, отмеченное в осенний период 1999 г. [48].

Одной из причин значительного снижения биомассы *Ch. gallina* в 2000-е годы может быть прессинг рапаны, которая вынуждена была переключиться на поедание венерид после резкого уменьшения количества, а местами исчезновения мидий.

Крупный хищник *Rapana venosa* способен оказать разрушительное воздействие на биоценозы моллюсков-фильтраторов [4, 5, 41, 42]. Существует несколько существенно различающихся точек зрения на роль рапаны в экосистеме: от крайне негативной до санационно — полезной. Соответственно, различаются мнения относительно перспективы развития вида и необходимости природоохранных мер или мер борьбы с нежелательным вселенцем. Проблема может быть решена, если рассматривать совокупность рапаны, обитающей в Черном море, как метапопуляцию [4, 5]. Исследования автора показали, что рапана в Черном море формирует множество популяций, которые значительно отличаются по размерно-весовым показателям, половой и возрастной структуре. Эти популяции, в силу своих специфических черт, по-разному реагируют на изменение внешних условий и оказывают различное влияние на локальную экосистему [4, 5]. Рассмотрение совокупности локальных популяций как метапопуляцию позволяет рассуждать не только о реакции вида в целом и его влиянии на экосистему, а подходить индивидуально к развитию каждой конкретной ситуации в рамках единого целого.

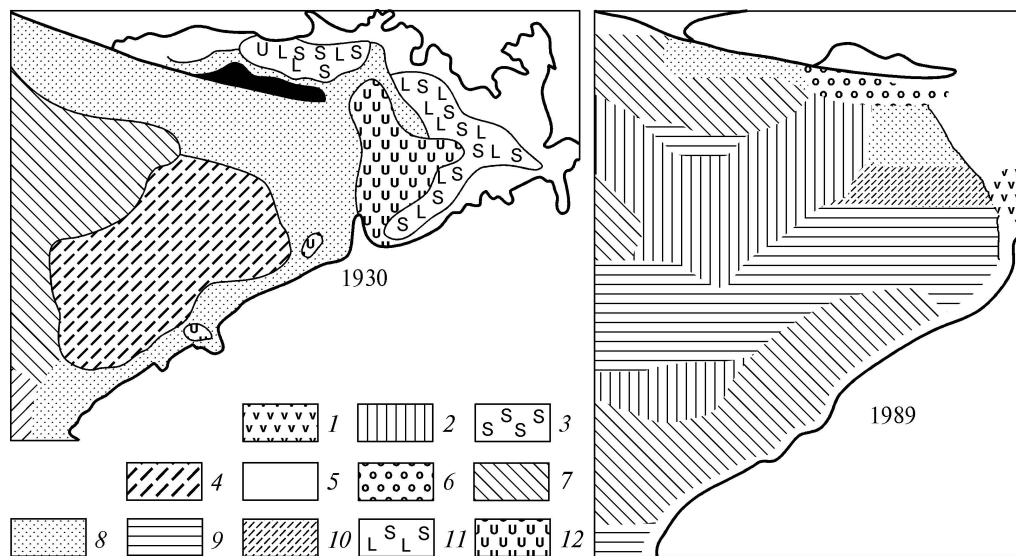


Рис. 3. Распределение бентосных сообществ Каркинитского залива в различные периоды XX века: 1930 г. — Арнольди, 1949; 1989 г. — Золотарев и др., 1990, по [29]. 1–12 — сообщества: 1 — *Gastrana fragilis*, 2 — *Nephtys hombergii*, 3 — *G.adriatica*, 4 — *Abra nitida*, 5 — *Hydrobia acuta*, 6 — *Mya arenaria*, 7 — *M.galloprovincialis*, 8 — *Ch.gallina*, 9 — *Melinna palmata*, 10 — *A.nitida*–*N. hombergii*, 11 — *Loripes lucinalis* – *G.adriatica*, 12 — *Ostrea*

Термин метапопуляция был предложен Р. Левинсом в 1970 г. [50] для описания модели динамики популяций насекомых-вредителей на сельскохозяйственных полях, но идея была воспринята и широко применяется для практически любых видов в естественных или искусственно фрагментированных местообитаниях, в том числе и в морской среде [49]. Метапопуляция состоит из группы пространственно разделенных популяций того же вида, которые взаимодействуют на определенном уровне. По словам самого Левинса, она представляет собой «популяцию популяций» («a population of populations») [50].

Как правило, считается, что метапопуляции состоят из нескольких отдельных популяций, притом что между ними расположены участки потенциально подходящей среды обитания, которые в настоящее время не заселены. В классической теории метапопуляции цикл развития каждой популяции относительно независим от других, и в конечном итоге отдельная популяция может вымереть вследствие демографической стохастичности (колебаний численности из-за случайных демографических событий, в том числе вызванных внешними воздействиями). Чем меньше популяция, тем больше вероятность ее вымирания.

Хотя существование отдельных популяций ограничено по времени, метапопуляции в целом обычно гораздо более стабильны потому, что иммигранты из одной популяции (которая может, например, переживать популяционный «взрыв»), способны реколонизировать среду обитания, свободную вследствие вымирания другой популяции. Они также могут эмигрировать в небольшую популяцию и помочь избежать вымирания (так называемый «спасательный эффект»). Одна популяция не способна гарантировать долгосрочное выживание вида, совместное действие многих популяций может предоставить такую возможность.

Развитие экосистемы бентали в последние 200 лет происходит на фоне развивающегося заиления дна.

Даже незначительное изменение в соотношении фракций грунта может привести к смене руководящего вида биоценоза и, соответственно, к смене биоценоза. Так с увеличением содержания алеврита в песчаном грунте увеличивается доля *Pitar rudis* в биоценозе *Ch.gallina*, с последующим замещением вида-доминанта и сменой биоценоза. Промежуточным вариантом может быть биоценоз *G.minima*, однако, как показано выше, смена биоценозов *Ch.gallina* ↔ *G.minima* не обязательно связана с изменением состава грунта. С заилением во многом связывается исчезновение устричников и деградация мидийных поселений на значительных пространствах.

Особенно сильно процессы заиления грунта на современном этапе развития Черного моря проявились в наиболее закрытых частях моря, как Каркинитский залив. О темпах и масштабах изменения структуры экосистемы Каркинитского залива можно судить по распределению бентосных сообществ в различные периоды 20-го века (рис. 3).

Всего за 60 лет структурный план биоценозов залива коренным образом изменился. Некоторые сообщества перестали существовать, прежде всего — устричные банки, появились биоценозы вселенцев (мия), сообщества песчаных грунтов заменили иловые биоценозы. Последняя тенденция отражает общий тренд развития экосистемы бентали Черного моря в XX веке. Соответственно изменилась и фациальная структура морского дна.

Одной из возможных причин развития процессов заиления может служить относительная тектоническая стабилизация на современном этапе развития Черного моря. Развитие черноморской экосистемы в позднечетвертичное время проходило на фоне прогибания котловины бассейна [6]. Процесс прогибания дна обеспечивает постоянное понижение базиса эрозии для поступающих масс осадочного материала и способствует их выносу за пределы шельфа. Замедление процесса прогибания должно затруднять транзит осадков по направлению к глубоководной впадине и приводить к избыточному осаждению тонкозернистого материала на шельфе. Это процесс мы и наблюдаем в настоящее время.

Заключение

Окружающая среда организмов — динамическая система, которая развивается по определенным внутренним закономерностям, при этом подчиняясь региональным, глобальным и планетарно-астрономическим процессам. Эти процессы могут проявляться с определенной цикличностью. Для прибрежных биоценозов Черного моря установлено соответствие между 70-летними циклами солнечной активности, которая в виде солнечного «ветра» воздействуя на магнитное поле Земли, периодически ускоряет* ее вращение [25]. С этим процессом связано изменение температурного фона Земли и динамических процессов в гидросфере [8, 32], которые влияют на общую продуктивность экосистемы Черного моря [7] и отражаются на динамике показателей развития бентоса.

* Редакция считает, что для столь категоричного утверждения нет достаточных оснований.

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. Менее всего показанные планетарные циклы отражаются на биоценозе фазеолины, поскольку его распространение приурочено к зоне ХПС, где колебания параметров водной толщи, и прежде всего — температуры, минимальны для всей шельфовой зоны.

Виды-доминанты поясных биоценозов обладают мощным реабилитационным потенциалом, который может быть реализован при определенных условиях. Однако, при неблагоприятном сценарии развития экосистемы, видом может быть пройден допустимый предел возможности восстановления («точка невозврата» [43]) с последующей утратой доминирующих позиций или даже полного исчезновения из экосистемы Черного моря. Примером такого сценария является судьба ранее широко распространенного биоценоза устрицы и его вида-эдификатора *Ostrea edulis*, который встречается в настоящее время в Черном море лишь единично, а фацция устричника существует только в ископаемом состоянии.

Теория метапопуляций весьма перспективна для экосистемных исследований и особенно для изучения популяционной динамики практически всех видов Черного моря, поскольку ни один из них не создает неразрывный ареал. Это относится в равной мере и к тем видам, которые формируют «поясные» биоценозы. Их локальные популяции могут испытывать колебания численности руководящего вида от явного доминирования в биоценозе до полного исчезновения. При определенных условиях деградировавшая и даже исчезнувшая популяция способна восстановиться в прежнем ареале.

Установленная цикличность в развитии прибрежных биоценозов, увязанная с явлениями планетарного и космического масштаба, позволяет составить оптимистичный прогноз их развития. Теоретически можно даже предположить вероятность (частичного) восстановления утраченных биоценозов, однако невозможность полного устранения антропогенного прессинга сводит ее к минимуму.

Процессы различного рода загрязнения водной толщи и грунта, а также выраженный тренд расширения площадей заиливания дна сокращают площади развития фильтраторов и снижают как репродуктивные возможности отдельных видов, так и устойчивость биоценозов. Следствием является снижение способности экосистемы к автономной биологической очистке.

Температурный максимум начала 2000-х годов соответствует минимальным показателям развития видов-доминантов поясных биоценозов и продуктивности экосистемы Черного моря в целом. Одновременно этот период можно считать началом нового цикла повышения биопродуктивности. На фоне ослабления магнитного потока солнечного ветра и замедления скорости вращения Земли будет происходить постепенное снижение среднегодовой температуры и изменение динамической структуры водных масс, создающее благоприятный фон для повышения урожайности Черного моря. Все другие факторы (выедание планктофагами и бентофагами, антропогенная эвтрофикация, заиление и др.) являются наложенными и осложняющими динамику процесса развития. Не исключено, что эпизоотии возникают в процессе волнового развития популяций

мидии в результате параллельно развивающихся процессов размножения патогенных микроорганизмов.

Процесс заиления шельфовой зоны бентали является совокупным результатом антропогенного воздействия и, возможно, временного замедления тектонического прогибания котловины Черного моря.

Тот факт, что в пределах одного и того же биотопа руководящие виды могут сменять друг друга с периодичностью в несколько десятков лет, диктует необходимость использования понятия «фация» для долгосрочных экосистемных исследований и обобщений. Фация как минимальная единица геосистемы традиционно используется в геологии, и как базовая единица ландшафтного деления принята в географии [11, 27]. Применение понятия фация в биологии, заложенное С.А. Зерновым [15], обеспечивает максимальную сопоставимость геосистемных исследований в рамках цикла наук о Земле.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрусев Н.И., Зернов С.А. Черное море. / Крым. Путеводитель. Часть I. Очерки Крыма. — Симферополь, Типография Тавр. губ. земства. — 1914. — С. 104—155.
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. и др. Справочник по экологии морских двустворок. Образ жизни двустворчатых моллюсков, принадлежащих к родам, представленным в морских и солоноватоводных отложениях юга СССР / Отв. ред.: Л.Ш. Давиташвили, Р.Л. Мерклин; Академия Наук Грузинской ССР, Институт палеобиологии. — М.: Наука, 1966. — 350 с.
4. Бондарев И.П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // *Ruthenica*, 2010. — 20 (2). — С. 69—90.
5. Бондарев И.П. Современное состояние популяций рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) в крымской части ареала // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / ред.: В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская и др.: НАН Украины. Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. — Севастополь, 2011. — гл. 5. Современное состояние зооресурсов бентали Азово-Черноморского бассейна. — С. 177—189.
6. 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.
7. Брянецев В.А. Климатические изменения экосистем Азово-Черноморского бассейна. / Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона. Материалы V Международной конференции 8—9 октября 2009 г. — Керчь, 2010. — С. 3—7.
8. Будыко М.И. Изменение климата. — Л.: Гидрометеиздат, 1974. — 280 с.
9. Виноградов М.Е., Востоков С.В., Арашкевич Е.Г. и др. Особенности биологии гребневиков-вселенцев и их роль в экосистеме Черного моря // Виды-вселенцы в европейских морях России. Мурманск, 2000. — КНЦ РАН, ММБИ, с. 91—113.
10. Геоэкология Черноморского шельфа Украины / В.А. Емельянов, А.Ю. Митропольский, Е.И. Наседкин и др. — К.: Академперіодика, 2004. — 295 с.
11. Голиков А.Н., Скарлато О.А. Некоторые принципы ландшафтно-географического районирования шельфа на экологической основе. // Биология моря. — № 5 — С. 3—16.
12. Заика В.Е. Распределение акробентоса в зоне фазеолиновых илов Черного моря // Морск. Экол. журнал. — 2010. — 9, № 3. С. 35—41.
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, 1963. — 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. — Т.32, №1. — СПб. — 299 с.

17. Золотарев П.Н., Повчун А.С. Макрозообентос глубоководной зоны Каркинитского залива Черного моря // Экология моря. — 1986. — 22. — С. 48—57.
18. Киселёва М.И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. — Киев: Нук.думка, 1981. — 165 с.
19. Киселева М.И. Сравнительная характеристика бентоса рыхлых грунтов района Карадага. // Многолетние изменения зообентоса Черного моря./ Отв. Ред. Заика В.Е.; Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины. — 1992. — Киев, Наукова Думка, — С. 70—83.
20. Ковалева М.А., Болтачева Н.А., Костенко Н.С. Многолетняя динамика состояния поселения Mutilidae на скалах Карадага (Черное море) // Мор. экол. журнал. 2012. — XI, № 2: 39—44.
21. Литвиненко Н.М., Евченко О.В. Уровень развития донных биоценозов в районе перегрузочного рейда Керченского пролива. / Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона. Материалы V Международной конференции 8—9 октября 2009 г. — Керчь, 2010. — с. 37—40.
22. 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. — К.: Наук. думка, — Вып. 28 — С. 33—35.
23. Мазлумян С.А. Болтачева Н.А. Ревков Н.К. Изменение разнообразия бентоса в биотопе песка в акватории Карадагского природного заповедника (юго-восточное побережье Крыма) / Карадаг— 2009: сб. научн. тр., посвящ. 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природн. заповедника НАНУ. — Севастополь, 2009. — С. 382—393.
24. Митилиды Чёрного моря / Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К.; Отв. Ред. В.Е. Заика: АН УССР. ИнБЮМ.— К.: Наук. думка, 1990. — 208 с.
25. Назаркин Л.А. О влиянии ротационного режима Земли на природные процессы. // Известия Саратовского Университета. 2006, Т. 6. — Сер. Науки о Земле, вып. 1. — с. 72—79.
26. Невеская 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. Ленинград: Наука, 1989
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. 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: Наук. думка, 1992. — С. 105—137.
30. Ревков Н.К. Некоторые замечания по составу и многолетней динамике фауны моллюсков рыхлых грунтов юго-восточного Крыма (Черное море) // Карадаг — 2009: сб. научн. тр., посвящ. 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природн. Заповедника НАНУ. — Севастополь, 2009. — С. 251—261.
31. Ревков Н.К. Количественное развитие макробентоса и его многолетняя динамика // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей / ред.: В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская и др.: НАН Украины. Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. — 2011. — Севастополь, — гл. 5. Современное состояние зооресурсов бентали Азово-Черноморского бассейна. — С. 144—151.
32. Сидоренков Н.С. Неправильности вращения Земли как возможные показатели глобального водообмена // Метеорология и гидрология. — 1980. — №1. — С. 52—59.
33. Синегуб И.А. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Чёрном море у Карадага // Карадаг. Гидробиологические исследования. Сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины. — 2004.— Симферополь: «Сонат», — Кн. 2. — С. 121—132.
34. Смирнова Ю.Д., Глибина Н.А., Кондратьева Е.Н, Заклецкий А.Н., Марченко В.С., Гушчина Е.Г. 3.5. Гидрохимические характеристики и состояние популяций мидий и рапан узкой прибрежной зоны акватории Карадагского заповедника в 2005 году./ Летопись природы. — Т. XXII. — Симферополь: «Сонат». — 2007. — С. 174—181.
35. Сорокин Ю.И. Черное море (природа, ресурсы). — М., Наука. — 1982. — 217 с.
36. Терентьев А.С. Изменение донного сообщества в районе дампинга грунта в Керченском предпроливье Чёрного моря // Экологические проблемы Чёрного моря: Сборн. научн. статей. — Одесса: ОЦНТИ. — 1999. — С. 284—285.

37. Терентьев А.С. Сукцессия биоценоза *Mytilus galloprovincialis* в биоценоз *Terebellides stroemi* в результате заиления Керченского предпроливья Черного моря. / Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона. Материалы V Международной конференции 8—9 октября 2009 г. — Керчь, 2010. — С. 44—49.
38. Терещенко Н.Н., Поликарпов Г.Г., Тимощук В.И., Коваленко Т.П. Молисомологический мониторинг «фазеолиновый дозор» // Молисомология Черного моря/ Поликарпов Г.Г. —отв. ред; НАН Украины. Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. — Севастополь, 1992. — С. 143—154.
39. Терещенко Н.Н., Поликарпов Г.Г., Маринов Т.М., Стойков С.М. Состояние поселений фазеолины на болгарском шельфе (район севернее мыса Калиакра) и у западных берегов Крыма (район Каламитского залива) // Экология моря. — 1993. — 44. — С. 51—56.
40. Фащук Д.Я. Сероводородная зона северо-западного шельфа Черного моря; природа, причины возникновения, механизмы динамики // Водные ресурсы. — Т. 22, 5. — С. 568—584.
41. Чухчин В.Д. *Rapana* (*Rapana bezoar* L.) на Гудаутской устричной банке // Тр. Севастоп. Биол. Станции — 1961. — 14. — С. 178—187.
42. Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. — К.: Наук. думка, 1984. — 176 с.
43. Шадрин Н.В. Динамика экосистем и эволюция: множественность устойчивых состояний и точки опрокидывания / невозврата. Необходимость нового понимания. // Мор. экол. журнал. — 2012. — 11, №2. — С. 85 — 95.
44. Шаронов И.В. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Карадага // Труды Карадагской биологической станции. — 1952. — Вып.12. — С.68—79.
45. Шурова Н.М. Межгодовая изменчивость возрастной структуры популяции *Mytilus galloprovincialis* в северо-западной части Черного моря. // Экология моря. — 2003. — Вып. 63. — С. 73—77.
46. Шурова Н.М. Современное состояние поселений мидий западного и северо-западного шельфа Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. — Севастополь, 2005. — Вып. 12. — С. 565—573.
47. Шурова Н.М., Стадниченко С.В. Изменение популяционных характеристик черноморской мидии и стратегия формирования её популяций в современных условиях среды // Вісн. Житомир. держ. ун-ту ім. І. Франка. — 2002. — №10. — С. 137—139.
48. Chikina M.V., Kucheruk N.V. Long-term changes in the structure of coastal benthic communities in the Northeastern part of the Black sea: influence of alien species. // Oceanology. — 2005.Vol. 45. Suppl. 1. — P. 176—182.
49. Kritzer J.P., Sale, P.F. (eds.) Marine metapopulations. — San Diego: Academic Press. — 2006. — 544 pp.
50. Levins, R. «Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control», Bulletin of the Entomological Society of America, 1969. — 15: 237.

Статья поступила 14.06.2013

І.П. Бондарев

ДИНАМІКА КЕРІВНИХ ВИДІВ СУЧАСНИХ ФАЦІЙ ЧОРНОГО МОРЯ

Розглянуто динаміку основних кількісних показників розвитку керівних видів бенталі Чорного моря за останні 100 років. Синхронність зміни показників керівних видів сучасних фацій з глобальними і космічними процесами дозволяє пояснити причини динаміки бентосних спільнот і дати прогноз трендів їх розвитку.

Ключові слова: біоценози, динаміка, фації, Чорне море, екологія, планетарні цикли

I.P. Bondarev

THE DYNAMICS OF LEADING SPECIES OF MODERN FACIES IN THE BLACK SEA

The dynamics of main quantitative indicators of the benthic leading species in the Black Sea during the last 100 years has been reviewed. Synchronicity changes of leading species' indicators with global and cosmic processes can explain the causes of the dynamics of benthic communities and recent facies and to forecast the trends of their development.

Keywords: biocoenosis, dynamics, ecology, facies, Black Sea, planetary cycles.