



УДК 574.9(262.5)

В. Е. Заика, д. б. н.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь

ПРОБЛЕМЫ БИОТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ ЧЁРНОГО МОРЯ И КОНЦЕПЦИЯ ГЕТЕРОГЕННОСТИ БИОТОПОВ

Биотическое районирование бентали и пелагиали Чёрного моря часто приводит к различающимся схемам деления водоёма. Современные подходы экологов оставляют не разработанной проблему разделения внутри экорегионов. На Чёрном море раньше сравнивали видовой состав разных частей моря, заливов (как целостных объектов), но теперь данные позволяют сравнивать распределение «внутри» залива или бухты, и появляется необходимость перехода от анализа географических мега- и макроморф к мезо- и микроморфам. При проведении иерархического районирования в интерпретации результатов может помочь концепция гетерогенности биотопов.

Ключевые слова: Чёрное море, биотическое районирование, гетерогенность биотопов.

Биологи неоднократно проводили районирование Чёрного моря по составу биоты. Цели иногда обозначались биогеографические [16], при этом обычно обсуждался вопрос, откуда попали в Чёрное море отдельные элементы его фауны, происходят ли они генетически из Средиземного моря, либо принадлежат к фауне Лузитанской провинции, Каспийскому комплексу, или к пресноводному комплексу [10]. Но часто речь шла только о реакции биоты на отдельные экологические факторы – солёность, температуру, тип грунта, глубину, особенно при описании распределения сообществ вдоль побережий в разных районах моря и на различных глубинах [7].

В. А. Водяницкий [2] подошел к районированию, названному им «естественноисторическим», более широко. Он использовал физико-географические данные по Чёрному морю, кроме макрозообентоса, учёл распределение водорослей и рыб, а также своеобразие отдельных акваторий. В итоге получилось большее число районов. Согласно применяемой биогеографами терминологии [9], в данной схеме соединены как биотический, так и зонально-географический принципы районирования.

Гидрофизические и гидрохимические различия акваторий учтены при районировании северо-западного шельфа [3, 12]. Распределение донных

растений и животных картировалось обычно в пределах государственных границ, где выделяли разное число районов (секторов) [8, 18]. При исследовании сезонной динамики планктонных растительных пигментов по данным спутниковых измерений и расчётам первичной продукции всю пелагиаль Чёрного моря делят на районы. Обычно два из них соответствуют основным круговоротам, а остальные вытянуты вдоль шельфа или оконтуривают некоторые его мелководные части [15, 29].

Сравнение фаун в разных морях Средиземноморского бассейна часто относят к области биогеографии [17], но иногда сравниваются только экологические факторы [30]. При этом Чёрное море учитывают в целом, либо достаточно произвольно выделяют его отдельные части. Анализ встречаемости рыб разных видов выполнен с привлечением технологий и процедур GIS (Geographical Information System) [25]. В работе по биоразнообразию бентосных полихет нескольких акваторий бассейна, граничащих с Чёрным морем [39], в нём выделено восемь районов (включая сектора Болгарии и Румынии, а также Севастополь и Карадаг), которые названы биогеографическими, но выбор районов эклектичен. В подобных работах упоминание биогеографии иногда выглядит чуждым содержанию.

Современные потребности экологов.

Быстрое развитие ресурсных и природоохранных направлений, вопросов защиты редкой фауны с привлечением широкого круга специалистов, прежде всего экологов, привело к ломке классических построений биогеографии. Поэтому усилия отдельных исследователей [9] сохранить цельность биогеографического подхода кажутся тщетными. Вдобавок скептики ссылаются на то, что число терминов и определений равно числу биогеографов [23, 41].

К возникшей необходимости глобальной классификации морской среды подошли прагматически. Была создана схема LME (Large Marine Ecosystem) [37]. Предложена также новая биогеографическая классификация, сокращённо называемая MEOW (Marine Ecosystems of the World) для всех прибрежных и шельфовых областей мира [38]. В этой системе 12 царств, 62 провинции и 232 экорегиона. Имеются обзоры предложенных подходов и типов биорегиональных и экорегиональных классификаций [19, 33, 41], к которым и отсылаем желающих.

Перечисленные выше разработки, к сожалению, мало помогают в решении проблем экологии Чёрного моря, так как в глобальных классификациях наименее разработанными остаются концепции провинции и экорегиона. Нужны дополнительные критерии, пригодные для меньших пространственных масштабов.

Дело в том, что по мере развития на Чёрном море исследований по составу и пространственному распределению биоты, обследования акваторий повторялись, и выполненные станции (рассматриваемые суммарно) располагались всё более часто. Если сначала можно было сравнивать видовой состав разных частей моря, заливов и бухт, рассматривая их условно как целостные объекты, то позже выполненные сетка станций или разрезы позволяли сравнивать распределение даже «внутри» залива или бухты. Другими словами, у эколога появляется необходимость перейти от исследования географических мега- и макроморф к мезо- и микроморфам.

Трудность заключается в том, что биолог не является специалистом по ландшафтным «морфам» абиотической среды и более уверенно оперирует с пространственными «морфами» биоты, т.е. с популяциями и сообществами. Границы соответствующих «выделов» биолог определяет по составу видов, с учётом явных физико-химических признаков. Но возьмём простой пример: с увеличением глубины постепенно меняется значение многих факторов и зачастую остаётся неясным, какой именно фактор определяет границы конкретного биотопа. На помощь приходит сравнительный метод или экспериментальная проверка. Заметим, что поскольку опыты с отдельно взятыми видами дают результаты, которые легче интерпретировать, то обычно проверяется фактор, определяющий границу местообитания данного вида, а не биотопа сообщества.

Итак, при анализе деталей распределения видов любой группы в пределах моря возникает необходимость делить крупные районы на более мелкие составные части, иначе говоря, проводить иерархическое районирование. С учётом трудности выделения ключевого из числа тесно переплетённых факторов, можно рассмотреть проблему в иной плоскости. По нашему мнению, дополнительные возможности даёт концепция гетерогенности биотопов.

Концепция гетерогенности биотопов.

Во многих работах отмечается, что увеличение неоднородности среды обитания имеет положительную корреляцию с разнообразием животных. Термин «гетерогенность местообитаний» используют для обозначения разнотипной неоднородности, включая топографию, тип местообитания и климат [28, 32, 40].

Эмпирические данные показывают, что число местообитаний в регионе почти всегда положительно коррелирует с числом обитающих видов. При этом разнообразие местообитаний влияет на богатство видов независимо от размера пространства; при прочих равных, чем больше местообитаний на данной территории, тем больше видов на ней можно найти [28]. В обширном обзоре [40] «гипотеза гетерогенно-

сти местообитаний» отнесена к числу ключевых вопросов экологии. Поясняется, что в зависимости от рассматриваемой группы животных и используемого пространственного масштаба, местообитанием считают то крошечный участок абиотической среды, то отдельное растение, то участок ландшафта того или иного размера.

Существуют различия в русской терминологии, касающейся местообитаний. Одни считают [1], что популяция обитает в стадии, а сообщество – в биотопе, другие [13], соглашаясь с тем, что сообщество обитает в биотопе, занимаемое популяцией пространство называют местообитанием. В англоязычной литературе тоже существуют различия в использовании обсуждаемых терминов, причём многие авторы применяют термин биотоп для сообщества, а для популяции термин местообитание. Этой позиции будем придерживаться и мы.

Поскольку биота, особенно растительность, является неотъемлемой частью ландшафта, местообитание любого вида одновременно является биотопом целого сообщества, и, если угодно, частью экосистемы. Естественнее использовать более общие понятия, поэтому будем далее писать о гетерогенности биотопов.

В обзоре [40] приводится обширный список ссылок, отражающий историю вопроса, потому ограничимся только более поздними работами. Связь структуры биотопа с видовым богатством объясняют тем, что усложнение биотопа может создать больше экониш и различных путей эксплуатации ресурсов среды, что и увеличивает видовое богатство [32]. Определённое нарушение неоднородности может оказать противоположное влияние на виды разных групп, а эффект гетерогенности среды даже для одного вида животных может различаться в зависимости от пространственного масштаба нарушений [40]. Показано, что для числа видов иногда гетерогенность биотопов важнее, чем климат [32]. Вопреки теории островной биогеографии, маленькие острова не обязательно бедны видами [27]; важна про-

странственная гетерогенность среды острова, определяющая разнообразие биотопов [22].

Если гетерогенность растительности измерять в разных масштабах, то выявляется влияние на локальное богатство видов животных и связь обычно, хотя и не всегда, положительна. Сила и форма связи варьируют с изменением масштаба (например, от локального до регионального), и это означает, что местное богатство видов определяется разными процессами, оперирующими в разных масштабах. В локальном масштабе микровариации таких факторов, как тип грунта, растительность, топография, температура, влажность, открытость волнам, умножают число ниш, что облегчает сосуществование видов [20, 31].

В большинстве работ обсуждается влияние структурных особенностей растительности на число видов крупных наземных животных. Но опубликованы и работы совсем иного пространственного масштаба, причём по морю, с охватом как микробиотопов приливной зоны, так и глубоководных биотопов, связанных с сипами. Так, сообщества нематод изучали в контрастных микробиотопах приливной зоны, а именно в повышениях и разделяющих их канавках. Учитывали также гранулометрический состав грунта и содержание хлорофилла «а» [26]. Оказалось, что сообщества нематод в этих микробиотопах существенно различаются. Канавки показывают более высокий уровень таксономического и функционального разнообразия, в них выявлено много уникальных родов. В целом, фауна нематод структурированного пляжа более разнообразна, чем гомогенный соседний пляж. Это показывает, что структурная гетерогенность даже в микробиотопе повышает биоразнообразие.

Разнообразие фауны сипов анализируется [21] с учётом абиотических источников гетерогенности в этих системах, которые включают локальную вариацию в потоке флюидов, геохимии, типах субстратов, а также ассоциированных крупных гетеротрофов. Биогенный биотоп, созданный микробным матом и симбиотическими видами, включает двусто-

рок везикомиид и батимодиолин, трубокжилов зибоглинид, и это добавляет новый уровень сложности биотопу сипа [21].

В данном разделе упомянуты как основные направления исследований, подтверждающих связь видового богатства акватории с гетерогенностью биотопов сообществ (и местообитаний видов), так и факторы, повышающие гетерогенность биотопов. Естественно, в любом водоёме в зависимости от масштаба сравниваемых участков гетерогенность биотопа может определяться разными причинами.

Имеющиеся данные по Чёрному морю предоставляют богатый материал для сравнения локальных показателей обилия и разнообразия, как фауны, так и флоры, с учётом более или менее точной оценки различий в гетерогенности биотопов. При этом следует использовать все данные, касающиеся окружающей среды, включая открытые в последние годы физические и химические неоднородности разного пространственного масштаба. Это требует больших усилий, но результаты могут быть интересными. Покажем это на нескольких примерах.

Некоторые черты гетерогенности биотопов в Чёрном море. Разнообразие прибрежных ландшафтов водоёма прямо связано с изрезанностью береговой линии, крутизной берегов и характером дна (скалистого, песчанистого, илистого). В свою очередь, это влияет на уровень освещения, направление ветра, действие волнения, тип донной растительности. С изрезанностью берегов связана также скорость водообмена и условия миграции биоты.

Достаточно одного взгляда на карту Чёрного моря, чтобы отметить вероятность повышенного разнообразия биотопов в водах, окружающих полуостров Крым. Передвигаясь вдоль его берегов, можно зарегистрировать значительные локальные изменения всех только что перечисленных составляющих ландшафта, определяющих различия местообитаний.

Разумеется, характер гетерогенности биотопов следует оценивать применительно к

изучаемой группе: являются ли рассматриваемые организмы автотрофами или гетеротрофами, подвижными или прикреплёнными, пелагическими или донными, какой размерной группе они принадлежат. Так, небольшие донные гипоксические пятна, на которых развивается бактериальный мат, оказываются важным микробиотопом для гипоксического мейобентоса, но имеют совсем иное отношение для крупной подвижной рыбы.

Выполненные в Чёрном море исследовательские разрезы, как в пелагиали, так и в бентали, позволили проследить изменение видового состава и обилия изучаемых групп вдоль градиента некоторых факторов. Исследовалось влияние глубины, солёности (по мере удаления от устья реки) [12], содержания кислорода или метана (с приближением к донному сипу или к сероводородной зоне) [5, 35], общего содержания органики (на разрезе у оголовка выпуска стоков) [14]. Показано изменение состава и общего числа видов вдоль соответствующего градиента. Нами приведены лишь отдельные ссылки, хотя подобные результаты содержит почти вся литература, касающаяся особенностей распределения биоты Чёрного моря.

Исследования распределения биоты вдоль градиента фактора имеют прямое отношение к вопросу о гетерогенности биотопа. Особенно много чётких данных получено по распределению макробентоса с изменением глубины. Работами по макробентосу [4] показан повторяющийся порядок смены поясных сообществ с глубиной, а также изменение внутренней структуры каждого типа сообщества по мере возрастания глубины. В последнее время показана также смена видового состава мейобентоса, в зоне перманентной гипоксии, с увеличением глубины, сопровождаемой параллельным усилением гипоксии [36].

Если береговые ландшафтные особенности часто позволяют угадывать места повышенной пятнистости и гетерогенности биотопов в прибрежной зоне, то в толще пелагиали их границы визуально, как правило, не разли-

чимы. Только близость устьев рек и проливов подсказывает наличие градиентов и варьирование характеристик. Сложные особенности вертикальной стратификации верхних слоёв пелагиали Чёрного моря, наиболее богатых разнообразной жизнью, уточняются до сих пор с помощью всё более частых отборов проб и чувствительных зондирующих приборов.

В пелагиали выделяют неритическую зону, расположенную над шельфом. Для берегов Кавказа и Анатолии обычен узкий шельф, при котором основное черноморское течение (ОЧТ) приближено к берегу, что способствует возникновению антициклонических вихрей, ведущих к даунвеллингу и заглоблению всех границ в пелагиали [5]. Данные по пространственному распределению зоопланктона подтверждают концепцию неритизации [30], согласно которой в ряду морей: Средиземное – Чёрное – Азовское происходит увеличение доли неритических видов в зоопланктоне. В част-

ности, в Чёрном море нет ни одного океанического вида.

Хотя неритические виды зоопланктона получили название по неритической зоне, было бы неверным в Чёрном море проводить границу их встречаемости строго по границе шельфа, тем более в связи с упомянутым явлением неритизации. Так, при изучении питания гребневика мнемииопсиса (июль 1992 г.) с привлечением данных по составу и обилию пищевых животных в верхнем перемешанном слое моря [6] была выполнена кластеризация 28 станций по концентрации в верхнем перемешанном слое следующих групп: 1) Copepoda, 2) Pleopis, 3) Bivalvia larvae, 4) суммарный зоопланктон. Дело в том, что кладоцеры и личинки донных животных являются неритическими видами. Кластерный анализ позволил выделить полосы с неритическим зоопланктоном у Крыма и Кавказа, которые по ширине гораздо больше шельфа (рис. 1).

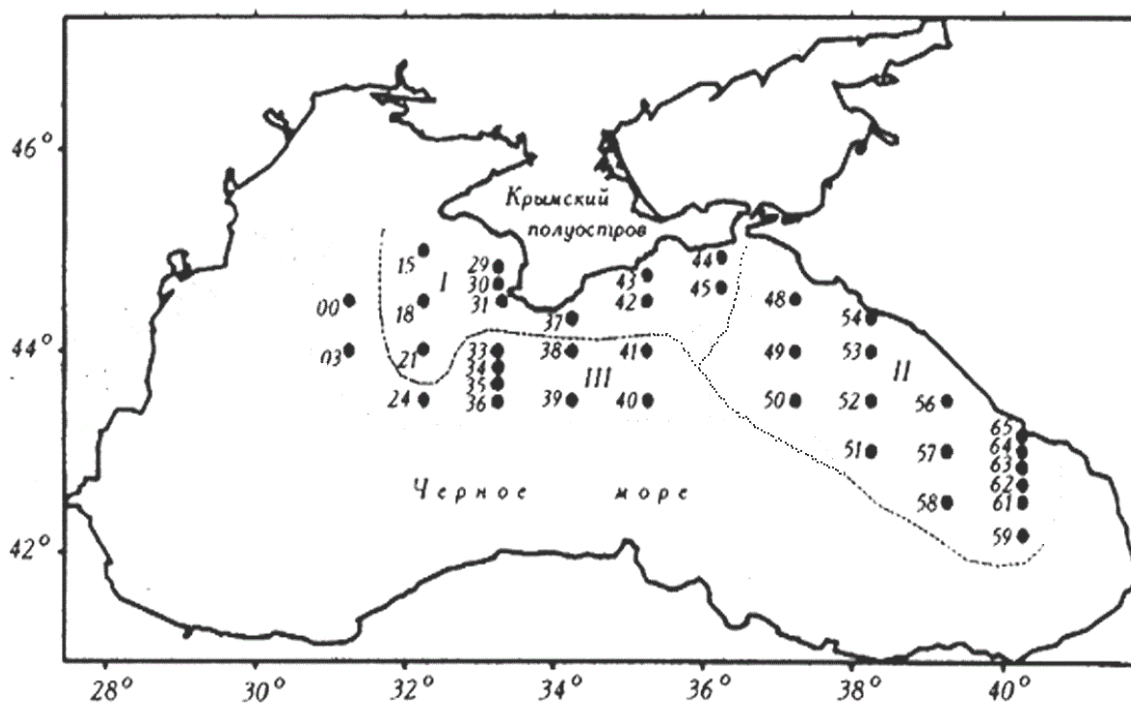


Рис. 1 Распределение станций сбора мезопланктона и границы выделенных районов (I – крымский, II – кавказский, III – открытое море. По [6], другие пояснения в тексте)

Fig. 1 Distribution of stations for mesoplankton and boundaries of isolated regions (I – Crimean, II – Caucasian, III – open sea. According to [6], other explanations in the text).

Известно, что активная антропогенная деятельность вызывает потерю местообитаний, которые частично превращаются в изолированные фрагменты, что повышает угрозу вымирания некоторых видов. Севастопольские бухты с давних пор интенсивно используются как гавани, их берега окружены городом, в бухты поступают сточные воды и ливневые стоки. Накоплено много негативных данных об экологическом состоянии ряда бухт. В то же время исследования показывают, что биота Севастопольской бухты, рассматриваемой в качестве единого района, отличается повышенным богатством видов. Однако при анализе следует учитывать, что в г. Севастополе расположены крупные исследовательские институты и выполняется больше биологических съёмок, чем в каком-либо ином районе. Поэтому возникает вопрос, в какой мере относительно высокое биоразнообразие акваторий района Севастополя связано с повышенным вниманием исследователей.

В обсуждаемом районе много бухт, из которых б. Севастопольская наиболее крупная и разветвлённая. За весь период исследования Севастопольской бухты в ней зарегистрировано 358 видов макрозообентоса [34], но будем основываться на съёмке, выполненной в июне 2001 г., которая выявила 153 вида (на 33 станциях). В табл. 1, составленной по данным [34], сравнивается число видов по относительно недавним съёмкам (1991 – 2001 гг.) с однотипной обработкой данных и указанным числом станций.

Кажется естественным, что число видов макрозообентоса в б. Севастопольская значительно больше, чем в меньших по размерам бухтах того же района (приведены данные по б. Стрелецкая, в других бухтах видов ещё меньше), тем более, что уступает и число станций.

В то же время в заливе Ласпи при том же количестве взятых проб найдено на 22 вида меньше. При этом залив испытывает относительно небольшую антропогенную нагрузку по сравнению с б. Севастопольская. В других акваториях Крыма (табл. 1) число видов состав-

ляет 75 – 100, хотя воды Карадага считаются чистыми, и только в районе Керченского пролива число видов несколько повышается.

Табл. 1 Число видов макрозообентоса в разных районах побережья Крым
Table 1 Number of macrozoobenthos species in different regions near Crimea

Район	Акватория	Число проб	Число видов
Район Севастополя	б. Севастопольская	33	153
	б. Стрелецкая	23	86
	зал. Ласпи	33	131
	Донузлав (эстуарий)	29	99
Другие районы	Карадаг	-	101
	р-н Керченского пр.	-	111
	Малое филофорное поле	15	75

Каковы же особенности б. Севастопольская, которые объясняли бы описанные различия в числе видов? Большое значение имеет общая длина бухты и её площадь. Постоянное поступление пресной воды из р. Чёрная создаёт градиент солёности. Бухта имеет много рукавов, формирующих сложную систему водообмена и обмена фауной. Относительная изоляция рукавов создаёт убежища и повышает защиту от хищников, которых под влиянием антропогенных факторов становится всё меньше. Особенности ориентации рукавов и строение берегов повышают разнообразие суточного хода освещённости и температуры. Можно назвать ещё много причин, повышающих общую гетерогенность биотопов бухты.

Уже упоминалось, что каждая группа организмов по-своему «оценивает» особенности и разнообразие биотопов. Если вывод о том, что б. Севастопольская наиболее богата биотопами, пригодными для макрозообентоса, подтверждается соответствующими данными, то ситуация резко меняется, если сравнить в разных бухтах число видов и внутривидовых таксонов (ввт) донных диатомовых, что показано в табл. 2, составленной по данным [11].

На первом месте по богатству видов донных диатомовых – б. Балаклавская, следом идут акватории м. Фиолент и бухты Омега. По

числу видов б. Севастопольская значительно уступает менее крупным бухтам района Севастополя [11].

Табл. 2 Видовое богатство диатомовых у побережья Крыма
Table 2 Species richness of diatoms near Crimea

Полигон	Глубина, м	Количество проб	К-во видов и ввт
Б. Севастопольская	4–17	62	186
Б. Омега	1.5–16	8	260
М. Фиолент	1.5–12	16	290
Б. Балаклавская	6–20	34	342
Зал. Ласпи	0.5–52	74	217
Карадаг	5–8	6	109
Б. Карантинная	0.5–32	44	136

Таким образом, если считать, что число видов в сравниваемых группах косвенно отражает гетерогенность биотопов, то на какой из групп следует основываться? Здесь нужно учесть, что донные диатомовые составляют единую группу Bacillariophyta, которая считалась классом, но некоторые её возводят в ранг типа. В любом случае, это – достаточно цельная группа одноклеточных микроводорослей,

добывающая энергию с помощью фотосинтеза, следовательно, имеющая специальные требования к освещению. Имея микроскопические размеры, донные диатомовые могут обитать в специфических условиях микробиотопов, разнообразии и число которых велико в любом макробиотопе.

Макрозообентос, наоборот, охватывает широкий круг относительно крупных животных, относящихся к разным таксономическим типам, живущих как в эпи-, так и инфауне, отличающихся подвижностью и образом жизни, типом питания, принадлежащим к разным трофическим уровням. При общем обсуждении вопросов гетерогенности среды, её биотопов мы представляем себе те или иные ландшафты, конечно, в обычном для человека (и крупных подвижных животных) масштабе. Поэтому оценку общей гетерогенности среды естественно основывать на данных по макрозообентосу, тогда как данные по микрофитобентосу открывают простор для обсуждения интересных вопросов, связанных с особенностями разных микробиотопов.

1. Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. – М.: Наука, 1969. – 291 с.
2. Водяницкий В. А. О естественноисторическом районировании Чёрного моря и в частности у берегов Крыма // Тр. СБС. – 1949. - 7. – С. 249 – 255.
3. Гаркавая Г. П., Богатова Ю. И., Берлинский Н. А., Гончаров А. Ю. Районирование украинского сектора северо-западной части Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зоны Черного моря. – 2000. – 2. – С. 9 – 14.
4. Заика В. Е. Изменение с глубиной обилия макро- и мейобентоса в Чёрном море // Морск. экол. журн. – 2011. – 10, № 4. – С. 50 – 55.
5. Заика В. Е. Строение зоны перманентной гипоксии у бровки шельфа Чёрного моря // Морск. экол. журн. – 2013. – 12, № 2. – С. 5 – 10.
6. Заика В. Е., Ревков Н. К. Пища черноморского гребневика мнемипсиса в зависимости от состава зоопланктона // Гидробиол. журн. – 1998. – 34, № 3. – С. 29 – 36.
7. Киселева М. И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. – Киев: Наук. думка. – 1981. – 165 с.
8. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Чёрного моря. – Киев: Наук. думка. – 1975. – 248 с.
9. Кафанов А. И. Историко-методологические аспекты общей и морской биогеографии. – Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. – 2005. – 208 с.
10. Мордохай-Болтовской Ф. Д. Общая характеристика фауны Чёрного и Азовского морей // Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. – 1972. – 3. – С. 316 – 324.
11. Неврова Е. Л. Таксономическое разнообразие и структура таксоценоза бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в Севастопольской бухте (Чёрное море) // Мор. экол. журн. – 2013. – 12, № 3. – С. 55 – 67.
12. Нестерова Д. А. Районирование северо-западной части Чёрного моря по составу фитопланктона // Экология моря. – 2001. – Вып. 55. – С. 23 – 27.
13. Новиков Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М.: Изд-во Сов. наука, 1949. – 130 с.
14. Ревков Н. К., Валовая Н. А., Колесникова Е. А., Николаенко Т. В., Шалыпин В. К. К вопросу о реакции черноморского макрозообентоса на эвтрофирование // Экологическая безопасность

- прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. научн. тр. – Севастополь, 1999. – С. 199 – 212.
15. Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я. Региональная модель для расчета первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // Мор. экол. журн. – 2009. – **8**, № 1. – С. 81 – 106.
 16. Якубова Л. И. К районированию Черного моря на основе состава фауны бентоса и его распределение у берегов Чёрного моря, - ДАН. – 1935. – **1**, № 4. – С. 261 – 267.
 17. Arvanitidis C, Somerfield P, Rumohr H., Faulwetter S., Valavanis V.D., Vasileiadou K., Chatzigeorgiou G., Vanden Berghe E., Vanaverbeke J., Labrune C., Grimare A., Zettler M., Kedra M., Wlodarska-Kowalczyk M., Aleffi F., Amouroux J., Anisimova N., Bachelet G., Bóntzow M., Cochrane S., Costello M., Craeymeersch J., Dahle S., Degraer S., Denisenko S., Dounas C., Duineveld G., Emblow C., Escavavage V., Fabri M. C., Fleischer D., Gray J., Heip C., Hermann M., Hummel H., Janas U., Karakassis I., Kendall M., Kingston P., Kotwicki L., Laudien J., Mackie A., Nevrova E., Occhipinti-Ambrogi A., Oliver G., Olgard F., Palerud R., Petrov A., Rachor E., Revkov N., Rose A., Sarda R., Sisternans W., Speybroeck J., Van Hoey G., Vincx M., Whomersley P., Willems W., Zenetos A. Biological geography of the European seas: results from the MacroBen database. MEPS. – 2009. – **382** – P. 265 – 278.
 18. Bacescu M., Muller G., Gomoiu M. Ecologie marina, - Bucuresti, Acad. Rep. Soc. Romania. – 1971. – **4**. – 357 p.
 19. Boyd R. New Zealand's Offshore Benthic Bioregions. Unpublished report for the Deepwater Group Ltd., Wellington. – 2012.
 20. Constanza J. K., Moody A. Multi-scale environmental heterogeneity as a predictor of plant species richness // Landscape Ecol. – 2011. – **26**. – P. 851 – 864.
 21. Cordes E. E., Cunha M. R., Galeron J., Mora C., Roy K.O., Sibuet M., Van Gaever S., Bamreusel A., Levin L.A. The influence of geological, geochemical, and biogenic habitat heterogeneity on seep biodiversity // Mar. Ecol. – 2010 – **31**, № 1. – P. 51 – 65.
 22. Cromsigt J. P. G. M., Prins H. H. T., Olf H. Habitat heterogeneity as a driver of ungulate diversity and distribution patterns: interaction of body mass and digestive strategy // Diversity and Distributions. – 2009. – **15**. – P. 513–522.
 23. Dinter W. P. Biogeography of the OSPAR Maritime Area // Bundesamt für Naturschutz. - Bonn, Germany. – 2001. – 167 p
 24. Fryxell J. M., Wilmshurst, J. F., Sinclair, A. R. E., Haydon D.T., Holt R. D., Abrams R. A. Landscape scale, heterogeneity, and the viability of Serengeti grazers // Ecology Letters. – 2005. – **8**. – P. 328 – 335.
 25. Garibaldi L., Caddy J. F. Biogeographic characterization of Mediterranean and Black Seas faunal provinces using GIS // Ocean and Coastal Management. – 1998. – **39**. – P. 211 – 227.
 26. Gingold R., Mundo-Ocampo M., Holovachov O., Rosha-Olivares A. The role of habitat heterogeneity in structuring the community of intertidal free-living marine nematodes. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-010-1447-z> – 2010.
 27. Gurd D. B. Variation in species losses from islands: artifacts, extirpation rates, or re-fragmentation diversity // Ecological Applications. – 2006. – **16**. – P. 176 – 185.
 28. Hortal J., Triantis K.A., Meiri Sh., Thebault E., Sfinthourakis S. Island species richness increases with habitat diversity // The American Naturalist. – 2009. – **174**. – P. E205 – E217.
 29. Kopelevich O. V., Sheberstov S. V., Yunev O., Busturk O., Finenko Z.Z., Nikonov S., Vedernikov V.I. Surface chlorophyll in the Black Sea over 1978 – 1986 derived from satellite and in situ data // J. Marine Systems. – 2002. – **36**. – P. 145 – 160.
 30. Kovalev A. V., Mazzocchi M. G., Kideys A. E., Skryabin V. A. Neritization of the plankton fauna in the Mediterranean basin // Морской экол. журн. – 2006. – **5**, № 1. – С. 5 – 15.
 31. McCain C. R., Barby J. P. Habitat heterogeneity, disturbance, and productivity work in concert to regulate biodiversity in deep submarine canyons // Ecology. – 2010. – **91**, № 4. – P. 964 – 976.
 32. Moreno-Rueda G., Pizzaro M. Relative influence of habitat heterogeneity, climate, human disturbance, and spatial structure on vertebrate species richness in Spain // Ecol. Res. – 2009. – **24**. – P. 335 – 344.
 33. Rabosky D. L. Ecological limits and diversification rate: alternative paradigms to explain the variation in species richness among clades and regions // Ecology Letters. – 2009. – **12**. – P. 735 – 743.
 34. Revkov N. K., Petrov A. N., Kolesnikova E. A., Dobrotina G. A. Comparative analysis of long-term alterations in structural organization of zoobenthos under permanent anthropogenic impact (case study: Sevastopol bay, Crimea) // Морск. экол. журн. – 2008. – **7**, № 3. – С. 37 – 49.
 35. Sergeeva N., Gulin S. Benthic fauna of methane seeps in the Dnieper Palaeo-Delta: comparative analysis. IGCP 521-INQUA 0501 // Fifth Plenary Meeting (Izmir, Turkey). – 2009. – P. 158 – 160.
 36. Sergeeva N. G., Zaika V. E. The Black Sea meio-benthos in permanently hypoxic habitat // Acta

- zoological bulgarica. – 2013. – **63**, № 2. – P. 139 – 150.
37. Sherman K., Duda A. M. Large Marine Ecosystems: An Emerging Paradigm for Fishery Sustainability // Fisheries. – 1999. – **24**, № 12. – P. 15 – 26.
38. Spalding M. D., Fox H., Allen G. R., Davidson N., Ferdana S. A., Finlayson M., Halpern B. S., Jorge M. A., Lombana A., Lourie S.A., Martin K. D., McManus E., Molnar J., Recchia Ch., Rorbertsom J. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coast and shelf areas // BioScience. – 2007. – **57**. – P. 573 – 583.
39. Surugiu V., Revkov N., Todorova V., Papageorgiou N., Valavanis V., Arvanitidis C.. Spatial patterns of biodiversity in the Black Sea: An assessment using benthic polychaetes // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. – 2010. – **88**. – P. 165 – 174.
40. Tews J., Brose U., Grimm V., Tielborger K., Wichmann M. C., Schwager M., Jeltsch F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity diversity: the importance of keystone structures // J. Biogeogr. – 2004. – **31**. – P. 79 – 92.
41. Vierros M. Approaches to biogeographic classification of the world's oceans. - 2007.
42. Wang G. M., Hobbs N. T., Boone R. B. Spatial and temporal variability modify density dependence in populations of large herbivores // Ecology. – 2006. – **87**. – P. 95 – 102.
43. Webb K. T., Marshall I. B. Ecoregions and Ecodistricts of Nova Scotia. Agriculture and Agri-Food Canada. Environment Canada. – 1999.
44. Wiens J. J. The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “ecological limits” // The Quarterly Review of Biology – 2011. – **86**, № 2. – P. 75 – 96.

Поступила 06 февраля 2014 г.

Проблеми біотического районування Чорного моря і концепція гетерогенності біотопів. В. Є. Заїка. Біотичне районування бенталі і пелагіалі Чорного моря часто призводить до схем поділу водойми, що розрізняються між собою. Сучасні підходи екологів залишають не розробленою проблему поділу всередині екорегіонів. На Чорному морі раніше порівнювали видовий склад різних частин моря, заток (як цілісних об'єктів), але тепер дані дозволяють порівнювати розподіл «всередині» затоки або бухти, і з'являється необхідність переходу від аналізу географічних мега- і макроморф до мезо- і мікроморф. При проведенні ієрархічного районування в інтерпретації результатів може допомогти концепція гетерогенності біотопів.

Ключові слова: Чорне море, біотичне районування, гетерогенність біотопів

The problems of the Black Sea biotic regioning and conception of biotopes heterogeneity. V. E. Zaika. The biotic regioning of the Black Sea benthic and pelagic often result in differing schemes of the water reservoir division. Modern approaches of ecologists leave a problem of division inside ecoregions not well processed. Earlier they compared in the Black Sea species compositions of different parts of the sea, gulfs (as complete objects) but now the data permit to compare distribution inside the gulf or bay, and there appear necessity of transition from analysis of geographic mega- and macroforms to meso- and microforms. Conducting hierarchy regioning in interpretation of results conception of the biotopes heterogeneity can help.

Key words: Black Sea, biotic regioning, biotopes heterogeneity.