



И. П. Бондарев, канд. биол. наук., ст. н. с.

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

БИОГЕОГРАФИЯ И ЭКОЛОГИЯ *TROPHONOPSIS BREVIATA* (JEFFREYS, 1882) (GASTROPODA: MURICIDAE: TROPHONINAE)

Географическое распространение *Trophonopsis breviata* (Jeffreys, 1882) рассмотрено на историческом и экологическом фоне. Приведены и проанализированы данные о распространении вида по глубине и его биоценотические связи. Установлено, что *T. breviata* встречается в составе 10 донных биоценозов Чёрного моря. Стенотермность является определяющей экологической характеристикой, которая лимитирует распространение вида. Данные по экологии вида свидетельствуют о его бореальных корнях. Экологические особенности *T. breviata* подтверждают его видовую самостоятельность.

Ключевые слова: биогеография, биоценозы, экология, *Trophonopsis breviata*, Черное море

Trophonopsis breviata (Jeffreys, 1882) [*Trophon breviata* Jeffreys, 1882: Pope, Goto, 1991, p. 139, Pl. 26, fig. 14; Demir, 2003, p. 111; *Trophon (Trophonopsis) breviatus* Jeffreys: Милашевич, 1916, стр. 103, табл. 3, фиг. 48 – 50; *Trophon (Trophonopsis) muricatus breviatus* Jeffreys: Ильина, 1966, стр. 136, табл. IX, фиг. 1 – 6; *Trophonopsis breviatus* (Jeffreys, 1882): Houart, 1981, p. 22, Pl. III, fig. 1 – 3; *Trophonopsis breviata* (Jeffreys): Голиков, Старобогатов, 1972, стр. 127, табл. V, фиг. 12; Egorov, 1993, p. 23, Fig. 34G, H; Анистратенко, 1998, стр. 53, табл. VII, фиг. 9; Ballard et al., 2000, p. 258; Алексеев, 2003, стр. 158, табл. LXIII, фиг. 3; Кантор, Сысоев, 2006, стр. 147, Pl. 67, fig. F; Синегуб, 2008, стр. 373; WoRMS, 2011] – специфичный для Чёрного моря вид моллюсков, особенно характерный для фазеолинового пояса. Это отмечено ещё К. О. Милашевичем в фундаментальном труде [13], где описаны основные черты экологии *T. breviata*, а также подробно рассмотрены конхологические особенности вида и его вариативность. Со времени выхода этой первой региональной малакологической сводки получено много дополнительного конхологического материала и экологической информации. Однако сведения о *T. breviata* в современной малакологической литературе [1, 2, 5, 10, 24, 26] предельно кратки, при этом не всегда корректны. Наиболее полная экологическая и биогеографическая информация о *T. breviata* содержится в [19], но поскольку в этой работе рассмотре-

ны все черноморские гастроподы, то сведения об отдельных видах приведены также довольно кратко.

T. breviata – один из наиболее характерных моллюсков джеметинских геологических слоёв, соответствующих последней, новочерноморской, стадии эволюции Черноморского бассейна [16], и заслуживает рассмотрения в специальном исследовании как важный элемент черноморской малакофауны, вселение и широкое развитие которого тесно связано с развитием экосистемы Чёрного моря в голоцене. Высокая степень вариативности вида [22] в совокупности с его разнообразными биоценотическими связями представляет интерес для теории и практики экоморфологии и систематики моллюсков.

Целью данной работы является исследование *T. breviata* на природно-историческом фоне для создания целостного представления о биологическом виде как результате взаимодействия с факторами среды. Для этого прослежены биогеографические корни вида, исследованы его экологические особенности, показана экологически обусловленная внутривидовая изменчивость, проведено сравнение с близкородственными видами. Комплекс экологических и конхологических данных использован для решения таксономических вопросов, связанных с видовой самостоятельностью *T. breviata* и обоснованностью подвидового и инфраподвидовых названий.

Названия биологических таксонов приводятся в соответствии с современной редакцией WoRMS [30].

Материал и методы. Информация о присутствии *T. breviata* в составе биоценозов рыхлых грунтов, экологическая информация, а в ряде случаев, показатели биомассы и плотности распределения содержатся в разрозненном виде в [11, 12, 15, 18, 23]. Донные биоценозы и их распределение автор имел возможность изучать *in situ* из подводных обитаемых аппаратов (ПОА) различных типов, работая с 1980 по 1991 гг. в Севастопольском экспериментально-конструкторском бюро по подводным исследованиям (База «Гидронавт»). Комплексные океанографические работы с применением ПОА, включающие гидробиологические исследования с борта судов обеспечения, охватывали северную часть Чёрного моря от п. Батуми до п. Варна. Материалы этих работ позволили верифицировать заимствованную биоценологическую информацию. Дополнительный материал по экологии и распространению *T. breviata* собран автором в экспедициях R/V «Arag» Стамбульского технологического университета (2009) и в 64 и 68-м рейсах НИС «Профессор Водяницкий», ИнБИОМ АН Украины (2010). Часть материала получена автором при обработке проб макробентоса экспедиции R/V «Maria S. Merian» (Leibniz Institute for Baltic Sea Research, Germany), проведенной в Чёрном море в рамках европейского проекта НУРОХ в 2010 г. Экспедиционные работы охватывали прибосфорский район, северо-западную часть моря (СЗЧМ) и крымское побережье на глубинах от 20 до 200 м. Сведения, полученные в экспедициях последних лет, дали возможность установить современное состояние биоценозов, с которыми связан *T. breviata*. Автор также имел возможность изучить более 50 экз. *T. breviata* из рабочей коллекции Н. К. Ревкова, собранные в экспедициях ИнБИОМ в 1970 – 1980 гг. Сведения о конхологических особенностях экоформ проанализированы автором на основе 130 экз. *T. breviata* [22].

Результаты и обсуждение. Биогеография. Брюхоногих моллюсков, обитающих в Чёрном море, по их биогеографическим корням принято разделять на три группы: средиземноморские эндемики, средиземноморско-лузитанские и средиземноморско-бореальные виды. *T. breviata* отнесен к первой группе [19].

Для видов, которые встречаются помимо Чёрного моря, определить исходный (нативный) ареал несложно. Однако *T. breviata* изначально был описан как эндемик Чёрного моря, и этот статус был многократно подтверждён [1, 10, 24, 26, 28]. Ряд авторов [2, 5] включил в ареал вида Средиземное море, полагая *Trophonopsis curta* Locard, 1891, описанного для Средиземноморья, синонимом *T. breviata*. Именно это положение и дало основание считать его средиземноморским эндемиком [19]. Р. Хоуар [26] указал *T. curta* как синоним *Trophonopsis muricata* (Montagu, 1803), что поддерживало мнение об эндемичности *T. breviata* для Чёрного моря, долгое время преобладавшее в научном мире.

Сравнительно недавние исследования [23] свидетельствуют о присутствии *T. breviata* в Мраморном море, а фотографии, представленные на Интернет-сайте www.conchology.be, редактируемом G. T. Poppe & Ph. Poppe, дают информацию о наличии *T. breviata* в районе острова Vozcaada, расположенного у пролива Дарданеллы в Эгейском море.

Наиболее вероятной «прародиной» *T. breviata* является северо-западная Атлантика, откуда его предок попал в северо-восточное средиземноморье. Представители подсемейства Trophoninae распространены преимущественно в высоких широтах, как северного, так и южного полушарий [28]. Виды трофонин, встречающиеся в более низких широтах, обычно приурочены к большим глубинам, где стабильно существует холодноводный режим; например, *Trophonopsis droueti* (Dautzenberg, 1889) из района Азорских о-вов, обитающий на глубинах свыше 1000 м. Проникновение Trophoninae, также как и других представителей бореальной и арктической фауны, в более низкие широты связано с охлаждением вод в ледниковый период [17]. В результате последующего таяния ледника и повышения уровня Мирового океана трофонины проникли в Средиземное море. Дальнейшее проникновение в Чёрное море средиземноморских видов, в том

числе и видов с бореальными корнями, связано с увеличением в нем солёности в результате взаимодействия с водами Средиземного моря через пролив Босфор [16]. *T. breviata*, в силу своих экологических особенностей, вселился в Чёрное море одним из последних. Возраст ископаемых раковин *T. breviata* из района Синопа (южный берег Чёрного моря), установленный радиоуглеродным методом, – 2800 ± 45 лет [20]. По этим же данным, его появлению в Чёрном море непосредственно предшествовало вселение и распространение двустворчатого моллюска *Modiolula phaseolina* (Philippi, 1844). С этим видом и его биоценозом *T. breviata* имеет тесные экологические связи. Широкое развитие в Чёрном море вид получил также благодаря наличию слоя постоянно холодных вод промежуточной водной массы и вследствие отсутствия или незначительного количества трофических конкурентов и хищников. Аналогичным примером широкого распространения вида-вселенца является современная история формирования черноморской метапопуляции *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) [3]. Но, в отличие от рапаны, *T. breviata* пришлось преодолеть солёностный барьер и адаптироваться к более пресной воде Чёрного моря.

Отражением бореального происхождения вида является ограничение его распространения в Средиземноморской биогеографической провинции наиболее холодноводной её частью – Мраморным морем и проливом Дарданеллы. Стоит упомянуть, что ещё А. А. Остроумов в 1896 г отмечал, что фауна Мраморного моря отличается от остального Средиземноморья значительным удельным весом бореальных (кельтских) видов [17].

Отсутствие *T. breviata* в самом Средиземном море не позволяет отнести его к группе средиземноморских эндемиков. Не является он и эндемиком Чёрного моря, хотя и распространён преимущественно в черноморском бассейне. Следовательно, *T. breviata* должен быть отнесён к группе средиземноморско-бореальных видов.

В бассейне Средиземного моря обитают два других морфологически близких и, очевидно, близкородственных вида: *T. muricata* и *T. barvicensis* (Jonston, 1825). Ареал *T. muricata* охватывает акваторию от юга Исландии и Северного моря вдоль атлантического побережья Европы через Азорские о-ва и Средиземное море до Мраморного моря включительно. Есть сведения о наличии *T. muricata* в прибосфорском районе [5, 23, 24] и в других районах Чёрного моря, например, в северо-западной части (СЗЧМ) у о. Змеиный [12]. Однако, возможно, что не все сведения о наличии *T. muricata* являются достоверными, а за этот вид принимают некоторые формы *T. breviata*. Собственные сборы автора, а также пробы из прибосфорского и других районов Чёрного моря, которые автору приходилось изучать, содержали только *T. breviata*. Для прибосфорского района феномен проникновения средиземноморских видов в Чёрное море известен давно. Комплекс видов, которые за пределами прибосфорья не встречаются, М. Демир [23] рассценивает как своеобразный «клин» (wedge) средиземноморской солоноводной фауны, а не элемент фауны Чёрного моря. К таким видам, вероятнее всего, относится и *T. muricata*.

T. barvicensis также характеризуется широким ареалом от Баренцева [24] и Норвежского морей вдоль атлантического побережья Европы [28] через Средиземное до Мраморного моря [23].

Видовой статус *T. droueti* не оспаривается, благодаря ограниченности его ареала (Азорских о-ва) и приуроченности только к большим глубинам (более 1000 м) [26, 28].

Экология. *T. breviata* – небольшая хищная гастропода (средний размер раковины 7 – 9 мм), которая питается, в основном, мелкими двустворчатыми моллюсками, просверливая их раковину [19]. Наши исследования показывают, что жертвами *T. breviata* могут быть и мелкие гастроподы, вплоть до представителей своего же вида. Пустые раковины *T. breviata* с

характерными небольшими круглыми отверстиями чаще встречаются на глубинах свыше 100 м, где количество потенциальных жертв этого хищника существенно уменьшается. Очевидно, что каннибализм вызван дефицитом объектов питания.

T. breviata имеет прямое развитие без пелагической стадии. Эта особенность является причиной достаточно низкой способности вида к расселению и объясняет тот факт, что он появился в Чёрном море в последнюю очередь. Линзообразные капсулы размером около 2 мм крепятся к субстрату плоским основанием [19]. Реализация базовых функций определяет биотопические и биоценотические связи. Традиционно *T. breviata* рассматривают как обитателя зоны развития фазеолиновых илов [2, 5, 19, 24], при этом его стеноитопность и предпочтение илистого грунта рассматривают как специфическую экологическую характеристику [24]. Такое определение верно лишь формально, поскольку на самом деле *T. breviata* наибо-

лее характерен для фазеолинового пояса Чёрного моря, где развиты илистые грунты. Но это не означает, что этот вид является пелофилом, поскольку ценозообразующий двустворчатый моллюск *M. phaseolina* формирует в зоне развития илов пятна различной формы и размера или даже гряды [21], которые обычно развиваются на створках уже отмерших раковин. Именно эти пятна и служат биотопом с твёрдым субстратом, необходимым для крепления яйцевых капсул, а сама фазеолина и ассоциированные с ней моллюски составляют биоценоз, создающий условия для полноценного питания *T. breviata*. Это положение действительно для всех биоценозов рыхлых грунтов, в которых обнаружено присутствие этого моллюска. Приведенные ниже данные показывают, что *T. breviata* обладает гораздо большей экологической валентностью, чем это принято считать. Представление о биоценозах и глубинах обнаружения *T. breviata* даёт табл. 1.

Табл. 1 Донные биоценозы и глубины обнаружения в их пределах *T. breviatus*
Table 1 Benthic biocoenoses and the depth of *T. breviatus* occurrence

Биоценоз	Глубины распространения биоценоза, м	Глубины обнаружения <i>T. breviatus</i> , м
Phillophoraceae	20 – 60	40 – 60
<i>Mytilus galloprovincialis</i> (Lam.)	20 – 60	40 – 60
<i>Upogebia pussila</i> (Petanga) – <i>Pitar rudis</i> (Poli)	25 – 27	25 – 27
<i>Gouldia minima</i> (Montagu)	20 – 50	30
<i>Pitar rudis</i> (Poli)	25 – 28; 50 – 55	50 – 55
<i>Cardium simile</i> Milashewich	40 – 52	40
<i>Terebellides stroemi</i> Sars	40 – 115	40 – 60
Ophiuræ	50 – 15	75 – 105
<i>Modiolula phaseolina</i> (Philippi)	50 – 125	60 – 120
<i>Pachycerianthus solitarius</i> (Rapp)	120 – 160	120 – 158

Примечание: Границы биоценозов и глубины обнаружения в них *T. breviatus* даны преимущественно в соответствии с [11], биоценоза филлофоры – по [9], *Terebellides stroemi* – по [18], *Pachycerianthus solitarius* – по [25; собств. данные].

Тесная связь *T. breviata* с биоценозом фазеолины подтверждается и данными радиуглеродного анализа [20], которые показывают, что их появление в Чёрном море произошло почти синхронно с незначительным опережением фазеолиной. *M. phaseolina* встречается в Чёрном море на глубинах от 4 до 174 м [11],

однако полный жизненный цикл она способна осуществлять при температурах не выше 8°C [14], что является отражением её бореальных корней. Наибольшие плотности фазеолины создает на глубинах 60 – 100 м, где расположен холодный промежуточный слой (ХПС). Глубже плотность фазеолины падает, контролируется

набором факторов: повышением температуры воды, усилением гипоксии, увеличением крутизны склона дна, более жидкой консистенцией илов [21]. Гравитационное перемещение грунта объясняет наличие фазеолины на максимальной известной глубине [21]; этот же процесс может быть причиной присутствия *T. breviata* или его раковин на максимальных глубинах. Ядро биоценоза фазеолины расположено на глубине 80 – 90 м, к ним же приурочен пик численности *T. breviata*. Обычно плотность *T. breviata* в ядре фазеолинового биоценоза не превышает 10 экз. м⁻², снижаясь по мере как уменьшения, так и увеличения глубин.

Вторым по значению биоценозом, для которого характерен *T. breviata*, К. О. Милашевич [13] называл филлофорное поле Зернова. Поле, представлявшее собой скопление красных водорослей, принадлежащих к семейству *Phyllophoraceae*, указывалось как одна из наиболее характерных особенностей Чёрного моря [7]. В результате антропогенной эвтрофикации и увеличения численности фитопланктона произошло резкое снижение прозрачности воды, контролирующей поступление света, необходимого для развития водоросли, площадь поля драматически сократилась с 11 тыс. км² в 1950 – 1970 гг. до 3 тыс. км² к началу 1980-х и до 500 км² к началу 1990-х. [6]. Исследования автора в СЗЧМ, проведённые в 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий» (рейс № 68), показали, что поле фактически перестало существовать, а на его месте располагается биоценоз мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam., 1819, которая ранее была субдоминантом в биоценозе филлофоры. Красные водоросли являются наиболее глубоководными представителями фитобентоса, а самые глубокие горизонты (35 – 60 м), где температура на протяжении всего года изменяется в пределах 6 – 10°C, занимает *Coccotylus truncatus* (Pallas) M.J. Wynne & Heine, 1992 (= *Phyllophora brodiei* (Turner) M. J. Wynne & Heine, 1992) – арктическо-бореальный вид, не встречающийся в Средиземном море [9]. Сейчас этот глубоководный вид водорослей прикрепляется к отмершим

створкам мидии редкими отдельными кустиками. Друзы живых мидий, а также их створки создают «рифовый эффект» в зоне распространения рыхлых грунтов, позволяя развиваться эпифауне. Наличие прикрепленной водоросли усиливает этот эффект многократно, формируя «оазисы» жизни. Известно, что личинки некоторых *Mytilidae* предпочитают всем другим субстратам водоросли в качестве промежуточного биотопа [14]. Молодь *Bivalvia* является объектом охоты *T. breviata*. Несмотря на исчезновение биоценоза филлофоры, даже отдельные кустики красных водорослей играют роль микробиотопа, весьма привлекательного для *T. breviata*. Безусловно, его современная популяция в СЗЧМ значительно малочисленнее, чем в начале 2000-х годов.

В составе других биоценозов, характерных для глубин, не превышающих 50 – 55 м (табл. 1), *T. breviata* встречается редко и только в осенне-зимний период, начиная с ноября. Однако на глубинах 45 – 55 м, соответствующей верхней границе ХПС, *T. breviata* создаёт повышенные концентрации (4 – 8 экз. м⁻²), почти такие же, как в ядре фазеолинового биоценоза.

Таким образом, можно выделить два экологических комплекса *T. breviata*, соответствующих зонам двух пиков численности: более мелководный комплекс верхней границы распространения, где биоценозы и биотопы более разнообразны, но преобладает биоценоз мидии, и более глубоководный, где преобладает биоценоз фазеолины.

В некоторых районах на обычных глубинах распространения фазеолины она занимает подчинённое положение, а основу биоценоза составляют либо *Polychaeta Terebellides stroemi* (Sars, 1835) [18], либо *Ophiurae* [11]. На глубинах свыше 120 м, где доминантом биоценоза является *Coelenterata Pachycerianthus solitarius* (Rapp, 1829) [21], *T. breviatus* встречается редко. Биоценоз *P. solitarius* (Rapp) детально не описан, но по данным наблюдений из ПОА [4]

и результатам бентосных исследований [25], на глубинах свыше 110 – 130 м фазеолина практически исчезает, и её биоценоз замещается на биоценоз, в котором доминирует *P. solitarius*. Распространение *T. breviata* на этих глубинах контролируется теми же факторами, которые ограничивают распространение фазеолины. Кроме того, дополнительным фактором является минимальное количество потенциальных жертв, приводящее *T. breviata* к каннибализму.

Биогеографические корни объясняют и экологические предпочтения вида. Представители Trophoninae в подавляющем большинстве – стенотермные организмы [25]. *T. muricata* – один из немногих эвритермных представителей Trophoninae, что важно учитывать для выводов о степени его родства с *T. breviata*.

Характерная для Чёрного моря структура вод позволяет существовать бореальной бентофауне и флоре на сравнительно небольших глубинах. Холодный промежуточный слой (ХПС), расположенный на шельфе на глубинах 45 – 150 м, формируется за счёт зимнего охлаждения поверхностных вод и имеет плотность выше, чем у последних, но ниже, чем у расположенного ниже слоя постоянных температур, обладающего более высокой солёностью [6]. Динамические колебания верхней границы ХПС и зимнее охлаждение прибрежных вод позволяют *T. breviata* продвигаться на более мелкие глубины, богатые молодью митилид и другими мелкими двустворчатými моллюсками. Невозможность преодолеть температурный барьер ограничивает распространение *T. breviata* на мелководье, а наличие большого количества потенциальных жертв создаёт повышенные концентрации вида у этого барьера. Экологические данные, наряду с прямыми измерениями температур, позволяют подтвердить стенотермность *T. breviata*, для которого жизнедеятельность в Чёрном море возможна при температурах, не превышающих 8.5°C. При температурах ниже 7.2°C *T. breviata* также не обнаружен, что позволяет охарактеризовать его как узкостенотермный холодолюбивый вид. Вероятно, у *T. breviata* не только полный жиз-

ненный цикл и, в первую очередь, гаметогенез, но и просто процесс жизнедеятельности индивида могут протекать в узком диапазоне температур. В Средиземном море таких низких температур нет; даже в Мраморном море, где температура воды в поверхностном слое зимой опускается до 8°C, летние температуры выше, чем в Чёрном море. В структуре вод Мраморного и Эгейского морей также присутствует ХПС, располагающийся глубже 40 – 50 м. Поэтому все особи *T. breviata*, чьи изображения приведены на сайте www.conchology.be, собраны на глубинах 80 – 85 м, что соответствует глубине максимальной численности вида в Чёрном море. В средиземноморской биогеографической провинции распространение *T. breviata* ограничено Мраморным морем и непосредственно прилегающим к нему северным участком Эгейского моря. Не исключено, что при более высокой по сравнению с Чёрным морем солёности, в морях северо-восточного Средиземноморья *T. breviata* может существовать при несколько более высоких температурах, чем вышеуказанный максимум. Осенне-зимнее охлаждение прибрежных вод Чёрного моря позволяет *T. breviata* проникать на меньшие глубины – до 25 м, а, возможно, и меньше. Пустые раковины *T. breviata* были собраны на глубине 5 м; есть сведения об их обнаружении в выбросах на пляжах. Попадание раковин на мелководье может объясняться и турбулентным переносом штормовыми волнами, и перемещением раками-отшельниками.

Экоформы и таксономия. Несмотря на то, что ареал *T. breviata* достаточно ограничен, этот вид обладает столь высокой степенью конхологической вариабельности, что его крайние формы могли бы быть отнесены к разным видам. Даже экземпляры из одной пробы, особенно из комплекса верхней границы распространения, демонстрируют большие различия конхологических характеристик. При этом экземпляры *T. breviata* из этой зоны достигают наиболее крупных размеров, и их раковины

чаще пигментированы, даже в районах, где отсутствуют красные водоросли [22]. Причиной такого конхологического разнообразия является, очевидно, разнообразие биоценозов и объектов питания.

В начале 20 века самые плотные скопления *T. breviata* были зарегистрированы в СЗЧМ на филлофорном поле Зернова [13]. Обитающие здесь особи характеризовались интенсивной красно-коричневой окраской, что связано с мощным развитием красных водорослей. Биоценоз красных водорослей был одним из наиболее продуктивных в Чёрном море [7]. Существенное сокращение запасов филлофоры в третьей четверти 20 века вплоть до практического исчезновения биоценоза на большей части СЗЧМ повлекло за собой существенное сокращение местной популяции *T. breviata*. Соответственно, характерная для поля Зернова форма с рельефными рёбрами и интенсивной красно-коричневой окраской встречается гораздо реже, чем в сборах, которыми располагал К. О. Милашевич [22]. Характер имеющихся сборов дал основание К. О. Милашевичу усомниться в том, что экземпляры, имевшиеся в распоряжении автора описания вида *T. breviata*, являются типичными для вида, и он описал два, по его мнению, редких варианта, которые фактически соответствовали оригинальному описанию. Экоморфы, у которых «вместо продольных рёбер раковина снабжена многочисленными тонкими неправильными пластинками; местами замечаются варикозные утолщения» – var. *striata* и с характерным «молочно-белым цветом» – var. *lactea* [13, стр. 105], фактически встречаются чаще и соответствуют тем изображениям *T. breviata*, по которым известен вид [1, 10, 26, 28]. В данном случае логика, которой руководствовался К. О. Милашевич, привела к появлению избыточных терминов.

В описании *T. breviata* Ф. Джеффрис [27] указывал в качестве его ближайшего родственника *T. muricata*, который характеризуется более скульптурированной раковиной. В монографии по истории черноморских гастро-

под Л. Б. Ильина посчитала возможным объединить оба таксона в один вид с присвоением *T. breviata* ранга подвида [8]. Основанием для такого объединения послужило то, что среди доступных ей для изучения 5 экз. *T. breviata* большинство имели раковину с развитой скульптурой. Сравнительный анализ конхологических особенностей *T. breviata* с близкородственными и географически близкими видами [22] показал, что по морфологии раковины более близкими видами являются *T. barvicensis* и *T. droueti*. Оба последних вида, как и *T. breviata*, обитают преимущественно в холодных водах. *T. muricata* встречается в широком диапазоне глубин от 10 до 2000 м (единично), предпочитая сравнительно тёплое средиземноморское мелководье (20 – 40 м) в непосредственной близости от биоценоза кораллов [28]. Существенные различия температурного режима на указанных глубинах позволяет характеризовать его как эвритермный вид. При этом возможность обитания на больших глубинах, где температура постоянно составляет 12 – 13°C, свидетельствует о его бореальных корнях. Однако обильная кормовая база мелководья стимулировала адаптацию *T. muricata* к более высоким температурам. По нашим данным, именно невозможность преодоления температурного барьера не позволяет *T. breviata* освоить черноморское мелководье, при том, что он успешно адаптировался к пониженной солёности. Такие экологические различия свидетельствуют в пользу самостоятельности обоих видов. Маловероятно, чтобы вид, приспособившийся к обитанию на малых глубинах с высокими температурами, утратил такую важную адаптацию в процессе колонизации нового пространства.

Окончательные выводы о степени родства четырех вышеуказанных видов могут быть сделаны на основе генетического анализа, но географические, экологические и конхологические отличия свидетельствуют в пользу их самостоятельности.

Выводы 1. *T. breviata* является холодолюбивым stenothermным видом с бореальными корнями. Современное распространение вида ограничено Чёрным и Мраморным морями и частью Эгейского моря, непосредственно примыкающей к проливу Дарданеллы (Чанаккале), что даёт основание отнести его к средиземно-морско-бореальным видам. **2.** Глубины постоянного обитания *T. breviata* (45 – 150 м) контролируются распространением холодного промежуточного слоя и колебанием его верхней границы. Обнаружение его на меньших глубинах (до 25 м) связано с процессами осенне-зимнего охлаждения прибрежных вод и объясняется сезонными миграциями. Установленная нижняя граница распространения вида (158 м) обусловлена биотическими и абиотическими факторами, которые лимитируют развитие объектов питания. **3.** Распределение *T. breviata* характеризуется двумя пиками численности: максимальные показатели связаны с ядром биоценоза фазеолины (80 м), второй пик приурочен к зоне максимума встречаемости моллюды мидии (50 м). **4.** *T. breviata* обнаружен в пределах 10 биоценозов Чёрного моря, что, несмотря на stenothermность, позволяет харак-

теризовать его как вид с достаточно широкой экологической валентностью. **5.** Обитание *T. breviata* в зоне распространения рыхлых, преимущественно илистых, грунтов не означает, что он является пелофильным видом. **6.** В связи с исчезновением биоценоза филофоры в зоне обитания *T. breviata*, растительный субстрат (красные водоросли) в настоящее время имеет существенно меньшее значение, чем в начале 2000-х годов. Это обстоятельство определило изменения во внутривидовой структуре *T. breviata*, уменьшив встречаемость интенсивно пигментированных особей с выраженной скульптурой. **7.** Наибольшая вариабельность *T. breviata* характерна для комплекса верхней границы распространения вида, что связано с разнообразием биоценозов и объектов питания. **8.** Особенности морфологии раковины, биогеографические и экологические данные подтверждают видовую самостоятельность *T. breviata*.

Благодарности. Автор признателен коллеге Н.К. Ревкову (ИнБИОМ, Севастополь) за представленную возможность изучить экземпляры *T. breviata* из рабочей коллекции, а также анонимным рецензентам, чьи ценные замечания позволили улучшить качество статьи.

1. Алексеев Д.О. Морские брюхоногие моллюски России: Краткий иллюстрированный каталог раковин морских брюхоногих моллюсков России. – М.: Изд-во ВНИРО, 2003. – 254 с.
2. Анистратенко В.В. Определитель гребнежаберных моллюсков (Gastropoda Pectinibranchia) фауны Украины. Ч.1. Морские и солоноватоводные. / Вестник зоологии. – 1998. – Отд. вып. (Suppl.) N.8 – С. 3 – 65.
3. Бондарев И. П. Морфогенез раковины и внутривидовая дифференциация рапаны *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) // Ruthenica – 2010. – 20 (2). – С. 69 – 90.
4. Бондарев И. П. Ломакин И. Э. Переходная зона между шельфом и материковым склоном северной части Чёрного моря: ландшафтный подход // Геология и полезные ископаемые Мирового океана. – 2010. – N3. – С.57 – 64.
5. Голиков А. Н., Старобогатов Я. И. Класс брюхоногие моллюски – Gastropoda Cuvier, 1797 / Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1972. – С. 65 – 166.
6. Зайцев Ю. П. Введение в экологию Чёрного моря. – Одесса: «Эвен», 2006. – 222 с.
7. Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. – М.: Издательство АН СССР, 1963. – 739 с.
8. Ильина Л. Б. История гастропод Чёрного моря. – М.: Наука, 1966. – 228 с.
9. Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Чёрного моря. – Киев, Наук. думка, 1975. – 247 с.
10. Кантор Ю. И., Сысоев А. В. Морские и солоноватоводные брюхоногие моллюски России и сопредельных стран: иллюстрированный каталог // М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2006. – 371 с.
11. Киселёва М. И. Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1981. – 165 с.
12. Киселева Г.А., Пасынков А.А., Степняк Ю.Д. Макробентос акватории острова Змеиный и придунайского взморья // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь, 2002. – 12: 157 – 173.
13. Милашевич К. О. Моллюски русских морей. Том I. Моллюски Чёрного и Азовского морей // Фауна России и сопредельных стран. Петроград, 1916. – 312 с.

14. 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.
15. Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря. / Заика В. Е., Киселёва М. И., Михайлова Т. В., Маккавеева Е. Б. и др. - Отв. ред. В. Е. Заика: Киев: Наук. думка, 1992. – 248 с.
16. Невесский Е. Н., Невесская Л. А. О составе фауны и особенностях развития Азово-Черноморского бассейна на последних этапах его истории // Доклады АН СССР. – 1960. – 136 (5). – С.1193 – 1196.
17. Несис К. Н. Зоогеографическое положение Средиземного моря // Морская биогеография. – М.: Наука, 1982. – С. 270 – 299.
18. Синегуб И. А. Сообщество *Terebellides stroemi* Sars (Polychaeta) на Черноморском шельфе Кавказа и Крыма // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь, 2008. – 12. – С. 371 – 377.
19. Чухчин В. Д. Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1984. – 176 с.
20. Ballard R. D., Coleman D. F., Rosenberg G. D. Further evidence of abrupt Holocene drowning of the Black Sea shelf // Mar. Geol. – 2000. – 170. – P. 253 – 261.
21. Bondarev I. P. Submarine Landscape of the North Black Sea continental shelf-slope transitional zone // 5th Plenary Meeting and Field Trip of project IGCP 521 – INQUA 0501. (Istanbul, Izmir, Aug. 22-31, 2009): Extended abstr. – Izmir, 2009. – P. 34 – 35.
22. Bondarev I. P. *Trophonopsis breviatus* (Jeffreys, 1882) (Gastropoda Muricidae Trophoninae): variability and relative species // Xenophora. – 2011. – 136. – P. 1 – 4.
23. Demir M. Shells of Mollusca Collected from the Seas of Turkey // Turk J. Zool. – 2003. – 27. – P. 101 – 140.
24. Egorov R. V. Trophoninae (Muricidae) of Russian and adjacent waters // Ruthenica. – 1993. – Suppl. 1. – 48 pp.
25. Gomoiu M.-T., Begun T., Teaca A. Macrobenthos distribution along the depth gradient in the Northwestern Black Sea // IGCP 521 – INQUA 0501 4th Plenary Meeting and Field Trip. (Bucharest, Varna, Oct. 4-16, 2008): Extended abstr. Bucharest – Varna, 2008. – P. 34 – 35.
26. Houart R. Revision des Trophoninae d'Europe (Gastropoda: Muricidae) // Informations de la Societe Belge de Malacologie. – 1981. – Serie 9, 1-2. – P. 3 – 70.
27. Jeffreys F. G. Black Sea Mollusca // Annals and Magazine of Natural History. – 1882. – Ser.5. – 10, 60. – P. 425 – 427.
28. Poppe G. T., Goto Y. 1991. European Seashells, 1: Polyplacophora, Caudofoveata, Solenogastrea, Gastropoda. – Verlag Christa Hemmen, Wiesbaden. – 352 pp.
29. Radwin G. E., d'Attilio A. Murex shells of the World: An illustrated guide to the Muricidae. – Stanford, Stanford University Press, 1976. – 284 p.
30. World Register of Marine Species (WoRMS). 2011. – <http://www.marinespecies.org.on>.

Получено 14 июля 2011 г.

Биогеографія і екологія *Trophonopsis breviata* (Jeffreys, 1882) (Gastropoda: Muricidae: Trophoninae).

І. П. Бондарев. Географічний розподіл *Trophonopsis breviata* розглянуто на історичному і екологічному фоні. Приведені і проаналізовані дані про розподіл виду по глибинам і його біоценотичні зв'язки. Установлено, що *T. breviata* зустрічається в складі 10 донних біоценозів Чорного моря. Виявлено, що стенотермність є визначальною екологічною характеристикою, яка лімітує поширення виду. Дані по екології вигляду свідчать про його бореальне коріння. Екологічні особливості *T. breviata* підтверджують його видову самостійність.

Ключові слова: біогеографія, біоценози, екологія, *Trophonopsis breviata*, Чорне море.

Biogeography and ecology of *Trophonopsis breviata* (Jeffreys, 1882) (Gastropoda: Muricidae: Trophoninae).

I. P. Bondarev. Geographical spreading of *Trophonopsis breviata* viewed on the background of its natural history and ecology. Data about the species distribution in the bathymetric range and its biocenotical connections are given and analyzed. It's stated that *Trophonopsis breviata* presents in 10 Black Sea benthic biocenoses. The species stenothermy is the determining ecological character which limits its spreading. The species ecology data evidence for its boreal roots. Ecological data confirm *Trophonopsis breviata* as separate valid species.

Keywords: biogeography, biocoenoses, ecology, *Trophonopsis breviata*, Black Sea