

Обзорная статья
УДК 551.465(262.5)
EDN: UHQGBZ

Роль маргинального биофильтра и климата в экосистемных изменениях Черного моря

В. В. Мельников

*ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
e-mail: sevlin@ibss-ras.ru*

Аннотация

В статье представлен обзор современного состояния знаний о роли маргинального фильтра и климата в экосистемных изменениях Черного моря. Маргинальный фильтр (МФ) – ключевая буферная зона на границе река – море, где основная масса поступающего с суши терригенного материала осаждается и трансформируется. Концепция МФ разработана А. П. Лисицыным, показавшим, что пятиступенчатый фильтр в этой контактной зоне задерживает 93–95 % взвешенных частиц и около 40 % растворенных веществ. Настоящая работа – первый бассейновый синтез, в котором концепция Лисицына применяется не для локальных расчетов потоков, а как инструмент интерпретации каскада экосистемных коллапсов во всем море, дополняя локальные исследования черноморского МФ. Функционирование черноморского МФ как единой геоэкологической буферной системы остается слабо изученным: это море отличается обширным шельфом, мелким пикноклином и сероводородной зоной. Малый объем кислородных вод и зависимость от речного стока делают МФ критически важным для экосистемы. Автор выдвигает гипотезу, что уничтожение биологического блока МФ в 1960–1980-х гг. интенсивными донными тралениями, истребившими филлофорное поле и бентосных фильтраторов, спровоцировало каскадную деградацию: катастрофу на шельфе (1950–1980-е гг.), в открытом море (1980–1988 гг.) и коллапс всей экосистемы (1988–2000 гг.). Однако сдвиг к новому состоянию (с 2000 г.) связан уже с климатом: потепление вызвало исчезновение холодного промежуточного слоя (2019 г.), в котором обитали бореальные реликты – ключевые таксоны кормового зоопланктона и промысловые рыбы. Дальнейшее потепление кардинально изменит экосистему Черного моря.

Ключевые слова: Черное море, маргинальный фильтр, деоксигенация, водные массы, экосистема

Благодарности: работа выполнена в рамках государственных заданий ФИЦ ИнБЮМ по теме 124030100137-6.

Для цитирования: Мельников В. В. Роль маргинального биофильтра и климата в экосистемных изменениях Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2026. № 3. С. 21–37. EDN UHQGBZ

© Мельников В. В., 2026



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

The Role of the Marginal Filter and Climate in Changing the Black Sea Ecosystem

V. V. Melnikov

Institute of Biology of the South Seas of RAS, Sevastopol, Russia

e-mail: sevlin@ibss-ras.ru

Abstract

The paper presents a review of the current state of knowledge regarding the role of the marginal filter and climate in the ecosystem changes of the Black Sea. The marginal filter (MF) is a key buffer zone at the river–sea interface, where the bulk of terrigenous material delivered from land is deposited and transformed. The MF concept was developed by A.P. Lisitsyn, who demonstrated that the five-stage filter in this contact zone retains 93–95% of suspended particulate matter and about 40% of dissolved substances. The study is the first basin-wide synthesis in which the Lisitsyn concept is applied not for local flux calculations, but as an interpretive tool for understanding the cascade of ecosystem collapses across the entire sea, complementing existing local-scale studies of the Black Sea MF. The functioning of the Black Sea MF as an integrated geoecological buffer system remains poorly understood: this sea is distinguished by its extensive shelf, shallow pycnocline, and hydrogen sulphide zone. The limited volume of oxygenated waters, together with its dependence on river runoff, renders the MF critically important for the ecosystem. The author hypothesises that the destruction of the biological block of the MF in the 1960s–1980s by intensive bottom trawling, which eradicated the *Phyllophora* field and benthic filter-feeders, triggered a cascading degradation: a disaster on the shelf (1950s–1980s), a disaster in the open sea (1980–1988), and a collapse of the entire ecosystem (1988–2000). However, the shift to a novel state (>2000) is already linked to climate: warming caused the disappearance of the Cold Intermediate Layer (2019), which had harboured boreal relicts – key forage zooplankton taxa and commercial fish species. Further warming will fundamentally alter the Black Sea ecosystem.

Keywords: Black Sea, marginal filter, deoxygenation, water masses, ecosystem

Acknowledgements: The study was performed under state order on the IBSS RAS topic no. 124030100137-6.

For citation: Melnikov, V.V., 2026. The Role of the Marginal Filter and Climate in Changing the Black Sea Ecosystem. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, (3), pp. 21–37.

Введение

Вопросам изучения контактной зоны река – море посвящено большое количество работ, среди которых следует упомянуть фундаментальные монографии Г. В. Лопатина ¹⁾, Н. В. Самойлова ²⁾, Г. И. Шамова ³⁾, Г. А. Максимовича ⁴⁾, А. И. Симонова ⁵⁾, О. А. Алекина ⁶⁾, М. И. Будыко и А. А. Соколова ⁷⁾, Н. М. Страхова ⁸⁾, Ю. П. Зайцева [1], В. В. Гордеева [2]. В монографии академика А. П. Лисицына «Осадкообразование в океанах» ⁹⁾ показано, что более $\frac{3}{4}$ всего осадочного материала поступает в океан с речным стоком. В монографии В. С. Савенко «Химический состав взвешенных наносов рек» [3] обобщены существующие материалы по геохимии твердого речного стока.

В работе «Маргинальный фильтр океанов» А. П. Лисицын [4] впервые сформулировал концепцию, согласно которой в зонах смешения речных и морских вод возникают естественные маргинальные фильтры (МФ), которые задерживают 90–95 % взвеси, 80 % загрязнений и других растворенных веществ, поступающих в море ¹⁰⁾ с речным стоком [2]. В потоке вод до МФ преобладают взвешенные вещества, а после него – растворенные. Очистка речных вод повсеместно пятиступенчатая [4]; две первые ступени – физическая и геохимическая – включают *гравитационное осаждение и коагуляцию* глинистого вещества – сильного сорбента. При прохождении третьей ступени очистки происходят *сорбция и десорбция* органических и неорганических соединений вследствие формирования новых мощных сорбентов из органического вещества и оксигидратов железа. Четвертая ступень – биофильтр, который обычно связан с переводом растворенных веществ во взвеси (клетки фитопланктона). На последней, пятой ступени очистки вод происходит механическая фильтрация всей взвеси зоопланктоном, который производит комки-пеллеты, выпадающие в донные осадки. Таким образом, МФ защищают морские воды от непосредственного воздействия антропогенных загрязнений, поступающих с речными водами.

В настоящее время наиболее детально описаны маргинальные фильтры арктических морей: Карского, Белого и Баренцева [4–7]. Исследованы особенности многолетних изменений МФ р. Волги [8]. Эти работы показали, что каждое море имеет свои особенности формирования осадочных материалов

¹⁾ Лопатин Г. В. Наносы рек СССР. Москва : Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1952. 366 с.

²⁾ Самойлов Н. В. Устья рек. Москва : Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1952. 526 с.

³⁾ Шамов Г. И. Речные наносы. Ленинград : Гидрометеиздат, 1954. 378 с.

⁴⁾ Максимович Г. А. Химическая география вод суши. Москва : Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1955. 329 с.

⁵⁾ Симонов А. И. Гидрология и гидрохимия устьевых взморья в морях без приливов. Москва : Гидрометеиздат, 1969. Т. 92. 230 с.

⁶⁾ Алекин О. А. Основы гидрохимии : учебное пособие. Ленинград : Гидрометеиздат, 1970. 444 с.

⁷⁾ Мировой водный баланс и водные ресурсы Земли / Под ред. О. Н. Потапова, Н. С. Смирнова, Л. А. Чепелина. Ленинград : Гидрометеиздат, 1974. 638 с.

⁸⁾ Страхов Н. М. Основы теории литогенеза. В 3 томах. Москва : АН СССР, 1961–1963. Т. 1, 212 с., т. 2, 572 с., т. 3, 550 с.

⁹⁾ Лисицын А. П. Осадкообразование в океанах. Москва : Наука, 1974. 440 с. EDN YMJHST.

¹⁰⁾ Гордеев В. В. Речной сток в океаны и черты его геохимии. Москва : Наука, 1983. 160 с.

(речной и ледовый сток, абразия берегов, эоловые взвеси и прочие). Так, в Белом море важную роль играет абразия берегов [9], в Каспийском – вынос в море осадочного вещества реками и выпадение эолового вещества из атмосферы сопоставимы по порядку величин [10]. Обзор современного состояния исследований по геохимии Черного моря приведен в работе В. В. Гордеева [11], в которой показано, что, хотя в это море впадает около 1000 рек, основную часть стока дают крупные реки, поступающие в его северо-западную часть (СЗЧМ).

При значительном объеме локальных исследований, освещающих отдельные аспекты осадконакопления и гидрохимии, функционирование черноморского МФ как целостной геоэкологической буферной системы до сих пор не получило системной оценки. Между тем специфика Черного моря – обширный шельф, мелкий пикноклин, сероводородная зона и критически малый объем кислородных вод – в сочетании с определяющей ролью речного стока делает МФ ключевым регулятором экосистемного гомеостаза всего бассейна. Однако до настоящего времени концепция Лисицына применялась в черноморских работах преимущественно для локальных расчетов потоков взвешенного вещества и почти не использовалась как инструмент объяснения каскадных общесистемных экологических коллапсов.

Цель настоящей работы – на основе концепции А. П. Лисицына выполнить бассейновый анализ и интерпретацию каскада экосистемных коллапсов в Черном море, рассматривая МФ не как периферийную геохимическую зону, а как системообразующий орган гомеостаза, связывающий процессы на шельфе, в открытом море и климатические изменения. В работе выдвигается гипотеза, что разрушение биологического блока МФ в 1960–1980-х гг. в результате интенсивного антропогенного пресса (донные траления, уничтожение филлофорного поля и бентосных фильтраторов, зарегулирование стока) послужило триггером деградации экосистемы, а последовавший в 2000-е гг. переход к новому состоянию был обусловлен уже климатическим фактором – потеплением, приведшим к исчезновению холодного промежуточного слоя и необратимой смене бореальной биоты на теплолюбивые сообщества.

Методы

Для проверки выдвинутой гипотезы о том, что разрушение биологического блока МФ стало триггером каскадных экосистемных коллапсов, а климатическое потепление определило переход к новому состоянию, в работе применен обзорно-аналитический подход. Поскольку исследование представляет собой бассейновый синтез, а не оригинальное экспериментальное или экспедиционное исследование, основным инструментом стал систематический анализ накопленных в литературе количественных и качественных данных за длительный временной период. Такой подход позволил реконструировать хронологию ключевых событий, сопоставить разрозненные локальные наблюдения и выявить причинно-следственные связи между изменениями в МФ, эвтрофикацией, деоксигенацией и биотическими сдвигами.

Настоящая работа представляет собой обзорно-аналитическое исследование, выполненное на основе систематического анализа научной литературы, посвященной МФ Черного моря, его роли в экосистемных процессах и влиянию климатических изменений. Поиск источников проводился в базах данных

РИНЦ, *Web of Science*, *Scopus*, а также в электронных научных библиотеках *eLIBRARY.RU* и *CyberLeninka* по ключевым словам: «маргинальный фильтр», «Черное море», «экосистемные изменения», «деоксигенация», «холодный промежуточный слой», «филлофорное поле Зернова», *Mnemiopsis leidyi*, а также их англоязычным эквивалентам: *marginal filter*, *Black Sea*, *ecosystem collapse*, *deoxygenation*, *cold intermediate layer*, *Zernov's Phyllophora field*.

Временной охват составил период с 1908 г. (первое описание филлофорного поля С. А. Зерновым) по 2025 г. Включены оригинальные исследовательские статьи, обзорные работы, монографии, диссертации и материалы международных конференций на русском и английском языках. Отбор материалов проводился по критериям релевантности тематике (гидрология, геохимия, биология, экология Черного моря), наличия количественных оценок потоков вещества или динамики биоты, а также хронологической последовательности для реконструкции каскада событий.

Для обработки данных применялся метод контент-анализа с выделением ключевых событий (эвтрофикация, деградация бентоса, инвазии, климатические аномалии) и их количественных характеристик. Сравнительно-исторический подход использован для восстановления хронологии экологических изменений и сопоставления состояния МФ в разные периоды (до 1950-х гг., 1960–1980-е гг., 1988–2000 гг., современный этап).

Структура МФ Черного моря

Крупнейшие реки, формирующие сток в СЗЧМ, – Дунай (средний сток ~ 200 км³/год), Днепр (~ 44 км³), Днестр (~ 10 км³) и Южный Буг (~ 3 км³)¹¹⁾. Их сток обуславливает распределение гидролого-гидрохимических свойств, концентрацию биогенных элементов и термохалинную стратификацию вод всего моря. Сток самой крупной реки – Дуная – под влиянием климата и деятельности человека колеблется от 123 до 313 км³/год [1]. В маловодные периоды общая площадь опресненных вод в СЗЧМ составляет 20–40 % акватории СЗЧМ, а в многоводные – до 70 % [1, 12].

До середины прошлого века биологический блок МФ Черного моря занимал почти весь северо-западный мелководный шельф и представлял собой единую геоэкологическую буферную систему, сформированную суммарным действием МФ всех крупных рек. Это был высокоэффективный биологический фильтр, который представлял собой каскадную систему, трансформировавшую мощный речной аллохтонный поток в автохтонную продукцию морской экосистемы. Данный блок состоял из двух контуров: пелагического, производившего биологическую очистку в толще воды (фито- и зоопланктон), и бентосного, обеспечивавшего окончательную очистку речных стоков на разных глубинах.

Пелагический контур МФ до 1950-х гг. был представлен фитопланктоном, зоопланктоном и макрофильтраторами (*Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758)). Фитопланктон выполнял первичный перехват растворенных биогенных веществ, а зоопланктон преобразовывал их в быстро тонущие органические агрегаты (фекальные пеллеты), осаждавшиеся на дно.

¹¹⁾ Джаошвили Ш. В. Реки Черного моря. Тбилиси : Европейское агентство по охране окружающей среды. Технический отчет. 2003. Т. 71. 186 с.

Бентосный контур МФ состоял из трех уровней:

– *прибрежный пояс бурых водорослей* – *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry 2020, *Gongolaria barbata* (Stackhouse) Kuntze 1891, до 2020 г. входивших в *Cystoseira sensu lato*, – располагался от уреза воды до глубины 15 м и выполнял буферную и рециклинговую функции. Бурые водоросли способны поглощать свыше 80 % объема минеральных форм фосфора, содержащихся в морской воде, и ежедневно возвращать в нее до 16 % его максимально поглощаемого потока, что делает их важным фактором регуляции биогенного состава вод [13];

– *мидиевый пояс* (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) располагался на глубинах около 30 м. На одном квадратном километре мидии профильтровывали 15–20 млн м³ воды в сутки ¹²⁾, упаковывая взвесь в тяжелые псевдофекалии. Это поддерживало стабильную прозрачность вод СЗЧМ, высокое биоразнообразие (более 118 видов беспозвоночных и 48 видов рыб [1, 14]) и колоссальную рыбопродуктивность всего западного бассейна. Благодаря этому СЗЧМ была ключевым районом нагула и нереста для таких видов, как скумбрия и пелагида (уловы которой в 1939–1940 гг. составляли 540 тыс. т [15]);

– *филлофоровый пояс* (*Phyllophora* spp.) (25–60 м), известный под названием «филлофоровое поле Зернова» [16–18], до начала 1950-х гг. занимал площадь ^{13), 14)} свыше 10 тыс. км² с биомассой до 10 млн т [1, 19]. Это поле, по мощности своего развития не имевшее аналогов в Мировом океане ¹⁴⁾, являлось главной частью МФ моря – конечным фильтром, осаждавшим взвешенные частицы и стабилизирувавшим донные осадки. Оно выделяло до 2 млн м³ кислорода ежедневно [1], обогащая глубинные воды и участвуя в формировании холодного промежуточного слоя (ХПС).

Суммарная эффективность блоков МФ обеспечивала стабильный вывод загрязняющих веществ из активного круговорота благодаря механизмам обратной связи; высокое биоразнообразие определяло устойчивость системы к колебаниям внешних условий.

Функциональная роль МФ в гомеостазе экосистемы Черного моря

До 1950-х гг. МФ СЗЧМ не был периферийным придатком, а выполнял функцию центрального органа гомеостаза – своего рода «печени» всей экосистемы Черного моря. Определялось это тем, что воды мелководья, охлаждаясь в зимнее время, стекали в открытое море, формировали ХПС и распространялись по всей акватории моря.

В настоящее время нет единого мнения о том, какую роль играет СЗЧМ в формировании ХПС. Ряд авторов склонны рассматривать ее как основной источник вод ХПС [20–24], другие отдают предпочтение открытым районам моря ^{15), 16)}

¹²⁾ Киселева М. И. Донные биоценозы и их биомасса // Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев : Наукова думка, 1979. С. 218–239.

¹³⁾ Морозова-Водяницкая Н. В. Филлофорное поле Зернова и причины его возникновения // Сборник памяти академика Зернова. Москва : Наука, 1948. С. 216–226.

¹⁴⁾ Калугина-Гутник А. А. Фитобентос Черного моря. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с.

¹⁵⁾ Белокопытов В. Н. Термохалинная и гидролого-акустическая структура вод Черного моря : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Севастополь : МГИ НАНУ, 2004. 24 с.

¹⁶⁾ Белокопытов В. Н. Климатические изменения гидрологического режима Черного моря : дис. ... д-ра геогр. наук. Севастополь : МГИ РАН, 2017. 377 с. EDN RYLYT.

[25–29], третьи считают вклад обоих районов приблизительно равным¹⁷⁾ [30]. По разным оценкам, суммарный вклад СЗЧМ в формирование этого слоя в Черном море^{15), 16)} составляет от 18 до 28 % [31]. В течение большей части года воды ХПС на северо-западном шельфе сохранялись, стекая по углублениям рельефа дна в сторону открытого моря. Обычно в ноябре этот слой в СЗЧМ исчезал, замещаясь водами ХПС из открытой части моря, а в январе опять обновлялся^{15), 16)} [32].

Благодаря хорошей аэрации ХПС в те годы глубины открытых центральных районов моря насыщались кислородом, что позволяло рачкам кормового зоопланктона опускаться на недоступные для рыб глубины (ниже 100 м) [33–35]. Все это в комплексе обеспечивало высокую рыбопродуктивность Черного моря и особенно его северо-западного шельфа.

До начала активного антропогенного воздействия зимнее охлаждение и конвективное перемешивание на шельфе СЗЧМ приводило к формированию плотных холодных вод, которые формировались из уже очищенной МФ воды. Они были относительно бедны биогенными элементами и органическим веществом, основная часть которых успевала осаждаться на предыдущих стадиях фильтрации. Таким образом, в этот период из СЗЧМ поступала не просто холодная вода, а вода с заданным низким биохимическим потенциалом.

Экологическая катастрофа на шельфе СЗЧМ (1950–1980-е гг.)

После Второй мировой войны началась промышленная добыча донных водорослей на черноморском шельфе. Она сопровождалась детальными научными изысканиями, определившими промысловые районы и строгие нормативы: для филлофоры рекомендовалась выборочная добыча на четырех участках с трехлетним циклом возобновления, а для цистозиры – еще более жесткий режим с интервалом в 10 лет и сохранением не менее 50 % запасов¹⁴⁾. Однако на практике промысел велся без оглядки на эти рекомендации – в сжатые сроки, без учета воспроизводства и на фоне растущего загрязнения [36–41]. Добыча филлофоры достигла 300 тыс. т, значительно превысив плановые показатели [40], что привело к катастрофе: к концу 1970-х гг. биомасса филлофоры на шельфе резко сократилась с 10 до 1.4 млн т, а к середине 1980-х гг. не превышала 0.2 млн т [1].

Параллельно велась переработка мидий на кормовую муку¹⁴⁾, что вызвало сокращение площади их биоценоза в несколько раз, а биомассы – на порядок [1]. До деградации общая биомасса мидий и устриц на северо-западном шельфе оценивалась в десятки миллионов тонн¹⁸⁾. Расчеты показывают, что до 1950-х гг. сообщества моллюсков, вероятно, профильтровывали от 100 до 300 км³ воды в год – объем, сопоставимый с годовым речным стоком и с общим объемом вод всего шельфа. Это обеспечивало высокую прозрачность воды и устойчивость экосистемы.

¹⁷⁾ Тужилкин В. С. Сезонная и многолетняя изменчивость термохалинной структуры вод Черного и Каспийского морей и процессы ее формирования : автореферат дисс. ... д-ра геогр. наук. Москва, 2008. 46 с. EDN NKRAPL.

¹⁸⁾ Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. Москва : Изд-во Акад. наук СССР, 1963. 739 с.

Катастрофу усугубило возведение каскада плотин в 1950–1960-х гг., перекрывших миграционные пути рыб и приведших, например, к почти десятикратному сокращению уловов осетровых по сравнению с довоенным периодом [15]. Исчезновение биологического блока МФ СЗЧМ обусловило поэтапную деградацию: потоки биогенных элементов, более не задерживаемые фильтром, стали напрямую поступать на шельф, чему дополнительно способствовала химизация сельского хозяйства [42]. Это спровоцировало бурный рост фитопланктона, а затем – первый массовый замор в 1973 г. на площади 3500 км² [1]. На фоне избытка биогенных веществ произошел сдвиг в сторону мелкоклеточных форм фитопланктона, а также видов, склонных к вспышкам численности. Ключевым индикатором этого периода стало массовое развитие миксотрофных динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J. D. Dodge, 1976, чьи «цветения» часто предшествовали заморным явлениям [43]. В зоопланктоне на фоне общего снижения биоразнообразия отмечалось увеличение доли коловраток (*Synchaeta* spp.) и некоторых устойчивых к загрязнению копепод.

В дальнейшем заморы, охватывавшие до 40 000 км², стали регулярными и в 1973–1990 гг. привели к потере 60 млн т биомассы донных животных [1]. Утрата основного нерестилища и исчезновение хищников, выедавших медуз, спровоцировало взрывное увеличение численности желтелых: биомасса медуз аурелий увеличилась с 670 т до 220 млн т, а ночесветки – в десятки раз [1].

Мутные, обогащенные биогенными элементами воды с шельфа стали формировать ХПС с низким содержанием кислорода. Дополнительным негативным фактором стало замедление водообмена в речных системах из-за создания каскада водохранилищ, что привело к «старению» речных вод, многократному росту концентрации загрязняющих и биогенных веществ, а также нарушению переноса наносов [43]. Эти загрязненные воды, распространяясь зимой с ХПС по всему морю, превратили гипоксию и эвтрофикацию из локальной проблемы шельфа в общечерноморскую, окончательно нарушив отлаженный тысячелетиями механизм МФ. В результате в районе СЗЧМ на два-три порядка сократилась численность многих массовых видов – от веслоногих рачков и донных ракообразных (рака-отшельника, крабов) до мальков кефалей и таких донных рыб, как морской язык и морской конек; полностью исчезла заходившая на нагул скумбрия [1]. Отсутствие МФ вызвало всплеск патогенных бактерий, приведший к эпидемиям холеры в прибрежных районах в 1970 г. [1].

Таким образом, уничтожение биологического блока МФ запустило серию разрушительных для всей экосистемы Черного каскадных эффектов: речные биогенные и органические соединения перестали изыматься МФ и стали проходить через СЗЧМ транзитом, поддерживая интенсивное «цветение» фитопланктона и вызывая эвтрофикацию самого шельфа и регулярные заморы. Трансформированный ХПС стал коридором для переноса загрязненных вод. Основное Черноморское течение способствовало распространению этих слабоаэрированных и загрязненных вод по всему морю. Гипоксия и эвтрофикация превратились в общую проблему для всего Черного моря, а не только для СЗЧМ, что предопределило последующую деградацию экосистемы всего моря.

Экологическая катастрофа в открытом море (1980–1988 гг.)

Разрушение МФ стало переломным моментом для всей экосистемы Черного моря. Отключение этого природного фильтра совпало по времени с десятикратным увеличением поступления биогенных веществ с реками Дунай, Днепр и Дон в 1960–1990-х гг. [42]. ХПС, ранее насыщавший глубинные воды кислородом, стал транспортировать биологически активные вещества в открытые воды. Это привело к гиперэвтрофикации [44] и бурному развитию фитопланктона. Массы отмирающего органического вещества начали опускаться к основному пикноклину, где стало не хватать кислорода для их окисления [45]. В результате верхняя граница кислородного слоя сместилась вверх со 130 м в 1955 г. до 90 м в 2013 г. [46]. Процесс деоксигенации усугублялся зарегулированием речного стока плотинами и климатическим сокращением объема поступающей воды.

Подъем верхней границы бескислородной зоны нарушил трофические связи в открытом море: скопления холодноводного зоопланктона, прежде укрывавшегося глубже 100 м, были вытеснены в верхние слои и стали доступны для питания шпроту, что подтверждается моделированием [35]. В 1980–1990-е гг. запасы шпрота выросли на порядок, а содержимое его желудков на 100 % состояло из калянуса *Calanus euxinus* Hulsemann, 1991 [47]. Сокращение численности высших хищников (скумбрии, ставриды), регулировавших численность желтелых, в сочетании с обилием фитопланктона привело к взрывному росту биомассы медуз и ночесветки, что завершило тотальную перестройку пелагической экосистемы.

Общий кризис экосистемы Черного моря (1988–2000 гг.)

Критическим событием, повлекшим необратимые последствия, стала вспышка численности гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 в 1988 г. [48–51]. Вселение этого организма привело к катастрофическому изменению численности и состава зоопланктона, особенно крупных копепод [49–52]. Мнемииопсис активно выедал зоопланктон, икру и личинки рыб. Обилие детрита, а также отсутствие естественных врагов у *M. leidyi* способствовали нарушению трофических связей и катастрофическому снижению запасов базовых промысловых видов – анчоуса и шпрота, добыча которых сократилась более чем на порядок [53].

Успех инвазии *M. leidyi* стал следствием синергии нескольких ключевых факторов: 1) разрушения МФ, ослабившего естественную устойчивость экосистемы; 2) нарушения трофических связей и резкого сокращения запасов основной массы высших хищников (черноморского лосося, скумбрии, луфаря, пелагиды), способных регулировать численность желтелых [15]; 3) гипоксии и эвтрофикации, создавших благоприятные условия для выносливых видов-оппортунистов; 4) климатических аномалий (теплые зимы конца 1980-х гг.), усугубивших ситуацию.

Общий кризис экосистемы Черного моря 1988 г. был не случайностью, а завершающим дестабилизирующим фактором, действие которого стало возможным только после предшествующего разрушения биологического блока маргинального фильтра. Баланс частично восстановился после появления в 1997 г. другого вселенца – гребневика *Beroe ovata* Bruguère, 1789, хищника,

специализирующегося на *M. leidy* [54]. К 2000-м гг. это привело к резкому сокращению численности мнемипсиса [50, 55] и к началу восстановления популяций некоторых массовых копепод, таких как *Acartia clausi* Giesbrecht, 1889 и *Oithona similis* Claus, 1866. Однако по сравнению с исходным состоянием сообщество в целом осталось упрощенным, с повышенной долей мелких форм и вселенцев.

Таким образом, антропогенная деградация подготовила почву для произошедшей катастрофы, а климат определил ее масштаб. Описанная динамика указывает на потенциальную уязвимость других внутриконтинентальных морей, таких как Каспийское и Средиземное, где сочетание климатического потепления и антропогенной деградации экосистем может значительно повысить риск новых инвазий.

Современное состояние экосистемы (с 2000 г.)

Для понимания современного состояния МФ критически важно проанализировать изменения условий среды, произошедшие за последние годы. Эти изменения можно разделить на несколько фаз.

– Вследствие череды аномально теплых зим (2000, 2005, 2010, 2015, 2020 гг.) началось прогревание поверхностных вод, что привело к сокращению толщины ХПС. Вклад вод СЗЧМ в формирование ХПС сократился до 5–10 % (против 20 % в середине XX в.) [56, 57]. Это привело к тому, что «кислородный насос» МФ почти перестал работать. Сокращение поступления биогенов с речным стоком, наблюдавшееся в последние десятилетия, и, как следствие, увеличение прозрачности вод не устранили гипоксию¹⁹⁾ в глубинных слоях Черного моря [14, 57, 58], поскольку установившийся дефицит кислорода поддерживается не столько текущим потоком органического вещества, сколько долговременной перестройкой вертикальной структуры водных масс под влиянием потепления [14, 57, 58].

– Закономерной реакцией биоты стала стремительная «тропикализация» экосистемы: если в 1997 г. было описано 26 видов-вселенцев [59], то к настоящему времени их число превышает 300 [60], а традиционные аборигенные сообщества начали деградировать. На фоне сокращения мидиевых банок [61, 62] расширились ареалы моллюсков-вселенцев (анадара, мия, рапана), а промысловые уловы в российских водах резко снизились со 165–308 тыс. т в 1975–1986 гг. до 18.7 тыс. т в 2009 г. [15].

Переломным моментом в существовании современной экосистемы Черного моря стала остановка «кислородного насоса» МФ в 2019 г. [57, 63]. Потепление привело к исчезновению ХПС в его классическом понимании (с границами 8 °C) и установлению по всей глубоководной зоне изотермии с температурой около 8.7 °C [57, 63]. Это привело к вымиранию холодноводных реликтов, для которых температура ниже 8 °C являлась критическим условием существования [57, 64]. Последствия потепления проявляются в увеличении скорости индивидуального развития шпрота: продолжительность цикла развития уменьшилась с 7 до 2–3 дней [65], а у калянуса *C. euxinus*

¹⁹⁾ Масевич А. В. Динамика кислорода в основном пикноклине Черного моря : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Севастополь : МГИ РАН, 2022. 24 с.

при повышении температуры с 8 до 18 °С срок развития от яйца до взрослой особи сокращается вдвое [66].

Прогнозы указывают на то, что к концу XXI в. произойдет повышение температуры поверхностных вод еще на 3.7 °С [67] и их осолонение (0.18 ‰ / 10 лет), что характерно для внутренних морей, зависящих от регионального баланса пресных вод [57, 68]. В ближайшие 25 лет зона обитания планктона и рыб в глубоководных районах моря может подняться к поверхности еще на 9 м [56].

На современном этапе происходит сложная и противоречивая трансформация МФ Черного моря. Полное восстановление архаичной холодноводной экосистемы в ее исходном виде невозможно из-за фундаментального изменения физических условий (потепление и исчезновение ХПС) и массовой инвазии теплолюбивых видов. Донные зоны МФ СЗЧМ пребывают в разном состоянии:

- эрикариево-гонголяриевые сообщества, обладающие высоким потенциалом к самовосстановлению, демонстрируют наиболее быструю и успешную реколонизацию прибрежной зоны [40, 69, 70];

- к началу XXI в. запасы филлофоры на филлофорном поле Зернова на северо-западном шельфе катастрофически сократились с 10 млн т до 6–50 тыс. т, а его площадь – с 10 до 6.5 тыс. км², что сделало восстановление этого биоценоза маловероятным даже в долгосрочной перспективе [71–73]. Вместе с тем отмечаются признаки восстановления фитобентоса на дне СЗЧМ, выражающиеся в росте его видового разнообразия в 2–3 раза [14, 41];

- запасы мидий восстанавливаются крайне медленно и фрагментарно [61, 62].

В то же время наблюдаемые процессы указывают на начало формирования новой фильтрующей системы, адаптирующейся к изменившимся условиям. Ключевыми предпосылками для этого стало снижение эвтрофикации и введение запретов на донные траления. Быстрое восстановление эрикариево-гонголяриевого фитоценоза и положительная динамика на филлофорном поле свидетельствуют о том, что при снижении антропогенного пресса донный каркас системы сохраняет потенциал к самовосстановлению.

В силу необратимых изменений физико-химических условий и биотического состава формирование МФ, тождественного историческому, невозможно. Вероятным сценарием является становление системы с иной структурой и, предположительно, меньшей буферной емкостью. Вероятнее формирование мозаичной и, возможно, менее эффективной системы, где ключевую роль будут играть быстро восстанавливающиеся прибрежные сообщества бурых водорослей и регенерирующие участки филлофоры. Пелагический контур МФ не исчез, но трансформировался в гибридную систему с новой структурой и функцией. Его буферная способность, вероятно, ниже, а устойчивость к новым возмущениям (например, к дальнейшему потеплению) остается под вопросом.

Заключение

Предлагаемый системный синтез является первым, в котором концепция А. П. Лисицына применена не для локальных расчетов потоков, а как интерпретационный инструмент для объяснения каскада экосистемных коллапсов во всем море в дополнение к существующим локальным исследованиям черноморского МФ.

Исторический МФ СЗЧМ представлял собой не просто буферную зону, а высокоорганизованную экосистему, тысячелетиями поддерживавшую экологический гомеостаз всего морского бассейна. МФ выполнял две жизненно важные функции: биологическую фильтрацию речного стока и ежегодное обогащение кислородом глубинных вод моря через формирование ХПС, создавая уникальный холодноводный биотоп для бореально-арктических реликтов. Уничтожение филлофорного поля и мидиевых банок под воздействием антропогенных факторов привело к необратимой трансформации этой системы, что может рассматриваться как точка бифуркации в ее эволюции. В условиях климатического потепления деградация экосистемы достигла уровня, обусловившего ее переход в новое нестабильное состояние.

Исчезновение классического ХПС с границами 8 °С в 2019 г. и установление изотермии на уровне около 8.7 °С инициировало необратимый процесс вымирания холодноводных видов, составлявших основу традиционной трофической сети. Прогнозируемое повышение температуры на 3–4 °С к концу столетия означает ускорение медитерранизации, что приведет к доминированию теплолюбивых вселенцев и упрощению трофических сетей; росту уязвимости экосистемы к новым инвазиям, болезням и антропогенным нагрузкам; коллапсу традиционного рыболовства.

В условиях надвигающегося кризиса необходимы срочные и решительные меры:

- 1) создание системы непрерывного комплексного мониторинга, в которой исчезновение ключевых видов-реликтов станет окончательным сигналом о необратимости изменений;
- 2) увеличение количества морских резерваций с установлением в них строгого природоохранного режима;
- 3) жесткое ограничение антропогенной нагрузки: сокращение судоходных маршрутов над мелководьями, ужесточение законодательства о добыче полезных ископаемых и кардинальный пересмотр политики изъятия и выращивания живых ресурсов;
- 4) подготовка к социально-экономическим последствиям, прежде всего через интенсивное развитие марикультуры как альтернативы промысловому рыболовству.
- 5) реализация программ по выращиванию морских водорослей, например «Морские экофермы», международный проект *KELP FARMS* (URL: <https://greenmission.ru/kelp-farms>) с целью сохранения морского биоразнообразия и минимизации негативных последствий, связанных с изменением климата и загрязнения среды.

Выполненный анализ позволяет заключить, что деградация биологического блока МФ в 1960–1980-х гг. и климатическое исчезновение ХПС в 2019 г. являются двумя последовательными, необратимыми точками бифуркации в истории экосистемы Черного моря. Восстановление исходного состояния исключено из-за фундаментального изменения термохалинного режима. Дальнейшая динамика экосистемы будет определяться соотношением скоростей реколонизации сохранившихся биотопов и инвазионного давления, что требует перехода от политики восстановления к стратегии адаптивного мониторинга и управления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Зайцев Ю. П.* Введение в экологию Черного моря. Одесса : Эвен, 2006. 224 с. EDN QKSWHL.
2. *Гордеев В. В.* Геохимия системы река–море. Москва : ИП Матушкина И.И., 2012. 452 с.
3. *Савенко В. С.* Химический состав взвешенных наносов рек мира. Москва : ГЕОС, 2006. 175 с. EDN QKGFZW.
4. *Лисицын А. П.* Маргинальный фильтр океанов // *Океанология*. 1994. Т. 34, № 5. С. 735–747. EDN YJGONJ.
5. *Мискевич И. В., Лохов А. С., Чульцова А. Л.* Специфика формирования маргинальных фильтров в приливных устьях малых рек в зимний период на примере реки Солза в Двинском заливе Белого моря // *Успехи современного естествознания*. 2021. № 7. С. 54–59. EDN SJCTKY. <https://doi.org/10.17513/use.37662>
6. *Мискевич И. В., Котова Е. И., Мосеев Д. С.* Исследования маргинального фильтра мезоприливного эстуария р. Индиги в Баренцевом море // *Океанология*. 2023. Т. 63, № 3. С. 496–498. EDN QDECUN. <https://doi.org/10.31857/S0030157423030115>
7. *Котова Е. И., Мискевич И. В., Мосеев Д. С., Чульцова А. Л.* Характеристика маргинального фильтра эстуария реки Индиги в Баренцевом море // *Успехи современного естествознания*. 2022. № 9. С. 39–44. EDN NHIFXR. <https://doi.org/10.17513/use.37890>
8. *Лукашин В. Н., Кравчишина М. Д., Ключиткин А. А., Новигатский А. Н. и др.* Геохимия взвешенного вещества в маргинальном фильтре реки Волги // *Океанология*. 2019. Т. 59, № 3. С. 421–432. EDN AFGVYR. <https://doi.org/10.31857/S0030-1574593421-432>
9. *Гордеев В. В., Лисицын А. П.* Геохимия поверхностного слоя донных осадков Белого моря // *Система Белого моря*. Т. 4. Процессы осадкообразования, геология и история / под ред. И. А. Немировской, В. П. Шевченко, В. Г. Воронцовой. Москва : Научный мир, 2017. С. 571–639. EDN URHDKE.
10. *Система Каспийского моря* / под ред. И. А. Немировской. Москва : Научный мир, 2016. 480 с. EDN ZVPWQP.
11. *Гордеев В. В.* Особенности геохимии речного стока в Черное море // *Система Черного моря*. Москва : Научный мир, 2018. С. 247–286. EDN TUAIOG. <https://doi.org/10.29006/978-5-91522-473-4.2018.247-286>
12. *Северо-западная часть Черного моря: биология и экология* / под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. Киев : Наукова думка, 2006. 702 с. EDN EHCPR.
13. *Егоров В. Н., Мильчакова Н. А., Бобко Н. И., Марченко Ю. Г.* Макрофитоценозы как биогеохимические барьеры гиперэвтрофикации вод минеральным фосфором в акваториях Юго-Западного Крыма // *Морской биологический журнал*. 2025. Т. 10, № 2. С. 3–17. EDN RZTTZJ.
14. *Берлинский Н. А., Деньга Ю. М., Матвеев А. В., Подуст О. С. и др.* Влияние изменчивости условий морской среды на динамику филофорного поля Зернова // *Вісник Одеського національного університету. Географічні та геологічні науки*. 2014. Т. 19, № 2. С. 40–57. EDN UDKSLR.
15. *Фацук Д. Я.* Черное море: взлеты и падения отечественного рыболовства // *Природа*. 2018. № 10. С. 65–79. EDN VCEXMW. <https://doi.org/10.31857/S0032874X0001453-7>
16. *Зернов С. А.* Отчет по командировке в С.-З. часть Черного моря для изучения фауны и собирания коллекций для Зоологического музея Императорской Академии наук (Одесский залив, Днепровско-Бугский лиман, Каркинитский и Джарылгатский заливы) // *Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук*. 1908. Т. XIII. С. 154–166. URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/13452> (дата обращения: 08.08.2026).

17. *Зернов С. А.* Фация филлофоры (Algae-Rhodophceae): Филлофорное поле в северо-западной части Черного моря // Ежегодник Зоологического музея Императорской Академии наук. 1909. Т. 14. С. 181–191. URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/13451> (дата обращения: 08.08.2026).
18. *Зернов С. А.* К вопросу об изучении жизни Черного моря // Записки Императорской Академии наук. Санкт-Петербург, 1913. Серия VIII. Т. 32, № 1. 304 с. URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/16280> (дата обращения: 08.08.2026).
19. *Щанова Т. Ф.* Филлофора Черного моря // Труды института Океанологии. 1954. Т. 11. С. 3–35.
20. *Tolmazin D.* Changing coastal oceanography of the Black Sea. I: Northwestern Shelf // Progress in Oceanography. 1985. Vol. 15, iss. 4. P. 217–276. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(85\)90038-2](https://doi.org/10.1016/0079-6611(85)90038-2)
21. *Ivanov L. I., Beşiktepe Ş., Özsoy E.* The Black Sea cold intermediate layer // Sensivity to change: Black Sea, Baltic Sea and North Sea / edited by E. Özsoy, A. Mikaelyan. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 1997. P. 253–264. (NATO ASI Series ; vol. 27). https://doi.org/10.1007/978-94-011-5758-2_20
22. *Oguz T., Besiktepe S.* Observations on the Rim Current structure, CIW formation and transport in the western Black Sea // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 1999. Vol. 46, iss. 10. P. 1733–1753. EDN XNHWGN. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(99\)00028-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(99)00028-X)
23. *Stanev E. V., Staneva J. V.* The sensitivity of the heat exchange at sea surface to meso and sub-basin scale eddies: Model study for the Black Sea // Dynamics of Atmospheres and Oceans. 2001. Vol. 33, iss. 3. P. 163–189. EDN AMDDHT. [https://doi.org/10.1016/S0377-0265\(00\)00063-4](https://doi.org/10.1016/S0377-0265(00)00063-4)
24. *Beckers J. M., Gregoire M., Nihoul J. C. J., Stanev E. et al.* Modelling the Danube-influenced northwestern continental shelf of the Black Sea. I: hydrodynamical processes simulated by 3-D and box models // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2002. Vol. 54, iss. 3. P. 453–472. EDN LOEFRX. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0658>
25. *Овчинников И. М., Попов Ю. И.* К вопросу о формировании холодного промежуточного слоя в Черном море // Доклады АН СССР. 1984. Т. 279, № 4. С. 986–989.
26. *Овчинников И. М., Попов Ю. И.* Формирование холодного промежуточного слоя в Черном море // Океанология. 1987. Т. 27, № 5. С. 739–746.
27. *Овчинников И. М., Попов Ю. И.* Особенности формирования холодного промежуточного слоя в Черном море при экстремальных зимних условиях // Труды Государственного океанографического института. Москва, 1990. Вып. 190. С. 132–151.
28. *Гертман И. Ф.* Термохалинная структура вод моря // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. IV. Черное море. Вып. 1 : гидрометеорологические условия / под ред. А. И. Симонова, Э. Н. Альтмана. Санкт-Петербург : Гидрометеониздат, 1991. С. 146–195.
29. *Титов В. Б.* Межгодовое обновление холодного промежуточного слоя в Черном море за последние 130 лет // Метеорология и гидрология. 2003. № 10. С. 68–75. EDN PVMAJH.
30. *Еремеев В. Н., Иванов В. А., Тужилкин В. С.* Климатические черты внутригодовой изменчивости гидрофизических полей шельфовой зоны Черного моря. Севастополь : 1991. 36 с. (Препринт / МГИ АН УССР).
31. *Полонский А. Б., Попов Ю. И.* Условия формирования вод холодного промежуточного слоя Черного моря // Современные проблемы океанологии. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. Вып. 8. 54 с.

32. Иванов В. А., Белокопытов В. Н. Океанография Черного моря. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. 210 с. EDN XPERZR.
33. Melnikov V., Minkina N., Melnik L., Pollehne F. Distribution of *Sprattus sprattus phalericus* (Risso, 1827) and zooplankton near the Black Sea redoxcline // Journal of Fish Biology. 2021. Vol. 99, iss. 4. P. 1393–1402. EDN МАССУХ. <https://doi.org/10.1111/jfb.14848>
34. Мельников В. В. Анаэроконтур Черного моря // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2023. Т. 25, № 5. С. 203–218. EDN NJMWPW. <https://doi.org/10.37313/1990-5378-2023-25-5-203-218>
35. Vasechkina E. F., Melnikov V. V. Modeling the structure changes of cold-water copepods *Calanus euxinus* population under the influence of the Black Sea depths deoxygenation // Journal of Marine Systems. 2024. Vol. 246. 104017. EDN JMUYOO. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2024.104017>
36. Евстигнеева И. К., Нехорошев М. В. Морфо-функциональные особенности видов рода *Phyllophora* Grev. в условиях поля Зернова (Черное море) // Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Керчь : ЮГНИРО, 2008. Т. 46. С. 55–63. EDN VSMANL.
37. Калугина-Гутник А. А., Евстигнеева И. К. Долговременная динамика видового состава и структуры донных фитоценозов филлофорного поля Зернова // Экология моря. 1993. Т. 43. С. 90–97. EDN XWPTBJ.
38. Ткаченко Ф. П., Третьяк И. П., Костылев Э. Ф. Макрофитобентос филлофорного поля Зернова в современных условиях (Черное море, Украина) // Альгология. 2008. Т. 18, № 4. С. 423–431. EDN JVOIHF.
39. Миничева Г. Г. Современная морфофункциональная трансформация сообщества макрофитов филлофорного поля Зернова // Альгология. 2007. Т. 17, № 2. С. 171–190.
40. Степаньян О. В. Макрофитобентос Черного и Азовского морей: флористические и экологические аспекты (обзор) // Наука юга России. 2020. Т. 16, № 4. С. 26–38. EDN LHTXOA. <https://doi.org/10.7868/S25000640200404>
41. Степаньян О. В. Филлофорное поле Зернова: к 110-летию уникального открытия в Черном море // Природа. 2019. № 6. С. 62–70. EDN OVLLMQ. <https://doi.org/10.7868/S0032874X19060085>
42. Borysova O., Kondakov A., Paleari S., Rautalahti Miettinen E. et al. Eutrophication in the Black Sea Region. Impact assessment and causal chain analysis. Kalmar : University of Kalmar, 2005. 62 p.
43. Vörösmarty J., Sharma K. P., Fekete B. M., Copeland A. H. et al. The storage and aging of continental runoff in large reservoir systems of the world // Ambio. 1997. Vol. 26, iss. 4. P. 210–219. URL: <http://www.jstor.org/stable/4314590> (дата обращения: 18.08.2026).
44. Mikaelyan A. S., Zatsepin A. G., Chasovnikov V. K. Long-term changes in nutrient supply of phytoplankton growth in the Black Sea // Journal of Marine Systems. 2013. Vol. 117–118. P. 53–64. EDN RFCGQN. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.02.012>
45. Kononov S. K., Murray J. W., Luther G. W. Basic processes of Black Sea biogeochemistry // Oceanography. 2005. Vol. 18, iss. 2. P. 28–35. EDN XLNELH. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2005.39>
46. Capet A., Grégoire M., Stanev E. V., Beckers J. M. et al. Decline of the Black Sea oxygen inventory // Biogeosciences. 2016. Vol. 13, iss. 4. P. 1287–1297. EDN WPQTCZ. <https://doi.org/10.5194/bg-13-1287-2016/>
47. Овен Л. С., Шевченко Н. Ф., Володин С. В. Питание шпрота в разных районах Черного моря // Современное состояние ихтиофауны Черного моря / под ред. С. М. Коновалова. Севастополь : ИнБЮМ НАНУ, 1996. С. 34–38.

48. Шушкина Э. А., Мусаева Э. И. Структура планктонного сообщества эпипелагиали Черного моря и ее изменения в связи с вселением нового вида гребневика // Океанология. 1990. Т. 30, № 2. С. 324–328.
49. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. Экосистема Черного моря / под ред. М. Е. Виноградова. Москва : Наука, 1992. 111 с.
50. Игнатъев С. М., Зуев Г. В., Мельникова Е. Б. Многолетняя динамика состояния популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* Agassiz в районе Севастополя (Черное море) // Экология моря. 2001. Вып. 56. С. 8–12. EDN WIAFPT.
51. Shiganova T., Musaeva E., Arashkevich E., Kamburska L. et al. The state of zooplankton // State of the environment of the Black Sea (2001–2006/7). Istanbul, 2008. Chapter 6. P. 201–246. URL: https://www.blackseacommission.org/Downloads/SOE27032009-2_compressed.pdf (дата обращения: 08.08.2026).
52. Kideys A. E. Recent dramatic changes in the Black Sea ecosystem: the reason for the sharp decline in Turkish anchovy fisheries // Journal of Marine Systems. 1994. Vol. 5, iss. 2. P. 171–181. EDN XYHBMQ. [https://doi.org/10.1016/0924-7963\(94\)90030-2](https://doi.org/10.1016/0924-7963(94)90030-2)
53. Шульман Г. Е., Никольский В. Н., Юнева Т. В., Щепкина А. М. и др. Воздействие глобальных климатических и региональных факторов на мелких пелагических рыб Черного моря // Морской экологический журнал. 2007. Т. 4, № 6. С. 18–30. EDN UIQKNH.
54. Konsulov A. S., Kamburska L. T. Ecological determination of the new stenophora – *Beroe ovata* invasion in the Black sea // Трудове на Института по океанология. Варна : Болгарская академия наук, 1998. Т. 2. С. 195–198.
55. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Динамика возрастной структуры популяций гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* у Кавказского побережья Черного моря в 2000 г. // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря / отв. ред. А. Г. Зацепин, М. В. Флинт. Москва : Наука, 2002. С. 272–288.
56. Çokacar T. Cold intermediate water formation in the Black Sea triggered by March 2022 cold intrusions // Journal of Marine Science and Engineering. 2024. Vol. 12, iss. 11. 2027. <https://doi.org/10.3390/jmse12112027>
57. Мельников В. В., Серебренников А. Н., Масевич А. В., Чудиновских Е. С. Основные закономерности многолетних изменений экосистемы Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2025. № 2. С. 19–35. EDN SUIYJB.
58. Видничук А. В., Коновалов С. К. Изменение кислородного режима глубоководной части Черного моря за период 1980–2019 годы // Морской гидрофизический журнал. 2021. Т. 37, № 2. С. 195–206. EDN UMVMXM. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-2-195-206>
59. Zaitsev Y., Mamaev V. Marine biological diversity in the Black Sea. A study of change and decline. New York : United Nations Publications, 1997. 208 p. (Black Sea Environmental Series ; no. 3).
60. Öztürk B. Non-indigenous species in the Mediterranean and the Black Sea. Rome : FAO, 2021. 106 p. (Studies and reviews (General Fisheries Commission for the Mediterranean) ; no. 87). <https://doi.org/10.4060/cb5949en>
61. Терентьев А. С. Динамика запасов мидии в Керченском предпроливье Черного моря // Труды ВНИРО. Москва, 2007. Т. 147. С. 335–349. EDN TRSFCX.
62. Стадниченко С. В., Золотарев В. Н. Популяционная структура морских двустворчатых моллюсков в районе дельты Дуная в 2007–2008 гг. // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2009. Вып. 20. С. 248–261. EDN XCIVUP.

63. Stanev E. V., Peneva E., Chtirkova B. Climate change and regional ocean water mass disappearance: case of the Black Sea // *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2019. Vol. 124, iss. 7. P. 4803–4819. EDN VLXBEL. <https://doi.org/10.1029/2019JC015076>
64. Мельников В. В. Причины появления и сохранения бореальной пелагической биоты в Черном море // *Известия Самарского научного центра РАН*. 2024. Т. 26, № 5. С. 109–121. EDN WZRCEL. <https://doi.org/10.37313/1990-5378-2024-26-5-109-121>
65. Климова Т. Н., Вдодович И. В., Аннинский Б. Е., Субботин А. А. и др. Влияние некоторых абиотических и биотических факторов на нерест европейского шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) в Черном море в ноябре 2016–2017 гг. // *Океанология*. 2021. Т. 61, № 1. С. 67–78. EDN YEQENK. <https://doi.org/10.31857/S0030157421010081>
66. Сажина Л. И. Рост массовых копепод Черного моря в лабораторных условиях // *Биология моря*. Киев : Наукова думка. 1973. Вып. 28. С. 41–51.
67. Cannaby H., Fach B. A., Arkin S. S., Salihoglu B. Climatic controls on biophysical interactions in the Black Sea under present day conditions and a potential future (A1B) climate scenario // *Journal of Marine Systems*. 2015. Vol. 141. P. 149–166. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.08.005>
68. Белокопытов В. Н., Жук Е. В. Климатическая изменчивость термохалинных характеристик Черного моря (1950–2023 годы) // *Морской гидрофизический журнал*. 2024. Т. 40, № 6. С. 838–852. EDN VQXRRU.
69. Капков В. И., Сабурин М. Ю., Беленикина Ю. А., Блинова Е. И. Восстановление фитоценозов *Cystoseira crinita* (Phaeophyta) и динамика роста макрофитов на искусственных рифах // *Вестник Московского университета. Серия 16. Биология*. 2005. № 2. С. 30–34. EDN KARFIT.
70. Maximova O. V., Moruchkova N. A. Long-term anthropogenic transformation and contemporary state of the North Caucasian macrophytobenthos (Black Sea) // *Oceanology*. 2005. Vol. 45, iss. 1 (Suppl.). P. 168–175. EDN LJCMQT.
71. Мильчакова Н. А., Миронова Н. В., Александров В. В., Рябогина В. Г. Современное состояние филлофорного поля Зернова (Черное море) // *Матеріали XIII з'їзду Українського ботанічного товариства (Львів, 19–23 вересня 2011 р.)*. Львів : Простір М, 2011. С. 306.
72. Мильчакова Н. А., Миронова Н. В., Рябогина В. Г. Морские растительные ресурсы // *Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. Гл. 4. С. 117–139. EDN WPIJMN.
73. Мильчакова Н. А., Миронова Н. В., Александров В. В. Многолетняя динамика филлофорного поля Зернова и перспективы его восстановления // *Вопросы современной альгологии*. 2013. № 2. 2. EDN YLKOJR.

Поступила 10.11.2025 г.; одобрена после рецензирования 03.04.2026 г.;
принята к публикации 30.06.2026 г.; опубликована 30.09.2026 г.

Об авторе:

Мельников Виктор Владимирович, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» (299011, Россия, г. Севастополь, пр-т Нахимова, д. 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0001-6856-0467**, **ResearcherID: N-9219-2014**, **SPIN-код: 2593-7958**, **Scopus Author ID: 57197396948**, sevlin@ibss-ras.ru

Автор прочитал и одобрил окончательный вариант рукописи.