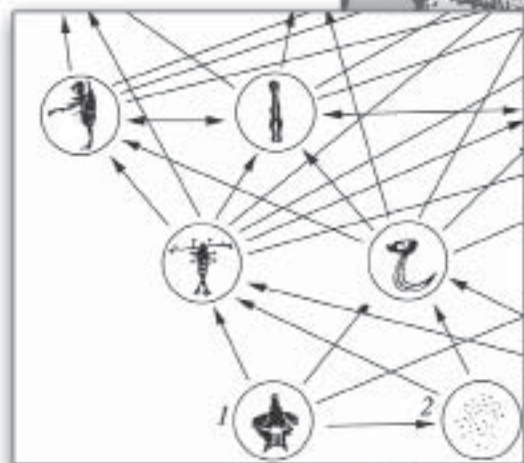


Часть
8

**Экосистема,
биогидроценоз,
гидробиом**



*Хотя организмы могут
интересовать нас в первую
очередь, важно то, что
мы не можем отделить
их от окружающей среды,
с которой они образуют одну
физическую систему.*

Tansley, 1935, с. 284

Концепцию экосистемы предложил А. Тэнсли (Tansley, 1935), хотя, как указывает А.И. Кафанов (2005), еще в 1927 г. К. Фредерикс предложил понятие «холоцен», под которым он понимал совокупность «местных факторов как биотической, так и абиотической природы». Идея единства организма и среды, их взаимосвязи является в экологии центральной. Организмы взаимодействуют между собой, они и их ассоциации находятся в постоянной связи со средой, вне которой их существование невозможно. Существование любой системы поддерживается за счет внешних источников энергии, находящихся вне системы. Для биотических систем имеет значение и то, что «среда» — это также место, куда могут удаляться отходы биологических процессов. А. Тэнсли изначально отметил одну из важнейших характеристик экосистем как «...являющихся, с точки зрения экологии, основными природными единицами на лике Земли» (англ. — *on the face of the Earth*), цит. по (Кафанов, 2005, с. 81—83), вкладывая в понятие экосистемы функционально-хронологический смысл. В дальнейшем наметилась тенденция смещения в понятии экосистемы центра тяжести в сторону ее функционального содержания.

«Любое единство, включающее все организмы (т.е. сообщество) на данном участке, взаимодействующие с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенную трофическую структуру, видовое разнообразие и круговорот веществ... представляет собой экосистему» (Одум, 1975, с. 17).

По Ю. Одуму, в структуру экосистем входят следующие биотические и абиотические элементы:

- неорганические вещества (C, N, CO₂, H₂O), включаемые в круговороты;
- органические соединения, связывающие биотические и абиотические составляющие;
- климат (температура и др., физические факторы);
- продуценты или автотрофные организмы, способные создавать органическое вещество из простых неорганических веществ;
- макроконсументы или фаготрофы, гетеротрофные организмы, главным образом животные;
- микроконсументы, сапротрофы или осмотрофы, гетеротрофные организмы, разрушающие мертвое вещество и высвобождающие неорганические вещества, пригодные для использования продуцентами.

Экосистема обладает свойствами, которые, по мнению М. Страшкрабы (Straškraba, 1996), можно объединить в основные экосистемные принципы (англ. — *basic ecosystems principles*): экосистема накапливает энергию и вещество, запасает информацию, является диссипативной системой, ей присущ рост, дифференциация; экосистемы суть открытые системы со многими прямыми и обратными связями, они ограничены (англ. — *constrained*), способны к поддержанию

гомеостаза, к адаптации и самоорганизации, они когерентны, т.е. взаимосвязаны, согласованы, как внутри себя, так и с другими системами.

Совершенно определенно Ю. Одум утверждает: «Экосистема есть основная *функциональная единица* экологии, поскольку она включает и организмы, и абиотическую среду» (1975, с. 17). Это вполне согласуется с положением Р. Линдемана (Lindeman, 1942) о том, что экосистема — это система физико-химико-биологических процессов, «протекающих в пределах некоторой пространственно-временной единицы любого ранга» (цит. по Гиляров, 1990). Согласно приведенной концепции, пространственный аспект экосистемы совершенно теряет смысл. На основании анализа многочисленных источников А.И. Кафанов (2005) приходит к заключению, что «для экосистемы в ее современном понимании критерии территориальности действительно неприменимы» (с. 85), однако необходимость синтетического представления об экосистеме очевидна. Экосистема должна рассматриваться в двух взаимосвязанных аспектах: хорологическом как естественная часть, единица Лика Земли или биосферы, и как ее функциональная единица. Любая хорологическая категория должна прежде всего характеризоваться определенными границами и единством процессов внутри этих границ. В понятийном смысле такому подходу более соответствует понятие «биогеоценоз». В трактовке В.Н. Сукачева биогеоценоз — это «всякий конкретный участок земной поверхности, в котором сохраняется определенная система взаимодействий живой и мертвой природы» (Сукачев, 1961, цит. по Кафанов, 2005). Понятие «биогеоценоз» вполне совпадает с понятием экосистемы А. Тэнсли. В термине биогеоценоз частица «гео», обозначает Гео = Земля, а не употребляется смысле «наземный». Тем не менее, относительно достаточной точности терминологии велась длительная полемика (Шкарбатов, 1975; Цееб, 1976).

«Можно предложить такое определение биогидроценоза: это участок акватории с однородными на известном протяжении условиями среды, живая часть которых, именуемая биоценозом, состоит из животных, растительных организмов и микроорганизмов, составляющих внутреннее противоречивое единство и находящееся в постоянном движении, развитии и взаимодействии друг с другом и неживыми компонентами, в результате которого происходит определенный тип обмена веществ и превращения вещества и энергии» (Цееб, 1976, с. 104).

Очевидно, что замена приставки «гео» на «гидро» по сути ничего не меняет, поскольку биогеоценоз относится к любым участкам поверхности Земли, будь то суша или водная среда, водный объект. Так, В.Г. Богоров (1974) не видит никаких ограничений применения понятия биогеоценоз для пелагиали океана, а также использует понятие пелагического ландшафта, границы которого в океане довольно раз-

мыты. Безразмерность, ахорологичность экосистемы может быть принята скорее в объяснительном плане. Внемасштабное подобие экосистем должно иметь определенные ограничения. Если рассматривать пенёк в лесу как пример экосистемы (Одум, 1975), то действительно можно выявить последовательность формирования детритных цепей питания, процесс разложения органического вещества. Однако наши знания о лесном биогеоценозе на основании изучения этого объекта будут крайне скудными и ограниченными. Более того, сходные процессы биогенного разрушения древесины происходят в тундровой, лесной, степной экосистемах, но это не дает нам возможности объединить их по данному частному признаку.

Анализ современных представлений о биогеоценозе приводит А.И. Кафанова (2005) к мысли, что в определении биогеоценоза необходимо подчеркнуть следующее: биогеоценоз есть категория биохорологическая, он «считается элементарной биохорологической структурной единицей биосферы» (с. 86), биогеоценоз представляет собой внутренне противоречивое и динамическое единство, которое изменяется во времени; связь между компонентами биогеоценоза строится на обмене веществом и энергией между ними и окружающей средой.

Взгляд на экосистему не только как на функциональную, но и хорологическую единицу фактически отождествляет ее с биогеоценозом. Алимов А.Ф. (2000) отмечает, что «...экосистема может быть представлена как биоразнообразие видов плюс взаимосвязь потоков вещества, энергии и информации» (с. 8). Под биоразнообразием видов здесь, очевидно, понимается вся биотическая компонента экосистемы, которая должна обладать необходимой структурой, в частности, определенными составом и количественным соотношением организмов. Принимая во внимание принцип «всюдности жизни» В.И. Вернадского, можно полагать, что «окружающая среда» для экосистем — это, как правило, соседние экосистемы. Как подметил К.В. Беклемишев (1969) для пелагических экосистем, они, подобно океаническим водам, заключенным в чаше океана, заключены в «чашу» из придонных и неритических сообществ.

Определить границы водного биогеоценоза довольно трудно. На суше, по В.Н. Сукачеву (1967), границы биогеоценоза определяются границами фитоценоза. Это не формальный признак, поскольку, с одной стороны, он характеризует распределение основных автотрофов в экосистеме, а с другой — однородная растительность создает однородные условия среды (Миркин и др., 2001). Если на суше выделить биогеоценозы в пространстве довольно просто, поскольку критерии выделения сходны для всех экосистем —

примат фитоценоза, сходство общей «конструкции» энергетических взаимосвязей, однотипность трофических цепей, берущих начало от фотосинтезирующей деятельности наземных, преимущественно сосудистых растений, то в водных экосистемах все гораздо сложнее. Определяется это двумя особенностями гидросферы — выраженной трехмерностью хронологической структуры и наличием более одного источника энергии. Океан, а тем более малый водоем на суше, обитаем на всех глубинах. Изменение условий освещенности, температуры по вертикали определяет изменение биотической структуры. Средняя глубина океана около 4 км, зона распространения световой энергии солнца около 200 м, следовательно, многие зоны гидросферы должны получать энергию либо в виде готового органического вещества из фотической зоны, либо использовать другие источники энергии.

Исходя из этого, имеются основания для выделения полночленных и неполночленных экосистем (Миркин, 1986). К первым относятся экосистемы, зависящие только от внешнего, первичного источника энергии, за счет которой первичнопродукенты (в наземных фитоценозах — исключительно фотоавтотрофы) создают органическое вещество. Для таких экосистем характерна некоторая замкнутость круговорота веществ. Однако разделение на полночленные и неполночленные экосистемы достаточно условно. Экосистема может обладать определенной внутренней структурой, быть неоднородной. Различные варианты сходных экосистем имеют различную структуру и соотношение элементов внутри функциональных блоков. Так, доля водорослей фитопланктона, перифитона и макрофитов в первичной продукции водотоков и водоемов различна (табл. 8.1).

Таким образом, в «полночленных» биогеоценозах, где присутствуют фотоавтотрофы, есть несколько вариантов распределения доли производства первичной продукции в разных подсистемах (пелагической или донной). В гидросфе-

Таблица 8.1. Доля (%) продукции макрофитов водорослей фитопланктона и перифитона в первичной продукции водоемов и водотоков (по Алимов, 2000)

Водоем, водоток	Средняя глубина водоема, м	Макрофиты	Перифитон	Планктон
р. Рут-Сиринг, США	—	0	100	0
р. Темза, Англия	—	2	8	90
оз. Марион, Канада	2,4	27	61	12
оз. Миколайское, Польша	11	12	6	82
оз. Нарочь, Беларусь	11	38	32	31
оз. Красное, Россия	7	12	8	80
оз. Пяярви, Финляндия	14	18	5	77

Таблица 8.2. Величина первичной продукции в водоемах (по Алимов, 2000)

Водоем	Продукция гO ₂ /м ² × сут
Арктические озера	0,007—0,28
Озера Большеземельской тундры	0,35—3,85
Озера Латгалии и Беларуси	0,28—9,8
Африканские озера	1,2—12,4

ре в целом основная роль в производстве первичной продукции принадлежит микроадсортофам, а среди них — фотоавтотрофам. Существует общая закономерность изменения общего уровня первичной продукции в водоемах, а именно ее возрастание от высоких широт к низким (табл. 8.2).

Продукция в водоемах возрастает от высоких широт до тропиков (10—15° с. ш.), а затем несколько снижается к экватору. Сходная закономерность изменения первичной продукции наблюдается и в океане (Field et al., 1998). Произведенное первичное органическое вещество в экосистеме подвергается разложению с высвобождением энергии, эквивалентной потребленной всеми организмами на обменные процессы. Продукция экосистемы рассматривается (Алимов, 1987)¹ как разность суммарной первичной продукции и деструкции, т.е. затрат на обмен всеми гидробионтами в экосистеме:

$$P_c = P_{pc} - R_c,$$

где P_c — продукция экосистемы, P_{pc} — первичная продукция всех автотрофов, R_c — затраты на обмен всех организмов.

Экосистемы взаимосвязаны, поэтому целесообразно ввести понятие импорта и экспорта органического вещества и заключенной в нем энергии. Если исходить из баланса в экосистеме, то неиспользованное органическое вещество может рассматриваться как экспортируемое (потребляемое в других экосистемах) или депонируемое:

$$P_c = (P_{pc} + I - R_c - E - D),$$

где I — импортируемое органическое вещество, E — экспортируемые органические вещества, D — депонируемое органическое вещество.

В любых экосистемах количество импортируемого органического вещества не равно нулю, а в лотических оно может составлять основную часть потребляемого вещества (Богатов, 1994). Глубоководные термальные экосистемы, метаболизм которых основан на хемосинтезе, некоторую

¹ Речь идет об интегральной продукции сообщества в экосистеме.

долю органического вещества получают и из зон фотосинтеза (Биология гидротермальных..., 2002). Глубоководные океанические донные экосистемы, где отсутствуют первичнопродукторы, полностью зависят от импортируемого органического вещества из экосистем фотической зоны.

Фундаментальным свойством экосистемы является организация потоков энергии (Одум, 1975; Алимов, 2000; Winberg, 1972; Wetzel, 1990). В целом, процесс определяется балансом прихода энергии извне (солнечная энергия, энергия химических соединений, в том числе аллохтонного органического вещества), расхода на производство продукции внутри экосистемы и рассеивания энергии при метаболизме. Балансовый подход предполагает структурирование биотической части экосистемы с выделением крупных трофоэнергетических блоков. Составление биотического баланса и наполнение качественной схемы взаимодействия между отдельными блоками экосистем количественными данными чрезвычайно сложная задача, тем не менее, это было сделано для целого ряда водных экосистем (Алимов, 1987, 2000; Winberg, 1972). Для анализа биотического баланса оз. Дривяты (Беларусь) выделено 11 таких блоков (табл.8.3.)

Общая для всех исследованных первичнопродукторов оз. Дривяты валовая продукция за вегетационный сезон составила 5945,3 кДж/м², суммарная продукция — от бактериопланктона до хищных рыб — 2577,0, а их деструкция —

Таблица 8.3. Биотический баланс оз. Дривяты (по Винберг, 1970)

№	Группа	В	Р	Р
	Первичнопродукторы			
1	фитопланктон	230,3	5024,2	1256,0
2	макрофиты	334,9	418,7	83,7
3	перифитон	29,3	502,4	125,6
	Всего	594,5	5945,3	1465,4
	Деструкторы			
4	бактериопланктон	30,1	1850,6	1850,6
5	зоопланктон фильтраторы	27,6	502,4	753,6
6	зоопланктон хищники	14,4	129,8	190,5
7	бентос нехищный	8,8	27,2	63,2
8	крупные моллюски	62,8	18,8	44,0
9	хищники	2,8	10,5	24,3
10	рыбы мирные	79,5	31,4	125,6
11	рыбы хищные	20,9	6,3	14,7
	Всего	247,1	2577,0	3066,5

Примечание: В — средняя биомасса за вегетационный сезон, кДж/м², Р — продукция, кДж/м² · сезон, R — деструкция, кДж/м² · сезон

3066,5, т.е. ассимиляция, равная сумме продукции и деструкции (5643,4 кДж/м²), практически равна валовой продукции. То, что баланс «сходится», свидетельствует о достаточно полном исследовании всех блоков экосистемы. В данном озере отсутствует приток и сток, поэтому нет необходимости учитывать энергию аллохтонного органического вещества.

Иначе сформированы потоки энергии в Сасыкском водохранилище, в которое был превращен один из причерноморских лиманов, где, кроме двух небольших впадающих рек, пополнение воды происходило из р. Дунай, а также брали воду для орошения. В целом, годовой коэффициент водообмена составлял 1,5—2,5 (Сасыкское..., 1990). Поступление солнечной энергии составляет $380 \cdot 10^{12}$ кДж/год. Доля от общего количества этой энергии, утилизированной в результате процессов фотосинтеза, составляет около 1,6 %. Общее количество аллохтонного органического вещества составляет $1,1 \cdot 10^{12}$ кДж/год, это более 20 % валовой первичной продукции. Оценка роли отдельных компонентов биотического баланса показывает, что основной поток энергии связан с бактериопланктоном и бактериобентосом. Таким образом, для всей экосистемы наиболее важными оказываются не пастбищные, а детритные цепи питания. Сравнивая биотический баланс озера и водохранилища с высоким водообменом, можно увидеть, что роль импортируемого органического вещества в последнем существенно возрастает, изменяя всю «конструкцию» экосистемы.

Высшим трофическим уровнем, как правило, являются популяции рыб. Оценка роли рыбы в энергетическом балансе демонстрирует довольно низкую эффективность экосистем. Как было показано Л.М. Суценой (1961), продукция рыб в прудах, где велики затраты на различные мелиоративные мероприятия, не превышает 0,5—4 % от величины валовой первичной продукции планктона. В естественных водоемах рыбопродуктивность (рассматриваемая в виде вылова рыбы) еще ниже: 0,01—0,02 % от первичной продукции в Мировом океане, 0,1—0,3 % в озерах, водохранилищах, в прудах — 0,5—2,0 % (Бульон, Винберг, 1981). В энергетическом балансе водоемов недостаточно учитывается роль околородных млекопитающих и птиц, хотя она может быть значительной. Например, продукция уток в исландском оз. Миватн за год составляет около 1,2 % продукции зоопланктона. В некоторых африканских озерах водные птицы потребляют 0,75 % продукции зообентоса и зоопланктона (Алимов, 2000).

В морских экосистемах имеются свои особенности потоков энергии. В Черном море можно выделить две экосистемы, принципиально различающиеся по абиотической составляющей: оксибионтную и аноксибионтную. Иссле-

дования основных элементов биотического баланса оксибионтной экосистемы позволяют сделать следующие обобщения (Грезе, 1979):

- первичная продукция планктона ($1,02 \cdot 10^8$ т беззольного сухого вещества в год) направляется по двум главным потокам: а) поедается планктонными фитофагами и б) переходит в детрит и РОВ. Их соотношение 1,32:1;
- вторичная продукция фитофагов планктона потребляется в основном хищным зоопланктоном, за год хищники получают за счет мирного планктона около $5 \cdot 10^6$ т сухого вещества;
- количество пищи для каждого уровня превышает его продукцию примерно на порядок. Суммарная чистая продукция оценивается в $1,12 \cdot 10^8$, продукция фитофагов — $11,5 \times 10^6$, хищников — $1,4 \cdot 10^6$ т сухого вещества в год;
- продукция бактерий составляет $3,14 \cdot 10^7$ т сухого вещества в год. В качестве субстрата для них выступает $7,54 \times 10^7$ детрита, $2,25 \cdot 10^7$ т РОВ.

Балансовый подход применим и к целостной системе океана (Виноградов, 1990), поскольку отдельные экосистемы связаны потоками вещества и энергии. На основании спутникового зондирования и математического моделирования была проведена оценка чистой первичной продукции (англ. — *net primary production*) для биосферы в целом (Field et al., 1998). Вернее сказать, для «поверхностной» части биосферы, поскольку не учитывался хемосинтез на глубине, в том числе в гидротермальных зонах.

Можно видеть определенные закономерности пространственно-временного распределения продукции биосферы. Если на суше с апреля по сентябрь (условное лето в северном полушарии) продукция существенно выше, чем во второй половине года (лето в южном полушарии), то для океана эта закономерность выражена гораздо слабее. В широтном аспекте на суше вместе с океаном выделяется пик в тропико-экваториальной области, меньший пик в области 30—60° с.ш. и еще меньший — в области 30° ю.ш. (рис. 8.1). Для океана практически отсутствует широтное резкое увеличение продукции от 60° с.ш. до 40° ю.ш., при небольшом пике в последней зоне.

Значения показателей биотического баланса тех или иных экосистем необходимо уточнять, однако имеющиеся данные уже позволяют выявить основные закономерности функционирования гидроэкосистем. Одним из фундаментальных обобщений является расчет коэффициента K_2 (доля потока энергии в экосистеме, используемая для образования ее продукции, отношение продукции к ассимиляции) для водных экосистем (Алимов, 1987). Показано, что для экосистем K_2 вдвое ниже, чем для сообществ планктонных

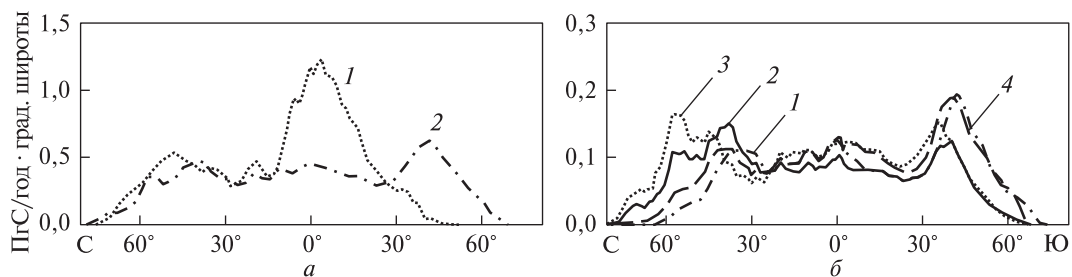


Рис. 8.1. Широтное распределение первичной продукции (ПгС/год · градус широты) на суше и в океане (по Field et al., 1998):

a — на поверхности суши (1) и в океане (2); *б* — в океане: январь—март (1), апрель—июнь (2), июль—сентябрь (3), октябрь—декабрь (4); Пг = $1 \cdot 10^{15}$ (Сезонная информация доступна как карты в www.sciencemag.org/feature/data/982246.shl)

и донных животных, и в 4 раза ниже, чем для популяций. Следовательно, по мере усложнения систем возрастает доля энергии, расходуемой на процессы обмена, относительно таковой, заключенной в биомассе. Для дифференциации и для объединения сходных экосистем, то есть их классификации, необходимы критерии, расположенные иерархически. Наиболее общими являются характер среды, источник и способ получения энергии, образования первичной продукции (табл. 8.4).

По общему характеру среды, абиотических компонентов, все экосистемы можно разделить на эпигейные (наземные или атмобионтные) и водные, локализованные в гидросфере. В последней по условиям обитания вполне четко различаются экосистемы океаносферы и экосистемы водных объектов поверхностного стока. Для океана в целом характерны однородные условия на больших пространствах и наоборот, условия водоемов и водотоков суши характеризуются дискретностью и разнообразием. По источникам поступления энергии экосистемы можно разделить на три группы: первая — где основными первичнопродукентами являются фотоавтотрофы; вторая — где основными автотрофами являются хемосинтетики и третья, где не производится автохтонное органическое вещество, а энергия в виде аллохтонного вещества поступает из других экосистем. Экосистемы с единственным источником энергии в гидросфере практически отсутствуют, поэтому подобное деление основано на преобладающем источнике энергии.

Сочетание указанных признаков позволяет выделить несколько типов водных экосистем. Самые большие по пространственным масштабам — пелагические экосистемы океана. Они объединены единым планетарным биотопом — водной массой океана. Этот биотоп неоднороден по температурным, химическим показателям и разделен на фотиче-

скую и афотическую зоны. Однако различные зоны связаны потоками органического и неорганического вещества, а также потоками живого вещества, вертикально мигрирующими и переносимыми течениями гидробионтами. Для шельфовых экосистем ключевой особенностью является наличие двух границ — с континентами, сушей и океанической областью. В некоторых районах шельфа сток с материков влияет на весь комплекс условий. В отдельный тип

Таблица 8.4. Дифференциация типов водных экосистем на основе их локализации и основного источника энергии

Общий характер среды		Локализация	
		Наземная среда, аэробийонтные условия	А Поверхность материков, островов
Гидросфера		Б	Океаносфера
		В	Водоемы поверхностного стока
Источник энергии		а	Солнечное излучение
		б	Неорганические химические соединения
		в	Органическое вещество
Локализация и особенности условий		г	Водная толща океана вне приконтинентальных вод
		д	Дно океана вне фотической зоны
		е	Зоны восстановительных условий
		ж	Шельфовая зона
		з	Биогенные биотопы
		и	Объекты поверхностного стока со значительным водообменом
		к	Объекты поверхностного стока с незначительным водообменом
Типы водных экосистем			
Ба	Баг	Пелагические	Биотические и топические особенности Включает фотическую, олигофотическую и дисфотическую области Пограничные области между материками и океаном Биогенный биотоп, созданный организмами, трофосимбиотические отношения
	Баж	Шельфовые	
	Баз	Рифовые	
Бб	Ббе	Гидротермальные	Преобладание восстановительных условий, трофосимбиотические отношения на основе хемосинтеза
Бв	Бвд	Донные глубоководные	Отсутствие первичнопродуцентов, зависимость от импортированного органического вещества
Ва В (а + в)	Вак	Лентические	Замедленный водообмен, накопление веществ Значительный водообмен, транзитный перенос веществ
	Вай	Лотические	

следует выделить рифовые экосистемы. Несмотря на то, что многие из них располагаются в прибрежье (барьерные рифы), две характерные особенности этих экосистем заставляют обособить их от других. Первая — биотопогенная деятельность организмов: биотопическая основа всей экосистемы есть продукт жизнедеятельности герматипных кораллов и некоторых других организмов. Вторая — существенная роль симбиотрофии с фотосинтетиками в системе биотических отношений и потоков энергии, хотя в настоящее время поступает все больше данных о значительных масштабах глубоководных рифовых сообществ. В современной гидросфере преобладают окислительные условия и населена она преимущественно оксибионтами, однако есть области, где преобладают восстановительные условия, а первичнопродукентами являются хемосинтетики. Это резко отделяет экосистемы такого типа от всех остальных и наиболее ярко выражены такие признаки в гидротермальных глубоководных экосистемах. Помимо локальных гидротерм, существуют диффузные донные выбросы (сипы) метана, соединений серы и в этих зонах присутствуют сиповые экосистемы. В глубоководных донных экосистемах (за пределами шельфа) первичнопродукенты отсутствуют. Энергетической основой их существования является органическое вещество, поступающее из зон фотосинтеза.

Экосистемы части гидросферы, связанной с поверхностным стоком, очень разнообразны, однако ключевым фактором в таких экосистемах является водообмен. При малом водообмене преобладают процессы аккумуляции, внутренние циклические процессы трансформации вещества. Основной источник энергии — солнечное излучение, автохтонная органика фотосинтетиков является основой трофических цепей. В лотических экосистемах преобладают процессы транзитного переноса вещества автохтонного и аллохтонного характера, много вещества может поступать из наземных экосистем.

Кроме естественных, существовавших и существующих вне сферы воздействия человека, все большее место в биосфере занимают антропогенные экосистемы. Естественные и технозависимые или техногенные водные экосистемы различны. Сукцессионное развитие экосистем техногенных и природных водоемов происходит далеко не одинаково, эти процессы сильно отличаются, что обусловлено рядом специфических особенностей техногенных водоемов. Основными из таких особенностей являются относительно короткое время существования и зависимость от технических факторов, редко достигаемое состояние климакса (Безносков, Суздалева, 2005). Антропогенное воздействие на жизнь биосферы, в частности на водные экосистемы, довольно велико и

постоянно возрастает. Такое воздействие можно разделить на три типа: бытовое в результате деятельности человеческой популяции (сброс сточных вод, рекреация, транспорт и т.п.); производство и добыча продуктов питания в водоемах; функционирование промышленных предприятий, энергетических станций. Если раньше воздействие человека выражалось в изменении факторов существования организмов, т.е. изменении косных элементов экосистем, то сейчас антропогенное влияние все сильнее распространяется непосредственно на биотическую часть экосистемы. Это интродукция новых видов и содействия вселению инвазивных видов, введение в сообщества генетически модифицированных организмов.

Элементами экосистем становятся технические объекты. На этой основе была предложена концепция техно-экологической системы (Протасов и др., 1991; Протасов и др., 1993; Protasov et al., 2009), под которой подразумевается совокупность биотопов природного и техно-антропогенного характера, их биотического населения, объединенных системой прямых и обратных связей, изменяющихся в пространстве и времени. Вряд ли можно согласиться с тем, что техногенные экосистемы принципиально отличаются от естественных, хотя особенности, безусловно, существуют. Так, в пространственном аспекте они лишены определенной «биотопической логики». Если в естественных водоемах литораль сменяется сублиторалью, а затем профундалью со всеми характерными условиями и факторами среды, то в техногенных смена биотопов определяется техническими потребностями. Границы между биотопами резкие, изменение условий среды слабо предсказуемо. Во временном аспекте нарушены естественные сукцессионные процессы. Техноэкосистема не достигает климакса, процессы относительной устойчивости сменяются периодами резких изменений условий и перестроек в сообществах. В биотическом аспекте — в техноэкосистемах складываются условия, неприемлемые для многих аборигенных видов организмов, и в то же время появляются условия, в которых могут обитать виды-вселенцы. Особенно часто это происходит при техногенной термофикации. Расширение масштабов техноэкосистем в гидросфере, как и в биосфере в целом, неизбежно. Фундаментальные знания о структуре и функционировании экосистем различного характера помогут ослабить негативные аспекты этого процесса, а также разработать подходы к управлению техноэкосистемами.

Типизация экосистем наводит на мысль о существовании разнообразных совокупностей экосистем с более или менее сходными свойствами.

БИОМЫ В ГИДРОСФЕРЕ

В основе районирования земной поверхности лежит понятие географического ландшафта. По Л.С. Бергу (1947), географический ландшафт — это совокупность особенностей рельефа, климата, вод, почвенного и растительного покрова, животного мира, результатов деятельности человека, «...которые сливаются в гармоническое целое, типически повторяющееся на протяжении данной зоны Земли» (с. 5).

Каждому ландшафту, так же как и биогеоценозу, присущ свой облик. Еще в 1807 г. А. Гумбольдт отмечал (цит. по Кафанов, 2004а): «Как отдельным органическим существам присуща своя физиономия, так существует и физиономия природы, принадлежащая исключительно одному климату» (с. 491), т.е. в сходных условиях формируются физиономически сходные сообщества. На суше это прежде всего определяется сходством облика растительности. По Гумбольдту, физиономию природы определяют около 20 жизненных форм растений (Кафанов, 2004а). Такую закономерность можно определить как принцип сходного распространения близких жизненных форм или закон соответствия жизненных форм условиям среды А. Гумбольдта. Кроме того, существует сходство функциональных характеристик экосистем, на что указывает Г.А. Заварзин (1994, с. 8): «...ландшафт может быть описан не только физиономически, в стиле А. Гумбольдта, но и химически, по доминированию определенных химических процессов». Идея соответствия состава организмов условиям их обитания не нова. В конце XVIII века Ж.-Л. Бюффон сформулировал общий закон географического распределения организмов, согласно которому географические регионы, разделенные барьерами, населены различными видами животных и растений.

Эколого-биогеографические явления имеют двойственную природу. С одной стороны, различные районы Земли населены различными видами организмов, что создает огромное разнообразие структуры Геомериды, живого покрова Земли, с другой — в сходных условиях, при различном видовом составе, но близком составе жизненных форм образуется довольно ограниченное число физиономически близких группировок, сужая ее ландшафтно-экосистемное разнообразие.

Ландшафт рассматривался Л.С. Бергом как «географический индивид» или «особь». Продолжая эту аналогию с индивидами можно поставить вопрос: что представляет собой «популяция» таких «особей»? Аналогия весьма поверхностная, однако можно полагать, что в состав такой «популяции» будут входить ландшафты, обладающие определенной индивидуальностью, т.е. в целом — разнообразные, но в то же время довольно однообразные, сходные, по-

Гидроэкосистемы не есть просто «мокрая версия» хорошо изученных наземных биомов и биогеоценозов.

Узунов, Ковачев, 2002, с. 239

скольку вошли в состав «популяции». Далее, совокупность таких популяций занимает некий ландшафтный «ареал» — по аналогии с видовым ареалом. Ландшафтные «ареалы» так же как видовые, могут быть дизъюнктивными, т.е. разорванными, островными. Ландшафт следует рассматривать в широком эколого-географическом смысле, не как исключительно наземное явление. Пелагические морские ландшафты представляют собой закономерные сочетания экосистем, так же как прибрежные и другие (Богоров, 1974). Взгляд на ландшафт геоцентричен, на экосистему — биоцентричен. Экосистема функционирует при динамическом взаимодействии потоков вещества, энергии и информации. Ландшафт изменяется, трансформируется во многом за счет биотических процессов.

В соответствии с принципами зональности распределения живых организмов по поверхности Земли (Старобогатов, 1970; Вальтер, 1975; Кафанов, 2004), «ареалы» сходных ландшафтов структурированы и имеют вполне определенное, четкое распространение. На континентах в них довольно хорошо выражена широтная зональность. Основателем учения о географических ландшафтных зонах является В.В. Докучаев (1846—1903)².

«Установив в своих работах над почвами Европейской России тесную зависимость почв от климата, рельефа, растительного и животного мира, Докучаев в 1898 и 1899 годах распространил учение о зональности на весь земной шар и притом не только на почвенный покров, но и на всю природу, включая сюда и человека. Он различает в северном полушарии пять главных естественно-исторических зон или поясов:

- бореальную или тундровую зону;
- таежную или лесную зону;
- черноземную зону;
- зону сухих субтропических стран.

Те же зоны в обратном порядке одевают и южное полушарие» (Берг, 1947, с. 15).

Принцип зонального соответствия условий в том или ином регионе и его биоты обобщен в понятии биома. Как всякое обобщающее понятие, биом получил различные трактовки и интерпретации.

«Главный тип сообщества любого континента, выделяемый по физиономическим признакам, — это и есть биом или формация (биом подразумевает участие и растений, и животных, формация — только растений). ...Сходные листопадные леса умеренного континентального климата распространены в Северной Америке, Европе и Восточной Азии» (Уиттекер, 1980, с. 148).

Лишь в немногих определениях биомов подчеркиваются различия наземных и водных биомов (Старобогатов,

² А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов полагают, что приоритет В.В. Докучаева в определении зональности преувеличен (www.biogeographers.dvo.ru).

2007). Так, Р. Линкольн с соавторами (Lincoln et al., 1984, с. 33) дает следующее определение: «Биом: биогеографический регион или формация, наибольшее региональное сообщество, характеризующееся различными жизненными формами и основными главными видами растений (наземные биомы) или животных (морские)».

Существуют и весьма суженные представления о биоме. В работе Л.А. Зенкевича (1947) мы находим термин «биом», обозначающий животное и растительное население вместе и служащий для определения «биомических комплексов», установленных на основе количественного распределения гидробионтов. К понятию биома прибегают тогда, когда необходим общий взгляд на совокупность группировок различных живых организмов или биоценозов. Так, В.И. Жадин (1950) рассматривал биом как «сложный биоценоз» или совокупность связанных биоценозов в водоёмах: «биом представляет собой исторически сложившееся население водоёма, состоящее из биоценозов, связанных между собой общностью места обитания» (с. 62, курсив наш, А.П.). Приведенные современные определения биома существенно отличаются от исходного, предложенного Ф. Клементсом (Clements, 1916, цит. по Жирков, 2010): наименьшее сообщество, «англ. — *plant-animal formation, the basic community unit*». Различия не столько в масштабах — «наименьшее сообщество» и «биогеографический регион или формация» — сколько в составе: *биотическое сообщество* у Ф. Клементса и *экосистема*, совокупность экосистем, включающая не только биотическое сообщество, но и среду обитания. Сейчас сложно указать пути и причины такой трансформации³, вероятно, для совокупности однотипных экосистем следовало бы предложить и ввести новый термин.

На наш взгляд, наиболее емкое (в рамках современных представлений о данной категории) определение биома принадлежит Ю. Одуму (1975), хотя оно касается только биомов суши: «Региональный климат, взаимодействуя с региональной биотой и субстратом, образуют крупные, легко выделяемые единицы сообществ, называемые биомами. Для каждого биома характерна определенная жизненная форма климатической климаксной растительности». Здесь подчеркивается основное в понятии биома: неразрывная связь биотических и абиотических составляющих ландшафта, наличие характерных жизненных форм и определенная историчность. Было бы неверно полагать, что биом состоит из полностью идентичных экосистем, напротив существует не-

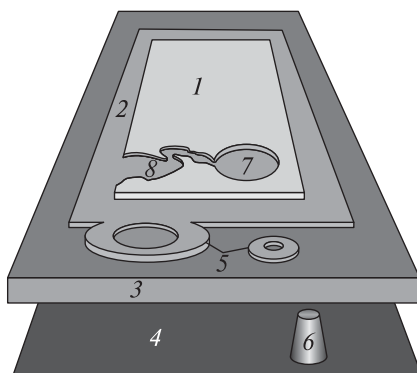
³ И.А. Жирков (2010) полагает, что это произошло вследствие использования понятия и термина в рамках концептуальных положений континуализма.

кая мозаика биогеоценозов (Викторов, 1986; Федоров, Гильманов, 1980). Использование концепции биома, т.е. обобщенного взгляда на распределение ландшафтов-экосистем с определенным усреднением их качеств и свойств, позволяет более системно подходить к районированию биосферы в целом. Именно такой подход используется в глобальных характеристиках биосферных явлений. Он позволяет делать важные экологические обобщения, подобные следующему: «Тундра — это в сущности влажный арктический злаковник» (Одум, 1975, с. 491). Не вызывает сомнения, что разнообразие биогеоценозов в тундре очень велико, однако при определенном уровне обобщения разнообразие экосистем биома равно нулю.

Биом не всегда имеет четко установленные пространственные границы, однако является не меньшей биогеографической реальностью, чем видовой ареал. В экологическом смысле биом представляет собой систему экосистем, элементарных ландшафтов. Именно систему, а не простую их сумму, поэтому обладает определенными эмерджентными свойствами, в настоящее время недостаточно изученными и обобщенными. Эмерджентность не позволяет считать биом просто некоей большой экосистемой или «супер-экосистемой» в смысле простого суммирования малых. Биом должен рассматриваться как один из уровней организации биосферы. Редкое и несистематическое использование понятия биома в гидробиологии выглядит парадоксом при рассмотрении биосферных процессов в их единстве, поскольку понятие биома в биогеографии и экологии суши используется постоянно. Наиболее близки к системному обобщенному взгляду на гидробиом болгарские исследователи Й. Узунов и С. Ковачев (2002). Рассматривая вопрос о биомах гидросферы, они выделяют так называемые «типичные экосистемы»: морские (открытый океан, континентальный шельф, зоны апвеллингов, эстуарии) и пресноводные (лентические или стоячие воды, лотические или текучие воды, заболоченные территории). Коралловые рифы и мангровая растительность — наиболее типичные признаки, характеризующие биом тропической литорали (Кафанов, Кудряшов, 2000). Учитывая основные условия существования биоты и характеристики экосистем, можно предложить обобщенную формулу биома. Для наземных биомов формула может выглядеть следующим образом: климатические условия (температура, влажность) + характер почв + ключевые жизненные формы (экоморфы) организмов + трофическая структура (источники энергии, основные трофические связи) + хорологические характеристики (характер границ, ярусность, стратификация, мозаичность) или в краткой форме — КУ + П + ЖФ + Тр + Х.

Рис. 8.2. Структура биосферы (схема биомов суши и гидросферы):

1 — биомы суши, 2 — прибрежно-шельфовый биом океана, 3 — пелагический океанический биом, 4 — батально-абиссальный донный биом, 5 — биогермовый биом, 6 — гидротермально-сиповый биом, 7 — лимнобиом, 8 — реобиом



Для гидробиомов важны иные, чем для биомов суши характеристики среды, здесь гораздо разнообразнее источники энергии. Формула гидробиома выглядит следующим образом: термические условия + динамика водных масс (интенсивность водообмена, скорость и характер течений) + соотношение окислительных и восстановительных условий + субстрат + ключевые жизненные формы биоты (экоморфы, ценоэкоморфы) + трофическая структура (источники энергии, ключевые трофические связи) + хорология (границы, ярусность, стратификация, мозаичность) или $T + D + OV + C + ЖФ + Tr + X$. Исходя из этой формулы можно представить основные характеристики гидробиомов (табл. 8.5).

В чем состоит необходимость применения самого понятия «биом» в гидробиологии? Биом — это функционально-физиономический тип экосистем, крупная экологическая совокупность и в то же время это крупный элемент биосферы, имеющий свои пространственные характеристики и более или менее выраженные границы. Концепция биома является одной из ключевых в рассмотрении вопросов построения иерархической структуры биосферных связей. Можно выделить семь гидробиомов: пелагический океанический, прибрежно-шельфовый, биогермовый, батально-абиссальный, гидротермально-сиповый, лимнобиом, реобиом. Гидробиомы в совокупности с континентальными биомами и создают собственно живую часть современной биосферы (рис. 8.2).

Гидробиом — категория не только географическая, но и гидробиологическая. Если рассматривать гидробиологию как науку о закономерностях существования определенным образом структурированного живого вещества в гидросфере, то гидробиом выступает как самая крупная структурно-функциональная единица деления гидросферы с ее населением.

Таблица 8.5. Основные характеристики гидробиомов

Биом	Условия среды			Субстрат	Основные жизненные		
	Температура	Водообмен	Течение		Прокариоты	Растения	
Пелагический океанический	Значительная часть глубинных водных масс термически стабильна. В поверхностных слоях выражена широтная зональность температур, нарушаемая течениями	Очень замедленный	Поверхностные, глубинные, вихревые и циркулярные течения, глобальный «конвейер» течений	Водная среда как опора	Взвешенные в воде микроформы	Взвешенные в воде микроформы	
Прибрежно-шельфовый биом океана	Выражена широтная зональность, нарушаемая течениями и апвеллингами	От слабого до интенсивного	Прибрежные течения, апвеллинги, даунвеллинги	Рыхлый и твердый субстрат разной дисперсности, водная среда как опора	Взвешенные в воде микроформы, микроорганизмы на субстрате	Взвешенные в воде микроформы, микро и макроформы на субстрате	
Биогермовый	Высокая, стабильная	Значительный	Прибрежные течения (для окаймляющих рифов)	Зоогенные и фитогенные карбонатные постройки	Взвешенные в воде микроформы, микроорганизмы на субстрате	Хлорофильные симбиотрофы, прикрепленные микро и макроформы	
Батиально-абиссальный	Низкие и стабильные температуры	Замедленный	Слабое	Донные отложения, илы, твердые минеральные породы	Бактериальные пленки на субстрате	Отсутствуют	
Гидротермально-сиповый (Биом восстановительных условий)	Температура флюида до сотен °С. Значительные градиенты температуры	От малого до сильного	Слабое и умеренное	Сульфидные твердые постройки, илы	Симбиоты, бактериальные агрегации, маты, взвешенные в воде микроформы	Отсутствуют	
Лимнобиом	От замерзающих до тропических водоемов. Широтная зональность выражена	Замедленный	Слабые течения, ветровые, сейши	Водная среда как опора. Донные субстраты разной дисперсности и природы, включая высшие растения	Взвешенные в воде микроформы. Микроформы на различных субстратах	Взвешенные в воде микроформы, макрофиты	
Реобиом	От замерзающих до тропических водотоков. Широтная зональность выражена	Очень высокий	От слабого до сильного, всегда хорошо выражено	Донные субстраты различного качества, водная среда как опора	Микро- и макроформы на различных субстратах Взвешенные в воде микроформы	Седентарные микроформы. Макрофиты	

формы		Трофические характеристики		Хорологическая характеристика	
	Животные	Первично-продуценты	Основные трофические связи	Границы, распространение	Ярусность, пространственная сложность
	Взвешенные в воде микроформы, подвижные макроформы, активные пловцы	Микроскопические и субмикроскопические. Хлорофильные фотоавтотрофы	Фотоавтотрофы — первичные фаготрофы (фотичекая область). Детрит— детритофаги (афотическая область)	Весь Мировой океан, широтная зональность выражена, особенно в поверхностных слоях	Выражена глубинная стратификация, разномасштабная гетерогенность, определяемая динамикой водных масс
	Взвешенные в воде микроформы. Плавающие макроформы. Прикрепленные и подвижные формы на различных субстратах	Микроскопические и субмикроскопические плавающие хлорофильные фотоавтотрофы. Хлорофильные седентарные макроформы	Разнообразные пастбищные и детритные цепи питания	Океанические и морские прибрежья, шельфовые зоны	Глубинная стратификация, зональность, связанная с приливными явлениями. Выражена топическая мозаичность. Пространственная сложность высокая и очень высокая
	Седентарные симбиотрофы, хищники, фильтраторы	Симбиотрофы, прикрепленные хлорофильные фотоавтотрофы	Симбиотрофия. Пастбищные цепи питания	Циркумтропическое	Пространственная сложность очень высокая
	Закапывающиеся в грунт, седентарные	Отсутствуют	Детритные цепи питания	Донная глубинная область Мирового океана	Сложность очень малая
	Седентарные и подвижные симбиотрофы	Симбиотрофные и свободноживущие серобактерии	Симбиотрофия, хемоавтотрофы-гетеротрофы	Рифтовые зоны, донные высачивания, островной характер распространения	Высокая сложность в зоне гидротермальных излияний, выражены концентрические структуры
	Взвешенные в воде, активно подвижные и седентарные мезо- и макроформы	Фотоавтотрофы, взвешенные в воде, прикрепленные микроформы, макрофиты	Пастбищные и детритные трофические цепи	Понижения рельефа суши, в которых накапливается вода поверхностного стока	Глубинная стратификация хорошо выражена. Континуальное снижение сложности от прибрежных зон к профундали
	Седентарные, закапывающиеся микро- и макроформы	Седентарные микроформы, макрофиты	Пастбищные и детритные трофические цепи	Понижения рельефа, по которому происходит поверхностный сток	Глубинная стратификация выражена слабо. Изменение сложности по длине водотоков, от берегов к середине потока

Рассмотренная во всей полноте, морская пелагическая экосистема наверняка представляет собой самую большую экосистему на Земле.
Verity et al., 2002, с. 207

ПЕЛАГИЧЕСКИЙ БИОМ ОКЕАНА И МОРЕЙ

Пелагический биом океана представляет собой самую крупную субъединицу биосферы и занимает подавляющую часть всей населенной живыми организмами гидросферы. Площадь океана без шельфовой зоны составляет 335,9 млн. км², объем — 1367,8 млн. км³. Кроме того, это самый большой в вертикальном измерении биотоп: средняя глубина Мирового океана составляет 4000 м, в то время как средняя высота, например, Евразийского континента 900 м. Колоссальные размеры и определяют глобальную роль биома во всей биосфере.

Постепенное широтное изменение поступающей солнечной энергии, а также значительная подвижность водных масс океана создают предпосылки для постепенного и сглаженного перехода основных характеристик условий жизни в океане. Но, как отмечал М.Е. Виноградов (1979), несмотря на то, что количество солнечной энергии, падающей на поверхность океана, изменяется постепенно, картина распределения жизни меняется не столь монотонно, что приводит к возникновению широтной и другой биологической зональности, определенной биономической дискретности. Именно такой подход к пространственной структуре сообществ пелагиали с учетом их дискретно-континуальной природы позволил К.В. Беклемишеву (1969) разработать схему распределения биоценологических комплексов в пелагиали океанов (рис. 8.3).

Во всех (кроме Ледовитого) океанах хорошо выражены субтропические круговороты с центральными структурами вод в их пределах. В эту схему включено несколько крупных пелагических сообществ. Пространственно они образованы глобальной гидродинамической структурой океанов, представляющей собой, по выражению М.Е. Виноградова, интерференцию двух основных типов зональности в океане — широтной и межматериковой.

«Прототип океанского комплекса сообществ включает пару холодных ледово-неритических сообществ, пару умеренно-холодноводных субполярных сообществ и две пары сообществ в круговоротах тропиков (тропических и субтропических). Между сообществами смежных круговоротов находятся вторичные сообщества экотон» (Беклемишев, 1969, с. 75).

Схема К.В. Беклемишева больше соответствует расположению основных океанических комплексов в Тихом океане, меньше — ситуации в Атлантике и еще менее пригодна для Индийского океана. Тем не менее, во всех трех океанах наблюдается основное: выделение антициклональных циркуляций по обе стороны экватора и промежуточных комплексов между ними. Циркумантарктический комплекс присутствует во всех трех океанах.

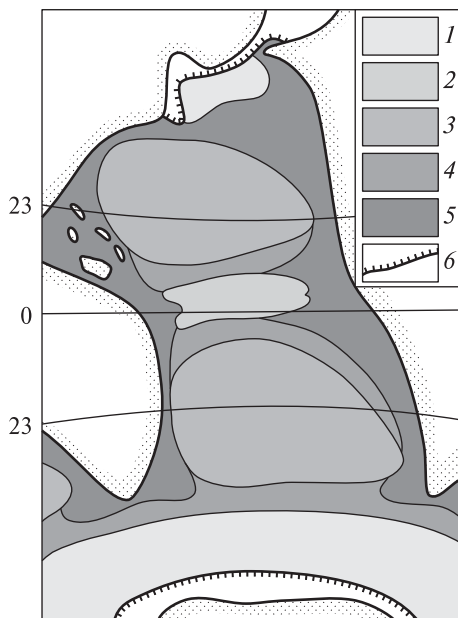
Учитывая большую сложность системы течений в Мировом океане, было бы неверно слишком упрощать биотопическую, а вслед за ней и биологическую структуру пелагиали. В ней существует большое количество иерархически соподчиненных биотопических образований в виде взаимодействующих, но и в то же время обособленных, со своей внутренней структурой, водных масс, течений, круговоротов. Распределение биотопов в пелагиали, добавим — как и в других биомах, является не чисто случайным и мозаичным, а архитектурным, иерархичным с закономерными связями (Беклемишев, 1969; Виноградов, 1979). Архитектоничность возрастает вместе с размерами биотопов. В океане существует множество разномасштабных круговоротов, самыми устойчивыми из которых являются круговороты диаметром около 1000 км. Соответственно, наиболее устойчивыми экосистемами можно считать экосистемы этих круговоротов.

Выделение биоценозов пелагиали характерного масштаба имеет биотопические основания. Распределение энергии по специфическим потокам движения воды имеет 3 пика: первый соответствует масштабам порядка 10 м и связан с передачей энергии при волнении. Второй объединяет масштабы движения водных масс от 5 до 50 км, совпадая с приливами и другими инерционными колебаниями. Третий пик находится в области 1000 км и связан с глобальными различиями в теплоснабжении отдельных участков океана и воздействием крупных барических систем (Мошенко, 2006).

Биотопические особенности биомов выражены в картине ландшафтов. Сложно перенести представления о ланд-

Рис. 8.3. Прототип океанического комплекса пелагических сообществ в полном объеме присутствует в Тихом и Атлантическом океанах (по Беклемишев, 1969). Сообщества:

1 — умеренно-холодно-водные, субполярные; 2 — тепловодные тропические (эвтрофная зона); 3 — тепловодные субтропические (олиготрофная зона); 4 — промежуточные; 5 — дальне-неритические; 6 — холодноводные ледово-неритические



шафте суши или же морского дна в пелагиаль, где единственной средой обитания гидробионтов является водная масса. Любой ландшафт насыщен различными элементами, имеет граничные области между относительно однородными частями. Пелагиаль воспринимается органами чувств человека (наблюдателя, исследователя) как достаточно однородная среда и только инструментальные методы позволяют уловить ее неоднородность.

Водные массы океанов не являются хаотическим смешением вод со случайным населением. Стабильность, скорее повторяемость условий обитания организмов создает предпосылки существования устойчивых сообществ. Некоторых из них можно охарактеризовать таким образом: в южном холодноводном или высокоантарктическом сообществе, общем для всех трех океанов, в составе фитоценоза присутствуют в основном холодноводные неритические виды диатомовых водорослей и хорошо выражена смена состава в разные сезоны года. Для зооценоза характерно отсутствие личинок донных животных. Трофические циклы сбалансированы слабо, велики сезонные колебания численности видов. Тепловодные сообщества тропических круговоротов имеются в экваториальных зонах всех трех океанов. Тропические сообщества стратифицированы, для них характерно снижение продуктивности с востока на запад в связи с постепенным заглублением слоя скачка плотности. С увеличением продуктивности снижается трофическая сбалансированность, возникают резкие колебания численности (Беклемишев, 1969).

Общий состав населения пелагиали океанов составляет тысячи видов. Так, в Тихом океане насчитывается более 1200 видов водорослей планктона. Оценка богатства биоты океана составляет около 275 000 видов (Касьянов, 2002). Если учесть, что за пределами неритических зон океана обитает не более 20 % видов, причем меньшая их часть обитает в пелагиали, а большая связана с дном, то общее видовое богатство пелагического биома можно оценить в несколько десятков тысяч видов. Однако при этом надо учитывать, что личиночные стадии многих донных форм находятся в планктоне. В замкнутом Средиземном море в пелагической флоре и фауне находятся все основные группы океанического планктона, но в связи с тем, что в пелагиали часто встречаются личинки донных животных или нектобентические формы, собственно пелагический планктон имеет черты прибрежно-пелагического. Всего в этом море отмечено более 2100 видов организмов, обитающих в пелагиали (Пелагиаль..., 1989).

Автотрофный блок экосистем биома представлен в основном микроскопическими и субмикроскопическими во-

дорослями, среди которых преобладают перидинеи и диатомовые. Только в некоторых регионах, напр. в Саргассовом море в субтропической северной Атлантике, этот блок представлен макрофитами — бурыми водорослями *Sargassum fluitans*, *S. natans*. Таким образом, автотрофы здесь мелкие планктонные и крупные планкто-нейстонные водоросли. Некоторую роль играют также симбионтные водоросли, обитающие в теле некоторых кишечнорастворимых плейстона.

Освещенность в компенсационной точке, где продукция и деструкция уравниваются, составляет около 1 % от поверхностного освещения. Эта глубина в Тихом океане, например, обычно находится в пределах 80–140 м. Именно в этой зоне происходит активный фотосинтез большинства водорослей планктона. Таким образом, развитие фитопланктона и его продуктивность зависят от соотношения мощности слоя перемешивания и фотического слоя. Массовое развитие водорослей происходит при толщине фотического слоя не менее 1/5 — 1/10 слоя перемешивания (Тихий..., 1967). Применение методов биолюминисценции позволило установить сложную вертикальную структуру пелагических экосистем в разных трофических зонах океана (Гительзон и др., 1992). Для олиготрофных районов характерна нестратифицированная, мало различающаяся по глубине люминисценция. В прибрежных продуктивных районах максимальная интенсивность биолюминисценции наблюдается у поверхности. В эвтрофных районах максимум находится на глубине в десятки метров. В мезотрофных районах часто встречается два максимума — на глубине 20—50 и 60—100 м.

Существование различных широтных комплексов свидетельствует об определенной замкнутости, обособленности макротрофических зон океана. Состав фитопланктона может служить индикатором происхождения и перемещения водных масс. В Тихом океане, хорошо выражено широтное распределение флористических комплексов (Тихий..., 1967). Выделяют несколько типичных зон водорослей планктона: арктическо-бореальную, тропическую, антарктическую. Распределение фитопланктона с учетом его обилия в океанах симметрично относительно экватора. Наибольшая плотность популяций в Тихом океане наблюдается в зоне от Берингова моря до 30—40° с. ш., на юге — от приантарктических вод до 50—60° ю. ш. Кроме широтного снижения численности, характерно уменьшение количества фитопланктона от неритической прибрежной зоны к океанической. В районе Камчатки в прибрежной зоне биомасса достигает весной 1,5 г/м³, а в океанической — 0,025 г/м³. Увеличение обилия фитопланктона отмечается также в приэкваториальных водах.

Основная масса фитопланктона сосредоточена в океане, обычно в верхнем 50-метровом слое, практически не-

зависимо от зон океана. В субтропической и тропической зонах максимум количества фитопланктона чаще всего отмечается у поверхности. На глубинах 75—100 м и больше максимум встречается редко. Вертикальное распределение фитопланктона определяется не только подводной освещенностью, но и характером, интенсивностью перемешивания водных масс, распределением биогенных веществ. Такие водоросли, как *Planktoniella soli*, *Gossleriella tropica* обитают при концентрациях фосфатов не ниже 8 мгР/м³. В центрально-океанических водных массах, где такие концентрации наблюдаются на глубинах более 50 или 100 м, эти диатомовые населяют довольно глубокие слои — 50—100 или 50—200 м. В экваториальных водах, где концентрация фосфатов во всем слое 0—200 м выше указанного порога, они заселяют всю толщу фотического слоя. Для глубинного распределения планктона и фитопланктона в частности важно распределение плотностных границ, поскольку они отмечают мощность и характеристики перемешиваемого слоя. Так, в субантарктическом районе термоклин с апреля по сентябрь находится на глубине около 50 м, к осени опускается и разрушается. В высоких широтах лимитирующим фактором для развития фитопланктона в зимний период является низкая освещенность. В экваториальном и субтропическом регионах освещенность не является лимитирующей, развитие водорослей ограничено присутствием биогенов. Границей распространения водорослей является плотностной максимум, пикноклин, который находится на глубине около 100—200 м. Это слой перемешивания, в котором циркуляция водных масс происходит вместе с организмами планктона.

Количественное развитие и продукция зоопланктона определяется первичной продукцией фитопланктона, поэтому глобальная картина распределения зоопланктона совпадает с распределением первичнопродукторов. Во временном аспекте следует учитывать эффект запаздывания развития пиков численности зоопланктона относительно пиков численности фитопланктона. Этот период задержки может составлять от 1—2 месяцев в высоких широтах до нескольких дней в районах тропических апвеллингов (Виноградов, Шушкина, 1985). При перемещении воды течениями происходит пространственный сдвиг и максимумы развития фито- и зоопланктона могут смещаться на десятки миль. Для холодноводных районов характерно высокое доминирование в зоопланктоне фитофагов и грубых фильтраторов — эврифагов. В весенне-летний период они могут составлять до 80—90 % общей биомассы. В северных районах — это веслоногие ракообразные *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis*, *C. finmarchicus*. В высоких южных широтах — *C. propinquus*, *Calanoides acutus*. В субтропических и тропических

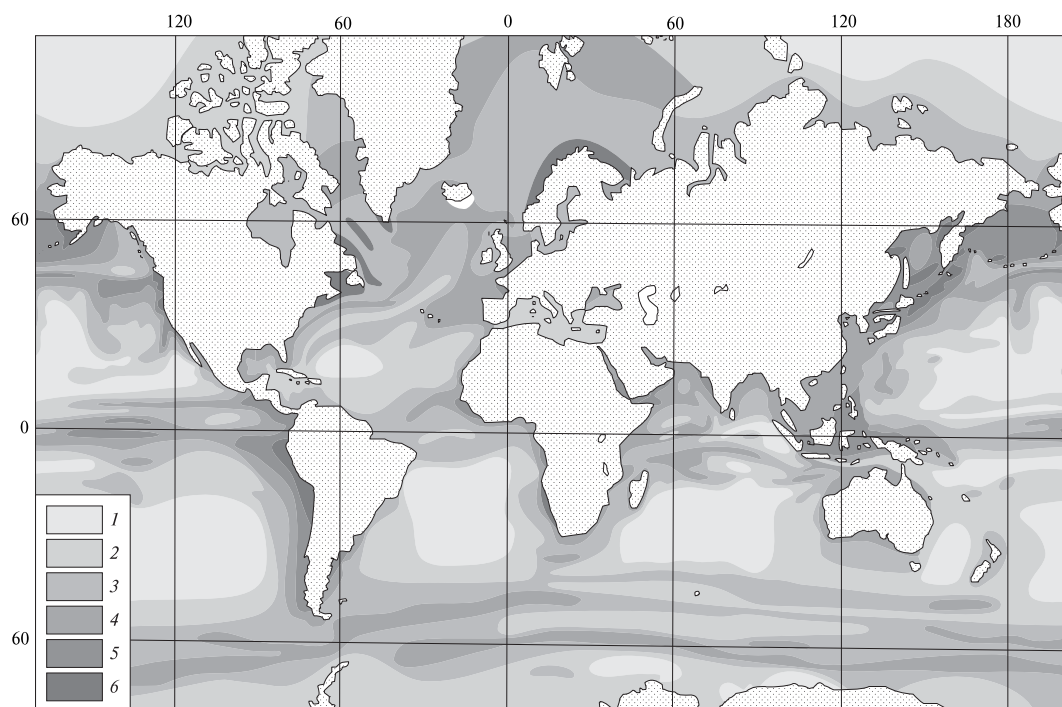


Рис. 8.4. Распределение биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона в верхнем 100-м слое океана (Боговор и др., 1969, по Виноградов, Шушкина, 1985):

1 — <25 ; 2 — 25—50; 3 — 50—100; 4 — 100—200; 5 — 200—500; 6 — >500

районах сообщества планктона смешанные, выраженные доминанты отсутствуют.

Интенсивность продукционных процессов зоопланктона зависит от широты и условий района океана (Виноградов, Шушкина, 1985). В умеренно холодных сообществах, где по биомассе доминирует один-два вида ракообразных с одногодичным циклом развития, максимальная летняя биомасса сопоставима с годовой продукцией. В олиготрофных районах, где основная масса планктона — это эпипелагические виды с коротким жизненным циклом около 2—4 недель, наблюдаемая биомасса на порядок меньше годовой продукции. В холодных олиготрофных водах Центрального арктического бассейна наоборот, циклы развития составляют не один год, продукция за вегетационный сезон (июнь—ноябрь) ниже наличной биомассы. Обилие зоопланктона в разных зонах Мирового океана сильно различается, однако существует усредненная картина распределения биомассы планктона (рис. 8.4). В центральном Арктическом бассейне даже летом биомасса не превышает $30\text{--}60 \text{ мг}/\text{м}^3$. В арктическо-бореальных районах биомасса зоопланктона возрастает до $200\text{--}500 \text{ мг}/\text{м}^3$. В районах, находящихся под влиянием теплых течений (Норвежское море), биомасса может

достигать 1 г/м^3 . В умеренно холодноводных районах Тихого океана, окраинных морях биомасса также высока и может достигать $2\text{—}3\text{ г/м}^3$. Основная масса планктона здесь — это калянусы *C. cristatus*, *Eucalanus bungii*. Наиболее высокие концентрации зоопланктона связаны с полярным фронтом. В субтропической и тропической зонах в экосистемах центральных круговоротов биомасса зоопланктона низка, всего $20\text{—}25\text{ мг/м}^3$, однако годовая продукция здесь намного превышает наблюдаемую биомассу.

В экваториальных районах, особенно в восточных частях океанов, благодаря апвеллингу и фронтальным зонам, где выше первичная продукция, биомасса зоопланктона значительно больше, чем в тропических круговоротах. Она может превышать $50\text{—}100\text{ мг/м}^3$, возрастая в районах фронтов до 200 мг/м^3 . В восточных районах океанов, в зонах фронтов биомасса может достигать $10\text{—}20\text{ г/м}^3$ (Виноградов, Шушкина, 1985). В высоких южных широтах в летние месяцы происходит постепенное перемещение поднявшегося в поверхностные слои планктона с севера на юг. Зона с максимальной биомассой планктона $100\text{—}200\text{ мг/м}^3$ представляет собой узкую полосу, которая движется с севера на юг. Только в некоторых районах (море Скотия, вблизи антарктической дивергенции) биомасса может резко возрастать за счет концентрации криля *Euphausia superba* и достигать гигантских для планктона величин — до 25 кг/м^3 . Районы концентрации криля могут занимать до 15 % антарктических вод.

Таким образом, в Мировом океане наибольшая биомасса и продукция имеет место в бореальных и высокоширотных южных акваториях. В тропических водах это зоны, граничащие с прибрежными апвеллингами, экваториальные океанические апвеллинги, зоны фронтов.

Относительно замкнутые бассейны могут быть высокопродуктивными или, наоборот, обедненными. Пелагиаль Средиземного моря скорее можно отнести ко вторым. Показатели обилия зоопланктона в ней относительно невелики и резко снижаются глубже 200 м (табл. 8.6).

Рыбное население эпипелагиали океанов (верхний перемешанный слой толщиной от десятков метров до 200 м) особым богатством не отличается. Около 30 видов хрящевых и около 120 видов костистых рыб можно отнести к группе постоянно обитающих здесь (Парин, 1979). Мезопела-

Таблица 8.6. Показатели обилия зоопланктона в Средиземном море (по Пелагиаль..., 1989)

Глубина, м	0—50	50—100	100—200	200—300	300—500
Численность, экз/м ³	2217	1341	723	339	122
Биомасса, мг/м ³	50,0	26,0	15,4	5,0	2,5

гическая ихтиофауна на глубине 200—700—1000 м гораздо богаче. Здесь обитает более 600 видов костистых рыб, представленных в основном мелкими формами, которые можно причислить к макропланктону. Для этой зоны характерен «мезопелагиальный эндемизм» на уровне таких крупных таксонов, как семейства, что свидетельствует о значительной эволюционной древности группы. В батипелагиали (от 1000 м до максимальных глубин) видовое богатство снижается, насчитывая немногим более 150 видов.

Существенным элементом нектона и макропланктона пелагиали являются головоногие моллюски. Их обилие определяется обилием фитопланктона и зоопланктона, поскольку все они хищники и являются консументами высокого порядка, скорее всего не ниже четвертого. Непосредственная оценка обилия головоногих, особенно кальмаров, задача довольно трудная по причине их подвижности. По данным К.Н. Несиса (1985), общая биомасса нектонных кальмаров в Мировом океане достигает нескольких сотен миллионов тонн или 20 % общей биомассы нектона, составляющей около 1 млрд. тонн.

Рыбам, как и многим другим обитателям пелагиали, свойственны онтогенетические миграции. Например, размножение океанических тунцов, развитие личинок и мальков происходит в теплой эпипелагиали, а взрослые особи живут обычно на глубине 100—200 м при температуре до 13 °С. Некоторые особо активные рыбы совершают длительные трофические миграции, например меч-рыба (*Xiphias gladius*) была отмечена на глубине до 600 м от поверхности.

В пелагиали довольно четко прослеживается слоистое распределения ее населения, в частности рыб. В верхних горизонтах образуются скопления биомассой до 80 мг/м³, в верхней области мезопелагиали — до 10—20 мг, в нижней части мезопелагиали их биомасса составляет 10 мг/м³ (Парин, 1979). В умеренных и высоких широтах наибольшая биомасса рыб приходится на приповерхностные слои, в тропиках — на более глубокие зоны — 100—200 м.

В пелагический биом входит не только население толщи воды, собственно пелагос, но также гипо-, эпинеuston и плейстон. Приповерхностный слой воды, раздел вода—атмосфера являются специфическим биотопом обитания икры и личинок многих видов рыб, донных беспозвоночных, вегетируют некоторые водоросли. Организмы гипонейстона — мелкие, субмикроскопические и микроскопические формы. В некоторых участках Средиземного моря при изучении гипонейстона в первых 10 см толщи воды были отмечены специфические виды ракообразных *Anomalocera patersoni*, *Labilocera wollastoni*, *Pontella mediterranea* (Cham-palbert, 1971, цит. по Пелагиаль..., 1989).

Эпинеистон и плейстон представлены крупными формами животных. Число видов плейстонных и сопутствующих плейстону форм в океане достигает 100, в основном это кишечнополостные из родов *Physalia*, *Verella*. Границы распространения организмов плейстона размыты под воздействием течений и ветров, однако их основная масса концентрируется именно в средней части океана, контакт с берегом был бы для них губителен. Так, в Тихом океане, между полосой западных ветров вдоль субтропического пояса высокого атмосферного давления концентрируются стаи *Physalia*. Зона ее распространения охватывает центральные районы северного субтропического антициклонического круговорота течений, вдоль линии северной субтропической конвергенции. Эта зона распространения *Physalia* примерно совпадает с зоной распространения правоплывущей *Verella*. Некоторый парадокс в распространении организмов плейстона в океане, основная часть из которых хищники, заключается в том, что под воздействием физических факторов наибольшие их скопления образуются в наименее продуктивных зонах океана. В Тихом океане, например, наибольшие скопления велеллы и физалий находятся между 50 и 20° с.ш. и 10—40° ю.ш. Их стаи могут простираться на много миль. В некоторых районах численность *Physalia* и *Verella* может достигать 1—2 экз/м² поверхности океана. Биомасса плейстона в местах скопления организмов бывает до 1 г/м² (Савилов, 1969), хотя в целом в пелагиали океанов она гораздо меньше.

Важным фактором, поддерживающим высокое обилие кишечнополостных плейстона, является симбиотрофия. В теле хондрофор присутствуют зооксантеллы, первичная продукция которых в определенной мере компенсирует недостаток фагобионтного питания. Продукция этих зооксантелл может использоваться не только в нейстали, но и в толще вод, когда онтогенетические стадии плейстонных кишечнополостных в ходе цикла развития погружаются довольно глубоко, до сотен метров.

В пелагиали океана существует еще один своеобразный биотоп — нейстальная перифиталь, плавник естественный и антропогенный (Синицын, Резниченко, 1981). По данным О.Г. Резниченко, по состоянию на 1975 г. площадь субстрата плавника в Мировом океане составляла 3500 км². К началу XXI века она предположительно возросла не менее чем в 2 раза. Основную часть плавника составляют нефтяные агрегаты, а также различные плавающие предметы антропогенного характера. На этих субстратах обитают различные организмы — гидроидные полипы, плоские черви, мшанки, седентарные многощетинковые черви, усконогие раки, бокоплавцы.

Разнообразие условий, слоистость водных масс определяет неоднородное распределение организмов по вертикали.

Распределение фотоавтотрофных организмов определяется мощностью фотического слоя и глубиной нахождения пикноклина. Соответственно, в зоне обитания первичнопродукторов концентрация органического вещества наибольшая, именно поэтому бактерии в водной толще распределены таким образом, что максимум приходится на зону температурного скачка. Так, в Ледовитом океане максимальная численность микроорганизмов (десятки тысяч клеток на дм^3) была отмечена на глубинах около 150—200 м (Крисс, 1959).

В целом, картина вертикального распределения зоопланктона во всех океанах сходная (Виноградов, 1968), снижаясь от величин биомассы порядка 10—100 мг/м^3 в поверхностных слоях, приблизительно на порядок с каждой 1000 м глубины. Животные планктона способны к довольно значительным вертикальным перемещениям. При этом складывается своеобразная структура перемещения и взаимосвязи живого вещества (Раймонт, 1983), представляющая собой серию циклических перемещений (рис. 8.5).

Вертикальные миграции существенно влияют на структуру сообществ пелагиали. Образуется своеобразная пространственно-временная структура, характерная именно для пелагического биома⁴. При удалении от берегов плотность населения в целом снижается и здесь, на небольшой глубине в светлое время суток видовое разнообразие сообществ мало, а выравненность велика. На глубине или вблизи поверхности ночью видовое разнообразие максимально, а выравненность и общее обилие — на среднем уровне (Волвенко, 2009).

В Мировом океане распространены различные поднятия дна, удаленные от материкового шельфа: банки, подводные горы, пики, гайоты, подводные горные цепи и т.п. Исследования, проведенные в Атлантическом и Индийском океанах на таких поднятиях, вершины которых находились на глубинах от 9 до 1100 м, позволили установить основные особенности распределения гидробионтов в этих районах (Биоокеанографическая структура... 1985). Поднятия дна влияют на структуру и динамику водных масс, что особенно сильно заметно при наличии течений. В районах глубоководных поднятий и банок средней глубины термоклин заглубляется со стороны натекающего потока и приподнимается за ними. В распределении бактериопланктона характерно его скопление в зоне вокруг поднятия, на мелководных поднятиях. Над самими поднятиями, как правило, отмечались минимальные показатели обилия бактериопланктона.

⁴ Нечто подобное, только в гораздо меньших масштабах происходит и в лимнобиоме, что связано с особенностями пространственно-временной организации планктона и нектона в целом.

Над вершинами банок обилие фитопланктона довольно низкое, в то время как за банкой, до десятков миль по течению, на глубине 50 м обилие возрастало на 1/3 относительно среднего по району. Исследования распределения макропланктона в районе банки Дейвис (юго-западная Атлантика) выявили скопления макропланктона вокруг поднятия.

«Над вершиной в уловах сети содержались преимущественно личинки донных ракообразных и моллюсков. Близость вершины этой горы к поверхности (около 100 м) создавала в этом районе своеобразный «остров», сходный по составу макропланктона с мелководьем континентального шельфа» (Биоокеанографическая структура..., 1975, с. 167).

Сгущение планктона объясняется и тем, что поднятия создают преграды вертикальным миграциям. В районах мелководных возвышений с поверхностными течениями, не сопровождаемыми устойчивыми вихревыми образованиями, концентрация макропланктона определяется площадью поднятия, играющего роль «ловушки». Мигрирующий в ночное время к поверхности зоопланктон сносится течением в область поднятия, где в дневное время не может мигрировать в глубину и скапливается над поднятием. В свою очередь, это является причиной скопления здесь зоопланктофагов, в том числе донных и пелагических рыб.

Основные выводы о распределении показателей первичной продукции пелагиали Мирового океана, полученные на основании материалов работ 1950—60-х годов (Кобленц-Мишке, 1965; Раймонт, 1983) подтверждаются и только уточняются в деталях на основе современных космических и информационных технологий (Falkowski et al., 1998; Field et al., 1998). Зоны с продукцией около $100 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$ в пелагиали являются внешним окаймлением обширных центральных (от 50 до $100 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$) районов, где продукция несколько выше таковой в наземных пустынях (до $50 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$).

Характерным свойством пелагического биома океана является подвижность в пространстве и развитие (пульсация) во времени. Продукция зоопланктона зависит от продукции фотоавтотрофов, однако эта связь не бывает прямой. На нее сильно влияет степень сукцессионной стадии или «зрелость» сообщества как в пространственном, так и во временном аспекте (Виноградов, Шушкина, 1985). Подвижность биотопа, его непостоянство в пространстве и времени, изменение температуры, освещенности, содержания биогенов влияет на развитие популяций и биоценозов. В областях с выраженными сезонными изменениями условий и сезонными циклами, благодаря зимней конвекции поверхностные слои обогащаются биогенными веществами из глубинных слоев. В сочетании с увеличением солнечной радиации, а также образованием устойчивого пикноклина и стратификацией над ним, это приводит к сильному

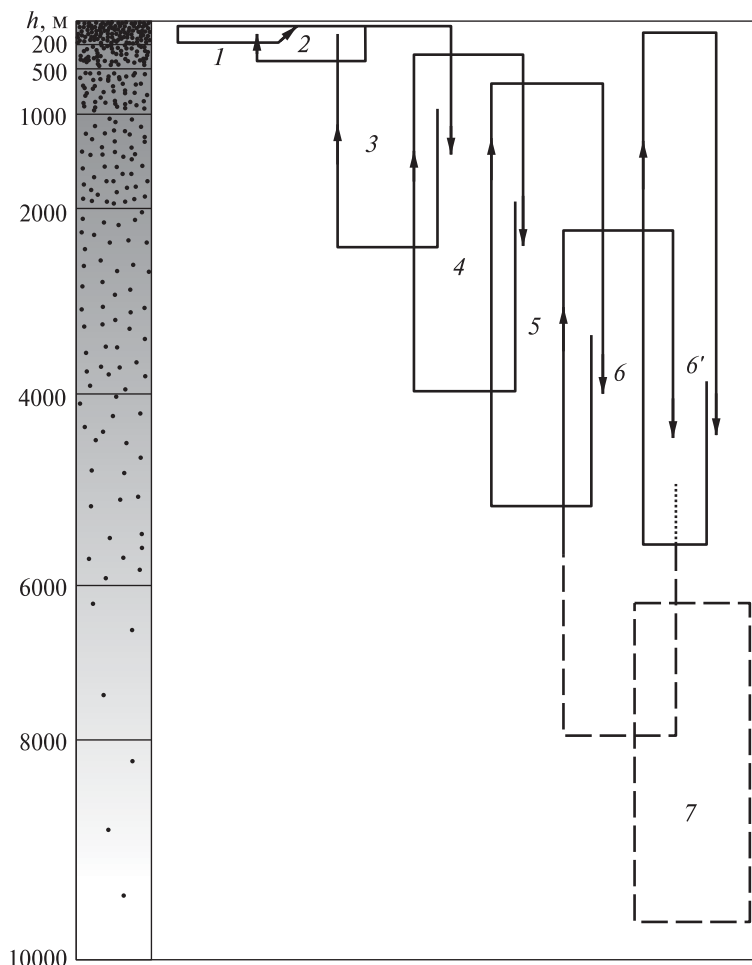


Рис. 8.5. Схема вертикальных миграций зоопланктона в пелагиали океана (Vinogradov, 1962, по Раймонт, 1983). Плотность точек в левой части рисунка характеризует изменение обилия планктона с глубиной:

1 — миграции обитающих на поверхности видов; 2 — миграции в поверхностном и промежуточном слоях; 3 — миграции в поверхностном и промежуточном слоях и верхней части глубинного слоя; 4 — миграции в промежуточном и частично в глубинном слое; 5 — миграции целиком в глубинном слое; 6 — нерегулярные миграции некоторых видов во всей водной толще; 7 — распространение ультраабиссальных видов

развитию фитопланктона. При этом, не собственно фитопланктон, а преимущественно образовавшийся после его отмирания детрит и развивающийся на взвешенном и растворенном органическом веществе бактериальный и протозойный планктон являются трофической основой развития зоопланктона. Максимум развития мирного планктона наступает через 1—3 месяца после максимума развития фитопланктона (Виноградов, 1979).

В тропических регионах, где колебания температуры невелики, обогащение трофогенного слоя происходит в зонах квазистационарного подъема вод (апвеллинги, районы дивергенций, влияния островов). В этих зонах пелагические сообщества находятся на ранних стадиях сукцессии, здесь наблюдается значительное развитие фитопланктона, пище-

вые цепи короткие, продуктивность высокая. Далее, с перемещением вод происходит в принципе то же, что и в умеренной зоне — развитие зоопланктона, возрастание значения детритных цепей питания, снижение продуктивности, постепенное затухание жизненных процессов. Тропическим пелагическим сообществам для достижения состояния зрелого сообщества (Виноградов, 1979; Шушкина, Лебедева, 1985) необходимо 1—2 месяца. За это время водные массы с населяющими их сообществами могут переместиться на многие сотни миль. Соотношение продукции и деструкции в пространстве изменяется весьма значительно (табл. 8.7).

Происходят тесно связанные процессы: значительное превышение продукции сменяется превалированием деструкции, доля биомассы фитопланктона закономерно снижается, доля бактерий в общей биомассе растворенного и взвешенного органического вещества увеличивается, сначала возрастает, а затем снижается доля хищного зоопланктона.

Трофические сети в пелагиали включают сравнительно небольшое число звеньев (Парин, Тимонин, 1985; Levinsen, Nielsen, 2002). В высоких широтах в начале пищевых цепей находятся диатомовые водоросли. Их основные потребители — копеподы, зуфаузииды, птероподы. В свою очередь, их потребляют хищные копеподы, хетогнаты. Зоопланктоном питаются рыбы, усатые киты. На рыб охотятся хищные рыбы и кальмары (рис. 8.6). В настоящее время становится очевидной значительная роль пелагических цилиат и гетеротрофных жгутиковых (Levinsen, Nielsen, 2002). Именно эти организмы служат основной пищей науплиусам и мелким копеподам. В бореальных водах с коротким вегетационным периодом велика роль именно быстро размножающихся простейших. В антарктических водах значительную

Таблица 8.7. Относительные величины характеристик пелагических сообществ в разных зонах Тихого океана (по Шушкина, Лебедева, 1985, в пространственном сопоставлении с Falkowski et al., 1998)

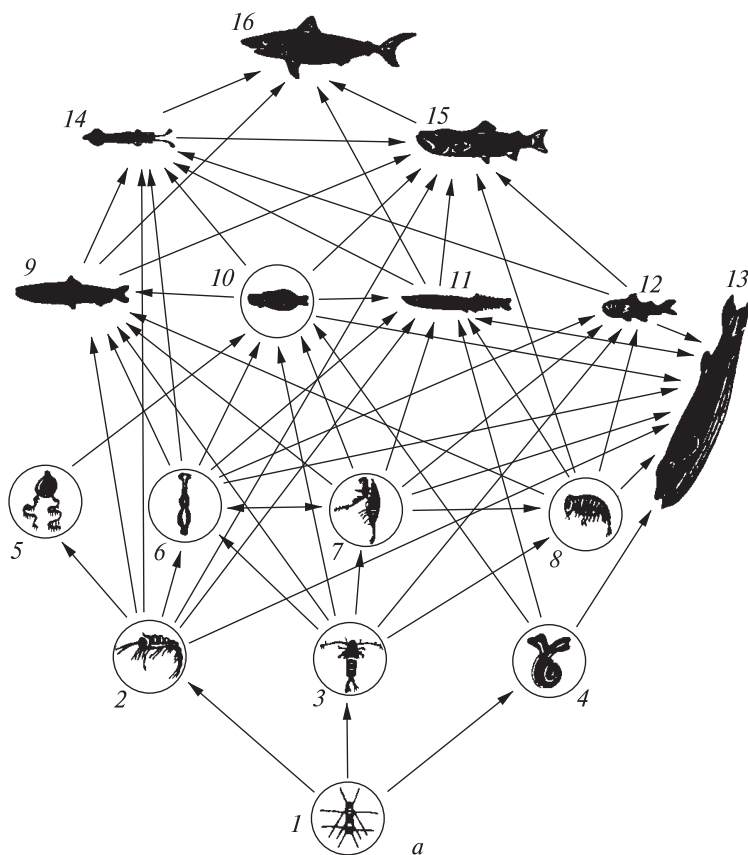
Тип вод	Отношение продукции к деструкции	Отношение биомассы фитопланктона к биомассе общей	Отношение биомассы бактерий к биомассе общей	Отношение биомассы мирного зоопланктона к биомассе хищного
Гипертрофные (северный шельф Перу)	4,2	0,62	0,20	0,1
Эвтрофные (экваториальные воды, около 500 миль от материка)	1,1	0,28	0,23	0,6
Мезотрофные (экваториальные воды, около 1000 миль от материка)	0,3	0,18	0,32	0,41

роль в пищевых цепях играют млекопитающие — усатые и зубатые киты. Число трофических уровней в высоких широтах редко превышает 4—5. В тропических областях, с увеличением видового богатства и общей сложности экосистем, возрастает и сложность трофических сетей (рис. 8.6). Помимо пастбищных пищевых цепей большое значение приобретают детритные, их роль возрастает к центральным частям океанических круговоротов. Число трофических уровней также возрастает и может достигать 7. В целом, большая часть пелагических обитателей тяготеет к полифагии. Разные части популяций, возрастные группы могут входить в различные трофические группы и уровни. Например, хищные копеподы могут поедать икру рыб и таким образом происходит инверсия трофических цепочек.

Кроме видового состава, большое значение в формировании пищевых связей, особенно на низких уровнях, играет размерный состав популяций. Как правило, в зоне повышенной трофности развиваются крупноклеточные диатомовые водоросли, а в дистрофных водах — мелкие динофлагелляты. Агрегаты бактерий, мелкий фитопланктон, жгутиковых потребляют организмы микрозоопланктона (инфузории, науплиусы копепод). В зонах апвеллингов формируются молодые сообщества с преобладанием фитофагов, по мере их созревания, происходящего и в пространстве, и во времени, возрастает роль детритофагов и хищников.

В окраинных и средиземных морях как бы в миниатюре повторяется биологическая структура океана. Некоторые окраинные моря полностью лежат на шельфе, напр. Баренцево, их экосистемы входят в прибрежно-шельфовый биом. Другие моря, напр., окраинное Японское или Средиземное, имеют свои шельфовую и глубоководную зоны. Очевидно, что с уменьшением морского бассейна прибрежные и донные экосистемы оказывают все большее влияние на пелагические, все больше теряют свою специфику.

Градиенты и континуумы пелагического биома. В поверхностных слоях океана формируются системы круговоротов. Интересны данные по изменению видового разнообразия (по индексу Шеннона) в Южно-Атлантическом круговороте (Биопродукционная..., 1984). В слое 0—100 м в центральной части показатель разнообразия (по численности) составлял $4,15 \pm 0,10$ бит/экз., а в окружающих течениях $3,45 \pm 0,31$ бит/экз. В слое 100—500 м, соответственно, $4,52 \pm 0,14$ и $3,31 \pm 0,16$ бит/экз. Разнообразие в центральной части круговорота возрастает вследствие большей выравненности обилия. Показатели обилия в центральной части круговорота ниже, чем в периферийных течениях. Так, биомасса зоопланктона в центральной части 27 мг/м^3 (в слое 0—100 м), составляя 38 % от биомассы зоопланктона Бенгуэльского те-



чения, 37 % Южно-Пассатного, 43 % Фолклендского и была почти равна биомассе в течениях Западных Ветров и Бразильском.

В больших зонах океана существует определенный градиент изменения разнообразия пелагических сообществ. В северо-западной части Тихого океана разнообразие увеличивается от материка к центральной части океана. Эта тенденция совпадает с убыванием продуктивности (Волвенко, 2009). Довольно четко просматривается радиально-симметричная пространственная структура «большой» пелагической экосистемы. Модель биологической структуры океана (Богоров, Зенкевич, 1966) вполне может быть дополнена трендами разнообразия пелагических сообществ, обратно пропорционально связанных с показателями продуктивности.

В основе пространственной структуры пелагического биома океана лежат циклические структуры. Именно поэтому К.В. Беклемишев (1969) принимает вихревые структуры как определяющие биотопический облик пелагиали. В основе таких структур лежит радиальная симметрия. Картина биологической структуры океана (Богоров, 1959; Богоров, Зенкевич, 1966) также имеет элементы радиальной симметрии. Течения можно рассматривать и как самостоя-

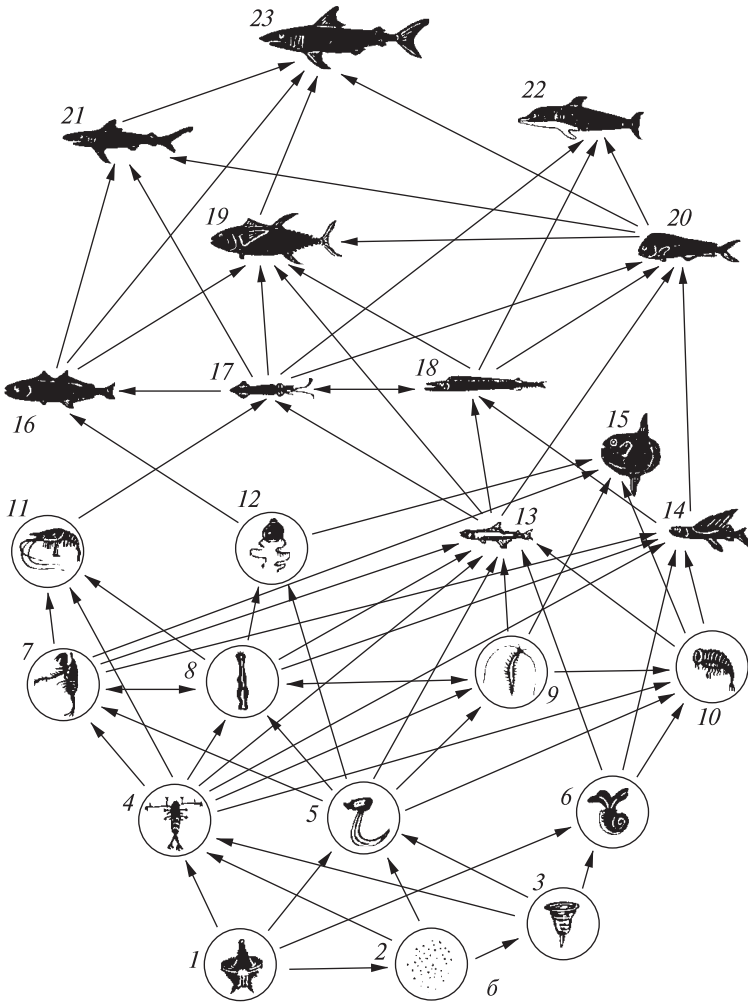


Рис. 8.6. Схема основных трофических связей в пелагиали океана (по Парин, Тимонин, 1985):

a — схема основных пищевых связей в океанических сообществах арктическо-бореальной области: 1 — фитопланктон (преимущественно диатомовые); 2 — эвфаузииды (преимущественно растительноядные); 3 — растительноядные копеподы; 4 — крылоногие моллюски; 5 — кишечнополостные; 6 — шетинкочелюстные; 7 — хищные копеподы; 8 — гиперииды; 9 — сельдь; 10 — молодь рыбы; 11 — сайра; 12 — миктофиды (светящиеся анчоусы); 13 — усатые киты; 14 — кальмары; 15 — лосось; 16 — сельдевая акула; *б* — схема основных пищевых связей в сообществах тропической области: 1 — фитопланктон (преимущественно перидиней), 2 — бактерии; 3 — простейшие; 4 — растительноядные копеподы; 5 — аппендикулярии; 6 — крылоногие моллюски; 7 — хищные копеподы; 8 — шетинкочелюстные; 9 — полихеты; 10 — гиперииды; 11 — креветки; 12 — кишечнополостные; 13 — миктофиды; 14 — летучие рыбы; 15 — рыба-луна; 16 — кублицепс; 17 — кальмары; 18 — змеиная макрель; 19 — тунцы; 20 — корифены; 21 — акулы средних размеров; 22 — дельфины; 23 — крупные акулы

тельные образования с билатеральной симметрией, и как отдельные элементы вихревых макроструктур. Приэкваториальное перемещение вод от районов апвеллингов западных берегов континентов также двусторонне симметричны. Таким образом, биотопические структуры с радиальной и билатеральной симметрией в пелагиали взаимосвязаны.

В вертикальном измерении основной чертой структуры биотопов и экосистем пелагиали является ее квазидискрет-

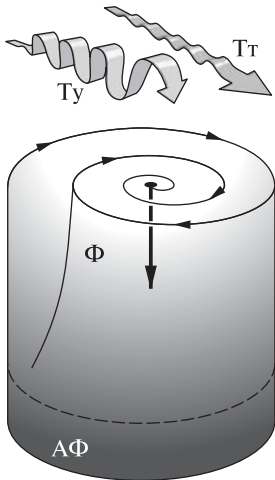


Рис. 8.7. Пространственно-временная организация океанических пелагических экосистем:

T_у — временное измерение для умеренных зон, колебательные процессы сильно выражены; T_т — временное измерение для тропических зон, колебательные процессы не выражены; Ф — фотическая продукционная зона; АФ — афотическая деструкционная зона, стрелками показаны направления перемещения водных масс (антициклональный круговорот)

ность и квазистационарность, пульсирующий характер количественных показателей, как абиотических так и биотических. Это образует вертикальную слоистую структуру сообществ пелагиали. Две основные зоны — фотическая (Ф) продукционно-деструкционная и афотическая (АФ) деструкционная — разделены внутренними глубинными «фронтами», напр. скачком плотности пикноклином (рис. 8.7). Эти зоны также имеют слоистую структуру. Что касается временного измерения (Т), сезонные изменения сильно зависят от географического положения и широты местности района. В высоких широтах изменения структуры биотопа и сообществ существенно больше, чем в приэкваториальных.

Таким образом, в пелагических экосистемах существуют три основных типа континуумов: радиальный континуум разномасштабных круговоротов, континуум течений и вертикально-глубинный континуум. Для всего пелагического биома океана характерна взаимосвязь, более или менее выраженный континуум экосистем в силу единства Мирового океана.

Континентальный шельф представляет собой особую среду. Во многих отношениях он принадлежит и суше, и морю. Шельф с удивительной щедростью обеспечивает существование всякого рода живых организмов от бактерий до млекопитающих.

Куллини, 1981 (с. 7)

ПРИБРЕЖНО-ШЕЛЬФОВЫЙ БИОМ

Континентальный шельф занимает всего 7,4 % площади Мирового океана или 26,7 млн. км². Самые обширные шельфовые зоны в Северном Ледовитом и Атлантическом океанах — 53 % всей площади шельфа Мирового океана (Гершанович, Елизаров, 1979). Экосистемы этой зоны чрезвычайно разнообразны, сменяя друг друга, они тянутся вдоль берегов океанов и некоторых внутренних морей на сотни тысяч километров. Факт концентрации жизни в прибрежной зоне моря широко известен, В.И. Вернадский (1978) совершенно справедливо особо выделял прибрежные сгущения жизни. По некоторым оценкам до 20 % всех популяций морских организмов сконцентрировано в 25 км прибрежной зоне, средняя же ширина шельфа составляет 78 км, варьируя в разных участках от 0 до 1500 км (Hall, 2002).

Геологически шельф принадлежит материкам, в нем распространяется характерный для материковых плит гранитный слой, в то время как в структуре океанского дна он

отсутствует (Богданов и др., 1978). Эта связь объясняет некоторое сходство характера геоморфологии прибрежных материковых зон и шельфа. Если взглянуть на карту Америки, то видно как Скалистые горы, а южнее Кордильеры подступают к самому берегу Тихого океана на западе материка, в то время как восточный берег низменный и относительно пологий. Эти различия отражаются и в прибрежных зонах.

«Дно, скрытое под поверхностью Тихого океана столь же разнообразно и эффектно, как и суша. Расположенные на прибрежной части западного континентального шельфа холмы и равнины, утесы и рифы, пространства, усеянные скальными породами и песком, образуют мелководное морское ложе, совершенно не похожее на огромную песчаную равнину, которая простирается почти не прерываясь, от Новой Англии до Техаса на востоке. Вдоль тихоокеанского побережья многочисленные подводные каньоны врезаются в прибрежную окраину континента» (Куллини, 1981, с. 153).

Скалистые участки и эффектные каньоны составляют меньшую часть всей границы шельфа и континентов. Около 75 % этой зоны, свободной ото льдов, занимают песчаные, песчано-илистые или песчано-каменистые отмели (Brown, McLachlan, 2002). С суши поступает сконцентрированный в реках или диффузный поверхностный сток, который приносит различные растворенные и взвешенные вещества из мест, расположенных далеко от берега моря. Таким образом, прибрежная часть морей и океанов оказывается под влиянием водосборного бассейна рек, а это около 60 % всей поверхности суши (Hall, 2002).

Жизненные циклы неритических организмов своеобразны и отражают особенности условий в прибрежно-шельфовой зоне. Экосистемы этого биома в своей абиотической части занимают единый биотоп — водную массу — побережье — дно шельфовой зоны. Значительная часть биоты здесь использует в жизненных циклах различные биотопы. Можно выделить несколько типов таких циклов (Беклемишев, 1969). Донные животные с пелагической личинкой очень распространены, 75 % и более численности животных в неритическом планктоне могут составлять именно эти личиночные стадии. Распространены планктонные водоросли с донной стадией развития в виде спор. Многие гидробионты имеют донные и планктонные стадии, например медузы, планулы которых обязательно должны оседать на дно для дальнейшего развития.

Своеобразие шельфа как глобального биотопа и состоит в значительной постоянной трансформации гидродинамических процессов в континентальной зоне океан—берег. Для каждого динамического процесса в пределах шельфа можно выделить две области: относительно глубоководную, в которой контактная зона океан—берег не оказывает существенного влияния на характер процессов, и мелководную, где

такое влияние имеет ключевое значение (Мощенко, 2006). Граница резкого ухудшения сортировки осадков на океаническом шельфе, служащая показателем снижения гидродинамического влияния, отмечается на глубине около 60 м, во внутренних морях — 20—25 м. Такая граница совпадает с глубиной в 10—12 высот больших штормовых волн. Кроме гидродинамического фактора, ключевым в выделении шельфового биома является гидрооптический: подводная освещенность в океане допускает протекание процессов фотосинтеза до глубин 150—200 м, что близко к глубине границ шельфа.

Характер донных грунтов определяет не только гидродинамическое воздействие, но и широтные, климатические условия (табл. 8.8). Мелкие илистые фракции относительно менее распространены в высоких широтах.

Шельфовые экосистемы — одни из самых богатых сообществ океана. Большая часть видов морских гидробионтов обитает именно в прибрежной части, по некоторым оценкам до 80 % (Касьянов, 2002). Исследование даже сравнительно небольшого участка шельфа внутреннего Черного моря показывает значительное таксономическое богатство (табл. 8.9), что, следует отметить, ненамного меньше богатства, указанного для всего Черного моря (Zaitsev, Mamaev, 1997).

В Черном море зачислительная часть биоты сосредоточена в шельфовых экосистемах, поскольку глубже 200 м находится сероводородная зона (экосистемы восстановительных условий).

Пространственное биотопическое глубинное вертикальное деление шельфового биома достаточно сложно. Основные типы зональности океана непосредственно относятся к шельфовому биому. Это широтная физико-географическая зональность, вертикальная зональность и циркумконтинентальная зональность (Гершанович, Елизаров, 1979). Первый тип определяется основными пространственными градиентами биома — вдоль береговой линии, по направлению от берега и по глубине.

Таблица 8.8. Соотношение площади грунтов на континентальном шельфе на глубинах менее 65 м (по Hall, 2002)

Грунт	Относительная площадь %	Особенности, связанные с широтой
Ил	37	Во влажных тропиках возрастает до 50 %, снижается до 10 % в высоких широтах
Песок	47	Возрастает в неэкваториальной тропической зоне до 60 %
Скалы, камни, гравий	6	Более обычны в высоких широтах. До 10 % на 30°, до 50 % на 70°
Прочие	10	—

«Физико-географическая зональность океана наиболее многообразна в его поверхностных слоях, усложняясь вблизи континентальных побережий. С глубиной количество зон становится меньше, морская среда делается более однородной» (Гершанович, Елизаров, 1979, с. 28).

В мелководных зонах более сложные разнообразные условия среды и более богатые качественно и количественно сообщества организмов. Сложные гидрологические условия (волновой процесс и приливы), опресняющее влияние и поступление твердых частиц с материковым стоком, воздействие льдов, нестабильность термического режима, антропогенное влияние — все это делает мелководные прибрежные зоны весьма разнообразными по условиям обитания. Подавляющая часть прибрежных мелководий шельфа испытывает влияние приливных явлений. Именно уровни максимума и минимума (сизигийные приливы-отливы) считаются границами литоральной зоны (Зернов, 1949; Океанология..., 1977). Принципы и общая схема деления литоральной зоны были предложены Л. Вайаном в конце XIX века.

«Установленный Вайаном принцип состоит в том, что верхний и нижний отделы литорали отделяются от среднего отдела примерно по средним уровням квадратурных полных и малых вод, тогда как общая ширина литоральной зоны определяется положением сизигийных уровней малых и полных вод. Соответствие биологических схем зональности литорали физическому принципу Вайана верно только в первом приближении» (Жизнь и среда..., 1989, с. 128—129).

В литорали происходит последовательная смена группировок соответственно изменению условий. Например, смена биотических группировок на пологой песчано-илистой литорали Белого моря выглядит следующим образом (Бурковский, 1992). Самое верхнее положение занимает соленый марш, ассоциация покрытосеменных растений *Triglochia*, *Carex*, *Aster*. В лужах после отлива обитают различные мелкие беспозвоночные, мальки рыб. Ниже расположен пояс илисто-песчаного грунта, здесь произрастают *Salicornia*, *Ruppia*, уже не образующие плотных дерновин. Из беспозвоночных доминируют моллюски *Hydrobia*, *Macoma*. Пояс средней и нижней литорали представлен песками различной крупности. Здесь встречается редкая поросль *Ruppia maritima*, фауна

Таблица 8.9. Состав биоты Северо-западной части Черного моря (по Северо-западная..., 2006)

Таксоны, таксономические группы	Число видов	Таксоны, таксономические группы	Число видов
Водные грибы	76	Мейзообентос	255
Водоросли фитопланктона	663	Макрозообентос	428
Водоросли макрофитобентоса	278	Паразиты гидробионтов	207
Инфузории планктона	180	Рыбы	137
Мезо- и макрозоопланктон	246	Китообразные	3

очень разнообразна: роющие моллюски, полихеты и олигохеты. В зоне ниже обычного прилива на песчаных грунтах произрастает *Zostera marina*, а основу животной ассоциации составляют ползающие по поверхности грунта и седентарные гидробии, литторина, гаммариды. Илистые грунты еще более глубокого пояса лишены крупных автотрофов, основу сообщества составляют моллюски, полихеты и нематоды.

Биономическая система деления населения литорали должна учитывать не только расположение седентарных форм, но и характерное поведение подвижных, как это сделано в классификации литоральных экологических комплексов (Мокиевский, 1969). К пойкилолиторальному комплексу организмов относятся те, активность которых связана со всеми фазами затопления. Фазы осушения-затопления они переживают в пассивном состоянии или в убежищах, оставаясь в том же биотопе. К гомойолиторальному комплексу относятся организмы, избегающие либо осушения, либо затопления. К меролиторальному комплексу относятся морские, а к адлиторальному — наземные организмы морского происхождения, связанные с литоралью только в период размножения. К первому относятся некоторые мизиды, изоподы, а ко второму — некоторые тропические крабы. Симметричным относительно уреза воды экологическим аналогом последних выступают морские черепахи.

Основное значение для распределения организмов и формирования характерных биоценозов имеет не только и не столько расположение относительно уровней минимума и максимума приливов, сколько соотношение времени пребывания организмов под водой и на воздухе (Голиков, Бабков, 1985). На примере литорали Белого моря показано, что в супралиторали и верхней каменистой литорали резко преобладают брюхоногие моллюски *Littorina rubis*, на уровне 50 % обеспеченности, т.е. в среднем равного пребывания в воде и на воздухе доминируют усоногие *Balanus balanoides*, на уровне 60 % «водности» появляются отдельные кустики *Fucus vesiculosus* и особи *Mytilus edulis*. Количество видов литоральных животных начинает резко возрастать именно при 50 % «водности». Складывается следующая схема вертикальной зональности: супралитораль представляет собой зону временного увлажнения волнами и брызгами, чаще всего здесь нет постоянного самостоятельного биоценоза. Водная обеспеченность верхнего горизонта литорали составляет 50—60 % и всегда характеризуется развитыми самостоятельными биоценозами, которые простираются до уровня более 95 % обеспеченности. Следует подчеркнуть, что зональность определяется не только приливными явлениями, но и интенсивностью гидродинамических волновых процессов и перемешивания. Все это определяет ха-

рактерное для различных участков литорали поясное и пятнистое распределение биотических группировок. В верхней сублиторали произрастают различные водоросли и морские травы, фауна сублиторали разнообразна, ее богатство достигает порядка сотен тысяч видов (Океанология, 1977).

Зональность в шельфовом биоме зависит от экологической зональности океана, определяется не только приливыми явлениями, но и другими основными экологическими факторами, такими как подводная освещенность, гидродинамика вод, поэтому принципиально сходна с зональностью вблизи океанических островов во внутренних морях, континентальных водоемах. В литорали, особенно скалистой, с наиболее устойчивым субстратом, хорошо выражена вертикальная (глубинная) зональность. Может образовываться несколько поясов с четко определенным доминантом, хотя основные абиотические факторы (освещенность, температура, гидродинамическое воздействие) изменяются достаточно плавно (Кусакин, 1977). В зоне верхней литорали факторы среды подвержены значительным колебаниям — температура, соленость, временное осушения при отливах, поэтому организмы с наибольшим диапазоном толерантности населяют самые мелководные участки литорали. Однако только толерантностью отдельных видов нельзя объяснить особенности зонального распределения популяций. Ставшая в экологии классической модель пространственного распределения двух видов усоногих раков (Одум, 1975) не может объяснить всего спектра взаимодействия, однако позволяет сделать вывод о разной роли абиотических факторов и биотического взаимодействия в тех или иных зонах литорали.

*«Распространение более крупного вида (*Balanus*) ограничено нижней частью приливной зоны, поскольку он не способен выносить длительного высыхания, тогда как мелкий вид (*Chthamalus*) вытеснялся из нижних участков в результате конкуренции с более крупным видом и хищниками, которые более активны ниже уровня прилива. Физическое стрессовое воздействие (обсыхание) служит главным регулирующим фактором в верхней части зоны, а ниже такими факторами были конкуренция и хищничество» (Одум, 1975, с. 291—292).*

Биотические факторы, влияющие на пространственную структуру литоральных сообществ, различны, однако основными являются конкуренция, хищничество и пастьба. Состав и пространственная структура разнообразнее там, где активны хищники первого и второго порядков. Экспериментальное удаление из сообщества морских звезд привело к расширению пояса мидий на 1—2 м, при этом моллюски вытеснили более 25 видов водорослей и беспозвоночных (Paine, 1974, цит. по Кусакин, 1977). Оседание личинок многих седентарных форм вблизи поселений своего вида способствует поддержанию характерной для того или иного местообитания пространственной структуры сообществ.

Моделью вертикальной зональности в литорали может быть структура сообществ обрастания различных подводных сооружений. На опорах нефтяных платформ в Северном море в пределах шельфа, удаленных от берега на 200 км на глубине до 10 м формировались сообщества водорослей с доминированием бурых *Laminaria*, *Alaria*, из животных присутствовали единичные экземпляры мидий, гидроидов, глубже, до 70 м, сообщества обрастания состояли из различных видов мшанок, на глубине более 70 м доминировали трубчатые полихеты *Filograna implexa* и глубоководные усоногие раки *Chirona hameri* (Fortheath, 1982, цит. по Звягинцев, 2005). Изучение зональности на литорали, оценка данных по характеру обрастания судов и гидросооружений позволили сделать прогноз стратифицированного по глубине развития сообществ на опорах платформ на шельфе о. Сахалин, который также можно рассматривать в качестве модели глубинной стратификации (табл. 8.10).

Обрастание цепей и буёв по причине плавучести последних постоянно локализовано на одной глубине, независимо от приливов. Тем не менее, в различных акваториях наблюдалась смена сообществ обрастания, обилия организмов (Звягинцев, 2005). В заливе Петра Великого на цепях буёв биомасса организмов возрастала с глубиной, достигая максимума — 65 кг/м — на глубине 11—12 м. В верхней части цепей, на глубине 2—3 м доминировали устрицы *Crossostrea gigas*. На глубине 6—7 м доминирующим видом становится *Crenomytilus grayanus*. Здесь проходит нижняя граница распространения устриц. Глубже доминантным становятся усоногие раки *Balanus rostratus*. На естественных

Таблица 8.10. Состав и обилие сообществ обрастания на разных глубинных горизонтах на шельфе о. Сахалин (Звягинцев, 2005)

Глубина, м	Доминанты	Биомасса, кг/м ²
0—1	Водоросли <i>Enteromorpha prolifera</i> , <i>Ectocarpus confervoides</i> , усоногие <i>Chthamalus dalli</i> , <i>Semibalanus cariosus</i>	10
1—10	Водоросли <i>Laminaria</i> , <i>Alaria</i> , усоногие <i>Balanus crenatus</i> , двустворчатые <i>Mytilus trossulus</i>	7
10—15	Водоросли <i>Laminaria</i> , <i>Alaria</i> , усоногие <i>Balanus rostratus</i> , двустворчатые моллюски <i>Pododesmus macroschisma</i> , <i>Mytilus trossulus</i>	20—50 и более
15—25	Водоросли <i>Laminaria</i> , <i>Alaria</i> , усоногие <i>Balanus rostratus</i> , двустворчатые моллюски <i>Pododesmus macroschisma</i> , асцидии, гуки	5—6
25—50	Двустворчатые моллюски <i>Pododesmus macroschisma</i> , усоногие <i>Chirona evermani</i> , мшанки, гидроиды, красные литотамниевые водоросли	10
50—200	Усоногие <i>Chirona evermani</i>	10—20 и более

субстратах в этом заливе устричные банки распространены на тех же глубинах.

Гидросооружения как аналоги малых островов биотопически и биономически могут рассматриваться как псевдолиторальная зона. Необходимо отметить, что на малых шельфовых островах, например на острове Змеином в Черном море, обитают более крупные представители фауны макрозообентоса, что, вероятно, связано с более благоприятными условиями, в частности отсутствием заморозов (Северо-западная..., 2006). Псевдолитораль может служить источником биофондов восстановления литоральных сообществ.

Шельф на большей своей части представляет пологую, опускающуюся от материка равнину. Однако на нем существуют зоны не только поднятий, островов, но и углубления с довольно большими глубинами по сравнению с батиметрическими и даже абиссальными зонами. Довольно характерны псевдобатиметрические депрессии для шельфа Антарктиды, где пороговые глубины составляют 500—600 м, а максимальные глубины впадин на шельфе — более 1000 м (Андрияшев, 1979). Земная кора под этими впадинами имеет типичное континентальное строение, т.е. включает гранитный слой. Отделенность псевдобатиметрических зон определяет отсутствие здесь глубоководной фауны. Основу фауны составляют эврибатные шельфовые виды.

Вдающиеся в сушу заливы образуют так называемые краевые бассейны, в которых, в силу различий в изолированности от неретической зоны, формируются специфические экологические условия. Такими краевыми бассейнами являются лиманы бесприливных морей, фиорды, глубокие заливы, губы, лагуны, бухты. Береговая линия северных морей изобилует различными краевыми бассейнами ледникового и тектонического происхождения. Залив Канда-губа был частично отделен от Кандалакшского залива еще в начале XIX века. Здесь сформировалась сложная структура водных масс, что привело к образованию специфических сообществ. Верхний, 1—9 м, практически полностью опресненный слой населен почти одними пресноводными видами. Из морских представлены некоторые эвригалитные — бокоплав *Pontoporeia affinis* и полихета *Laonice cirrata*. Нижние придонные слои воды заражены сероводородом. Морская часть губы, частично связанная с Белым морем, населена преимущественно морскими организмами, пресноводные виды — личинки хирономид, ручейников, моллюски — обитают в литорали на глубине не более 3 м, образуя с морской фауной смешанные биоценозы (Иванов и др., 1983, цит. по Жизнь и среда..., 1989).

В некоторых скандинавских фиордах (норвежские Му-фиорд, Лене-фиорд) имеются подводные барьеры, затруд-

няющие сообщение с морем, что приводит к накоплению органического вещества и заражению придонных слоев воды сероводородом.

Эстуарии занимают площадь около 1,4 млн. км², составляя всего 0,4 % площади океана, однако они дают более 4 % чистой первичной продукции мирового океана (Сафьянов, 1987). Поскольку в эстуариях проявляется как влияние поверхностного стока суши, так и влияние моря, условия в них чрезвычайно разнообразны. Так, в семиаридных климатических условиях западного Приазовья и низкой солености Азовского моря Сивашская лагуна представляет собой гипергалинный водоем, Куршский залив Балтийского моря, при значительном стоке впадающих рек, — замкнутый пресноводный эстуарий (Закономерности..., 2004). В США существует около 900 эстуариев площадью $1,09 \cdot 10^5$ км², которые, вместе с лагунными экосистемами, занимают 80—90 % атлантического побережья и Мексиканского залива и 10—20 % тихоокеанского (Kennish, 2002).

В циркумграничной структуре океана эстуарии относятся к океаническим границам (Айзатуллин и др., 1979). Процессы, происходящие в эстуариях, имеют континуальную природу, поскольку происходит более или менее постепенный переход от речных условий к условиям морского побережья, поэтому эти экосистемы принадлежат одновременно к реобиому (эстуарии рек) и шельфовому биому. Крупные реки сильно влияют на условия в эстуариях и прилегающих районах.

«Восточная часть Финского залива представляет собой переходный район от пресноводного к солоноватоводному. Пресная вода распространяется в западном направлении по поверхности залива, в то же время солоноватые воды в виде клина продвигаются в восточном направлении. Соленость воды на поверхности с востока на запад изменяется от 0,2 до 5,8 ‰, у дна — от 0,3 до 8,5 ‰» (Экосистема эстуария..., 2008, с. 17).

Соленость определяет распределение и обилие гидробионтов. Биомасса зоопланктона, например, в эстуарии Невы снижается от пресноводной зоны к солоноватоводной (4 ‰) с 1,6 г/м³ до 400 мг/м³. И условия, и биотические сообщества изменяются в эстуариях градиентно (табл. 8.11). Осаждение речных взвесей довольно интенсивно происходит уже вблизи устья реки, однако гидрохимическое влияние речного стока на шельфовую зону распространяется далеко в море. В многоводные годы влиянию речного стока (в первую очередь р. Дунай) подвержено около 70 % акватории северо-западной части Черного моря и даже в маловодные — не менее 20 % (Северо-западная..., 2006).

Существование эстуария не всегда и не обязательно связано с наличием крупных рек. Эстуарии — это разнообразные прибрежные водоемы в большей или меньшей степени

связанные с морем, с определенным градиентом минерализации вод (Сафьянов, 1989).

Шельфовые зоны северных морей в своей истории подвергались воздействию ледников. Неритическая зона гляциальных шельфов имеет относительно большую глубину — до 500 м и более, в среднем 350 м. В южной части Баренцева моря, на протяжении 150 км от современного берега в отложениях часто встречаются обломки скандинавских и кольских кристаллических пород (Жизнь и среда..., 1989). Особенностью прибрежных экосистем северных морей является высокая концентрация птиц, образующих птичьи базары. В местах скопления пернатых концентрация органических форм азота и фосфора в воде прибрежий в 4—130 раз выше, чем в море. Многие северные моря полностью лежат на континентальном шельфе, поэтому на разрезе через весь бассейн сложно наблюдать закономерное изменение условий и населения с глубиной, обычно увеличивающейся от берега (рис. 8.8). Например, на дне Баренцева моря имеются значительные поднятия, но оно также пересекает

Таблица 8.11. Общая модель изменений в экосистеме эстуария (по Hall, 2002, Kennish, 2002 с дополнениями)

Параметры	Устье реки —————> Открытое море			
Соленость	Речные воды, 0,5 и менее ‰	Мезогалинные, 5—18 ‰	Полигалинные, ‰ 19—25	Эугалинные, 30 и более ‰
Седименты	Перераспределение седиментов, формирование слоистой структуры осадков	Средняя скорость седиментации	Высокая скорость поступления растительного детрита в бенталь, высокая интенсивность биологической трансформации и перемешивания осадков	Низкая интенсивность седиментации
Пелагическая подсистема	Преобладают речные условия, течение	Малая подводная освещенность из-за высокого содержания взвесей, первичная продукция низкая	Эвтрофные условия, высокая первичная продукция, высокая скорость обмена биогенов и органического вещества между пелагиалью и бенталью	Олиготрофные условия, низкая первичная продукция
Донная подсистема	Донные отложения для макрофауны нестабильны, доминирует мейофауна, протисты, бактерии	Увеличение стабильности донных отложений, условия благоприятны для макрофауны, преобладают детритные пищевые цепи	Доминирование собирателей детрита, высокая активность микробальной деструкции, активное высвобождение биогенных веществ	Низкая продукция и биомасса бентоса

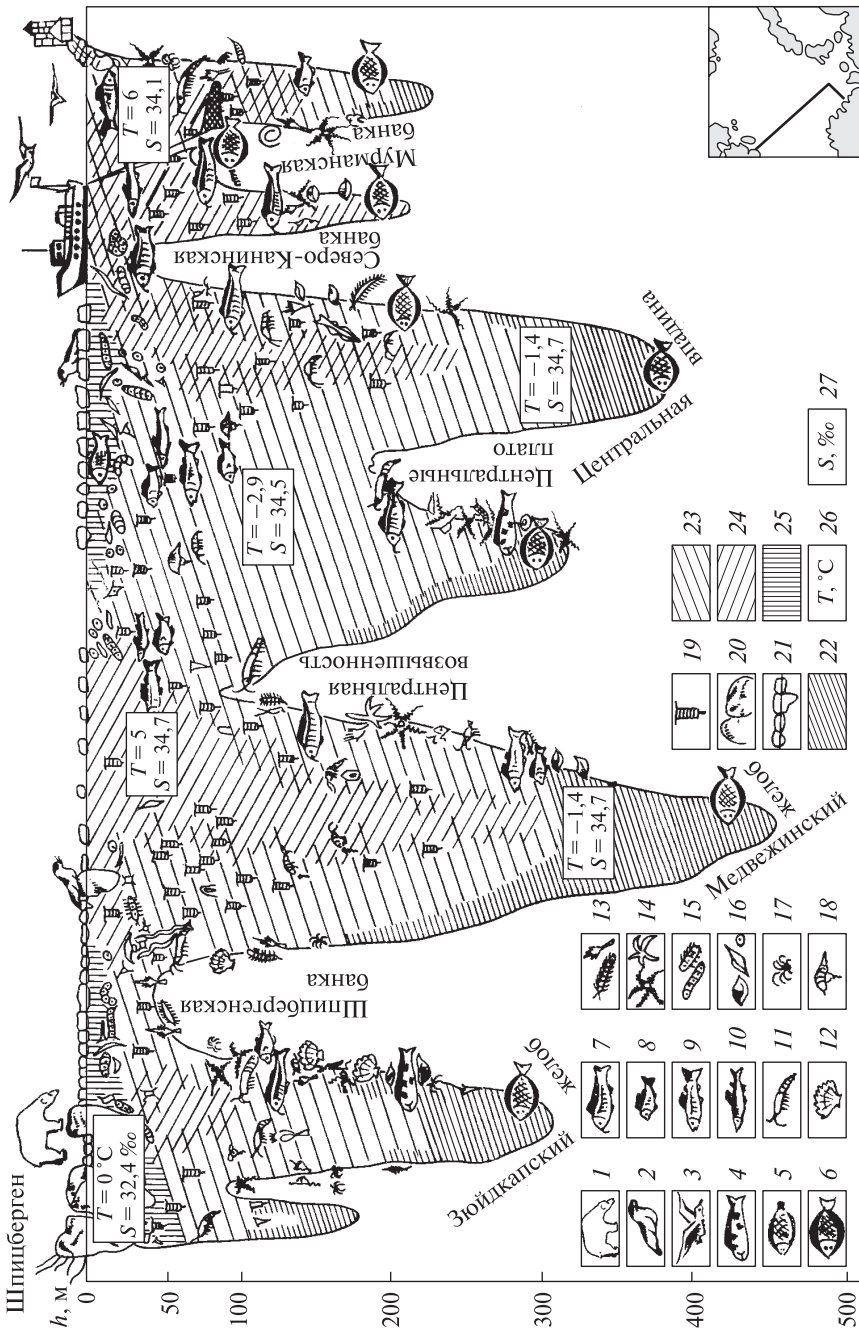


Рис. 8.8. Экологическая схема Баренцева моря на разрезе от о. Шпицберген до Кольского п-ва (по Жизнь и среда..., 1989): биота:

1 — белые медузы; 2 — ластогонис; 3 — морские плуты; 4 — зубатка; 5 — камбала; 6 — палтус; 7 — треска; 8 — окуни; 9 — семга; 10 — мойва; 11 — креветки; 12 — гребешок; 13 — полихеты; 14 — морские звезды и офиуры; 15 — жгутиковые; 16 — диатомовые водоросли; 17 — морские ежи; 18 — крылоногие моллюски; 19 — веслоногие ракообразные. Элементы биотопов: 20 — плавучие льды; 21 — прибрежные воды; 22 — придонные арктические воды; 23 — прибрежные воды; 24 — атлантические воды; 25 — поверхностные арктические воды; 26 — температура, °C; 27 — солёность, ‰. На врезке внизу справа показано схематическое расположение разреза

ся глубокими желобами, происходит активное смешивание прибрежных и атлантических вод.

В литоральной отмели приливных морей процессы преобразования вещества и энергии идут очень интенсивно как на твердых грунтах, так и в зонах песчано-илистых и илистых отложений. Роющие животные способствуют перемешиванию осадков, их аэрации, окислению продуктов распада органического вещества, повышению окислительно-восстановительного потенциала, улучшая таким образом условия обитания аэробных организмов. Много органического вещества и биогенов накапливается в илах и заиленных песках с поселениями трубкостроящих полихет, в песчаных отложениях под зарослями макрофитов. Меньшую роль в этом отношении играют поселения роющих организмов, например пескожила *Arenicola*, однако и здесь они более высокие, чем в местах без видимых следов обитания животных (Павлова, 1980, цит. по Жизнь и среда..., 1989). Химический состав жидкой фазы донных отложений тесно связан с составом придонных вод.

Для прибрежных зон тропиков очень характерны мангровые экосистемы, занимающие около 181 000 км² береговой линии тропических и субтропических зон морей и океанов, ограниченной зимней изотермой 20 °С (Alongi, 2002). Мангровые (более 70 видов) являются единственными древесными галофитами и, будучи амфибионтами, мангровые леса существенно влияют на жизнь в верхних участках литорали. Биомасса мангровых зарослей, большая часть которой рано или поздно попадает в воду (тропические циклоны, штормы периодически уничтожают миллионы деревьев), достигает в приэкваториальных лесах 500 т сухого вещества / га. В целом, таксономическое богатство, показатели обилия донных сообществ ниже, чем в других литоральных сообществах, что объясняется негативным влиянием полифенольных кислот, выделяемых деревьями, и низкой первичной продукцией микроводорослей. Своеобразно распределение относительного обилия (в г сухого веса / м²) в мангровых лесах (леса *Rhizophora* в северной Австралии): деревья — 30 000, бактерии — 980, протисты — 220, подвижная макрофауна — 8, эпифауна и эпифлора — 2, меофауна — 1,7 (Alongi, 2002).

Самая большая мангровая экосистема (более 1 млн. га) находится в дельте рек Ганг и Брахмапутра на территории восточной Индии и Бангладеш, на северном побережье Бенгальского залива. Эта территория (Sundarban) представляет собой огромную сеть эстуариев с высотой прилива от 2 до 6 м, поэтому морская вода поднимается на 50 км и более вглубь суши. Собственно мангровых деревьев произрастает здесь около 40 видов. Водорослей отмечено более 150 видов, *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Microcoleus* обычны на пневматофорах мангров и

на илах. Рыб отмечено более 150 видов, моллюсков — 143, полихет — 69, олигохет — 6, ракообразных — 240 видов. В соответствии с градиентом солёности образуются сообщества с большими или меньшим числом морских или пресноводных видов (Gopal, Chauhan, 2006). Соотношение продукции и деструкции в мангровых экосистемах в целом положительное, происходит накопление органического вещества, которое за счет гидродинамических процессов может периодически поступать в более глубокие участки прибрежной зоны.

Соленость в экосистемах шельфового биома является одним из важнейших факторов, особенно ощутимым в эстуарных зонах и закрытых морских бассейнах, где велико влияние континентального стока. В Азовском море была отмечена следующая приуроченность донных биоценозов к участкам с разной солёностью: биоценоз дрейссены встречался только при солёности до 1‰, монодакны — от 0,5 до 4,0‰, нереиса — от 4 до 6‰. Совершенно очевидно, что при снижении стока р. Дон и повышении солёности распределение донных и пелагических биоценозов в море существенно изменилось (Воробьева, 1999).

«Геологическая история Азовского моря показывает также, что при опреснении его реликтовые и солонатоводные биоценозы могут занять все море до Керченского пролива и, наоборот, в периоды осолонения реликтовые биоценозы вытесняются полностью из моря в устья рек» (Воробьев, 1949, с. 119).

В некоторых изолированных морских бассейнах, их участках возникают условия для существования эндемичных таксонов. Так, в некоторых группах донных животных Средиземного моря число эндемиков достигает 50 % (Пелагиаль..., 1989).

Экосистемы шельфового биома отличаются высокой продуктивностью, концентрацией живого вещества. В районах Антарктики и на Камчатско-Курильском шельфе в узких прибрежных районах численность фитопланктона может превышать 100 000 кл/дм³ (10⁸/м³), такая численность сопоставима с таковой в лагунах Большого барьерного рифа. Максимальная биомасса в этих районах достигала 20 г/м³.

Отличительной особенностью каменистой, скалистой литорали является значительная устойчивость к воздействию волн. Для гидробионтов здесь имеется стабильный в пространстве и времени субстрат, удобный для прикрепления, но недоступный (или доступный только для немногих сверлящих организмов) в качестве убежищ. Если песчаная или заиленная литораль — царство бентических, закапывающихся организмов, то каменистая — царство перифитона. Разнообразные естественные субстраты от сравнительно мягких осадочных пород до твердых гранитов — дополняются искусственными — бетонными и металличе-

скими портовыми сооружениями, конструкциями берегоукрепления, доками и т.п., обилие организмов на которых сопоставимо, а в некоторых случаях превышает таковое в естественных условиях (Солдатова и др., 1985; Звягинцев, 2005; Thompson et al., 2002).

Подавляющее большинство экосистем шельфового биома — автотрофно-гетеротрофные. Первичная продукция создается водорослями планктона, водорослями, находящимися на различных субстратах, и высшими растениями. В составе донных водорослей насчитывается около 10 тыс. видов, водоросли-макрофиты в основном зеленые, бурые и красные. Высшие растения не столь разнообразны, их насчитывается около 200 видов (Возжинская, 1977). Пространственное распределение макрофитов, которое может быть мозаичным или поясным, определяется рядом факторов: подводной освещенностью, степенью прибойности, характером рыхлых грунтов и твердых субстратов, выеданием фитофагами.

«Фиталь — самая богатая жизнью прибрежная зона океана, которую формирует преимущественно пояс морских водорослей и трав (макрофитов). Они занимают значительную часть шельфа до глубины 150—180 м. Термин «фиталь» принадлежит Ремане (Remane, 1933)» (Возжинская, 1977, с. 78).

Большинство морских трав образуют так называемые морские луга (англ. — *seagrass meadows*) на рыхлых грунтах, в которых мощно разрастаются корневища, однако некоторые, такие как *Phyllospadix*, растут и на скалистых субстратах. Распространение экосистем морских трав ограничивает соленость, они встречаются в эстуариях с соленостью до 5 ‰, однако наиболее обильно они развиваются в полносоленой океанической воде. Экосистемы морских трав одни из наиболее продуктивных. Их общая продукция оценивается в $0,6 \cdot 10^{15}$ гС/год (Duarte, 2002, Duarte, Chicano, 1999).

Неприкрепленные водоросли на мягких грунтах могут вегетировать только на сравнительно больших глубинах, где нет волнения. Известное филлофорное поле Зернова в северо-западной части Черного моря лежит на глубине 20—60 м. В отличие от водорослей-макрофитов, высшие водные растения обитают и даже могут пышно развиваться на рыхлых грунтах. В тропической зоне подводные луга морских трав распространяются до глубины около 100 м.

Обильная растительность встречается уже в супралиторали — зоне периодического увлажнения брызгами. Здесь обитают лишайники, мелкие водоросли. Этот пояс растительности распространен в биотопах с довольно сильным прибоем. В верхней литорали, где время осушения преобладает над приливом, выживают немногие формы, переносящие осушение. В средней литорали, где время осушения

и прилива почти равны, развиваются крупные долгоживущие водоросли, в умеренных — в основном из фукоидных. Они защищают от высыхания при отливах богатый биоценоз меньших по размеру водорослей, прикрепленных и подвижных животных. Нижняя литораль частично осушается в периоды сизигийных отливов. В умеренных и высоких широтах здесь развиваются крупные бурые водоросли (*Laminaria*, *Lessonia*, *Alaria*), образуются многоярусные поселения водорослей разных размеров. В Бореальной и Нотальной областях биомасса водорослей достигает нескольких десятков кг/м² и даже нескольких сот кг/м² при доминировании *Macrocystis*. У берегов Камчатки, Алеутских островов, в широком поясе бурых водорослей, где господствовали *Macrocystis pyrifera*, *M. angustipholia*, биомасса достигала 600 кг/м² (Возжинская, 1977). В тропической области пышно развиваются в основном морские травы (*Talassia*, *Posidonia*), занимая рыхлые грунты, где их луга могут простираться до глубины 100 м, но биомасса составляет всего 3—7 кг/м². Для прибрежных вод в тропиках характерны саргассовые водоросли (*Turbinaria*, *Sargassum*, *Hormophysa*), биомасса которых достигает 20 кг/м². Общий запас подводной растительности в Тихом океане может достигать 0,8—1,1 млрд. т, общий же запас морских донных растений составляет 1,5—1,8 млрд. т, что равняется 1/300 части всего запаса растительных организмов в океане (Возжинская, 1997). Незначительная роль донных макрофитов в балансе органического вещества в океане определяется не их малой биомассой или продукцией, а относительно небольшой площадью мелководных шельфовых зон. Макрофиты составляет основу богатых в качественном и количественном отношении биоценозов. Так же как в почвенных ценозах, здесь накапливаются бактерии в ризосфере, корневой системе растений, причем сконцентрированы они в области, прилежащей к талломам водорослей — «альгосфере» и на самой поверхности талломов — «альгоплане» (Жизнь и среда..., 1989).

Гигантские бурые водоросли образуют характерные для умеренных широт экосистемы, которые называют подводными лесами бурых водорослей (келпа) (англ. — *kelp forest ecosystems*) (Куллини, 1981; Steneck et al., 2002). Основу этих экосистем составляет небольшое число видов бурых водорослей: *Laminaria*, *Nereocystis*, *Macrocystis*, *Lessonia*, *Ecklonia*. Несмотря на таксономическую бедность доминантов экосистемы, келп отличается чрезвычайно разнообразной структурой и функциональными характеристиками. По размерам (до десятков метров) бурые водоросли сопоставимы с крупными наземными деревьями. Между наземными и подводными лесами имеются как некоторое сходство, так и отличия. Вторые более продуктивны и разнообразны.

Связанные с наземной растительностью в лесах животные относятся в основном к типам Chordata, Arthropoda, Annelida. Обитающие в подводных лесах животные принадлежат к более чем 10 типам — Chordata, Arthropoda, Annelida, Echinodermata, Bryozoa, Cnidaria, Mollusca, Platyhelminthes, Brachiopoda, Porifera (Steneck et al., 2002). Пищевые сети в сообществах келпа базируются на детрите макроводорослей, активно потребляются только микроводоросли и мелкие молодые растения бурых макроводорослей (Duggins et al., 1989).

Огромное влияние на жизнь обитателей шельфа оказывает зона контакта берега и моря. Именно таким масштабным воздействием объясняется эвтрофирование значительных прибрежных акваторий, например, Северо-западной части Черного моря (Северо-западная... 2006). Только реки Дунай и Днепр приносят в эту часть Черного моря около 250 км³ воды в год. Большую роль в формировании условий в прибрежной зоне играет деятельность человека. Например, в воды Одесского залива и прилегающих акваторий ежедневно сбрасывается 1,2—1,3 млн м³ хозяйственно-бытовых сточных вод со станций биологической очистки, причем выпуск одной из них расположен всего в 250 м от уреза воды.

Пляжи представляют собой важнейшую систему самоочищения контурной зоны моря (Зайцев, 2008). Гидродинамические процессы на границе моря и песчаного пляжа способствуют прохождению сквозь песчаный фильтр огромных масс воды. Так, один километр береговой зоны залива Онслоу Бэй (Северная Каролина, США) фильтрует 7,3 млн. м³/год. Весь пляж залива протяженностью 200 км фильтрует 1,5 км³/год, а вся береговая линия пляжей Северной Каролины — 3,7 км³/год (Riedl, 1971).

Основные градиенты шельфового биома. Структура шельфового биома трехмерна как в пространственном, так и в биономическом аспектах (рис. 8.9). Что касается временной составляющей шельфового континуума, то в ее основе лежит широтная климатическая цикличность. В высоких широтах амплитуда колебаний факторов среды выше, чем в низких. Изменения условий носят континуальный характер. Наибольшей пространственной составляющей в шельфовом континууме является вдольбереговой градиент. Сменяя друг друга, шельфовые экосистемы тянутся на тысячи километров вдоль берегов континентов. Наблюдаемые здесь изменения разномасштабны: от мозаики биотопов и сообществ, связанной с изменением состава грунтов и локального воздействия берегового стока, до широтных и биогеографических. Существует определенная закономерность широтного изменения видового богатства и обилия организмов.

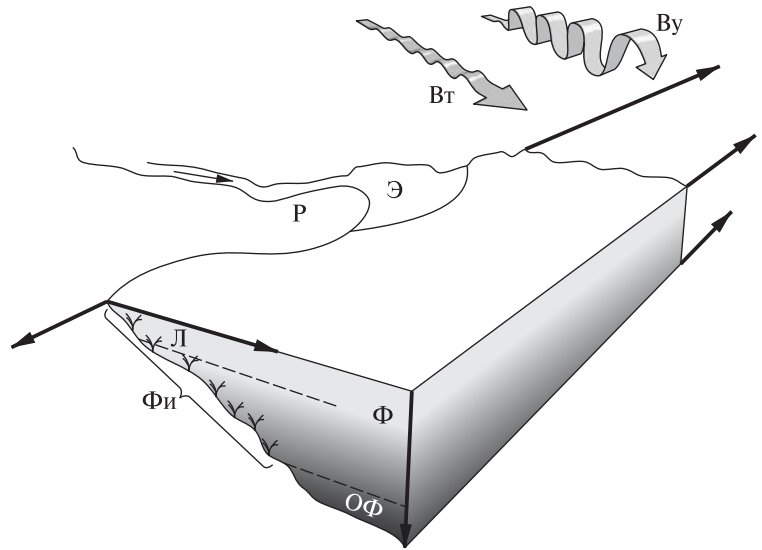


Рис. 8.9. Пространственно-временная организация шельфовых экосистем:

Ту — временное измерение для умеренных зон, колебательные процессы сильно выражены; Tt — временное измерение для тропических зон, колебательные процессы не выражены; Л — зона колебаний уровня при приливах, литораль; Фи — зона фитали — распространения донных растений; Ф — фотическая зона; ОФ — олигофотическая зона; Э — зона эстуария; Р — речной сток. Стрелками показаны направления основных градиентов

В бореальных эстуариях видовое богатство на порядок ниже, чем на мелководьях в тропиках, однако на порядок выше обилие каждого вида (Sanders, 1969, цит. по Сафьянов, 1987). Два других измерения шельфового континуума взаимосвязаны, поскольку с удалением от берега, как правило, постепенно увеличивается глубина. Литоральная зона имеет сходные биологические черты как в приливных, так и бесприливных областях шельфа. Наблюдающаяся более или менее выраженная дискретность поясов литоральных сообществ определяется не только временем осушения при отливах, интенсивностью и периодичностью приливно-отливных явлений, но и гидродинамическими процессами, освещенностью, биотическим взаимодействием. С глубиной и по направлению от берега к морю условия обитания и структура сообществ становятся более однообразными. В эволюционном плане шельфовый биом занимает особое место, поскольку жизнь вероятнее всего зародилась на мелководьях палеоокеана. Это древнейший биом, который в различные геологические эпохи, в связи с дрейфом материков претерпевал значительные пространственные изменения.

ДОННЫЙ БАТИАЛЬНО-АБИССАЛЬНЫЙ БИОМ ОКЕАНА

Граница между экосистемами континентального шельфа и батимальными экосистемами обычно располагается на глубине около 200—250 м. Это не только глубина шельфовой зоны как геоморфологической структуры, но и глубина трофогенного слоя в пелагиали. Глубжележащие пелагические и донные экосистемы сугубо гетеротрофные (за исключением экосистем гидротермально-сипового биома). Зону континентального склона до глубины около 3000 м выделяют как батимальную, занимающую немногим более 10 % площади дна океанов. Для этой зоны характерен довольно крутой уклон дна, приводящий к подвижности грунтов, осыпям, обнажению коренных пород. Зона собственно океанического ложа, преимущественно глубоководных равнин, располагается до глубины около 6000 м. Равнины отделены друг от друга возвышенностями и целой системой срединно-океанических хребтов. Более глубоководные зоны (ультра-абиссаль или хададь) представлены немногочисленными (немногим более 50) впадинами и желобами, большая часть которых находится в восточной части Тихого океана. Площадь их составляет около 1,5 % всей площади дна океана. Таким образом, основная часть биотопов батимально-абиссального биома, а это около 290 млн. км², располагается на глубинах 3—6 тыс. м.

Существует схема выделения области глубоководного дна (англ. — *deep-sea floor*), начиная с глубины 1000 м (Glover, Smith, 2003). Это условная граница, поскольку на этой глубине нет существенных биотопических или экологических разделов. Помимо указанных зон, А.П. Андрияшев (1979) выделяет океаническую бесшельфовую батималь или таласобатималь. В мировом океане распространены поднятия дна с крутыми склонами на батимальных глубинах в пределах 200—2000 м, которые далеко отстоят от материков. Это срединно-океанические хребты, банки, подводные горы.

В силу незначительного гидродинамического воздействия даже при большом уклоне, вся поверхность дна покрыта накопившимися здесь седиментированными взвесями, поэтому для биотопов биома рыхлые грунты (бенталь) характерны более, чем твердые субстраты (перифиталь). Скорость накопления осадков в среднем очень мала — 0,1—10 см/тыс. лет, большая толщина осадков свидетельствует не об интенсивности, а о длительности процессов. Течения в придонной области не способствуют значительному горизонтальному перемещению осадков, однако и при небольшом течении неровности дна могут служить зонами скопления мелких перемещающихся фракций донных отложений, поэ-

Глубоководное ложе океана — это огромный регион, покрывающий более 300 млн км², ... глинистый ил занимает более 90 % глубоководного дна, распространяясь часто на тысячи километров без каких-либо физических или биологических барьеров.

Glover, Smith, 2003, с. 220

тому, распределение органического вещества на дне может быть довольно гетерогенным.

Биотопы данного биома нельзя рассматривать только как донные отложения или другой субстрат, поскольку условия биотопа — это взаимодействие собственно дна и придонных масс воды. Дно океана в разных регионах соприкасается с различными по происхождению и характеристикам водными массами. В южной части Тихого, Индийского и Атлантического океанов глубже 3000 м дно омывается холодными антарктическими водами с высокой соленостью и относительно высоким содержанием кислорода. В Тихом океане на глубинах 500—1000 м на дно воздействуют воды с относительно низкой соленостью и повышенной (более 3 °С) температурой (Smith, Demopoulos, 2003). Термический режим в придонной области в целом стабильный, при низких температурах 1—3 °С.

Неоднородное распределение фитопланктона и первичной продукции в поверхностных слоях океана влияет на условия обитания донных организмов. Так, в восточной части Тихого океана под зонами повышенной продуктивности наблюдаются зоны кислородного минимума на глубинах 100—1000 м. Эти зоны могут занимать огромную площадь дна — от 50° с. ш. до 40° ю. ш. и от берегов до 120° з.д. В экваториальном районе зона дефицита кислорода ($0,1 \text{ см}^3/\text{дм}^3$) охватывает глубины от 50 до 1300 м, на Калифорнийском склоне зона с содержанием кислорода $0,3 \text{ см}^3/\text{дм}^3$ распространяется до глубины 500—1000 м (Smith, Demopoulos, 2003). Образование этой зоны является следствием интенсивных деструкционных процессов на дне при поступлении большого количества органического вещества. Складывается парадоксальная ситуация, когда обильный приток большого количества органического вещества мог бы стать основой обильной жизни, однако он провоцирует формирование крайне неблагоприятных условий для многих обитателей дна.

При этом заметим, что такие условия относительно неблагоприятны только для сообществ батимально-абиссального биома с окислительной средой. Для сообществ организмов биома с восстановительной средой они вполне обычны. Можно говорить о постоянных динамических процессах взаимодействия и взаимозамещения двух типов условий — восстановительных и окислительных. (Как ни печально выглядят последствия замора с точки зрения оксибионтов, в том числе человека, но это всего лишь один из вариантов смены одних форм жизни другими, динамики живого вещества биосферы). Экосистемы батимально-абиссального биома занимают донные биотопы афотической зоны с относительно низкой и довольно постоянной температурой, преимущественно окислительными условиями,

внешний источник органического вещества и энергии которых находится в фотической зоне океана.

Для биотопов донных океанических экосистем характерно отсутствие солнечного света, относительно низкая температура, высокое давление. Специфическим является последний фактор. Если на суше жизнь адаптирована к давлению в довольно узких пределах около 1 атмосферы, в континентальных водах — до 160 атмосфер, то в батимально-абиссальных и ультраабиссальных экосистемах организмы обитают при давлении от 20 до 1100 атмосфер. Высокое давление испытывают не только донные, но и глубоководные пелагические организмы, однако они, обладая определенной подвижностью, могут подниматься на меньшую глубину с меньшим давлением, для донных животных и бактерий это постоянно действующий фактор. Высокое давление существенно влияет на жизнедеятельность организмов. Повышение давления в эксперименте до 50—100 атм. (соответствует глубине 500—1000 м) приводило к полному параличу ракообразных, обитающих на мелководьях, и не действовало на амфипод с глубин около 4000 м (Беляев, 1989).

Скорость биохимических реакций в значительной мере зависит от температуры среды. В настоящее время температура в абиссальной зоне низкая (1—3 °С) и существенных колебаний не наблюдается. Уже на глубине более 400 м в океане преобладает термический режим, характерный для бореальной зоны на поверхности, а глубже — полярной и субполярной. При заселении больших глубин у организмов должны были бы выработаться адаптации к снижению температуры, замедляющие биохимические реакции и высокому давлению, действующие сходным образом (Кузнецов, 1989).

Будучи зависимым от пелагического биома, его продукционного потенциала, донный абиссальный гетеротрофный биом и его экосистемы могли сформироваться исторически позже пелагического. С другой стороны, пелагический биом, очевидно, всегда зависел от поступления биогенов из глубин океана. Разложение осажденного органического вещества и высвобождение биогенов происходит в результате деятельности микроорганизмов-редуцентов. В давние эпохи, проникая в батимальные и абиссальные глубины, животные находили там сформировавшиеся донные бактериальные биоценозы. Предполагается, что большие глубины начали заселяться животными еще в допалеозойское время, возможно в венде (Кузнецов, 1989). Поскольку вопрос о характере и местоположении береговой линии материков в связи с их дрейфом, изменением очертаний и, соответственно, широтным расположением, остается неясным, то сложно говорить о высокоширотном или приэкваториальном происхождении глубоководной фауны. Вероятнее все-

го ее множественное происхождение, тем более, что термический режим океана за всю историю жизни в нем претерпел значительные изменения. Если в приповерхностной зоне колебания максимальных температур были относительно невелики (24—30 °С), то в абиссали они изменялись значительным образом — от 2 до 20 °С (Кузнецов, 1989). Изменения термические неизбежно влекли за собой изменения других характеристик. Трудно представить, что при почти полном выравнивании температуры на поверхности и в придонных слоях, как это было в юрском периоде, кислородный режим на значительной глубине был бы благоприятным. Таким образом, заселение дна на больших глубинах океана, видимо, происходило неоднократно после почти полного вымирания оксибионтной фауны.

Представления о довольно однородных условиях на глубоководном дне породили первоначальные концепции отсутствия биогеографической неоднородности абиссальной фауны (Vign, 1957, цит. по Океанология..., 1977). В настоящее время эти концепции отвергнуты, чему, однако, не противоречит существование космополитических ареалов отдельных таксонов. По рельефу дна, характеру придонных течений в Тихом океане выделяют не менее 6 крупных топографических зон, относительная изоляция которых определяет особенности их населения, в целом довольно разнообразного. В локальных дночерпательных пробах встречались десятки, а в иногда и сотни видов животных.

«Ранние экспедиции, такие как британская на судне «Challenger» (1872—1876) и датская на «Galathea» убедительно показали присутствие и обилие жизни во всех местообитаниях и на всех глубинах океана и рассеяли миф об архаичности фауны. Большинство открытых животных были легко классифицированы в высоких таксонах, известных из мелководных зон. Хотя Мюррей (Murrey, 1895) отмечал, что глубоководные пробы часто содержат большое количество видов, действительное видовое богатство глубоководного океана не было изучено до 1960-х годов, когда в исследованиях в северо-западной Атлантике при одном тралении было обнаружено более 360 видов (Hessler, Sanders, 1967)» (Glover, Smith, 2003, с. 220—221).

Принимая во внимание значительное локальное таксономическое богатство, можно предположить, что общее число видов в биоме в целом достигает тысяч. Еще в конце 1960-х годов в Тихом океане было известно более 1700 видов, 780 родов, 310 семейств глубоководных донных беспозвоночных (Тихий..., 1969). Большое локальное таксономическое богатство в условиях ограниченных однообразных ресурсов выглядит диверсикологическим парадоксом. С одной стороны, возможно, преувеличивается «суровость» условий обитания в этих биотопах и недооцениваются адаптационные возможности гидробионтов. С другой стороны, могут быть преувеличенными представления о пространственном однообразии условий, поскольку некоторая кон-

центрация ресурсов создает предпосылки для локального увеличения богатства населения. Кроме того, возрастанию таксономического богатства в биоме в целом могла способствовать значительная стабильность условий в течение длительного времени.

Состав животных меняется в зависимости от характера биотопа. На твердых субстратах доминируют сессильные седиментаторы — губки, кишечнополостные, фораминиферы. Бедные рыхлые грунты населены сообществами с преобладанием подвижных собирателей — полихет и нематод, а богатые органикой донные отложения — сообществами с небольшим числом видов полихет, строящих трубки. Обычными обитателями донных равнин батиали являются иглокожие, морские звезды, офиуры *Ophiomusium lymani*, *Ophiophthalmus normani*, голотурии *Scotoplanes globosa*. Кроме того, встречаются гастроподы из нептунид, трохиид, шестилучевые губки, рыбы (макроуриды, зоарциды), а также ракообразные и галатеиды. Разнообразна мейофауна — нематоды, фораминиферы, гарпактикоиды из ракообразных. В подводных горах имеются выходы твердых пород, для населения которых характерно присутствие седентарных форм. Из трофических групп превалируют седиментаторы — антипатарии, горгонарии из кишечнополостных, морские лилии, офиуры, усоногие раки (Rogers, 1994; Smith, Demopoulos, 2003).

Благодаря малой подвижности воды в придонном слое и накоплению органического вещества на границе донные отложения — вода, здесь образуется устойчивая бактериально-детритная пленка. Большинство организмов макро- и мейофауны активно потребляют ее как пищевой субстрат, поэтому взмучивание и разрушение этой пленки существенно влияет на трофические условия в абиссали (Перес, 1969; Glover, Smith, 2003). В экосистемах биома отсутствуют первичнопродукты. Все трофические цепи имеют детритную природу.

«Первичным источником пищевого материала для глубоководных сообществ, исключая гидротермальные излияния и холодные сипы, может быть только дождь органических частиц — от отдельных клеток планктона до трупов китов, погружающихся из эуфотической зоны» (Smith, Demopoulos, 2003, с. 185).

Энергетические процессы всех донных экосистем в значительной мере зависят от «затухающего дождя детрита» из поверхностной продуктивной зоны. Для всего океанического дна этот поток в среднем оценивается в $1-10 \text{ г } C_{\text{орг.}} / \text{м}^2 \cdot \text{год}$. Например, на глубинах абиссали в 4000—6000 м под продуктивными водами экваториального апвеллинга поток органического вещества ($C_{\text{орг.}}$) составляет $1-3 \text{ г/м}^2$ в год (Glover, Smith, 2003). Однако схема, по которой поток органического вещества постепенно ослабевает с глубиной, но

все же непрерывен от поверхности до дна, выглядит несколько упрощенной. «Накрывающий» дно сверху пелагический биом структурирован и отнюдь не инертен. На пути ко дну детрит, образно говоря, неоднократно проходит через кишечники обитателей пелагиали, которые, в свою очередь, и сами становятся детритом.

Перес Ж.М. (1969) полагает, что органическое вещество, продуцируемое поверхностным планктоном, не попадает глубже 2000 м, и так называемый «дождь» органики «также мало способен принести пользу глубоководному бентосу, как и глубоководному планктону» (с. 247). Тем не менее, неоспоримо уменьшение количества органического вещества с глубиной и прямая зависимость конечной величины потока органического вещества у дна от продуктивности на поверхности. Зонам океанических апвеллингов соответствуют не только зоны относительно высокой продукции в пелагиали, но и сгущение жизни в батиали и абиссали (если только накопление органического вещества не приводит к гипоксии). Из этой зависимости следует закономерность низкой продуктивности донных сообществ, ибо поток действительно «затухает» и определенная симметричность показателей обилия на поверхности и на дне океана существует. При величине потока органического вещества из верхних слоев на дно до $0,5 \text{ г } C_{\text{орг.}} / \text{м}^2$ в год биомасса бентоса составляла около $10 \text{ мг } C / \text{м}^2$, при $1,0 \text{ г } C_{\text{орг.}} / \text{м}^2$ в год — 30 и при $1,5$ — несколько более 50 мг/м^2 (Smith, Demopoulos, 2003).

В соответствии с основными положениями концепции биологической структуры океана (Богоров, 1959; Богоров, Зенкевич, 1966; Виноградов и др., 1973; Соколова, 1976), обилие донных организмов в океане в значительной мере отражает показатели продукции в поверхностном трофогенном слое океана.

«Таким образом, получается, что там, где развивается мало планктона в поверхностных слоях, имеется и значительное обеднение бентоса больших глубин.»

Сравнение аточных изопланкт с зеркально обратным изображением изобент совершенно наглядно показывает зависимость количества бентоса от источников питания — планктона» (Богоров, 1959, с. 820—821).

Обобщение данных разных авторов по обилию донной фауны батиали и абиссали также показало (Smith, Demopoulos, 2003) значительные различия в тех или иных регионах Тихого океана (табл. 8.12). Обилие донной фауны зависит от интенсивности потока органического вещества на дно океана из верхних продуктивных слоев.

Структура сообществ закономерно изменяется в зависимости от количества поступающего на дно органического вещества. Если исследование состава на видовом уровне может вызывать сомнения в правильности определения ви-

дов, то идентификация организмов на уровне высоких таксонов вполне позволяет сопоставлять данные начала нашего века и 1960—х годов, что дает возможность рассчитать групповое разнообразие (табл. 8.13).

При сопоставлении показателей разнообразия с данными о потоке органического вещества, оседающего на дно, с увеличением потока разнообразие сначала растет, а затем падает. Максимальное разнообразие приходится на значения потока около $0,9 \text{ г } C_{\text{орг}} / \text{м}^2$ в год. Судя по изменению выравненности, разнообразие в значительной мере связано со степенью доминирования небольшого числа групп организмов.

Таблица 8.12. Показатели обилия донных сообществ Тихого океана (по Smith, Demopoulos, 2003)

Регион и условия	Глубина исследований, м	Поток органического вещества, $\text{г } C_{\text{орг}} / \text{м}^2$ в год	Численность организмов макрофауны, экз / м^2	Биомасса организмов макрофауны, $\text{г} / \text{м}^2$
Континентальный склон, вблизи Калифорнии, кислородная зона	1000—3500	4—10	5000—10000	4,0—8,0
Континентальный склон, вблизи Мексики, (Волкано), зона кислородного дефицита	730—1000	—	1000—14000	—
Эвтрофная абиссаль, экваториальный апвеллинг	4200—4450	0,9—1,8	1200—2000	0,4—0,6
Мезотрофная абиссаль, экваториальная часть северной части Тихого океана	4500—5000	0,4	280—290	0,1
Олиготрофная абиссаль, центральная часть северной части Тихого океана	5600—5800	0,3	80—160	0,08
Алеутский желоб	7298	—	1300	—

Таблица 8.13. Групповое разнообразие абиссальных сообществ в разных районах Тихого океана (по Филатова, 1969)

Район Тихого океана	Северо-западный	К северу от экваториальной зоны повышенной трофности	Экваториальная зона повышенной трофности	К югу от экваториальной зоны повышенной трофности	Юго-западный район	Южный район
Индекс Шеннона, Н, бит/г	2,03	1,987	1,887	2,698	1,71	1,626
Выравненность	0,487	0,769	0,568	0,78	0,427	0,398
Доминирующая группа	Эхиуриды	Фораминиферы	Двустворчатые моллюски	Фораминиферы	Фораминиферы	Фораминиферы

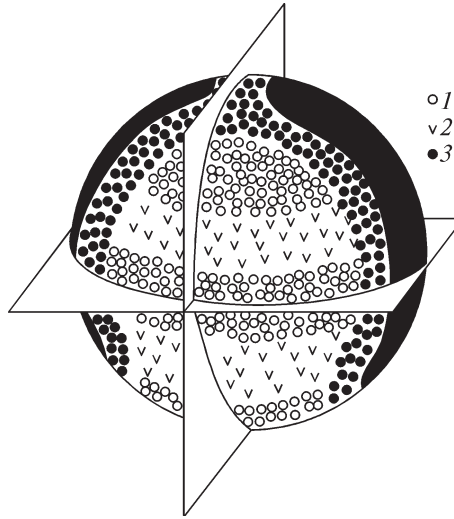


Рис. 8.10. Глобальная структура трофических зон глубоководного макрозообентоса океана (по Соколовой, 1976): 1 — широтные эвтрофные зоны; 2 — широтные олиготрофные зоны; 3 — приконтинентальная эвтрофная зона

Трофическую структуру сообществ глубоководного бентоса определяют животные трех группировок: детритоядные, питающиеся детритом из донных осадков; сестонофаги, питающиеся из придонной воды взвешенным сестоном; плотоядные, питающиеся живыми организмами и трупами (Соколова, 1969). Помимо останков животных, на дно попадают крупные растительные остатки, в том числе и с суши. Например, некоторые эхиуриды были найдены во фрагментах древесины, поднятой с глубины около 6000 м, или во фрагментах корневищ морских трав, попавших на океаническое глубоководное дно (Беляев, 1989). Разработаны обобщенные карты распределения отдельных трофических групп на дне, однако очевидно, что трофическая структура определяется не географическим координатами, а условиями. Концепция формирования олиго- или эвтрофных областей в бентали океана, трофической зональности как элемента общей биологической структуры океана была разработана М.Н. Соколовой (1976). Эвтрофные или олиготрофные условия создаются в бентали благодаря поступлению органического вещества из зон фотосинтеза. В эвтрофных зонах концентрация органического углерода ($C_{орг}$) в осадках составляет от 0,25 до 1,5 % их сухого веса, среда нейтральная или восстановительная, окислительные условия распространяются у поверхности осадков. Здесь могут существовать также потребители взвесей и поверхностной плёнки детрита, детритоеды более глубоких слоёв отложений.

Олиготрофные условия формируются при малом поступлении органических веществ. Осадки в этих зонах характеризуются низкой концентрацией $C_{орг}$, менее 0,25 %, а также высокими положительными величинами окислительно-восстановительного потенциала, т.е. условия здесь окис-

лительные. Формируется глобальная система трофических зон в бентосе океана (рис. 8.10), связанная со структурой продукционных зон в пелагиали океана. В эвтрофных зонах преобладают детритоеды, напр., звезды сем. *Porcellanasteridae*, голотурии, неправильные морские ежи, моллюски. В эвтрофных условиях довольно высока роль плотоядных животных, в основном некрофагов. В олиготрофных зонах океанической бентали преобладают такие сестоноеды: стеклянные губки, полихеты, усонogie ракообразные, брахиоподы.

Значительную часть глубоководной донной макрофауны составляет потребители детрита. В северо-восточной Пацифике более 90 % многоклеточных донных животных и 90 % полихет как доминирующей группы макрофауны являются собирателями детрита. Они приблизительно поровну делятся на питающихся в толще грунта и собирателей с поверхности грунта (Kukert, Smith, 1992). Подвижные голотурии (*Pannichia mozeleyi*, *Scotoplanes globosa*) потребляют тонкие частицы седиментов. С помощью природных маркеров изотопа ^{234}Th было установлено, что эти голотурии исключительно избирательно потребляют фитодетритные агрегаты, накопившиеся на дне не более месяца назад (Miller et al., 2000). Широко распространенные в донных сообществах фораминиферы питаются детритом, ассоциированными с ним бактериями, мелкими организмами, возможно, потребляют и растворенное органические вещество (Gooday et al., 1992)

Особую роль играют животные-некрофаги. Они поедают попавшие на дно трупы крупных животных, в том числе китов, массой порядка 10^4 кг. При этом следует обратить внимание на важную особенность изменения локальных условий в бентали и абиссали, приводящую к изменению статуса экосистем (микроэкосистем) и отнесению их к разным биомам. В условиях очень малого водообмена в районе нахождения крупных останков животных локально образуются восстановительные условия, поэтому здесь часто встречаются специфические организмы, родственные гидротермальным и сиповым. Следует отметить, что такие локальные зоны с восстановительными условиями и дефицитом кислорода достаточно эфемерны. Так, труп кита массой около 5 т разрушается донными организмами до скелета менее чем за 4 месяца, но скелет разрушается гораздо дольше. Останки более мелких животных разлагаются быстрее. При этом в течение считанных часов и суток образуются огромные скопления донных животных. Например, численность офиур *Ophiophthalmus normani* может достигать 700 экз/м². Также происходит скопление кумовых раков, полихет, пьавкоротых миксин *Eptatretus deani*, угольных рыб *Anoplopoma fimbria*, крабов из семейства литодид.

Ловушки с приманками, примененные для исследования скоплений животных в ультраабиссали на глубине более 9000 м показали, что такие скопления могут достигать огромных размеров — до 4000 экз. амфипод (Wolff, 1976; Hessler et al., 1978, цит. по Беляев, 1989). Но в хадали такие скопления были практически одновидовыми — амфипода *Hirondella gigas* до 4 см длиной — в то время как на меньшей глубине, в абиссали, в таких скоплениях встречались иглокожие, другие беспозвоночные и рыбы. Донная область, где происходит концентрация подвижных некрофагов, поистине огромна в сравнении с размерами самих организмов, по оценке Г.М. Беляева (1989) ее радиус составляет не менее 1—2 км. В трофической структуре глубоководных сообществ в целом преобладают слабо специализированные формы. В условиях ограниченных ресурсов трофическая специализация усложняет добывание пищи, поэтому такие трофические группы, как облигатные хищники, составляют лишь десятые доли процента от общего обилия макрофауны (Smith, Hamilton, 1983).

Получение количественных данных обилия организмов на больших глубинах сопряжено с большими техническими трудностями и материальными затратами. Тем не менее, на основании полученных натуральных данных и экстраполяций, основанных на общих концепциях структуры и продуктивности океана, еще в начале 1970-х годов была составлена карта распределения биомассы донных животных Мирового океана (Зенкевич и др., 1971). Картирование данных показало, что биомасса закономерно уменьшается от континентов к центру океана (рис. 1.1). Были выявлены следующие закономерности распределения показателей биомассы в сообществах глубоководного бентоса. Преобладают участки дна с биомассой менее 1 г/м² (биомасса бентоса на большей части океанического дна — от 50 мг до 1 г на м²). Особенно бедны обширные пространства олиготрофных тропических областей. Биомасса несколько увеличивается в приэкваториальных зонах западных частей океанов, где поверхностные воды продуктивны. В целом, включая прибрежный бентос, амплитуда показателей биомассы составляет 10⁷—10⁸ раз. Важным источником органического вещества является терригенный снос, часть которого накапливается в ультраабиссальных прибрежных желобах. Например, в Перуанско-Чилийском желобе, где глубина достигает 7—9 тыс. м, биомасса зообентоса порядка 10 г/м², то есть такая же, как на батимальных глубинах (Беляев, 1985). У западных берегов Мексики и вблизи Калифорнии глубины 1200 м встречаются в 50 милях от берега, здесь общая биомасса достигает 36—40 г/м², что нарушает общую картину снижения биомассы бентоса с глубиной (табл. 8.14).

В 1970-е годы была проведена оценка общих запасов донных организмов (Лукьянова, 1974, цит. по Беляев 1985), составивших 3,3 млрд. тонн. При этом на долю батинально-абиссального биома, или 92 % площади дна, приходилось 40 % запасов. Критический анализ этих расчетов (Беляев, 1985) показал, что оценки, вероятно, в 3—4 раза занижены, следовательно, общий запас донных животных в глубоководных экосистемах может составлять 3—4 млрд. т.

Биомасса бентоса хорошо коррелирует с внешним потоком органического вещества, но при этом следует обратить внимание на некоторые противоречивые данные середины прошлого столетия и современные, касающиеся обилия бентоса вблизи западных берегов Американского континента в Тихом океане. Исследования более раннего периода не фиксировали обширных зон кислородного дефицита (Тихий..., 1969), хотя указывалось, что в экваториальной части Тихого океана размеры организмов (полихеты, нематоды, ракообразные *Tanaidacea*, *Isopoda*, *Amphipoda*) очень малы, что связывали с неблагоприятными условиями (Филатова, 1969). Можно предположить, что расширение зон прибрежной гипоксии в настоящее время носит глобальный характер (Malakoff, 1998).

Ультраабиссальные, более 6000 м, глубины приурочены к двум формам донного рельефа — океаническим котловинам, более или менее округлой формы, и вытянутым желобам. Градиенты глубин в них велики, такие морфоструктуры занимают незначительную площадь дна мирового океана. Некоторые данные о жизни на глубинах до 6,5 тыс. м были получены еще в конце XIX века, однако обитаемость дна на глубинах более 7000 м ставилась под сомнение еще в конце 1940-х годов (Pettersson, 1948, цит. по Беляев, 1969). Условия обитания гидробионтов в ультраабиссали весьма стабильны, что касается в первую очередь температуры, ее колебания во всей ультраабиссали невелики — от 1,1 до 3,6 °С, не более 1 °С для каждого желоба с минимальным пространственным и временным градиентом. Показатели солености также достаточно стабильны — 20 % изменения этого показателя на глубинах 6000—10000 м. Как правило, здесь много кислорода в воде — более 3 см³/дм³ (Беляев, 1969). В глубо-

Таблица 8.14. Общая средняя биомасса донной фауны на различных глубинах Тихого океана (по Филатова, 1969)

Глубина, м	Средняя биомасса, г/м ²	Глубина, м	Средняя биомасса, г/м ²
2000—3000	7,08	5001—6000	0,41
3001—4000	4,00	6001—7000	0,39
4001—5000	0,47	7001—8000	0,14

ководных желобах накопление осадков происходит более интенсивно, чем на остальной поверхности дна океана.

На ультраабиссальных глубинах обнаружены микроорганизмы, протисты и более 30 классов многоклеточных животных (Беляев, 1969, 1989). К концу 1980-х годов состав изученной абиссальной фауны насчитывал около 150 видов протистов, около 700 видов многоклеточных. Список крупных таксонов ультраабиссальной фауны поразительно велик, фауна очень разнообразна. Сюда входят губки, кишечнополостные, турбеллярии, нематоды, приапулиды, олигохеты и полихеты из кольчатых червей, тихоходки, усонogie, веслоногие, ракушковые, равноногие, кумовые, разноногие и десятиногие раки, клещи, морские пауки, беспанцирные и панцирные моллюски, брюхоногие, лопатоногие, двустворчатые, головоногие, моноплакофоры, а также мшанки, иглокожие, погонофоры, полухордовые, асцидии, рыбы. Скорее всего, расширение исследований приведет к находкам в ультраабиссали представителей практически всех крупных таксонов морских животных. Однако на уровне родов и видов большинству ультраабиссальных организмов (кроме полихет и фораминифер) свойственна «эндемичность», приуроченность именно к этой зоне галосферы. Такая приуроченность связана с хорошо выраженной стенобатностью. Эндемизм на видовом уровне в донной и придонной фауне глубин более 6000 м составляет более 50 %. Глубина 6—7 тыс. м имеет переходный характер, наибольший процент эндемиков свойствен самым глубоководным желобам — Тонга, Марианскому, Филиппинскому. Практически во всех группах организмов с глубиной видовое богатство снижается. Например, если полихет с глубин 6—7 км было известно более 50 видов, то с глубин более 10 км — всего 3 вида (Беляев, 1989).

Численность живых бактерий в донных осадках с глубин более 10000 м составляет сотни тысяч и миллионы в см³. В экосистемах глубоководного бентоса довольно велика роль простейших. Здесь постоянно встречаются фораминиферы, комокиацеи, ксенофиофоры. Плотность их популяций достигает единиц и десятков на м², зафиксированы их скопления. По данным подводных съемок, в некоторых местах до 50 % дна покрыто псевдоподиями фораминифер. По данным дночерпательных проб, биомасса животных в глубоководных желобах может достигать величин порядка граммов на м². При этом в ультраабиссали умеренной зоны вблизи континентов биомасса выше, чем в центральноокеанической зоне. Для траловых сборов (площадь обловленного дна точно неизвестна) установлена закономерность повышения среднего количества особей одного вида с глубиной в желобах умеренной зоны и снижение в тропической (табл. 8.15).

Здесь наблюдается закономерность общеэкологического характера: лимитирующая роль какого-либо фактора (в данном случае давления) определяет снижение видового богатства, однако приспособленные виды получают преимущество в реализации ресурсов, в особенности если их обилие определяется внешними факторами.

Разнообразие экосистем в биоме определяется как биотическими, так и биотопическим факторами. Батиальная зона включает несколько крупных биотопов — континентальный склон и относительно ровное дно с аккумулярованными донными осадками, выходами пород, каньонами, океаническими хребтами, области с достаточно большим содержанием кислорода в воде и его нехваткой. Поверхность донных осадков на дне океана значительно модифицируется за счет активности многих организмов, о чем свидетельствуют многочисленные следы животных, трубки, фекальные выбросы. Об активности донных животных свидетельствует не только появление различных следов, но и их исчезновение вследствие биологической метаморфизации осадков. В батиальной области эти следы исчезают за 0,5—2 месяца, в то время как в мезотрофной абиссали — более чем за год (Smith, Demopoulos, 2003). Выделить отдельные экосистемы и сообщества организмов в батиали и абиссали весьма затруднительно. Здесь на сотни и тысячи километров нет каких-либо существенных экологических границ. Видимо, только ультраабиссальные желоба в силу их локального распространения могут рассматриваться как отдельные экосистемы со своими сообществами. Однако, как отмечала Н.Г. Виноградова (Тихий..., 1969), «наличие в

Таблица 8.15. Изменение обилия и видового богатства животных с глубиной в ультраабиссали Тихого океана (по Беляев, 1989)

Глубина, м	Количество в одном тралении (экз.)	Число видов	Среднее количество на один вид (экз.)
<i>Эвтрофная зона северной части Тихого океана</i>			
6000—7000	395	33	12
7000—8000	706	26	27
8000—9000	954	22	43
9000—10 000	7074	12	390
<i>Олиготрофная зона юго-западной части Тихого океана</i>			
6000—7000	152	17	9
7000—8000	126	16	8
8000—9000	84	10	9
9000—10 000	116	13	9
Более 10 000	39	6	7

океанах на разных его глубинах особых вертикальных зон, которые характеризуются определенным набором видов животных, не вызывает сомнения» (с. 129). В то же время, уклон большей части океанического дна довольно мал, поэтому глубина изменяется достаточно плавно, постепенно, что также предполагает континуальность сообществ. Необходимо еще раз подчеркнуть, что в данный биом входят не только экосистемы бентические, локализованные на мягких осадочных грунтах, но и экосистемы океанических хребтов, однако по причине чрезвычайной сложности исследований данные об этих экосистемах очень скудны.

Градиенты и континуумы батально-абиссального биома. Батально-абиссальный биом включает в себя значительные по размерам и континуальные по структуре экосистемы. Основными факторами, определяющими биологические градиенты, являются глубина, верхнее давление и поток поступающего извне органического вещества. Хотя большая часть биотопов биома представлена типичной бенталью, значительную роль играют и биотопы периферии. Основные градиенты по причине гигантских размеров экосистем очень малы, т.е. на больших расстояниях происходят незначительные изменения условий и биоценозов. Пространственно выделяются два основных измерения — вертикальное по глубине и горизонтальное, связанная с радиальной биотической макроструктурой океана. (Графическое представление основных пространственных осей и градиентов весьма затруднительно). Энергетическая зависимость от радиально структурированных пелагических экосистем определяет концентрическое распределение изобент в масштабах океанических экосистем батали и абиссали.

Во временном измерении следует отметить значительную стабильность, малую изменчивость как условий обитания, так и биоценологических процессов. Тем не менее, в случае локальной концентрации органического вещества в виде трупов животных или растительных остатков быстро происходит пространственное переформирование сообществ, концентрация гидробионтов.

Кралловые рифы представляют собой одно из наиболее сложных и продуктивных сообществ не только Мирового океана, но и Земли в целом.
Жирков, 2010, с. 173

БИОГЕРМОВЫЙ БИОМ

Главной особенностью биогермового биома является мощная специфическая биотопоформирующая деятельность гидробионтов. Широко известные рифостроители — герматипные или рифостроящие кораллы — важный, но далеко не единственный элемент-эдификатор биотической системы в современном биогермовом биоми. В геологическом мас-

штабе времени эти экосистемы относительно молоды. В докембрийское время существование рифовых экосистем и биогермового биома определяли строматолитовые цианобактерии. В настоящее время такие биогермовые экосистемы существуют лишь в некоторых регионах (Earth systems..., 2000). Состав биогермовых экосистем значительно пополнился в палеозое, кроме цианобактерий в качестве рифостроящих организмов сюда вошли красные и зеленые водоросли, губки, тубуляты, ругозы, полихеты, плеченогие, мшанки. Только с начала кайнозоя и в наше время основная роль в создании биогенных рифов принадлежит герматипным шестилучевым кораллам, кроме того, в этом процессе активно участвуют красные и зеленые водоросли, фораминиферы, моллюски (Сорокин, 1990). Существенную роль в рифообразовании могут играть гидроиды миллепоры (Мощенко, 2006). Биогермовый биом как один из элементов биосферы при изменении состава форм и видов существует не менее 2,5 миллиардов лет.

«Биогенные известковые постройки известны с докембрия. В то время их образовывали прокариоты. Создаваемые ими постройки (строматолиты) имели толщину до 30 м и длину до нескольких сотен метров. В раннем кембрии появляются рифы, впервые образованные скелетами многоклеточных организмов — археоциатов. Затем до середины ордовика рифы отсутствовали. Второй раз рифовые сообщества многоклеточных возникли в середине ордовика и существовали до силура — среднего девона. Первые кишечнополостные с известковым скелетом (Tabulata) появились в ордовике. Затем возникает вторая группа кишечнополостных с известковым скелетом — ругозы. С появлением ругоз рифовые постройки достигли современных размеров: площадь — сотен квадратных километров, толщина — 1,5 км. Третий период существования биогенных рифов начался со среднего триаса. К позднему триасу ведущая роль перешла к склерактиниям. В мелу на мелководье ведущая роль в строительстве каркасов рифов переходит к рудистам — вымершей ныне группе двустворчатых моллюсков» (Жирков, 2010, с. 182—184).

Современные коралловые рифовые экосистемы имеют циркумтропическое распространение. Условия, в которых формируются и существуют рифовые коралловые экосистемы не столь узки, как принято считать. Так, обобщение данных по более чем 1000 коралловых рифов (Клеурас et al., цит. по McClanahan, 2002) показывает, что температурные пределы существования рифовых экосистем составляют 16,0—34,4 °С (в Красном море температура может быть и выше), соленость воды — 23,3—41,8 ‰, концентрация биогенов — NO₃ — от 0 до 3,3 ммоль/дм³, PO₄ — от 0 до 0,54 ммоль/дм³, зона освещения по глубине — от 9 до 91 м. Тем не менее, основная масса рифовых экосистем приурочена именно к тропикам.

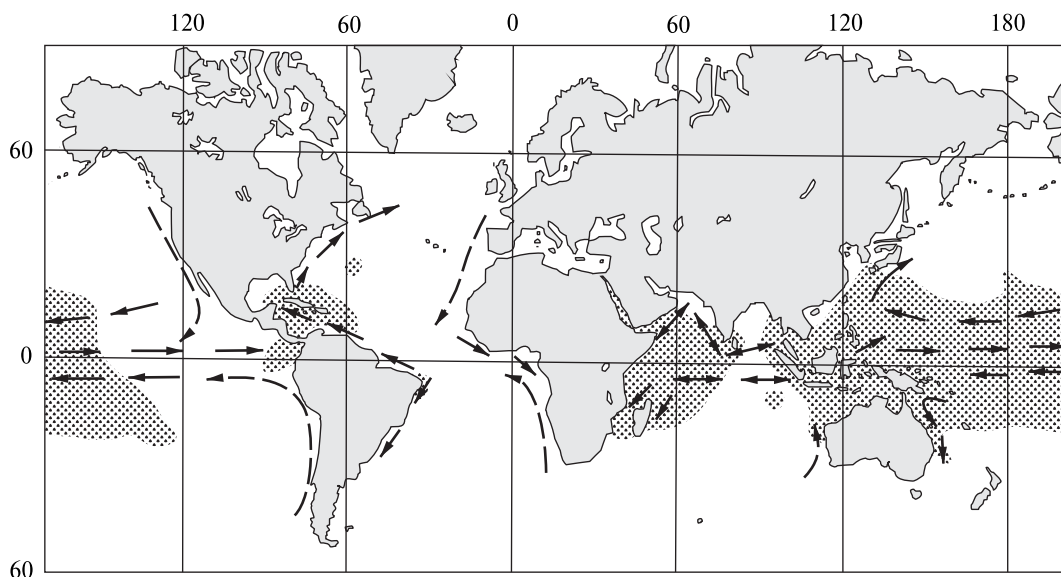
Пространственная структура рифовых экосистем чрезвычайно разнообразна. Их классификация, предложенная Ч. Дарвином, с небольшими дополнениями существует и поныне.

«В своей известной книге "Структура и распределение коралловых рифов", вышедшей в Лондоне в 1842 г., среди всего разнообразия рифовых конструкций Дарвин выделил три основных их типа: окаймляющие рифы, барьерные рифы и атоллы. Он считал, что вблизи островов вначале образуется окаймляющий риф, который по мере тектонического опускания острова переходит в барьерный риф, а затем в атолл. Одним из главных условий, которые определяют именно такую направленность развития рифов в процессе тектонического опускания, он считал преимущественный рост кораллов на внешнем крае рифа и угнетение их развития в тыльных частях флота и в лагуне» (Сорокин, 1990, с. 10).

Общая площадь современных коралловых рифов составляет около 600 тыс. км² (Сорокин, 1990), однако существует гораздо более масштабная оценка — до 7 млн. км² (Наумов и др., 1985), для сравнения — площадь Черного моря составляет около 430 тыс. км². В тропической зоне рифовые экосистемы в различных регионах распределены неравномерно. Более 70 % всех рифовых экосистем располагаются в Индо-Пацифике, в Атлантике — 24 % и в Красном море около 6 %. Более половины всей площади современных рифов приходится на береговые, барьерные и окаймляющие рифы (рис. 8.10). Самыми большими рифовыми системами являются барьерные рифы. Площадь наибольшего из них — Большого барьерного рифа Австралии составляет 215 тыс. км², протяженность более 2000 км. Распространение коралловых экосистем, рифовых построек ограничено небольшими глубинами, однако распространение рифов и всего биогермового биома было бы неверно связывать только с шельфовыми зонами. Множество рифов находится в океанической области (рис. 8.11).

Благодаря жизнедеятельности коралловых полипов и других рифостроящих организмов создаются специфические и очень благоприятные условия обитания для множества других гидробионтов. Роль рифостроителей как экосистемных инженеров связана со многими аспектами жизнедеятельности. Это, прежде всего, создание пространственно сложного биотопа в виде известняковых построек, где могут прикрепляться, находить убежище многие организмы, чрезвычайно высокая продуктивность симбиотрофных и перифитонных водорослей, высокая генеративная продукция, обеспечивающая богатый ларватон.

С фотосинтезом связан и один из важнейших процессов в биогермовом биоме, создающий пространственную основу всех экосистем — процесс отложения карбонатов. Если в строматолитовых постройках в этом процессе доминируют цианобактерии, то в современных коралловых экосистемах в нем участвуют не только коралловые полипы, но и известковые водоросли, фораминиферы, полихеты, моллюски и другие организмы. Годовая продукция карбоната кальция на коралловых рифах составляет около 2,5 млрд. т (Сорокин, 1990). Биогенное осаждение карбоната кальция



определяет формирование сложных структур, лежащих в основе пространственной организации всей экосистемы. Образно говоря, там, где под действием чисто химических явлений происходило бы накопление твердых карбонатов слой за слоем, под действием биологических факторов формируется исключительно богатое «кружево» различных по величине и пространственной сложности форм.

В самом упрощенном виде можно выделить четыре типа формирования известкового скелета всего рифа. Во-первых, это разнообразные по форме, структуре макроскопические прикрепленные к различным субстратам скелеты колоний герматипных кораллов. Здесь проявляются законы экоморфологии: у кораллов как седентарных организмов, внешние скелеты имеют очень развитую поверхность, что связано с трофической функцией. По данным разных авторов, линейная скорость роста кораллов составляет от нескольких мм до 10—17 см/год (Сорокин, 1990). Во-вторых, это макроскопические скелеты подвижных и малоподвижных форм, таких как моллюски. В-третьих, отложения микроскопических водорослей в виде тонких пленок или слоев карбонатных отложений на различных поверхностях. В-четвертых, карбонатные скелеты микроскопических, не связанных с субстратом форм, таких как фораминиферы, а также спикюлы отмерших губок.

Биогенная известковая конструкция рифов сложна и достаточно прочна, что позволяет им существовать в условиях мощнейшего гидродинамического воздействия океана. На литогенном или биогенном субстрате, за счет роста прикрепленных макроформ создается как бы опорный каркас,

Рис. 8.11. Распространение коралловых рифов в Мировом океане (по Шеппард, 1987):

сплошные стрелки — теплые течения; пунктирные — холодные течения

в промежутках которого скапливается обломочный материал, коралловый песок, раковины. Весь скелет рифа цементируется отложениями карбоната за счет водорослей перифитона, в основном красных кораллиновых водорослей. Процессы фотосинтеза смещают рН среды в щелочную сторону, что усиливает образование и выпадение кристаллов кальцита и арагонита.

Таким образом, биогенные и литогенные процессы приводят к консолидации частиц, образованию монолитной массы. Далее весь материал со временем спрессовывается и подвергается литификации, т.е. формированию пород — известняков, доломитов и т.п. Таким образом, фрагментация карбонатных скелетов с последующей консолидацией их в биогенные породы — основу рифовых экосистем — представляют собой важное аккумулятивное звено в цепи процессов, поддерживающих существование рифовых экосистем, а также важную часть в биогеохимии гидросферы в целом.

Параллельно с биогенным накоплением карбонатов, консолидацией фрагментов и литификацией, происходит эрозия, деструкция, разрушение не только отдельных элементов, но всего скелета рифа. Основные факторы эрозии — это действие прибоев, действие перемещаемого водой обломочного материала, выветривание пород при осушении, отливе, растворение карбоната водой, воздействие живых организмов. Биогенная эрозия составляет около 2/3 от общего процесса (Сорокин, 1990). Ведущую роль в этом играют активные разрушители известнякового субстрата, а также скелетов живых кораллов: сверлящие губки и моллюски, другие беспозвоночные, грибы, водоросли, рыбы.

Деятельность организмов-разрушителей можно типизировать. Организмы-сверлильщики разрушают скелеты живых кораллов и консолидированный известняковый материал. В числе сверлящих грибов обнаружены представители родов *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Phialophora*. В составе сверлящих водорослей преобладают зеленые нитчатые *Ostreobium* и синезеленые *Hermatonema* (Kublik, 1977). Широко распространены сверлящие губки, преимущественно из семейства Clionidae. Количественно их деятельность оценивается в 0,25—3,00 кг/м² разрушенного известняка в год, за этот период они могут углубляться на несколько мм (Сорокин, 1990). В основе воздействия этих организмов на карбонатный субстрат лежит выделение кислоты. Существенную роль в жизни рифовой системы играют сверлящие моллюски, в основном из родов *Lithophaga*, *Petricola*, *Tridacna*, *Corallophila*. Некоторые достигают в длину 5—9 см. Они определенным образом специализированы: одни виды предпочитают поселяться в колониях живых кораллов, другие — в

их скелетах, третьи сверлят только скальный флет, т.е. на все элементы известняковой основы рифа воздействуют организмы-разрушители. В коралловой экосистеме медленные циклические процессы происходят постоянно не только в живой ее части, в сообществах (также как и в любых других экосистемах), но и в косной части экосистемы. Накопление карбонатной твердой основы всей экосистемы и ее разрушение происходит в основном при участии живых организмов.

Согласно теории Ч. Дарвина, в формировании рифовых построек большую роль играет тектонический фактор. Основание рифа медленно погружается, и он постоянно должен достраиваться сверху. В нормально функционирующей рифовой системе процессы накопления, формирования несколько преобладают над процессами деструкции. При изменении пространственных форм существования карбонатов (скелетные образования живых кораллов — мертвый скелет — обломочный материал — коралловый песок) они постоянно накапливаются, растворение и вынос из экосистемы очень малы.

На огромной акватории тропической зоны Мирового океана условия существования коралловых экосистем весьма разнообразны, что создает предпосылки большого разнообразия самих экосистем. Основу кораллового биоценоза на отдельном рифе составляют не более 10—15 руководящих форм мадрепоровых кораллов и 1—2 вида гидрокораллов, они же создают и карбонатный скелет биоценоза. Рифовые постройки могут быть обнажающимися, т.е. при отливе в верхней своей части выходить на поверхность (это характерно для рифов Индо-Пацифики) и погруженными.

Экосистема рифа включает в себя совокупность характерных биоценозов, расположенных, как правило, поясами. Зональность в распределении геоморфологических элементов создается и поддерживается благодаря деятельности самих биологических сообществ во взаимодействии с факторами среды. Еще Ч. Дарвин (1983) с определенностью утверждал, что зона распространения живых кораллов ограничена сравнительно небольшой глубиной — 120—180 футов (40—60 м). Современные данные в целом подтверждают это и позволяют выделить несколько основных зон рифовых экосистем. Подножье рифа на глубине 50—100 м представляет собой остатки древнего рифа и может нести на себе следы эрозии, происходившей здесь, когда эта часть была еще в поверхностной зоне — пещеры, гроты, большие углубления. Твердые поверхности здесь обычно заселены агерматипными кораллами (*Dendrophylla*, *Sclerchelia*), горгонариями, альционариями. На глубинах 40—80 м появляются герматипные организмы — кораллы и водоросли, которые создают карбо-

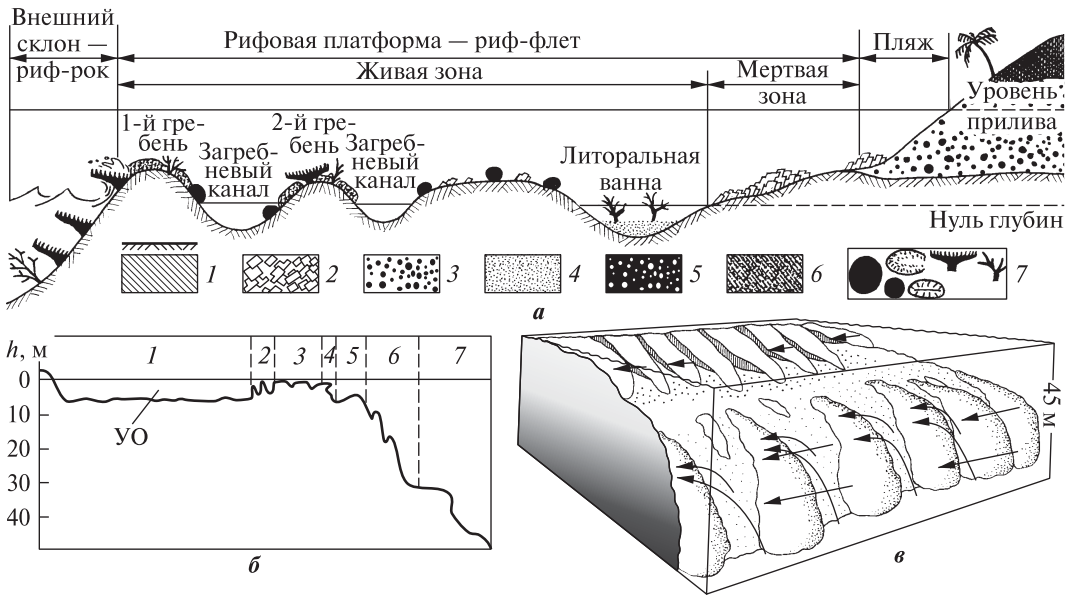


Рис. 8.12. Топические и экологические зоны современного кораллового рифа. Зональность на поперечном разрезе:

а — (по Наумов и др., 1985) и *б* — (по Сорокин, 1990): 1 — лагуна; 2 — зона внутреннего флета; 3 — зона риф-флета; 4 — зона волнолома; 5 — зона рва; 6 — зона опор; 7 — фор-риф; УО — уровень океана; *в* — направление течений на внешнем склоне рифа в зоне опор (по Roberts et al. 1975, из Срокин, 1990)

натные постройки. Это — зона рифового склона (рис. 8.12). Освещенность здесь еще слабая, зато нет разрушительного действия волн. Здесь происходит довольно интенсивный рост рифа, который усиливается в следующей зоне фор-рифа, на глубине 40—20 м. Тут, кроме мадрепоровых кораллов, процветает богатое население прикрепленных организмов: губки, мягкие кораллы, мшанки, гидроиды, морские лилии, полихеты, а также водоросли кораллины.

Следующая зона, так называемая зона опор, на глубине 20—10 м представляет собой систему вертикальных гребней, интенсивно заселенной богатой рифовой фауной, водорослями, и каньонов, по которым происходит сток обломочного материала, песка, донных осадков. Деятельность рифостроителей способствует росту гребней и, соответственно, углублению каньонов. Зона опор играет важную роль в функционировании всей экосистемы, потому что они существенно ослабляют влияние волн (Stoddart, 1962) Далее, уже на малых глубинах, последовательно идут: фронтальная зона, зона фронтального рва и зона волнолома. Организмы живут здесь в условиях сильного воздействия волн, но, с другой стороны, здесь наилучшая освещенность и ослаблено давление хищников. В зоне фронтального рва накапливаются рыхлые осадки, песок, обломочный материал.

Здесь плохо развиваются прикрепленные формы, но интенсивно растут донные микроводоросли и богата фауна их потребителей — различных брюхоногих моллюсков.

Далее идет зона флета или вершинное плато, которое в период отлива может в разной степени осушаться. Плато в ширину может быть от десятков и сотен метров до нескольких километров. На границе флета в морской его части, где гидродинамическое воздействие волн и прибоя особенно сильное, часто образуются так называемые водорослевые валы — гряды крупных известковых глыб, образованных накоплением карбонатов кораллиновыми водорослями. Морфология флета очень разнообразна, здесь встречаются островки, микроатоллы, отмели, довольно глубокие впадины, заполненные водой при отливах. Населена эта зона не очень плотно (офиуры, голотурии, гастроподы, немногочисленные кораллы), что объясняется сложными условиями существования. Во время малой воды остающиеся организмы подвергаются сильнейшему нагреванию солнцем, температура повышается до 35—40 °С, происходит опреснение воды за счет осадков (Шеппард, 1987). Внутри кольцевого рифа-атолла или между флетом барьерного рифа и берегом располагаются лагуны. Глубины их различны — от 5 до 50 м. Население склона рифа, обращенного к лагуне, беднее населения внешнего склона. В лагунах встречаются обширные заросли морских трав. Дно лагун покрыто преимущественно рыхлыми карбонатными осадками.

Геоморфологическое (а точнее — биогеоморфологическое) разнообразие рифов определяет разнообразие биотопов, а те, в свою очередь, — разнообразие жизни в биогермовом биоме в целом. В этом биоме выполняется одна из важнейших функций живого вещества биосферы — диверсификационная. В современных коралловых экосистемах обитает около 1/4 всех видов, населяющих гидросферу. Современные рифовые экосистемы наиболее богаты видами за период существования с кембрия (Karlson, 1999), однако и в прошлые эпохи — в девоне, нижнем карбоне, перми, триасе, богатство видов в коралловых экосистемах составляло около половины современного. Общее число видов различных гидробионтов, связанных с биоценозом коралловых рифов в Тихом и Индийском океанах, достигает почти 125 000, а в Атлантическом — около 50 000 (Наумов и др., 1985). Число видов водорослей и сосудистых растений в отдельных районах достигает 300, моллюсков — до 500 видов, в коралловых экосистемах присутствует более 500 видов губок, более 1000 видов иглокожих, с рифами связано существование более 6000 видов рыб (Сорокин, 1990). Видовое богатство рифовых экосистем закономерно возрастает от северных границ тропической зоны к экватору с

максимумами в районе 20° северной и южной широт, а также в долготном направлении с максимумом в районе 120° в.д. (Bellowood, Hughes, 2001). Биогермовый биом и его экосистемы — богатейшие и важнейшие центры биологического разнообразия в биосфере.

При общей площади современных рифовых экосистем около 600 тыс. км² (хотя площади собственно коралловых сообществ, вероятно, меньше), плотность видового богатства составляет 0,02 вида на км² или в среднем 1 вид 200 км², в то время как для всего остального океана — около 0,00001 вида на км² или 1 вид на 100 000 км², т.е. на 3 порядка меньше. При значительных пространственных масштабах биогермового биома в целом, коралловые экосистемы представляют собой довольно малые образования по глубине с весьма тонкой структурой. Это позволяет не только выделять довольно узкие топические зоны, но и делать заключение, что максимум видового богатства приходится на очень узкую область 15—40 м глубины (Karlson, 1999).

Видовое богатство в гидросфере распределяется по известной закономерности: возрастание от больших глубин к мелководьям; от высоких широт к тропикам; в донных группировках выше, чем в пелагических; в донных выше в каменистых биотопах, чем в илистых или песчаных (Одум, 1975; Шеппард, 1987; Касьянов, 2002). Коралловые сообщества обитают в тропиках, занимают мелководные зоны, изначально связаны с твердыми субстратами и к тому же сами создают их. Здесь с максимальной силой проявляется еще один принцип диверсикологии — одни виды и формы своей жизнедеятельностью создают условия для других (Уиттекер, 1980; Протасов, 2002). Высокое видовое или генетическое разнообразие — важная, но не единственная характеристика биогермовых экосистем. Необходимо отметить другие важные составляющие разнообразия этих экосистем. Сложный рельеф рифовых построек создает свой уровень разнообразия. Формы рельефа разного порядка являются основой сообществ разного порядка (Рифы..., 1987). В каждой пространственной зоне формируется свой биоценоз. Существует биотопическое разнообразие вертикальных зон, на внешней части рифа различаются условия обитания в наветренной и подветренной частях. Это связано с пассатными ветрами, дующими преимущественно в одном направлении, поэтому с наветренной стороны воздействие волн всегда сильнее, а подветренная сторона находится в некоторой гидродинамической «тени». Во внутренней, защищенной от волнения акватории — лагуны, воздействие волн не чувствуется.

«В старину путешественники предполагали, будто животные, строящие коралловые рифы, инстинктивно возводят их огромным кругом для того, чтобы найти себе убежище во внутренней

его части; но этот взгляд очень далек от истины, ибо, наоборот, те массивные формы, с ростом которых на открытых наружных берегах связано самое существование рифов, не могут жить внутри лагуны, где процветают другие, тонковетвистые формы» (Дарвин, 1983, с. 395).

Как было показано (Connel, 1978) в коралловых и влажнотропических лесных экосистемах, наибольшего разнообразия следует ожидать в условиях умеренных, средних нарушений. Факторы, дестабилизирующие рифовые экосистемы, что периодически отбрасывает их на более ранние стадии сукцессии, также разнообразны (Hughes et al., 2003). Это повторяющиеся с некоторой периодичностью тропические ураганы, сильные ливни в период отливов, вспышки численности морских звезд *Acantaster planci* (McClanahan, 2002; Karlson, 1999). При средней и малой численности *A. planci* ведут себя как скрытные ночные хищники, уничтожающие относительно немного коралловых полипов, в больших же скоплениях они питаются круглосуточно и интенсивность их воздействия возрастает в 4—5 раз (Сорокин, 1990).

Особый уровень биотопического разнообразия создают отдельные колонии кораллов и малые системы их построек в отдельных топических зонах. Огромное габитуальное разнообразие кораллового биоценоза создается не очень большим набором характерных форм коралловых скелетов. Таких типов насчитывается немногим более 50 (Рифы..., 1987). В зависимости от видовой принадлежности, условий обитания, они могут быть более или менее компактными или, наоборот — разветвленными, с развитой поверхностью. Здесь также можно выделить несколько уровней сложности. Например, ребристая лобофилия (*Lobophyllia costata*) создает компактную сферическую колонию, поверхность которой представляет собой систему сложных извилистых ребер. То же можно отметить для кораллов мозговиков *Leptoria phrygia*. Различные формы скелета коралловых полипов создают чрезвычайно сложную и развитую поверхность рифового биоценоза.

К указанным аспектам разнообразия следует добавить различные стратегии размножения и захвата территории, поведенческие реакции организмов, временные периоды активности. Для биогермовых экосистем характерна очень высокая продуктивность на протяжении всего года (Сорокин, 1986, 1990). Вероятно, это характерно не только для коралловых, но и для других экосистем этого биома. В круговороте вещества доминируют три процесса: первичной продукции за счет фотосинтеза, деструкции органического вещества и кальцификации. В отдельных зонах рифовой экосистемы баланс продукционных и деструкционных процессов может смещаться в ту или иную сторону, однако для всего рифа обычно близок к 1 (Сорокин, 1986, 1990). В целом, продукция в коралловых экосистемах одна из высших

в биосфере — от 8—15 в некоторых участках до 30 г С/м² в сутки, что, как подчеркивает Ю.И. Сорокин (1990), может происходить только при многоярусном расположении фотосинтетических поверхностей, когда их общая площадь превышает проективное покрытие. Таким образом, продуктивность экосистемы напрямую связана с ее сложной хронологической структурой. Уровень продукции в различных зонах рифа варьирует в широких пределах (табл. 8.16).

Выше было отмечено, что в создании рифовых построек как в прошлые эпохи, так и в настоящее время участвуют организмы многих таксономических и экологических групп.

Кораллиновые водоросли могут образовывать своеобразные рифы в виде отдельных массивных образований размером около метра. Такие рифовые постройки обнаружены в Средиземном море. В восточной части этого моря на глубинах 25—90 м обнаружены так называемые «кораллиновые тротуары» площадью от сотен квадратных метров до десятков квадратных километров (Maximova, Saher Fayes, 1999, цит. по Жирков, 2010) Твердый известковый покров толщиной 10 см и более образуется корковыми водорослями *Lithopyllum racemus*, *Lithotamnion sp.* и др., после того, как зеленые сифоновые водоросли (*Caulerpa scallpelliformes*, *Udotea petiolata*) своими ризоидами укрепляют илистый грунт и создают первичный субстрат для поселения кораллиновых водорослей. Всего в таких сообществах обнаружено 35 видов водорослей.

Одной из черт биогермовых экосистем на основе коралловых построек является распространенность симбиотических связей, в частности симбиоза между кораллами и водорослями. Кроме того, в коралловых экосистемах существенную роль играют несимбиотические водоросли перифитона и бентоса. С этим связано развитие и богатство ко-

Таблица 8.16. Показатели среднего валового фотосинтеза на разных участках рифовых экосистем (Сорокин, 1990)

Зона	Валовый фотосинтез (г С м ² / сут)
Риф-флет, занятый живыми кораллами, водорослями	4—9
Внешний склон рифа	0,6—7
Верхние горизонты склона	3
Глубинные зоны (40 м)	0,6
Донные биотопы лагун с живыми кораллами, водорослями, макрофитами	5—15
Песчаные биотопы лагун	0,4—4
Риф-флет, внешний край рифа, занятый водорослями	0,5—3

ралловых экосистем в фотической зоне, на малых глубинах. Однако существуют и глубоководные экосистемы, в основе которых лежит рифостроительная деятельность кораллов. Склерактинии *Lophelia pertusa* строят глубоководные коралловые рифы, наибольшее обилие которых в настоящее время отмечено в северной Атлантике (www.marlin.ac.uk; www.nipr.noaa). Они образуют рифовые постройки протяженностью в несколько км на кромке шельфа. Глубоководные рифы исследованы еще очень мало, однако можно предположить, что они являются немаловажной частью биогермового биома гидросферы (Hovland, 2008).

В целом, можно прийти к заключению, что биогермовый биом является одним из наиболее активных, богатых и функционально значимых биомов гидросферы.

Градиенты и континуумы биогермового биома. Основные градиенты биогермового биома проходят в двух направлениях — вертикальном по глубине и горизонтальном — по степени удаленности от биогенного субстрата. В вертикальном измерении важными являются изменения двух основных факторов — гидродинамического и фотического (для экосистем малых глубин). В зоне максимальной освещенности, как правило, велика лимитирующая роль гидродинамического воздействия. Максимальное развитие коралловых сообществ происходит на некоторой оптимальной средней глубине, при среднем уровне гидродинамического воздействия. Снижение освещенности до некоторой пороговой величины приводит к существенному снижению развития герматипных кораллов, т.е. к ограничению развития всей экосистемы. Биогермовые экосистемы в горизонтальном измерении также имеют определенные градиенты. Максимальное сгущение живого вещества отмечается на поверхности твердого субстрата (коралловые полипы, бактерии, водоросли и животные перифитона), далее пространство заполнено коралловыми скелетами различной формы и организмами между ними (прикрепленные и подвижные беспозвоночные, рыбы) и третья горизонтальная зона — пелагическая пририфовая ассоциация организмов (рыбы, планктон). Сочетание вертикальных и горизонтальных градиентов условий и биоценозов создает характерную зональность или поясность. Относительно временного измерения следует отметить, что в силу широтной локализации в тропической зоне сезонные изменения выражены слабо. Важную роль играют периодические катастрофические нарушения, вызванные тропическими ураганами. Кроме того, для всего биома значима геологическая временная составляющая, определяющая темпы роста рифов на постепенно опускающемся коренном основании.

Биолог, изучающий подводные оазисы, должен обратить внимание не столько на температуру, сколько на химический состав гидротермальных флюидов, именно в нем кроется источник этой обильной жизни в форме восстановленных соединений, в частности сероводорода.

Лобье, 1990, с. 18

ГИДРОТЕРМАЛЬНО-СИПОВЫЙ БИОМ. ЭКОСИСТЕМЫ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЙ

Гидротермы

Первая информация об экосистемах гидротермальных глубоководных излияний была получена в 1976 г., когда в одной из рифовых зон Тихого океана буксируемым глубоководным аппаратом «Ангус» были получены фотографии необычных животных. В 1977 г. с помощью глубоководного обитаемого аппарата (ГОА) «Алвин» были проведены первые наблюдения гидротерм в Галапагосской рифтовой зоне.

«Участники одного из первых погружений Дж. Корлисс и Дж. Эдмонд так описывают свои впечатления: «...мы оказались в оазисе. Рифы из мидий и целые поля гигантских двустворок, крабы, актинии и крупные розовые рыбы, казалось, купались в мерцающем свете. Оставшиеся пять часов времени пребывания на дне мы провели в состоянии, близком к помешательству. Внутри круга диаметром около 100 м теплая вода струилась из каждой расселины, каждого отверстия в морском дне. Температура воды была различной, но максимальная составляла примерно 17 °С. Организмы оказались довольно разборчивыми — они забивались в отверстия с наиболее теплыми струями» (Москалев, 1990, с. 139).

Основными чертами, объединяющими глубоководные оазисы жизни, являются феноменальное сгущение живого вещества среди глубоководной пустыни, его островной характер, специфический состав организмов. Общая площадь океанического дна, где имеет место гидротермальная активность, оценивается в 120 тыс. км² (Кузнецов, 2002). Однако, в настоящее время в различной степени описано около 40 гидротермальных районов площадью от десятков и сотен квадратных метров до нескольких квадратных километров. Они располагаются от почти приповерхностных зон до глубин 3700 м (Миронов и др., 2002). Открытия новых районов гидротерм вряд ли изменят основную закономерность их распространения: они сосредоточены в районах срединно-океанического и задугового спрединга. Есть только два исключения — подводный вулкан Лоихи (Гавайи) и вулкан горы Осевой (хребет Хуан-де-Фука, Северо-восточная часть Тихого океана).

Физиономический облик известных гидротермальных сообществ весьма разнообразен. Эти сообщества включают макроформы, причем многие из них представлены крупными формами длиной в десятки см и даже более метра. Широко представлены различные экоморфы — седентарные организмы с различными способами прикрепления и подвижные формы. Хорошо выражены агрегации организмов и их определенная последовательность относительно источника термального излияния и температуры. Все известные гидротермальные экосистемы имеют островной, точечный характер в масштабах океанического дна.

Поразительно разнообразные и необычайно плотные скопления гидротермальных организмов дали пищу фантазии исследователей, которые открывали и должны были создавать новые топонимы. Так, на Галапагосском рифте наиболее массовыми являются поселения сообщества названы «Розовый сад». По описанию Л. Лобье (1990), здесь из большой расщелины выходит опалесцирующий гидротермальный флюид, окруженный плотными поселениями вестиментифер высотой до 2 м. Вблизи них располагаются скопления крупных двустворчатых моллюсков батимодиолусов. Здесь же плотными колониями селятся многощетинковые черви серпулиды и актинии. По краям всего сообщества располагаются моллюски калиптогены, поселения которых тянутся вдоль расщелин по периферии всего сообщества. Среди прикрепленных форм наиболее массовыми являются подвижные крабы, креветки, брюхоногие моллюски. В излиянии «Райский сад» в той же рифтовой зоне расход флюида меньше и это сразу сказывается на общем обилии сообщества. Погонофор и батимодиол здесь значительно меньше, но к самому источнику флюида подходят поселения серпулид и здесь же скапливаются галатеиды (ракообразные из Decapoda).

В сообществах гидротерм Индийского океана, обнаруженных в центральной рифтовой зоне, где скорость спрединга около 5–6 см в год, на глубине 2400 м фауна имеет свои особенности (Van Dover et al., 2001). В гидротермальном источнике Кайрей, открытом японскими исследователями в 2000 г., температура флюида 306–365 °С. Температура флюида в источниках на гидротермальном поле Эдмонд, открытом в 2001 г., составляет 273–382 °С. Вблизи термальных излияний здесь концентрируются плотные рои креветок *Rimicaris exoculata* (в зоне температуры 10–20 °С при фоновой, за пределами гидротермы, 1–2 °С). Периферийная зона занята прикрепленными анемонами *Marianactis* sp. Вне зоны, непосредственно прилегающей к области выхода флюида, креветки также довольно многочисленны, но здесь они не собираются в плотные стаи. Характерны плотные поселения двустворок *Bathymodiolus* и гастропод *Alviniconcha*. В большом количестве отмечены крабы, ярко окрашенные турбеллярии. Здесь наблюдается одна из особенностей гидротермальной фауны. Состав сообществ гидротермального поля Кайрей отличается от состава поля Эдмонд, которое располагается на расстоянии около 160 км. В последнем отсутствуют усоногие раки, некоторые полихеты, немертины, турбеллярии. Однако креветки *Rimicaris*, огромные скопления которых наблюдаются в гидротермальных сообществах Индийского океана, также присутствуют и доминируют в гидротермах Атлантического океана. Око-

ло 1/3 состава фауны поля Кайрей принадлежит к тем же родам, что и фауна гидротерм Пацифики (Van Dover et al., 2001). В то же время здесь нет типичных для тихоокеанских гидротермальных сообществ альвинеллидных полихет, вестиментифер. В 1982 г. французскими исследователями на Восточно-Тихоокеанском поднятии, на глубине около 2600 м были обнаружены гидротермальные поля с диффузными высачиваниями флюида, а также белыми и черными курильщиками. Диапазон температур флюида был очень широк — от 20 до 320 °С. Здесь также была отмечена определенная зональность и концентричность распределения организмов в диапазоне температур от 1,4 до 40 °С. Наиболее термофильными были полихеты Alvinellidae, наименее — Serpulidae (Москалев, 2002).

Многие характеристики гидротермальных экосистем выглядят достаточно парадоксально. Гидротермальные экосистемы, будучи очень эфемерными, в то же время рассматриваются как одни из древнейших в биосфере (Кузнецов, 2002; Миронов и др., 2002; Van Dover et al., 2000, 2002). Вся жизнедеятельность гидротермальных экосистем зависит от времени существования излияний флюида в данном районе. Продолжительность существования и активность гидротермального участка составляет от 2 до 80 лет (Миронов и др., 2002). Несмотря на то, что активность на некоторых участках может периодически восстанавливаться, экосистема в любом случае должна формироваться заново. Таким образом, гидротермальное сообщество должно обладать высокой скоростью формирования, сукцессионного процесса. Существует определенная последовательность в формировании состава сообществ. В Тихоокеанских гидротермальных экосистемах, например, ранними поселенцами являются вестиментиферы, предшествующие поселению моллюсков (Галкин, 1992).

Существует точка зрения, что гидротермальная активность на планете — древнейшее, раннеархейское, а возможно и еще более раннее явление, у истоков которого зарождались очаги самых ранних и примитивнейших форм организмов-прокариот — термофильных и других хемолитоавтотрофных архебактерий (Кузнецов, 2002). Самые древние находки ископаемых животных, которых можно считать близкими к современным гидротермальным видам, относятся к силуру (440—405 млн. лет назад, Кузнецов, 2002), однако в современной фауне гидротерм «живых ископаемых» совсем немного. Например, гастроподу *Neomphalus fretterea* можно отнести к животным, имеющим палеозойское или мезозойское происхождение (McLean, 1981). На основании данных так называемых «молекулярных часов» показано, что эволюционный возраст современных таксо-

нов гидротермальной фауны относительно невелик: около 100 млн. лет для вестиментифер, около 50 млн. лет для везикомиидных моллюсков, 22 млн. лет для батимодиолусов, 20 млн. лет для бразилиидных креветок (Van Dover et al., 2002). Хотя более древние сообщества гидротерм состояли из других, не похожих на современные, видов, они, вероятно, имели достаточно сходную биоценотическую структуру (Кузнецов, 2002). В танатоценозы, обнаруженные в отложениях на Южном Урале, Кипре, в Омани, входили полихеты, вестиментиферы, двустворчатые, гастроподы-моноплакофоры и плеченогие. Можно говорить о существовании определенной преемственности в эволюционном времени и более крупных таксонов. Свидетельством значительной древности гидротермального биома является то, что в его экосистемах существенное место занимают одни из наиболее древних прокариотных организмов домена Archaea (Бонч-Осмоловская и др., 1991). Вполне вероятно предположение о существовании прокариотных экосистем гидротерм на основе Archaea и Bacteria задолго до появления многоклеточных. Возможно, найденные ископаемые представители фауны сообществ, обитающих в восстановительных условиях, были связаны не только с древним океаном, но и с эпиконтинентальными морями, широко распространенными в палеозое (Пономаренко, 2007). В них существовали как окислительные, так и восстановительные условия.

Таким образом, древность и очевидная эфемерность экосистем гидротерм действительно имеют место. Возникает вопрос, какими механизмами поддерживается столь длительное существование биома, состоящего из довольно кратковременно существующих экосистем? Здесь явное противоречие некоторым общеэкологическим представлениям. Например, известно, что тропические дождевые леса представляют собой один из самых древних наземных биомов (Уиттекер, 1980). Довольно сложно представить его состоящим из относительно небольших островков с непродолжительной сукцессией и кратким во времени климаксным состоянием. Гидротермальные районы имеют относительно малые размеры. Например, район Менез-Гвен (Срединно-Атлантический хребет) имеет площадь около 200 м², а район Лаки Страйк — около 150 000 м². Островной характер экосистем, изолированность гидротерм и в то же время широкое распространение некоторых облигатных таксонов — еще один парадокс гидротермального биома. После открытия гидротерм было описано более 400 облигатных, только здесь встречающихся, видов животных. Это был настоящий зоологический бум: в течение 25 лет описывался в среднем 1 вид в месяц! Большое количество при-

уроченных облигатных видов вполне объяснимо: условия в гидротермали весьма специфичны, а изоляция достаточно велика. Гидротермальные районы, расположенные в батинальных и абиссальных зонах, разобщены огромными пространствами. На Галапагосских островах, расположенных в нескольких десятках миль друг от друга, Ч. Дарвин обнаружил множество эндемичных для каждого острова видов, что объясняется их экологической изоляцией. При этом в гидротермах Галапагосского рифта, гораздо более изолированных, чем острова, имеется много видов животных, сходных с животными других гидротермальных сообществ Тихого океана.

Помимо пространственной изоляции (значительное расстояние) гидротермальных экосистем, присутствует изоляция геоморфологическая, поскольку гидротермальные районы располагаются в рифтовых долинах, закрытых многосотметровыми склонами хребтов. Иногда разрывающиеся тангенциальными сдвигами рифтовые долины становятся полностью замкнутыми. Тем не менее, «эфемерная природа гидротермальных сообществ и высокая скорость колонизации недавно появившихся гидротермальных источников косвенно свидетельствуют о том, что способности к расселению и поиску пригодных мест у гидротермальных животных хорошо развиты» (Миронов и др., 2002, с. 419). В популяциях, расположенных на расстоянии многих километров друг от друга (у вестиментифер *Ridgeia piscesae* на расстоянии 160 км, у креветок *Rimicaris exoculata* — 370 км), существенных генетических различий не обнаружено (Shank et al., 1998). У более 60 % видов животных, наиболее характерных для гидротермальных экосистем, существуют пелагические личиночные стадии, которые могут перемещаться с потоком воды. Для очень небольшого числа видов установлено, что продолжительность нахождения их личинок в воде не превышает 40 суток. Перенос личинок происходит прежде всего благодаря глубоководным течениям, скорость которых вдоль хребтов может составлять от 1 до 20 см/с (Миронов и др., 2002). Личинки также могут переноситься термальными плюмами (облаками), которые образуются над термальным источником. Высота вертикального подъема плюма составляет не менее 300 м, протяженность — десятки километров (Гальченко, 2002).

Все восстановительные биотопы связаны между собой как промежуточные пункты в расселении гидротермальной фауны. Такими промежуточными биотопами могут быть метановые холодные сипы, останки китов, скопления органических веществ различного происхождения. Некоторые гидротермальные виды относятся к генералистам, так как встречаются во всех этих восстановительных биотопах.

Вестиментифера *Escarpia spicata*, обитающая на холодных сипах и останках китов, а также в гидротермах Калифорнийского залива, генетически близка к *E. laminata* из Восточно-Флоридского эскарпа в Мексиканском заливе. Двустворчатый моллюск *Calypptogena kaikoi* обитает на Флоридском эскарпе, Барбадосском сипе, Срединно-Атлантическом хребте, а также вблизи Японии.

При всем многообразии состава сообществ выделяют небольшое число типичных ассоциаций животных гидротерм. Так, насчитывается до 20 ассоциаций в сообществах гидротерм: с доминированием вестиментифер, двустворчатых моллюсков, многощетинковых червей, ракообразных, брюхоногих моллюсков и др. Обычно выделяют несколько биогеографических провинций гидротермальных животных — Восточно-Тихоокеанскую, Западно-Тихоокеанскую, Северо-Тихоокеанскую провинцию Срединно-Атлантического хребта, Индо-Океанскую (Van Dover et al., 2002). В несколько упрощенном виде доминирующие группировки можно распределить по биогеографическим провинциям:

Провинции	Доминирующие группы и таксоны
Срединно-Атлантический хребет	Бентопелагические креветки <i>Rimicaris</i> и различные донные формы
Западно-Пацифическая	Гастроподы Provanidae
Северо-Пацифическая	Полихеты Alvinellidae, вестиментиферы Ridgeidae
Восточно-Пацифическая	Полихеты Alvinellidae, вестиментиферы Tevniidae и Riftiidae
Индо-Океанская	Креветки <i>Rimicaris</i> и гастроподы

Л. Лобье (1990) называет сообщества гидротермальных излияний «почти совершенными сообществами». Вообще любое сообщество «совершенно», поскольку адаптировано к данным условиям, «почти...» потому, что существует непродолжительное время, затем, как правило, на смену им приходят другие сообщества, еще более «совершенные». Специфика пространственной структуры этих сообществ определяется потоками водных флюидов. Поскольку излияния носят более или менее локальный, точечный характер, существует в разной степени выраженная концентрическая пространственная структура сообщества.

«Сообщества гидротерм сильно структурированы в зависимости от расстояния от источника, природы и количества выбрасываемого флюида. Если говорить схематически, то наблюдается концентрическое расположение видов вокруг точки излияния» (Лобье, 1990, с. 49).

При сохранении концентрического расположения, поселения могут быть образованы разными организмами. В районе Восточно-Тихоокеанского поднятия в гидротермальном излиянии Актинуар вблизи выхода флюида поселяют-

ся полихеты *Alvinella pompejana*, следующее концентрическое поле создают серпулиды. На другом излиянии первый круг составляют погонофоры, за ними следуют серпулиды. Наиболее удаленную зону населяют моллюски-каллиптогены и некоторые прикрепленные кишечнорастворимые (Лобье, 1990).

Еще один парадокс глубоководной гидротермальной фауны состоит в том, что происходит она, вероятнее всего, из мелководных районов, при этом специфические облигатные формы гидротерм приурочены именно к большим глубинам. Более 80 % видов животных, отмеченных в гидротермали, встречается только в этих условиях, но при этом не обязательно являются географическими эндемиками (Гебрук, Галкин, 2002). Хотя гидротермальные источники удалены от мелководных зон до 2—3 тыс. м, границы собственно облигатной фауны проходят по изобате 400 м. До указанной глубины гидротермальная и сиповая фауна практически не содержит специфических видов. Причины такого ограничения пока неизвестны.

Специфичность состава того или иного сообщества или группы сообществ может определяться двумя комплексами факторов — во-первых, древностью биотопов, неизменностью условий, поддерживающих существование архаичных видов и форм на фоне значительных изменений состава других сообществ. Во-вторых, условиями, способствующими относительно быстрому видо- и формообразованию. Как отмечено выше, специфические для гидротерм виды в основном довольно молоды. Следует предположить, что условия гидротерм способствуют широкой радиации форм и видообразованию.

Жизнь в океане, по-видимому, всегда была богаче в мелководных прибрежных зонах. Это значит, что происходила продолжительная колонизация глубинных, в том числе гидротермальных биотопов. Вторжение обычно сопряжено с преодолением ряда барьеров. Первый барьер географический, барьер расстояния. От прибрежий древних континентов до палеогидротерм нужно было преодолеть тысячи метров по вертикали, сотни и тысячи километров — по горизонтали. Необходимо учесть, что не только очертания материков, но и рельеф дна, вероятно, был иным. Вряд ли можно точно установить нахождение рифтовых зон на океаническом дне в палеозое. Отметим лишь, что остатки силурийской гидротермальной фауны обнаружены в центре Евразийского континента, на южном Урале (Кузнецов, 2002). Существование глубинных течений в Палеоокеане очень вероятно, а наличие личиночных стадий, которые могли бы переноситься течениями, должно было быть свойственно и древним донным организмам.

Второй барьер — биотопический. Если исходными биотопами для гидротермальной инвазийной фауны были теплые, трофные, достаточно насыщенные кислородом мелководья, то биотопы-реципиенты выглядели совершенно иначе — с малым содержанием кислорода, с низкой температурой, совершенно иным характером пищи. Отмечено (Гебрук и др., 2002), что гидротермальные условия в целом агрессивнее, чем условия в прочих восстановительных биотопах, а тем более в окислительных. Если вслед за А.П. Кузнецовым (1989) признать, что местообитаниями, из которых происходило заселение абиссали океана, были высокоширотные холодные мелководья, то основной эколого-физиологической проблемой было приспособление к сочетанию высокого давления и низкой температуры. Собственно гидротермаль скорее всего заселялась уже абиссальной фауной, которая была, вероятно, адаптирована к восстановительным или слабоокислительным условиям (Кузнецов, 2002).

Основной особенностью гидротермальных экосистем является не только уникальный таксономический состав и высокое обилие организмов, но и специфическая трофическая структура сообществ. Сразу после открытия феномена гидротермальных экосистем были выдвинуты две гипотезы об источниках энергии в этих экосистемах (Lonsdale, 1977). Согласно первой, источники термальных флюидов образуют конвективные токи, создающие условия для концентрации органических веществ фотосинтетического происхождения. Вторая гипотеза предполагала существование местного, локального источника энергии. Хотя накопление органических веществ фотосинтетической природы действительно происходит, достоверно установлено, что в основе потоков энергии гидротермальных экосистем лежат процессы бактериального хемосинтеза (Гальченко, 2002; Гебрук и др., 2002; Van Dover, 2001). Прокариоты-хемотрофы представлены в гидротермальных экосистемах несколькими экологическими группами. Неоднократно были зафиксированы явления так называемого «снежного шторма», когда наблюдали залповые выбросы из гидротерм большого количества «бактериальной органики в виде белесоватой хлопьевидной взвеси» (Гебрук и др., 2002, с. 351). Это наблюдение стало основой гипотезы о существовании «подповерхностных популяций бактерий», обитающих под поверхностью океанического дна в гидротермальной сети. Однако, на фоне имеющихся данных о термоустойчивости организмов гидротерм, представляется маловероятным существование жизни при температуре флюида более 300 °С. А вот интенсивное развитие микроорганизмов планктона в зоне гидротерм — довольно хорошо исследованное явление (Гальченко, 2002). Если численность метано- и хемолитотрофных бактерий вне влия-

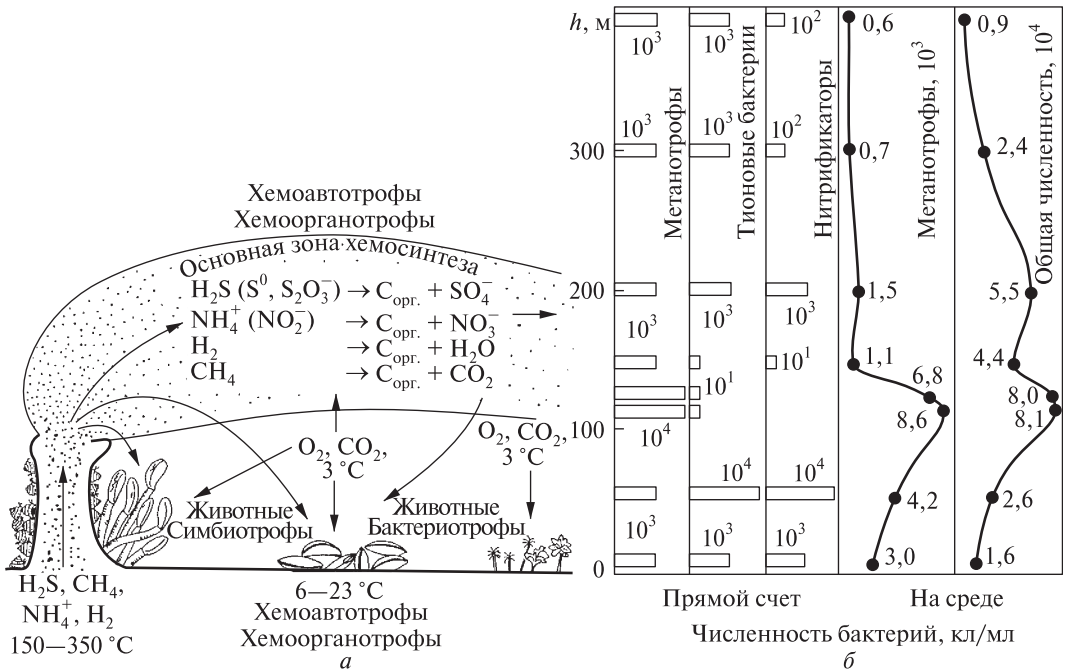


Рис. 8.13. Схема гидротермальной экосистемы и распределение бактерий в гидротермальном плюме (по Гальченко, 2002)

ния гидротерм в воде не превышает сотен и тысяч на 1 см³, то в гидротермальном плюме их численность может достигать миллионов и миллиардов клеток. Если учесть, что гидротермальные плюмы могут распространяться на сотни метров над дном и на километры по горизонтали, то очевидно присутствие огромного количества органического вещества, сконцентрированного в водной толще. Еще одна особенность гидротермальных экосистем состоит в специфическом распределении как численности микроорганизмов, так и интенсивности процессов над гидротермами. Возрастание численности метанотрофных, тионовых и нитрифицирующих бактерий на два порядка происходит не в непосредственной близости к гидротермам, а на расстоянии 70—100 м над ними (Гальченко, 2002, рис. 8.13).

Причиной такого распределения является, вероятно, формирующаяся структура плюма с разделением газовой и минеральной зон термального шлейфа. Еще один важный компонент автотрофного звена гидротермального сообщества — бактериальные маты в бентосе и перифитоне. Мощные, в несколько сантиметров толщиной, они простираются на многие десятки квадратных метров на грунтах в зоне гидротерм. Маты образованы преимущественно скоплениями гигантских нитчатых бактерий *Beggiatoa*. Желтый цвет матов зачастую обусловлен минеральными включениями (сера, сульфиды, бариты) — субстратом и продуктами жизнедеятельности различных микроорганизмов. В бактериальных скоплениях на твердых субстратах преобладают

Beggiatoa, *Thiothrix*, *Thiovulum*, *Thiomicrospora*. Бактериальные маты в виде белой ваты часто покрывают поселения вестиментифер и служат местообитанием мелких животных. Наконец, наиболее характерная группа микроорганизмов-первичнопродукторов — симбиотрофные организмы.

«Такая яркая особенность гидротермальной фауны, как симбиотрофия, не является чисто «гидротермальной» адаптацией, она встречается и в прочих восстановительных биотопах. Однако именно у гидротермальной фауны выработалось наибольшее разнообразие форм и способов симбиотрофного питания» (Гебрук, Галкин, 2002, с. 13).

Следует добавить, что симбиотрофия — «изобретение» не только организмов восстановительных биотопов, она широко распространена и в окислительных условиях, важно, что, автотрофы или хемотрофы являются первичнопродукторами в системе симбиотрофных организмов. Скорее всего эволюционный путь симбиотрофии был следующим: питание скоплениями микроорганизмов на поверхности субстрата → эктосимбиотрофия → эндосимбиотрофия. О взаимосвязи различных способов получения пищи организмами гидротерм свидетельствует то, что у многих смешанное питание. Как было установлено (Пименов и др., 1992), основным источником питания креветок, массово встречающихся в гидротермали САХ и в Индийском океане, являются нитчатые бесцветные серобактерии, поселяющиеся на их ротовом аппарате. В то же время они питаются и обрывками бактериальных матов, агрегатами бактерий, которые встречаются в воде вблизи излияний. Брюхоногие моллюски *Ifimeria nautilei* из гидротерм Тихого океана не только имеют клеточных эндосимбионтов двух типов — метанотрофные и хемоавтотрофные бактерии, но также используют голозойное питание, соскребая частицы с субстрата.

Эндосимбиоз многоклеточных с хемоавтотрофными прокариотами был впервые описан именно для сообществ гидротерм (Cavanaugh et al., 1981; Feldek, 1981). Обязательная симбиотрофия свойственна вестиментифирам *Riftia* и другим погонофорам, моллюскам Solemyidae. Наиболее характерные для гидротерм ассоциации животных — вестиментифер, брюхоногих моллюсков и креветок, занимающие буквально первые метры вблизи гидротермальных излияний, на 80 и более процентов состоят из симбиотрофов (Гальченко, 2002). Есть основания полагать, что многие исходно плотоядные животные, например, актинии, сифонофоры, также питаются взвесью бактерий. Важное место в сообществах гидротерм занимают несимбиотрофные организмы — селективные детритофаги — полихеты (Alvinellidae, Ampharetidae), полухордовые, некоторые голотурии. Они собирают скопления бактерий, покрывающие дно. Кроме того, в сообществах гидротерм разнообразны плотоядные животные —

десятиногие ракообразные Galatheidae, креветки Hippolytidae, крабы Vuthograeidae и другие. В целом, трофическая структура гидротермальных сообществ по своей сложности не уступает таковой сообществ фотической зоны.

Обобщая имеющиеся в настоящее время сведения о гидротермальных экосистемах, можно выделить их главные черты. Это очень древние, но эфемерные экосистемы, полностью зависящие от функционирования гидротермальных излияний. Они имеют островной характер, локализованы в зонах спрединга, субдукции континентальных плит. В силу экологической и пространственной изоляции, древности происхождения, специфичности условий, гидротермальная фауна обладает выраженной «экологической эндемичностью», приуроченностью именно к этим экосистемам. Сообщества гидротермальных экосистем имеют высокую пространственную сложность и определенную упорядоченность относительно источников излияний, а также сложную трофическую структуру. В основе потоков энергии лежит хемосинтез, взаимоотношения между хемосинтетиками-прокариотами и животными строятся по сложной системе, включающей эндо-, эктосимбиотрофию и голозойное питание. Доля гидротермальных экосистем в общем энергетическом бюджете Океана и биосферы в целом невелика.

Другие экосистемы восстановительных условий

Гидротермальные экосистемы имеют определенное сходство с сиповыми (англ. — *seep* — сочиться), где отсутствуют выходы термальных вод. В 1984 г. исследования вблизи Флоридского эскарпа (крутого континентального обрыва) на глубине более 3000 м выявили повышенное содержание сероводорода и аммиака в придонных слоях воды. Поразительным было то, что в этих местообитаниях были найдены скопления организмов, которых прежде считали специфическими для гидротерм (вестиментиферы, крупные митиллиды, визикомииды). Это говорило о том, что основным фактором в восстановительных биотопах является именно наличие веществ, необходимых для хемосинтетиков. У берегов Орегона на глубинах 3400—2400 м также была обнаружена специфическая фауна. Здесь были отмечены высачивания метана и большое количество аммиака.

В зонах моря, подверженных гипоксии, снижается таксономическое богатство и обилие донных животных. Например, это отмечалось в Северо-западной части Черного моря. Как известно, более 80 % всех вод этого моря лишены кислорода и насыщены сероводородом, т.е. в них происходят восстановительные процессы (Воробьева, 1999; Zaitsev, Mamaev, 1997). Сероводородная зона распространяется от

дна до глубин около 200 м. Районы с глубиной менее 200 м, т.е. в кислородной зоне, составляют около 27 % всей площади моря (Воробьева, 1999). Если в верхней литорали (0—20 м), по данным этого автора, присутствует около 500 видов мейобентоса, то в верхней части анаэробной зоны (200—600 м) — всего 14. При этом в донных осадках переходной зоны Черного моря наблюдается довольно высокое таксономическое богатство бентоса, здесь отмечены Foramenifera, Coelenterata, Nematoda, Turbellaria, Oligochaeta, Polychaeta и другие — всего 13 групп беспозвоночных. Доминируют свободноживущие нематоды (Сергеева, 2004). С глубиной снижается и толщина обитаемого слоя осадков. Если на глубине около 80 м нематоды и гарпактикоиды обитают в слое до 3 см, то на 230 м нематоды численностью 500 экз/м² отмечены только в самом верхнем слое грунта.

В 1990 г. в северной части оз. Байкал на глубине 420—430 м были обнаружены обильные скопления губок, ресничных червей, бокоплавов, рыб, а также бактериальные маты в некоторых участках с небольшой (в доли градуса) температурной и гидрохимической аномалиями. Изотопный анализ тканей животных показал повышенное содержание легкого изотопа углерода ¹³C, что указывает на вовлечение в метаболизм метана CH₄ (Кузнецов и др., 1991). Вероятнее всего, именно метанотрофные бактерии являются здесь основными первичнопродукентами. Следует заметить, что в придонной воде метан не обнаружен, поскольку он быстро окисляется хорошо аэрируемой байкальской водой. Это должно приводить к тому, что верхние слои бактериальных матов могут состоять только из аэробных микроорганизмов, в то время как нижние — из метанотрофов. Обнаруженное в Байкале пресноводное сиповое сообщество является структурно-функциональным аналогом морских сиповых сообществ (Кузнецов и др., 1991).

В океанической абиссали и ультраабиссали были обнаружены отдельные участки с высокой биомассой организмов бентоса — несколько десятков кг/м². Если в 1970-е годы явление сгущения жизни в зонах абиссали и ультраабиссали объясняли значительной аккумуляцией на дне желобов органического вещества, то позже, когда были начаты исследования гидротерм и холодных высачиваний, стало очевидным, что столь значительную продукцию могут обеспечивать только процессы хемосинтеза (Москалев и др., 1973). Так, в жабрах моллюска *Maorithyas hadalis* размером более 36 мм, найденного на глубине 7326 м в Японском желобе, обнаружены серобактерии, от мягких тканей моллюсков исходил резкий запах сероводорода.

Восстановительные условия не являются особенностью только глубоководных зон. Вблизи Перуанского и Чилий-

ского побережий на глубине от 50 до 280 м обнаружены толстые маты серобактерий *Thioploca*. Они покрывают около 40 000 км² дна (Huettel et al., 1996). Для условий обитания характерны практически полное отсутствие кислорода и высокое содержание биогенов в водах апвеллинга, накопление большого количества органического вещества в донных отложениях.

Градиенты и континуумы гидротермально-сипового биома.

В восстановительных биотопах отмечаются значительные градиенты условий. В гидротермах ярко выражена радиальная симметрия в распределении разных групп организмов вокруг собственно гидротермального излияния. Далее от излияний экосистема становится все более оксибионтной вплоть до перехода ее в фоновую абиссальную. Это основной континуум в экосистемах данного биома. В сиповых экосистемах из-за пространственной размытости высачиваний нечетки и градиенты. Пространственно градиенты могут быть очень малы. Например, известна стратификация в цианобактериальных матах: зона оксигенного фотосинтеза в нескольких миллиметрах сменяется зоной восстановления сульфатов (Заварзин, 2003). Это позволяет существовать градиентным организмам, которые создают условия для симбиотрофии с хемосинтетиками и могут использовать их первичную продукцию, а с другой стороны, пользуются всеми преимуществами кислородного метаболизма. При отсутствии градиентов, как, например, в глубоководных зонах Черного моря, разнообразие и обилие жизни очень незначительны.

В водотоках определяющими являются факторы иные, чем в озерах. Направленное течение представляет собой мощную структурообразующую силу.

Lampert, 2001, с. 318

РЕОБИОМ

Реобиом составляет весьма незначительную часть гидросферы. Всего, по разным данным, от 0,004 % (Львович, 1974) до 0,006 % объема (Malmquist, Rundle, 2002), всех мировых пресных вод находятся в ручьях, реках, однако роль их в биосфере и в деятельности человека очень велика.

Основным признаком лотических экосистем является поступательное, направленное перемещение водных масс, однако для более полного описания реобиома необходимо выделить и другие характеристики. В речной экосистеме В.Н. Беклемишев (1956) указывает на очень важную особенность, а именно на то, что «биоценозы реки располагаются «правильными архитектурными комплексами, *метамерно повторяющимися* в соответствии с *метамерным строением русла* — меандры, плесы, перекааты» (с. 83, курсив наш А.П.). Здесь, очевидно, не случайно применен термин «метамерный», которым в морфологии обозначает расчлене-

ние тела у некоторых организмов на сходные по строению участки или метамеры, расположенные по продольной оси (Биологический энциклопедический..., 1986).

«Относительно биологического значения, следует отметить, что биота рек богата и разнообразна, включая множество рыб и других характерных (англ. — emblematic) позвоночных, таких как дельфины, утконосы, крокодилы, птицы и змеи, самых разных беспозвоночных, высших растений и водорослей, многие из которых до сих пор не описаны» (Malmquist, Rundle, 2002, с. 134).

Биотопы в водотоках определенным образом чередуются и это создает характерную дискретно-континуальную биотопическую структуру, определяющую такое же метамерное распределение и биоценозов (Жадин, 1950а; Богатов, 1994; Allan, 1998). Однако биотопические и биоценотические «метамеры» всё же не могут быть абсолютно сходными при достаточно большой протяженности водотока, пересечении различных ландшафтов или даже климатических зон. Одни «гомометамерные» зоны сменяются другими, несколько иного строения, сохраняя последовательную связь между собой вдоль по течению водотока, определяющую единство всей системы.

В существующих концепциях экосистем реобиома имеются определенные различия. Водоток рассматривают как систему последовательных, связанных по своей протяженности экосистем. Предлагается ввести понятие «реобиом» для совокупности этих локальных экосистем. «Надо говорить о существовании особой надэкосистемной формы организации природных комплексов — континууме речных экосистем» (Богатов, 1994, с. 165). Под реобиомом этот автор подразумевает систему экосистем в пределах одного водотока или целого комплекса связанных водотоков. В то же время, по основным признакам — общему характеру условий среды, ведущим жизненным формам гидробионтов, общей организации взаимосвязей между топическими и ценотическими элементами — экосистемы различных водотоков могут объединяться в единый реобиом гидросферы. В данном случае реобиом представляет собой типологическую категорию и рассматривается как один из элементов биосферы, как совокупность лотических экосистем разного уровня и масштаба.

Условия в водотоке в значительной степени определяются ландшафтом, в котором он находится. В горных и предгорных зонах значительное падение высоты создает большой градиент условий: увеличение температуры и амплитуды ее суточных и годовых колебаний, повышение минерализации и среднего содержания биогенных элементов, поступление аллохтонного органического вещества с листовым опадом наземных растений и продуктами эрозии почв (Тальских, 1991). При всем биотопическом разнообразии водото-

ков, для донных биоценозов выделено всего несколько типичных местообитаний: камни, песок, ил, высшие растения, соответственно, для литофильных, псаммофильных, пелофильных и фитофильных биоценозов (Жадин, 1950, 1950б). К ним добавляются «промежуточные» — коряги, детрит в виде мелких фрагментов растений, залитая наземная травянистая растительность (Чертопруд, 2006).

В реобиоме в полной мере проявляется биоценотический и экосистемный принцип дискретности-континуальности. Так, Г. Минчел (Minchel, 1988) выстраивает непрерывный ряд: местообитание — речное русло — пойма — водосбор — биом — континент. Этот подход базируется на представлениях о тесной связи лотических и наземных гидроекосистем. Существует целый ряд общих концепций и положений, связанных с лотическими экосистемами, их природой, структурой и функционированием (Богатов, 1994; Allan, 1998; Freshwater..., 2002), однако основными могут считаться три: речного континуума, четырехмерной природы лотических экосистем и динамики пятен.

Важным шагом в обобщении представлений о различных лотических экосистемах было создание концепции речного континуума (англ. — *river continuum concept*, Vannote et al., 1980).

«Концепция речного континуума — это попытка создания синтетических основ для описания функционирования лотических экосистем от истока до устья при обобщении различий между местообитаниями, возникающих из различного положения, условий и связей с наземной средой» (Allan, 1998, с. 318).

Речной континуум представляет собой постепенный переход между тремя основными участками — креналью (исток реки), ритралью (средняя часть) и потамалью (нижнее течение). Следует принимать во внимание, что модель речного континуума разрабатывалась на материале рек умеренного климата и для некоторого усредненного характера рельефа. Для верховий потока характерны высокая скорость течения, относительно небольшие размеры, что определяет затенение наземной древесной растительностью, которая, в свою очередь, становится важным источником внешнего поступления органического вещества. Очевидно, что увеличение размеров потоков зависит от размеров площади водосбора, количества притоков, отраженных в величине порядка водотока. От истока берет начало водоток первого порядка, водотоки второго порядка принимают притоки первого, третьего — первых двух и т.д. Устье Миссисипи, например, представляет собой поток 12 порядка. Согласно концепции речного континуума, в горных участках (потоки 1—3 порядков) экосистемы гетеротрофны, зависят от поступления органического вещества

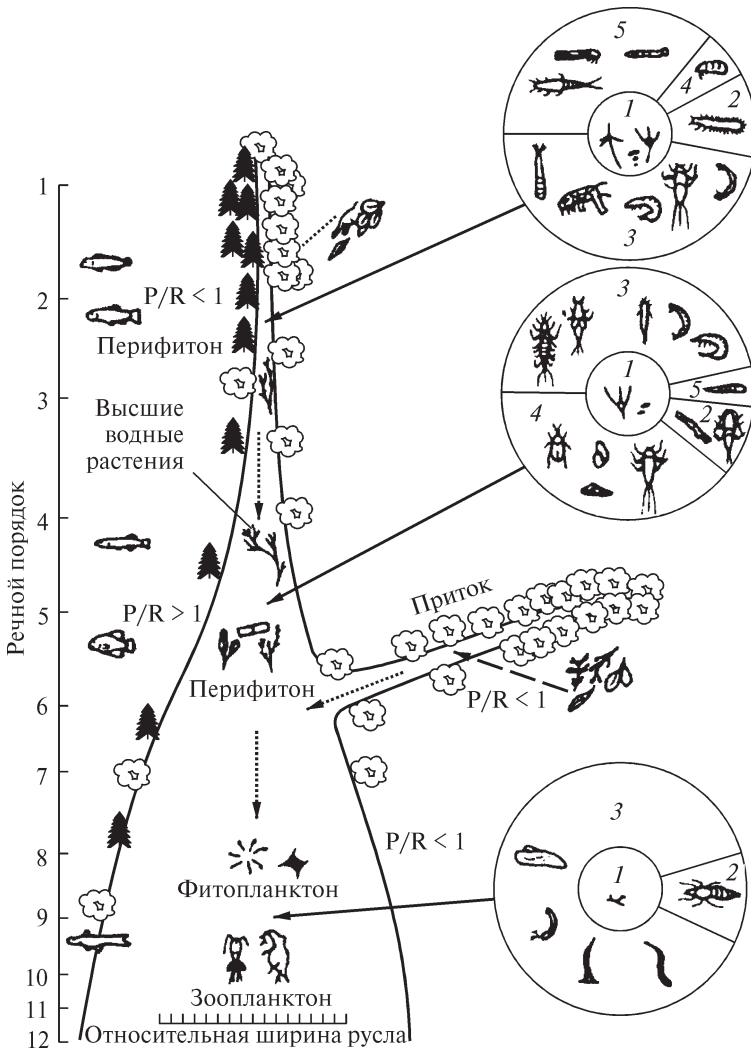


Рис. 8.14. Схема речного континуума (по Vannote et al., 1980 с сокр.). Размер секторов в окружностях соответствует относительной представленности группировок бентических организмов:

P — показатель продукции, R — показатель деструкции. Пунктирными стрелками показано поступление органического вещества. 1 — микроорганизмы; 2 — хищники; 3 — собиратели; 4 — пастбищники; 5 — размельчители

извне, от прибрежной растительности; средние по размерам потоки (4—6 порядков) обладают значительной автотрофностью, в основном за счет донных прикрепленных растений; в крупных реках (7—12 порядков) деструкция опять преобладает над первичной продукцией, значительная часть органического вещества поступает из вышележащих участков (Vannote et al., 1980; рис. 8.14).

Распределение основных видов и форм донных макробеспозвоночных в исследованных реках российского Дальнего Востока в основных чертах соответствует концепции речного континуума (Богатов, 1994). В верховьях рек лесной зоны преобладают амфиподы — основные разрушите-

ли листового опада. По мере увеличения ширины и глубины потоков, уменьшения затененности и повышения освещенности увеличивается количество нитчатых водорослей, которые создают специфические биотопы для различных беспозвоночных. Общее количество видов донных животных возрастает в основном за счет личинок амфибиотических насекомых (поденки, ручейники). В области потамали в межень значительного разнообразия и развития достигают планктонные ракообразные, из донных организмов преобладают двустворчатые моллюски, личинки насекомых, олигохеты, нематоды. Концепция речного континуума представляет собой пространственную модель, она никак не описывает сукцессионные процессы, постулируя существование динамического равновесия с сезонными флуктуациями (Узунов, Ковачев, 2002).

В концепции 4-мерной природы лотических экосистем (англ. — *four-dimensional nature lotic ecosystems concept*), предложенной Дж. Уордом (Ward, 1989), были учтены как пространственные, так и временные показатели (рис. 8.15).

В соответствии с этой концепцией, пространственно лотические экосистемы формируются и существуют в трех измерениях. Взаимодействие выше- и нижележащих по течению элементов создает экосистему в продольном ее измерении. Поперечное (латеральное) измерение проходит через взаимодействующие между собой русло реки, пойму и речную долину. Третье, пространственное, измерение проходит по вертикали и связано со взаимодействием собственно речного потока с грунтовыми водами. Временные градиенты (четвертое, временное измерение) находятся в диапазоне от кратких реакций экосистем до эволюционных изменений. Как отмечает Дж. Минчел (Minchel, 1988), пространственный и временной диапазоны для лотических систем очень широки: от микрометров до тысяч километров и от суток до миллионов лет. Взаимосвязь пространственно-временных измерений безусловно представляет собой общесистемное явление. В биологии и в экологии в частности, этот принцип можно сформулировать как принцип соответствия пространственно-временных измерений систем, процессов и явлений: малые системы живут «быстро» и недолго и наоборот, крупномасштабные системы имеют длительный период развития, процессы в них разворачиваются относительно медленно. Малые системы более зависимы от внешних факторов. На примере лотических систем (горные реки) были сопоставлены пространственно-временные масштабы. Для микроместообитаний характерные пространственные измерения составляли порядка 10^{-1} м, временные — 10^{-1} лет, а для всего водосбора — 10^3 м и 10^5 — 10^6 лет (Ward, 1989). Очевидно, что эти значения ва-

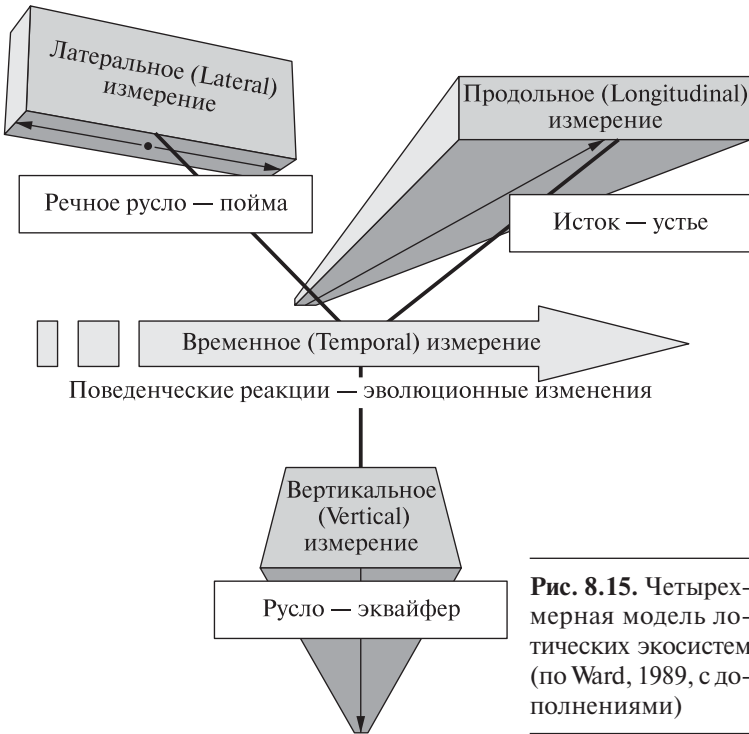


Рис. 8.15. Четырехмерная модель лотических экосистем (по Ward, 1989, с дополнениями)

рируют в зависимости от характера экосистем, однако общая закономерность сохраняется.

Предложенную в данной концепции конструкцию лотической системы можно детализировать. В латеральном измерении, при определенной симметричности, взаимосвязаны и взаимодействуют медиаль — рипаль — береговая зона — пойма — речная долина, т.е. и в самой реке существует определенная латеральная неоднородность. Также и в продольном измерении условия и сообщества кренали сменяются зоной ритрала, затем — потамали. Вертикальные градиенты также можно описать более подробно. Здесь проявляется взаимосвязь пространственных измерений. Если в ритралах в связи с высокой турбулентностью вертикальные градиенты в потоке практически не выражены, то в потамали с глубиной существенно изменяется режим освещенности, существуют более или менее выраженные гидрохимические градиенты, например, придонное снижение содержания кислорода.

В поперечном сечении реки, так же как и в продольном, происходит смена условий и, соответственно, биоценозов. Один из характерных створов Волги до зарегулирования В.И. Жадин (1948) описывал следующим образом. Каменистый грунт в прибрежье глубже сменяется щебенистым, затем песчано-галечным и песчаным. В соответствии с условиями (течение и характер грунтов) литореофиль-

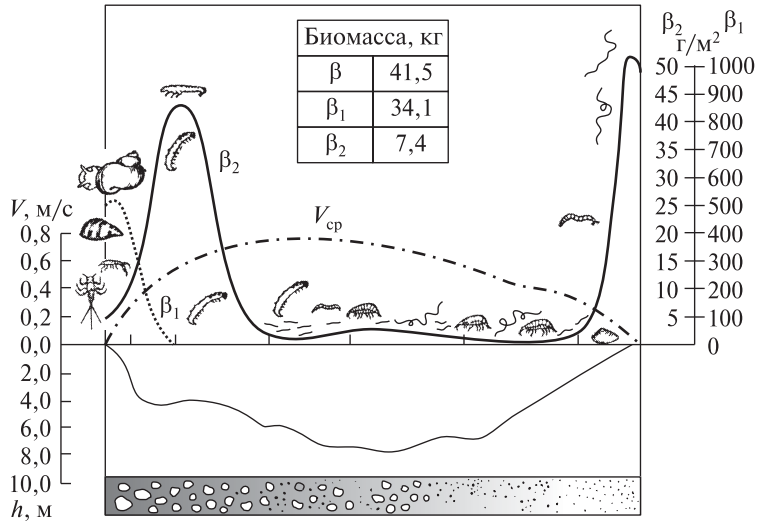


Рис. 8.16. Распределение донной фауны по профилю р. Волги (по Жадин, 1948):

Линия $V_{ср}$ — распределение средних скоростей течения по створу. Сплошная кривая над поверхностью воды (β_2) — биомасса донной фауны без моллюсков; точечная кривая над поверхностью воды (β_1) — биомасса моллюсков. Над кривыми схематические изображения руководящих представителей донной фауны. Кривая под поверхностью воды — профиль дна; h — глубина в м. Полоса внизу графика — грунты в соответствии с их размерным составом

ный биоценоз с доминированием моллюсков (*Viviparus viviparus*, *Dreissena polymorpha*), личинок ручейников и поденок, корофиид на песчаных грунтах сменяется псаммо-реофильной группировкой, состоящей преимущественно из олигохет *Propappus volki*, *Limnodrilus nevaensis*, личинок хирономид, гаммарид (рис. 8.16).

Еще одной особенностью взаимосвязи пространственных и временных характеристик является периодическая фрагментация некоторых лотических экосистем. В меженный период, в условиях малой водности, засухи речное русло может пересыхать, образуя отдельные отшнурованные участки русла. Такие условия складываются, например, во многих малых и средних водотоках Дальнего Востока (Богатов, 1994), в аридных зонах. Отшнурованные фрагменты представляют собой важные для судьбы всей экосистемы рефугиумы. В латеральном измерении фрагментация связана с образованием стариц, пойменных озер, проток, т.е. формированием сложного ландшафта речной долины при меандрировании речного русла (Ward et al., 2002). Статично в пространственном аспекте фрагменты русла во время засухи, пойменные водоемы могут рассматриваться как элементы лимнобиота, однако во временном аспекте, динамически они, безусловно, принадлежат к реобиому. Следует отметить, что если сами водотоки занимают довольно малую площадь, то глобально речные долины представляют собой значительные геоморфологические структуры: их площадь на планете

составляет более 2 млн. км² (Tockner, Stanford, 2002). С позиций концепции четырехмерной природы лотических экосистем реобиом представляет собой совокупность сходных гидроэкосистем, имеющих выраженные, с характерными свойствами, продольный, поперечный и вертикальный градиенты, взаимосвязь и динамика которых во временном измерении определяют его целостность.

Концепцию динамики пятен (англ. — *patch dynamics concept*) предложил К. Таунсенд (Townsend, 1989). Динамику пятен он понимает «как нарушение любых, относительно дискретных явлений во времени, в результате которых организмы перемещаются и освобождают пространство для колонизации новыми или теми же видами организмов» (с. 38). Таким образом, динамика пятен рассматривается как динамика относительно дискретных группировок и сообществ. Основными факторами этой динамики выступают конкуренция и выедание, наличие рефугиумов и внешнее воздействие.

В лотических экосистемах существуют более или менее выраженные однородные участки, «пятна», местообитания с характерным населением.

«...любая часть речного дна в каждой реке представляет собой мозаику пятен (англ. — is patchy) в некотором масштабе и имеет свои собственные характеристики нарушений, вселенцев (англ. — colonizers), источников поступающих сюда организмов и видовых отношений» (Townsend, 1989, с. 47).

Креналь, ритраль и потамаль — большие участки реки со сходными условиями. Внутри этих участков можно выделить разномасштабные более или менее однородные местообитания и сообщества. Однако постоянное перемещение вод, пассивный и активный дрейф организмов, перемещение влекомых наносов определяют тесную взаимосвязь внутренне однородных участков, формирует особую дискретно-континуальную природу реобиома. Как отмечает П. Лейк (Lake, 2000), более или менее обособленные местообитания (англ. — *patches*) сильнее всего изменяются под воздействием внешних факторов — как во время паводков, так и в периоды маловодья, засухи.

Разномасштабные переходы между однородностями в условиях лотических систем были проанализированы В.И. Жадиным (1948) в плане континуальной трансформации донных биоценозов по мере снижения скорости течения.

«В реке с нормальными условиями течения на песчаном грунте развит псаммореофильный биоценоз. Вода над дном все время находится в состоянии поступательного движения, так что никаких явлений аккумуляции и иловых отложений, ни организмов, несомых водой, здесь не наблюдается. Всякого рода причины, уменьшающие скорость течения, будь то уменьшение уклона реки или сооружение плотины, вызывают выпадение на дно части взвешенных веществ. Накапливающиеся иловые отложения все больше и больше начинают поглощать кислород из придонных слоев воды, а отсутствие течения не способствует обмену воды. По мере аккумуляции на дне иловых отложений и нарастания кислородного неблагополучия, происходит концентрация фауны в верхних слоях грунта и перестройка биоценоза» (Жадин, 1948, с. 434).

Следует обратить внимание на сложное воздействие течения на формирование биоценозов: оно непосредственно влияет на физическую среду (формирует гранулометрический состав грунтов, производит механическое давление) и косвенно — на гидрохимические условия, в частности на кислородный режим. В пространственно более сложных биотопах (что может быть связано с гранулометрическим составом грунтов) формируется более разнообразное население (Kajak, 1988, рис. 8.17).

В реобиоме, где характер, интенсивность течения и другие факторы могут выступать как благоприятные, так и дестабилизирующие, плодотворным может оказаться применение положений гипотезы средних нарушений (*англ.* — *intermediate disturbance hypothesis (IDH)*) (Connell, 1978). Как показали К. Таунсенд с соавторами (Townsend et al., 1997) на материале макрозообентоса ряда новозеландских рек, разнообразие и видовое богатство было наибольшим в зоне среднего воздействия, определяемого по степени механического нарушения донных субстратов, вызванных течением. Биотическое разнообразие реобиома определяется различными условиями, но может ограничиваться доминированием одного наиболее мощного фактора — течения.

«Несмотря на благоприятный кислородный и трофический режим, биоценозы речного русла не представляют собой картины пышного развития жизни. Препятствуют этому необычные механические условия — течение с его последствиями... Поэтому наиболее богато развитая жизнь появляется в реке либо при замедленном течении, допускающем отложение илистых грунтов и поселение укореняющихся растений, либо при твердых грунтах, создающих более устойчивые условия существования донного населения» (Беклемишев, 1956, с. 83).

Данных сводного обобщающего характера о богатстве жизни в реобиоме явно недостаточно. В качестве одного из немногочисленных примеров Дж. Уорд (Ward, 1998) приводит данные П. Цвика (Zwick, 1992), согласно которым в небольшой реке на севере Германии было зарегистрировано 1085 видов многоклеточных животных. Около половины (более 450 видов) — личинки двукрылых насекомых, более чем по 100 видов нематод и коловраток, далее по нисходящей: жуки, ручейники, кольчатые черви, плоские черви, ракообразные, клещи, поденки, веснянки, моллюски.

Многолетние исследования перифитона рек горной системы западного Тянь-Шаня выявили около 800 видов бактериальных, растительных и животных организмов (Тальских, 1991). Из них около 300 видов в разные периоды входили в доминирующие комплексы. Комплексное изучение биоразнообразия в бассейнах р. Бесос (Средиземноморское побережье Каталонии, Испания), площадь водосбора которой довольно значительна — 1038 км², позволило зарегист-

рировать более 900 видов организмов, связанных с речными экосистемами (Prat et al., 2000). Из них наибольшее количество было отмечено для высших водных растений — 333 вида (очевидно, сюда вошли не только водные растения, но и околоводные). Несколько меньшим было видовое разнообразие макробеспозвоночных — 267 и водорослей — 213 видов. Отмечено 85 видов птиц и небольшим числом видов представлены рыбы (8), амфибии (11) и рептилии (5). Сравнивая свои данные с полученными другими исследователями, авторы отмечают, что в некоторых реках северной Испании обнаружено более 400 видов, почти четверть которых составляли личинки хирономид. Большое видовое разнообразие характерно для участков низовий больших рек. Так, в низовьях Днепра отмечено 344, Южного Буга 132 вида организмов макрозообентоса (Мороз, 1993). Число видов олигохет превышает 70, личинок хирономид — приближается к 100.

Вдоль русла водотока закономерность изменения показателей богатства видов зообентоса носит унимодальный характер (Богатов, 1994; Ward, 1998). Видовое богатство в верхнем течении, у истоков невелико из-за относительно низкой температуры, низкой освещенности в связи с затенением наземной растительностью, низкой трофности. В нижнем течении видовое разнообразие ограничено гомогенностью субстратов, высокой мутностью, дефицитом кислорода. В средней части, наоборот, достаточно света для формирования аллохтонной первичной продукции, субстраты образуют пеструю мозаику различных местообитаний. Однако, такая картина скорее гипотетична. Многие тысячи рек имеют свои особенности условий. Так, для небольшой реки Сэнт Рэйн в штате Колорадо возрастание видового богатства отмечено в нижней ритрале и далее по течению оно уже не снижалось, минимальные значения составили 34 вида, максимальные — 106 (Ward, 1998). При этом видовое богатство отдельных таксономических групп изменялось по-разному. Количество видов поденок монотонно возрастало вниз по течению, от 4 до 19, трихоптер — быстро возрастало в средней части (от 3 до 14), затем оставалось на высоком уровне, для веснянок было характерно максимальное количество видов в средней части реки. Одной из характерных особенностей реобиома является тесная связь собственно гидроэкосистем с прилегающими местообитаниями.



Рис. 8.17. Бентос и перифитон в реке с песчано-илистым с отдельными камнями (а) и каменистым (б) дном (по Каяк, 1988). Показана реальная плотность организмов, включая и тех (личинки хирономид, олигохеты), которые обитают в грунте

«Речное русло есть только часть обширных взаимодействующих комплексов биотопов и природных градиентов, которые образуют лотические экосистемы с соответствующими биотическими сообществами. Мозаичная структура и динамическая природа речных систем поддерживает их функциональную целостность» (Ward, 1998, с. 269).

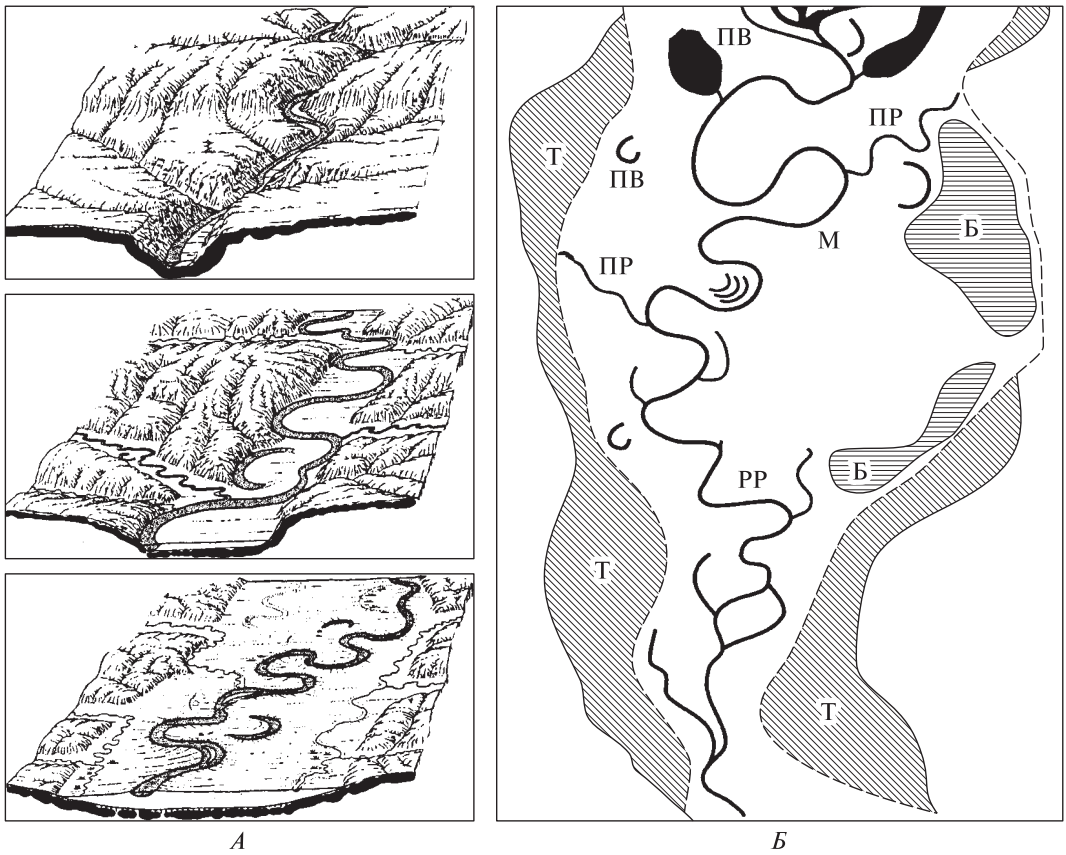


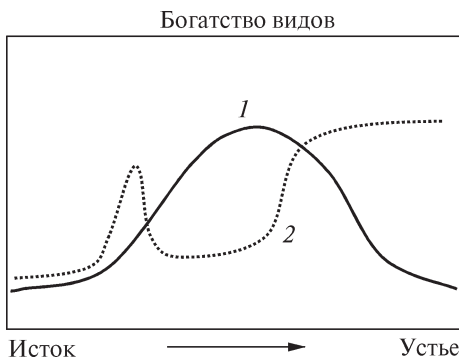
Рис. 8.18. Основные геоморфологические и биотопические элементы речной долины: *А* — этапы формирования ландшафта под влиянием водотока; *Б* — схема элементов речной долины: *PP* — русло реки, *Б* — болото, *ПВ* — пойменные водоемы, *ПР* — притоки реки, *Т* — терраса (по Ward et al. 2002, с изм.)

В свете такой широкой трактовки было сделано существенное дополнение к классической концепции речного континуума. Как единая экосистема рассматривались водоемы всей речной долины (рис. 8.18), как собственно русло, так и ближние к реке участки притоков, различные исторические дериваты — старицы, пойменные озера (Ward, Stanford, 1995). Такой подход связан с концепцией 4-мерности реобиома, однако он может породить сложность в описании экосистем собственно текущих вод. Тем не менее, для данной «большой» экосистемы в продольном и поперечном измерениях изменение богатства населения выглядит иначе, чем в речном континууме.

От истока реки происходит постепенное увеличение видового богатства, однако ниже по течению, где в межень (в предгорных реках в особенности) русло разделяется на множество рукавов, видовое богатство резко снижается за

Рис. 8.19. Две концептуальные схемы изменения видового богатства в речной экосистеме:

1 — согласно концепции речного континуума; 2 — в соответствии с моделью Уорда-Стэнфорда (Ward, Stanford, 1995)



счет выпадения реофильных видов. Такая гидроморфология реки была хорошо изучена на примере р. Тальяменто, протекающей из итальянских Альп к Адриатическому морю (Arcsott et al., 2002). Далее на равнине в аллювиальной долине происходит развитие меандров, образование пойменных водоемов, что становится предпосылкой устойчивого увеличения видового богатства (рис. 8.19).

Изменения вертикальной и поперечной пространственной структуры реобиома взаимосвязаны, поскольку при удалении от берега увеличивается глубина водотока. С глубиной и удаленностью от берега изменяется скорость течения, характер донных отложений. В соответствии с этим изменяется состав и общее количество донных организмов. Как правило, к стрежню видовое богатство донных беспозвоночных снижается (Жадин, 1948).

Несмотря на то, что русло реки ограничено ложем из грунтов различного состава и свойств, вода проникает далеко за эту границу (до сотен метров и даже километров от берегов), латерально образуя т.н. гипорейную (англ. — *hyporheic*), а вертикально под ложем — фреатическую (англ. — *phreatic*) зоны (Stanford, Ward, 1988; Ward, 1989, 1998). Это послужило основой концепции гипорейного коридора аллювиальных рек (англ. — *hyporheic corridor concept*, Stanford, Ward, 1993), согласно которой выделяется три аспекта. Гипорейная зона рассматривается как биотоп амфибионтной речной фауны, как зона специфических гидрохимических процессов и зона специфической речной гидравлики. Эта зона рассматривается «как участок, где обмениваются подземные и поверхностные воды» (Boulton, 2000, с. 51.). Население этих зон изучено довольно слабо, имеющиеся данные не свидетельствуют о богатстве гипорейной фауны.

«Пресноводная песчаная интерстициальная фауна равнинных рек — Днепра, Десны и Роси — весьма бедна. В 10 пунктах (28 проб) мы обнаружили всего 4 вида *Cyclopoidea* (*Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Acanthocyclops americanus*). Наибольшей плотности (в Роси) достиг последний вид (200 экз./л)» (Монченко, 2003, с. 76).

Тем не менее, В.И. Монченко (2003) отмечает существование некоторых видов циклопид, явно приуроченных к обитанию в закрытых водах (колодцы, источники), *Macrocyclops albidus* проникает на более чем полуметровую глубину в песчано-гравийные речные наносы. Вторичноводная донная фауна (личинки насекомых, гидракарины) предпочитает поверхностные слои грунта, первичноводные (олигохеты, ракообразные, нематоды) могут проникать в более глубокие слои (Ward et al., 1998).

Еще В.И. Жадин (1948) отмечал, что в реках на песчаных грунтах в поверхностных слоях обитает всего лишь около 1/4 всего населения грунта. Основная же масса (в основном олигохеты) обитают глубже 5 см и до глубины 15—20 см. Специализированные интерстициальные животные, например Bathynellacea, некоторые Harpacticoida из ракообразных обитают гораздо глубже. По данным М.О. Соны (2006) в протоках дельты Дуная моллюски *Corbicula* закапываются на глубину до 45 см. Исследования более чем в 10 реках на северо-востоке США (Varricchione et al., 2005) показали, что в летний период наибольшее количество бентических организмов, численность которых достигала десятков тысяч экз/м², находились в слое 0—10 см, сотни организмов встречались и на глубине 40—50 см.

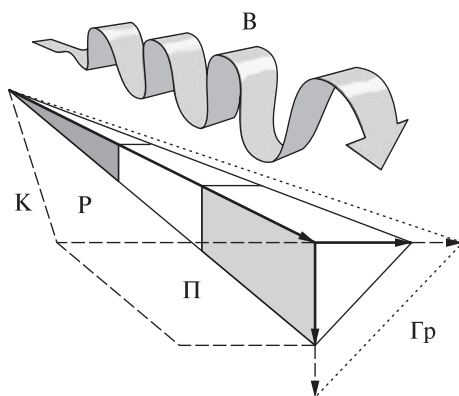
Классифицируя донные организмы по их отношению к гипореосу, А. Болтон (Boulton, 2000) выделяет 3 группы. К первой он относит организмы, жизненный цикл которых проходит на разделе донные грунты — вода и в атмосфере (напр. Simuliidae); ко второй — необлигатных гипореобионтов, живущих в толще грунта, на его поверхности и в атмосфере (напр. Chironomidae); к третьей — постоянных гипореобионтов (некоторые Soperoda). Кроме того, им отмечена еще одна важная группа организмов — организмов биопленки или микроперифитона на поверхности частиц донных грунтов. В плане характеристики именно реобиома важно подчеркнуть, что гипореос как экотонная субэкосистема может функционировать именно благодаря ее соседству с лотической системой реки.

При всей непрерывности, которая подчеркивается концепцией речного континуума, в реке могут быть выделены отдельные участки или зоны (рис. 8.20). Временное измерение представлено извилистой стрелкой с большой амплитудой колебаний, что подчеркивает периодический колебательный характер процессов в лотических экосистемах.

Изменение условий в лотических системах влияет на видовое богатство и выравненность, т.е. на видовое разнообразие в целом. В реках муссонной климатической зоны именно в связи с частыми летними паводками в реках практически отсутствует высшая водная растительность (Бога-

Рис. 8.20. Четырехмерная природа и зональность лотических систем:

К — зона кренали, Р — зона ритрали, П — зона потамали, Гр — зона гипореоса, В — временное измерение



тов, 1994), однако такой режим не является отрицательным фактором для развития донных животных.

В верхней части течения горных водотоков в Узбекистане установлена следующая временная структура сообществ фитоперифитона (Тальских, 1991).

Период	Характеристика
Декабрь — март	Период слабого или умеренного развития с абсолютным доминированием диатомовых
Март — май	Паводковый период высокой мутности воды и полного угнетения развития перифитона
Июнь — июль	Активизация развития после паводкового стресса в условиях повышения прозрачности и температуры воды
Август — сентябрь	Максимальное развитие и дрейф
Октябрь — ноябрь	Переходная фаза, угнетение развития

Более или менее постоянная связь речного русла и водоемов поймы приводит к взаимному обогащению их населения. Например, сравнение пойменных водоемов в среднем течении р. Дунай (Löffler, 1990, цит. по Ward, 1998) показало, что в изолированных водоемах, по сравнению со связанными с рекой, насчитывалось 20 и 60 видов макрофитов, 16 и 30 видов моллюсков, 14 и 30 видов рыб, соответственно. Известно, что потамопланктон в значительной мере является производным лимнопланктона пойменных водоемов (Киселев, 1969).

На закономерное изменение состава рыбного населения рек по течению уже давно обратили внимание ихтиологи (Никольский, 1974). В верховьях рек, берущих начало в горах, живут оксифильные стенотермные рыбы. Здесь в жизни рыб существенную роль играют наземные организмы — насекомые как объект питания, птицы и млекопитающие как хищники-ихтиофаги. Здесь живут или сильные пловцы, или донные рыбы, укрывающиеся от течения между камнями. По характеру размножения все здешние рыбы — литофилы. Характерные для рек Европы рыбы — форель, голянь, подкаменщик. Ниже по течению грунты становятся более

мелкими и подвижными, повышается мутность. По характеру размножения рыбы здесь псаммофилы, реже — пелагофилы и литофилы. По характеру питания — бентофаги и хищники. Характерные рыбы — хариус, елец, голец. Далее течение еще более замедляется, формируется пойма реки с придаточными водоемами, которые играют большую роль в размножении и нагуле фитофильных рыб. Преобладают бентофаги и хищники. В целом снижается оксифильность рыб. Характерные для этого участка рыбы — усач, голавль, подуст, сом. В нижнем течении реки, где процессы аккумуляции преобладают над процессами эрозии, происходит некоторое повышение прозрачности. Увеличиваются зоны илистых грунтов и высших водных растений. Термический и кислородный режим характеризуются значительными колебаниями. По характеру размножения преобладают фитофилы. Характерные рыбы этого участка — лещ, красноперка, язь, судак, окунь. В реках, впадающих в море, выделяется эстуарный участок, где наряду с пресноводной ихтиофауной встречается и морская: бычки, камбала, морские собачки, атеринки.

Одной из наиболее разнообразных и распространенных групп беспозвоночных в экосистемах реобиома являются насекомые, представленные ювенильными и взрослыми формами. Они стали одними из важнейших вторичноводных животных. Анализ разнообразия насекомых в лотических условиях (Vinson, Hawkins, 1998) касается и биоты в целом: 1) богатство организмов возрастает с увеличением разнообразия местообитаний; 2) чем сильнее условия среды отклоняются от оптимума большинства видов, тем меньше видовое богатство; 3) более протяженные местообитания, при прочих равных условиях, имеют более богатые и стабильные сообщества.

Как полагают Н. Пофф и Дж. Уорд (Poff, Ward, 1989, цит. по Vinson, Hawkins, 1998), биологическая структура лотических сообществ определяется влиянием нескольких факторов: периодичностью сезонных явлений, частотой паводков, их предсказуемостью, т.е. более или менее закономерной повторяемостью. Богатство видов беспозвоночных выше при средней частоте паводков и ниже при высокой их частоте. Таким же является и влияние интенсивности паводков. Несмотря на то, что Б. Стацнер и Б. Хайлер (Statzner, Hügler, 1986), пришли к выводу о том, что именно гидродинамические характеристики играют ключевую роль в формировании видового богатства водотоков, однако необходимо учитывать и другие факторы.

В формировании экосистем реобиома значительную роль играет внешнее воздействие, в том числе экстремальное. В межливневый период отдельные группы гидробионтов могут достигать высоких показателей обилия, происходит интен-

сивное накопление органического вещества, детрита, особенно на участках с замедленным течением, происходят процессы эвтрофирования. В паводок происходит промывка русла, освобождение его от детрита, листового опада, а также экстремальный дрейф гидробионтов. Значительное доминирование отдельных видов снижается и в целом структура сообщества становится более выровненной. Вероятно, когда эти два процесса — накопления и удаления из экосистемы органического вещества — находятся на некотором среднем уровне, разнообразие сообществ будет наибольшим.

«Очевидно, что чередование межженных и паводковых периодов в целом благоприятно сказывается на общей экологической обстановке рек. Речные экосистемы или, по крайней мере, значительную их часть можно отнести к особой форме биологических систем, в которых ведущую роль в регулировании выполняют экстремальные природные явления. Очевидно, что периодическое чередование экстремальных природных факторов является необходимым условием существования таких систем, поскольку только при этом условии и может поддерживаться их неповторимый динамичный облик» (Богатов, 1994. с. 9).

Трансформация органического вещества в реобиоме имеет свои особенности. Экосистемы в целом являются гетеротрофными, деструкция преобладает над собственной первичной продукцией (Allan, 1998). Именно поэтому большое значение имеют продукционные процессы на всей водосборной площади, именно это органическое вещество в значительной мере является источником энергии в экосистемах водотоков. Во влажных тропиках, где первичная продукция наземных экосистем очень велика и в речные системы поступает много органического вещества, формируется особый тип речных экосистем — реки «черной воды», наибольшая из которых Риу Негру, один из крупнейших притоков Амазонки. Большое количество гуминовых веществ делает воду мало проницаемой для солнечного света, с кислой реакцией рН до 2,8—3,5, в них небогатая и специфическая фауна и флора (Henderson, Walker, 1986). Особенностью поступления органического вещества с листовым опадом является его периодичность, связанная с сезонностью в жизни наземной растительности, имеющей место не только в умеренной зоне, но и в тропиках (Covich, 1988). В Южной Африке в зимний период (июль-август) поступление листового опада в 50—70 раз меньше, чем в летний (King et al., 1987).

Переработка поступающего из наземных экосистем материала, его разложение происходит при участии всего комплекса гетеротрофных организмов — бактерий, грибов, протистов, беспозвоночных, позвоночных (Baldy et al., 1995). Тем не менее, на первых стадиях деструкции основная роль в механическом измельчении листового опада принадлежит беспозвоночным. В этом смысле можно провести параллель с экосистемами гилей, где велика роль термитов и

муравьев в первичной переработке детрита. В верховьях рек среди беспозвоночных преобладают ракообразные, личинки насекомых — разрушители крупного детрита. По данным А. Болтона (Boulton, 1991), в одном из австралийских водотоков в эвкалиптовом лесу в составе трофических групп макробеспозвоночных в скоплениях опавших листьев преобладали разгрызающие — 30 % от общего обилия, собиратели-соскребатели — 32, соскребатели — 23, фильтраторы составляли менее 1 %.

Одной из важных особенностей лотических систем является формирование бентостока или дрейфт. Пассивный дрейфт связан с механическим вымыванием организмов из донных отложений, механическим отрывом от субстрата и перенесением на то или иное расстояние. Активный же определяется поведением организмов бентоса и перифитона и имеет, как правило, определенную периодичность и временную приуроченность и происходит в основном в ночные или сумеречные часы (Богатов, 1994). Донные беспозвоночные активно поднимаются в водную толщу, причем миграционная активность различных групп донных организмов чаще всего не совпадает во времени. Определенная периодичность более или менее активной колонизации субстратов наблюдается не только у животных, но и у водорослей, хотя сам механизм неясен. Исследования на одной из рек Северного Мичигана (Barnese, Love, 1992) показали, что в потоке численность клеток преимущественно перифитонных диатомовых (*Achnanthes minutissima*, *A. lanceolata*, *A. clevei*, *Cocconeis placentula*, *Cyclotella comensis*) колебалась в пределах 130—950 клеток/см², будучи минимальной в июле и максимальной в марте. При этом суточных колебаний их численности в реке отмечено не было. В то же время в экспериментальном водотоке с макрофитами и каменистыми субстратами отмечена периодичность возрастания численности в планктоне в середине дня двух видов диатомовых водорослей, *C. placentula* и *A. minutissima*. Опыты по колонизации искусственных субстратов в р. Кедровая (Приморский край, Россия) показали, что большую «склонность» к дрейфту выказывают диатомовые и синезеленые водоросли. Скорость заселения субстратов составляла от 4 до 70 млн кл. м²/час. Наибольшая скорость заселения была характерна для второй половины светлого периода суток (Богатов и др., 2009). Дрейфт водорослей вызван механическим действием течения и, возможно, деятельностью беспозвоночных, обитающих на субстрате.

При любой интенсивности пассивного или активного дрейфта происходит постепенное снижение количества организмов в верхних участках водотока, которое без компенсационных процессов может свести обилие к нулю. Есть два

пути поддержания равновесия и компенсации убыли: компенсация за счет продукции оставшихся организмов (суточный дрейф редко превышает величину суточной продукции, на что указывает Богатов, 1994) и активная миграция организмов вверх по течению. Хотя гастроподы не участвуют в активном дрейфе, можно отметить явление массовой миграции брюхоногих *Neritina latissima* и *Cochliopina tryoniana* в скоплениях до 500 000 особей вверх по течению в сухой маловодный период в некоторых реках Коста-Рики (Schneider, Lyons, 1993). Вероятно, многие активные донные организмы, напр., гаммариды, личинки насекомых, могут активно перемещаться против течения. Кроме того, имаго многих амфибиотических насекомых, личиночные стадии которых участвовали в дрейфе, обычно летят вдоль речных долин вниз и вверх по течению, пополняя популяции новыми кладками. На примере ручейника *Potamophylax cingulatus* было показано (Svenson, 1974, цит. по Узунов, Ковачев, 2002), что 99 % личинок с дрейфом перемещаются вниз по течению реки, и только 1 % активно мигрирует вверх по течению. В то же время вылетевшие имаго по большей части (60 %) летят против течения и пополняют популяцию в верховьях реки.

К лотическим системам относятся (т.е. входят в реобиом) и различные искусственные водотоки — каналы и «в этом отношении они напоминают реки, но имеют немало важных экологических особенностей» (Романенко, 2004, с. 621). Эти особенности позволяют выделить их в отдельный тип водных объектов и в первую очередь они отличается характером ложа и ускоренным стоком (Оксиюк, Стольберг, 1986). В отличие от рек, ложе у них искусственное. Отсутствие облицовки делает канал более похожим на реку с заиленным, песчаным или каменистым дном, однако в каналах отсутствуют перекаты, плесовые участки, меандрирование. Таким образом, экосистемы каналов в значительной степени лишены метамерной структуры. Для них характерна значительная биотопическая монотонность. Формирование «канального континуума», в отличие от речного определяется не только тем, что каналы берут начало не от истока, а от большого, как правило, водоема (что может встречаться и в речных системах, например, р. Ангара берет начало из оз. Байкал, р. Лимат — из Цюрихского озера), а тем, что отсутствуют притоки и придаточная система, имеются различные гидротехнические сооружения, обеспечивающие водозабор и транспортировку воды. Континуум сообществ в каналах складывается таким образом, что в головной части состав их определяется таковым водоисточника, а затем происходят трансформации и формирование собственных сообществ в соответствии с условиями канала (Шевцова, 1991).

К основным характеристикам условий обитания гидробионтов в каналах относятся скорость течения, прозрачность воды, характер ложа (облицованные и необлицованные каналы). Анализ этих характеристик позволил провести типизацию каналов как местообитаний гидробионтов (Оксиюк, 1976). К первому типу отнесены каналы, берущие начало из рек и водохранилищ. В них зависимый от водоисточника планктон, обилие которого по трассе канала снижается. Бентос, наоборот, беден в начале каналов и становится богаче качественно и количественно в средней части. Очень интенсивно могут разрастаться зеленые нитчатые водоросли, особенно в облицованных каналах — биомасса достигает 3—4 кг/м², до 6 т на км канала. Развитие зообентоса и зооперифитона также может быть очень значительным — до десятков кг/м² в присутствии прикрепленных моллюсков (Кафтанникова, 1975; Харченко, 1983). Каналы могут быть достаточно крупными водотоками, например, длина Северо-Крымского канала составляет около 400 км, канала Днепр — Донбасс — 260 км, расход воды сопоставим с таковым в малых и даже больших реках (Романенко, 2004). Хотя грандиозные проекты переброски сибирских рек в Среднюю Азию, вод Дуная в Днепр, Канадских рек на юг США в жизнь воплощены не были, составляющая искусственных водотоков в реобиоме в целом в связи со все возрастающим антропогенным воздействием, очевидно, будет увеличиваться.

Озеро в своем относительно обособленном положении в системе гидрографической сети представляет собой своеобразную жизненную среду, сложно дифференцированную на биотопы, составляющие места жизни столь же сложно экологически расчлененного населения.

Лепнева, 1950, с. 257

ЛИМНОБИОМ

Лимнобиом представляет собой совокупность гидроэкосистем водоемов с замедленным стоком (озер, прудов, водохранилищ). По объему вод они занимают около 0,02 % всей гидросферы (Львович, 1974), имеются и несколько другие оценки.

«По данным С.В. Рянжина (2005), объем воды в озерах достигает около 180 тыс. км³. Кроме того, в водохранилищах и прудах сосредоточено около 6 тыс. км³. Таким образом, лимнология изучает всего 186 тыс. км³ воды, сосредоточенных в озерах, водохранилищах и прудах, занимающих 1,8 % суши, что составляет всего лишь 0,013 % от всего объема гидросферы, но эти 0,013 % играют огромную роль в жизни человечества» (Китаев, 2007, с. 6).

Замедленный сток и относительная обособленность отдельных водоемов, отмеченная С.Г. Лепневой (см. эпиграф), взаимосвязаны. Эта обособленность, индивидуальность, некоторая изолированность экосистем является одной из наиболее характерных особенностей экосистем лимнобиома. Изоляция определяет дивергентные процессы, закрепление

индивидуальных неповторимых черт. Действительно, во многих крупных озерах имеется множество эндемичных видов гидробионтов. Так, в озерах Танганьика, Байкал, Охридском более 80—90 % животных — эндемики. Эндемичность свидетельствует не только о древности водоёмов, но и о значительной биологической популяционной изоляции, связанной с обособленностью всей экосистемы.

При объеме белорусских озер Нарочь, Мястро и Баторино, соответственно 0,7, 0,07 и 0,02 км³, время их полного водообмена составляет 10 лет, 2,5 года и 1 год (Экологическая система..., 1985). Малая величина отношения стока из Ладожского озера к объему его водной массы (коэффициент условного водообмена составляет 0,08 %) свидетельствует о замедленном внешнем водообмене (Ладожское озеро... 2002). Однако, изолированность лимнических экосистем относительна. Все они так или иначе входят в единый круговорот воды, а степень экологической изоляции может быть очень различной. Поскольку лотические и лентические экосистемы бывают тесно связаны, возникает вопрос не только о гидродинамических, биотопических, но и экологических границах лимнобиома. По данным О.П. Дубовской (2006) критическая скорость течения, при которой лимнический рачково-коловраточный планктон существовать не может, составляет 0,25 м/с. При этом в зонах с промежуточными значениями скорости течения (0,12—0,18 м/с) часто наблюдается возрастание численности зоопланктона, что рассматривается как выражение краевого эффекта. Кратковременное значительное увеличение скорости течения и турбулентности потока оказывает влияния на обилие и жизнедеятельность планктона. Так, в нижнем бьефе Красноярской ГЭС количество мертвых особей было вдвое выше, чем в верхнем и уже через несколько десятков километров выжила всего 1/10 часть зоопланктона, попавшего в нижний бьеф. Важное значение в дифференциации экосистем лимнобиома играют не только скорость течения, но и турбулентность потока. Критерием разграничения лентических и лотических водных объектов, как уже говорилось, является число Фруда, связывающее скорость и глубину потока ($Fr = V^2 / gH$, где V — скорость, g — постоянная свободного падения, H — глубина). Для лентических объектов или водоемов значения числа Фруда составляют менее 0,01 (Знаменский, 1981). При скорости порядка 10^{-1} м/с и меньше, и глубине порядка 10^{-1} м мы имеем дело с лентическим объектом. Следует отметить, что большие медленно текущие реки по своим гидродинамическим характеристикам несколько приближаются к лентическим водоемам.

Таксономическое богатство лимнобиома в целом вряд ли можно достоверно оценить, однако имеются данные о

богатстве отдельных водных бассейнов и водоемов. Если считать справедливыми данные К. Бронмарка и Л.-А. Хансона (Bronmark, Hansson, 2002), согласно которым в пресных водах обитает более 70 000 видов организмов из почти 570 семейств и принять, что по одной трети из этого числа являются специфическими для лимно- и реобиомов, а 1/3 — общими, то в лимнобиоме обитает более 45 000 видов. В отдельных водоемах богатство видов гидробионтов составляет от сотен до нескольких тысяч видов (табл. 8.17).

Общее число видов в отдельных группах исчисляется сотнями. В Ладожском озере отмечено более 380 видов фитопланктона, более 400 видов водорослей перифитона, около 380 видов зоопланктона, столько же зообентоса, около 110 видов высших водных растений, более 50 видов рыб (Ладожское..., 2002), 185 видов мейобентоса (Курашов, 1994). Довольно сходны показатели богатства видов в Чудском озере: 33 вида рыб, более 420 видов зообентоса, около 290 видов организмов зоопланктона (Lake Peipsi..., 2001). В 342 озерах Беларуси отмечено 258 видов зоопланктона (коловраток — 145, клadoцер — 80, веслоногих — 33 вида). Здесь же в составе зообентоса 170 озер обнаружено 368 родов, видов и форм беспозвоночных (личинок хирономид — 105, олигохет — 55, моллюсков — 52, личинок ручейников — 43, стрекоз — 28, жуков — 27) (Каратаев и др., 1994). В лиманах, своеобразных лимнических системах, с одной стороны граничащих с рекой, а с другой — с морем, также отмечается высокое богатство видов. Так, в Днепро-Бугском лимане отмечено 272 вида, в Днестровском — 166 видов животных макробентоса (Мороз, 1993).

Основными факторами формирования видового богатства в водоемах А.Ф. Алимов (2001) называет обитаемое пространство и трофические условия. Связь видового богатства с площадью (S) и объемом (V) водоемов описывается степенным уравнением:

$$N = aS (V)^b.$$

Показатели уравнения для всех групп гидробионтов: $a = 199,6$; $b = 0,155$. Если видовое богатство с увеличением размеров водоемов возрастает экспоненциально, то в зависимости от трофности (выраженной в единицах первичной продукции) изменение носит унимодальный характер. В среднем, наибольшее число видов гетеротрофов можно ожидать в водоемах с первичной годовой продукцией планктона около 1400 ккал/м². На основании проведенного анализа А.Ф. Алимов делает три ключевых вывода, которые можно назвать правилами видового богатства гидробиоценозов водоемов: 1) число видов находится в прямой зависимости от площади, объема, средней глубины водоёма, т.е. от простран-

ства места обитания; 2) в расчете на единицу этого пространства богатство видов находится в обратной зависимости; 3) число видов зависит (до определенного уровня — прямо) от величины первичной продукции, при слишком высокой первичной продукции — снижается.

В водотоках три пространственных измерения неравнозначны не только в геометрическом, но, что особенно важно, в биотопическом и экологическом смысле (Ward, 1989). В лимнобиоме «геометрическая логика» приходит в противоречие с «биотопической», поскольку геометрические продольное и латеральное направления (их можно выделить в удлинненном водоеме, но сложно в округлом) в лимнобиоме биотопически совпадают и, многократно повторяясь, образуют оси радиальной симметрии. Биотопически, учитывая временное измерение, лимноэкосистемы можно считать трехмерными, а не четырехмерными.

Для водоемов лимнобиома характерна биотопическая и биономическая структурированность. В пелагиали водоемов выделяют 4 основные взаимосвязанные зоны: эпи- и гипolimнион (с пограничной зоной металимнион), фотическую и дисфотическую зоны. В горизонтальном измерении можно выделить зоны прибрежную (над литоралью) и пелагическую (над профундалью). Таким образом формируется пространственно сложная система биотопов лимнических водоемов. В отличие от реобиома с характерной для него билатеральной симметрией, в лимнобиоме формируется радиально симметричная структура. Важными в этом плане являются наблюдения К.К. Зерова над пойменными водоемами (1941). Они сохраняют сильно удлинненную форму бывшего участка русла реки, однако в кутовых частях развитие водной растительности идет еще более интенсивно, чем у бывших речных берегов. Таким образом, в этих

Таблица 8.17. Таксономическое богатство в различных водоемах

Водоем	Число видов	Источник информации
оз. Онежское	Около 2000	Смирнов, 1978
оз. Байкал	Около 2100	
оз. Воже	Более 540	
оз. Глубокое	Более 360	
оз. Балхаш	Около 500	
Рыбинское водохранилище	Более 1700	
Киевское водохранилище	Более 1400	
оз. Ладожское	1744	Ладожское..., 2002
оз. Чудское (Peipsi)	2081	Lake Peipsi..., 2001

водоемах при их геометрическом сходстве с участком реки, формируется радиальная структура в биотопическом и бионическом смысле.

В донной области выделяют обычно прибрежную мелководную литоральную зону или литораль, глубинную зону или профундаль и более или менее выраженную промежуточную между ними. Существует большое количество классификаций этих зон (Герд, 1949; Зернов, 1949; Константинов, 1986; Тимм, Тимм, 1986; Китаев, 2003; Jonasson 1996). Границей литоральной зоны обычно считается граница распространения погруженных высших водных растений. Пределы верхней литорали проводят по глубине распространения полупогруженных водных растений или предельной глубине, где незначительно влияние прибрежного волнения и начинается отложение детрита (Герд, 1949). Нам представляется, что для лимнобиома в целом следует применять наиболее общую схему деления бентали (Тимм, Тимм, 1986), согласно которой выделяется три основные зоны.

Литораль — мелководная прибрежная зона, зарастающая макрофитами, в водоемах с неинтенсивными гидродинамическими процессами, с подзонами различных форм растений, относительно богатой фауной.

Сублитораль — следующая за литоралью зона бентали. Она, как правило, не очень велика, но все же это самостоятельная зона со своими особенностями, такими как отсутствие воздействия волнения и как следствие — накопление грубого детрита, относительно стабильный термический режим.

Профундаль — глубинная зона. Для нее характерны накопление мелкодисперсного детрита, относительно стабильная температура, низкое содержание кислорода. В больших и глубоких озерах целесообразно выделение ультрапрофундали. Ее главным биотическим признаком является «богатая специфическая фауна, сформировавшаяся в исключительно постоянных условиях среды» (Тимм, Тимм, 1986, с. 43). Карельские озера В.С. Герд (1949) характеризует как биотоп холодный и полиоксигенный. Всего в бентали карельских озер он выделил 24 основных биотопа, разнообразие которых снижается с глубиной (12 в верхней литорали, 3 — в нижней, 9 — в профундали). Следует отметить, что речь не идет о зонах собственно бентали, т.е. только протяженного в пространстве рыхлого дна, он включил сюда и твердые субстраты, т.е. перифиталь.

Твердые субстраты имеют, как правило, выраженный островной характер. Перифиталь в озерах может быть представлена такими широко распространенными субстратами как высшие водные растения, камни и скалы, упавшие в воду прибрежные деревья. Высшие водные растения рассматриваются, с одной стороны, как организмы бентали, а

с другой — как элемент биотопа и в этом случае представляют собой часть перифитали в водоёме. В некоторых озерах, например карельских, в литорали кроме скал встречаются прибрежные выходы пород (луды), а в профундали скалистые подводные возвышения (сельги) (Герд, 1949). Все большее значение в лимнобиоме приобретают антропогенные твердые субстраты: гидросооружения, корпуса плавсредств и т.п. В целом, это значительно усложняет биотопическую структуру лимнобиома.

Литоральная зона как целостная прибрежная система (не только ее донная, но и пелагическая часть) в значительной мере находится под воздействием различных абиотических факторов. Как было показано для «молодого» тогда еще Цимлянского водохранилища, подводная освещенность, связанная с прозрачностью воды в прибрежной зоне, сильно зависела от ветрового воздействия (Потапов, 1956), определявшего взмучивание донных осадков. Было также высказано предположение, что с увеличением времени существования водохранилища в формировании режима подводной освещенности будет все более возрастать роль биотических факторов.

В прибойной литорали преобладают скальные, обломочные и крупнофракционные грунты, все мелкие фракции выносятся волнами. Здесь (на примере карельских озер) значительная часть гидробионтов связана с твердыми субстратами (личинки веснянок *Perlodes*, *Nemura*, поденок *Heptagenia*, седентарных — гидр *Pelmatohydra*, губок *Ephidatia*. Мелкие организмы — олигохеты *Nais*, нематоды населяют пленки диатомового перифитона. Еще одна группа организмов укрывается под камнями и передвигается среди камней — пиявки *Erpobdella octoculata*, планарии *Planaria torva*, ручейники *Stenophylax*. Галечная литораль в местах с сильным прибоем из-за подвижности субстрата почти безжизненна. Здесь встречаются редкие брюхоногие моллюски и некоторые гаммариды.

В прибойной песчаной литорали эпифауна почти полностью отсутствует, несколько десятков видов представляют в основном роющие формы — олигохеты *Limnodrilus*, моллюски *Sphaerium*. Волновое воздействие угнетает развитие донных организмов в связи с дестабилизацией грунта. С другой стороны, волновые процессы создают условия для жизни прибрежных интерстициальных сообществ. Состав водорослей в песке пляжа Учинского водохранилища (Московская обл.) несколько выше уреза воды оказывается даже богаче, чем на урезе и несколько глубже: 70, 58 и 50 видов, соответственно (Баклановская, 1963). Наибольшее количество водорослей развивалось в песке на глубине 1—5 см и даже на глубине 15 см были отмечены водоросли в количестве более 1 тыс. см³. Выше и групповое разнообразие ин-

терстициальных животных: 2,416 выше уреза воды, 2,109 и 2,264 бит/экз на урезе и ниже. Численность беспозвоночных, среди которых преобладали простейшие, коловратки, гастротрихи, тардиграды, над урезом воды была в 2 раза больше, чем в зоне ниже уреза воды (Сахарова, 1963).

Основными факторами формирования зарослей высших водных растений в водоемах являются степень защищенности мелководий от ветро-волнового воздействия, глубина и характер ее изменения, характер уровня режима, скорость абразии берегов, географическое широтное положение, физико-химические свойства воды (Корелякова, Горбик, 1989). Распространение высших водных растений в континентальных водоемах по глубине ограничивается, как правило, несколькими метрами. Например, в Учинском водохранилище интенсивному зарастанию подвержены участки литорали глубиной до 3,5 м. В зарастании участков глубиной более 2,5 м играли роль лишь 2 вида рдеста и перестолистник (Тихомиров, 1963). В днепровских водохранилищах из 25 выделенных растительных формаций только 5 (горца земноводного, кувшинки белой, рдестов пронзеннолистого и блестящего) преодолевают глубину 2 м, высшие водные растения не произрастают глубже 2,6 м (Корелякова, Горбик, 1989). Зарастанию может быть подвержена вся акватория мелководных водоемов, однако чаще всего высшая водная растительность окаймляет водоем и здесь в литорали формируются наиболее сложные биоценозы с выраженными чертами консортивной структуры. Эта картина может нарушаться в определенных специфических условиях, например, в кислых озерах (Бульон, 1997; Крылов и др., 1997). При практически полном отсутствии макрофитов в мелководной зоне на глубине 3—7 м, пышно произрастают мхи *Drepanocladus*, представляя собой весьма насыщенный жизнью биотоп. Исследования, проведенные на мелководьях Кременчугского водохранилища, показали значительное богатство состава биоценозов (табл. 8.18).

Сами ассоциации высших водных растений-макрофитов представляют собой сложные пространственно и с боль-

Таблица 8.18. Количество видов и форм гидробионтов в биоценозах литорали Кременчугского водохранилища (по Мелководья..., 1979; Растительность..., 1989)

Биоценотическая группировка	Богатство (видов, форм)	Биоценотическая группировка	Богатство (видов, форм)
Высшие водные растения	122	Макрозообентос	180
Фитопланктон	306	Моллюски в зарослях	24
Фитоперифитон	391	Молодь рыб	16
Фитомикробентос	403		

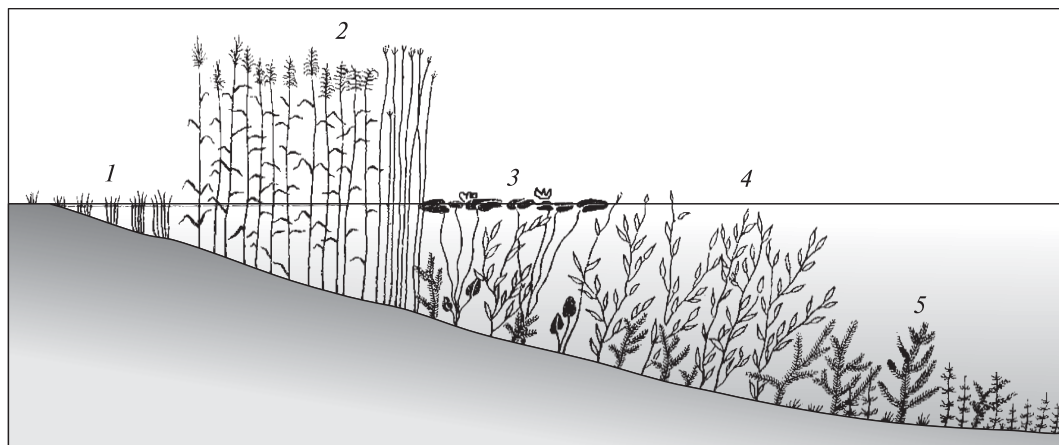


Рис. 8.21. Схема распространения зон водной растительности в водоемах (по Потапов, 1956):
 1 — осоки; 2 — воздушно-водные растения: тростник, камыш; 3 — растения с плавающими листьями: кубышки и кувшинки; 4 — погруженные растения: крупные рдесты; 5 — погруженные растения: мелкие рдесты, роголистник, элодея

шой биомассой элементы биоценозов литорали (табл. 8.19, рис. 8.21).

С продвижением в глубину по литорали происходит снижение как показателей обилия, так и видового богатства ассоциаций высших растений. Высокие значения биомассы в формации телореза отмечаются в довольно специфических условиях закрытых участков литорали, в пойменных озерах.

Было бы неверно утверждать, что поясность — это некий обязательный признак распределения растительности

Таблица 8.19. Характеристики основных формаций высших водных растений днепровских водохранилищ (по Растительность..., 1989)

Формация	Глубина	Сырая масса, диапазон, кг/м ²	Сырая масса, средняя, кг/м ²	Количество видов высших водных растений в формации
<i>Воздушно—водная растительность</i>				
Тростника обыкновенного	0—2,5	1,7—10,0	3,0	47
Рогоза узколистого	0—2,0	1,5—10,0	3,2	56
Камыша озерного	0,9—2,0	2,0—9,0	6,0	16
<i>Прикрепленная с плавающими листьями</i>				
Кувшинки белой и чистобелой	3,0 (5,5)	1,0—2,0	1,5	24
Рдеста плавающего	1,5—1,8	0,5—1,0	0,7	13
<i>Погруженная растительность</i>				
Рдеста пронзеннолистого	0,5—2,4	1,0—2,0	1,5	23
Роголистника темнозеленого	1,0—2,5	1,0—4,0	2,5	28
Телореза алоэвидного	1,1—2,0	2,0—10,0	6,0	28

в водоемах. К.К. Зеров (1941) отмечал два типа пространственного распределения — мозаичное и поясное. Именно мозаичное, а не поясное распределение ассоциаций высших водных растений рассматривается Л.Н. Зимбалевской (1981) как одна из важных отличительных черт растительности водохранилищ. Поясное распределение можно рассматривать как вариант упорядоченного мозаичного. При любом варианте мозаичного распределения трудно предположить, что харовые водоросли, нимфейные будут произрастать в прибрежье, в то время как тростник и камыш — на относительно больших глубинах, т.е. определенный преферендум не столько видов, сколько жизненных форм сохраняется, что, собственно и определяет упорядоченную структуру растительности. Поясность или «упорядоченная» мозаичность растительности, так же как и поясность распределения животных бентоса, определяет радиальную симметрию бентических и перифитических биоценозов водоема.

Важно отметить роль биотического фактора в формировании сообществ в литорали. В формировании здесь сообществ консортивного типа ключевую роль могут играть высшие водные растения, макроводоросли, моллюски, губки, мшанки (Зимбалевская, 1981; Протасов, 1994; Gaino et al., 2004). Кроме растений-макрофитов в литоральной зоне присутствуют микроводоросли и нитчатые макроводоросли перифитона и бентоса. Продукция перифитонных водорослей сопоставима или может быть даже выше, чем продукция их живого субстрата — высших водных растений (Мелководья..., 1979; Рычкова, 1979).

Обилие животных, обитающих в зарослях, достигает значительного уровня. В Кременчугском водохранилище биомасса личинок хирономид составляла 1,3—12,3 г на кг сырой массы высших водных растений. Расчет обилия на единицу поверхности листьев, а особенно стеблей дает очень большие величины. Так, при расчете биомассы дрейссены (*D. polymorpha*), образующей друзы на стеблях тростника в устье р. Стугна, нами были получены значения биомассы около 70 кг/м² поверхности стебля.

Биотическим фактором, определяющим сгущения жизни в литорали, а чаще — в сублиторали, могут быть не только высшие водные растения, но и седентарные животные. В водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС нами было отмечено возрастание видового богатства (рис. 8.22) зообентоса на глубине распространения пояса дрейссены (*D. polymorpha*, *D. bugensis*). Одной из характеристик сублиторальной зоны В.Я. и Т.Е. Тимм (1986) считают значительное развитие крупных двустворчатых — унионид и дрейссены.

Литоральная мелководная зона водоемов имеет биотическую и бионическую мозаичность. Зональность, по-

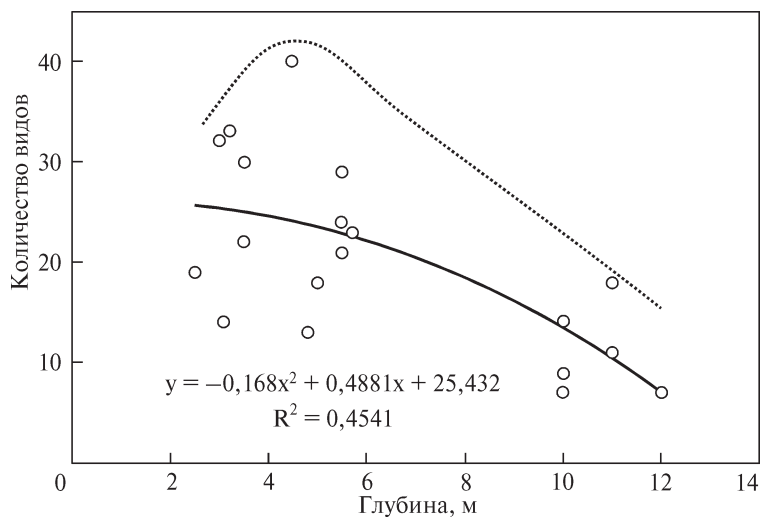


Рис. 8.22. Зависимость количества видов зообентоса в водоеме ЧАЭС от глубины (лето, 2002 г.) Пунктирная огибающая кривая показывает, что максимум видового богатства приходится на глубину между 4 и 5 м

ясное распределение биотопов и сообществ далеко не всегда хорошо выражены. В литорали они скорее представляют собой систему разнообразных пятен, мозаики (Townsend, 1989). Большее или меньшее сходство условий по глубине «выстраивает» их в поясные структуры.

«В литорали иные условия освещения, нежели в открытой части водоема: меньшая прозрачность воды, более резко выраженные суточные колебания температуры, сильно проявляющие себя механические факторы (прибой, волнение, перемешивание, наличие макрофитов и, как следствие этого, иной состав планктона, в котором имеется примесь факультативно-планктических и тихопелагические организмы...» (Киселев, 1980, с. 103).

В профундальной зоне условия в целом более однообразны, чем в литоральной. Ключевым фактором, позволяющим выделять профундальные биотопы, а за ними и биоценозы, является характер грунта. Большая часть дна водоемов покрыта седиментировавшими осадками, однако встречаются и выходы минеральных пород. При переходе к верхней профундали относительно населения нижних участков литорали из сообществ выпадают целые большие группы гидробионтов — ручейники, поденки, сиалиды, придонные кладоцеры, гастроподы. Например, на серо-оливковых илах, создающих самый значительный биотоп профундали больших карельских озер, типичным является биоценоз с доминированием олигохет, личинок хирономид и моллюска *Pisidium*. Накопление органического детрита в донных отложениях, связанного с процессами в простирающейся над дном толщи воды, приводит к возрастанию обилия и видового богатства сообществ бентоса. Даже концентрация такого плохо усваиваемого детрита как кладоцерный хитин (илы с кладоцерным хитином) способствует возрастанию обилия бентических организмов в 2—3 раза относительно бентоса на оливковых диатомовых илах (Герд, 1949).

Изменение разнообразия сообществ зообентоса хорошо прослеживается от биотопа к биотопу по направлению от верхней литорали к профундали озера. По данным С.В. Герда (1949) было рассчитано таксономическое разнообразие (Протасов, 2002), учитывающее выравненность по числу видов в отдельных группах организмов (табл. 8.20). Этот показатель значительно положительно коррелировал с видовым богатством биоценозов ($r = 0,787$). Различия в видовом богатстве и таксономическом разнообразии отдельных участков литорали хорошо объясняются особенностями местообитания.

Постепенная смена состава сообществ с глубиной как в бентали, перифитали, так и в пелагиали к более или менее выраженной концентрической (в плане) структуре сообществ, приводит к радиальной симметрии экосистемы. Разные виды занимают вполне определенную глубинную зону (рис. 8.23), определяя сходный биоценотический градиент по любому условному радиусу.

Глубина водоема, ее максимальные и средние значения являются показателями, более относящимися к водной мас-

Таблица 8.20. Показатели таксономического разнообразия, максимального разнообразия, выравненности и видового богатства биоценозов бентоса озер Карелии в различных биотопах (по Герд, 1949)

Биотопы	Скалистая прибойная литораль	Каменная прибойная	Песчаная прибойная	Песчаная полузатихшая	Заросли разреженные	Заросли сомкнутые
Таксономическое разнообразие, H , бит/таксон	2,108	2,631	1,547	2,700	2,743	2,704
Максимальное разнообразие, H_{\max}	2,322	2,807	2,000	2,807	2,807	2,807
Выравненность, J'	0,908	0,937	0,773	0,962	0,977	0,963
Число видов в биоценозе данного биотопа	25	75	25	89	185	165

Биотопы	Открытая песчано-илистая нижняя литораль	Семипелагические луды	Пелагические сельги профундали	Илы верхней профундали	Рудные грунты	Илы нижней профундали
Таксономическое разнообразие, H , бит/таксон	2,544	2,439	1,988	2,529	1,772	2,089
Максимальное разнообразие, H_{\max}	2,807	2,807	2,322	2,807	2,000	2,322
Выравненность, J'	0,906	0,869	0,856	0,901	0,886	0,900
Число видов в биоценозе данного биотопа	88	52	22	57	17	20

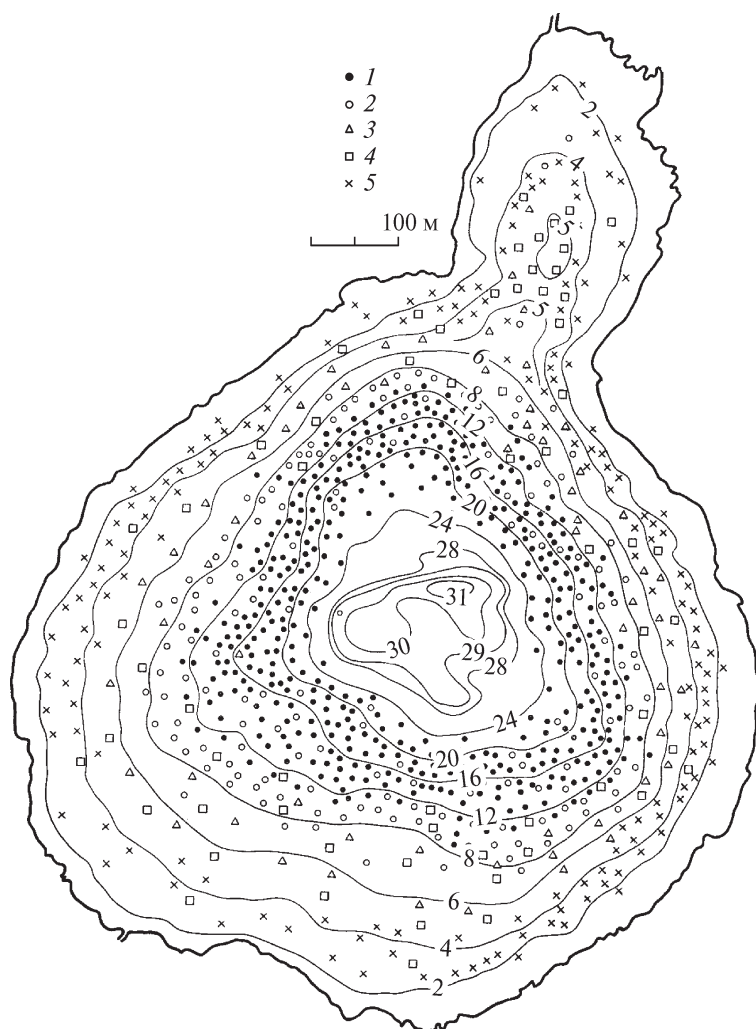


Рис. 8.23. Распределение личинок хирономид в оз. Глубоком (по Щербаков, 1967):

1 — *Sergentia ex gr. longiven-tris*; 2 — *Chironomus f. l. thum-mi*; 3 — *Ch. f. l. plumosus*; 4, — *Ch. f. l. semireductus*; 5 — мел-кие прибрежные виды (*Tanyp-tarsus ex gr. tancus*, *T. ex, gr. lobatifrons*, *Cryptochironomus ex gr. Defectus sp.*; *Polypedilum brevientennatum*, *Glyptotendi-pes polytomus*). Цифрами от-мечена глубина на линиях изобат

се водоема, пелагиали, нежели к бентали. Однако, А.Ф. Алимовым (1991, 2000) было показано, что с отношением средней глубины ($h_{\text{ср.}}$) к максимальной ($h_{\text{макс.}}$) связана и варибельность динамики биомассы зообентоса. При этом отношение $h_{\text{ср.}}/h_{\text{макс.}}$ водоема рассматривается как мера разнообразия условий (рельефа дна). В более однообразных условиях (при меньших значениях $h_{\text{ср.}}/h_{\text{макс.}}$) в относительно более мелководных водоемах внутригодовые колебания биомассы меньше, а межгодовые больше, чем в относительно более глубоких. Эта зависимость может рассматриваться как свидетельство взаимосвязи всех участков бентали, и литоральных, и профундальных.

У многих пелагических видов планктона наблюдается явление избегания берегов. Большая часть планктонных организмов в дневное время держится далеко от литорали (Lieder, 1950, цит. по Киселев, 1980). С наступлением сумерек пе-

лагические ветвистоусые перемещаются к берегу и держатся на очень малой глубине. Как отмечает Л.Н. Зимбалевская (1981), пелагические виды появляются в прибрежной зоне только в ночные часы, что связано с их горизонтальными и вертикальными миграциями. Скорее всего такие миграции определяет именно световой режим. Наличие не только вертикальных, но и горизонтальных миграций, направленных в дневное время от берега, были показаны экспериментально (Siebeck, 1964).

Миграционная активность пелагических и прибрежных организмов планктона может быть исключительно высокой. По наблюдениям Р.А. Деренговской и А.П. Остапени (1994) в оз. Нарочь, *Sida crystallina*, обычный прибрежно-фитофильный вид, очень редко встречается в пробах пелагического планктона, но образует большие скопления в седиментационных ловушках, выставленных на различной глубине в пелагической части озера (глубина 16 м). Биомасса планктонных организмов в ловушках была на два порядка больше, чем в свободной воде. Имеются также данные по сравнительной оценке численности отдельных представителей планктона в различных частях одного из озер Беларуси (Палаш, 2003), которые позволили сделать вывод, что «гораздо чаще, чем принято считать, прибрежные виды встречаются и в пелагиали, довольно равномерно распределяясь по акватории озера» (с. 498).

Относительно причин горизонтальных миграций планктонных организмов существуют довольно противоречивые мнения (Семенченко, 2006). У более крупных кладоцер сильнее выражено избегание берега. Крупные особи в большей степени выедаются молодью рыб в прибрежной зоне. Вероятнее всего, причинами миграций являются периодическое возрастание пресса хищников в прибрежье и обилие пищи в пелагиали. И для одного, и для другого наблюдается определенная суточная цикличность.

Литораль и пелагиаль существенно различаются по условиям обитания организмов планктона, поэтому дифференциация двух группировок очевидна, однако и в пелагиали, особенно крупных водоемов, выделяются зоны и группировки планктона. С.В. Герд (1946, цит. по Киселев, 1980) выделял в больших озерах ультрапелагический планктон, качественно бедный; пелагический планктон, характерный для меньших по размеру озер или располагающийся по периферии ультрапелагической зоны; литоральный планктон, приуроченный к зоне с глубинами менее 10 м.

Рассматривая горизонтальное распределение планктона в оз. Глубоком, А.П. Щербаков (1956, 1967) отмечает сгущения рачкового и ротаторного планктона (рис. 8.24). Как отмечает А.М. Гиляров (1987), большая неоднородность распределе-

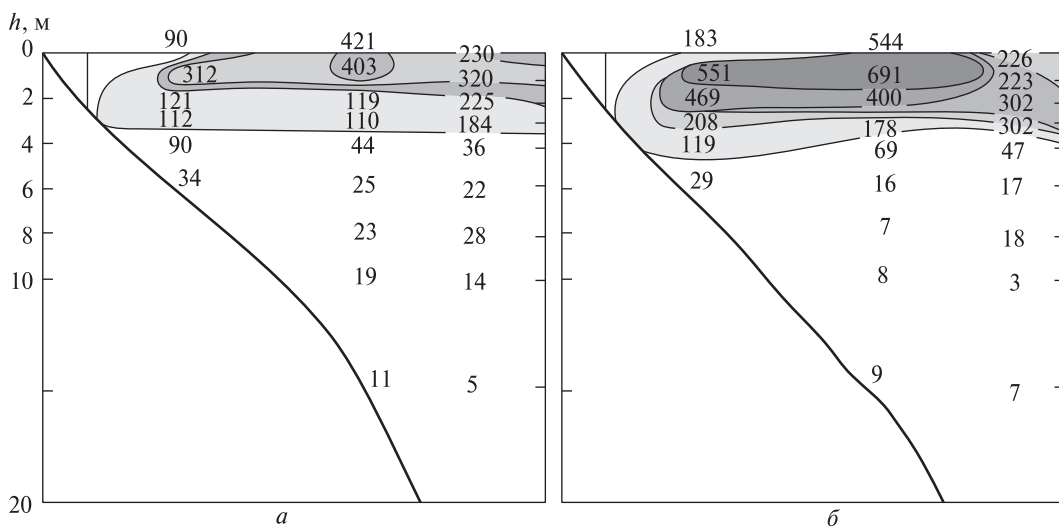


Рис. 8.24. Горизонтальное распределение взрослых особей и копепоидов веслоногих рачков в оз. Глубоком (по Щербаков, 1956):

А — *Diaptomus graciloides*;
Б — *Mesocyclops leuckarti*
 (числа означают количество рачков в 10 дм³)

ния зоопланктона в озерах, особенно в заливах и прибрежной зоне почти всегда хорошо выражена.

Исследования концентрации хлорофилла в связи с обилием и функциональной активностью фитопланктона в оз. Вилар (Испания) показали его горизонтальную и вертикальную пространственную гетерогенность (García Gil, Figueras, 1993). Наибольшие концентрации отмечены на глубине около 3 м, на расстоянии более 60 м от берега.

Изучив большой материал по неоднородности распределения планктона в континентальных водоемах, И.А. Киселев (1980) пришел к заключению, что она вызвана абиотическими и биотическими факторами. Не вызывает сомнения, что ветровые нагоны и течения, циркуляции Лэнгмюра и другие факторы существенно влияют на пространственное распределение планктона. Тем не менее, биотические факторы могут играть решающую роль, определяя миграционную активность, и определяя в конечном счете пространственную структуру сообществ.

Исследования суточных миграций личинок *Chaoborus* трех возрастных стадий четырех видов в одном из озер Бразилии (Fukuhara et al., 1993) показали, что для одних видов и их стадий характерны ночные вертикальные миграции к поверхности, другие постоянно занимают глубины около 20 м или держатся у дна (рис. 8.25). Это явление рассматривается авторами как один из механизмов распределения пространственных эконических стадий отдельных видов и онтогенетических стадий.

Пространственное распределение планктона во многом зависит от гидродинамических процессов и вертикальной зональной структуры водоема. В период весенней или осенней циркуляции зоопланктон довольно равномерно распреде-

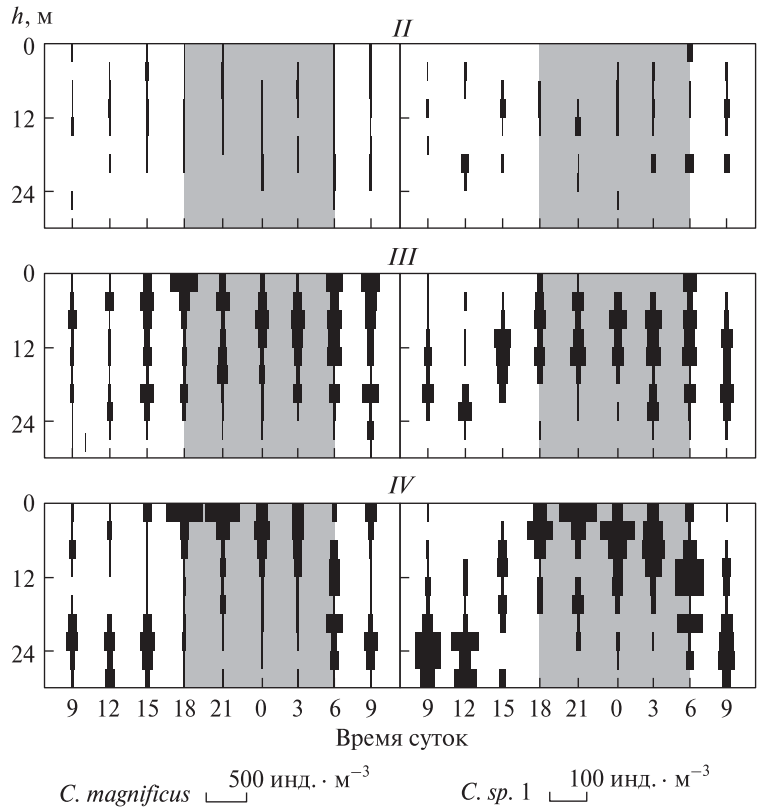


Рис. 8.25. Вертикальное распределение двух видов *Chaoborus* в оз. Dom Helvecio (по Fukuhara et al., 1993). Заштрихованные поля на оси абсцисс показывают темное время суток. II, III, IV — личиночные стадии

ляется по глубине, напр. в оз. Глубоком численность науплиусов от поверхности до глубины 30 м снижалось от 3,3 до 0,8 экз/дм³. В зимний период ракообразные концентрируются от поверхности до 10 м, лишь некоторые — до глубины 20 м.

«Из двух главных представителей веслоногих планктона Глубокого озера, *Eudiaptomus graciloides* на всех возрастных стадиях сконцентрирован в основном в эпилимнионе. Вертикальное распределение гораздо менее многочисленного *Cyclops strenuus* иное. Взрослые рачки этого вида всегда концентрируются в нижней части металимниона и в верхней части гиполимниона (на глубине 6—10 м); копеподиты довольно равномерно распределены по мета- и эпилимниону, науплиусы занимают главным образом эпилимнион» (Щербаков, 1967, с. 194—195).

Своеобразная стратификация зоопланктона отмечена в некоторых кислотных озерах (Крылов и др., 1997). Ветвистоусые *Ceriodaphnia quadrangulata*, *Bosmina obtusirostris* большую часть времени находятся в придонном слое воды, тесно связанные с зарослями мхов на дне, другой вид, *Diaphanosoma brachium*, напротив, скоплений в зарослях мхов не образовывал.

В лимнических системах выражена внутренняя зональность (Китаев, 2003; Закономерности..., 2004; Jonasson, 1996). В вертикальном измерении в пелагиали наиболее существен уровень термоклина, хотя он может представлять собой самостоятельную переходную зону (Китаев, 2003), разделяющую эпилимнион, гиполимнион и границы фотичес-

кого слоя. В стратифицированных озерах, когда глубина фотического слоя становится меньше глубины эпилимниона, по термоклину проходит довольно резкая граница двух подсистем. В эпилимнионе происходят продукционно-деструкционные процессы, а гипolimнион становится «закрытым» для процессов первичной продукции. Если же зона фотосинтеза захватывает и гипolimнион, процессы относительно термоклина становятся симметричными. В двух этих случаях процессы подуцирования и трансформации вещества и энергии идут в водоеме неодинаково. Сравнительные исследования были проведены на двух озерах в Карелии (Закономерности..., 2004). Озеро Пионерское мезополигумозное, цветность в эпилимнионе $46-80^\circ$, в гипolimнионе $100-353^\circ$ платино-кобальтовой шкалы, прозрачность воды $1,1-2,9$ м. Мощность эпилимниона $3,2$ м, фотосинтетическая зона $2-3$ м, отношение прозрачности к глубине эпилимниона $0,6 \pm 0,17$. Озеро Придорожное имело иные характеристики: вода практически бесцветная ($5-7^\circ$), прозрачность $3-8,5$ м, фотосинтетическая зона — до 10 м, глубина эпилимниона $5,7$ м. Отношение прозрачности к глубине эпилимниона $1,0 \pm 0,2$. Вследствие таких различий оптических свойств воды наблюдались и существенные различия в общем метаболизме сообществ.

«Ключевым фактором, определяющим конфигурацию пищевых цепей и продуктивность сообществ продуцентов и консументов, является свет, а точнее — соотношение глубины фотической зоны и глубины эпилимниона. Интенсивный фотосинтез и, как следствие, положительный баланс органических веществ в слое гипolimниона световодного оз. Придорожного способствовал снабжению кислородом придонных слоев воды. В результате, в отличие от оз. Пионерского, где из-за дефицита кислорода зообентос в профундали в летние месяцы отсутствовал, в профундали оз. Придорожного он был хорошо развит, хотя по своему разнообразию и сложности организации пищевых цепей заметно уступал сообществам литорали» (Закономерности, 2004, с. 234—235).

Своеобразное соотношение фотических и термических факторов в сочетании с особенностями морфометрии водоема делают условия еще более гетерогенными.

Вопрос «закрытости» гипolimниона неоднозначен. Вероятно, правильнее говорить о разной степени взаимосвязей между эпилимнионом и гипolimнионом. Данные, полученные И. Эйсмонт-Карабин (Ejsmont-Karabin, 2003) при исследованиях коловраточного планктона в гипolimнионе почти двадцати Мазурских озер в Польше, показывают, что обилие его в гипо- и эпилимнионе взаимосвязано, численность коловраток в гипolimнионе возрастает при общем повышении трофности озер. Кроме того, с возрастанием трофности озер увеличивается сходство состава группировок планктона в этих двух зонах. При этом следует учесть, что возрастание трофности обычно прямо связано с уменьшением прозрачности, трофогенного слоя, т.е. с увеличе-

нием вероятности того, что последний не будет располагаться глубже металимниона.

О взаимосвязи процессов, происходящих в пелагической и донной подсистемах свидетельствует зависимость средней за год биомассы зоопланктона ($B_{зп}$), бактериопланктона ($B_б$) и ($B_{зб}$) зообентоса от первичной продукции планктона ($P_п$) (Алимов, 2000а):

$$B_{зп} = 0,099 P_п^{0,613}, B_б = 0,217 P_п^{0,662}, B_{зб} = 0,701 P_п^{0,311}.$$

Процессы в лимнических экосистемах происходят как циклически, так и поступательно. Характерными для них являются именно последние. Замедленный сток с одной стороны и большой или меньший избыток органического вещества с другой приводит к его накоплению в донных отложениях. Широко известны примеры расчетов полного заполнения ложа водоемов осадками (Лепнева, 1950). Озеро Телецкое на Алтае существует более 30 000 лет, при накоплении осадков со скоростью 8,8 мм в год оно должно полностью быть заполнено ими через 36 000 лет. Помимо седиментации взвешенного вещества, заболачиванию водоемов способствует развитие высшей прибрежной растительности, образование сплавин. Поступательный сукцессионный процесс в крупных водоемах выглядит скорее как длительная эволюция экосистем. Что касается циклических процессов, то они в основном выражены как сезонные изменения условий и связанные с ними сезонные колебания обилия организмов. Особенно сезонные различия выражены в умеренной климатической зоне. В оз. Глубоком годовичные колебания биомассы планктона в течение года различались на порядок — от 0,2 до 1,8 г/м³ (Щербаков, 1967).

В тропических водоемах, где колебания условий не столь велики, также отмечаются циклические сезонные процессы, правда колебание обилия может быть и небольшим. Например, в водохранилище Пансун (Pansoon, Малайзия) наибольшая численность фитопланктона в апреле составляла более 13 млн. кл./дм³, в августе — около 4 млн. кл./дм³ (Anton, 1994).

Для бентоса озер умеренной зоны А.Ф. Алимов (1991) установил 8 типов сезонной динамики биомассы зообентоса. Они достаточно разнообразны и описываются кривыми как с подъемом к концу вегетационного сезона, так и со спадом, с подъемом в середине лета и со снижением в этот период. В большинстве озер значения биомассы бентоса, равные среднему значению за год или вегетационный сезон, отмечаются в июле-августе. Кроме внутригодовых колебаний, отмечена многолетняя периодичность значений биомассы.

Природа лимнобиома, а именно замедленный сток, определенная замкнутость, превышение продукции над деструкцией определяет развитие процессов эвтрофирования.

Как было отмечено Я.И. Старобогатовым (1984), процесс повышения трофности был ключевым в эволюции континентальноводных экосистем. Однако, с точки зрения оценки развития рео- и лимнобиома, следует согласиться с Л.Л. Россолимо (1971), что ход эволюции водоемов и водотоков существенно различается, «старение» тех и других идет принципиально разными путями. В реобиоме ключевую роль играют внешние для экосистем факторы, в то время как в лимнобиоме велика роль внутренних, в том числе биологических.

Естественное эвтрофирование или старение озер характеризуется накоплением биогенных элементов и органического вещества в экосистеме. Происходит «сукцессия озерной экосистемы с эволюционным эффектом» (Семерной, 2005), которая определяет переход по стадиям: олиготрофное озеро — мезотрофное — эвтрофное с конечной стадией гипер (поли) трофии — болото.

«Процесс эвтрофирования обычно связывают с обогащением водоемов биогенными веществами. При первоначально малом их содержании в водоеме (олиготрофия) при их поступлении в водоем концентрация в водной массе и донных отложениях таких веществ, как азот и фосфор постепенно повышается, качество воды ухудшается и водоем становится эвтрофным, т.е. обогащенным биогенными веществами» (Хендерсон-Селлерс, 1990, с. 10).

Основы представлений о трофности водоемов и возможности их типизации были заложены в начале XX века работами А. Тинемана и Э. Наумана, работавших, соответственно, в Германии и Швеции. На основании сравнения донной фауны озер, в частности личинок хирономид, А. Тинеман выделял балтийские (хирономусовые) и субальпийские (танитарсовые). В основу классификации были положены чисто экологические представления о связи населения водоемов и условий в них, а не собственно состав бентоса. В озерах одного типа, где на дне типичны нетребовательные к кислороду *Chironomus*, наблюдаются заморы, а во втором, где преобладают *Tanitarsus*, содержание кислорода всегда высокое.

В свою очередь, Э. Науман, позаимствовав из болотоведения (Винберг, 1975) термины «эвтрофный» и «олиготрофный», применил их для определения более или менее продуктивных по фитопланктону озер. В то время он мог определить не собственно продукцию, а существующее в данный период обилие растительных организмов, поэтому продуктивность водоемов он определял прежде всего по степени развития растений, особенно (но не только) фитопланктона (Карзинкин, 1952). Важно подчеркнуть, что Науманн подходил к вопросу о степени трофности глобально, если не для гидросферы в целом, то во всяком случае для лимнобиома: «Абсолютно верно для всех частей земного шара только представление об эвтрофии и олиготрофии воды. Все же

остальное условно и зависит от различных местных, закономерных, иногда пространственно очень ограниченных влияний» (Naumann, 1925, цит. по Карзинкин, 1952).

Несмотря на то, что понятия «эвтрофное» и «олиготрофное» озеро широко вошли в лимнологию, их содержание очень неопределенно.

«Можно только сказать, что трофию (англ. — trophic-grade, trophic degree) озера связывают с большим или меньшим развитием в нем жизни. Это сразу приближает трофию к биологической продуктивности водоемов...» (Винберг, 1960, с. 291).

Понятие трофности — это, по-видимому, один из случаев, когда в гидробиологии находят практическое применение представления В.И. Вернадского о сгущениях живого вещества. Понятие трофности не обращается к оценкам биоразнообразия, состава сообществ, оперирует такими характеристиками, как численность или биомасса.

Указывая на то, что характерные особенности озер различных уровней трофии часто взаимосвязаны не вполне однозначно, Г.Г. Винберг (1960) отмечал необходимость выбора главного критерия, в частности, показателя первичной продукции. Этот подход позволил выразить характеристики трофности водоемов в количественных единицах первичной продукции планктона (табл. 8.21).

Наивысшая продуктивность фитопланктона отмечена в водоемах Индии (до тысячи и более г С/м² · год), озера с низкой первичной продукцией, олиготрофные, относятся либо к высокогорным, либо располагаются в высоких широтах (Винберг, Бауер, 1971; Бульон, 1983). Как видно, количественные показатели продукции и, в соответствии с упомянутой концепцией, трофические типы водоемов образуют непрерывный ряд. Это подразумевает только количественные различия показателей. В то же время существует точка зрения, согласно которой структурно-функциональная организация лимнических экосистем настолько различна и многообразна, что их вряд ли можно рассматривать в некотором непрерывном ряду последовательных изменений (Гиляров, 1996). В олиготрофных экосистемах первичная про-

Таблица 8.21. Валовая годовая первичная продукция планктона в водоемах СССР (Винберг, 1960; Бульон, 1983)

Тип водоема	г С/м ²	10 ³ кДж/м ²
Гиперэвтрофный	300—600	15—30
Эвтрофный	100—300	5—15
Мезотрофный	30—200	1,5—10
Олиготрофный	10—30	0,5—1,5
Ультраолиготрофный	20—10	0,1—0,5

дукция создается очень мелкими водорослями, интенсивно выедаемых фильтраторами. Последние выполняют функции не только консументов, но и редуцентов, выделяя продукты, включая минеральный фосфор, который обычно является одним из лимитирующих факторов для фитопланктона. Таким образом, непрерывные циклические продукционно-деструкционные процессы происходят в течение всего вегетационного сезона. В эвтрофных водоемах фитопланктон, имеющий значительно большую биомассу, представлен в основном крупноклеточными или колониальными формами. Он слабо потребляется фильтраторами и, отмирая, оседает в придонные слои, где происходит его деструкция микроорганизмами. При этом значительное количество биогенов временно, до воздействия каких-то внешних процессов, например при весеннем перемешивании в озере, изымается из экосистемы.

«...хотя величина первичной продукции в эвтрофных озерах существенно выше, чем в олиготрофных, само устройство олиготрофных систем может трактоваться как более «совершенное», поскольку характеризуется многократным и более полным использованием биогенных элементов, более замкнутым круговоротом, меньшей скоростью осадконакопления и потенциально более продолжительным временем существования. Эвтрофные водоемы на фоне олиготрофных выглядят «несовершенными» и своим функционированием как бы приближающими неминуемую собственную гибель — превращение в наземную экосистему» (Гиляров, 1996, с. 502).

Водоемы с различной степенью трофности действительно существенно различаются по общей конструкции своих экосистем, однако трудно представить, что между ними нет промежуточных типов. В противном случае нам бы пришлось признать существование двух различных путей лимногенеза, согласно же существующим представлениям, все водоемы «в своем функционировании приближают неминуемую собственную гибель — превращением в наземную экосистему». Вопрос лишь в продолжительности процесса. Кроме того, необходимо учитывать, что различные «типы» озер представляют собой и определенные «стадии» лимногенеза. Если типизация предполагает некоторую дискретность, условную ограниченность отдельных типов, то стадийность, напротив, связана с непрерывным рядом поступательных изменений. Преувеличение качественных различий между отдельными типами неизбежно приводит к отрицанию сложившихся представлений о лимногенезе. Что касается повышения трофности, то сама эвтрофикация носит экзогенный характер (Хендерсон-Селлерс, 1987; Остапеня, 2000). Постулирование якобы полного понимания процессов увеличения трофности водоемов отражено в термине «антропогенное эвтрофирование», определяемое как нарушение лимнической экосистемы, возникающее и развивающееся вследствие повышения уровня первичной продукции

органического вещества из-за антропогенного обогащения питательными веществами, в основном азотом и фосфором (Россолимо, 1971; Цееб, Чугунов, 1980). Предполагается, что естественное и антропогенное эвтрофирование протекает по одному сценарию.

Именно процессы антропогенного эвтрофирования, которые в определенном смысле стали синонимом нарушения не только гидроэкосистем лимнобиома, но других водных объектов, вызвали большой интерес к первоначально чисто фундаментальной проблеме трофности озер. В связи с этим само понятие стало рассматриваться в различных аспектах. Выделяют по меньшей мере 4 аспекта или значения, в котором используется понятие эвтрофикация (Эдмондсон, 1998). Поступление биогенных веществ, так же как и их потребление является постоянным, достаточно сбалансированным процессом. В связи с этим Т. Эдмондсон предлагает называть эвтрофикацией явление, при котором происходит значительное превышение некоторого среднего, «обычного» количества биогенных веществ в водоеме, но довольно сложно такой порог превышения установить. При некоторой инерционности процессов биологического ответа на увеличение поступления биогенных веществ, безусловно важными являются именно биологические процессы, например, «цветение» воды синезелеными водорослями, зарастание высшими водными растениями и т.п. Поэтому второе значение, в котором используется термин, связан именно с оценкой продукционных процессов и изменения обилия гидробионтов. Однако здесь возникает проблема определения собственно причин изменения обилия, которое может происходить по-разному, в том числе вследствие биотического взаимодействия (конкуренция, хищничество).

Третий и четвертый аспекты, по Эдмондсону, взаимосвязаны и основаны на представлениях, что в объектах лимнобиома, изолированных в большей или меньшей степени, накапливаются биогенные и органические вещества. С одной стороны, это справедливо, поскольку в целом вряд ли стоит отрицать модель глобального эвтрофирования континентальных водоемов в их эволюции (Старобогатов, 1984), с другой — экологические системы имеют большой потенциал выхода на сбалансированное состояние, которое (и это легко представить) может быть нарушено внешним, например, антропогенным воздействием. Современные представления об эвтрофировании базируются, скорее, на синтезе этих подходов.

Важным подтверждением правильности понимания в общих чертах процессов эвтрофирования считается предложенная Р. Фоленвейдером (Vollenweider, цит. по Винберг,

1981; Хендерсон-Селлерс, 1987) в конце 1960-х годов зависимость между фосфорной нагрузкой, поступлением биологически доступных соединений фосфора и морфометрическими показателями водоемов, а именно — средней глубиной. Было показано, что для олиготрофных и эвтрофных водоемов уровень предельной нагрузки различен. Также было показано, что максимально допустимая нагрузка зависит и от проточности или водообмена. При сходной средней глубине эвтрофирование проточных водоемов с более сильным током воды наступает при более высокой нагрузке (Винберг, 1981). Следует отметить, что сама концепция эвтрофирования вышла за рамки ее применения только для лимнобиома, используется не только для малых рек (Цееб, Чугунов, 1980), но для характеристики процессов в морских акваториях (Северо-западная часть..., 2006).

Биогенные элементы, поступая извне, в водоемах локализуются в трех подсистемах: в воде, живых организмах и донных отложениях. Между донными отложениями и водной массой существует определенный баланс сорбции и десорбции. Так, при контакте ила с водой, содержащей более 20 мг/дм³ аммонийного азота, наблюдалось поступление его в воду. В анаэробных условиях и при снижении рН этот поток усиливается. В экспериментальных условиях было показано, что из 1 г ила при контакте с водой за 1 час может выделиться до 70 мг аммонийного азота в анаэробных условиях и до 20 в нейтральной среде в присутствии кислорода (ил был взят из водохранилища Днепра). Поступление фосфат-ионов из донных отложений в воду происходит при содержании его в воде не более 0,5 мг/дм³. При больших концентрациях фосфаты, наоборот, адсорбируются илами (Цееб, Чугунов, 1980). Таким образом, в отсутствие внешнего притока биогенов может происходить «внутреннее» эвтрофирование. Следует отметить важный механизм обогащения воды биогенами в такие неблагоприятные для экосистемы водоемов периоды, как зимние заморы. Снижение концентрации кислорода и снижение рН приводит к увеличению процессов десорбции. Накопленные и временно депонированные в донных отложениях биогены вновь вступают в круговорот веществ.

Оценивая результаты антропогенного эвтрофирования, Г.Г. Винберг (1981) указывает на следующие процессы: «по мере эвтрофирования условия утилизации возрастающей первичной продукции фитопланктона неизбежно ухудшаются в результате снижения прозрачности воды, исчерпания запасов кислорода в гипolimнионе, обеднения видового состава, накопления органических донных отложений» (с. 17). Таким образом, следствием эвтрофирования является не только повышение продукции в одних подсистемах, но и

снижение деструкции в других. Кроме того, он подчеркивал, что при всей важности первичной продукции как показателя трофического статуса водоема, который, в частности может быть применен для типизации озер, следует разделять их по типу биотического баланса вещества и энергии. Еще в 1930-е годы было выдвинуто положение, что типично дистрофные озера должны характеризоваться отрицательным балансом продукции и деструкции, эвтрофные — положительным, олиготрофные — нулевым (Винберг, 1960).

Вопрос о месте дистрофных озер в общей классификации остается спорным (Бульон, 1997). Если рассматривать дистрофию как завершающую стадию лимногенеза (Абросов, 1982, цит. по Бульон, 1997), то возникает вопрос о трофическом статусе протоозер, т.е. озер на самых начальных стадиях лимногенеза. Очевидно, что он должен был быть сходным с «предолиготрофной» стадией, т.е. дистрофной. Речь должна идти о двух типах дистрофии — начальной в лимногенезе и конечной. Дистрофия часто сочетается с природной ацидификацией и/или гумификацией. При этом в кислых озерах создается своеобразная инвертированная структура распределения фитопланктона, хлорофилла, зоопланктона с концентрацией их в придонных слоях воды (Бульон 1997; Крылов и др., 1997).

Если антропогенное эвтрофирование является следствием избыточного поступления биогенных элементов в водоемы, то логично предположить, что при снятии такой внешней нагрузки процесс эвтрофирования должен прекращаться, а затем и пойти в обратном направлении — в сторону деэвтрофирования, олиготрофизации.

Классической в прикладной гидробиологии стала история оз. Вашингтон (Эдмондсон, 1998). В 1950-е годы его состояние было близко если не к олиготрофному, то мезотрофному. Поскольку по опыту изучения антропогенного эвтрофирования некоторых швейцарских озер еще в конце XIX века было известно, что массовое развитие цианобактерий служит маркером начала серьезного эвтрофирования, появление и массовое развитие в 1955 году *Oscillatoria reobescens* было воспринято как тревожный сигнал. В конце 1950-х годов были проведены масштабные мероприятия по снижению количества бытовых соков в оз. Вашингтон, что привело к значительному снижению обилия планктонических водорослей, возрастанию прозрачности воды, т.е. возврату к прежним характеристикам малотрофного водоема. Практически было показано, что одним из основных факторов антропогенного эвтрофирования являются соединения фосфора.

Чрезвычайно интересной моделью является система белорусских Нарочанских озер в силу достаточно подробных исследований как эвтрофирования, так и обратных процес-

сов (Экологическая система..., 1985; Остапеня, 1999, 2007). На такую динамику указывают показатели в оз. Нарочь (табл. 8.22). Следует отметить, что период деэвтрофирования, в течение которого выполнялись некоторые мероприятия по снижению внешней нагрузки биогенов, совпал со вселением в озера мощного фильтрата — моллюска *Dreissena polymorpha*. Активность популяции дрейссены сопоставима с процессами седиментации взвесей до периода ее вселения, т.е. $0,2-0,3 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут.}$ (Жукова, Остапеня, 2003). Возможно, относительно небольшое снижение содержания фосфора и азота при деэвтрофировании (табл. 8.22) связано с их экскрецией этими моллюсками. Увеличение прозрачности воды способствовало возрастанию проникновения солнечной энергии на большие поверхности дна в литорали, что, в свою очередь, привело к увеличению роли в продукционных процессах макрофитов, перифитона и микрофитобентоса и, соответственно — снижению относительной роли фитопланктона. Если в 1950—1960-х гг. на долю последнего приходилось 50 % валовой первичной продукции, то в 2002—2004 гг. — 44 % (Жукова, 2007; Жукова и др., 2007). Таким образом, деэвтрофирование, снижение трофности связывают с процессами так называемой «бентификации» (Остапеня, 2007), т.е. смещения продукционно-деструкционных процессов от пелагической подсистемы в бенталь и перифиталь.

При изменении удельного веса подсистем в общей продукции, последняя изменилась незначительно, хотя продукция высших трофических звеньев (рыбопродуктивность) в этих белорусских озерах снизилась (Костоусов, 2007). Возникает парадоксальная ситуация, когда, с одной стороны, налицо многие признаки снижения трофности — увеличение прозрачности воды, снижение количества хлорофилла в воде, а с другой — общая продукция изменяется мало. Процессы деэвтрофирования, по-видимому, не представляют

Таблица 8.22. Показатели оз. Нарочь в периоды эвтрофирования и снижения трофности (по Остапеня, 2000; Жукова, 2007)

Показатель	1978—1988 гг. эвтрофирование	1989—1997 гг. переходный период	1998—2005 гг. деэвтрофирование
Прозрачность воды, м	$5,1 \pm 1,4$	$6,1 \pm 1,6$	$6,6 \pm 0,6$
Взвешенное вещество, мг/дм ³	$1,81 \pm 0,79$	$0,96 \pm 0,49$	$0,89 \pm 0,21$
БПК ₅ , мг О ₂ /дм ³	$1,06 \pm 0,44$	$1,03 \pm 0,39$	$1,07 \pm 0,18$
Концентрация хлорофилла, мкг/дм ³	$4,9 \pm 2,7$	$2,0 \pm 1,6$	$1,5 \pm 0,6$
N _{общ.} , мг/дм ³	$0,87 \pm 0,42$	$0,58 \pm 0,42$	$0,56 \pm 0,23$
P _{общ.} , мг/дм ³	$0,028 \pm 0,015$	$0,016 \pm 0,004$	$0,016 \pm 0,002$
C _{общ.} , мг/дм ³	$5,36 \pm 0,80$	$5,23 \pm 0,70$	$5,65 \pm 0,27$

собой простого зеркального отражения процессов эвтрофирования, поскольку при снижении биомассы зоо- и фитопланктона возросла удельная продукция последнего, изменился его состав и размерные характеристики. В период деэвтрофикации при низкой биомассе фитопланктона наблюдались очень высокие показатели удельной фотосинтетической активности (Остапеня, 2000; Михеева и др., 2006). Усилия, направленные на снижение факторов эвтрофирования водоемов во многих странах весьма значительны. Может ли это привести к глобальному деэвтрофированию в масштабах лимнобиома? Вероятно, модель повышения трофности в эволюции лимнобиома, описанная Я.И. Старобогатовым, близка к реальности, а человеческая деятельность во многих случаях патологически ускорила естественные процессы. Однако возвращение к исходному состоянию, по видимому, должно носить сукцессионный характер, т.е. быть поступательным, а не циклическим.

Неоднозначно выделение в составе лимнобиома искусственных водных объектов — водохранилищ в силу их особой истории преобразованных водотоков, пространственной гидродинамической неоднородности. В водохранилищах существует специфический континуум из-за ослабления свойств лотической системы по направлению к плотине и усилению лентической. Среди основных градиентов следует выделить градиент скорости течения, связанный с ним седиментационный градиент, градиент глубинной стратификации и кислородный. От речного участка к плотине скорость течения снижается, возрастает интенсивность седиментации, накопления мелких фракций донных грунтов. Увеличивается глубина, появляются признаки стратификации, а затем возможное разделение на зоны гипо- и эпилимниона. В придонных слоях складываются условия для формирования гипоксических зон — накопление органических веществ, слабое перемешивание.

В.И. Жадин (1947) сформулировал основные закономерности изменений в экосистемах водохранилищ, зависимости развития различных компонентов биоты от условий среды и их изменения при образовании водохранилищ. В основе изменения условий в водохранилищах относительно ранее существовавшей здесь реки он видел аккумуляцию органического вещества и связанные с этим процессы. Снижение содержания кислорода, например, рассматривалось как явление второго порядка. Для бентических оксибионтных организмов накопление органического вещества на дне имеет двойное значение — улучшение трофических условий и ухудшение кислородных условий (за счет усиленной деструкции накопленной органики другими бентонтами — бактериями). Для зоопланктона, в особенности ракообразных,

снижение мутности, количества взвешенных веществ имеет положительное значение, поскольку улучшает процесс фильтрационного питания. Повышение прозрачности в водохранилище относительно водоисточника улучшает световой режим для водорослей планктона.

Проводя лимнологическое сравнения водохранилищ и озер, М. Страшкраба (Straškraba, 1996) указывает на некоторые особенности (табл. 8.23).

Приведенные в таблице характеристики определенно указывают на значительные различия между озерами как классическими лимническими системами и водохранилищами, облик которых некоторым образом сохраняет признаки лимнических и лотических систем. Но, по утверждению А.И. Баканова (2005), водохранилище — это не нечто среднее между рекой и озером, а водоем со своей морфо-гидрологической и биотической спецификой. Однако, специ-

Таблица 8.23. Сравнение характеристик водохранилищ и стратифицированных озер (по Straškraba, 1996, с дополнениями)

Характеристика	Озера	Водоохранилища
<i>Качественные (абсолютные) различия</i>		
Происхождение, природа	Естественные	Искусственные
Геологический возраст	Древние (плейстоцен)	Молодые (десятки лет)
Достижение зрелости	Медленное	Быстрое (первые пять лет)
Заполняемое пространство	Депрессия, геологический разлом	Речная долина
Форма	Регулярная, относительно правильная	Удлиненная, разветвленная
Развитость береговой линии	Малая	Большая
Максимальная глубина	Вблизи центра (симметрична)	Вблизи дамбы (асимметрична)
Донные осадки	Автохтонные	Аллохтонные
Симметрия	Радиальная	Билатеральная
Гидрофизические и гидрохимические градиенты по протяженности	Зависят от ветрового воздействия	Стоковые течения
Морфометрия (глубинная)	U-образная	V-образная
Сток	Поверхностный	Глубинный
Причины пульсаций (уровня, водообмена)	Природные	Антропогенные
<i>Количественные (относительные) различия</i>		
Отношение водосбор/ площадь водоема	Меньше	Больше
Водообмен	»	»
Связь с водосбором	»	»
Колебания уровня	»	»
Гидродинамика	Менее регулярная	Более регулярная
Использование водных ресурсов	Редкое	Постоянное, обычное

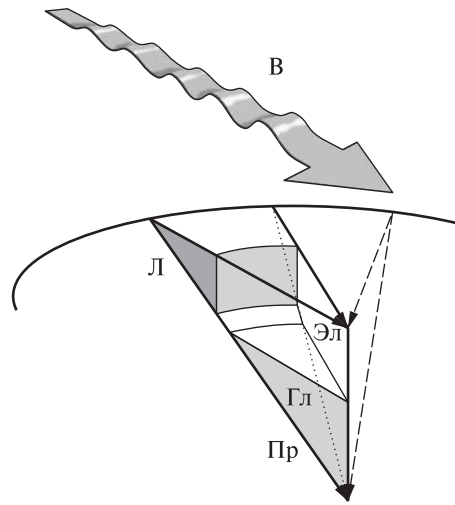


Рис. 8.26. Трехмерная природа и зональность лимнобиома:

Л — литоральная зона, Пр — профундальная зона, Эл — эпилимнион, Гл — гипolimнион, В — временное измерение

фика эта как раз и заключается в сочетании свойств объектов лимно- и реобиома. Одной из основных особенностей водохранилищ как частично лентических и частично лотических экосистем является то, что помимо автохтонной органики поступает много аллохтонной. За поступление взвесей, в том числе аллохтонного органического вещества, «отвечает» лотическая часть экосистемы, а их осаждение и накопление характерны для лентических систем. Удлиненные, вытянутые по речной долине водохранилища (напр., Каховское, Виктория) сохраняют характерную для рек билатеральную симметрию, в широких водохранилищах (Смоловуд, Рыбинское) практически невозможно определить продольную ось, множество плесов создает вполне озерный облик. Несмотря на все различия в морфометрии и гидродинамике озер и водохранилищ, основные экологические процессы протекают в них сходным образом (Straškraba, 1996), что позволяет относить последние к объектам лимнобиома (с учетом их особенностей).

Концепция лимнического континуума в сравнении с речным континуумом. Концепция речного континуума (Van note et al., 1980) позволила описать объект реобиома в обобщенной форме. Может ли быть предложена подобная концепция для лимнобиома, которая бы позволила дать обобщенную характеристику не водотока, а водоема? Вопрос не столько в том, чтобы вычлениить наиболее важные признаки, но в том, чтобы в нескольких концептуальных положениях обобщить представления о строении и функционировании типичного объекта лимнобиома. В первую очередь следует обратить внимание на сходство и различие лотических и лентических систем (табл. 8.24). Из таблицы видно, что основные характеристики различны, если не противоположны.

В основе концепции речного континуума и самом ее названии лежит идея, подтверждаемая наблюдениями, о континууме, переходах между различными зонами, участками, биотопами и, как следствие, — сообществами в речных экосистемах. Течение является основным фактором, определяющим эту взаимосвязь. Можно ли поставить вопрос о возможности континуального подхода в лимнобиоме? Ответ можно искать в сравнении свойств и характеристик лимно- и реобиома. Стабильные гидродинамически и экологически зоны более распространены в лимнобиоме, однако и здесь нет абсолютно жестких границ. Как между литоралью и профундалью, так и между эпи- и гипolimнионом нет непреодолимых границ, а есть градиентные переходы. Вполне правомерно выделение определенных зон в водоеме (рис. 8.26) и существование их континуума.

Таблица 8.24. Сравнение лотических и лентических экосистем

Характеристики	Лотические	Лентические
Многомерная структура	3 неравнозначные оси пространства + временная ось	2 неравнозначные оси пространства + временная ось
Основной пространственный градиент (континуум)	Продольный по течению	Радиальный
Градиент второго порядка	Латеральный	Вертикальный
Характер основных процессов во времени	Циклические, пульсирующие	Поступательные
Связь с ландшафтом	Водоток формирует ландшафт	Водоем есть производное ландшафта
Литогенные процессы	За счет влекомых наносов	За счет седиментации
Направленность эволюции экосистемы	Формирование аллювия, вынос наносов в устье (дельту), меандрирование	Внутренне обусловленное старение, обмеление, эвтрофирование
Пространственная структура	Метамерность структуры по главному градиенту	Циклическая, поясная структура
Симметрия	Билатеральная	Радиальная
Пятнистость	Сглаженная, метамерная	Выраженная
Экотоны	Внешние для русла	Внутренние для водоема
Влияние наземных экосистем	Сильное	Слабое
Наличие зон стабильных условий	Редкие	Частые
Миграции организмов	Аллогенные, дрейф, автогенные	Автогенные
Роль аллохтонной органики	Значительная	Незначительная
Доминирующие ЭГГ в первичной продукции	Перифитон, бентос	Планктон, макрофиты, перифитон
Доминирующие трофические группы в деструкции	Детритофаги, собиратели	Фильтраторы, илояды
Роль макрофитов как продуцентов	Незначительная	Существенная
Роль макрофитов как биотопобразующего фактора	»	»

Следует обратить внимание на такую особенность. В реобиоме выделяется три зоны без дифференциации донной области и толщи воды (рис. 8.18), в лимнобиоме деление более сложно в связи с меньшей подвижностью водных масс. Литоральную зону целесообразно рассматривать как единую, поскольку бенталь, перифиталь и пелагиаль тесно связаны. Профундальная зона бентали обособлена, слабо связана с гипolimнионом, еще менее — с эпилимнионом. Деление на вертикальные зоны пелагиали должно быть обусловлено несколькими факторами, в первую очередь — характером термического градиента. Таким образом, можно говорить о градиентной природе водоема, а также водотока во всех направлениях. Каковы же эти направления? Концепция 4-мерной природы реобиома явно не подходит для лимнобиома, хотя и основана на обычной стереометрической логике. Следует отметить, что равноценные геометрически оси в реобиоме далеко не равноценны в экологическом плане. Явно доминирует продольная ось по течению потока. Эта геометрическая доминанта приводит к билатеральной симметрии всей системы. В лимнобиоме основной геометрической осью является направление от берега к центру водоема. Таких осей может быть проведено множество и они создают радиально-симметричный облик объектов лимнобиома. Вторым измерением является вертикальное. Вертикальный градиент в лимнобиоме более дробен, чем в реобиоме. Таким образом, трехмерное геометрически образование — водоем, имеет эколого-пространственную двухмерную природу.

Помимо пространственных, существуют временные измерения. Здесь также можно отметить существенные различия между рео- и лимнобиомом. Строго говоря, характер временных трендов обозначен взаимодействием двух осей, что позволяет описывать колебательные или циклические процессы. В реобиоме явно преобладают периодические колебательные процессы. Более того, именно они, напр., смена паводков и межени, определяют существование динамичной лотической системы (Богатов, 1994). В лимнобиоме также существуют колебательные, циклические процессы и они поддерживают стабильное существование экосистем, это процессы смены периодов стагнации и перемешивания. Однако, более характерными для лимнобиома являются поступательные однонаправленные процессы, а циклические колебательные зависят от того, на каком отрезке поступательного процесса находится экосистема данного водоема.

В лимнобиоме, в отсутствие постоянного сдвига, создаваемого течением, сильнее проявляется индивидуальность биотопических и биоценологических однородностей. В этих условиях возрастает роль биотического фактора в форми-

ровании биомических дискретностей. Это приводит к возрастанию роли биоценотических связей, формированию сообществ консортивного типа (Протасов, 2006). Следует отметить, что в условиях течения биотические факторы влияют на формирование среды для других организмов, прежде всего за счет более или менее выраженной модификации гидродинамических факторов, например, вдольбереговые заросли высших растений.

Радиальная симметрия способствует формированию циркулярной структуры сообществ лимнобиома, более выраженной в донной области, в сообществах бентоса, зарослях макрофитов. Продукционно-деструкционные процессы также протекают в определенном градиенте, континуально. Разнообразие структуры литоральной зоны выстраивается в некоторый ряд от чистой открытой литорали до полностью заросшей макрофитами. Роль первичнопродукторов в этом ряду очень различается. В открытой литорали основную, но в целом небольшую, роль играет микрофитобентос, перифитон на минеральных субстратах. В зарослей — высшие водные растения, нитчатые макроводоросли, эпифитон. Органическое вещество, производимое в литоральной зоне, перерабатывается и оседает в основном здесь же, что способствует накоплению детрита, образованию сплавин. Поскольку литоральная зона, как правило, невелика в ширину, основную роль в первичной продукции лимнобиома играет фитопланктон. В пелагической части лимноэкосистемы тесно взаимодействуют четыре биотических зоны: фотическая и дисфотическая, эпи- и гиполимнион. При пространственном совпадении первого и третьего (как было показано выше), экосистема функционально разбивается на две достаточно обособленные подсистемы.

Общие представления о реобиоме были выражены в нескольких концепциях, которые с некоторыми оговорками могут быть применены и для лимнобиома. Предложенные концепции озерного континуума, экологически трехмерной природы лентических экосистем, их радиальной симметрии являются основой для дальнейших обобщений в лимнологии как одной из областей гидробиологии.

Мегабиология изучает биологические процессы в масштабе миллионов и миллиардов тонн превращения веществ в биогеохимических циклах. Мегабиология рассматривает преимущественно региональные биомы и дает количественную оценку происходящих в них процессов.

Заварзин, 2008, с. 3

МЕГАБИОЛОГИЯ ГИДРОСФЕРЫ

В океане, во всех населенных живыми организмами водах, существует «неразрывная связь мертвой инертной материи и непрерывно изменчивого и химически меняющего мертвую окружающую водную среду живого вещества» (Вернадский, 1923, с. 18). Суть мегабиологии гидросферы не столько в порядках величин, сколько в самом подходе, который восходит к идеям В.И. Вернадского о глобальной роли живого в функционировании биосферы. При рассмотрении глобальных процессов как бы исчезает конкретный организм, популяция, сообщество, речь идет о самых крупных составляющих биосферных процессов. Однако, в основе глобальной оценки лежат вполне определенные частности, например, данные о численности и биомассе организмов на дне участка океана или озера. Другой составляющей глобальной оценки является общее знание закономерностей формирования структуры и функционирования экосистем. Важность и ценность составления биотического баланса экосистемы состоит не столько в установлении роли того или иного элемента экосистемы, трофического уровня, сколько в реальном практическом переходе от «микроуровня» — знания состава, обилия отдельных популяций, экотопических группировок к «мезоуровню» — знанию структуры сообществ и экосистем. Далее обобщения приводят к «макроуровню» — представлениям о типах экосистем, биомах, а затем — на «мегауровне» — о структуре биосферы.

В 1939 г. С.В. Бруевичем была предпринята попытка оценки «распределения живого вещества среди основных групп гидробионтов Каспийского моря» (1939, с. 139), причем была проведена оценка не только статического живого вещества, т.е. запаса биомассы, но и продукции с учетом Р/В коэффициента. Были учтены семь составляющих — от бактерий до морских млекопитающих. Наибольший запас (в сырой массе) составили зообентос — $3 \cdot 10^7$ т, бактерии — $8 \cdot 10^6$ т, рыбы — $6 \cdot 10^6$ т, зоопланктон — $5 \cdot 10^6$ т. Общая масса продуцентов (фитопланктон и фитобентос) — $6,5 \cdot 10^6$ т, то есть около 12,9 % от массы консументов и деструкторов. Годовая продукция фитопланктона составила $1 \cdot 10^9$ т/год, фитобентоса всего — $3 \cdot 10^6$ т/год. Продукция консументов была оценена в $1,35 \cdot 10^9$ т/год, бактерий — $2 \cdot 10^9$ т/год. Улов рыбы составил $1,3 \cdot 10^5$ т/год (сухой вес) или 0,1 % от первичной продукции. Учитывая достаточную точность оценки вылова рыбы и сходство соотношения вылов рыбы/первичная продукция с более поздними данными (Бульон, Винберг, 1981), следует сделать заключение, что оценка первичной продукции верна, а продукция зообентоса и бактерий существенно завышена. Важно отметить, что было определено количество азота и фосфора, изымаемых из экосисте-

мы с выловленной рыбой. Для северного Каспия, на который приходилось 3/4 вылова, эти потери составили существенную долю всего запаса биогенов — 28 % всего минерального азота и 18 % всего фосфора. Таким образом, была сделана одна из первых мегаоценок процессов, происходящих в гидросфере.

В начале 1970-х годов на основе многочисленных локальных измерений и сформировавшихся представлений о биологической структуре океана была проведена оценка общего количества живых организмов в Мировом океане (табл. 8.25).

Из таблицы видно, что биомасса всех животных намного (в 19 раз) превосходит биомассу основных продуцентов. Такое соотношение возможно только при значительной продукции водорослей. Она соответствует 550 Гт (10^9 т) сырого вещества, 110 Гт/год сухого органического вещества и 50 ГтС /год (если принять, что количество воды в водорослях составляет 80 % (Богоров, 1974), а соотношение С : сухое вещество равно 1 : 2,2 (Уиттекер, 1980).

Были изучены и другие параметры (Виноградов, 1990). Первичная продукция мирового океана была оценена в 90—100 ГтС/год, что соответствует 250 Гт кислорода, а деструкция в 100 Гт С/год. Эффективность ассимиляции солнечной радиации составила 0,2 %. Учет донных микроводорослей и макрофитов, а также фотосинтезирующих симбиотрофов добавляет к этой величине 3—5 ГтС/год (около 3—5 % продукции фитопланктона). Первичная продукция суши была оценена в 53 Гт С/год, т.е. вдвое ниже, чем общая продукция океана, но в пересчете на м² величины сопоставимы: в океане 260 гС/год, на суше — 360. Общая продукция хемосинтеза, включая гидротермы и сипы, составляет 0,2—0,5 ГтС/год, т.е. 0,1—0,6 % от продукции фотоавтотрофов. Поскольку фотосинтез идет только в поверхностном слое

Таблица 8.25. Общая количественная оценка живых организмов в Мировом океане в сыром весе (Богоров, 1974)

Группы организмов	Биомасса (Гт)	Продукция (Гт/год)
<i>Продуценты</i>		
Фитопланктон	1,5	550
Фитобентос (макрофиты)	0,2	0,2
<i>Консументы</i>		
Зоопланктон	21,5	53
Зообентос	10	3
Нектон	1	0,2
<i>Редуценты</i>		
Бактерии	0,07	70

океана, на дно в открытых районах океана попадают продукты фотосинтеза, не более 1 % образовавшейся в фотосинтетическом слое органики. Следовательно, основная часть первичной продукции в Мировом океане создается водорослями планктона.

Такая оценка выглядит существенно завышенной относительно данных, полученных по результатам спутникового зондирования и математического моделирования чистой первичной продукции для биосферы в целом (Field et al., 1998). Вернее сказать, для «поверхностной» биосферы, поскольку в этом случае не учитывался хемосинтез в глубинах, в том числе и в гидротермальных зонах. По этим оценкам глобально продукция биосферы составила 104,9 ГтС/год, из них 46,2 % (48,25 ГтС/год) приходится на океан и 53,8 % (56,65 ГтС/год) — на сушу. Средняя продукция на единицу площади поверхности океана в 3 раза ниже продукции на суше — 140 гС/м² · год против 426 гС/м² · год. Если учесть, что большая часть океана представляет собой пространство с продукцией — от 90 до 200 гС/м² · год (<http://marine.rutgers.edu>), то средняя продукция океана в 140 гС/м² в год представляется вполне реальной. По другим оценкам продукция океана несколько ниже (Gregg et al., 2003). Определенные расхождения вполне объяснимы огромными масштабами системы.

Глобальные оценки в различные периоды времени приводят к заключениям, что в гидросфере происходят изменения биогеохимических циклов в биосферном масштабе. Спутниковые исследования распределения хлорофилла в поверхностных слоях океана показывают, что в настоящее время по сравнению с 1980-ми годами мировая годовая первичная продукция океана сократилась на 6 % (Gregg et al., 2003). По данным двух систем контроля (*Costal Zone Color Scanner — CZCS*) в 1979—1986 гг. продукция составляла 45,3 ГтС/год, а по другим данным (*Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor — SeaWiFS*) в период 1997—2002 гг. — 42,5 ГтС/год. Таким образом, 6 % — это 2,7 ГтС/год, что равно снижению поступления в гидросферу и атмосферу более 6 Гт/год кислорода. Важно отметить, что в разных районах океана эти процессы происходили неодинаково. На 89 % площади океана, в основном в высоких и умеренных широтах, продукция снизилась в среднем на 6,4 %, а в северной и тропической областях Индийского океана, экваториальной Атлантике наоборот, продукция увеличилась на 9,7 %. В последнем регионе повышение продукции на 0,15 Гт/год произошло, вероятно, за счет стока реки Конго. Во всяком случае, область возрастания продукции расположена вблизи устья реки. В целом же для океана баланс прибыли и убыли отрицательный. Снижение продукции объясняют глобальными изме-

нениями климата. Так, в высоких северных широтах средняя температура повысилась на 0,2 °С, в антарктических водах основным фактором снижения продукции является усиление ветрового воздействия. В южной Пацифике снижение продукции на 0,5 ГтС/год связано со снижением почти на 35 % поступление с осадками ионов железа (Gregg et al., 2003). Оценка продукции в масштабах планеты имеет большое практическое значение. Продукция nekтона, в частности, промысловых рыб была оценена В.Г. Богоровым в 100 Мт/год или 0,02 % от первичной продукции. В настоящее время промысел морских рыб составляет около 70 Мт. Таким образом, порог продуктивных возможностей океана очень близок. По оценкам В.В. Бульона и Г.Г. Винберга (1981) относительный вылов рыбы составляет 0,01—0,02 % первичной продукции Мирового океана.

Определяющим для биосферы является цикл органического углерода, в геологическом времени полностью преобразовавший состояние поверхностных оболочек Земли (Заварзин, 2003). Движущей силой цикла органического углерода служит энергия Солнца, использованная фотоавтотрофами. Океан играет ключевую роль в общем круговороте углерода в биосфере. Установлено, что в целом на акватории, например, Тихого океана, преобладает поглощение CO_2 и океан забирает из атмосферы 3,3—4,2 Гт CO_2 в год, что составляет около половины всего поглощаемого CO_2 (Виноградов, 1990). Однако, имеются и области эмиссии, выделения углекислого газа в атмосферу. В эстуариях рек Европы, например, биологические и биогеохимические процессы протекают таким образом, что парциальное давление CO_2 в воде выше, чем в атмосфере, т.е. формируется поток газа из толщи воды, который составляет от 0,1 до 0,5 моль на м^2 /сутки (Frankignoulle et al., 1998). Все крупнейшие эстуарии (Рейна, Эльбы, Темзы, Шельда и др.) поставляют в атмосферу от 30 до 60 МтС/год, что составляет от 5 до 10 % антропогенной эмиссии CO_2 в Западной Европе.

Живое вещество распределено в океане весьма неравномерно. Различия в относительных показателях биомассы зообентоса в океане различаются в тысячу раз (от менее чем 0, 2 г/м² в глубоководной зоне до 200 г/м² в среднем в шельфовой), с учетом площади зон дна океана значение общей биомассы глубоководного бентоса совершенно незначительно (табл. 8.26).

Гидробионты включают в биотический круговорот огромное количество вещества. В процессе первичной продукции в океане в течение года потребляется 4 Гт азота, 500 Мт фосфора, 1,2 Гт железа, в зоне фотосинтеза находится всего около 1 Гт азота, т.е. все запасы этого элемента не менее 4 раз за год проходят биологические циклы (Богоров, 1974).

Биомасса гидробионтов обладает гигантским запасом энергии, по оценкам В.Г. Богорова (1974) энергосодержание всего зоопланктона океана составляет $45 \cdot 10^{15}$ Дж, зообентоса — $19 \cdot 10^{15}$ Дж. Органическое вещество терригенного характера поступает в океан с речным стоком, который составляет около 1 Гт С/год. Однако подавляющая часть органического терригенного вещества остается вблизи берега на эстуарных гидрофронтах, в открытый океан попадает не более 0,5 Гт С/год, т.е. 0,5 % первичной продукции (Виноградов, 1990).

Оценка процессов на мегауровне чрезвычайно важна для внутренних морей, очень интенсивно используемых человеком. Так, на основании спутниковых данных о концентрации хлорофилла, установлено, что средняя величина годовой первичной продукции в Черном море составляет 150 гС/м² · год или 61 МгС для всей акватории (Финенко, 2010). Объем внутренних водоемов по разным источникам составляет от 180 тыс. км³ — только озера (Китаев, 2007) до 280 тыс. км³ — озер и водохранилищ — 4000 км³ (Львович, 1974). Площадь континентальных водоемов оценивается в 2 млн. км² (Алимов, 1989). Если принять среднюю глубину внутренних водоемов суши за 100 м (Узунов, Ковачев, 2002), то площадь водоемов, в первую очередь озер, составит $1,84 \cdot 10^{12}$ м², т.е. около 2 млн. км². Оценить среднюю продукцию довольно трудно, поскольку она сильно зависит от широтного расположения водоемов, их морфометрии (Алимов, 2000) и здесь существует немало разногласий. Средняя первичная продукция колеблется от 0,28 гС/м² · сут. в водоемах зоны тундры до 1,11 гС/м² · сут. в зоне смешанных лесов в Европе (Китаев, 2007). Продукция в водоемах различных климатических зон и широт различается более, чем в 1000 раз (от 8 до 9900 ккал/м² · год (Алимов, 2000) или 33,5 — 41449,3 кДж/м² · год. Принимая соотношения между энергетическими единицами, данные по калорийности организмов (Богоров, 1974; Алимов, 1989), соотношение между сухой массой и содержанием углерода (Уиттекер, 1980) получаем, что средняя продукция в водоемах составляет 6308 г сырого вещества

Таблица 8.26. Биомасса зообентоса в глубинных зонах океана (по Богоров, 1974)

Глубина, м	% от общей площади океана	Средняя биомасса, г/м ²	% биомассы от общего запаса в океане	Масса, Мт
0—200	7,6	200	82,6	8260
200—3000	15,3	20	16,6	1660
>3000	77,1	<0,2	0,8	80
Общая масса				10000

на $\text{м}^2 \cdot \text{год}$ или $573,4 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$. (Для сравнения — в белорусском оз. Дривяты продукция фитопланктона $1200 \text{ ккал/м}^2 \cdot \text{год}$ (Винберг, 1970) или $5024 \text{ г сырого вещества/м}^2 \cdot \text{год}$). Общая первичная продукция планктона внутренних водоемов составит $1,05 \cdot 10^{15} \text{ гС/год}$ (ПгС/год). Площадь десяти самых крупных озер Земли составляет 423 тыс. км^2 или $22,2 \%$ от принятой общей площади. В этих озерах именно фитопланктон создает основную массу первичной продукции. В менее крупных озерах и водохранилищах достаточно высока роль высших растений, перифитона и бентоса. Роль макрофитов в общей первичной продукции в среднем оставляет более 20% , роль перифитона может быть еще большей (Алимов, 1989). Видимо, значения, полученные для небольших водоемов можно увеличить на 40% . Таким образом, общая продукция водоемов суши составит $1,38 \text{ ПгС/год}$. Это составляет $2,8 \%$ продукции океана или около 1% продукции всей биосферы. По другим оценкам (Алимов, 1989) общая продукция внутренних водоемов составляет $0,5 \text{ Пг/год}$ сухого вещества или $0,2 \text{ ПгС/год}$. Однако для расчетов была взята величина средней продукции $114 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$ (250 г сухого вещества).

Эти две оценки можно сопоставить с выловом рыбы, который составляет во внутренних водах около 8 Мт/год (Болтачев, 2007). Если принять значение первичной продукции $1,38 \text{ ПгС/год}$ ($15180 \text{ Мт сырого вещества/год}$), то ее отношение к вылову рыбы составит $0,05 \%$. Если принять первичную продукцию за $0,2 \text{ ПгС/год}$, то такое соотношение составит $0,28 \%$. Для озер и водохранилищ приводится соотношение вылова рыбы и первичной продукции планктона составляет $0,1—0,3 \%$ (Бульон, Винберг, 1981). Таким образом, еще раз подтверждается практическая важность глобальных оценок. Если показатель продукции в первом случае не завышен, хотя была определенным образом учтена продукция непланктонных растений, то имеется определенный «резерв» освоения продуктивности водоемов. Если принимать вторую оценку, то потенциальные возможности внутренних водоемов можно считать исчерпанными, для увеличения объема вылавливаемой рыбы необходимо расширять деятельность в области аквакультуры, поскольку в этом случае соотношение продукции и вылова рыбы может достигать 2% .

Оценка продукции гидросферы показывает, что она практически равна продукции экосистем суши. Невысокая доля продукции внутренних водоемов объясняется их небольшими объемом и площадью, однако роль ее для человека очень существенна. В мегабиологии не могут быть применены методы прямых измерений, выводы базируются на расчетах, где оперируют данными о локальных процессах,

поэтому накопление сведений о частных явлениях в гидросфере является очень важным звеном для глобальной оценки роли живого вещества гидросферы в биосферных процессах.

Одна из задач гидробиологии совпадает с задачами мегабиологии биосферы (Заварзин, 2008) — исследование глобальных процессов на уровне биомов. Именно на уровне комплексов сходных по основным характеристикам экосистем — биомов — целесообразно проводить глобальные оценки.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ ГИДРОСФЕРЫ И СУШИ (СРАВНЕНИЕ ХАРАКТЕРА ЭКОСИСТЕМ)

Жизнь зародилась в воде и прошла многомиллионнолетний путь эволюции до того, как появились первые биоценозы атмобионтных организмов. Принцип единства биосферы заставляет нас рассматривать гидробионтные и атмобионтные экосистемы как в эволюционно-временном, так и пространственном взаимодействии. Сравнительные оценки позволяют лучше понять и особенности организации водных экосистем.

Качественные и количественные различия факторов среды для гидро- и атмобионтов велики и достаточно очевидны. Следует подчеркнуть такую особенность гидросферы, в большей степени галосферы, как ее значительную пространственную и временную стабильность. Л. А. Зенкевич (1967) среди важнейших физических и химических факторов выделяет «типичные, особенно для больших глубин океана, однообразие и устойчивость факторов среды на больших пространствах» (с. 523). Основой постоянства условий в океаносфере является ее большой объем. Высокую устойчивость температуры определяет высокая теплоемкость воды.

На суше основным биокосным веществом является почва, относительно тонким слоем покрывающая биологически инертные минеральные породы. Совершенно иная картина в гидросфере.

...описывая, каким образом растения, беспозвоночные и позвоночные покинули море, мы употребляем выражение «завоевание суши», лучше было бы назвать этот грандиозный этап в эволюции адаптацией к воздуху.
Коуэн, 1982, с. 94

«Вся толща вод морей и океанов является, так же как и поверхностный слой донных отложений, биокосным телом. Только двум природным телам — почве и воде водоемов — присущи свойства обеспечивать процессы продуцирования, но только в почве этот слой составляет примерно один метр, а в море в среднем 4000 м, но может достигать 11 000 м» (Зенкевич, 1967, с. 526).

С относительно тонким слоем почвы связан и «слой живого вещества» (Лавренко, 1964) наземных продуцентов, толщиной не более нескольких десятков метров. В море растительный покров дна развит только в верхней литорали

на относительно небольшой площади дна. Только в мелко-водных озерах, водохранилищах, некоторых типах водотоков укореняющиеся и прикрепленные к донному субстрату автотрофы играют заметную роль в продукционных процессах. В океане, морях и большинстве пресных водоемов ключевую роль в процессах продуцирования органического вещества играют микроводоросли планктона. Мощность трофогенного слоя достигает многих десятков метров и ограничивается глубиной проникновения солнечного излучения в диапазоне волн, эффективных для фотосинтеза. В глубинах моря в больших количествах накапливаются минеральные биогенные элементы. При устойчивом подъеме глубинных вод (зоны апвеллинга) наблюдается значительное повышение продукционных процессов. В наземных биогеоценозах запас биогенов, как правило, очень невелик. Такие высокопродуктивные биоценозы, как тропический дождевой лес работают что называется «с колес», т.е. минерализация органического вещества и потребление биогенов происходит очень быстро, при почти полном отсутствии отложения биогенных элементов в почве. Однако, при количественно существенно различающихся характеристиках, процессы продуцирования, потребления органического вещества и минерализация принципиально сходны в любых экосистемах.

На суше биомасса растений во много раз больше биомассы животных. В водной среде, как правило, соотношение обратное. Общая биомасса фитопланктона мирового океана почти в 20 раз меньше биомассы животного населения (Винберг, 1967; Богоров, 1974). Это не нарушает, однако, правила энергетической пирамиды, поскольку, несмотря на малую биомассу, фитопланктон дает большую продукцию, непрерывно потребляемую зоопланктоном, рыбами.

В начале трофических цепей большинства наземных биоценозов находятся фотоавтотрофные организмы. Исключения достаточно редки, например, экосистемы пещер, где органическое вещество, потребляемое первичными консументами имеет аллохтонное происхождение. В океане афотическая зона, где отсутствуют фотоавтотрофы, огромна, немногим меньше площади всего мирового океана. При средней глубине Мирового океана около 4000 м, глубина обитания фотоавтотрофов не превышает 200 м. Гетеротрофные организмы в афотических зонах водоемов полностью (за небольшим исключением, в связи с процессами хемосинтеза) зависят от получения органического вещества из фотической зоны. Биоценозы абиссали и ультраабиссали характеризуются низкой продуктивностью и относительно небольшим видовым богатством. Исключения составляют сообщества глубоководных гидротерм, в основе веществен-

но-энергетического потока которых лежат процессы хемосинтеза и симбиотрофия. Именно поэтому Г.Г. Винберг приходит к выводу, что «...большая часть океана, а, следовательно, и большая часть нашей планеты занята сообществом гетеротрофных организмов, нуждающихся в притоке органического вещества» (1967, с. 538).

В целом, благодаря транспортной функции водной среды, чисто гетеротрофные биоценозы широко распространены в гидросфере. В континентальных водоемах при обычно низкой прозрачности воды, олигофотическая зона, где фотосинтезирующие растения не играют существенной роли в трофике всего сообщества, может располагаться уже на глубине нескольких метров. К такого же рода биоценозам следует отнести биоценозы искусственных технических систем (закрытые водоводы, системы водоснабжения), подземные водотоки и другие. Некоторые небольшие водоемы и практически все водотоки, сильно затененные наземной растительностью, также в значительной мере зависят от аллохтонного органического вещества, в том числе и наземного происхождения.

В структуру наземных биоценозов входят консорции — устойчивые группировки организмов с популяцией эдифицирующего вида в центре, как правило — автотрофного. В водных биоценозах существуют консорции как автотрофные, так и гетеротрофные. Основой водных консорций чаще всего бывают седентарные организмы. Эфаптобионтность многих гетеротрофов — также черта, характерная для водных биоценозов. Роль растительной части биоценозов суши чрезвычайно велика, не только в трофо-энергетическом аспекте, но и в топическом. Это позволило С.Н.Сукачеву (1967) связать выделение границ биоценозов с границами фитоценозов. Определенная однородность фитоценоза является показателем однородности условий биотопа. В биогидроценозах ситуация более сложная и в первом приближении можно говорить о трех вариантах индикации биоценозов: по растительной части биоценоза (макрофиты литорали); по животной части (коралловые рифовые биоценозы, конгрегации прикрепленных двустворчатых моллюсков) и по однородности собственно топических условий (пелагические биоценозы).

«В морской среде, за пределами верхней эфотической зоны, преобладает полная разобщенность животного населения от растительных ассоциаций. 99 % биогеоценозов водной массы океана существуют без непосредственного контакта с живой растительностью, которая сосредоточена только в самой поверхностной зоне, составляющей ничтожно малую часть всего объема океана — не более 2 %» (Зенкевич, 1967, с. 532).

Очень существенное и важное отличие биогидроценозов (в особенности морских) от наземных заключается в том, что в морях, океанах, пресных водах многие миллиар-

ды живых организмов, огромные массы живого вещества, как полагал Л.А. Зенкевич (1967), около одной трети от их общего количества в мировом океане — 10 млрд. т, пребывают в сложной системе постоянных миграционных вертикальных и горизонтальных перемещений. Определенную долю этой массы организмов составляет ларватон — личиночные стадии гидробионтов. В водных биоценозах вообще широко распространено явление амфибионтности, когда на разных стадиях онтогенеза организмы представлены различными экоморфами, обитают в различных биотопах и занимают совершенно разные экологические ниши. Население гидросферы, состав биогидроценозов не только в таксономическом, но и в экоморфном плане гораздо богаче наземных биоценозов. Таким образом, в водных биоценозах число занимаемых экологических ниш больше, чем число существующих видов, поскольку взрослые и личиночные стадии занимают различные местообитания, различаются по трофическим потребностям.

Важно подчеркнуть постоянство и целостность взаимосвязей наземных и водных экосистем. Выход водных организмов на сушу не мог происходить как процесс, свойственный отдельным видам. Атмосфера могла формироваться так же как и гидробиосфера сразу как достаточно сложная система.

«Можно предполагать, что выход в воздушную среду осуществлялся биоценотическими комплексами хотя бы целыми простого типа, но вероятно уже в триединстве микробного, растительного и животного компонентов, с основными характерными особенностями биологических цикловых связей продуцентов, консументов и редуцентов. Возможно, что в какой-то степени этим объясняется при огромных различиях двух сред обитания и их населения столь же разительное сходство биогеоценологических свойств и структурных связей трех групп организмов в обеих средах» (Зенкевич, 1967, с. 523).

При всех различиях, атмобионтные и гидробионтные экосистемы тесно взаимно связаны. Огромное их разнообразие объединяется в ограниченное количество биомов, система которых и представляет собой живой покров Земли. Взаимосвязи между экосистемами определяются постоянными потоками органических и неорганических веществ, в преобразовании которых ключевую роль играют живые организмы, потоком активно или пассивно мигрирующих живых организмов, переносом продуктов фотосинтеза в дисфотические зоны.

Экосистемы, которые входят в различные биомы гидросферы и суши, разнообразны, различны, однако имеют сходство в основных своих признаках и взаимосвязях. Нет коренных фундаментальных различий между экосистемами гидросферы и суши. Единство биосферы поддерживается именно этой конвергентностью, обеспечивающей тес-

ную связь всех элементов её живой системы. Фундаментальные свойства экосистем — способность получать и трансформировать поступающую извне энергию, создавать в циклических процессах взаимосвязей со средой органическое вещество, сложнейшим образом дифференцированное в отдельных организмах, всегда ассоциированных в различные биотические системы вплоть до живого вещества планеты — является основой функционирования биосферы. Условия в различных областях планеты разнообразны, различна история формирования жизни в этих областях, поэтому существует огромное число способов связей между биотическими системами и средой.

Процессы дифференциации неизбежно должны быть комплементарны процессам интеграции, конвергенции. Именно поэтому конструктивной представляется концепция биома — совокупности конвергентно сходных экосистем. Физическая связь локальных экосистем в биомах различна, стоит лишь сравнить континуум экосистем пелагического биома и островные экосистемы гидротермального или биогермового биомов. Однако в систему биосферы экосистемы входят в своем функционально-структурном единстве в составе биома.

Исследование не только отдельных экосистем, их типизация, но, что важнее — их совокупностей в составе биомов гидросферы, взаимосвязей между биомами и роли их в биосферных процессах является одной из ключевых областей гидробиологии.