

# МОРСКИЕ ЭКОСИСТЕМЫ И ПОДВОДНЫЕ ЛАНДШАФТЫ

К. М. ПЕТРОВ  
А. А. БОБКОВ

САНКТ-  
ПЕТЕРБУРГ



К. М. Петров  
А. А. Бобков

# МОРСКИЕ ЭКОСИСТЕМЫ И ПОДВОДНЫЕ ЛАНДШАФТЫ

Научный редактор доктор географических наук профессор *М. Б. Шилин*

*Одобрено Учебно-методической комиссией по УГСН 05.00.00 Науки о Земле  
Санкт-Петербургского государственного университета  
в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений  
в рамках подготовки специалистов естественнонаучных направлений*



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

ХИМИЗДАТ

2020

УДК 574.58  
П 305

**Рецензенты:**

кафедра гидрологии суши Санкт-Петербургского государственного университета докт. геогр. наук, проф. *В. В. Дмитриев*;

кафедра океанологии кафедра Южного федерального университета докт. геогр. наук, проф. *Л. А. Беспалова*

**Научный редактор:**

кафедра геоэкологии, природопользования и экологической безопасности Российского государственного Гидрометеорологического университета докт. геогр. наук, проф. *Б. М. Шилин*

*При оформлении обложки использован рисунок биоценоза Чёрного моря из книги С. А. Зернова «Общая гидробиология», подготовленный для печати Н. В. Терехиной*

**Петров К. М., Бобков А. А.**

П 305 Морские экосистемы и подводные ландшафты: Учеб. пособие. – СПб.: ХИМИЗДАТ, 2020. – 144 с.: ил.  
ISBN 978-5-93808-352-3

В учебном пособии излагаются основные закономерности эволюции жизни в океане и разнообразие биоты береговой зоны и шельфа. Мировой океан рассматривается как единая экологическая система. Обсуждаются принципы ландшафтно-биономического районирования, система природных зон, концепция подводного ландшафта Мирового океана. Раскрываются интенсивность антропогенного воздействия и его отрицательные последствия на основные структурные блоки океаносферы.

Учебное пособие подготовлено в соответствии с новой учебной программой и предназначено для самостоятельной работы студентов уровней бакалавриата и магистратуры по направлению «География», а также при подготовке специалистов в области океанологии и гидрогеологии.

П  $\frac{1805040900-002}{050(01)-20}$  Без объявл.

ISBN 978-5-93808-352-3

© Петров К. М., Бобков А. А., 2020  
© ХИМИЗДАТ, 2020

# ОГЛАВЛЕНИЕ



<b>ВВЕДЕНИЕ</b>	<b>4</b>
<b>Глава 1. ПОЯВЛЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ</b>	<b>6</b>
1.1. Развитие жизни в океане	7
1.2. Биосфера и глобальные функции живого вещества	26
<b>Глава 2. БИОТА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ И ШЕЛЬФА МИРОВОГО ОКЕАНА</b>	<b>31</b>
<b>Глава 3. ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ</b>	<b>50</b>
3.1. Абиотические факторы	50
3.2. Биотические факторы	66
<b>Глава 4. МИРОВОЙ ОКЕАН КАК ЕДИНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА</b>	<b>70</b>
4.1. Подразделение арены жизни в океане	70
4.2. Трофические связи, определяющие целостность океанической экосистемы	81
<b>Глава 5. ЛАНДШАФТНО-БИОНОМИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ РАЙОНИРОВАНИЯ БЕРЕГОВОЙ ЗОНЫ И ШЕЛЬФА МИРОВОГО ОКЕАНА</b>	<b>84</b>
5.1. Системный подход	84
5.2. Принципы районирования Больших морских экосистем	86
5.3. Трехрядная система единиц ландшафтно-биономического районирования	87
5.4. Ландшафты-аналоги	93
<b>Глава 6. ЗОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ БИОМОВ МИРОВОГО ОКЕАНА</b>	<b>95</b>
<b>Глава 7. КОНЦЕПЦИЯ ПОДВОДНОГО ЛАНДШАФТА БЕРЕГОВОЙ ЗОНЫ МОРЯ</b>	<b>112</b>
7.1. Подводный ландшафт, его природные особенности и структура	112
7.2. Аэрокосмические методы изучения и картографирования дна морских мелководий	115
7.3. Подводный ландшафт береговой зоны Таманского полуострова (Черное море)	118
<b>Глава 8. МЕТОД ПРОСТРАНСТВЕННОГО ВКЛЮЧЕНИЯ: ОТ ПОДВОДНЫХ УГОДИЙ ДО БОЛЬШИХ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ</b>	<b>129</b>
8.1. Процедура построения иерархической системы единиц районирования	129
8.2. Формализованный ряд единиц биономического районирования	134
<b>Глава 9. УЯЗВИМЫЕ ЗВЕНЬЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ МИРОВОГО ОКЕАНА</b>	<b>135</b>
<i>Рекомендуемая литература</i>	<b>142</b>



## ВВЕДЕНИЕ



Океаносфера открывает широкий простор для биогеографических и ландшафтных исследований. Приведем краткую историю становления морских экосистемных и ландшафтных (геосистемных) исследований.

Основоположник экологии Э. Геккель предложил термин «биономия» в 1868 г. как синоним термина «экология». В 1887 г. К. Мебиус на примере устричной банки в Северном море показал, как в результате взаимодействия биотических и абиотических факторов на морском дне формируется целостная природная система, для обозначения которой он ввел термин биоценоз. Понятие «биоценоз» быстро вошло в научный обиход. В классическом труде «К вопросу об изучении жизни Черного моря» С. А. Зернов<sup>1</sup> для обозначения участков дна, однородных по природным условиям, занятых характерными сообществами морских организмов, впервые употребил термин «фация». Понятие «экосистема», обозначающее единство биоценоза (сообщество организмов) с биотопом (местообитанием) ввел А. Тенсли<sup>2</sup>. Фундаментальное значение имеет разработанное В. Н. Сукачевым<sup>3</sup> учение о биогеоценозе. Л. А. Зенкевич<sup>4</sup> отмечал родство общих идей В. Н. Сукачева о биогеоценозе, В. В. Докучаева о природном комплексе, В. И. Вернадского о биосфере и подчеркивал их значение для изучения биологической структуры океана. Учитывая зависимость донного населения от природных условий, Е. Ф. Гурьянова<sup>5</sup> с успехом применила метод составления карт подводных ландшафтов к изучению закономерностей распределения донных биоценозов. К. М. Петров<sup>6</sup> обосновал теорию и методы исследования подводных ландшафтов.

---

<sup>1</sup> Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // Зап. АН. СПб., 1913. 304 с.

<sup>2</sup> Tansley A. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. 1935. V. 16. № 4. P. 284–307.

<sup>3</sup> Сукачев В. Н. Биогеоценология и фитоценология // Док. АН СССР. 1945. Т. 47. № 6. С. 447–449.

<sup>4</sup> Зенкевич Л. А. Общая характеристика биоценозов океана и сравнение их с биогеоценозами суши // Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. М.: Наука, 1970. С. 7–27.

<sup>5</sup> Гурьянова Е. Ф. Теоретические основы составления карт подводных ландшафтов // Вопросы биостратиграфии континентальных толщ. Тр. Третьей сессии Всесоюзного палеонтологического о-ва. М.: Госгеолтехиздат, 1959. С. 52–61.

<sup>6</sup> Петров К. М. Подводные ландшафты: теория, методы исследования. Л.: Наука, 1989. 126 с.

Американскими биоокеанологами разрабатывается концепция больших морских экосистем (БМЭ)<sup>7</sup>. Согласно их определению, БМЭ охватывают прибрежные зоны до бровки шельфов. Это – акватории, характеризующиеся особенностями батиметрии, гидрографии, биогеографии, продуктивности, экологии и трофически взаимосвязанными популяциями. На основе представлений о БМЭ сотрудниками Американского института биологических наук (American Institute of Biological Sciences) разработаны принципы биорегионализации береговой зоны и шельфа Мирового океана<sup>8</sup>. В их понимании наименьшими единицами районирования являются экорегионы – целые морские бассейны, аналоги физико-географических стран на суше.

В учебном пособии предлагается использовать иерархическую систему единиц ландшафтно-биономического районирования, позволяющую произвести более детальное подразделение морских бассейнов на региональном и топологическом уровнях. При этом основной исходной единицей районирования является подводный ландшафт<sup>9</sup>.

Ландшафтно-биономический подход к изучению донных сообществ предполагает рассмотрение отдельных компонентов природы в качестве экологических факторов. На ландшафтном уровне объектами исследования являются донные природные комплексы, т.е. морфологические единицы горизонтального и вертикального подразделения подводных ландшафтов. Характеристика бентоса через познание ландшафтной структуры позволяет наиболее глубоко уяснить связь донных биоценозов с условиями местообитания, определить закономерности их распространения, выявить участки с типичными чертами биономической структуры.

Настоящее учебное пособие предназначено для формирования знаний о структуре и функционировании морских экосистем и подводных ландшафтов, обучения корректному использованию теоретической базы современной экологии в морских исследованиях, а также для целей правильной и обоснованной постановки и решения экологических задач, касающихся проблем воздействия человека на морские экосистемы.

---

<sup>7</sup> *Sherman K.* The Large Marine Ecosystem Concept: Research and Management Strategy for Living Marine Resources // Ecological Applications. 1991. V. 1, № 4. P. 350–360.

<sup>8</sup> *Spalding M. D., Allen, G., Fox, H., Davidson, N. C.* Marine Ecoregions of the World: a bioregionalization of coast and shelf areas // J. BioScience. 2007. 57(2): 573–583.

<sup>9</sup> *Петров К. М.* Биогеография океана: Учебник. 2-е изд., испр. М.: Академический Проект; Альма Матер. 2008. 328 с.



## ПОЯВЛЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

**П**роисхождение и эволюция жизни на Земле – одни из самых сложных проблем современного естествознания. В первой половине XX века были сформулированы две концепции. Академик В. И. Вернадский в 1926 г. опубликовал книгу «Биосфера», в которой высказал идею вечности жизни в космосе и предположил появление биологических систем на Земле благодаря заносу из космоса. Академик А. И. Опарин в 1936 г. в книге «Возникновение жизни» утверждал, что появлению живых организмов предшествовал длительный период химической эволюции – синтез органических молекул из неорганических. Однако постулирование А. И. Опариным длительной химической эволюции, предшествовавшей появлению живых организмов, входит в противоречие с обнаружением ископаемых остатков одноклеточных организмов в осадочных породах, возраст которых приближается к возрасту начала геологической истории Земли.

В начале XXI века академик Г. А. Заварзин предложил различать концепции автохтонного происхождения организмов на Земле и появление организмов в результате заноса космическими телами. В последнем случае возможно появление на Земле не только одиночной клетки, но и перенос целых сообществ одноклеточных организмов. Г. А. Заварзин утверждает, что с самого начала геологической истории Земли в водах первичного океана функционировали экосистемы, образованные одноклеточными прокариотами: продуцентами – *автотрофами* и потребителями органического вещества – *гетеротрофами*.

Образование Вселенной и возникновение жизни современная наука связывает с Большим взрывом. По теории Вселенная возникла 13,7 млрд. лет назад. Зародыш Вселенной представлял собой некое средоточие информационно-энергетического поля, где все сущее находилось в состоянии сингулярности.

При обсуждении вопроса о происхождении жизни необходимо учитывать открытое Луи Пастером еще в XIX веке свойство киральной чистоты органических молекул. Термин *киральность* или *хиральность* (от греч. *cheiros* – рука) означает свойство зеркальной симметрии. Этим свойством обладают как органические молекулы, так и целые организмы.

По современным представлениям именно киральность определяет биохимическую границу между живым и неживым. Возникновение кирально чистого живого вещества могло быть актом самоорганизации материи в виде скачка. Подобно тому, как возникновение Вселенной связывается с Большим взрывом, возникновение жизни, можно связать с «Большим биологическим взрывом» – скачкообразным образованием кирально чистого живого веществ. Сущность живого определяется также тем, что живые молекулы обладают

способностью к эволюции: от возникновения одноклеточных, затем многоклеточных организмов и, наконец, всего разнообразия царства живого.

В. И. Вернадский, развивая мысль о космической и геологической вечности жизни, сформулировал эмпирические обобщения, которые в наши дни получают новое подтверждение. Первое гласит: в течение всех геологических периодов на Земле не было, и нет следов абиогенеза (т. е. непосредственного создания живого организма из мертвой косной материи); второе – никогда в течение всего геологического времени не наблюдались азойные (т. е. лишённые жизни) геологические эпохи.

Согласно концепции панспермии, в космическом пространстве нашей Галактики присутствует огромное количество «зародышей» жизни. Возможно, это космическое живое вещество «заразило» Землю, когда условия на ней стали благоприятными для существования. Так, древнейшие породы водноосадочного происхождения (Гренландия, Иссау – 3,8 млрд. лет) уже содержат остатки микроорганизмов, обладавших аппаратом фотосинтеза.

### 1.1. РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В ОКЕАНЕ

В истории образования Земли как планеты Солнечной системы около 1 млрд. лет занимает догеологический этап – эпоха формирования тонкой неустойчивой земной коры, которая легко дробилась, расплавлялась и возникала вновь. Изливались огромные количества магмы, образовавшие лавовые покровы. Происходила дифференциация вещества внутри планеты. Обособилось ядро, появилось магнитное поле. Земля подвергалась энергичной бомбардировке метеоритами.

Всю геологическую историю Земли с момента ее возникновения (около 4,5 млрд. лет назад) до наших дней делят на два неравных отрезка: криптозой (время скрытой жизни архей, протерозой) – его продолжительность около 4 млрд. лет, и фанерозой (время явной жизни), начавшийся примерно 570 млн. лет назад.

**Эволюция жизни в криптозое.** Когда земная кора остыла до температуры ниже температуры кипения воды, возникли первые озера и моря, потекли реки. Начались процессы разрушения и переотложения продуктов разрушения изверженных пород, т. е. стали формироваться толщи осадочных пород. Около 4 млрд. лет назад закончился догеологический этап формирования планеты, и началась геологическая история Земли. Древнейшую геологическую эпоху называют криптозой.

В начале криптозоя образование Мирового океана сопровождалось его минерализацией. Конденсированные воды, проходя через атмосферу, насыщенную тогда  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{H}_3\text{BO}_3$ ,  $\text{HCl}$ ,  $\text{HF}$ , сразу же становились кислыми. Скатываясь по свежим поверхностям застывших первозданных потоков лавы, они быстро минерализовались. Находившиеся в водах крепкие кислоты оказывали сильное воздействие на изверженные породы, выщелачивая из них натрий, магний, кальций, барий вместе с катионами двухвалентного железа и марганца. На поверхности суши, постоянно омываемой кислыми дождями, бурно развивались процессы гидролиза и гидратации разных минералов. Та-



ким образом, химическое выветривание привело к образованию основной массы катионов, которые определили соленость вод первичного океана.

В течение криптозоэ жизнь на Земле прошла длительный путь эволюции, но оставалась сосредоточенной преимущественно в пределах теплых морских мелководий.

Если обратиться к истокам событий, оказавших влияние на формирование современной биоты, то выясняется, что подчас они носили драматический характер. История жизни около 4 млрд. лет назад оказалась разделенной на два почти равных отрезка. Вначале (в архее) жизнь была представлена только анаэробными хемосинтезирующими одноклеточными доядерными организмами (прокариотами), существовавшими в условиях восстановительной атмосферы из углекислого газа, метана и азота. Второй этап (протерозой, 2 млрд. лет назад) связан с появлением первых фотосинтезирующих организмов – цианобионтов (цианобактерий, «синезеленых водорослей»). Широкое развитие получил особый вид цианобионтов – строматолиты (рис. 1.1). В результате их интенсивной жизнедеятельности окружающая среда (воды океана и атмосфера) обогатилась кислородом. С биологической точки зрения содержание свободного кислорода в атмосфере и гидросфере значимо потому, что позволило перейти организмам от использования энергии процессов ферментативного брожения и хемосинтеза к более эффективному окислению при дыхании. Анаэробные организмы погибли или были вытеснены в ограниченные экологические ниши. Их место занял принципиально новый ствол жизни – аэробные ядерные организмы (эукариоты). В результате «биологического взрыва» появились три царства жизни: грибы, растения и животные (рис. 1.2). Четко обособились основные функциональные звенья, состоящие из продуцентов, консументов и редуцентов. Эта модель сохраняет постоянство в любых экосистемах Земли до наших дней.

К концу криптозоэ обособился переходный период – венд (эдиакар). В это время эволюция животных продвинулась настолько, что они уже были представлены основными типами беспозвоночных. Основной отличительной



**Рис. 1.1. Строматолиты:**

*а* – ископаемое строматолиты протерозоя; *б* – современные строматолиты на отмели у берегов Австралии (ресурсы Интернет)

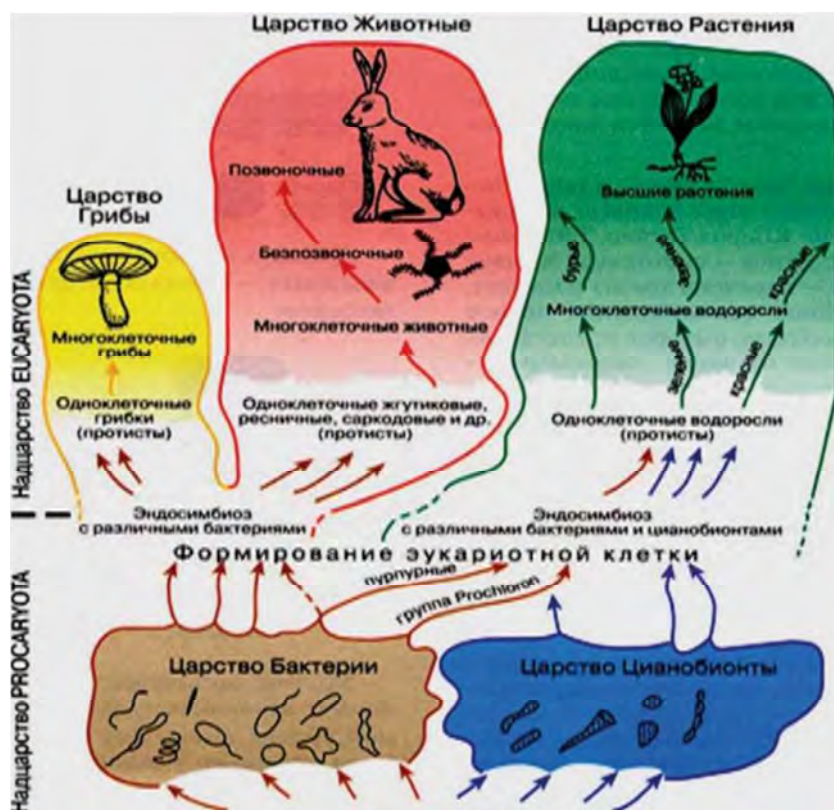


Рис. 1.2. Царства жизни, по А. Г. Воронову

особенностью этой фауны является то, что она была образована бесскелетными организмами. И хотя длина некоторых из этих животных достигала 1 м, они, вероятно, состояли из желеобразного вещества подобно современным медузам (рис. 1.3). Многие из обнаруженных групп не имеют современных аналогов.

Возникнув в океане, организмы коренным образом трансформировали химические свойства его вод, газовый состав атмосферы. Изменилось соотношение ионов: бывшая кислой морская вода приобрела щелочную реакцию. Фотосинтез обогатил воду и атмосферу свободным кислородом, сформировался озоновый экран, защитивший Землю от губительного для живых существ жесткого ультрафиолетового излучения. Образование биогенных известняков регулировало содержание углекислого газа в атмосфере.

Благодаря огромной инерционной способности океаносферы, она сохранила постоянство важнейших экологических параметров – температуры, солености, состава газов до настоящего времени. Поэтому гидробионты не выносят резких изменений природных условий, в том числе вызванных антропогенной деятельностью.



Рис. 1.3. Вендская (эдиакарская) биота конца криптозоэ (ресурсы Интернет)

### Эволюция жизни в фанерозе. Эволюционный процесс на протяжении фанероза характеризуется следующими особенностями:

1. Ускорение темпов эволюции. Для эволюции организмов на протяжении фанероза от беспозвоночных до млекопитающих потребовалось около 600 млн. лет, причем продолжительность каждого периода – палеозоя, мезозоя, кайнозоя была все более короткой (рис. 1.4).

2. Увеличение биоразнообразия. На протяжении фанероза происходило быстрое возрастание числа новых видов. Это увеличение не было монотонным, оно прерывалось экологическими кризисами, во время которых до 90 % видов вымирало (рис. 1.5). Однако после кризиса биоразнообразие быстро увеличивалось.

3. Волны жизни. На протяжении эволюции с древнейших времен возникали определенные таксоны организмов, которые

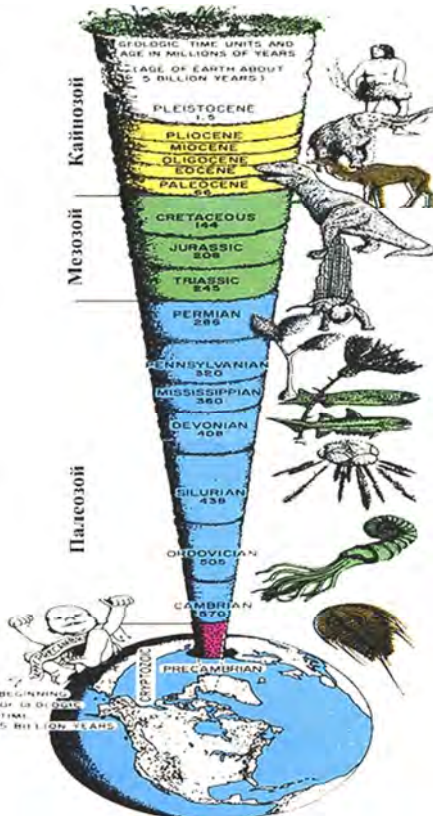
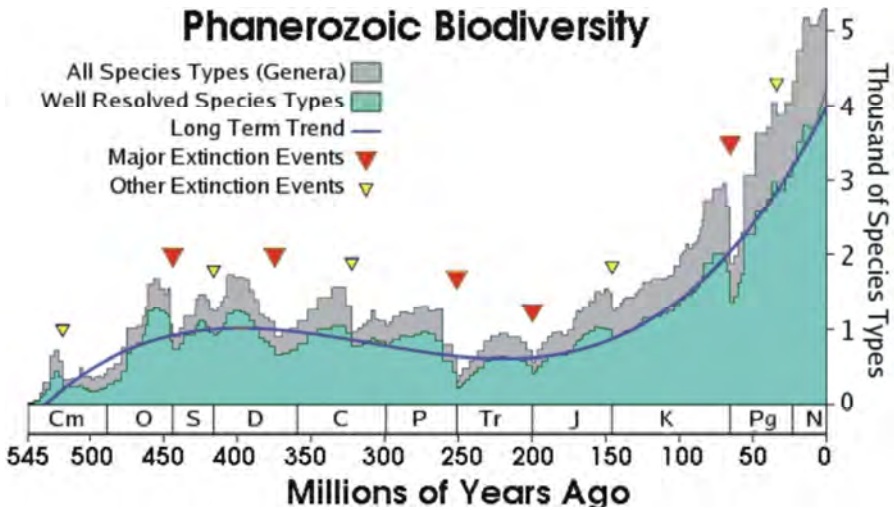


Рис. 1.4. Ускорение темпов эволюции на примере геологического времени, показывающего развитие представителей растительного и животного мира (ресурсы Интернет)

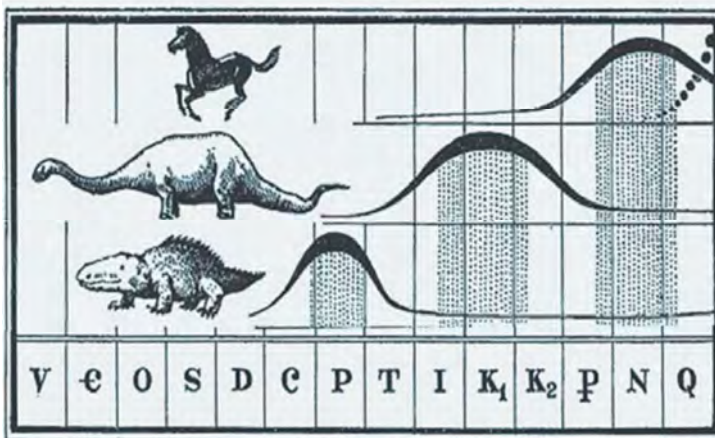




**Рис. 1.5.** Увеличение биоразнообразия в фанерозое, по Encyclopedia of the Earth

достигали своего расцвета, а затем их численность резко падала или они исчезали вовсе (рис. 1.6). Например, в позднем палеозое появились первые гигантские звероящеры, которые к началу мезозоя полностью вымерли. На протяжении мезозоя происходил расцвет рептилий (динозавров), в настоящее время они занимают весьма скромное место в наземной биоте. В середине мезозоя появились первые млекопитающие, достигшие максимума разнообразия в кайнозое.

4. Изменчивость и дивергенция видов. Ч. Дарвин на примере галапагосских вьюрков показал, что из небольшой популяции птиц, занесенных сильным ветром из Южной Америки, в результате изменчивости и приспособления к различным условиям существования образовалось 14 новых видов (рис. 1.7).



**Рис. 1.6.** Волны жизни, по Баландину



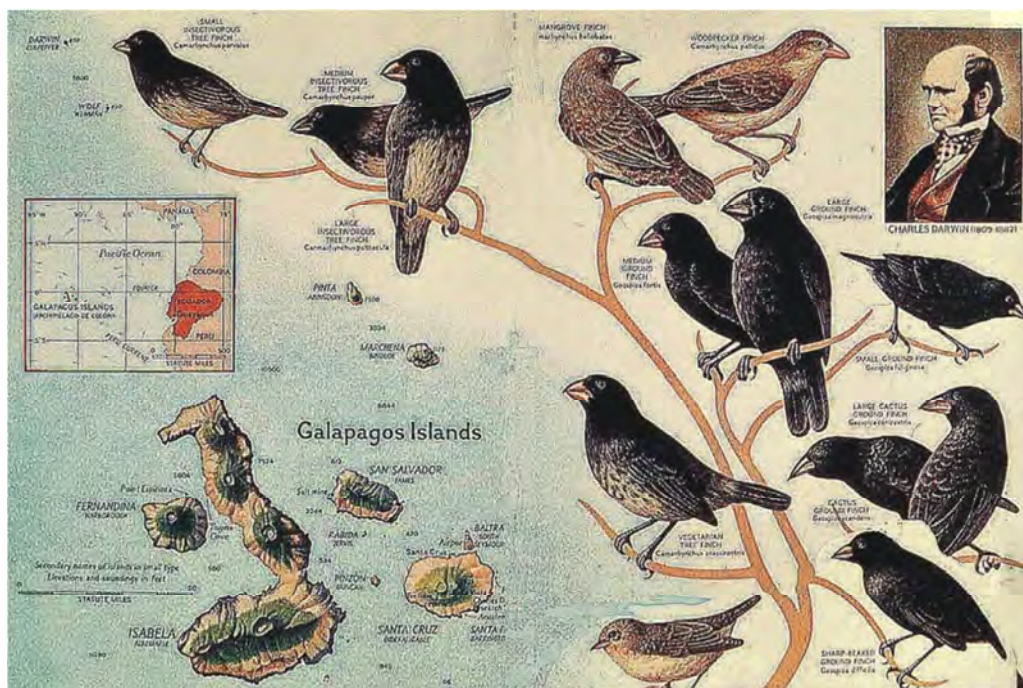


Рис. 1.7. Образование новых видов вьюрков в результате изменчивости и дивергенции, по Ч. Дарвину

5. Арогенные скачки. Эволюция происходит не только путем постепенной изменчивости и дивергенции видов, для нее характерен также скачкообразный переход к возникновению новых более совершенных форм. Например, в эволюции рыб дивергенция привела к образованию новых видов, лежащих в одной плоскости организации. В результате арогенного скачка появился новый класс – земноводные, предками которых были рыбы. Существенным отличием земноводных является их более высокая организация – способность вести как водный, так и наземный образ жизни. Следующий арогенный скачок эволюции привел к появлению пресмыкающихся – обитателей суши (рис. 1.8).

Фанерозой делят на три эры: палеозой, мезозой и кайнозой.

**Палеозой** (начало около 570 млн. лет назад) делится на периоды. В раннем палеозое выделяются кембрий, ордовик, силур; в позднем палеозое – девон, карбон, пермь. В раннем палеозое жизнь развивалась преимущественно в океане.

**Кембрий.** В океане встречаются представители всех типов беспозвоночных животных. Примечательно, что если в криптозое организмы были мягкотелые, то в начале палеозоя произошел скачок в физиологии большинства беспозвоночных, они обрели твердые известковые или хитиновые покровы. Страницы геологической летописи стали заполняться остатками именно этих организмов: древними кораллами, моллюсками, иглокожими, членисто-

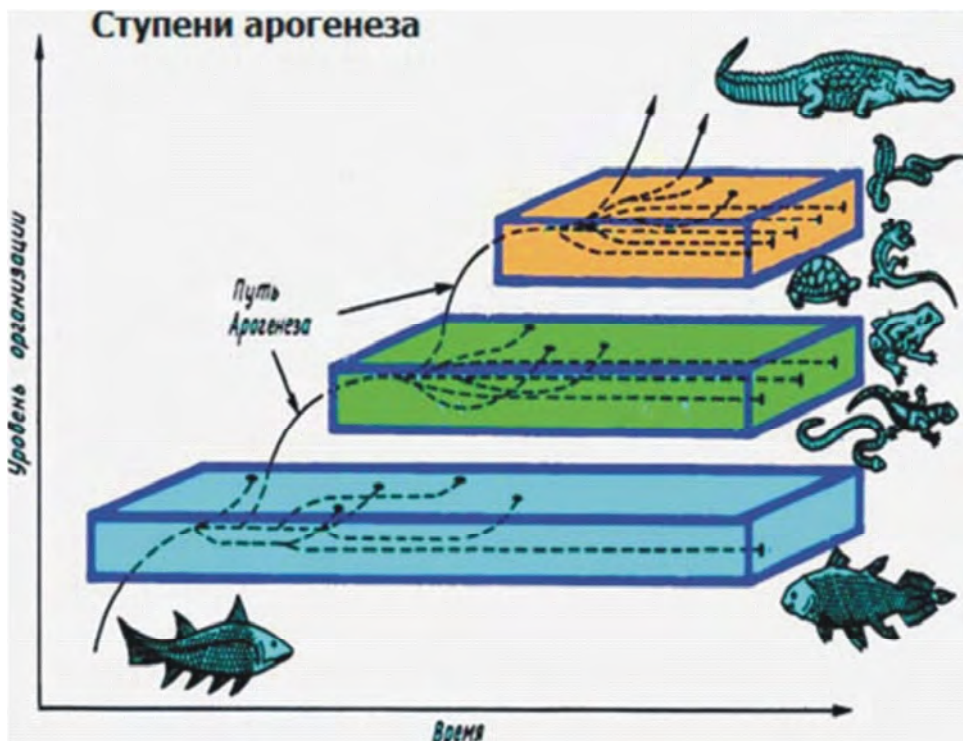


Рис. 1.8. Арогенные скачки в эволюции, по Н.А. Северцеву

ногими (трилобитами) и др. Растения были представлены низшими споровыми: водорослями одноклеточными, входящими в состав фитопланктона, и многоклеточными – зелеными, красными, бурыми (макрофитами), образывавшими подводные заросли на мелководьях (рис. 1.9).

Таким образом, в океане сложилась устойчивая экосистема, в которой продуценты были представлены водорослями, а консументы разных порядков – беспозвоночными животными. При этом обособились как экосистема водной толщи (пелагическая), представленная фито- и зоопланктоном, так и донная, образованная фито- и зообентосом. Все растения и животные размножались путем высева большого количества гамет в воду, где происходило их слияние. Морская среда являлась необходимым условием для жизни всех организмов.

**Ордовик – силур.** Ордовикский период является переломным этапом в эволюции морских экосистем. Геологические события кардинально изменили условия жизни на Земле. Об этом свидетельствуют следы глобального потепления в среднем и материковые оледенения в позднем ордовике. Отмечается максимальное за всю фанерозойскую историю Земли распространение эпиконтинентальных морей в раннем и среднем ордовике и резкое их сокращение во время материкового оледенения в позднем ордовике. В морских экосистемах произошло быстрое увеличение биоразнообразия.



**Рис. 1.9. Жизнь на дне кембрийского моря, биоценоз зеленых водорослей, кремневых губок и трилобитов, в толще воды медузы, по Й. Аугуста и З. Буриан**

В раннем силуре большое распространение получили древние кораллы. По дну ползали трилобиты. Одно из первых мест среди животного мира занимали головоногие моллюски, обитавшие в прямых или слабоизогнутых, украшенных красивым узором раковинах. Характерными представителями иглокожих были морские лилии, длинные стебли которых заканчивались красивой чашечкой с венцом подвижных щупальцев. Значительного разнообразия достигли представители плеченогих, мшанок, брюхоногих и двусторчатых моллюсков (рис. 1.10).

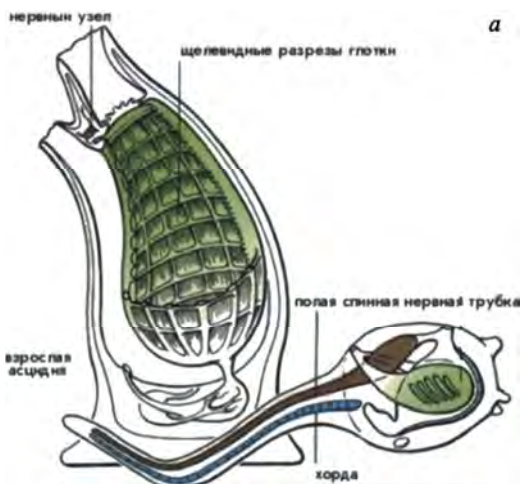
Появились древние предки хордовых животных – асцидии. В современных морях они представлены асцидиями, облик которых во взрослом состоянии больше похож на представителей беспозвоночных, чем хордовых. Однако личинка асцидии имеет четко выраженную хорду (рис. 1.11). От асцидий берет свое начало мощная ветвь эволюционного древа – хордовые. Они явились предками рыб, четвероногих животных, птиц и, в конечном счете, человека.

В силуре получили развитие бесчелюстные рыбообразные – агнаты (в современной фауне к ним ближе всего миноги). Эволюция растений привела к появлению высших споровых, обладающих приспособлениями к наземному образу жизни. Начинается выход организмов из морской среды на сушу. Первыми обитателями почв стали беспозвоночные – черви и членистоногие.





**Рис. 1.10. Жизнь на дне силурийского моря, вымершие караваемобразные и кубковидные кораллы среди зарослей водорослей и морских лилий, на песчаном дне трилобиты, головоногие моллюски *Orthoceras* (с прямой раковиной) и *Cytoceras* (со слабоизогнутой раковиной), небольшая группа плеченогих беспозвоночных, похожих на двустворчатых моллюсков (в правом углу), по Й. Аугуста и З. Буриан**



**Рис. 1.11. Асцидия (тип Хордовые, подтип Полухордовые, класс Асцидии):**  
 а – личинка асцидии с хорошо различимой хордой и общий вид взрослой асцидии;  
 б – современная колония асцидий на морском дне (ресурсы Интернет)





Рис. 1.12. Панцирные рыбы в девонском море (ресурсы Интернет)

В позднем палеозое происходит активное развитие хордовых животных, в океане появляются многочисленные и разнообразные рыбы, начинается формирование растительного покрова и выход животных на сушу.

**Девон.** Эволюция хордовых в океане дала большое разнообразие рыб. В первой половине девона уже существовали представители всех классов рыб. По этому признаку девон называют эпохой рыб. Для девонских морей характерны панцирные и кистеперые рыбы. Панцирные рыбы уже обладали крепким скелетом, а их внешний покров образовывал панцирь, состоящий из костных пластин (рис. 1.12). К концу девона они вымерли.

Представители кистеперых рыб почти в неизменном виде впервые были обнаружены в водах Индийского океана у берегов юго-восточной Африки (рис. 1.13). Кистеперые рыбы явились переходным звеном к новому классу животных – земноводным (амфибиям). Такой переход потребовал замены жаберного способа дыхания легочным, а также трансформации плавников в конечности для передвижения.

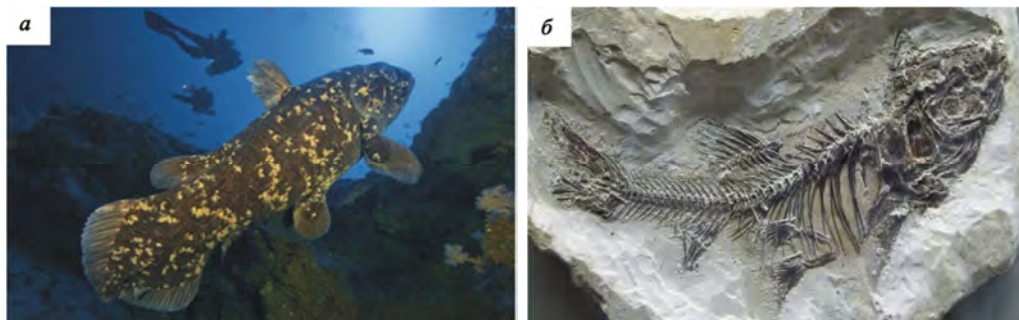


Рис. 1.13. Кистеперые рыбы:

*a* – современный целакант *Latimeria chalumnae*; *б* – отпечаток целаканта в девонских отложениях (ресурсы Интернет)



**Рис. 1.14. Аммониты:**

а – в девонском море; б – разрез раковины (ресурсы Интернет)

Земноводные часть своей жизни проводят в воде, а часть на суше. Икру большинство амфибий откладывает в воду. Вылупляющиеся из нее личинки являются исключительно водными существами, похожими на рыб. Со временем они подвергаются метаморфозу, приобретают легкие и конечности, после чего вполне способны выходить из воды и жить на суше.

В позднем девоне фауна беспозвоночных уже была представлена всеми типами беспозвоночных. На протяжении палеозоя изменения условий существования обуславливали естественный отбор животных, хорошо приспособленных к новым условиям, что привело к появлению более высокоорганизованных форм. Так на смену кембрийским свободно плавающим головоногим моллюскам наутилоидеям в девоне пришли более совершенные группы головоногих – аммониты. Моллюск обитал в раковине, имевшей несколько оборотов. Раковина подразделялась на камеры, ближайшая к устью была жилой, остальные заполнены газом, благодаря чему раковина обладала плавучестью (рис. 1.14). Аммониты вели пелагический образ жизни, были хищниками. Размеры древних аммонитов достигали в диаметре 1,5 м и более, в процессе эволюции их размеры уменьшались, на протяжении мезозоя аммониты вымерли. В раннем карбоне возникли первые представители высших головоногих, у которых раковина постепенно редуцировалась и оказалась заключенной внутри мягких тканей тела.

На протяжении всего палеозоя в морях обитали крупные ракообразные ракоскорпионы (эвриптериды), достигшие наибольшего расцвета в силуре и первой половине девона, вымерли в ранней перми. Их размеры обычно были около 20 см, отдельные виды достигали длины 2,5 м (рис. 1.15). По способу питания это были хищники, трупоеды и фитофаги. На примере ракоскорпионов хорошо прослеживается процесс переход от водного образа жизни к сухопутному.

В позднем палеозое начинается активное завоевание суши растениями и животными. Начало формирования наземной растительности связано с высшими споровыми. Наземная флора девона принадлежала к единому фитогео-



**Рис. 1.15. Ракоскорпион на дне девонского моря (ресурсы Интернет)**

графическому царству суши. В раннем и среднем девоне она была представлена однолетними водными или полуводными растениями, заселявшими мелководья морских бассейнов, а также периодически затопляемые плоские побережья.

Во флоре позднего девона появляются первые многолетние древесные формы плауновидных, хвощевидных и папоротниковидных. С ними связано возникновение, нового типа растительности – лесного. Это обстоятельство значительно ослабило эрозию суши и поступление осадочного материала в океан. Однако развитие растительного покрова еще было ограничено приморскими равнинами. Склоны гор продолжали интенсивно разрушаться.

Для высших споровых растений, рыб и земноводных животных по-прежнему необходимым условием размножения являлась водная среда. Это служило определенным препятствием для продвижения организмов вглубь суши.

**Карбон (каменноугольный период).** Облик Земли в начале карбона определялся в Северном полушарии группой континентов, из которых основными были Еврамерийский (Европа и Северная Америка), Ангарский (Восточная Сибирь) и Катазиатский (юго-восточная часть Китая и Индокитай); в Южном полушарии – гигантским континентом Гондвана.

Влажный и теплый климат карбона благоприятствовал формированию пышных лесов высших споровых растений: плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных. Появляются семенные папоротники и первые голосеменные – саговники, кордаиты. Высокая продуктивность растительности служила источником для образования мощных пластов каменного угля.

В это время развиваются первые по-настоящему сухопутные животные – пресмыкающиеся (рептилии). В отличие от амфибий эти животные не использовали воду в процессе воспроизводства, а откладывали яйца, сохраняя



шие жизнеспособность в наземных условиях. Таким образом, у рептилий появилась возможность осваивать сушу.

**Пермь.** В позднем палеозое образовались два гигантских материка: Лавразия в Северном полушарии и Гондвана в Южном. Этот период отмечен резкими изменениями климата и рельефа. Активизировалась вулканическая деятельность, поднимались новые горы (герциниды). На севере, на материке Лавразия господствовал пустынный климат; в Южном полушарии в Гондване на сушу надвигались ледники. Возможно, что причина похолодания климата крылась в том, что пышная растительность каменноугольного периода поглотила в процессе фотосинтеза большое количество  $\text{CO}_2$ . В атмосфере с пониженным содержанием углекислого газа и паров воды не возникало парникового эффекта, в результате чего Земля стала отдавать тепло в космическое пространство. Похолодание было серьезным испытанием для растений и животных.

В конце пермского периода произошла грандиозная экологическая катастрофа, в результате которой около 90 % видов организмов вымерло. В океане осталось менее 5 % видов животных. Причиной кризиса, по-видимому, была мощная вулканическая деятельность, проявившаяся, в частности, при образовании Восточно-Сибирских траппов. Извержения вулканов сопровождались выбросами в атмосферу диоксида серы и оксида азота, послуживших причиной образования интенсивных кислотных дождей. У большинства палеозойских организмов репродуктивный цикл происходил в водной среде с нейтральным уровнем pH, поэтому подкисление океана в перми привело к гибели гамет и молодежи большинства организмов.

К концу палеозоя северные континенты объединились с Гондваной, образовав единый суперматерик Пангею, окруженный суперокеаном Панталасом (рис. 1.16).

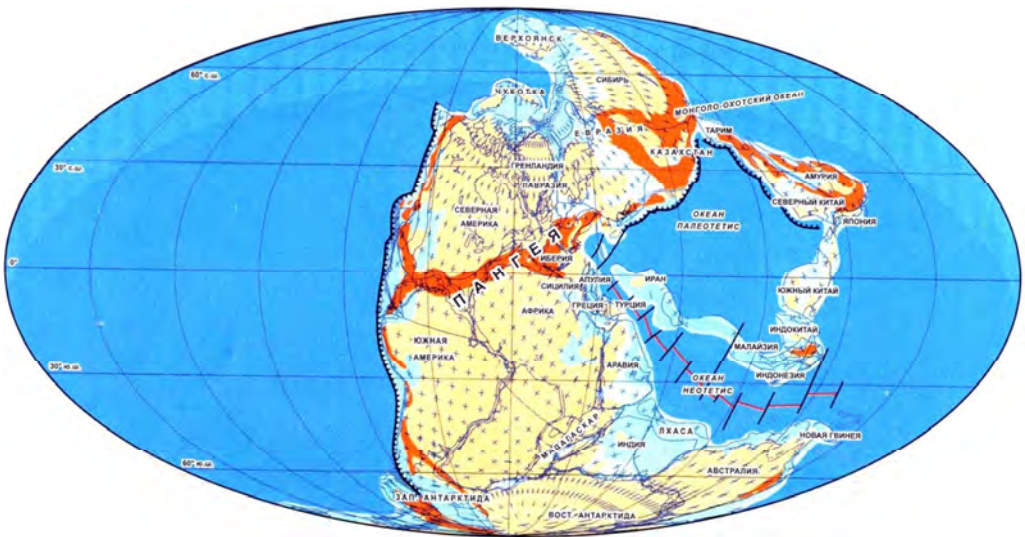


Рис. 1.16. Реконструкция суперматерика Пангея в конце палеозоя, по А. G. Smith and J. C. Brinden



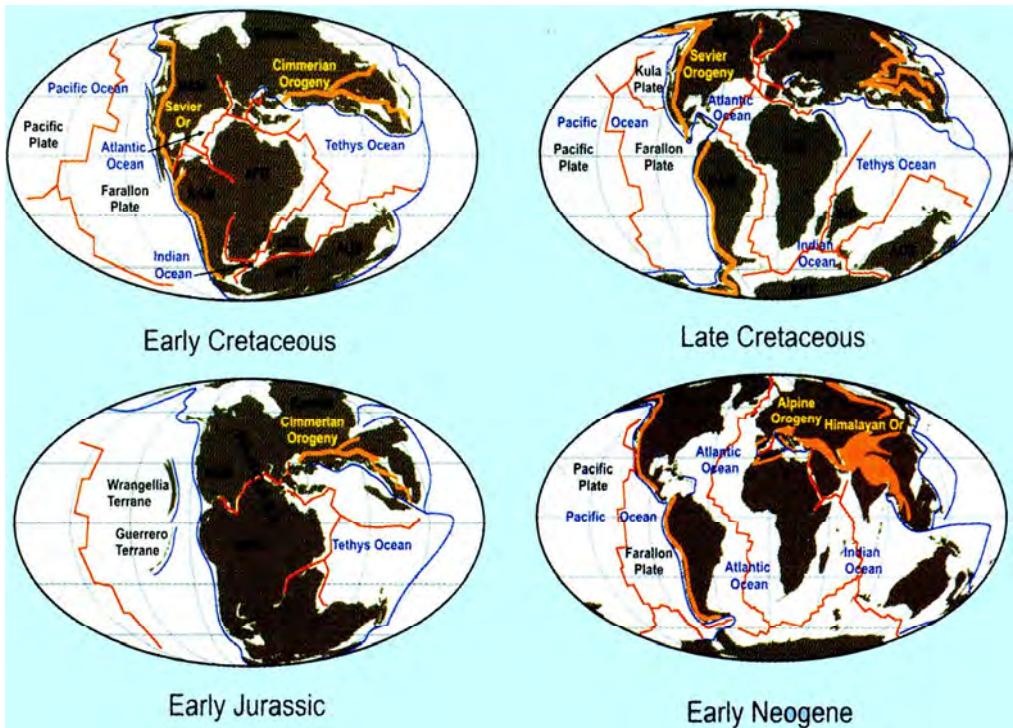


Рис. 1.17. Последовательные стадии распада Пангеи и формирования материков в мезозое (ресурсы Интернет)

**Мезозой** (начало около 240 млн. лет назад). Делится на периоды: триас, юра, мел. Сверхматерик Пангея, включавший в себя почти всю сушу Земли, стал дробиться. Начался процесс формирования материков и океанов современных очертаний (рис. 1.17).

Наряду с Тихим океаном появились Атлантический и Индийский, а также новые обособленные материки: Североамериканский, Южноамериканский, Евроазиатский и Африканский. Австралия и Антарктида были еще едины, однако от них откололась Новая Зеландия.

Изоляция материков явилась предпосылкой расхождения биот. Более молодая биота Атлантики противопоставляется богатой и разнообразной биоте древней Индо-Пацифике.

В результате раскола Пангеи и образования новых океанов, соединенных проливами, циркуляция вод Мирового океана стала более свободной. Открылся доступ в высокие широты, куда поверхностные течения стали переносить тепло из тропиков. В это время вблизи полюсов температура поверхностных вод была около  $15^{\circ}\text{C}$ . В теплом океане происходило очень вялое конвекционное перемешивание. Основной причиной опускания поверхностных вод было увеличение их солености и плотности в результате интенсивного испарения. Такой тип перемешивания слабо вентилировал глубины. Недостаток кислорода в воде привел к массовой гибели глубоководной фауны.

**Триас.** Глобальный климат в этот период был более ровным и теплым (безморозный климат). Наступает расцвет рептилий (пресмыкающихся). Их основными представителями стали отряды: Чешуйчатые (змеи, ящерицы), Крокодилы и Черепахи.

Особый подкласс образовывали синапсидные рептилии – звероящеры, появившиеся еще в позднем карбоне и вымершие к концу мезозоя. По мере эволюции его представители становились все более млекопитающеподобными. В позднем триасе появились самые ранние настоящие млекопитающие. Их отличительные признаки – теплокровность и наличие у самок желез, которые выделяют молоко для вскармливания детенышей. За редким исключением (однопроходные млекопитающие) они рожают живых детенышей, а не откладывают яйца.

Родственные связи примитивных групп млекопитающих друг с другом до сих пор остаются не ясными. Однако можно предположить, что обособлению основных отрядов млекопитающих способствовала изоляция материков, образовавшихся в результате раскола Пангеи. Плацентарные возникли в Лавразии, а неполнозубые, сумчатые и однопроходные – в Гондване.

**Юра – мел.** Позднеюрская и раннемеловая биоты представляют собой единый этап развития, они формировались в условиях влажного, безморозного, но сезонного климата. Юра и мел – время господства динозавров, которые освоили и сушу, и воду, и воздух (рис. 1.18). С юрского дерева совершила первый полет древняя птица археоптерикс.



Рис. 1.18. Летающие и плавающие рептилии: летающий ящер *Pteranodon* (размах его крыльев достигал 8 м), хищные ящеры *Tylosaurus* (хорошо приспособлены к жизни в море, их конечности превратились в ласты), по Й. Аугуста и З. Буриан

Теплокровность животных (млекопитающих и птиц) важное физиологическое приспособление, позволившее им начать заселение областей с холодным климатом.

В меловом периоде континенты начали принимать современные очертания, возникли такие гигантские планетарные системы, как Тихоокеанский вулканический пояс и система современных океанических хребтов. Континенты были более плоскими, чем ныне. Благодаря теплomu климату ледяные шапки полярных областей растаяли, уровень океана повысился, и обширные низменные участки континентов представляли собой мелководные шельфовые моря. В глубоких частях более теплого, чем ныне, океана царила анаэробная среда, где не могли жить высшие организмы.

В среднем мезозое восстанавливается разнообразие семейств морских животных после предыдущего великого вымирания на границе палеозоя и мезозоя. Развиваются богатые сообщества коралловых рифов, растет разнообразие рыб. Появление мелководных морей на затопленных частях континентов способствовало процветанию высокопродуктивных сообществ гидробионтов, органические остатки которых привели к образованию нефтяных месторождений, приуроченных к мезозойским отложениям.

Отмирание организмов планктона с известковыми скелетами (остракод, фораминифер, кокколитофорид) в морях способствовала накоплению известняков (писчего мела). Следует подчеркнуть, что накопление известковых отложений было возможно лишь в очень теплой воде (при понижении температуры и увеличении содержания углекислого газа в воде карбонат кальция растворяется).

Во второй половине мелового периода начинается новый глобальный экологический кризис. Происходит морская регрессия (отступление моря и осушение окраин материков) и похолодание. Причинами похолодания могли служить изменение системы морских течений, уменьшение количества углекислого газа в атмосфере и как следствие ослабление парникового эффекта.

Негативное влияние на морские экосистемы стал оказывать растительный покров суши, который начал удерживать сток биогенных элементов. Это лишило моря подпитки биогенами, выносимыми с суши.

На границе мела и палеогена наблюдается массовое вымирание планктонных водорослей. В результате оно затронуло все организмы, связанные с фитопланктоном пищевыми цепями. Вымирают головоногие моллюски (аммониты). Вымерли многие семейства морских лилий и других иглокожих, кишечнополостных, губок, мшанок и двустворчатых моллюсков. Исчезли и крупные морские рептилии, составлявшие высшие звенья трофических цепей. Морская регрессия и сокращение площади мелководных морей также способствовали гибели донных беспозвоночных.

В конце мела вымерли динозавры. Причину этой катастрофы связывают с падением на Землю крупного космического тела. Губительной для крупных животных могла оказаться мощная ударная волна, а для всей биоты резкое похолодание климата, вызванное выбросом в атмосферу большого количества пыли, которая закрыла доступ солнечным лучам к поверхности Земли.

**Кайнозой** (начало 60–70 млн. лет назад). Подразделяется на палеоген, неоген и четвертичный период. Океаны и материки приобрели современные очертания. В наземной биоте продолжали быстро развиваться появившиеся еще в триасе млекопитающие, в юре – птицы, а в конце мезозоя – покрытосеменные (цветковые) растения. Началось вторичное освоение Мирового океана: к жизни в море приспособились из цветковых растений – морские травы, из пресмыкающихся – змеи и черепахи, из млекопитающих – киты, дельфины, ластоногие, из птиц – пингвины и др. Большое влияние на развитие органического мира оказали геологические и климатические события кайнозоя.

**Палеоген.** В Северном полушарии главные события связаны с раскрытием Северо-Восточной Атлантики. Нарушение устойчивой до этого континентальной связи Европы и Северной Америки произошло около 50 млн. лет назад в результате отделения Шпицбергена от Гренландии. Полная же изоляция Америки от Европы установилась только в конце палеогена. Северный Ледовитый океан стал доступен для поступления теплых атлантических вод. Средняя температура его поверхности достигала 15 °С.

В результате снижения тектонической активности горные сооружения палеозойской и мезозойской складчатостей были разрушены (пенепленизированы). Воздушные массы, не встречая препятствий, свободно переносили тепло и влагу с океана во внутриконтинентальные области. Глобальный климат был теплым и влажным, географическая зональность слабо выражена. В Южном полушарии произошло отделение Австралии от Антарктиды.

Вымирание мезозойских динозавров сделало млекопитающих в кайнозое хозяевами суши. В формировании растительного покрова ведущую роль приобрели цветковые растения.

В морях процветают костистые рыбы. Появляются примитивные китообразные, новые группы кораллов, морских ежей, фораминиферы-нуммулитиды достигают нескольких сантиметров в диаметре, что необычно для одноклеточных животных. Начинается расцвет головоногих с редуцированной или вовсе исчезнувшей раковиной – осьминогов, каракатиц и кальмаров. Вымирание обитавших в море динозавров привело к освобождению верхнего звена пищевой цепи в океане, что стимулировало эволюцию акул.

**Неоген.** Начался период активного горообразования: окончательно выросли Альпы, сформировались Гималаи, омолодился рельеф гор герцинской складчатости. Высокие горы стали преградой на пути господствующих ветров, дующих с океана. Началось иссушение внутриконтинентальных пространств Азии. Климат Северного полушария становится холоднее.

Альпийский орогенез сопровождался разделением океана Тетис на западную и восточную части в результате сочленения Африканской и Аравийской плит в начале неогена. Это вызвало изоляцию морских биот Индо-Пацифической и Атлантическо-Средиземноморской областей.

В истории Средиземного моря отмечен ряд катастроф: пролив, соединявший его с Атлантическим океаном (он располагался в предгорном прогибе у подножья Пиренеев) неоднократно замыкался и тогда Средиземное море высыхало. В условиях сухого и жаркого климата на это уходило около 5000 лет. В эти периоды дно бассейна представляло собой пустыню, покрытую тол-

стым слоем соли. Наступала общая аридизация климата побережий и трансформация тропических лесов в биомы средиземноморского типа.

Значительным событием в конце неогена (на рубеже миоцена и плиоцена) был подъем Панамского перешейка и ликвидация существовавшего с середины мезозоя пролива, отделявшего Северную Америку от Южной.

Открылся пролив Дрейка, отделивший Антарктиду от Южной Америки. Вокруг Антарктиды образовалось кольцо вод Южного океана с постоянным дрейфовым течением (течением западных ветров), изолирующим приполярные области от проникновения теплых вод. Началось выхолаживание Антарктиды, приведшее к ее полному оледенению. Отток холодных вод в глубины океанов достиг Северного полушария, что способствовало похолоданию климата и усилению ледовитости Северного Ледовитого океана. Из-за похолодания в районах полюсов началось активное конвективное перемешивание толщи океана. Важную роль стали играть процессы опускания холодных богатых кислородом вод у берегов Антарктиды. Так образовались глубинные водные массы почти всех океанов. Вентиляция глубин создала благоприятные условия для формирования глубоководной биоты.

Образование ледового щита Антарктиды привело к глобальному понижению уровня Мирового океана (около 30 млн. лет назад). Эта крупная регрессия кайнозоя сопровождалась изоляцией некоторых окраинных морей, с одной стороны, и восстановлением, и расширением многих сухопутных связей, с другой.

В морях и океанах неогена увеличивалось разнообразие двустворчатых и брюхоногих моллюсков, костистых и хрящевых рыб (уже совершенно не отличающихся от современных), появились гигантские акулы (рис. 1.19). Все более росло количество морских китообразных, дельфиновых и ластоногих млекопитающих. В высоких широтах северного и южного полушарий похолодание привело к исчезновению рифостроящих кораллов.

**Четвертичный период (антропоген)** подразделяется на плейстоцен и голоцен. Плейстоцен в Северном полушарии ознаменовался великой ледниковой эпохой. Выделяются несколько стадий оледенений, разделенных



Рис. 1.19. Гигантская акула мегалодон (ресурсы Интернет)



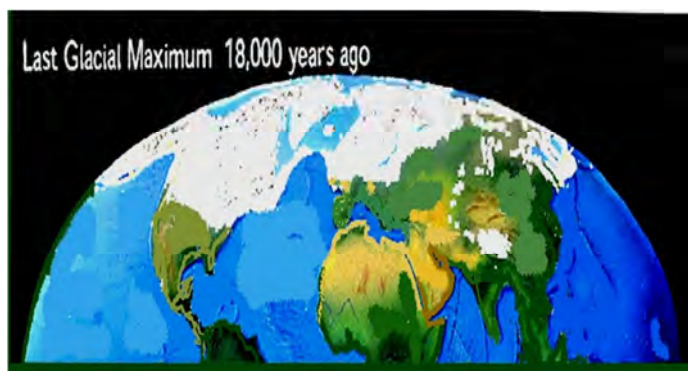


Рис. 1.20. Максимальное развитие ледникового покрова в Северном полушарии в плейстоцене, 18 тыс. лет назад (ресурсы Интернет)

теплыми межледниковьями. Последнее максимальное оледенение происходило около 18 000 лет назад (рис. 1.20). В это время уровень Мирового океана понизился, материковые окраины осушились. На материковых окраинах Евразии сформировались ледниковые щиты и купола, русла рек выдвинулись далеко на север (рис. 1.21).

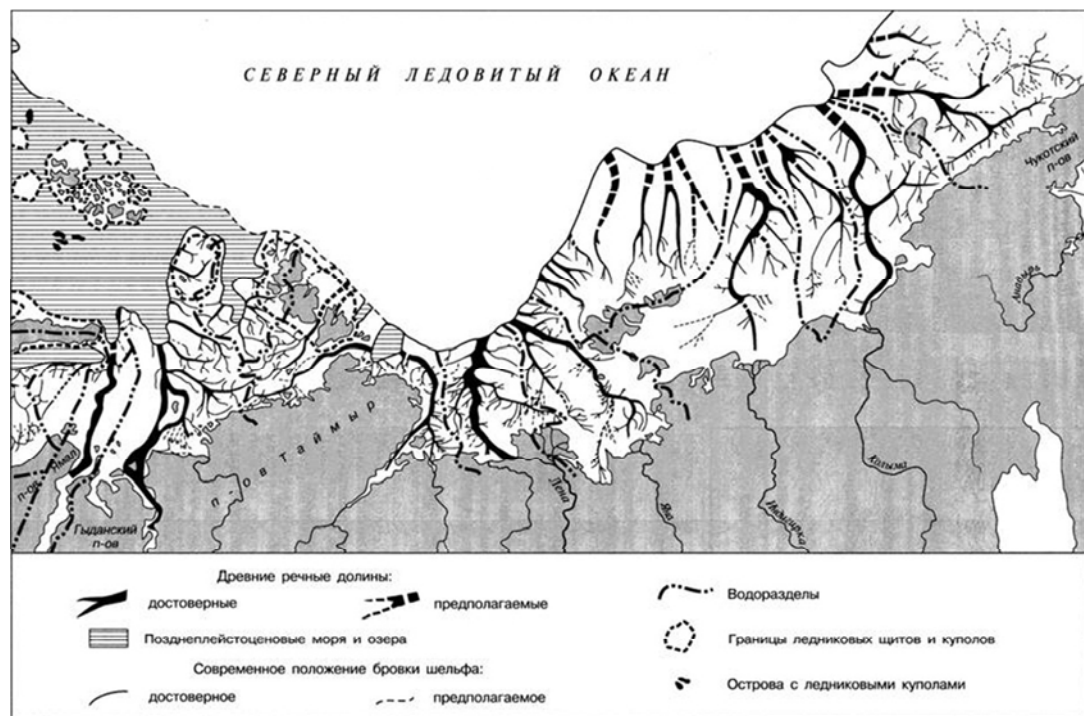


Рис. 1.21. Рельеф материковых окраин Евразии в позднем плейстоцене, по А. Н. Ласточкину

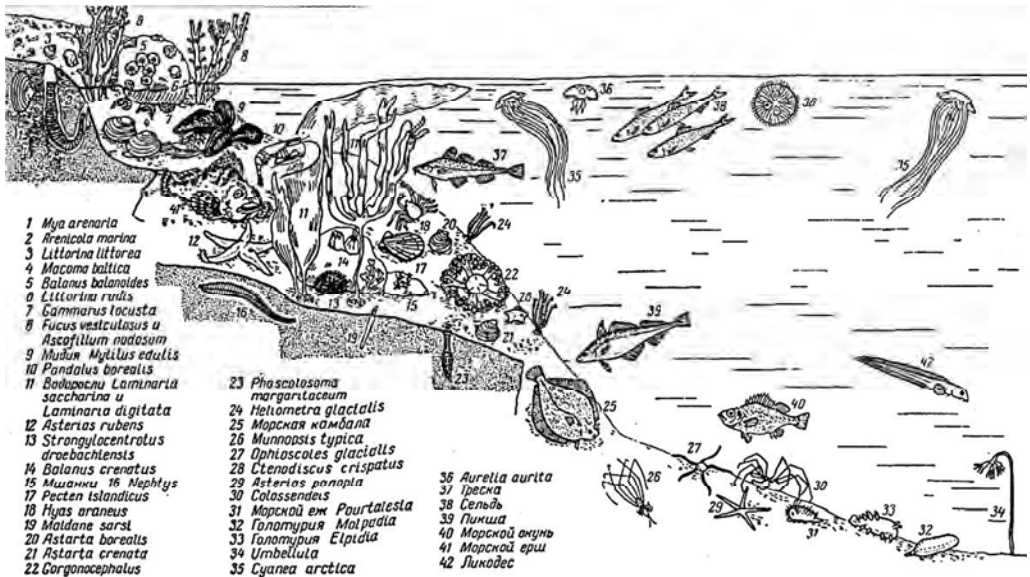


Рис. 1.22. Разнообразие биоты Баренцева моря, по Л. А. Зенкевичу

Около 10–11 тыс. лет назад началась новая четвертичная эпоха – голоцен, сопровождавшаяся потеплением климата. Ледники растаяли, уровень Мирового океана повысился. В Северный Ледовитый океан устремились мощные течения из Атлантики, материковые окраины Евразии стали затопливаться. В результате образовались шельфовые моря, биота которых сформировалась преимущественно за счет вселенцев из северной Атлантики. Реликты арктической фауны стали играть второстепенную роль. С запада на восток отмечается уменьшение биоразнообразия, Баренцево море отличается исключительно богатой и продуктивной флорой и фауной (рис. 1.22).

## 1.2. БИОСФЕРА И ГЛОБАЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

В бескрайних даях Вселенной голубая планета Земля остается пока единственной известной науке планетой, на которой имеются условия, благоприятные для существования и эволюции жизни. Внешнюю оболочку Земли, заполненную живыми существами, называют *биосферой*. Всю совокупность живых организмов В. И. Вернадский назвал живым веществом, область распространения которого охватывает нижнюю часть воздушной оболочки (атмосферы), всю водную оболочку (гидросферу) и верхнюю часть твердой оболочки (литосферы). Верхний предел распространения жизни в атмосфере на высоте около 15 км ограничен озоновым экраном, защищающим живые существа от жесткого ультрафиолетового излучения. В литосфере нижний предел жизни связан с повышением температуры, на глубине 3–3,5 км температура достигает 100 С. Наибольшую мощность биосфера имеет в океане, который заселен от поверхности до максимальных глубин (рис. 1.23).





Рис. 1.23. Распределение живых организмов в биосфере (ресурсы Интернет)

Биосфера формируется в условиях взаимодействия компонентов литосферы, гидросферы и атмосферы, ведущую роль во взаимодействии играет функция живого вещества, а главным источником энергии для этого взаимодействия является солнечная радиация. В. И. Вернадский раскрывает следующие функции живого вещества: энергетическую, деструктивную, накопительную и средообразующую.

*Энергетическая функция* выполняется прежде всего растениями, которые в процессе фотосинтеза аккумулируют солнечную энергию в виде разнообразных органических соединений. По словам Вернадского, зеленые растения являются главным механизмом биосферы, который улавливает солнечный луч и создает фотосинтезом химические тела – своеобразные солнечные консервы, энергия которых в дальнейшем является источником действенной химической энергии биосферы. Внутри экосистемы эта энергия в виде пищи распределяется между животными. Частично энергия рассеивается, а частично накапливается в отмершем органическом веществе и переходит в ископаемое состояние. Так образовались залежи торфа, каменного угля, нефти и других горючих полезных ископаемых. Растения – главный источник пищи для животных.

*Деструктивная (разрушительная) функция* состоит в разложении, минерализации мертвого органического вещества, химическом разложении горных пород, вовлечении образовавшихся минералов в биотический круговорот. Мертвое органическое вещество разлагается до простых неорганических соединений (углекислого газа, воды, сероводорода, метана, аммиака и зольных эле-

ментов), которые вновь используются в начальном звене круговорота. Этим занимается специальная группа организмов – *редуценты* (деструкторы).

Особо следует сказать о химическом разложении горных пород. Благодаря живому веществу биотический круговорот пополняется минералами, высвобождаемыми из литосферы. Например, плесневый грибок в лабораторных условиях за неделю высвобождал из базальта 3 % содержащегося в нем кремния, 11 % алюминия, 59 % магния, 64 % железа. Пионеры жизни на скалах – бактерии, синезеленые водоросли, грибы и лишайники – оказывают на горные породы сильнейшее химическое воздействие растворами целого комплекса кислот (угольной, азотной, серной и разнообразных органических). Разлагая с их помощью те или иные минералы, организмы избирательно извлекают и включают в биотический круговорот важнейшие питательные элементы – кальций, калий, натрий, фосфор, кремний, микроэлементы.

Общая масса зольных элементов, вовлекаемая ежегодно в биотический круговорот только на суше, составляет около 8 млрд. т. Это в несколько раз превышает массу продуктов извержения всех вулканов мира на протяжении года. Благодаря жизнедеятельности организмов-деструкторов создается плодородие почв и вод океана.

*Накопительная (концентрационная) функция* заключается в избирательном накоплении при жизнедеятельности организмов атомов веществ, рассеянных в природе. Способность концентрировать элементы из разбавленных растворов – это характерная особенность живого вещества. Наиболее активными концентраторами многих элементов являются микроорганизмы. Например, в продуктах жизнедеятельности некоторых из них по сравнению с природной средой содержание марганца увеличено в 1 200 000 раз, железа – в 65 000, ванадия – в 420 000, серебра – в 240 000 раз и т. д.

Морские организмы активно концентрируют рассеянные минералы для построения своих скелетов или покровов. Существуют, например, кальциевые организмы (моллюски, кораллы, мшанки, иглокожие, известковые водоросли и т. п.) и кремниевые (диатомовые водоросли, кремниевые губки, радиолярии). Особо следует обратить внимание на способность морских организмов накапливать микроэлементы, тяжелые металлы, в том числе ядовитые (ртуть, свинец, мышьяк), радиоактивные элементы. Их концентрация в теле беспозвоночных и рыб может в сотни тысяч раз превосходить содержание в морской воде. Благодаря этому морские организмы полезны для людей как источник микроэлементов, но вместе с тем употребление их в пищу может грозить отравлением тяжелыми металлами или быть опасным в связи с повышенной радиоактивностью.

*Средообразующая функция* состоит в трансформации физико-химических параметров среды (литосферы, гидросферы, атмосферы) в условия, благоприятные для существования организмов. Можно сказать, что она является совместным результатом всех рассмотренных выше функций живого вещества: энергетическая функция обеспечивает энергией все звенья биотического круговорота (в ходе фотосинтеза растения выполняют газовую функцию: поглощают углекислый газ и выделяют кислород); деструктивная и концентрационная способствуют извлечению из природной среды и накоплению рассеянных, но жизненно важных для организмов элементов.

Средообразующие функции живого вещества создали и поддерживают в равновесии баланс вещества и энергии в биосфере, обеспечивая стабильность условий существования организмов. В результате средообразующей функции в географической оболочке произошли следующие важнейшие события: был преобразован газовый состав первичной атмосферы; изменился химический состав вод первичного океана; образовалась толща осадочных пород в литосфере; на поверхности суши возник плодородный почвенный покров (также плодородны воды океана, рек и озер).

Вернадский объясняет парадокс: почему, несмотря на то, что общая масса живого вещества – пленка жизни, покрывающая Землю, ничтожно мала, результаты жизнедеятельности организмов сказываются на составе и литосферы, и гидросферы, и атмосферы? Если живое вещество распределить на поверхности Земли ровным слоем, его толщина составит всего 2 см. При такой незначительной массе организмы осуществляют свою планетарную роль за счет весьма быстрого размножения, т. е. весьма энергичного круговорота веществ, связанного с этим размножением.

Масса живого вещества, соответствующая данному моменту времени, с трудом сопоставляется с тем грандиозным ее количеством, которое производило свою работу в течение сотен миллионов лет существования организмов. Если рассчитать всю массу живого вещества, воспроизведенного за это время биосферой, она окажется равной  $2,4 \times 10^{20}$  тонн, это в 12 раз превышает массу литосферы.

На земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом. Глины, известняки, доломиты, бурые железняки, бокситы – это все породы органогенного происхождения. Наконец, свойства природных вод, соленость Мирового океана и газовый состав атмосферы определяются жизнедеятельностью населяющих планету существ.

Устойчивое функционирование экосистем и выполнение ими разнообразных функций возможно только при условии соблюдения закона постоянства вещества и энергии, который реализуется в биотических круговоротах. Глобальные циклы миграции химических элементов в биосфере связывают наружные оболочки нашей планеты (атмосферу, гидросферу и литосферу) в единое целое, обеспечивая, с одной стороны, ее устойчивость, а с другой – непрерывную эволюцию ее состава.

Биотический круговорот обеспечивается взаимодействием трех основных групп организмов: 1) *продуцентов* – зеленых растений, осуществляющих фотосинтез, и бактерий, способных к хемосинтезу; они создают первичное органическое вещество; 2) *консументов* – растенияядные и хищные животные, потребляющие готовое органическое вещество; 3) *редуцентов* – в основном бактерии, грибы и простейшие животные, разлагающие мертвое органическое вещество до минерального (рис. 1.24).

На восходящей ветви биотического круговорота, основанного на выполнении энергетической функции зелеными растениями, происходит накопление солнечной энергии в виде органических веществ, синтезируемых растениями из неорганических соединений – углекислого газа, воды, азота, зольных

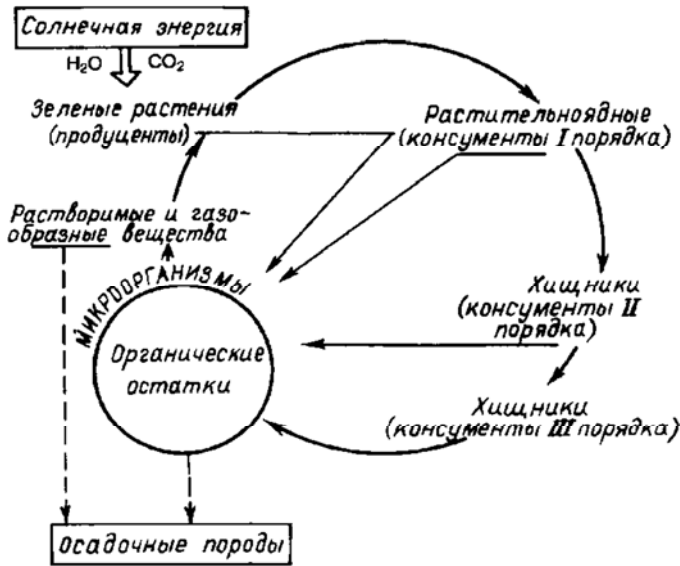


Рис. 1.24. Модель биотического круговорота веществ, по В. И. Вернадскому

элементов питания. Нисходящая ветвь биотического круговорота связана с потерями органического вещества. Важнейший процесс – дыхание растений, при котором до половины ассимилированного при фотосинтезе органического вещества окисляется до  $\text{CO}_2$  и возвращается в атмосферу. Второй существенный процесс расходования органического вещества и накопленной в нем энергии – это потребление растений животными. Запасаемая с пищей энергия также в значительной мере расходуется на дыхание, жизнедеятельность, размножение, выделяется с экскрементами.

Таким образом, биотический круговорот представляет собой непрерывный процесс создания и разрушения органического вещества. Он реализуется при участии представителей всех трех групп организмов: без продуцентов невозможна жизнь, поскольку лишь они производят основу жизни – первичное органическое вещество; консументы разных порядков, потребляя первичную и вторичную продукцию и переводя органическое вещество из одной формы в другую, способствуют возрастанию многообразия форм жизни на Земле; наконец, редуценты, разлагая органическое вещество до минерального, возвращают его к началу круговорота.

В биотическом круговороте помимо образующих органическое вещество элементов (кислород, углерод, водород) принимают участие большое число биологически важных элементов (азот, кальций, натрий, калий, кремний, фосфор, сера), а также микроэлементы (бром, йод, цинк, серебро, молибден, медь, магний, свинец, кобальт, никель). Список элементов, поглощаемых живым веществом, можно значительно расширить, причем в него входят даже ядовитые элементы (ртуть, селен, мышьяк) и радиоактивные. Глобальные циклы миграции химических элементов не только связывают три наружные оболочки нашей планеты в единое целое, но и обуславливают непрерывную эволюцию ее состава.





## БИОТА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ И ШЕЛЬФА МИРОВОГО ОКЕАНА

**Б**иосфера в океане характеризуется огромным разнообразием жизни. Родственные связи выражаются системой соподчиненных таксономических единиц. Население океана можно адекватно описать, только если используются названия, принятые в систематике.

Появлению таксономической системы мы обязаны известному ботанику Карлу Линнею (1707–1778). Теперь все виды гидробионтов сгруппированы в иерархию таксонов, отражающих ход эволюционного процесса. Главная цель систематического метода – присвоить каждому виду свое собственное единственное наименование. Другая задача – сгруппировать организмы в естественную систему, отражающую последовательность их происхождения, т. е. филогенетическое (родословное) древо (рис. 2.1).

**Царство Дробянки (прокариоты).** Древнейшие организмы, не обладающие четко оформленным ядром и типичным хромосомным аппаратом. Размножаются делением.

*Подцарство Бактерии.* Одноклеточные видимые только под микроскопом организмы, лишённые ядра. Бактерии – древнейшие существа; они обладают огромной жизненной потенцией и принимают участие во всех процессах обмена веществ в природе. По способам питания бактерии делятся на гетеротрофы, т. е. использующие готовые органические соединения, и автотрофы. К последним относятся хемотрофы, использующие энергию химических реакций, и фототрофы, для которых источником энергии служит солнечный свет. Процессы жизнедеятельности бактерий могут протекать в аэробных или анаэробных условиях. Бактерии обладают высокой устойчивостью к экстремальным условиям среды: колебаниям температуры, солёности и т. д.

*Подцарство Цианобактерии* (прежнее название – сине-зеленые водоросли). С бактериями их роднит отсутствие ядра. Многие цианобионты – мелкие одноклеточные. Некоторые виды имеют форму нитей длиной в несколько сантиметров, но и они представляют собой как бы одну большую клетку. Хорошо развит фотосинтезирующий аппарат. В продукты их жизнедеятельности входят сильно ядовитые вещества; их массовое развитие делает непригодной водную среду для существования морских животных.

**Царство Растения.** Растения образуют основу жизни в океане, так как обладают способностью продуцировать первичное органическое вещество в процессе фотосинтеза. Они представлены одноклеточными водорослями, плавающими в поверхностной толще воды (*фитопланктон*), а также крупными водорослями и цветковыми растениями (*макрофитами*), образующими заросли на дне морских мелководий – *фитобентос*. Иерархию таксонов одного из представителей растительного царства рассмотрим на примере вида бурой водоросли – Ламинарии японской:

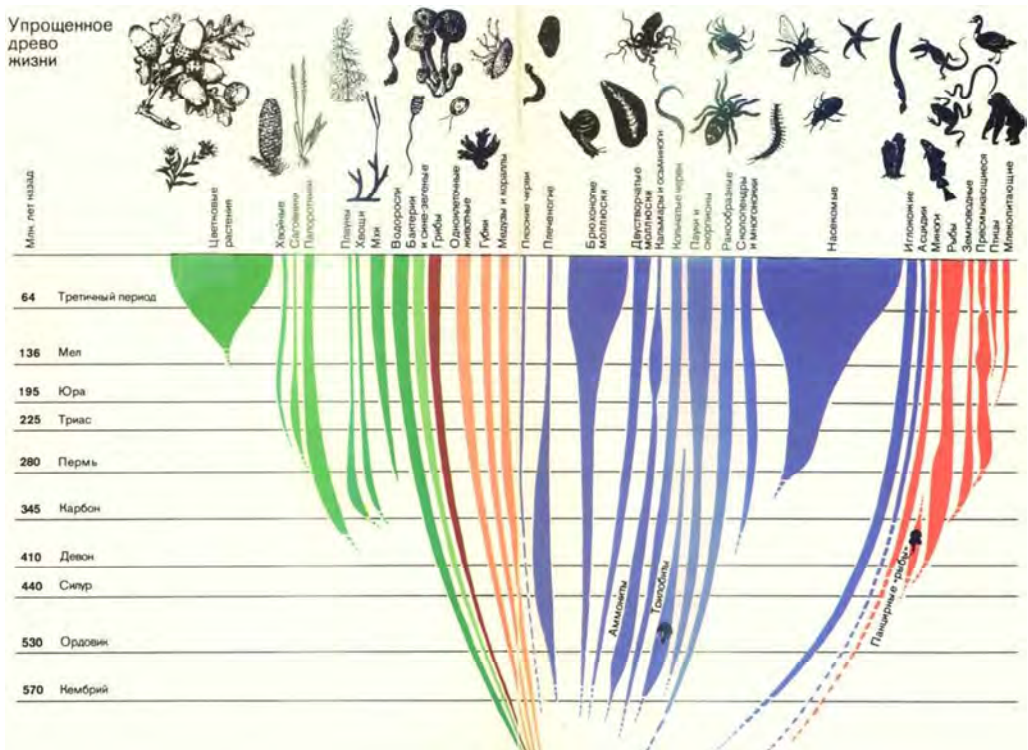


Рис. 2.1. Филогенетическое древо фанерозоя (ресурсы Интернет)

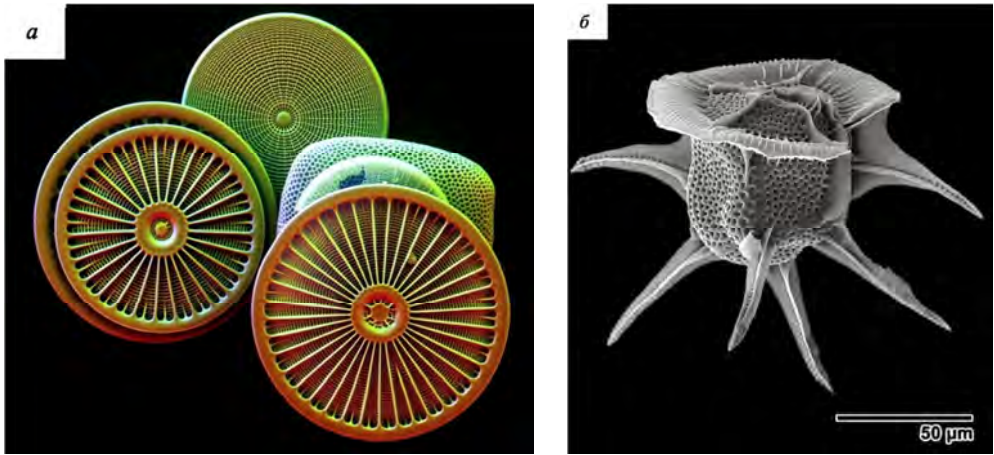
Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta)  
 Класс Фэозооспоровые (Phaeozosporophyceae)  
 Семейство Ламинариевые (Laminariaceae)  
 Род Ламинария (*Laminaria*)  
 Вид Ламинария японская (*L. japonica*)

Остановимся на краткой характеристике основных отделов морских растений.

Отдел Диатомовые водоросли (Bacillariophyta). Пример – диатомовые водоросли (рис. 2.2, а). Обладают кремневым панцирем. Одиночные или колониальные растения; плавают в толще воды или обрастают субстрат. По продуктивности сообщества диатомей планктона сравнимы с наземными лугами, благодаря чему их называют «морскими пастбищами».

Отдел Пиррофитовые водоросли (Ryngophyta). Пример – динофлагелляты (рис. 2.2, б). Чрезвычайно мелкие одноклеточные растения (чтобы рассмотреть детали строения, требуется увеличение в сто и более раз); имеют один или два нитевидных жгутика, которые используются как органы движения, и обычно несколько целлюлозных пластинок, образующих составную оболочку.

Отдел Зеленые водоросли (Chlorophyta). Некоторые состоят из одной клетки и плавают в толще воды; другие – многоклеточные нитевидные, шнуroid-



**Рис. 2.2. Одноклеточные водоросли (увеличено):**  
 а – диатомеи; б – динофлагелляты (ресурсы Интернет)

ные, пластинчатые, прикреплены ко дну (рис. 2.3). Хлорофилл является главным пигментом.



**Рис. 2.3. Зеленые водоросли:**

1 – *Protomonostroma*; 2 – *Enteromorpha*; 3 – *Acrosiphonia*; 4 – *Codium*; 5 – *Capsosiphon*;  
 6 – *Ulva*; 7 – *Monostroma*, по «Жизнь растений»



**Рис. 2.4. Красные водоросли:**

1 – *Porphyra*; 2 – *Dumontia*; 3 – *Euthora*; 4 – *Chondrus*, по «Жизнь растений»

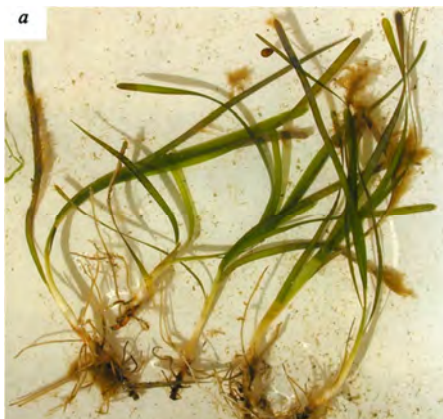


**Рис. 2.5. Бурые водоросли:**

1 – *Macrocystis*; 2 – *Nereocystis*; 3 – *Durvillea*; 4 – *Thalassiophyllum*; 5 – *Agarum*, по «Жизнь растений»

Отдел Красные водоросли (Rhodophyta). Красные морские водоросли, обычно длиной несколько сантиметров, прикрепляющиеся к прибрежным скалам; кроме красных пигментов в них есть хлорофилл; иногда водоросли содержат известь, в таком случае они образуют наросты на поверхности скал или похожие на кораллы веточки (рис. 2.4).

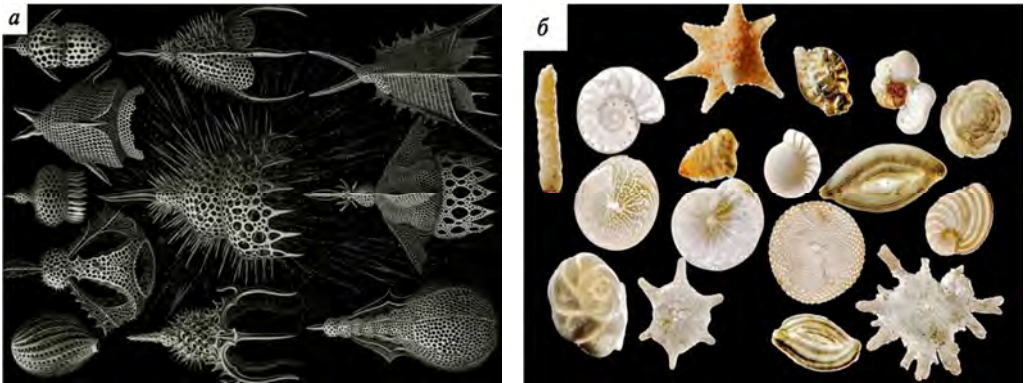
Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta). Морские водоросли бурого цвета. Они представлены как одноклеточными, так и крупными многоклеточными макрофитами, например ламинарией (рис. 2.5), гигантскими макроцистисами и др. Содержат бурые пигменты и хлорофилл.



**Рис. 2.6. Морская трава zostera:**

а – *Zostera marina*; б – сообщество *Zostera marina* на мелководье Японского моря (ресурсы Интернет)





**Рис. 2.7. Простейшие (увеличено):**

а – радиолярии; б – фораминиферы (ресурсы Интернет)

Отдел Цветковые растения представлен немногочисленными по видовому разнообразию морскими травами. В отличие от водорослей они обладают корневой системой, позволяющей им селиться на мягких песчано-илистых грунтах (рис. 2.6).

**Царство Простейшие (Protozoa)** – одноклеточные или колониальные эукариоты со сложной и плохо исследованной филогенией. В океане примерами простейших служат радиолярии и фораминиферы (рис. 2.7). Радиолярии обладают своеобразным кремнистым скелетом, форма которого дала им второе название лучевики. Фораминиферы имеют наружный скелет в виде известковой раковины размером менее 1 мм. Радиолярии и фораминиферы образуют массовые скопления зоопланктона в теплых водах Мирового океана.

**Царство Животные.** Все животные, от микроскопических до самых крупных являются гетеротрофами, они питаются готовым органическим веществом. Иерархию таксонов представителя царства животных рассмотрим на примере одного вида морского ежа:

Тип Иголокожие (Echinodermata)

Класс Морские ежи (Echinoidea)

Отряд Морские ежи (Echinoida)

Семейство Strongylocentrotidae

Род *Strongylocentrotus*

Вид *S. nudus*

**Беспозвоночные животные (Invertebrata)** – самые древние обитатели океана. Они представляют наиболее многочисленные по количеству видов и по массе систематические группы и играют принципиальную роль в формировании структуры морских экосистем. Общим для всех морских беспозвоночных является то, что процесс оплодотворения женских яйцеклеток (икры) осуществляется в воде; молодь большинства бентосных беспозвоночных



**Рис. 2.8. Губки:**

*a* – известковые губки; *б* – стеклянные губки; *в* – обыкновенные губки (ресурсы Интернет)

проходит планктонную стадию. Ниже приводятся описания типов беспозвоночных животных, играющих заметную роль в морских экосистемах.

**Тип Губки (Porifera)** – древние животные, существующие с докембрийских времен. В настоящее время насчитывается около 10 000 видов. Своего расцвета губки достигли в мезозойскую эру. Губки – водные (преимущественно морские) многоклеточные животные, ведущие прикрепленный образ жизни. Они мощные биофильтраторы, пропускающие через свое тело огромную массу воды, из которой улавливают частицы органической пищи. Тело губок образовано пористой тканью, через которую происходит фильтрация воды. К субстрату губка крепится подошвой. Личинки губок ведут планктонный образ жизни. Тип Губки подразделяется на три класса (рис. 2.8):

Известковые губки (Calcispongiae),  
Стеклянные (шестилучевые) губки (Hyalospongiae),  
Обыкновенные губки (Demospongiae).

**Тип Стрекающие (Cnidaria)** – древние животные, существующие с докембрийских времен, ранее этот тип именовался как Кишечнополостные. В настоящее время насчитывается 10 000 видов. Стрекающие радиально-симметричны, имеют щупальца, окружающие рот, внутреннюю пищеварительную полость, открывающуюся во внешнюю среду только ртом. Это преимущественно морские животные. Обычно имеют две жизненные формы: полип (бентосная) и медуза (пелагическая). Полипы представлены одиночными сидячими или колониальными формами. Медузы имеют тело в виде правильного зонтика или колокола, на нижней вогнутой стороне которого расположено ротовое отверстие. По краю зонтика и иногда вокруг рта имеются щупальца. Размеры стрекающих колеблются от 1 мм до 4 м. Представители стрекающих очень разнообразны как по внешнему виду, так и по образу жизни. Характерной особенностью всех стрекающих является наличие у них особых стрекательных клеток. Большинство из них – хищники. Добычу, убитую или оглушенную стрекательными клетками, они подносят щупальцами к ротовому отверстию и заглатывают. Не переваренные остатки выбрасываются через ротовое отверстие.

Заметное участие в донных сообществах принимают представители стрекающих класса Anthozoa. Это могут быть одиночные полипы или колониальные. К одиночным формам относятся актинии – крупные полипы, активные хищники, способные медленно передвигаться на подошве. Известным приме-



**Рис. 2.9. Стрекающие:**

*а* – актиния на раке-отшельнике; *б* – мадрепоровый рифостроящий коралл; *в* – медуза цианея (ресурсы Интернета)

ром симбиотических отношений является взаимоотношение актиний и раков-отшельников. Актиния, поселившаяся на раковине, занятой раком-отшельником, стрекательными клетками защищает рака от врагов, получая возможность передвигаться более активно и, соответственно, приобретает более широкую кормовую базу. При этом остатки пищи актинии достаются отшельнику (рис. 2.9, *а*).

Мадрепоровые кораллы представляют колониальную форму рифостроящих полипов. Каждый вид коралла создает колонию особой формы, они образуют то кружевные веера, то изящные рога (рис. 2.9, *б*). Есть массивные кораллы, напоминающие сахарные головы высотой до двух метров. Благодаря симбиозу полипа с одноклеточными водорослями (см. рис. 3.16) они являются продуцентами и составляют трофическую основу одной из самых богатых морских экосистем – экосистеме тропических коралловых рифов. В период размножения личинки ведут планктонный образ жизни и далеко разносятся течениями.

Представителем класса Scyphozoa являются медузы, обитающие в пелагиале. В арктических морях известен самый крупный полип – медуза цианея, длина щупалец которой достигает 30 м (рис. 2.9, *в*).

**Тип Гребневики (*Stenophora*)** – морские, преимущественно плавающие животные, реже ползающие или сидячие, известно около 120 видов. Специфическая особенность гребневиков – наличие особых органов движения – гребных пластинок, расположенных меридиональными рядами. Имеются особые клейкие клетки, сосредоточенные на ловчих щупальцах, при помощи которых отлавливаются мелкие планктонные организмы. Размеры гребневиков от 2–3 мм, а самые крупные, как венерин пояс (*Cestum veneris*), могут быть длиной до 3 м. Большинство гребневиков – преимущественно планктоноядные. К типу гребневиков относится лишь один класс: Щупальцевые (*Tentaculata*).

Особо следует отметить, что в 1982 г. случайно с балластными водами был завезен кораблями в Черное море гребневик *Mnemiopsis leidyi*. Мнемипсис – активный хищник, питающийся зоопланктоном, икрой и личинками рыб и беспозвоночных (рис. 2.10). В день он может съесть пищи в десять раз



Рис. 2.10. Массовая популяция мнемипсис в Черном море (ресурсы Интернет)



Рис. 2.11. Колония известковых мшанок у Командорских островов (ресурсы Интернет)

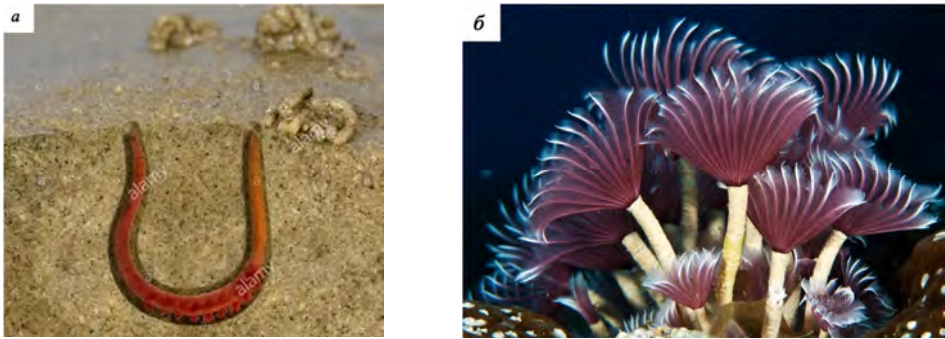
больше собственной массы. Не встретив конкуренции, он катастрофически быстро размножился в водах Черного, Азовского и Каспийского морей. Инвазия гребневика явилась катастрофой, подорвавшей уловы в этих морях традиционных рыб. В начале 1990-х годов в Черном море появился гребневик *Vegea ovate*, который питается *Mnemiopsis leidyi*, популяция последнего стала резко сокращаться. Ихтиофауна южных морей России начала восстанавливаться.

**Тип Мшанки (Bryozoa)** – в основном морские колониальные животные, обитающие на дне морских мелководий, прикрепляясь к субстрату. Мшанки известны с раннего палеозоя. В мезозое многие палеозойские мшанки вымерли, на смену им пришли новые виды. Известно около 5000 видов. Колониальные постройки мшанок – хитиновые или известковые, разнообразные по форме: кустистые, ветвистые, сетчатые, пластинчатые и др. Размеры отдельной особи не более 1 мм, тело особи мешковидно, сверху с ротовым отверстием, вокруг которого располагается венчик из щупальцев, покрытых ресничками. Движение ресничек на щупальцах создает ток воды, который приносит ко рту мшанки пищу – мелкий планктон и детрит. Заметную роль в донных биоценозах иногда играют колонии известковых мшанок, напоминающие кораллы (рис. 2.11).

**Тип Кольчатые черви (Annelida)** включает наиболее высокоорганизованных представителей группы червей. Кольчатые черви обитают в морских и пресных водах и в почве. В настоящее время известно более 75000 видов. Размеры их колеблются от долей миллиметра до 6 м (род *Eunice*). Тело кольцецов состоит из колец или сегментов, число которых может достигать несколько сотен.

Класс Многощетинковые черви (Polychaeta) включает в основном обитателей морей. Насчитывает более 10 тысяч видов. Многощетинковые черви встречаются на разных глубинах вплоть до предельных (до 10–11 км) и во всех широтах Мирового океана. Для морских мелководий характерны две формы полихет: обрастающие камни и скалы и обитающие в песчано-илистом грунте. Многощетинковый червь пескожил (*Arenicola marina*) обитает в верхней





**Рис. 2.12. Многощетинковые черви (Polychaeta):**

*а* – пескожил; *б* – серпулида (ресурсы Интернет)

сублиторали и приливо-отливной зоне, живет в U-образных норках в песчано-илистом грунте (рис. 2.12, *а*). Пескожилы – грунтоеды, они пропускают через кишечник донный осадок, усваивая содержащиеся в нем органические частицы. Многощетинковые черви серпулиды – обитатели каменистых грунтов. Они живут в белых известковых трубочках, из которых высовывают крупный, обычно яркоокрашенный венчик, сжимая и распуская его, улавливая частицы пищи (рис. 2.12, *б*). Личинки серпулид ведут планктонный образ жизни. Осев на дно, они начинают строить свой домик, прочно припаявая его к субстрату.

Полихеты служат важнейшим элементом трофических цепей. Интересным представителем полихет является *Eunice viridis* – обитатель коралловых рифов у островов Фиджи и Самоа. Их половые сегменты, отделившиеся от передней части животных и всплывающие на поверхность моря известны под названием палоло. В огромном количестве они всплывают в октябре или ноябре в день новолуния. Начиненные «икрой» палоло – лакомство в сушеном и жареном виде для местного населения и, конечно, обильная пища для птиц и рыб.

**Тип Моллюски (Mollusca)** – это, в основном, водные животные, некоторые виды обитают на суше. Известно 113 тыс. видов. Моллюски очень разнообразны по форме и размеру, длина головоногих моллюсков может достигать 20 м. В океане распространены на всех глубинах. В основном, свободноживущие организмы. Тип моллюски включает несколько классов, среди которых наибольшее значение имеют три: Двустворчатые, Брюхоногие и Головоногие. Около 80 % видов моллюсков относят к классу Брюхоногих, ещё около 19 % – к классу Двустворчатых, и лишь около 1 % современных видов – к остальным классам.

Класс Двустворчатые (Bivalvia) – известен с раннего палеозоя, включает 20 000 видов, из них 8000 видов – морские двустворчатые моллюски. Общим числом видов двустворчатые в несколько раз уступают брюхоногим, но по численности и биомассе на единицу площади морского дна они значительно превосходят другие группы моллюсков. Это, в основном, бентосные формы, закапывающиеся в грунт, обрастающие субстрат или свободно лежащие на дне (рис. 2.13). По способу питания – фильтраторы.



**Рис. 2.13. Двустворчатые моллюски:**

*a* – морской черенок *Solen*; *б* – гигантская устрица *Ostrea*; *в* – морской гребешок *Pecten* (ресурсы Интернет)

Среди двустворчатых моллюсков к видам, способным прирастать к субстрату, относятся устрицы (рис. 2.13, б), мидии и др. Устрицы, выделяя известь, не только строят себе раковины, но и прирастают к камням или к соседним раковинам. Друзы устриц, постепенно нарастая друг на друга, образуют рифы. Мидии прикрепляются к скалам с помощью множества тонких белковых нитей (биссуса). Селятся мидии очень тесно, на 1 м<sup>2</sup> живет до 1000 штук. Такие плотные поселения называют мидиевыми щетками. Устрицы и мидии активно фильтруют воду, выцеживая из нее частицы пищи. Их личинки ведут планктонный образ жизни.

У мидии способность к фильтрации достигает высокого совершенства. Вода во время прохождения через мантийную полость почти полностью освобождается от взвешенных частиц. Осаждению последних способствует обильное отделение моллюсками слизи, которая коагулирует взвесь. Частицы, не имеющие пищевой ценности, выбрасываются в виде псевдофекалий. Количество воды, пропускаемое через мантийную полость мидий, образующих мощные обрастания на скалистых берегах, соизмеримо по объему с массами воды всей неритической зоны. Явление биофильтра играет важную средообразующую роль, поддерживая чистоту и прозрачность морских вод.

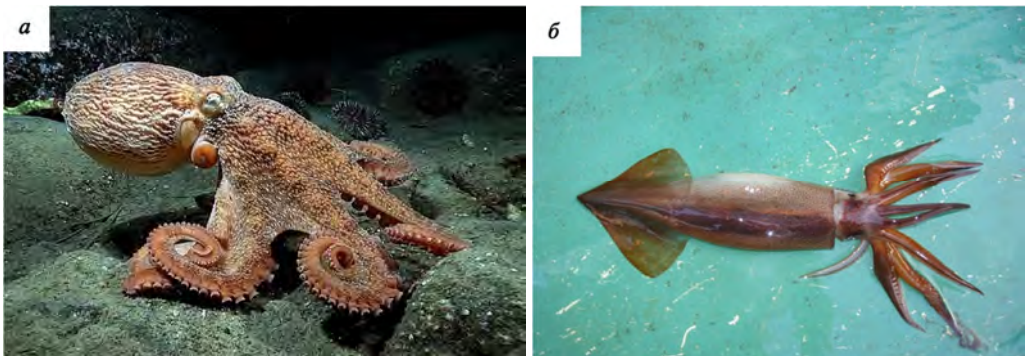
**Класс Брюхоногие (Gastropoda)** – известен с раннего палеозоя, самый многочисленный класс моллюсков, включающий 77 000 видов. Для большинства гастропод характерно наличие спиральной раковины. Размеры их от 2–3 мм до десятков см. Мягкое тело животного, находящееся внутри раковины, состоит из головы, туловища и расположенной на брюшной стороне широкой «ноги», используемой для ползания по дну, закапывания, присасывания к субстрату и плавания. Брюхоногие моллюски – характерные представители донных сообществ мелководий. Это в основном хищники, ползая по песчано-илистому дну, они питаются закапывающимися в грунт беспозвоночными. У брюхоногих моллюсков выработались приспособления к тому, чтобы противостоять волнам, которые могут перевернуть раковину. Они или увеличивают массу раковины, вес которой может достигать нескольких килограмм (рис. 2.14, а) или образуют разнообразной формы и длины выросты, окружающие устье раковины (рис. 2.14, б). На камнях в зоне прибой обитает брюхоногие моллюски, плотно присасывающиеся к поверхности камней – морские



**Рис. 2.14. Брюхоногие моллюски:**  
*a* – *Lambis*, *б* – *Murex*, *в* – *Patella* (ресурсы Интернет)

блюдечки, спиральная раковина которых редуцировала до простого колпачка (рис. 2.14, в).

**Класс Головоногие (Cephalopoda)** – известен с раннего палеозоя, включает 800 видов, обитающих во всех океанах на всех глубинах. Это самая высокоорганизованная группа беспозвоночных с головным мозгом и двумя глазами. Голова окружена щупальцами. Большинство головоногих имеют управляемые пигментные клетки-хроматофоры, позволяющие им менять окраску и мимикрировать под цвет окружающего фона. Окраска моллюска может быть изменена в миллисекунды. Как правило, более яркой цветовой палитрой обладают прибрежные виды. У большинства головоногих моллюсков есть мешочек чернил, которые используются для защиты от хищников. Облако чернил обычно смешивается со слизью и водой и выталкивается во время движения, завеса, которая иногда напоминает форму самого моллюска, позволяет отвлечь хищника. Все головоногие – хищники, питающиеся мелкой рыбой, крабами, моллюсками и другими животными. Рассмотрим особенности двух представителей головоногих моллюсков. осьминогий (рис. 2.15, *a*) обитают на мелководье среди скал, камней и водорослей. Многие зоопсихологи считают их самыми умными среди всех беспозвоночных, они поддаются дрессировке, имеют хорошую память, различают геометрические фигуры, узнают людей, привыкают к тем, кто их кормит. Кальмары (рис. 2.15, *б*), обитающие



**Рис. 2.15. Головоногие моллюски:**  
*a* – осьминог; *б* – кальмар (ресурсы Интернет)



в пелагиале, – активные пловцы, некоторые виды в поверхностной толще скапливаются в стаи и служат объектом промысла. Глубоководные кальмары – это самые крупные моллюски, достигающие длины 16 м.

**Тип Членистоногие (Arthropoda)** включает свыше 1 млн. видов (по некоторым оценкам более 30 млн.). Эти животные населяют все среды обитания: морские и пресные воды, почву, воздушную среду и внутреннюю среду организмов (паразиты). Размеры варьируют от долей мм (некоторые клещи) до десятков см. Ракообразные населяют практически все широты и глубины Мирового океана. В высоких широтах океана мелкие ракообразные являются господствующей группой зоопланктона и служат кормовой базой для многих промысловых рыб и китов. Классификация членистоногих весьма сложная, для примера приведем краткие характеристики таксонов, играющих заметную роль в морских экосистемах.

#### **Подтип Жабродышащие (Branchiata)**

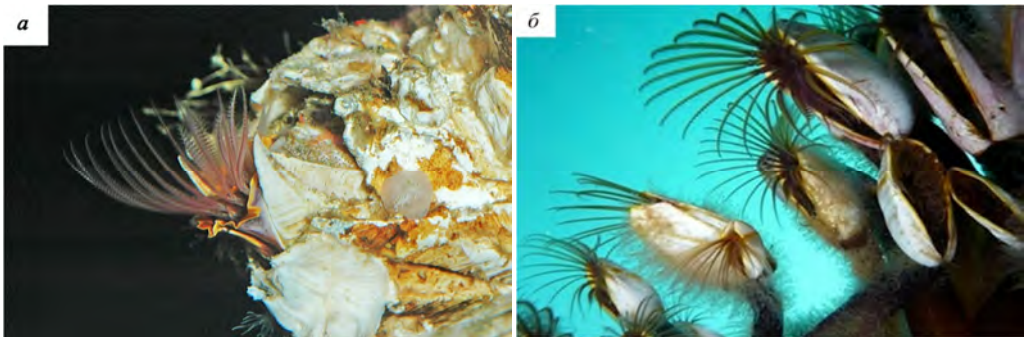
Класс Ракообразные (Crustacea).

Подкласс Низшие раки (Eatomostraca).

Отряд Усоногие раки (Cirripedia) – характеризуются в первую очередь тонкими, похожими на усики, конечностями. Типичными представителями являются морские жёлуди и морские уточки.

Род *Balanus* (морские жёлуди) – личинки ведут пелагический образ жизни, взрослые особи обрастают разнообразные субстраты. Рачок заключен в известковую раковину, состоящую из шести пластинок. Четыре пластинки образуют крышечку и могут раздвигаться. Рачок лежит на дне домика, тонкие волосовидные конечности высовывает между раскрытыми пластинками и совершает ими ритмичные взмахи, загоняя в домик воду с пищевыми частицами. Домики баянусов обычно небольших размеров. Самым крупным видом баянусов является гигантский морской жёлудь (*Balanus nubilis*), достигающий 7 см в диаметре и 12,7 см в высоту (рис. 2.16, а).

Род *Lepas* (морские уточки) – личинки ведут пелагический образ жизни, повзрослев, находят поверхность, к которой могут прикрепиться. От родственных морских желудей отличаются наличием относительно длинного стебелька, которым прирастают к субстрату (рис. 2.16, б). Способ питания морских уточек такой же, как у баянусов.



**Рис. 2.16. Усоногие раки:**

а – морские жёлуди; б – морские уточки (ресурсы Интернет)



Подкласс Высшие раки (Malacostraca)

**Отряд Равноногие раки (Isopoda)** – одна из самых разнообразных и многочисленных групп ракообразных. Изоподы имеют более или менее уплощенное спино-брюшное продолговатое тело, размером от 0,6 мм до 46 см. Тело изопод состоит из трех частей: голова, грудь и брюшко. Голова имеет глаза, рот и чувствительные антенны, на нижней части груди располагается обычно семь пар ног.

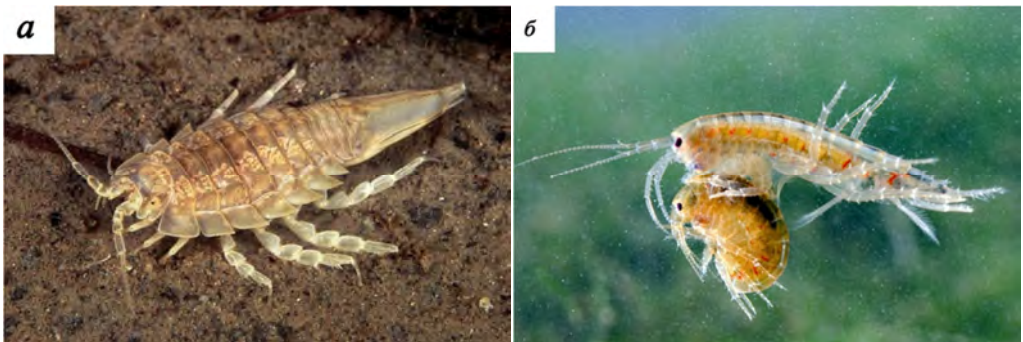
Род *Saduria* (морские тараканы) – подвижные донные формы, хищники, питающиеся мелкими беспозвоночными, мертвыми животными, способны к каннибализму (рис. 2.17, а).

**Отряд Разноногие раки (Amphipoda).**

Подотряд Бокоплавцы (Gammaridea) – разнообразная и многочисленная группа подвижных донных ракообразных характерная для сублиторали, а также обитающая на литорали и в полосе прибоя. По своему строению разноногие во многом сходны с равноногим раками, однако тело их обычно сжато с боков (рис. 2.17, б). Конечности всех семи свободных грудных сегментов устроены по-разному, что и отражено в названии отряда "разноногие". Взрослые особи имеют размеры обычно 1–2 см. Большинство бокоплавцов всеядны, питаются растительными и животными остатками, могут быть хищниками, питаюсь мелкими беспозвоночными.

Отряд Евфаузиевые, или черноглазки (*Euphausiacea*) – ракообразные внешне напоминающие креветок. В строении тела выделяются голова, частично сросшаяся с ней грудь и брюшко. Хорошо выраженные глаза дали название отряду. Характерным представителем является антарктический криль – *Euphausia superba* (рис. 2.18, а). Это массовый пелагический вид, питающийся в основном диатомовыми водорослями и являющийся главным звеном в пищевой цепи Антарктической пелагической экосистемы. На крилевых пастбищах кормятся самые крупные млекопитающие – киты. Сам криль также является ценным промысловым видом.

Отряд Десятиногие раки (*Decapoda*) – обширный отряд, содержащий около трети всех видов класса высших раков. Большой интерес представляют



**Рис. 2.17. Высшие раки:**

а – изопода морской таракан *Saduria* sp.; б – амфипода морская блоха *Gammarus* sp.  
(ресурсы Интернет)



**Рис. 2.18. Эуфаузииды:**

*а* – криль *Euphausia superba*; *б* – кит, питающийся крилем (ресурсы Интернет)

промысловые декаподы: крабы, омары, креветки, мясо которых обладает прекрасными вкусовыми качествами.

Камчатский или королевский краб (*Paralithodes camtschaticus*) – вид неполнохвостых раков (рис. 2.19, *а*). Названием обязан за внешнее сходство с крабами, однако согласно зоологической классификации он произошел в процессе эволюционного развития от раков-отшельников, относящихся к семейству Крабоидов (Lithodidae). Ареал камчатского краба охватывает береговую зону и шельф северной Пацифики. Крабы ведут донный образ жизни, в поисках корма и для размножения совершают дальние миграции. С наступлением зимы, крабы опускаются по дну на глубину 200–270 м, с потеплением возвращаются на прогретое и наполненное кормом мелководье. В процессе размножения крабы образуют массовые скопления, что облегчает их промысел (рис. 2.19, *б*).

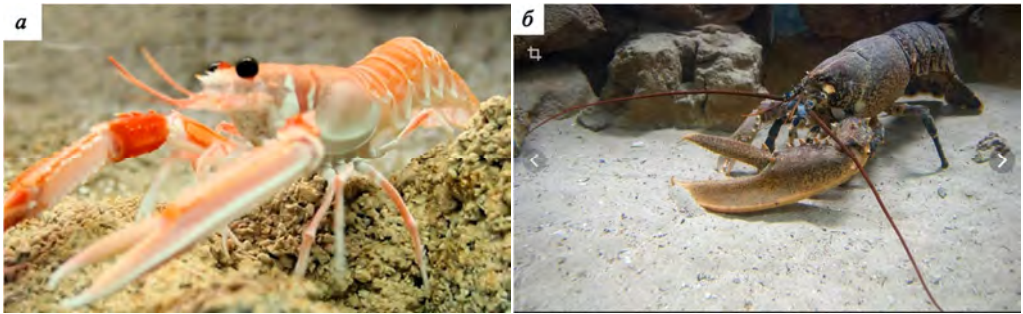
В отряде Десятиногих раков выделяется семейство Nephropidae, к которому два промысловых вида: омар норвежский и омар американский.

Омар норвежский, или лангустин (*Nephrops norvegicus*) относится к семейству Омаров (Nephropidae) из отряда Десятиногих ракообразных (Decapoda). Омары обитают в Атлантическом океане, Средиземном и Северном морях. Основной чертой их строения являются две продолговатые клешни (рис. 2.20, *а*).



**Рис. 2.19. Неполнохвостый рак:**

*а* – камчатский краб; *б* – промысел краба (ресурсы Интернет)

**Рис. 2.20. Омары:**

*а* – норвежский (*Nephrops norvegicus*); *б* – американский (*Homarus americanus*)  
(ресурсы Интернет)

Самки в длину достигают 20 см, самцы до 24 см. Омары живут на глубине от 40 до 250 м, на мягких грунтах, где роют норы длиной 50–80 см и глубиной 20–30 см. Взрослые особи сидят в норах и ведут одиночный образ жизни. Бродить по дну они начинают только в поисках пищи или партнеров для продолжения рода. Их путешествия обычно не превышают нескольких сотен метров. Основу рациона составляют различные мелкие ракообразные, многощетинковые черви, моллюски и рыбная мелочь. Главными врагами омаров являются крупные бентосоядные рыбы: треска, кошачьи акулы, мерлузы и др.

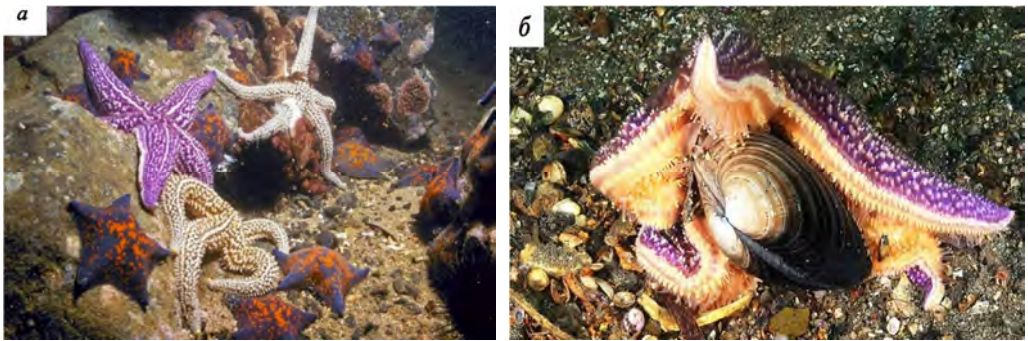
Омар американский, или лобстер (*Homarus americanus*) обитает в Атлантическом океане в береговой зоне Северной Америки. Места обитания приурочены к подводным скалам и камням на глубине от 4 до 50 м. Лобстеры прячутся в расщелины скал, предпочитая одиночный образ жизни. Они питаются преимущественно моллюсками, многощетинковыми червями и иглокожими. Средняя длина тела взрослых омаров без клешней составляет 20–60 см. Вес колеблется от 0,5 до 4 кг, вес гигантских лобстеров достигает 20 кг (рис. 2.20, б).

**Тип Иглокожие (Echinodermata)** – существуют с докембрийских времен. Современные иглокожие исключительно морские животные, ведущие донный образ жизни. Насчитывается около 7000 видов. Личинки иглокожих ведут планктонный образ жизни и широко разносятся течениями. Выделяются классы:

- Морские звезды (Asteroidea),
- Морские ежи (Echinoidea),
- Змеехвостки (офиуры) (Ophiuroidea),
- Голотурии (Holothuroidea),
- Морские лилии (Crinoidea).

Класс Asteroidea (Морские звезды) – название происходит от формы тела объединяемых в этом классе представителей иглокожих. При общем, весьма однотипном, плане строения морские звезды очень разнообразны по форме, размерам и окраске. Морские звезды обитают в береговой зоне и на шельфе Мирового океана, образуя местами популяции большой плотности (рис. 2.21, а). Некоторые морские звезды встречаются в абиссали на глубине более 6000 м.





**Рис. 2.21. Морские звезды:**

*a* – скопление звезд на мелководье Японского моря; *б* – звезда, поедающая моллюск (ресурсы Интернет)

Распространены в Северном Ледовитом океане, в водах, омывающих побережья Антарктиды, в тропических и экваториальных водах океана. Морские звезды ведут донный образ жизни, ползая по поверхности дна или закапываясь в песок или ил. Многие звезды – активные хищники, питающиеся моллюсками, ракообразными, кишечнорастворимыми и другими беспозвоночными, в том числе и некоторыми иглокожими (рис. 2.21, *б*). Среди глубоководных звезд распространены илоедные формы, использующие в пищу содержащиеся в грунте органические остатки.

Класс Echinoidea (Морские ежи). Распространены в береговой зоне и на шельфе Мирового океана на разных широтах, встречаются на глубинах до 7 км. Наиболее разнообразны морские ежи на коралловых рифах (рис. 2.22, *а, б*). На песчаных мелководьях распространены плоские морские ежи (рис. 2.22, *в*). Тело морских ежей защищено известковым панцирем, покрытым подвижными разнообразными по форме и размерам иглами (отсюда и название морские ежи). Тело обычно сферическое, размером от 2–3 до 30 см. Морские ежи ползают по дну, некоторые зарываются в грунт, есть сверлящие формы, внедряющиеся даже в твердые горные породы. Ежи всеядны, их рацион включает водоросли и практически всех донных беспозвоночных, а также разнообразную падаль.



**Рис. 2.22. Морские ежи:**

*а* – *Diadema savignyi*; *б* – ежи копыносоцы семейства Cidaridea; *в* – плоский ёж (*Echinarachnius parma*) (ресурсы Интернет)



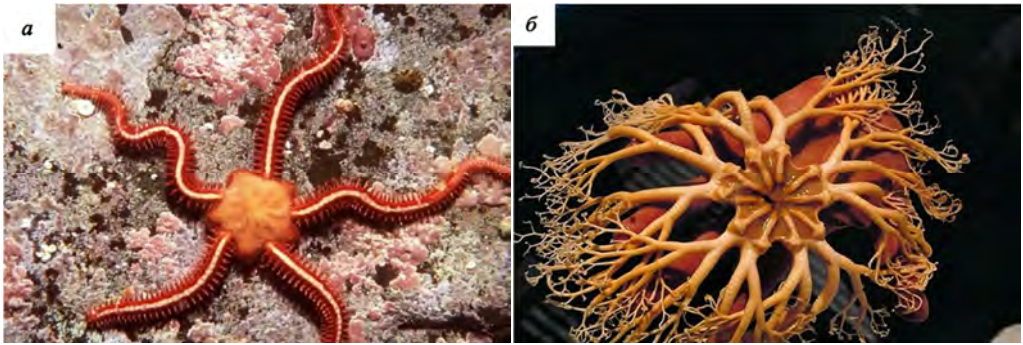


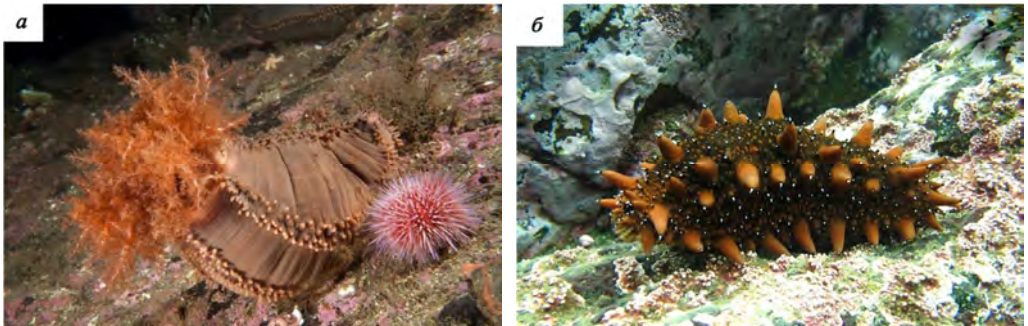
Рис. 2.23. Офиуры:

*a* – *Ophiura* sp.; *б* – *Gorgonocephalus* sp. (ресурсы Интернет)

Класс *Ophiuroidea* (Офиуры, или Змеехвостки). Название «змеехвостки» происходит от своеобразного способа передвижения, когда офиуры ползут по дну, их лучи извиваются подобно змеям. Это самый разнообразный класс иглокожих, они распространены на всех широтах, наиболее разнообразны в тропических водах. Внешне офиуры похожи на морских звёзд. Тело состоит из плоского центрального диска и отходящих от него 5 (редко 10) гибких длинных лучей. Длина лучей от нескольких до 70 см (рис. 2.23, *a*), у некоторых офиур лучи ветвятся. Офиуры обитают в береговой зоне и на шельфе Мирового океана, образуя местами популяции большой плотности (рис. 2.23, *б*), встречаются на глубине до 6000–8000 м. Офиуры по характеру питания являются детритофагами и трупоедами.

Класс *Holothurioida* (Голотурии или Морские огурцы). От прочих иглокожих голотурии отличаются продолговатой, червеобразной, отсутствием выступающих шипов и редуцией кожного скелета до мелких известковых «косточек», залегающих в стенке тела. На одном конце тела расположен рот, на другом – анальное отверстие. Рот окружён венчиком из 10–30 щупалец, служащих для захвата пищи. Длина тела варьирует от 3 см до 1–2 метров, хотя один вид (*Synapta maculata*) достигает 5 м. Голотурии – малоподвижные или ползающие животные. Они обитают от прибрежной полосы до глубоководных впадин, наиболее многочисленны в тропических коралловых рифов. По способу питания голотурии различаются. Одни являются сестонофагами – их направленное вверх ротовое отверстие окружено щупальцами, которые улавливают частицы пищи (рис. 2.24, *a*). Другие ползают по дну и заглатывают грунт с содержащимися в нем детритом (рис. 2.24, *б*). Голотуриями питаются морские звезды, брюхоногие моллюски, крабы и рыбы. Некоторые виды голотурий, особенно из родов *Stylochopus* и *Cuscumaria*, употребляются в пищу под названием «трепанги».

Класс *Crinoidea* (Морские лилии). Донные животные с телом в виде чашечки, в центре которой находится рот, а вверх отходит венчик из ветвящихся лучей (рук). Вниз от чашечки у стебельчатых морских лилий отходит прикрепительный стебелек длиной до 1 м, прирастающий к грунту и несущий боковые придатки; у бесстебельчатых – только подвижные придатки. На концах



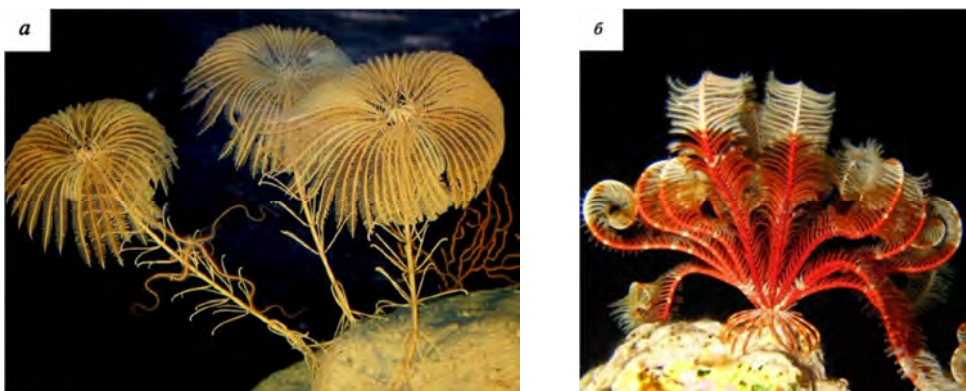
**Рис. 2.24. Голотурии:**

*a* – морской огурец (*Cucumaria japonica*); *б* – трепанг дальневосточный (*Apostichopus japonicus*) (ресурсы Интернет)

придатков могут иметься зубчики, или «коготки», которыми бесстебельные лилии прикрепляются к грунту. Рук 5, однако, они могут неоднократно делиться, давая от 10 до 200 ложных рук. Распущенный венчик морской лилии образует сеть для улавливания планктона и детрита. Имеется внешний скелет; состоящий из известковых члеников. Стебельчатые морские лилии ведут сидячий образ жизни, обладая длинным хрупким стеблем они обитают спокойной воде на глубине от 200 до 9700 м (рис. 2.25, *a*). Бесстебельчатые морские лилии наиболее разнообразны на мелководьях тропических морей на глубине менее 200 м, они часто ярко и пестро окрашены (рис. 2.25, *б*). Бесстебельчатые лилии способны открепляться от субстрата и медленно плыть, плавно махая руками. Морские лилии являются ожидающими сестонофагами, улавливающими из воды частицы пищи.

**Тип Хордовые (Chordata)** – тип животных, для которых характерно наличие осевого скелета в виде хорды.

Подтип Позвоночные (Vertebrata) – высший подтип хордовых, характеризующийся высоким уровнем организации, что выражено как в их строении,



**Рис. 2.25. Морские лилии:**

*a* – стебельчатые; *б* – бесстебельчатая (ресурсы Интернет)

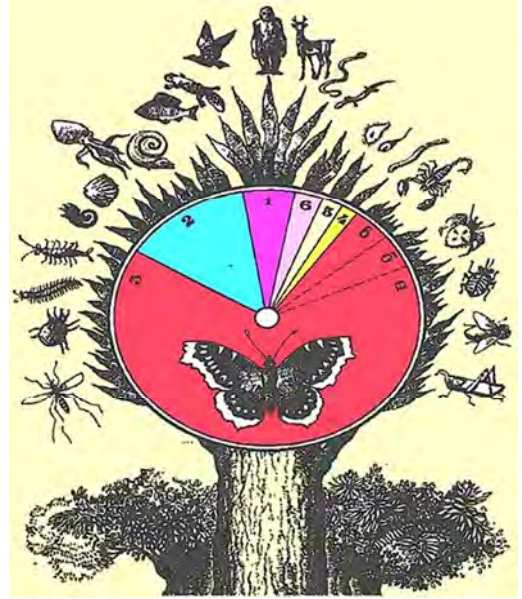
**Рис. 2.26. Относительное число животных в биосфере, по Р. К. Баландину:**

1 – хордовые; 2 – моллюски; 3 – членистоногие (а – насекомые; б – паукообразные; в – ракообразные); 4 – черви; 5 – простейшие; 6 – прочие

так и в физиологии. Обычно выделяют надкласс Рыбы (Pisces) и классы: Земноводные (Amphibia), Пресмыкающиеся (Reptilia), Птицы (Aves), Млекопитающие (Mammalia).

В современной биоте океана наиболее разнообразны представители надкласса Рыбы, к нему относятся класс Хрящевые рыбы – Chondrichthyes (акулы и скаты) и класс Лучепёрые – Actinopterygii, включающий подавляющее большинство костных рыб ихтиофауны океана. К обитанию в океане вторично вернулись пресмыкающиеся (морские змеи и черепахи), птицы, образующие птичьи базары в северных широтах и колонии пингвинов в Антарктиде, и млекопитающие (киты и ластоногие). Позвоночные (рыбы, морские змеи и черепахи, птицы и млекопитающие) составляют наиболее заметную часть океанической биоты, однако в общей структуре биосферы Земли на их долю приходится менее 10 % (рис. 2. 26).

Рыбы составляют основу экосистемы пелагиали, на дне они образуют особую группировку нектобентоса, состоящую из малоподвижных рыб. В морских экосистемах береговой зоны и шельфа Мирового океана ведущая роль принадлежит беспозвоночным животным, образующим разнообразные сообщества бентоса.




---



---

**ЭКОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ**

реда жизни в океане предоставляет большие преимущества для ее обитателей – гидробионтов.

Во-первых, морские организмы живут в более постоянных условиях, благодаря чему им не требуются особые покровы и приспособления, которые необходимы обитателям суши для защиты от резких изменений тех или иных экологических факторов.

Во-вторых, жизнь в океане возможна в толще воды, вплоть до самых больших глубин. Многие морские организмы весь жизненный цикл, от рождения до смерти, проводят, не соприкасаясь с дном; другие, свыше 90 % гидробионтов, имеют планктонную стадию развития. На суше лишь немногие существа способны летать и парить в воздухе, но и они для питания и размножения вынуждены опускаться на землю.

В-третьих, воды океана, особенно прибрежные, характеризуются высоким плодородием, обеспеченным огромными запасами взвешенных и растворенных питательных веществ. Многие донные животные ведут сидячий образ жизни, поглощая все необходимое прямо из морской воды; растворенные в воде питательные соли потребляют водоросли.

В-четвертых, плотность морской воды обеспечивает физическую поддержку обитающим в ней организмам. Морская вода нейтрализует действие силы тяжести, благодаря чему в ней сохраняют плавучесть организмы с большой массой тела, вес кита – 150 т. На суше такие крупные организмы не могут существовать, они будут просто раздавлены весом собственного тела.

Для жизни и процветания каждого организма требуется набор определенных экологических факторов: абиотических, т. е. неживых, и биотических, т. е. живых.

### **3.1. АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ**

В Мировом океане к абиотическим факторам относят факторы прямого воздействия на организмы (освещенность, температура воды, соленость, слой скачка) и действующие косвенно – течения, приливы, волнение, геолого-геоморфологическое строение.

Потребности разных видов к напряженности тех или иных условий неодинаковы: одни требуют много света, другие его не выносят; одни любят тепло, другие предпочитают низкие температуры и т. п. Ход жизни не нарушается, если все факторы действуют в привычном для организма количестве. Однако картина резко меняется, если величина одного из факторов начнет уменьшаться. Жизненность снижается пропорционально фактору, величина которого стремится к минимуму. Идея о том, что жизненные силы организма определяются самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей,



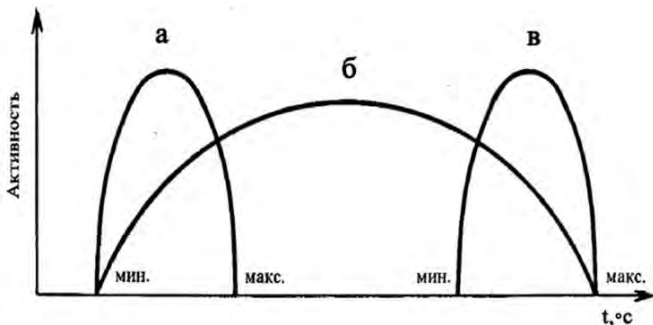
**Рис. 3.1.** «Бочка Либиха» – модель, иллюстрирующая действие закона минимума

впервые была высказана в середине XIX в. Ю. Либихом. Закон минимума гласит: *наибольшее влияние на жизнь организма оказывает фактор, напряжение которого наиболее низкое (минимальное) и приближается к пределу выносливости организма.* Действие «закона минимума» наглядно показано с помощью модели на рис. 3.1. Высота клепок бочки соответствует напряженности экологических факторов, жидкость в бочке – «жизненной силе» организма. Как видим, «жизненная сила» вытекает через самую низкую клепку, т. е. там, где напряженность экологического фактора минимальная.



Ограничивающим жизнь организма может оказаться не только недостаток, но и повышенная напряженность того или иного фактора. Следовательно, процветание организма ограничено зонами минимума и максимума. Между ними расположена зона экологического оптимума. Представление о лимитирующем влиянии максимума наравне с минимумом ввел В. Шелфорд, сформулировавший закон толерантности: *лимитирующим может быть как минимальное, так и максимальное значение экологического фактора; диапазон между минимумом и максимумом определяет зону выносливости (толерантности) организма к данному фактору.*

Модель толерантности изображают в виде купола (рис. 3.2). Его центральная часть отвечает совокупности, оптимальной для данного вида напряженности экологических факторов, при которых условия существования наилучшие – это зона оптимума. Один край купола отвечает слишком низкой напряженности экологического фактора, другой – слишком высокой, это зоны пессимума. Чтобы выразить степень толерантности в экологии используют приставки «стено» (узкий) и «эври» (широкий). Существуют стенобионтные и эврибионтные виды, первые живут в условиях узкого, вторые – широкого диапазона фактора.



**Рис. 3.2.** Купола толерантности видов по отношению к температуре:

а – стенотермные холоднолюбивые виды; б – виды, обитающие в широком диапазоне температур; в – стенотермные теплолюбивые виды

Примером stenothermic холоднлюбивых организмов могут служить некоторые антарктические виды рыб, диапазон температур, в пределах которого они могут существовать, составляет всего 4 °С (от –2 до +2 °С). При более высокой температуре они погибают от теплового удара. Примером stenothermic теплолюбивых организмов служат коралловые рифы, ареал распространения которых ограничен изотермой воды 20 °С. Большинство обитателей океана – stenogalini, они обитают в узком интервале солености

Остановимся на описании главнейших экологических факторов, влияющих на распределение гидробионтов.

**Подводная освещенность.** Источником света в воде служит входящая на поверхность моря солнечная радиация, прямая и рассеянная. Подводная освещенность – величина непостоянная, меняющаяся от высоты солнца над горизонтом, что связано с географической широтой и временем года и суток; она зависит также от облачности, прозрачности вод, волнения, глубины и т. п.

Часть прямых солнечных лучей отражается от поверхности моря, причем тем в большей степени, чем меньше высота солнца над горизонтом. Отражение зависит от состояния поверхности моря; с усилением волнения оно увеличивается. Световой поток, проходящий сквозь толщу воды, ослабевает за счет поглощения и рассеивания, причем оба эти процесса протекают неодинаково для световых волн разной длины. Быстрее всего под водой исчезают красные лучи, глубже проникают зеленые и синие. На глубину до 3–5 м еще проникают прямые солнечные лучи, о чем говорят блики на дне; в спектральном составе света присутствуют оранжевые и желтые лучи, благодаря которым сохраняется многоцветье подводного мира. Глубже господствует рассеянная радиация: до 10 м исчезают лучи теплой части спектра, общая освещенность снижается более чем в 7 раз, на глубину 30 м проникает слабый сине-зеленый свет, общая освещенность снижается в 100 и более раз; все предметы кажутся серыми. К этому следует добавить, что с глубиной резко сокращается продолжительность светового дня.

Значение солнечного света как экологического фактора определяется, прежде всего, тем, что он необходим растениям для фотосинтеза. Освещенный солнцем слой называют фотической зоной. Глубже простирается многокилометровая толща вечной ночи и холода – афотическая зона. В фотической зоне энергия солнца приводит в действие два могучих процесса: продуцирование первичного органического вещества и нагревание подстилающей поверхности, которое приводит в действие тепловую машину атмосферной и океанической циркуляции. Для подводной растительности имеет значение не только количество, но и спектральный состав света. Споры зеленых водорослей лучше развиваются при желтом и красном свете и при длительном световом дне, у красных и бурых – при зеленом и голубом свете.

Физиологическим пределом распространения морских растений на глубину является точка компенсации: условие, при котором фотосинтез ассимилирует столько же органического вещества, сколько его расходуется при дыхании. Глубина этой точки зависит от величины подводной освещенности. В прозрачных прибрежных водах точка компенсации донной растительности

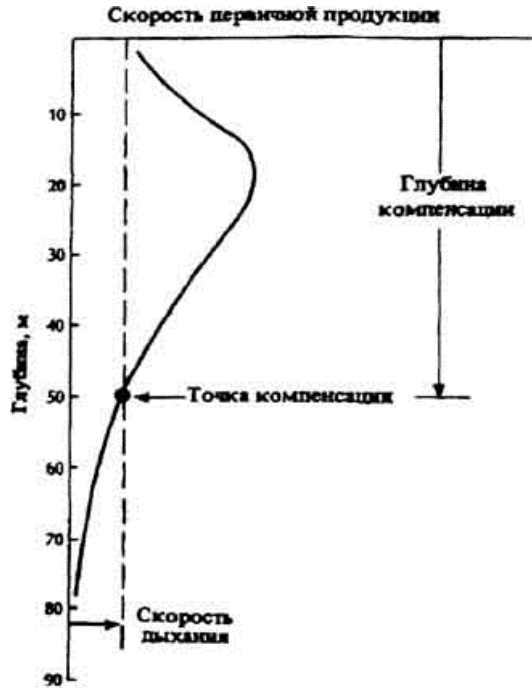
Рис. 3.3. Глубина распространения подводной растительности, обусловленная положением точки компенсации, по С. Нешiba

может опускаться на глубину 50 м (рис. 3.3); в открытой части океана точка компенсации фитопланктона располагается на глубине до 100 м. Следует отметить зависимость положения точки компенсации не только от количества света, но и от температуры воды: при одинаковой освещенности в теплой воде ее глубина увеличивается, в холодной уменьшается.

**Температура** влияет на самые важные функции жизни: обмен веществ (метаболизм) и размножение. Главный источник тепла в океане – солнечная радиация. Распределение температур воды, определяемое, прежде всего, величиной радиационного баланса, носит четко выраженный зональный характер (см. главу 5). Для большинства гидробионтов жизненно важными являются градиенты температуры  $5\div 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ , которые определяют их индивидуальное развитие и жизненные циклы. Эта закономерность позволяет выделять группы stenothermных видов, распространение которых ограничено изотермами  $5, 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Эти виды можно использовать в качестве индикаторов природных зон на поверхности океана.

В зависимости от широты места в поверхностной толще океана меняется не только абсолютное значение температуры, но и ход ее изменения в течение года. По этому признаку поверхностные воды океанов подразделяются на области умеренных широт со значительными изменениями температуры по сезонам и области, где в течение года изменения температуры незначительны. Это полярные широты, где температуры постоянно низкие и тропические широты, где температуры постоянно высокие. В целом водная среда характеризуется намного более ровным ходом температуры, по сравнению с наземной: большинство гидробионтов обитают в условиях, где температура не поднимается выше  $20\text{--}25\text{ }^{\circ}\text{C}$  и не опускается ниже  $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Исключение составляют условия литорали, на которую во время отлива в высоких широтах воздействуют крайне низкие зимние температуры, в тропических широтах – круглый год высокие.

Важное экологическое значение имеет сезонный ход температур. Он выражен в основном в поверхностных водах умеренных широт. В Северном полушарии лето жаркое, а зима холодная, амплитуда температур воды достигает  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Южное полушарие в целом холоднее и амплитуды температур воды



меньше, около 5 °С. Наряду с изменениями освещенности сезонный ход температур служит сигналом для начала важнейших жизненных циклов организмов: размножения, роста, начала миграции и т. п.

С глубиной температура воды в океане понижается до 1–2 °С и остается почти неизменной в придонном слое на всех широтах. Это вызывает эффект, подобный вертикальной поясности в горах. Между условиями жизни животных на глубине и в холодных водах полярных морей имеется определенное сходство. Например, в планктоне Берингова моря у поверхности распространена копепода *Eucalanus*; она же у экватора обитает на глубине 800 м. Черная гренландская акула в тропических водах у берегов Калифорнии обычна на глубине нескольких сот метров, а в арктических морях она обитает на мелководье.

Теплые и холодные течения вызывают биогеографические инверсии, например, под влиянием теплых вод Гольфстрима происходит проникновение бореальных видов в высокие арктические широты, вплоть до мурманского побережья Баренцева моря; холодное Лабрадорское течение у атлантического побережья Северной Америки, напротив, вызывает проникновение холодноводных видов далеко на юг.

**Соленость** морской воды – один из важнейших экологических факторов, контролирующий распространение морских организмов. Средняя соленость Мирового океана 35 ‰, что соответствует содержанию 35 г солей в 1000 г воды. Из общего состава солей 27 % приходится на долю хлористого натрия (NaCl), а остальные, главным образом, на соли магния, кальция и калия: хлориды (MgCl<sub>2</sub>), сульфаты (MgSO<sub>4</sub>, CaSO<sub>4</sub>, K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>), карбонаты (CaCO<sub>3</sub>). Перечисленные ионы являются главными, поскольку они составляют 99,99 % всех растворенных в морской воде минеральных веществ. Замечательным свойством морских вод является однородность состава. Это положение считается важнейшей закономерностью химии океана и формулируется следующим образом: в воде открытого океана, независимо от концентрации солей, количественные соотношения между главными ионами всегда одинаковы.

В Мировом океане уже на заре формирования биологического разнообразия установилось равновесие, поддерживающее постоянство химических условий жизни. Типичные морские обитатели весьма требовательны к солености, они стеногалинны. Колебания солености изменяют осмотическое давление в клетках гидробионтов, к чему они крайне чувствительны. Существование осмотических градиентов между клетками и окружающей средой создает опасность обводнения, вплоть до разрыва клеток, когда организм, приспособленный к жизни в воде с нормальной соленостью, попадает в пресную воду. По этой причине гидробионты, обитающие в водах с полной соленостью, не выносят опреснения. Снижение солености сопровождается резким качественным обеднением населения моря.

Гидробионты включают морскую воду как физиологический раствор в процессы метаболизма. Выход животных на сушу, в пресные воды сопровождался выработкой приспособлений, изолировавших их внутреннюю химическую среду. Но состав нашей крови по-прежнему напоминает о морском происхождении предков: несмотря на длительную эволюцию млекопитающих, в



том числе человека, кровь сохранила химическое сходство с соленостью морской воды. При большой потере крови жизнь человека можно поддержать на несколько часов, если ему сделать внутривенное вливание чистой морской воды.

География солености Мирового океана в общих чертах подчиняется закону широтной зональности (рис. 3.4). В открытом океане на ее изменения влияет количество атмосферных осадков, а также величина испарения: преобладанию осадков над испарением в умеренных широтах отвечает пониженная соленость, преобладанию испарения над атмосферными осадками в тропиках – повышенная. Соленость увеличивается при образовании льда, поскольку замерзает только пресная вода, а рассол из льда стекает в море. Речной сток вызывает опреснение вблизи берегов.

Гидробионтам для строения скелетов или покровов необходим кальций. Минерализация морских вод отличается от континентальных пониженным содержанием  $\text{CaCO}_3$  в связи с тем, что биологическое карбонатообразование является мощным насосом, откачивающим карбонаты из морской воды. Динамика  $\text{CaCO}_3$  в океане зависит от температуры и содержания ионов угольной кислоты ( $\text{HCO}_3^-$ ), которые растворяют карбонаты. В теплых водах наблюдается дефицит  $\text{HCO}_3^-$  и пересыщение  $\text{CaCO}_3$  (это акватории, где обитают коралловые рифы и моллюски с массивными раковинами). В холодных водах высоких широт и глубинах океана, где повышается содержание  $\text{HCO}_3^-$ , карбонат кальция в дефиците. Здесь у животных известковые скелеты редуцируются, и возрастает роль хитиновых покровов, а в глубинах океана известняковые отложения отсутствуют, потому что карбонатные частицы, опускаясь в холодные воды, постепенно растворяются.

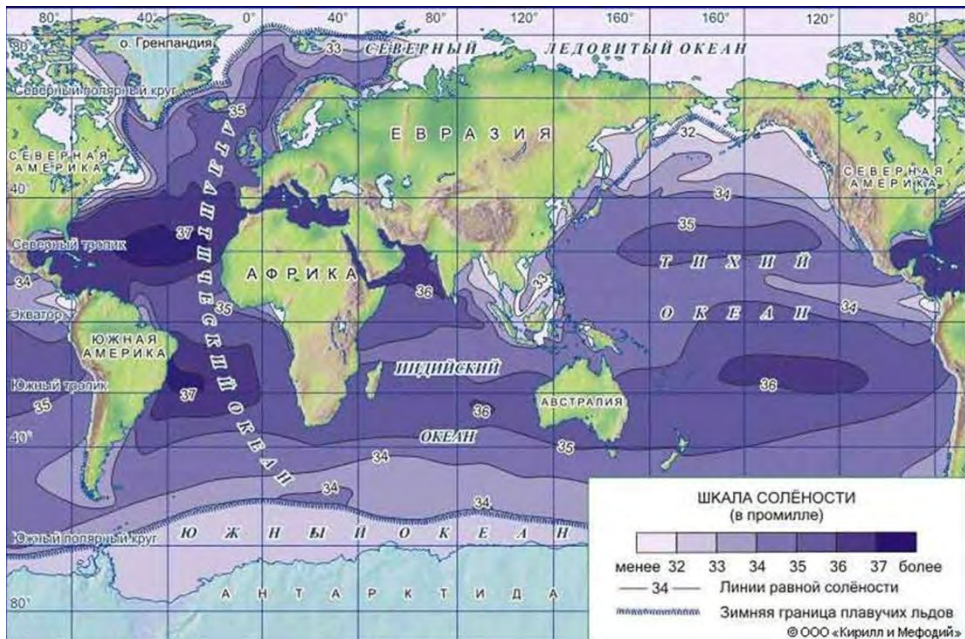
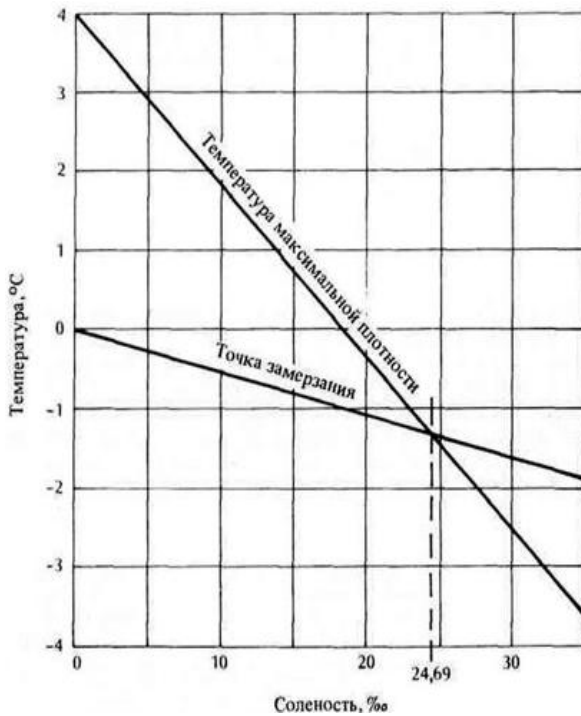


Рис. 3.4. Соленость поверхностной толщи Мирового океана (ресурсы Интернет)



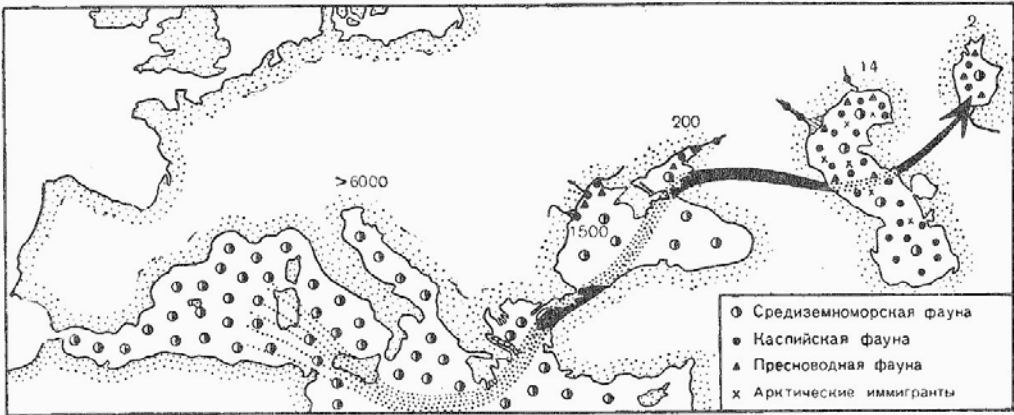
**Рис. 3.5.** Зависимость температуры замерзания и температуры максимальной плотности воды от солености; 24,69 ‰ разграничивает два типа вод: океанические и солоноватые морские, по С. Нешиба

Существенные физико-химические и биологические изменения происходят в морских водах, когда соленость опускается ниже 24,69 ‰. Этот рубеж известен под названием границы Книповича (рис. 3.5). Воды с соленостью выше названной величины принято считать настоящими морскими, ниже ее — солоноватыми. При зимнем охлаждении в них поразному идут процессы конвекционного перемешивания: в морских водах плотность воды прямо пропор-

циональна температуре, чем ниже температура, тем плотнее вода. В высоких широтах в течение всего холодного сезона охлаждающиеся поверхностные воды опускаются вниз; они несут кислород, что благоприятствует жизни на дне. Солоноватые воды ведут себя как пресные: наибольшей плотности они достигают при температуре около 4 °C, при дальнейшем понижении температуры плотность воды уменьшается, и они остаются на поверхности. Поэтому в солоноватых морях (на Балтике, Азовском море и др.) возникает зимняя стагнация вод, часто сопровождающаяся дефицитом кислорода и замором.

Граница Книповича является важным экологическим рубежом распространения гидробионтов. Примером может служить качественное обеднение средиземноморской биоты при ее переходе из вод с соленостью 37–38 ‰ в Черное (17–18 ‰) и Азовское (менее 10 ‰) моря (рис. 3.6). Качественное обеднение в солоноватоводных морях захватывает в первую очередь наиболее стеногалинную часть населения: радиолярий, сифонофор, кораллов, многие группы ракообразных, головоногих и многих брюхоногих моллюсков, иглокожих, оболочников, рыб. Количество средиземноморских видов в Черном море снижается в 4 раза, в Азовском — в 30 раз. Реки несут в море много питательных веществ, поэтому солоноватоводные бассейны, в частности, Черное и Азовское моря, утрачивая биоразнообразие, приобретают повышенную биологическую продуктивность.

Как уже было сказано, главные ионы составляют 99,99 % всех растворенных в морской воде минеральных веществ. Несмотря на то, что доля остальных веществ составляет ничтожную часть общей минерализации, они играют



**Рис. 3.6. Уменьшение биоразнообразия донных беспозвоночных по мере уменьшения солености при переходе из Средиземного моря в Черное и Азовское, по Л. А. Зенкевичу**

важную роль в биологических процессах. Речь идет о *биогенных веществах* и микроэлементах. К биогенным веществам относятся соединения фосфора, азота и кремния, без которых не могут развиваться никакие процессы жизнедеятельности. Роль биогенных элементов в природных водах аналогична роли удобрений в сельском хозяйстве. Благодаря биогенам морская вода, так же как почва, обладает замечательным свойством – плодородием, способностью обеспечивать рост и воспроизводство фитопланктона и фитобентоса.

Основной процесс, уменьшающий содержание биогенов в морской воде, – потребление их растениями. В пелагиали, когда растения (фитопланктон) «выедают» питательные соли, его развитие прекращается, что ограничивает развитие зоопланктона, функционирование экосистемы в целом затухает. С «дождем трупов» биогены оседают на дно. Воды, лишенные биогенов, становятся безжизненными. Регенерация биогенных веществ осуществляется преимущественно на больших глубинах в результате минерализации мертвого органического вещества бактериями. В зону фотосинтеза питательные соли возвращаются в местах подъема глубинных вод (апвеллинга).

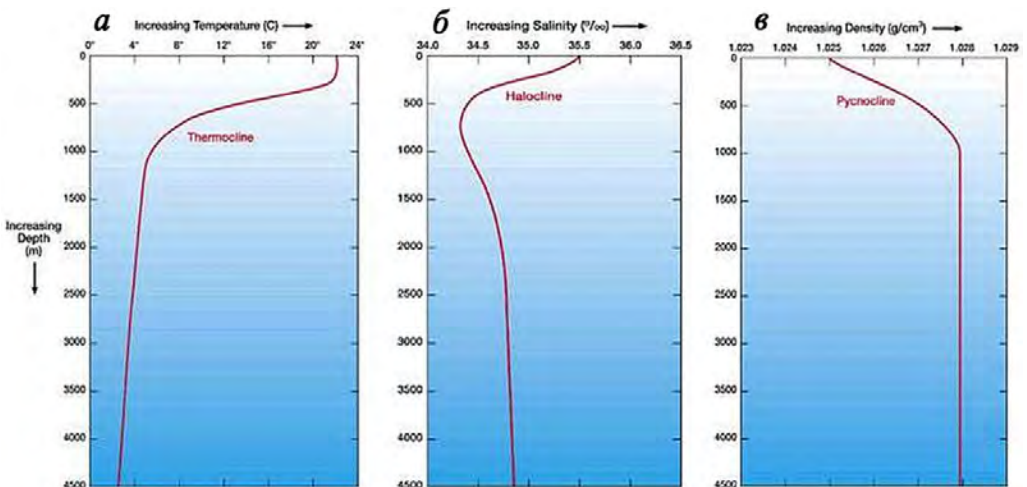
Микроэлементы (бром, иод, марганец, железо, медь, титан, бор, фтор, барий, литий, никель, кобальт, радий и др.) содержатся в морской воде в очень малых количествах. Несмотря на малые концентрации, их роль в жизни гидробионтов весьма значительна. Они участвуют в синтезе биологически активных веществ – витаминов и гормонов. Например, медь входит в состав дыхательного пигмента (гемоциана) многих беспозвоночных; ванадий участвует в дыхательном процессе оболочников; для развития диатомовых водорослей кроме кремния необходимо железо.

В морской воде содержится известное количество радиоактивных элементов, создающих так называемый естественный радиоактивный фон океана. Их количество резко увеличивалось после испытаний ядерного оружия, сброса радиоактивных отходов в море и т. п. В береговую зону поступают ядо-

витые соединения тяжелых металлов: свинца, ртути, мышьяка и др. Из-за способности гидробионтов концентрировать в своем теле вещества из слабых растворов употребление морепродуктов в пищу становится опасным для здоровья человека.

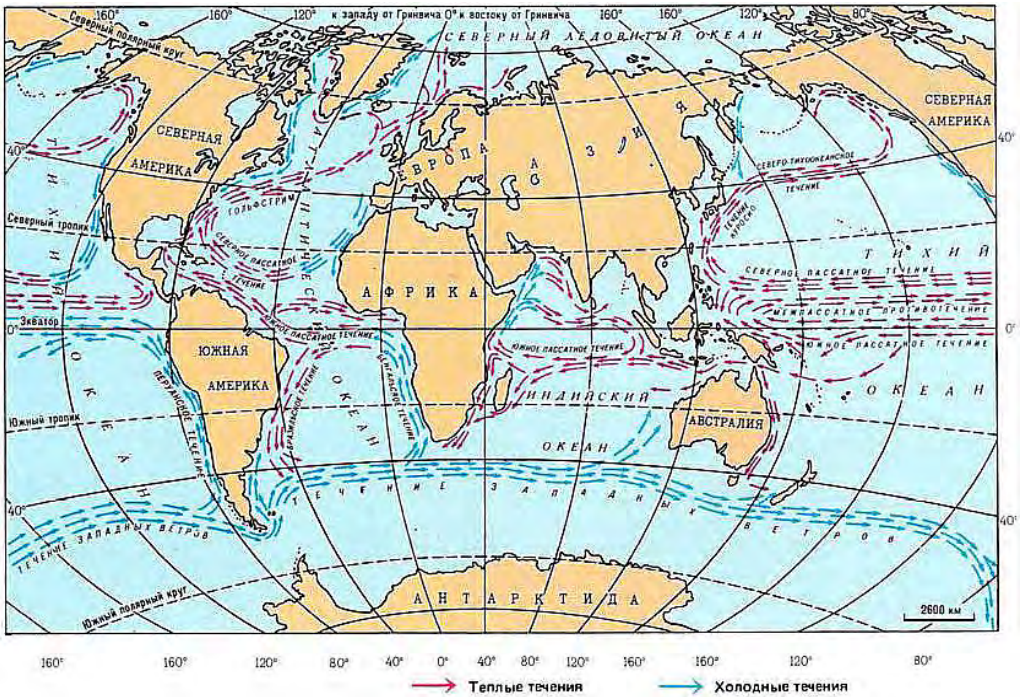
**Слой скачка** – резкий физико-химический градиент, отделяющий поверхностные воды от нижележащих. Повсеместно в океане наблюдается *термоклин* (рис. 3.7, а) – скачкообразное снижение температуры с глубиной. В высоких и умеренных широтах зимой термоклин не выражен. Точно также формируется слой скачка солености – *галоклин* (рис. 3.7, б). Совместное изменение этих важнейших океанологических параметров определяет плотностную характеристику стратифицированных вод – *пикноклин* (рис. 3.7, в). Учитывая важность температуры и солености как экологических факторов, понятно влияние слоя скачка на вертикальное распределение жизни.

Сезонный слой скачка особенно четко выражен летом в умеренных широтах. Так, у берегов Каспийского моря поверхностный слой хорошо прогревается, в то время как на глубине лежат холодные воды, сформировавшиеся в зимнее время. В штилевую погоду граница теплой и холодной воды располагается на глубине около 20 м. Она настолько резкая, что водолаз, находясь в теплом слое с температурой 20°C, может протянуть руку и опустить палец в холодный слой с температурой 5°C. Разница в плотности воды позволяет водолазу наблюдать слой скачка визуально, он становится видимым благодаря тому, что на него, как на жидкий грунт, оседают мелкие взвешенные частицы. Различная температура воды выше и ниже слоя скачка обуславливает особенности распределение географических элементов биоты. Например, Л. А. Зенкевич отмечает, что на Черном море в сублиторали преобладают неморальные и субтропические виды, а ниже слоя скачка, в элиторали – арктобореальные виды.



**Рис. 3.7. Обобщенная модель слоя скачка в Мировом океане:**  
а – термоклин; б – галоклин; в – пикноклин (ресурсы Интернет)

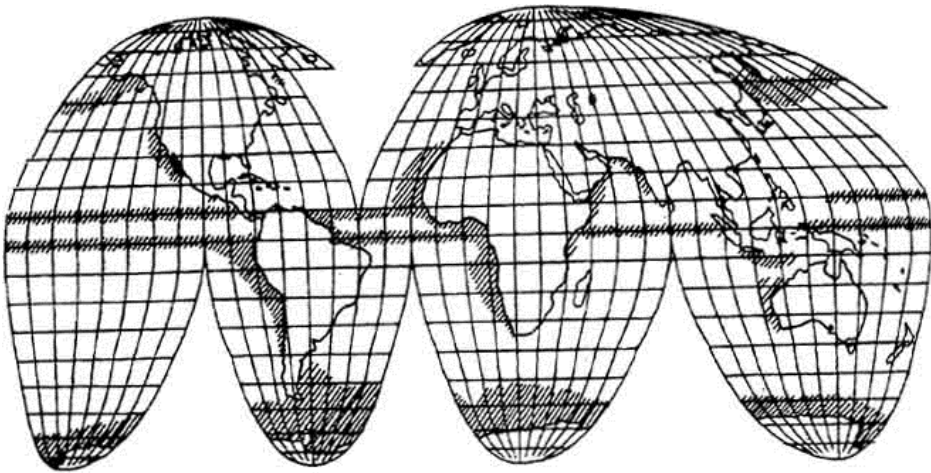




**Рис. 3.8.** Схема течений Мирового океана, стрелки указывают на формирование циклонических и антициклонических круговоротов (ресурсы Интернет)

Важными косвенно действующими экологическими факторами в Мировом океане является движение воды (течения, приливы и волновые процессы). Движение воды приносит биогенные соли и пищу, разносит зачатки организмов, способствуя их расселению, стимулирует жизнедеятельность сидячих форм гидробионтов, у макрофитобентоса движение воды усиливает процессы метаболизма и темпы размножения. Особую категорию представляют литогенные факторы (свойства грунта и рельеф дна), экологическая роль которых будет рассмотрена в последующих главах.

**Течения** образуют в океанах циклонические и антициклонические круговороты (рис. 3.8). В Северном полушарии по «правилу буравчика» циклоническое движение, направленное против часовой стрелки, вызывает *апвеллинг* – подъем глубинных вод, которые выносят к поверхности биогенные соли, определяющие высокую биологическую продуктивность акватории. Антициклонические движения по часовой стрелке вызывают *даунвеллинг* – погружение поверхностных вод, которые уносят на глубину биогенные соли. К областям антициклонических течений приурочены акватории бедные жизнью. В Южном полушарии действие «правила буравчика» меняется на противоположное: течения против часовой стрелки вызывают даунвеллинг, по часовой стрелке – апвеллинг.



**Рис. 3.9. Распределение областей апвеллинга и связанных с ними акваторий с повышенной биологической продуктивностью в Мировом океане, по Океанографической энциклопедии**

Особенно продуктивными являются области экваториального противотечения, Антарктического циркумполярного течения и «корней» пассатных ветров у западных краин материков в тропических широтах. К этой категории принадлежат апвеллинги тихоокеанского побережья Северной и Южной Америки, атлантического побережья Африки и северо-западного побережья Австралии (рис. 3.9).

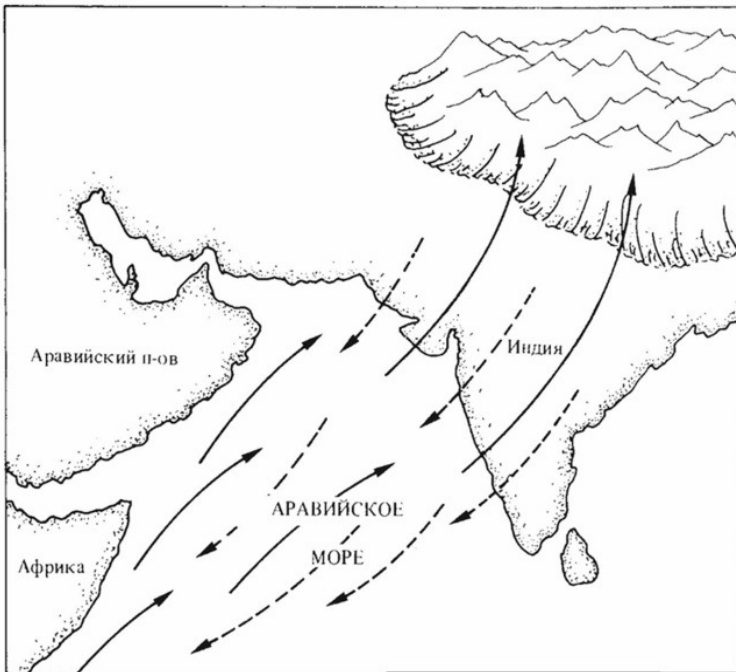
Стушения жизни обязаны прибрежным апвеллингам, возникающим под действием вдольбереговых течений. В Северном полушарии они возникают у берегов, расположенных слева от течений, направленных на север, у берегов, расположенных справа от течения, направленного на юг возникает даунвеллинг. Например, в Индийском океане в Аравийском море летний муссон вызывает северо-восточное течение вдоль берегов Африки. Зимой область высокого давления устанавливается над сушей. С ноября по март с суши в океан дует северо-восточный муссон, который поворачивает течение в противоположном направлении. Летний муссон вызывает у берегов Африки, у Сомали (берег слева), апвеллинг. В обогащенных биогенами водах бурно развивается жизнь, приходит рыба. Зимний муссон ведет к даунвеллингу, море становится пустынным (рис. 3.10).

В Южном полушарии соотношения ветер÷берег меняются на противоположные: апвеллинг вызывает течение, направленное на север, когда берег расположен справа, даунвеллинг – течение на юг, берег слева. У тихоокеанских берегов Южной Америки высокая продуктивность поддерживается Перуанским течением, несущим свои воды на север. Вода у берегов Перу относительно холодная, богатая кислородом и биогенами. Однако летом (в декабре – феврале) Перуанское течение становится менее интенсивным и тогда с запада

на юг проникают воды теплого экваториального противотечения, давая начало явлению Эль-Ниньо. Возникает даунвеллинг, биопродуктивность резко падает.

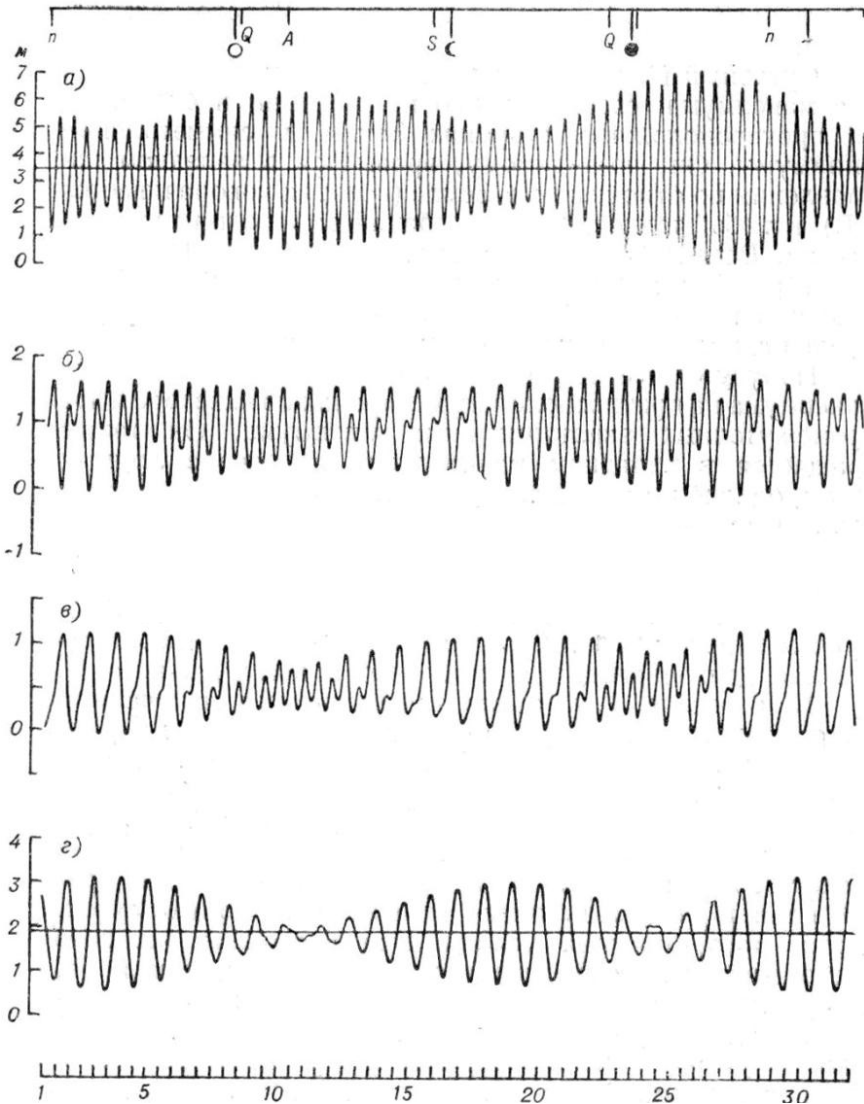
**Приливы**, вызывающие приливо-отливные колебания уровня моря, обуславливают формирование литорали. Это осушная зона (осушка) – часть береговой зоны, которая во время прилива находится под водой, а во время отлива осушается. Наиболее ярко биоценотическая система литорали выражена на берегах с четкими и значительными по амплитуде приливами. Окаймляя берега морей и океанов, литораль представляет собой интереснейшую для гидробиолога зону.

Причиной приливов является гравитационное взаимодействие Земли, Луны и Солнца, описываемое известным законом Всемирного тяготения. Наибольшее влияние на Землю оказывает более близкая к ней Луна. Во время новолуния и полнолуния действия Луны и Солнца, находящиеся с Землей на одной линии, усиливают друг друга, и возникает наиболее высокий (сизигийный) прилив. Когда Луна находится в первой или третьей четверти под прямым углом с Землей и Солнцем (фазы между ново- и полнолунием), действия Луны и Солнца гасят друг друга, и высота прилива минимальна. Такой прилив называют квадратурным.



**Рис. 3.10.** Схема муссонной циркуляции в Аравийском море (Индийский океан): сплошные стрелки – летний муссон, вызывающий апвеллинг у берегов Сомали, штриховые – зимний муссон, вызывающий даунвеллинг, по С. Нешиба

Однако ритмы и амплитуда приливов отнюдь не сводятся к простому отражению гравитационного равновесия. На рис. 3.11 показан ряд типичных кривых приливов для разных точек Мирового океана. В силу множества причин



**Рис. 3.11. Графики приливо-отливных колебаний уровня моря в ряде береговых станций для марта 1936 г., фазы луны:**

*n* – наибольшее северное склонение; *s* – наибольшее южное склонение; *Q* – прохождение луны через экватор; *A* – апогей луны; *P* – перигей луны;  
*a* – Иммингем (Великобритания); *б* – Сан-Франциско (США); *в* – Манила (Филиппины); *г* – Дон-Сон (Вьетнам), по Г. Дитриху



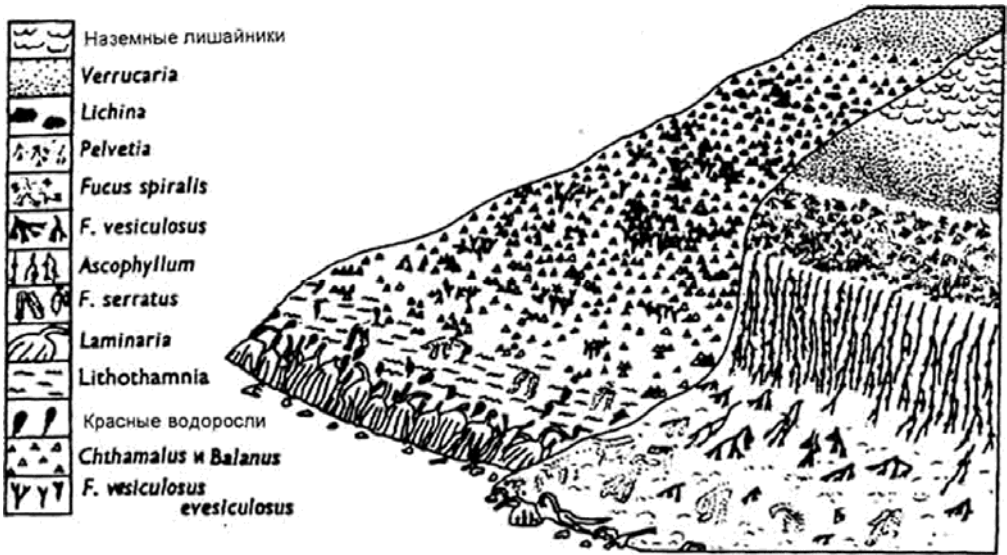


Рис. 3.12. Вертикальное распределение основных видов растений и животных на литорали скалистых берегов бореальных морей, на переднем плане участок берега, защищенный от прибоя, здесь вертикальное распределение сообществ четко выражено; на заднем плане открытый берег, где распределение сообществ континуально вследствие увлажнения заплесками волн, по А. J. Southward

характер прилива чрезвычайно изменчив и приведенные графики характеризуют их сложную ритмику. В отдельных прибрежных районах амплитуды приливов могут достигать 10 м и более (залив Фанди, Охотское море). Существуют моря (Средиземное, Черное, Каспийское и др.), где прилив составляет лишь несколько сантиметров и почти не ощущается. Здесь редуцированные биоценозы литорали формируются в узкой полосе берега, омываемого компактными волнами, в этом случае говорят о псевдолиторали.

Вертикальное распределение сообществ на литорали чутко реагирует на динамику приливных ритмов (рис. 3.12). На всем земном шаре основу населения литорали составляют представители нескольких систематических групп сравнительно невысокого систематического ранга: из животных – представители семейства Littorinidae, надсемейства Balanoidea, надсемейства Patelloidea, из водорослей – представители семейства Ulvaceae, Cladophoraceae, Fucaceae и др. В средней литорали организмы появляются из воды и снова погружаются в нее один-два раза в сутки.

Типичные литоральные организмы хорошо приспособлены к периодическому осушению. Двустворчатые моллюски и усоногие ракообразные плотно прикрывают створки раковин и крышки домиков, сохраняя воду для дыхания. Многие моллюски, усоногие и десятиногие ракообразные, многощетинковые черви могут дышать кислородом воздуха. При этом, как правило, способность к атмосферному дыханию лучше выражена у форм, живущих в верхних горизонтах литорали, чем у видов, живущих в нижних горизонтах.

У многих литоральных водорослей фотосинтез и дыхание могут успешно осуществляться в воздушной среде. В целом *эврибионтность* организмов – способность переносить большие колебания температуры, солености и др. – тем выше, чем более высокий горизонт они занимают.

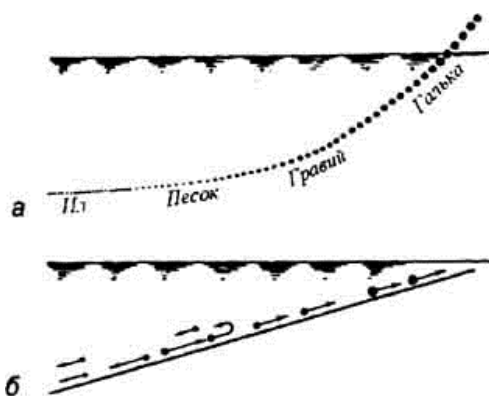
**Волновые процессы** играют роль важного косвенно действующего экологического фактора в береговой зоне моря. Волны и связанные с ними течения формируют профиль равновесия подводного берегового склона, перемещают, сортируют и неоднократно переоткладывают огромные массы рыхлых наносов. Перемешивание водной толщи до глубин, доступных действию волн, обуславливает относительную однородность физико-химических свойств прибрежных вод. На границе волнового воздействия устанавливается слой скачка – гидрологический рубеж, отделяющий поверхностные воды от более глубоких.

Волнение, направленное по нормали к берегу, вызывает поперечное перемещение наносов и их сортировку. Благодаря тому, что на мелководье вода движется в сторону берега быстро, но короткое время, она перемещает вверх по склону более крупные и тяжелые частицы. Движение воды от берега совершается медленно, но более длительное время, в результате вглубь моря уносятся мелкие частицы. Вследствие волновой сортировки наблюдается следующая картина распределения осадков по подводному береговому склону: у берега происходит накопление наиболее крупных частиц (валунов, гальки), с увеличением глубины размер частиц уменьшается. На глубинах, недоступных воздействию волн, откладывается выносимый из береговой зоны тонкий илистый материал (рис. 3.13).

Таким образом, формируются два различных биотопа: в верхней части подводного берегового склона в пределах активного воздействия волнового поля – биотоп подвижных песчаных и более крупных наносов, в нижней части, недосягаемой воздействием волн – биотоп илистых отложений. Все это накладывает свой отпечаток на условия и образ жизни донных организмов.

Распространение волн под косым углом к береговой линии обуславливает вдольбереговой поток наносов на пляже и подводном склоне. Вдольбереговой поток характеризуется следующими свойствами: емкостью (количеством материала, который мог бы переместиться за единицу времени, если бы запасы

наноса были бы неограниченными), мощностью (количеством материала, который реально перемещается за единицу времени) и насыщенностью



**Рис. 3.13. Волновая сортировка наносов:**

а – нормальная сортировка наносов; б – характер движения крупных, средних и мелких частиц: мелкие имеют тенденцию двигаться вниз по склону, крупные – только вверх, средние могут совершать колебательные движения, по О. К. Леонтьеву

(отношением мощности потока к его емкости). Поступление избыточного количества рыхлого материала, превышающего емкость потока, приводит к образованию разнообразных аккумулятивных форм рельефа, дефицит наносов вызывает размыв берегов.

**Геолого-геоморфологическое строение** является важным фактором смены экологических условий на морском дне. Ведущая роль в этом процессе принадлежит геолого-структурному строению окраины материков и дна океана, новейшим и современным тектоническим движениям. Тектонические структуры контролируют рельеф побережья, контур береговой линии, приглубость подводного склона и рельеф морского дна. В неоген-четвертичное время происходило унаследованное развитие *морфоструктур* от планетарных до локальных, это определило основные черты рельефа платформ и *орогенов*. Благодаря дифференцированным неотектоническим движениям на морском дне сформировались участки поднятий и депрессий. Особенности рельефа морского дна, обусловленные локальными поднятиями, представлены на рис. 3.14. В правой части профиль отображает поверхность шельфа, характеризующуюся сложным пересеченным рельефом. Относительная высота неровностей достигает 20–30 м. Далее рельеф дна становится более спокойным, хотя и здесь имеются отдельные холмообразные возвышенности, разделенные обширными пространствами выровненного дна.

На дне морских мелководий неотектонические движения приводят к четкой локализации участков осадконакопления и абразии. Коллекторами рыхлого материала служат региональные и локальные тектонические депрессии. На месте унаследованных поднятий образуются положительные формы рельефа, происходит размыв дна, обнажение коренных пород, формирование абразионно-скульптурного рельефа.

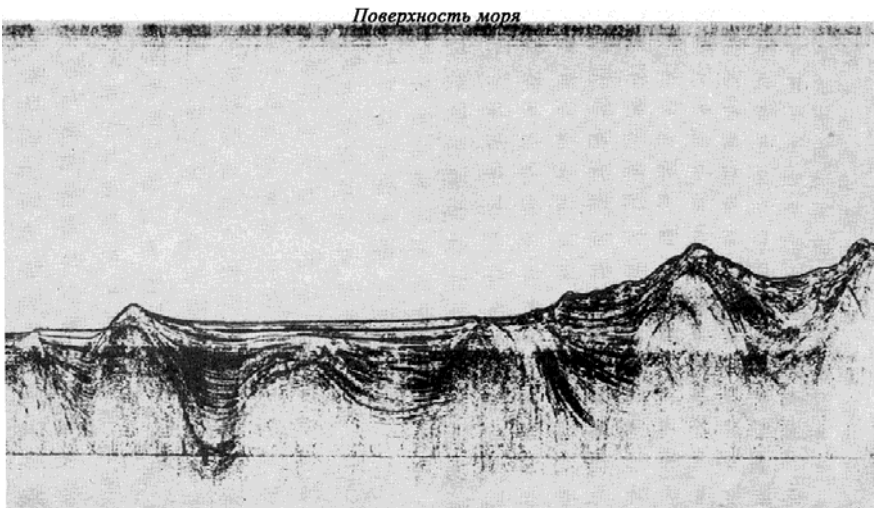


Рис. 3.14. Разрез дна по сейсмоакустическому профилю: глубина моря около 200 м, разрез дна по породам достигает 300–400 м (Объединение «Южморгео», Геленджик)

В результате на материковых окраинах в соответствии со знаком неотектонических движений образуются два основных типа подводных ландшафтов, со свойственными им биотопами и сообществами гидробионтов. При аккумуляции осадков и седиментационного выравнивания тектонических депрессий возникают аккумулятивные ландшафты с рыхлыми песчано-илистыми грунтами и сообществами закапывающихся в грунт гидробионтов. На месте структур, испытывающих поднятие, формируются абразионные ландшафты, характеризующиеся обнажением коренных пород, пересеченным рельефом и сообществами гидробионтов-обрастателей.

### 3.2. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Биотическими, т. е. живыми факторами, являются отношения организмов между собой. Гидробионты связаны в сообществах помимо процессов питания и размножения, другими многообразными прямыми и косвенными взаимодействиями. Это могут быть механические воздействия друг на друга; изменения одними организмами условий существования других; обмен веществ через водную среду и т. д. Удивительная целесообразность в строении каждого организма, взаимная приспособленность к совместному существованию есть результат длительной эволюции и естественного отбора в процессе борьбы за существование. Биоэволюция всегда носит адаптивный (приспособительный) характер. Организмы, приспосабливаясь к абиотической и биотической среде, меняются внешне и внутренне, становятся экологически устойчивыми, приобретают четкие экологические границы.

Назовем основные виды биотических взаимоотношений: конкуренция, биотрофия, хищничество, паразитизм, комменсализм, симбиоз, взаимопомощь, квартиранство, аллелопатия.

*Конкуренция* – соперничество, связанное с борьбой за существование, за доминирование, за пищу, за пространство и другие ресурсы между организмами одного вида (внутривидовая конкуренция) или разных видов (межвидовая конкуренция). Конкуренция повышает интенсивность естественного отбора, в результате гидробионты освоили разнообразные жизненные пространства в водной толще океана и на его дне. Своеобразным видом конкуренции для донных сообществ в океане является борьба за место: *сесильные сестонифаги* (серпулиды, моллюски, губки, баянусы и др.), не испытывая недостатка в пище борясь за место, обрастают каменистый субстрат несколькими слоями нарастая друг на друга.

*Биотрофия* – питание одних организмов другими, что составляет основу биотических взаимоотношений. Моделью таких отношений являются трофические цепи, вначале которых стоят растения-автотрофы, аккумулирующие солнечную энергию в процессе фотосинтеза. Последующий ряд образуют животные-гетеротрофы (консументы), сначала растениеядные, а затем хищные разного порядка. Завершающим звеном трофической цепи являются *детритофаги*, питающиеся детритом (органической пылью). Накапливающийся в донных осадках детрит подвергается минерализации и с восходящими потоками воды в процессе апвеллинга биогенные соли выносятся к поверхности океана, где служат источником питания для фитопланктона и макрофитов.



Формами биотрофии представляются следующие виды взаимоотношений: хищничество, паразитизм, комменсализм, симбиоз.

*Хищничество* – питание одних животных другими, в толще океана это наиболее распространенный тип взаимоотношений. Обычно оно начинается с поедания зоопланктона консументами второго порядка – как мелкими рыбами, так и очень крупными (китовая акула), а также млекопитающими (синий кит). Далее трофическую цепь образуют консументы более высокого порядка.

*Паразитизм* – отношения между видами, при которых виды-паразиты живут за счет питания тканями или соками вида-хозяина.

*Комменсализм* (сотрапезничество, нахлебничество) – взаимоотношения между двумя видами, когда один вид питается за счет другого, не нанося ему никакого ущерба. Например, между жгутищих щупальцев крупных тропических актиний прячутся рыбки-клоуны (рис. 3.15). Они не покидают своих защитниц даже, если актинию вынуть из воды. Рыбки полезны актиниям, так как освобождают их от паразитов и очищают воду от остатков пищи. Они привлекают охотящимися за ними рыб, которые, увлекшись погоней, сами становятся добычей актинии. Рыбки-клоуны не подвержены яду актиний, они находят между щупальцев убежище и пищу.

*Симбиоз* – тесное сожительство организмов, которое является необходимым и полезным для обоих партнеров. Самые богатые сообщества в океане – коралловые рифы обязаны высокой продуктивностью симбиозу полипов с одноклеточными водорослями зооксантеллами (рис. 3.16). Водоросли днем фотосинтезируют, снабжая полип пищей; ночью полипы вытягивают щупальца и ловят планктон. Переваривая пищу, полипы в свою очередь снабжают водоросли биогенными солями.

*Взаимопомощь* – форма отношения, когда каждая из взаимодействующих особей получает определенные выгоды от партнера. Например, к рыбкам-санитарам, обитающим в коралловых рифах, приплывают стаи крупных рыб для санитарной обработки. Об этом свидетельствует то, что желудки рыбок-



Рис. 3.15. Актиния и рыбки-клоуны (*Amphiprion*) (ресурсы Интернет)

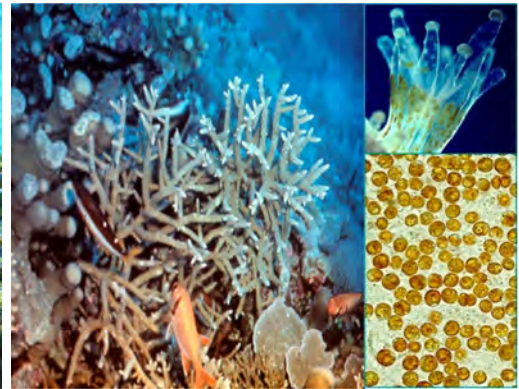


Рис. 3.16. Рифостроящие кораллы представляют симбиоз полипов с одноклеточными водорослями зооксантеллами (ресурсы Интернет)



**Рис. 3.17. Рыбка-санитар и её пациент (ресурсы Интернет)**

санитаров наполнены паразитическими ракообразными и кусками кожи рыб, пораженной бактериями. Можно наблюдать, как крупные хищные рыбы широко открывают рот и терпеливо ждут, пока «санитары» не почистят им зубы (рис. 3.17).

*Квартирантство* – совместное существование организмов разных видов, не связанных между собой трофическими отношениями. Например, заросли водорослей и кораллов используются в качестве укрытия многими гидробионтами. Для крупных форм такое сожительство безразлично, а для мелких – спасительно. Морской конек-тряпичник, обитающий в Саргассовом море, благодаря своеобразной формы тела адаптировался, чтобы прятаться сре-

ди водорослей (рис. 3.18). Другой пример, между длинными ядовитыми иглами морского ежа-диадема прячутся маленькие анчоусы. У этих рыбок выработалась даже необычная манера плавать вниз головой, чтобы было удобнее входить между иглами ежа спасаясь от хищников.

*Аллелопатия* – взаимоотношение гидробионтов посредством их жизненных выделений, которые могут носить положительный и отрицательный характер. Обнаружено, что многие бактерии, водоросли и беспозвоночные выделяют в воду разнообразные органические вещества, необходимые или губительные для жизни других организмов. Сообщество выступает в роли открытой физиологической системы, охватывающей бактерии, простейших, водоросли, беспозвоночных и др., в которой между организмами осуществляется обмен веществ прямо через воду. Например, ряд организмов не способен к синтезу витамина В<sub>12</sub>, в то время как другие виды водорослей или бактерий синтезируют его



**Рис. 3.18. Морской конек-тряпичник среди саргассовых водорослей (ресурсы Интернет)**

**Рис. 3.19. Явление «красного прилива», обусловленное массовым развитием динофлагеллят (ресурсы Интернет)**



в избытке и выделяют в воду, откуда нуждающиеся в витамине организмы его усваивают. Примером отрицательного химического воздействия является «красный прилив» –

массовое развитие динофлагеллят, что часто наблюдается у берегов Флориды и в других тропических и экваториальных акваториях (рис. 3.19). В этих водах рыбы гибнут от токсичных выделений пиррофитовых водорослей. Другим примером может служить отрицательное влияние прижизненных выделений корковых известковых красных водорослей на возобновление ламинарии. В Японском море заросли ламинарии являются объектом промысла, в местах, где заросли полностью истребляются, каменистый грунт покрывается корковыми известковыми красными водорослями. Их выделения губительны для спор ламинарии, оседающих на дно, это препятствует восстановлению зарослей.

В результате естественного отбора под влиянием абиотических и биотических факторов гидробионты освоили всё жизненное пространство Мирового океана, образовав единую экологическую систему.

## МИРОВОЙ ОКЕАН КАК ЕДИНАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА



Океаны и моря образуют общее водное пространство – океаносферу. Биологическое разнообразие гидробионтов обуславливает непрерывность жизни в океане, его биологическую континуальность. Экологические градиенты среды обитания гидробионтов обуславливают дискретность океаносферы. Арена жизни в океане подразделяется на систему *экохор* разной размерности, от глобальных до местных топологических. Трофические взаимосвязи позволяют объединить биоценозы в единую экологическую систему Мирового океана. Ниже обсуждаются подразделения арены жизни в океане, особенности экологических ниш, способы питания и трофические связи, определяющие целостность океанической экосистемы.

### 4.1. ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ АРЕНЫ ЖИЗНИ В ОКЕАНЕ

По условиям обитания в Мировом океане выделяют *пелагиаль* (толщу вод) и *бенталь* (дно океана). Пелагиаль подразделяют на области: *неритическую* (прибрежную) и *океаническую* (воды открытого океана). По вертикали в пелагиали выделяют активную фотическую зону (*эпипелагиаль*) и глубоководную афотическую зону. Бенталь в зависимости от глубины делят на *шельф* – дно морских мелководий, *батталь* – материковый склон и *абиссаль* – ложе океана (рис. 4.1).

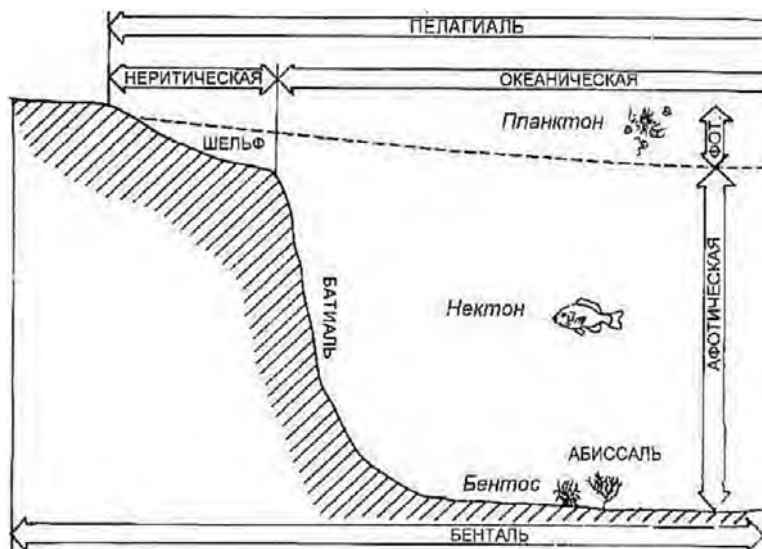
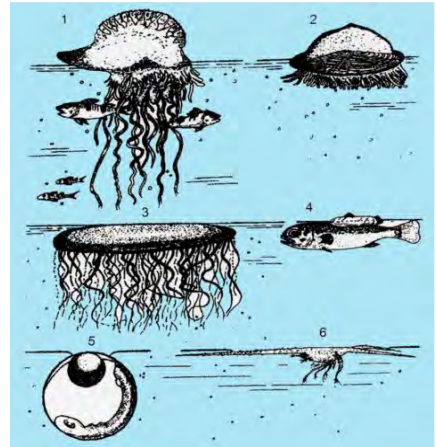


Рис. 4.1. Основные подразделения арены жизни в океане (ресурсы Internet)





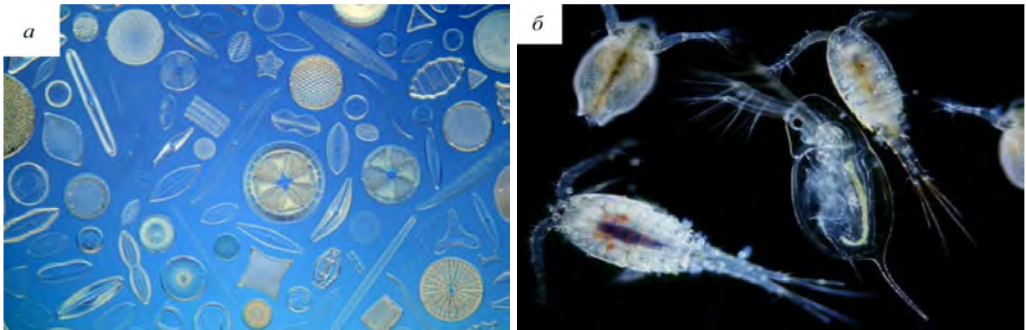
**Рис. 4.2. Обитатели основных подразделений арены жизни в океане: планктон (фотическая зона пелагиали), нектон (пелагиаль) и бентос (дно океана) (ресурсы Интернет)**



**Рис. 4.3. Обитатели поверхности раздела океана и атмосферы:**  
 1 – физалия, или португальский кораблик, и сопутствующие ей рыбки номеус; 2 – парусник; 3 – медуза-порпита; 4 – малек кефали; 5 – икринка кефали; 6 – личинка краба, по Ю. П. Зайцеву

По образу жизни водные организмы объединяют в три группы: *планктон*, *нектон* и *бентос* (рис. 4.2). Их краткая характеристика приводится ниже. Особую группу представляют выделенные Ю. П. Зайцевым сообщества верхнего миллиметра фотической зоны пелагиали (рис. 4.3). Это *плейстон* – совокупность организмов, плавающих на поверхности воды, и *нейстон*, к которому относятся организмы, прикрепляющиеся к поверхностной пленке сверху и снизу (по этому признаку последний, в свою очередь, также подразделяется на *эпинеuston* и *гипонейстон*). Поверхностная пленка океана хорошо освещается солнцем, в том числе биологически активными инфракрасными и ультрафиолетовыми лучами; она насыщена кислородом. Свыше 90 % беспозвоночных и рыб используют поверхностную пленку как своеобразный инкубатор для откладывания икры и выращивания молоди.

**Основные экологические группы морских организмов.** *Планктон* – как правило, мелкие свободно дрейфующие организмы растительного (фитопланктон) и животного (зоопланктон) происхождения (рис. 4.4). В состав фитопланктона входят одноклеточные водоросли, в основном диатомовые, а также пиррофитовые, золотистые и др.; в состав зоопланктона – главным образом мелкие ракообразные, икра и личинки многих рыб и беспозвоночных. К зоопланктону относятся и такие сравнительно крупные животные, как медузы. Малоподвижность зоопланктона относительна. Ракообразные *планктонеры* (эффаузииды, копеподы, мизиды и др.) совершают вертикальные суточные миграции амплитудой до 100 м, приближаясь к поверхности в темное время суток и уходя на глубину в светлое время.

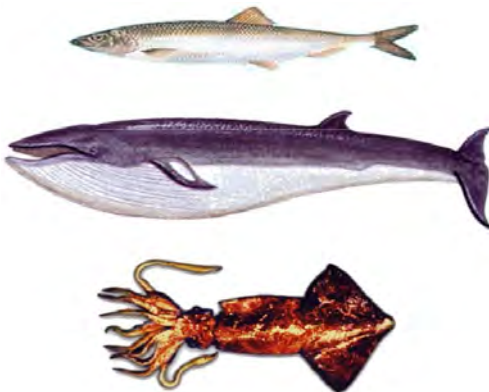


**Рис. 4.4. Планктон:**

*а* – фитопланктон, диатомовые водоросли; *б* – зоопланктон (ресурсы Интернет)

У организмов зоопланктона развились замечательные приспособления для того, чтобы без большой затраты усилий легко держаться в определенном слое воды. При помощи различных выростов, щетинок организмы сильно увеличивают поверхность своего тела, что повышает их плавучесть. Жир, который накапливается в тканях зоопланктона, также увеличивает их плавучесть. Благодаря жиру зоопланктон обладает высокой питательностью. На пелагических пастбищах быстро нагуливают вес и рыбы, и киты – самые крупные животные на нашей планете. В открытом океане нет другого способа спрятаться, кроме того, чтобы стать невидимым. Организмы зоопланктона как правило прозрачны, как кусочки хрустала, и часто только их глаза из-за наличия пигмента, без которого невозможно зрение, выдают их присутствие.

По способу питания большинство зоопланктонеров – фильтраторы. Они извлекают мельчайшие частицы с помощью сети щетинок, активно прогоняя через них воду. Их основная пища – диатомовые водоросли. Копеподы, например, отличаются чрезвычайной прожорливостью и быстро очищают воду от фитопланктона, даже при очень большом его количестве. Для удовлетворения суточного рациона зоопланктонеры отфильтровывают около  $100 \text{ км}^3$  воды в сутки. Вся зона планктона в океане, как указывал В. Г. Богоров, отфильтровывается всего за 20 суток.



*Нектон* – активные пловцы, обитающие в пелагиали. К ним относятся рыбы, млекопитающие (китообразные, ластоногие), некоторые пресмыкающиеся (морские змеи и черепахи), головоногие моллюски (кальмары и др.). В процессе эволюции жизненные формы нектона приобрели веретенообразную обтекаемую форму тела (рис. 4.5).

**Рис. 4.5. Нектон (сверху вниз): макрель – рыба, кит – млекопитающее, кальмар – головоногий моллюск, по Ч. Дрейку**

**Рис. 4.6. Представители глубоководных рыб (ресурсы Интернет)**



Для большинства видов nekтона характерны миграции, которые происходят, обычно, в определенные сроки, заложенные в генетическом коде организма. Следуя жизненным циклам, представители nekтона в течение года совершают длительные миграции. Миграции многих рыб, угрей, черепах оцениваются в тысячи морских миль. Миграции бывают нагульные (кормовые) и нерестовые (для размножения). Характерными представителями мигрантов являются тихоокеанские лососевые, молодь которых покидает реки прибрежных районов Азии и Северной Америки, кормится в водах умеренного пояса Тихого океана и возвращается к родным берегам, чтобы воспроизвести потомство и погибнуть. Подобные перемещения свойственны также сайре, осуществляющей в Северной части Тихого океана дважды в год длинный путь от юга Японских островов к Курильским на нагул и обратно на нерест. У китов детеныш рождается зимой в теплых тропических водах, а на откорм стада китов устремляются на богатые летние пастбища далеко на север в воды Берингова и Чукотского морей.

От нижней границы эпипелагиали до абиссали океан населяют глубоководные рыбы, число видов которых достигает 2000 (рис. 4.6). Они обладают телескопическими глазами, органами свечения и т. д. Самой распространенной глубоководной рыбой является светящийся анчоус, также известны фонареглазые бразильские светящиеся акулы, удильщики и некоторые виды бельдюг.

*Бентос* – организмы, обитающие на дне: фитобентос (растения) и зообентос (животные). Наиболее богаты и разнообразны сообщества на дне морских мелководий, где гидробионты занимают множество *экологических ниш* (рис. 4.7). С биотопом скал и камней связаны литофильные гидробионты, составляющие 75 % от общего числа видов, с биотопом песчано-илистых грунтов связаны псамо- и пелофильные гидробионты – 20 % и только 5 % ведут некто-бентический образ жизни.

**Рис. 4.7. Основные местообитания на дне морских мелководий и связанные с ними группы организмов:**

1 – литофильные организмы обрастатели (сессильный бентос);  
2 – сверлящие формы; 3 – закапывающиеся формы (инфауна);  
4 – свободнолежащие формы; 5 – бродячие формы; 6 – некто-бентос (плавающие у дна формы), по С. А. Зернову



К числу приспособлений к жизни на дне относятся способность прирастать к твердому субстрату, наличие корнеподобных выростов для закрепления в мягком грунте, приспособления, которые позволяют перемещаться в толще грунта и по поверхности дна. В то же время такие животные, как донные рыбы, ракообразные и некоторые моллюски могут предпринимать перемещения, отрываясь от дна. Эта группа организмов относится к некто-бентосу.

Огромные запасы пищи в океане представлены взвешенными в воде частицами (сестоном): мелкими живыми организмами и тонкой органической взвесью (детритом). Поэтому господствующую трофическую группу донных организмов представляют *фильтраторы* – беспозвоночные *сестонофаги*, главным образом *детритофаги*. Детрит образно можно назвать органической пылью, которая парит в толще воды и медленно оседает на дно. Большое количество детрита, преимущественно растительного происхождения, выносятся с суши речным стоком. В связи с этим особенно богатые сообщества детритофагов формируются на дне материковых окраин. В открытом океане детрит представляет собой «дождь» продуктов жизнедеятельности пелагических организмов. Он служит основой питания гидробионтов абиссальных глубин. В открытом океане существует тесная корреляционная зависимость между распределением биомассы, продуцируемой в эпипелагиали, и биомассой бентали: акваториям с высокой продуктивностью соответствуют участки с повышенной биомассой донных детритофагов.

Приведем характеристику основных биотопов морских мелководий и связанных с ними сообществ гидробионтов.

**Биотоп каменистых грунтов**, с ним связаны сообщества литофильных гидробионтов обрастателей, они представлены сессильными формами. Среди фитобентоса – это зеленые, бурые и красные водоросли (макрофиты). Водоросли прикрепляются к грунту подошвой или похожими на корни выростами (ризоидами), выполняющими роль якоря, прочно удерживающего слоевище на месте (рис. 4.8).

Среди зообентоса – это беспозвоночные животные: губки, стрекающие, черви серпулиды, двусторчатые моллюски, ракообразные (см. гл. 2).

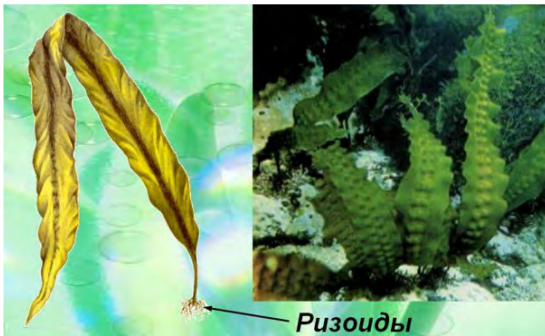
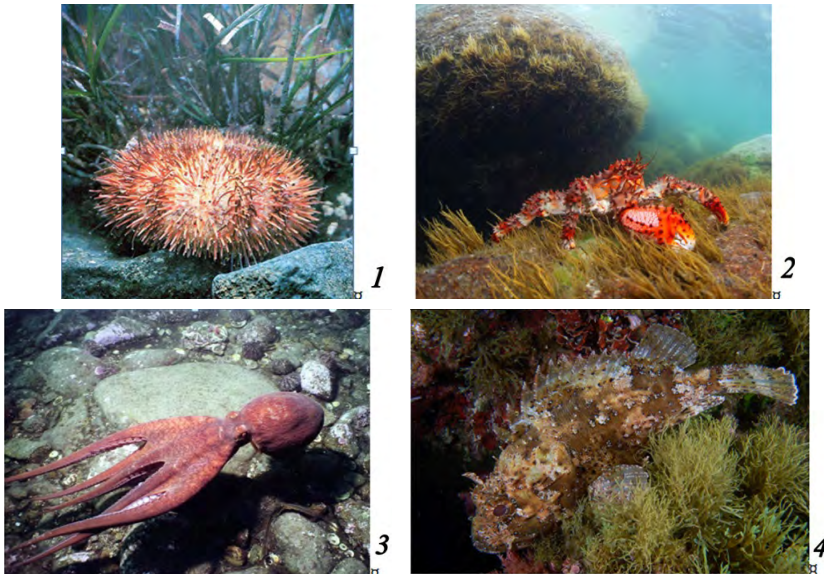


Рис. 4.8. Бурая водоросль Ламинария (ресурсы Интернет)



Рис. 4.9. Образец породы с моллюсками-камнеточцами (ресурсы Интернет)





**Рис. 4.10. Малоподвижные формы, обитающие в зарослях сессильных гидробионтов:**

1 – морской ёж; 2 – краб; 3 – осьминог; 4 – ёрш (ресурсы Интернет)

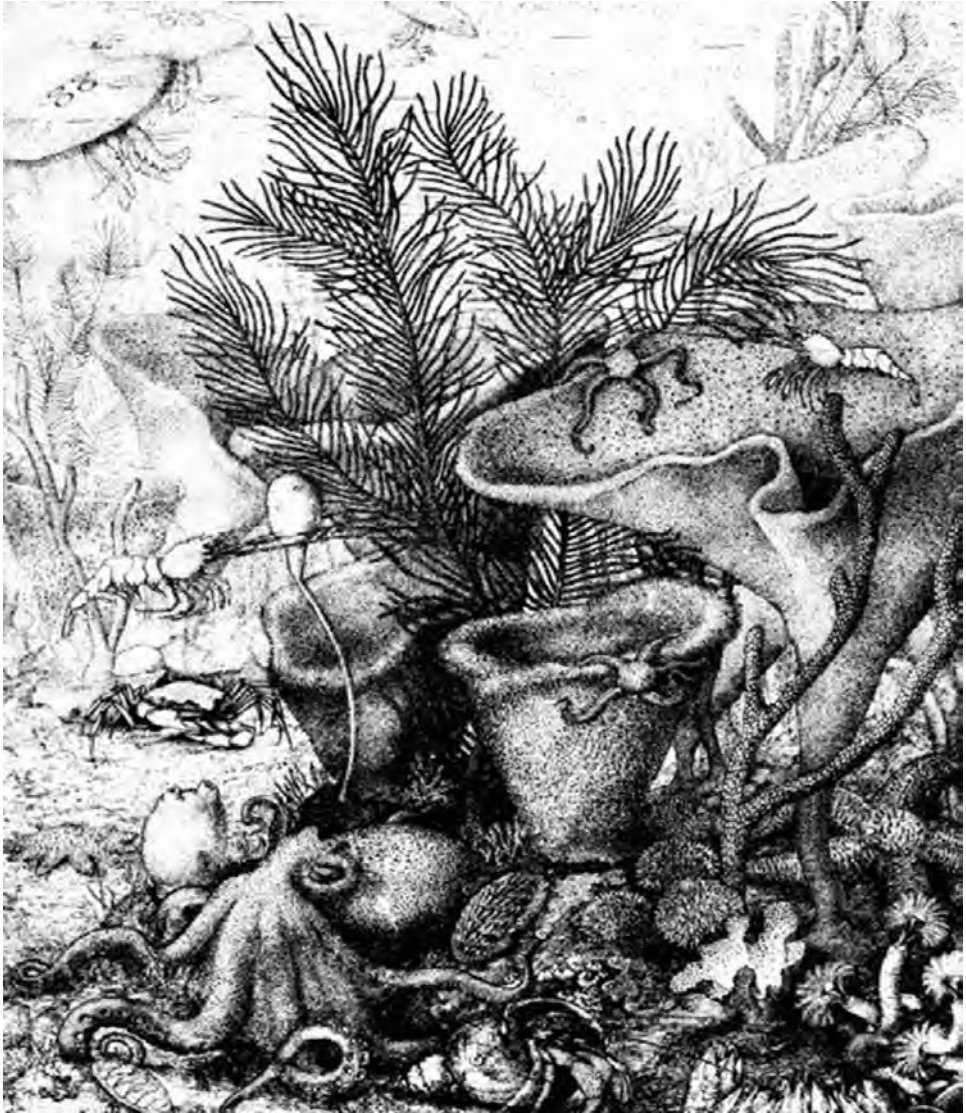
Особую группу обитателей каменистых грунтов составляют камнеточцы. К ним относятся некоторые черви, ракообразные, морские ежи, но наибольшее значение в разрушении каменных пород имеют двустворчатые моллюски *Pholadidae*. На переднем конце раковины у них располагаются ряды крепких зубчиков, выполняющих роль резца. Моллюски-литофаги внедряются в каменистый грунт и поверхность камней оказывается так источенной, что напоминает пчелиные соты (рис. 4.9).

В зарослях сессильных гидробионтов скрываются мелкие рыбы и обитают малоподвижные формы животных: ползающие, бродячие, скрывающиеся в засаде и др. (рис. 4.10).

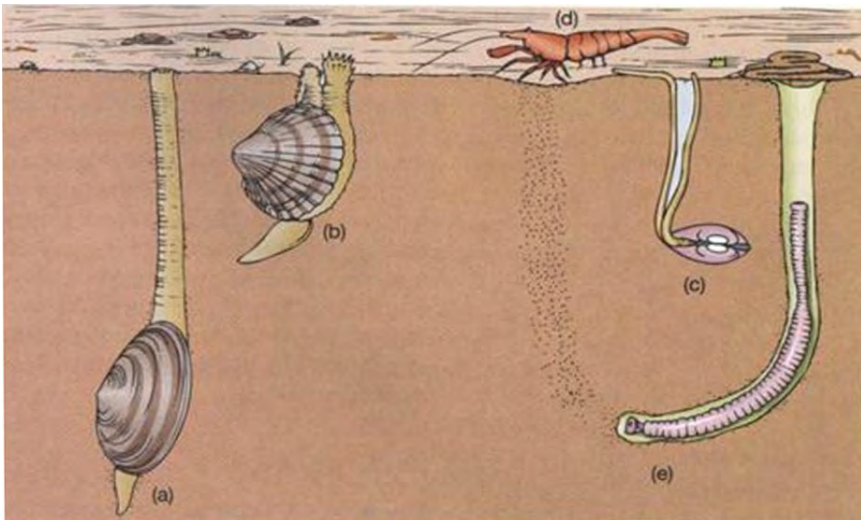
Морские ежи (см рис. 4.10-1) ползают по дну, соскребавают микроорганизмы, собирают мелкие частицы пищи или объедают слоевища водорослей. Широко распространенной бродячей формой являются крабы (см. рис. 4.10-2). Они настоящие санитары моря, подбирают и поедают всевозможные гниющие остатки. Осьминогов (см. рис. 4.10-3) называют приматами моря. Для них характерна забота о потомстве. Самка устраивает гнездо на мелководье, где откладывает яйца, и ухаживает за ними. Излюбленной пищей осьминогов являются крабы. Ерши – плохие пловцы, обычно они прячутся в засаде, поджидая добычу (см. 4.10-4).

Обитатели биотопа скал и камней образуют биоценозы богатые по составу и сложные по структуре. Образное описание прибрежного сообщества у Командорских островов приводит Е. Ф. Гурьянова (рис. 4.11). Она пишет, что громадные, достигающие нескольких десятков метров (максимум до 300 м) бурые водоросли макроцистис, нереоцистис, ламинарии и др. образуют густые

подводные леса, поднимающиеся до поверхности моря с глубины 20–30 м. В этих зарослях скрывается богатейшая фауна морских беспозвоночных, среди них держатся котики и морские бобры, питающиеся этой фауной. Ниже, на глубине 40–60 м, заросли водорослей сменяются колониями мягких кораллов, губок, окрашенных в яркие и разнообразные цвета. В состав зарослей входят также роскошные актинии, мшанки, асцидии. Животные иногда сидят в несколько слоев, образуя толстый живой сплошной покров на скалах. Ризоиды водорослей сплошь усажены сидячими формами: мшанками, губками,



**Рис. 4.11.** Группировка губок, восьмилучевых кораллов, гидроидов и др. в южной части Охотского моря, по Атласу беспозвоночных Охотского моря



**Рис. 4.12. Гидробионты, зарывающиеся в грунт:**

а, b, с – двустворчатые моллюски; d – креветка *Crangon*; e – кольчатый червь пескожил (ресурсы Интернет)

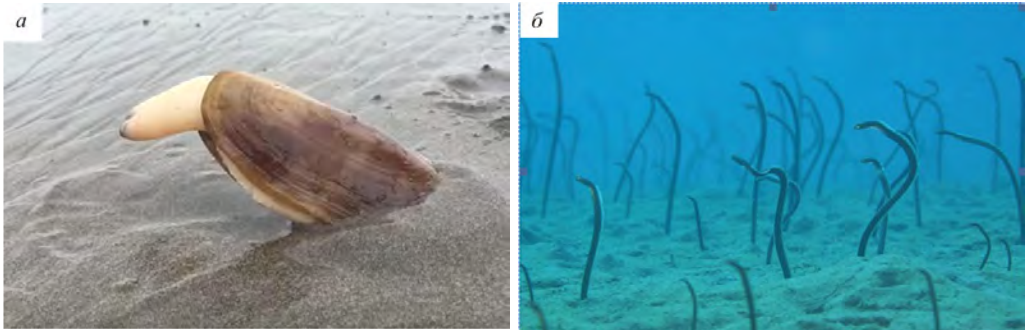
актиниями, асцидиями, серпулидами и др. Под камнями – клубки червей, голотурии, рачки и пр. И все это в громадном количестве.

**Биотоп песчано-илистых грунтов**, с ним связаны псамо- и пелофильные гидробионты, обитающие в толще рыхлого грунта (инфауна), представленные червями (полихетами), двустворчатыми моллюсками, некоторыми морскими ежами, ракообразными и рыбами (рис. 4.12). По способу питания – это в основном грунтоеды и фильтраторы.

Кольчатые черви полихеты обладают способностью питаться грунтом используя находящиеся в нем частицы мертвого органического вещества. Они совершают большую работу по биологическому преобразованию (биотурбации) верхнего слоя отложений. Популяция полихет *Arenicola* с плотностью 40 экз/м<sup>2</sup> пропускает через кишечник за год около 0,25 м<sup>3</sup> осадков, перемешивая весь слой на глубину 20–30 см. Двустворчатые моллюски-фильтраторы, закапываясь в грунт, для фильтрации воды выставляют сифоны. Моллюск *Abra*, действуя хоботообразным сифоном как шлангом пылесоса, захватывает частицы пищи с поверхности дна. Характерной удлиненной формой раковины для обитания в песке обладает моллюск-фильтратор *Solen* (рис. 4.13, а). Песчаный угорь (*Taenioconger hassi*), обитающий в Персидском заливе, питается планктоном и живет на песчаном дне в норах. Высунувшиеся из нор изгибающиеся тела угрей напоминают заросли морских трав (рис. 4.13, б). В случае опасности они быстро прячутся в норы, и песчаное дно выглядит пустынным.

Особый биоценоз в биотопе песчано-илистых грунтов образуют заросли морских трав (*Zostera*, *Posidonia*, *Thalassia* и др.). Это – цветковые растения,





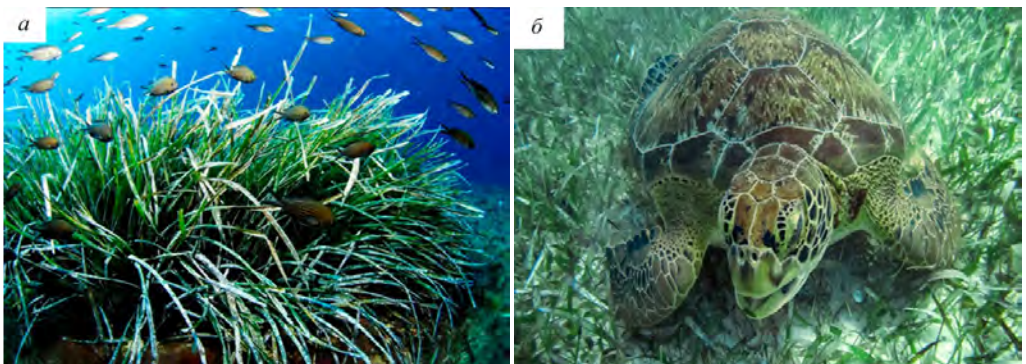
**Рис. 4.13. Инфауна рыхлых грунтов:**

*а* – моллюск *Solen*; *б* – колония морских песчаных угрей *Taenioconger hassi* (ресурсы Интернет)

корневища и корни которых густо переплетаются в рыхлом грунте. В зарослях морских трав находят убежище и пищу масса рыб и беспозвоночных (рис. 4.14, *а*). Здесь же в песчано-илистом грунте обитают многочисленные полихеты и моллюски. На подводных лугах пасутся морские черепахи (рис. 4.14, *б*).

Среди морских трав скрываются некоторые рыбы, обладающие *мимикрирующей* формой тела и окраской (рис. 4.15).

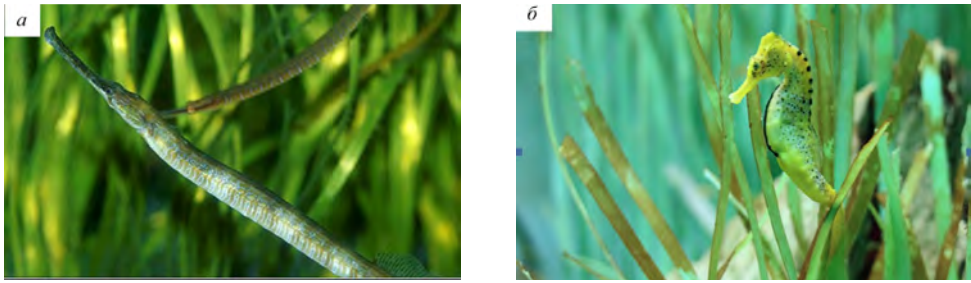
На поверхности рыхлого грунта обитают свободно лежащие, ползающие, бродячие по дну и некто-бентонические гидробионты. Ползающие по дну морские звезды питаются моллюсками (рис. 4.16, *а*). Наползая на жертву и присосавшись к ней многочисленными ножками, морская звезда постепенно приоткрывает створки раковины. Затем, вывернув наизнанку желудок, она просовывает его между створками и, выделив в полость раковины желудочный сок, переваривает её содержимое. Двустворчатый моллюск пектон свободно лежит



**Рис. 4.14. Биоценоз морских трав:**

*а* – в зарослях морских трав находят убежище и корм масса мелких рыб; *б* – морская черепаха пасется на подводном лугу (ресурсы Интернет)

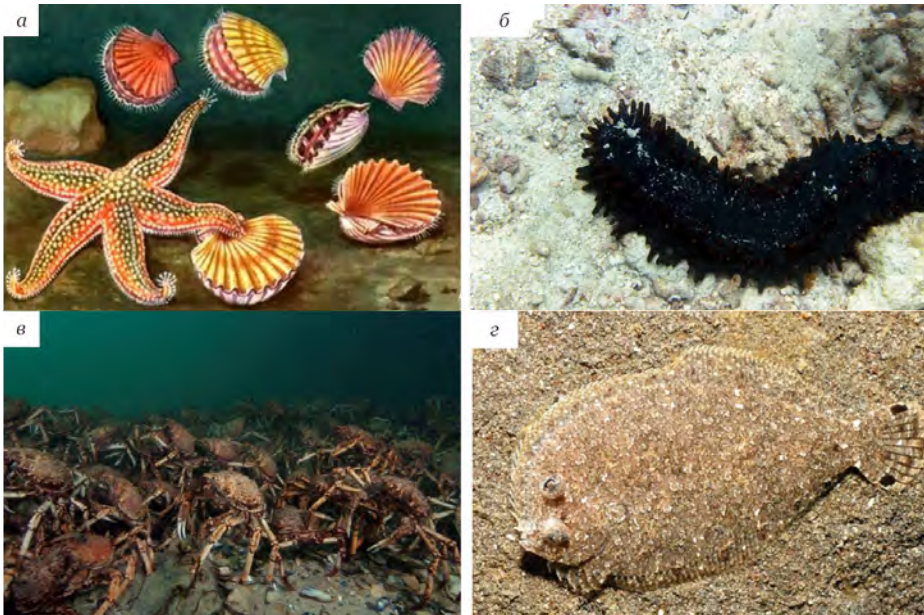




**Рис. 4.15. Мимикрирующая форма тела рыб:**  
 а – морская игла; б – морской конек (ресурсы Интернет)

на дне. При приближении морской звезды он способен, захлопнув створки раковины, оторваться от грунта и спланировав переплыть на новое место. Трепанги, ползая по дну, постоянно заглатывают грунт, пропускают его через кишечник и оставляют на дне после себя колбаски фекалий (рис. 4.16, б). Крабы бродят по дну, во время нереста они скапливаются, образуя плотную популяцию (рис. 4.16, в).

Рыбы: камбалы, палтусы, бычки, скаты и др. относятся к некто-бентосу. Они обычно лежат на дне, изредка переplывая с места на место. Камбала хорошо маскируется, этому способствует плоская форма её тела и умение, подобно хамелеону, менять окраску так, чтобы слиться с фактурой дна (рис. 4.16, г).



**Рис. 4.16. Свободно лежащие, ползающие, бродячие и некто-бентонические формы гидробионтов:**

а – морская звезда и двустворчатый моллюск пектен (морской гребешок); б – трепанг;  
 в – нерестовое скопление крабов; г – камбала (ресурсы Интернет)

**Биотоп гидротермальных источников** связан со срединноокеаническими хребтами, которые рассечены глубокими рифтовыми разломами. Из разломов изливаются вязкие потоки лавы. Холодная придонная вода, опускаясь сквозь пористые вулканические породы в недра, нагревается, растворяет содержащиеся в горных породах металлы и обогащается вулканическими газами. Горячая вода под большим давлением устремляется вверх и выбрасывается в виде подводных гейзеров (гидротерм), температура которых достигает 300–400 °С. Благодаря высокому содержанию сульфидов металлов, гидротермы обретают черный цвет, они похожи на черный дым. Поэтому глубоководные рифтовые гейзеры окрестили «черными курильщиками». При контакте гидротермальных растворов с холодной придонной водой происходят интенсивные геохимические реакции, в результате которых многие минералы выпадают в осадок. В итоге гидротермальный источник обрастает осадочными породами, образующими гигантские конусы высотой до 50–70 м (рис. 4.17).

В глубинах океана гидротермы в условиях полного мрака и низких температур придонной воды служат животворными источниками, создающими оазисы жизни. Вблизи горячих источников кишат червеобразные существа – вестиментиферы (рис. 4.18), лежат кукумарии, ползают крабы, кружат рои креветок. Породы облеплены крупными, величиной с тарелку, двусторчатыми моллюсками. Ключ к разгадке тайны богатой органической жизни находится в высоких концентрациях в водах гидротерм сероводорода и метана. Миллиарды хемосинтезирующих бактерий питаются этими ядовитыми соединениями. Именно симбиоз хемосинтезирующих бактерий с беспозвоночными животными определяет высокую биологическую продуктивность жизни. Такой способ питания дает ряд преимуществ: бактерии, наполняющие ткани животных, синтезируют органические соединения и вводят питательные вещества непосредственно в клетки. Когда горячий источник иссякнет (он обычно существует несколько десятков лет), холодные, погруженные в вечный мрак глубины, вновь становятся безжизненными.



Рис. 4.17. Схема строения гидротермального конуса «черного курильщика» (ресурсы Интернет)



Рис. 4.18. Сообщество вестиментифер *Riftia*, приуроченное к действующему гидротермальному источнику (ресурсы Интернет)

В заключение отметим, что характер бентали Мирового океана в береговой зоне и на шельфе определяется двумя основными типами биотопов – каменистых грунтов и рыхлых грунтов, в абиссали формируется особый тип бентали, связанный с биотопом гидротермальных источников («черных курильчиков»).

#### 4.2. ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЦЕЛОСТНОСТЬ ОКЕАНИЧЕСКОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Важнейшей функцией живых организмов является питание. В процессе пищевых (трофических) связей гидробионты реализуют свои разнообразные функции, поддерживая устойчивость экосистемы Мирового океана. Схема трофических связей гидробионтов в океане имеет вид круговорота (рис. 4.19).

Основными источниками создаваемого в океане первичного органического вещества являются фотосинтезирующие растения – автотрофы (продуценты). Готовым органическим веществом питаются гетеротрофные животные (консументы). Мертвое органическое вещество (детрит) разлагается бактериями (редуцентами) до минеральных соединений. В процессе апвеллинга они поднимаются в эпипелагиаль, где обеспечивают минеральным питанием фитопланктон.

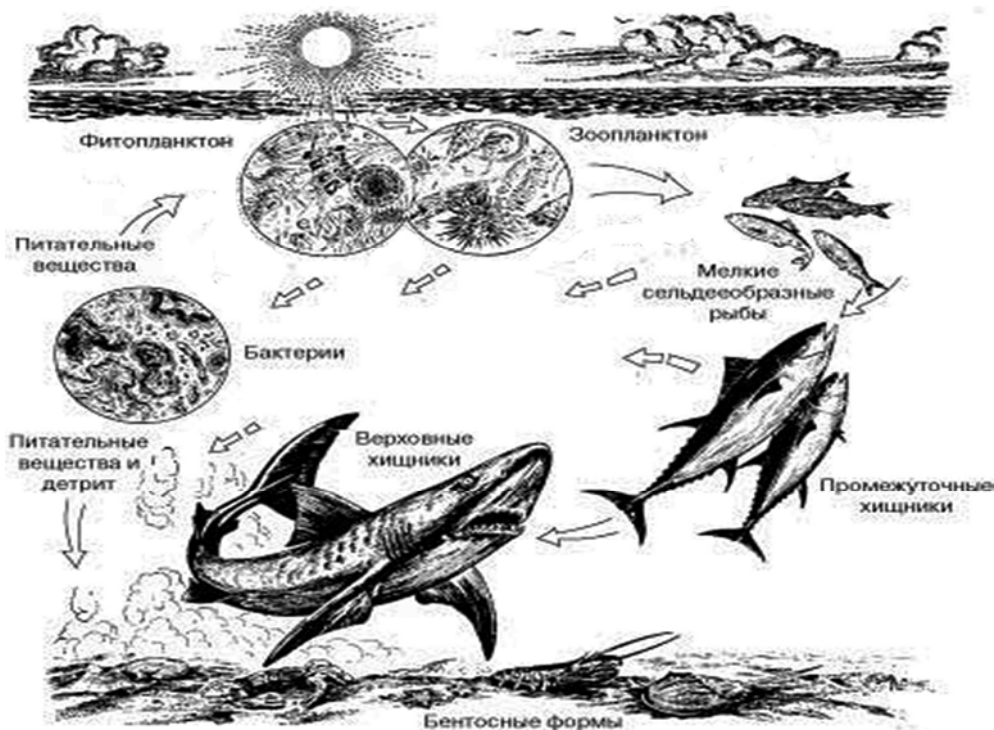


Рис. 4.19. Схема трофических связей гидробионтов в океане (ресурсы Интернет)

Структура пищевых связей в конкретных сообществах океана может быть простой, в виде одного ряда трофических звеньев, и сложной, когда трофические связи организмов переплетаются в сложную сеть.

Примером простой цепочки может служить известная своей высокой продуктивностью экосистема области апвеллинга в Тихом океане у берегов Перу. Обильно развивающийся здесь в богатых биогенами водах фитопланктон служит пищей рыбам (анчоусу), которыми в свою очередь кормятся многочисленные птицы, образующие на берегу крупнейшие в мире «птичьи базары». Помет этих птиц, благодаря сухому климату, накапливается в огромных количествах, уплотняется и превращается в гуано – ценное, богатое фосфором удобрение. Промысел анчоусов в этом районе дает самую большую долю в мировом улове рыбы.

**Правило 10 % Линдемана** указывает на то, что продуктивность каждого последующего трофического звена в десять раз меньше продуктивности предшествующего. Это связано с тем, что на каждом трофическом уровне часть вещества и энергии расходуется на дыхание, рост и размножение, в результате чего происходит уменьшение вещества и энергии, передаваемых на последующий трофический уровень. Графической моделью этого правила служит пирамида продуктивности. На её вершине располагается консумент верхнего уровня, а основание образуют продуценты. Например, для увеличения биомассы белого медведя на 1 кг требуется 10 кг тюленя, для которого требуется 100 кг рыбы, 1000 кг зоопланктона и 10 000 кг – фитопланктона (рис. 4.20).

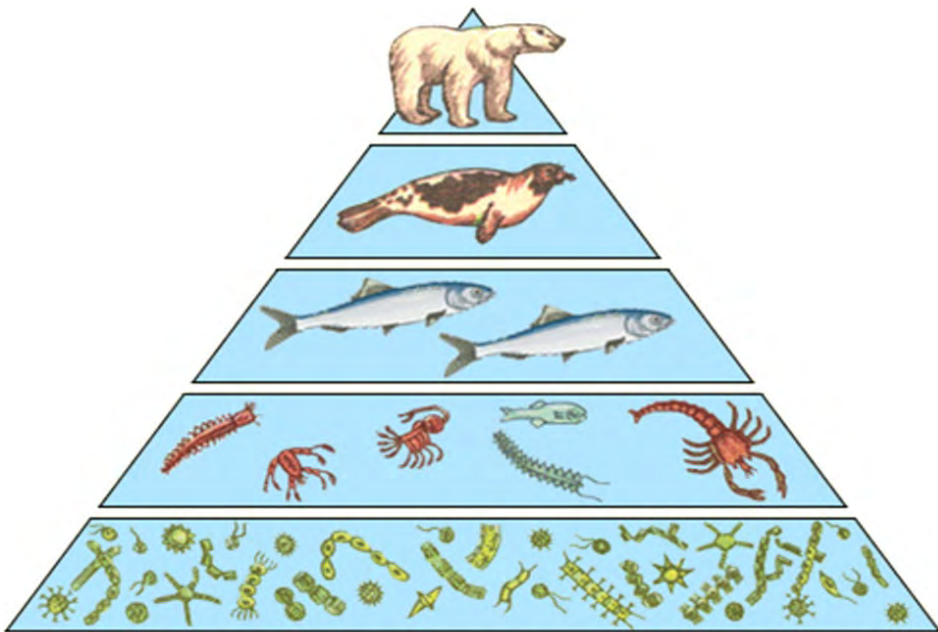


Рис. 4.20. Пирамида продуктивности в экосистеме Баренцева моря (ресурсы Интернет)



Рыболовство в Мировом океане ориентировано, прежде всего, на промысел крупных рыб консументов высокого уровня, для нагула которого требуются десятки тонн фитопланктона. Теория подсказывает, что такой путь использования биологических ресурсов малоэффективен. Переход на каждую ступень вниз по трофической цепочке сулит увеличение биомассы на порядок. Примером может служить криль приантарктических вод. Расчеты показывают, что добыча криля, консумента 1-го порядка, питающегося фитопланктоном, без ущерба для экосистемы может давать массу, равную мировому улову рыбы.

Отмечая ведущую роль фитопланктона в снабжении пищей последующих звеньев трофической цепочки, следует помнить, что глубина слоя океана, доступного для проникновения солнечных лучей, составляет не более 100 метров. Только здесь может осуществляться фотосинтез и продуцироваться первичное органическое вещество. Однако разовая биомасса фитопланктона, даже в наиболее продуктивных областях океана, составляет доли грамма на кубический метр. Парадокс, объясняющий устойчивость продуктивности консументов высокого уровня, связан с быстрым воспроизводством фитопланктона. Для его массового размножения требуется несколько часов и эти вспышки с весны по осень в умеренных широтах происходят многократно, что обеспечивает пищей зоопланктон и консументов последующих уровней.

Таким образом, биотический круговорот представляет собой непрерывный процесс создания и деструкции органического вещества. Он реализуется при участии представителей всех трех групп организмов: продуцентов, консументов, редуцентов. Без продуцентов невозможна жизнь, поскольку лишь они производят основу жизни – первичное органическое вещество. Консументы разных порядков, потребляя первичную и вторичную продукцию и переводя органическое вещество из одной формы в другую, способствуют возрастанию многообразия форм жизни в океане. Наконец, редуценты, разлагая органическое вещество до минерального, возвращают его к началу круговорота.



## ЛАНДШАФТНО-БИОНОМИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ РАЙОНИРОВАНИЯ БЕРЕГОВОЙ ЗОНЫ И ШЕЛЬФА МИРОВОГО ОКЕАНА



Ландшафтно-бионимическое районирование береговой зоны и шельфа предполагает разработку принципов регионализации океана на глобальном и региональном уровнях. Методологической базой районирования служит системный подход.

### 5.1. СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД

В ландшафтно-бионимических исследованиях океана применение системного подхода опирается на следующие аксиомы и положения:

- аксиома об океаносфере;
- положение об ее элементах;
- положение о системообразующих отношениях;
- аксиома об иерархии природных систем;
- положение об их границах.

**Аксиома об океаносфере.** Океаносфера представляет целостную природную систему, которая в результате действия физико-географического процесса (взаимодействия гидрометеорологических, геологических и биоценологических процессов) подразделяется на ландшафтно-бионимические структуры более низкого таксономического ранга.

На языке теории множеств сущность природной системы (S) можно записать в виде формулы:

$$S = \langle A, F, R \rangle,$$

где A – множество элементов; R – множество отношений; F – законы композиций.

Из данной аксиомы вытекают положения об элементах, системообразующих отношениях и структуре природных систем.

**Положение о составе элементов.** К элементам океаносферы относится множество объектов и явлений, входящих в состав отдельных геосфер: атмосферы, гидросферы, литосферы и биосферы. Системообразующая значимость элементов неравноценна. В. И Вернадский ведущую роль отводил живому веществу, указывая, что на земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом. Кроме этого, в океаносфере следует учитывать зональный и азональный ряды системообразующих элементов.

Зональный ряд образует следующая последовательность элементов: количество тепла (радиационный баланс) как фактор, определяющий широтную зональность поверхностной толщи океана; системы постоянных ветров и дрей-

фовых течений, образующих циклонический и антициклонический круговороты; водные массы как аквальные системы, обладающие относительным постоянством температуры, солености и биоты; вертикальная зональность океана, связанная с изменением гидрологических условий по мере возрастания глубины океана.

Азональный ряд образуют дифференцированные тектонические движения разного ранга: от глобальных, определяющих формирование континентальных поднятий и океанических впадин, и далее тектонических структур, определяющих обособление морских бассейнов, до локальных структур береговой зоны и шельфа, контролирующих рельеф берегов и дна морских мелководий.

При познании элементного состава природных систем допускается осознанное ограничение анализа разнообразия элементов, роль которых с точки зрения конкретной задачи исследования незначительна. Это отвечает принципу, называемому «бритва Оккама» – не следует делать посредством большего то, чего можно достичь посредством меньшего. Процедуру описания главных свойств природной системы, исходя из этого принципа, можно существенно упростить.

**Положение о системообразующих отношениях.** Характерной чертой природной системы любого ранга являются связи между ее элементами. Простейшая форма отношений – это казуальная связь в виде прямого ряда, отражающая причинно-следственные отношения. Например, постоянно действующие ветры вызывают дрейфовые течения, образующие циклонические и антициклонические круговороты. В циклонических круговоротах происходит апвеллинг, что ведет к подъему питательных веществ к поверхности океана и дает вспышку продуктивности фитопланктона и далее зоопланктона и рыб.

Отношения обратной связи отражают ситуацию, при которой один элемент, влияя на другие, одновременно воздействует сам на себя. Обратные связи могут быть как положительные, так и отрицательные. Примером положительной обратной связи служит естественный отбор, когда в результате борьбы за существование образуются новые виды, занимающие особые экологические ниши, что ведет к увеличению биоразнообразия. Отрицательные обратные связи лежат в основе саморегуляции природных систем. Так, массовое развитие зоопланктона ведет к выеданию фитопланктона, что ограничивает кормовую базу и снижает численность зоопланктона. Снижение численности зоопланктона создает условия (при достаточном количестве питательных веществ) для новой вспышки развития фитопланктона.

Ввиду сложности структуры реальных природных систем отношения между ее элементами наиболее полно раскрываются с помощью моделей множественных причин и множественных следствий. При моделировании подобных структур невозможно проследить и учесть абсолютно все связи. В результате воздействие отдельных факторов носит неопределенный, вероятностный характер. Сильные воздействия не всегда играют решающую роль в управлении системой. Одно из правил кибернетики гласит, что вовремя и к месту приложенное слабое воздействие может оказаться решающим в управлении системой.

Природные системы находятся в состоянии подвижного равновесия. Поддержание их устойчивости основано на действии принципа Ле Шателье, заключающегося в том, что, если равновесная система подвергается изменению, она изменяется таким образом, чтобы уменьшить воздействие этого изменения. Например, подводный береговой склон аккумулятивного типа под действием волн перестраивается каждый раз так, чтобы воздействие волновых процессов на донные отложения было минимальным.

**Аксиома об иерархии природных систем.** Природные системы организованы в виде множества территориальных систем различной размерности. Конкретные природные системы объединяются в территориальные единицы, которые образуют иерархический ряд, т.е. могут быть расположены в порядке от низших, меньшей размерности, к высшим, более крупным. Территориальные единицы низкого уровня последовательно, как матрешки, вкладываются в единицы более высокого ранга.

Океаносфера в результате естественно-исторических и современных физико-географических процессов подразделяется на соподчиненный ряд природно-территориальных комплексов (ПТК) разного размера: от глобального до топологического.

**Положение о границах природных систем.** Каждая система занимает определенную площадь и объем и отделена от соседних систем границами. Океаносфера как планетарная система обладает свойствами непрерывности (континуальности) и прерывистости (дискретности). Континуальность вызывается движением водных масс и охватом жизнью всей толщи океана, что приводит к размыванию границ. Дискретность проявляется в наличии четких границ между ПТК. В каждом конкретном случае границы между природными системами могут быть четко выраженными (граница между биоценозами абразионно-скульптурных и аккумулятивных биотопов) или затушеванными (последовательная смена биоценозов рыхлых грунтов вниз по подводному склону), относительно устойчивыми (граница береговой линии) или подвижными (границы гидрологических фронтов), однако они объективно существуют независимо от того, обнаружены они или нет.

## 5.2. ПРИНЦИПЫ РАЙОНИРОВАНИЯ БОЛЬШИХ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ

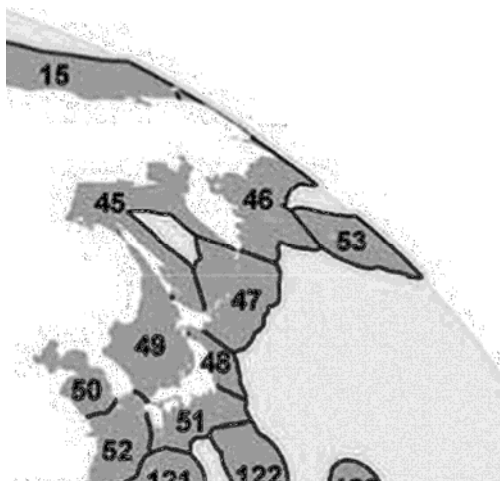
Большие морские экосистемы (БМЭ) представляют единицы районирования высшего таксономического ранга. Согласно определению БМЭ – это большие акватории, характеризующиеся своими особенностями батиметрии, гидрографии, биогеографии, продуктивности, экологии и трофически взаимосвязанными популяциями. На основе представлений о БМЭ сотрудниками Американского института биологических наук разработаны принципы районирования береговой зоны и шельфа Мирового океана. Выделяются 12 царств, 62 провинции и 232 экорегиона.

Царства характеризуются уникальной эволюционной историей, сходством гидробионтов высокого таксономического ранга и эндемичными таксонами на уровне семейств и родов. Ведущие факторы формирования царств – изоляция, связь с температурой воды, взаимодействие пелагических и донных



**Рис. 5.1. Экорегiónы Холодно-умеренной Западно-Пацифической провинции Умеренного Северо-Пацифического царства, по М. D. Spalding et al.:**

45 – Охотское море; 46 – Камчатский шельф и берег; 49 – Японское море



форм жизни. Так в Северном полушарии выделяются царства: Арктическое, Умеренное Северо-Атлантическое, Умеренное Северо-Пацифическое, Тропическое Атлантическое, Западное Индо-Пацифическое, Центральное Индо-Пацифическое, Восточное Индо-Пацифическое, Тропическое Восточно-Пацифическое. Внутри царств обособляются провинции.

Провинции характеризуются своеобразием биоты со своей эволюционной историей. Эндемизм поддерживается преимущественно на видовом уровне. Многие отличительные черты биоты – следствие исторической изоляции и влияния абиотических факторов, которые часто контролируют границы провинций. Эти факторы включают особенности геоморфологии (характер берегов и шельфа, изолированные острова, внутренние моря), гидрологии (температура, соленость, течения, апвеллинги, господствующие ветры, динамика ледового покрова) и гидрохимии (соленость, снабжение питательными веществами). Так у берегов России в Умеренном Северо-Пацифическом царстве выделяется Холодно-умеренная Западно-Пацифическая провинция. Внутри провинций выделяются экорегiónы (морские бассейны).

Каждый экорегión отличается своеобразными чертами геоморфологического строения, гидрологических условий и доминированием определенных сообществ гидробионтов. Так у берегов России в Холодно-умеренную Западно-Пацифическую провинцию Умеренного Северо-Пацифического царства входят экорегiónы Японское море, Охотское море, и экорегión Камчатский шельф и берег (рис. 5.1).

Система единиц районирования БМЭ отражает наиболее крупные глобальные особенности жизни в океане. Оценка биоразнообразия, продуктивности, а также использование и охрана биологических ресурсов требуют разработки более детальной иерархической системы единиц биономического районирования экорегiónов. Ниже рассматриваются принципы районирования береговой зоны и шельфа Мирового океана на региональном уровне.

### 5.3. ТРЕХРЯДНАЯ СИСТЕМА ЕДИНИЦ ЛАНДШАФТНО-БИОНОМИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

*Биономические* особенности береговой зоны и шельфа Мирового океана отражают влияние географической зональности, вертикальной поясности и характера геолого-геоморфологического строения на распределение сообществ

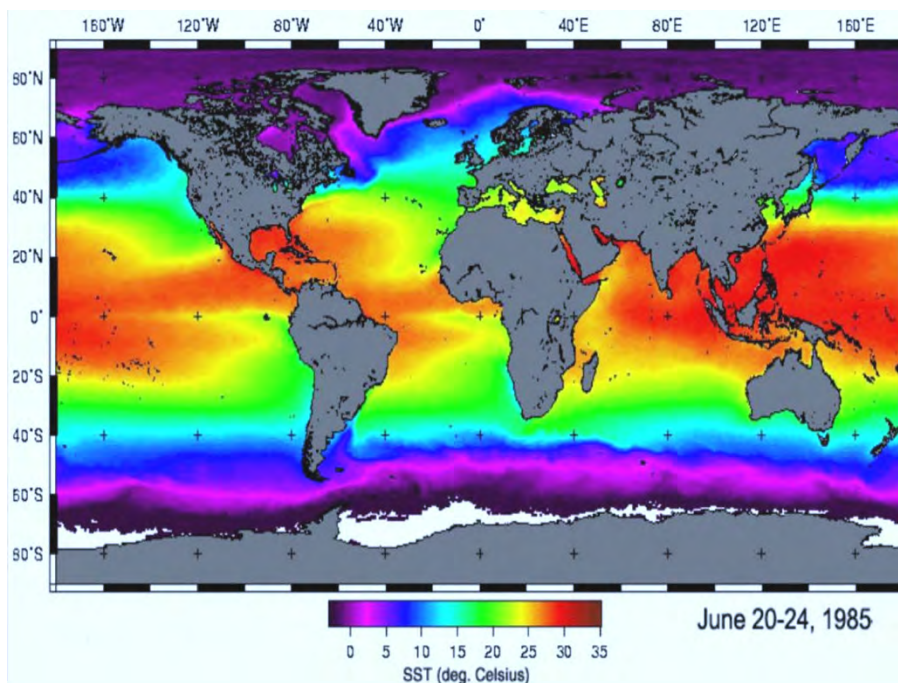
гидробионтов. Соответственно выделяются три ряда единиц ландшафтно-биономического районирования.

**Единицы широтной зональности.** Общепринятой системы природных зон в океане не существует. Большинство исследователей принимают во внимание, прежде всего, океанические фронты, между которыми располагаются зоны, отличающиеся своими водными массами, интенсивностью природных процессов, химической активностью и биологической продуктивностью. Однако следует иметь в виду, что границы гидрологических фронтов в океане разделены, как правило, не линейными рубежами, а переходными полосами, положение которых меняется во времени. Поэтому поиски критериев, которые более всего соответствовали бы положению зональных границ в океане – задача весьма актуальная. В качестве общей модели географической зональности в океане принято выделять по два пояса – холодный и умеренный в каждом полушарии и разделяющий их теплый пояс. Они опоясывают Землю, включая поверхностную толщу океана и прибрежные мелководья до глубин, подверженных сезонным колебаниям температур.

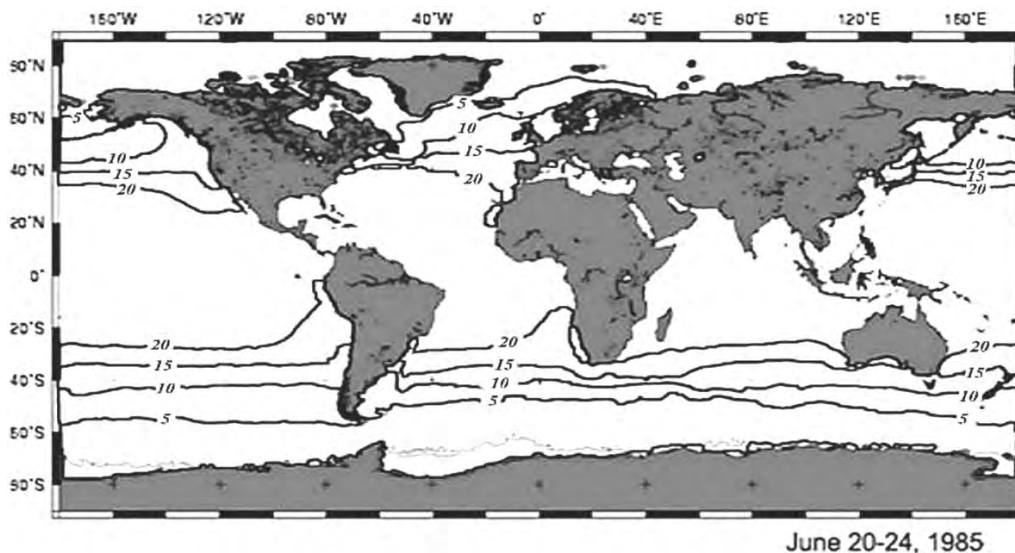
Морскими биологами установлено, что индивидуальному развитию и жизненным циклам гидробионтов свойственны температурные градиенты, которым соответствуют значения 0, 5, 10, 15, 20, 25 °С. Эти термические границы предлагается использовать для выделения инварианта зонального подразделения Мирового океана (рис. 5.2). В Северном и Южном полушариях соответственно выделяются зоны арктическая и антарктическая, субарктическая и субантарктическая, холоднобореальная (бореальная) и холоднотопальная, теплобореальная (неморальная) и теплоплатальная, а также расположенная между ними тропическая зона (рис. 5.3). В пределах морских мелководий границы поверхностных и донных зон сливаются, на больших глубинах природные зоны однотипные с зонами, выделяемыми на поверхности океана, не прослеживаются.

**Единицы вертикальной зональности (ярусности).** Современная океанология придерживается хорошо выраженной четырехслойной стратификации океанических вод, выделяются: поверхностные (до 200 м), промежуточные (до 600–1000 м), глубинные (до 3500–4000 м) и придонные водные массы. В местах соприкосновения этих вод с шельфом, материковым склоном и ложем океана предлагается выделять соответствующие ярусы: неритический, батинальный и абиссальный.

В учебном пособии основное внимание уделяется характеристике морских экосистем в пределах неритического яруса. Последний, в свою очередь, целесообразно подразделять на пояса. Верхний пояс (береговая зона) находится в пределах волнового воздействия, ему присуща сезонная ритмика (прежде всего, прогрев в теплый период года) и освещенность достаточная для развития сообществ макрофитов. Средний пояс располагается ниже термоклина, волновая деятельность ослаблена, сезонная ритмика слабо выражена, освещенность низкая. Здесь встречаются единичные многоклеточные и некоторые одноклеточные водоросли. Нижний пояс соответствует перегибу профиля дна в сторону материкового склона, возрастает гидродинамическая активность, что приводит к размыву дна, образованию скульптурных форм рельефа и к увеличению разнообразия донных группировок.



**Рис. 5.2.** Распределение температуры на поверхности Мирового океана по данным ИК-радиометра AVHRR на спутниках серии NOAA



**Рис. 5.3.** Изотермы, очерчивающие границы арктической (0–5 °С), субарктической (5–10 °С), бореальной (10–15 °С), неморальной (15–20 °С) зон Северного и Южного полушарий и тропической зоны (20 °С и выше); изотермы выделены по данным ИК-радиометра AVHRR на спутниках серии NOAA

**Единицы азональной дифференциации береговой зоны и шельфа.** Важным фактором смены биономических условий в береговой зоне и на шельфе являются изменения характера рельефа и донных отложений. Ведущая роль в этом процессе принадлежит геолого-структурному строению окраины материков, новейшим и современным тектоническим движениям. В неоген-четвертичное время происходило развитие морфоструктур от планетарных до локальных, что определило основные черты рельефа морских окраин платформ, орогенов и островных дуг. Тектонические структуры контролируют рельеф побережья, контур береговой линии и приглубость подводного склона. Благодаря интенсивным дифференцированным унаследованным неотектоническим движениям происходит четкая локализация областей размыва дна и осадконакопления. Коллекторами денудационного материала являются региональные и локальные тектонические депрессии. В их пределах происходит формирование выровненного аккумулятивного рельефа. На месте унаследованных тектонических поднятий наблюдается отрицательная седиментация, обнажения коренных пород, происходит формирование скульптурного рельефа.

На материковых окраинах в соответствии со знаком неотектонических движений образуются два особых типа подводных ландшафтов со свойственными им донными группировками. В результате седиментационного выравнивания тектонических депрессий возникают аккумулятивные ландшафты с рыхлыми песчано-илистыми грунтами и сообществами закапывающихся в грунт гидробионтов. На месте структур, испытывающих поднятие, формируются абразионные ландшафты, характеризующиеся обнажением коренных пород, пересеченным рельефом и сообществами обрастателей. Широкое распространение имеет абразионно-аккумулятивный тип ландшафтов морских мелководий. Здесь донные природные комплексы (ДПК), связанные с обнажением коренных пород и формированием скульптурного рельефа, сочетаются с ДПК, образованными скоплением рыхлых осадков различного состава и генезиса, слагающих разнообразные аккумулятивные формы рельефа или выровненные пространства дна.

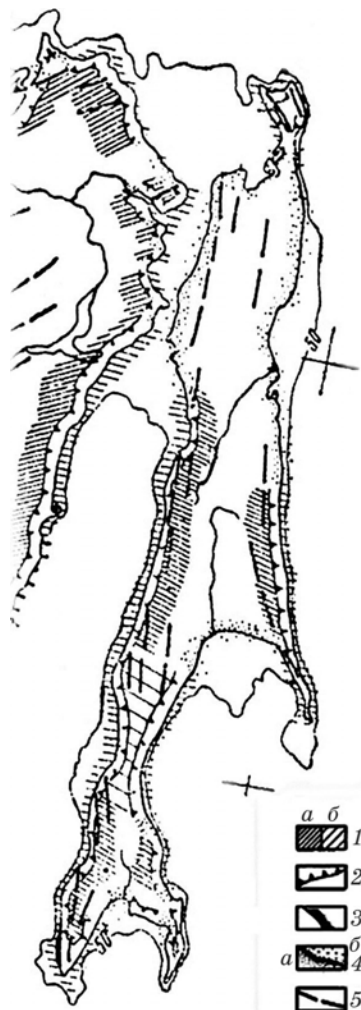
Большое значение имеет соотношение простирания морфоструктур с береговой линией: продольное или поперечное. При продольном простирании структур, испытывающих поднятие – берега высокие с клифом и поясом скал в подводной части склона, профиль дна – приглубый. При поперечном простирании морфоструктур, испытывающих поднятие, формируются обширные мелководья, детали строения которых связаны с дифференцированным развитием положительных и отрицательных локальных структур. Это находит выражение в формировании сложной мозаичной структуры подводного ландшафта. В целом, геолого-геоморфологическое строение морского дна служит каркасом для установления системы азональных единиц биономического районирования. Береговую зону и шельф в пределах экорегионов (морских бассейнов) предлагается подразделять на области, округа и подводные ландшафты.

В качестве примера использования трехрядной системы единиц ландшафтно-биономического районирования рассмотрим на примере береговой зоны Южного Сахалина в экорегионе Японское море.



**Рис. 5.4. Сахалинская орогенная область:**

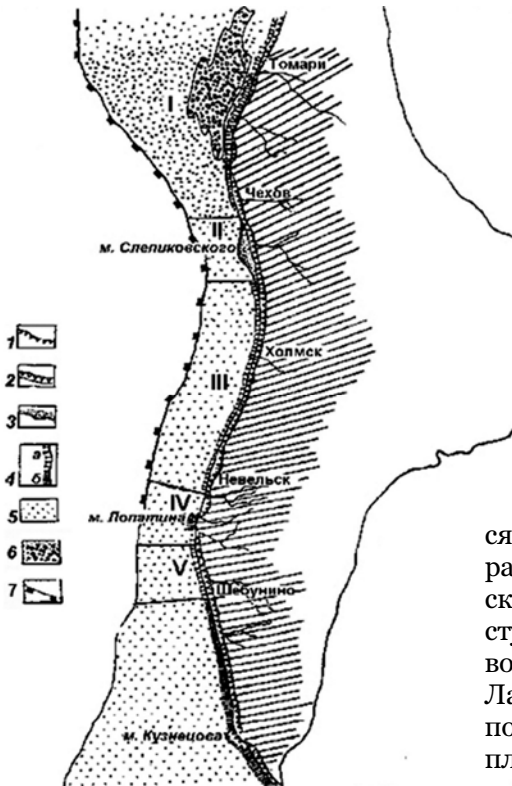
1 – участки поднятия земной коры (а – интенсивного; б – замедленного); 2 – абразионные берега; 3 – подводные ландшафты абразионного типа; 4 – участки опускания земной коры (а – аккумулятивные берега с широкими песчаными пляжами; б – подводные ландшафты аккумулятивного типа); 5 – оси крупных тектонических структур, испытывающих поднятие



Поверхностную толщу вод Японского моря принято относить к бореальной (холоднореальной) и неморальной (теплореальной) зонам. Шельф и береговая зона входят в неритический ярус. По азональным признакам в бассейне Японского моря на границе с Охотским морем выделяется Сахалинская орогенная область (рис. 5.4).

Япономорское побережье острова Сахалин рассматривается как подобласть, которая делится на три округа: Северный и Южный – продольных берегов вдоль западных крыльев антиклинальных зон и между ними Центральный округ (перешеек Поясок) – замедленных поднятий, осложненных брахиантиклинальными складками. Гидрологические особенности Северного и Центрального округов по сравнению с Южным определяются проникновением охлажденных вод с севера, вызывающих понижение летних температур на 3–5 °С. В составе биоты присутствуют холодноводные сообщества, например, ассоциация *Fucus evanescens* + *Pelvetia wrightii* в литорали, что позволяет отнести береговую зону этих округов к бореальной зоне. Гидрологические особенности Южного округа определяются теплыми водами Цусимского течения. Бентос образован тепловодными формами, например, для литорали характерны асс. *Sargassum miyabei* и *Corallina pilulifera* («коралиновые тротуары»), характерно участие иглокожих *Patiria pectinifera*, *Strongylocentrotus nudus*. Это позволяет береговую зону Южного округа отнести к неморальной зоне.

В округах обособляются подводные ландшафты. Каждый подводный ландшафт – это наименьшая региональная единица, он не пересекается границами таксонов высших порядков и обладает уникальными особенностями морфологического строения. Анализ фрагмента ландшафтной карты западного побережья Южного Сахалина (рис. 5.5) показывает, что если следовать с севера на юг, то морфологическое строение береговой зоны и шельфа заметно меняется. Это служит основанием для выделения нескольких ландшафтов. Биономические особенности Центрального и Южного округов связаны с морфологическим строением следующих ландшафтов: в первом округе – Ильинским, во-втором – Холмско-Невельским.



**Рис. 5.5. Подводные ландшафты западного побережья Южного Сахалина:**

I – Ильинский, II – Мыса Слепиковского; III – Холмско-Невельский; IV – Лопатинский; V – Шebuнинский;

Морфология берегов: 1 – абразионные берега с активным клифом; 2 – абразионные берега с отмершим клифом, окаймленные низкой (5–8 м) аккумулятивной морской террасой; 3 – аккумулятивные берега с широким песчаным пляжем. Угодья подводного берегового склона: 4 – пояс скал (а – с хорошо выраженной осушкой; б – без осушки); 5 – песчаные равнины; 6 – реликтовое гравийно-галечное поле; 7 – бровка материковой отмели

*Ландшафт Ильинский* простирается между м. Ламанон, расположенным за рамкой карты на севере, и м. Слепиковского на юге. Здесь бровка шельфа отступает далеко от берега, ширина мелководья у пос. Ильинского достигает 65 км. Ландшафт характеризуется развитием подводной абразионно-аккумулятивной платформы на месте простирающихся в море брахиантиклинальных складок.

Основными элементами морфологического строения ландшафта, определяющими своеобразие биотопов и донных группировок, являются прибрежный пояс скал, каменистые банки вдали от берега, песчаные равнины, реликтовые поля гальки.

На границе Центрального и Южного округов расположен *ландшафт м. Слепиковского* – единственный для западных берегов Южного Сахалина пример ландшафта аккумулятивного типа. Он сформирован на месте синклинального прогиба, компенсированного накоплением толщи песчаных отложений. Береговая зона здесь резко сужается, изобата 40 м проходит на удалении 2–3 км от берега. Морфологическое строение ландшафта характеризуется доминированием одного биотопа песчаных равнин с характерной для него группировкой беспозвоночных.

*Холмско-Невельский ландшафт* простирается вдоль западного крыла Западно-Сахалинских гор от м. Слепиковского на севере до города Невельска на юге. Большие глубины котловины Японского моря прижимаются к берегу, сужая материковую отмель до 6–8 км. Подводный береговой склон абразионного типа. Характерными элементами морфологической структуры Холмско-Невельского ландшафта являются вытянутые вдоль берега и сменяющие друг друга по мере увеличения глубин угодья каменистой осушки, абразионного скульптурно-грядового склона, песчаной отсыпи. Южнее расположены ландшафты Лопатинский и Шebuнинский.

## 5.4. ЛАНДШАФТЫ-АНАЛОГИ

Иерархическая система единиц биомического районирования позволяет выявлять ландшафты-аналоги в береговой зоне и шельфе Мирового океана. Ландшафты-аналоги характеризуются принадлежностью к одной природной зоне, к одному глубинному ярусу, к геологическим структурам, испытывающим сходное тектоническое развитие. Биомы ландшафтов-аналогов сходны по особенностям приспособления гидробионтов к условиям жизни в определенных биотопах, а также к источникам пищи и способам ее добывания. В процессе адаптации к сходным условиям обитания происходит конвергентное развитие разных видов в однотипные жизненные формы, которые определяют облик биоценоза. По образному выражению Л. А. Зенкевича, в сходных условиях разыгрываются одни и те же пьесы, где роли одинаковы, меняется только состав исполнителей. Примером могут служить биоценозы песчано-илистых грунтов на мелководьях. Обычно это сообщества детрито- и сестонофагов моллюсков *Macoma* + *Mya* + *Cardium* и полихет (рис. 5.6).

Водные массы эпипелагиали, подводные фации и уголья ландшафтов-аналогов представляют собой станции, которые могут быть использованы для интродукции полезных видов или являться биотопами благоприятными для инвазии вредных видов. Примером интродукции может служить вселение в середине XX века в Каспийское море в уголье песчано-илистых грунтов полихеты *Nereis diversicolor* и двустворчатого моллюска *Abra ovata* из аналогичного уголья Азовского моря. Интродукция названных видов привела к обогащению кормовой базы рыб Каспийского моря.

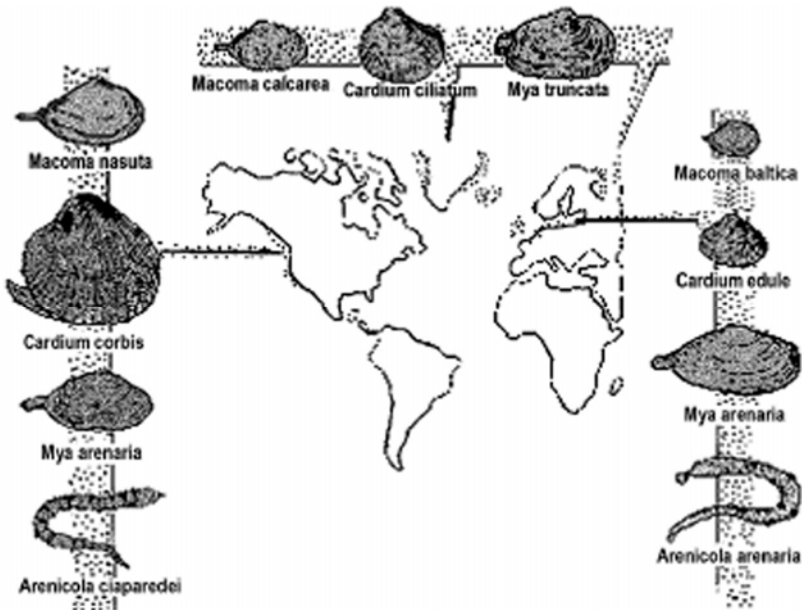


Рис. 5.6. Однотипные сообщества, образованные сходными жизненными формами гидробионтов, по Л. А. Зенкевичу

В те же годы началась интродукция камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в Баренцево море. Обладая твердым панцирем и большими размерами, он не встретил конкуренции и стал быстро размножаться на юге Баренцева моря. Будучи крупным хищником и всеядным, он активно истребляет местные виды ракообразных, иглокожих (морских ежей) и моллюсков, тем самым подрывая пищевую базу бентосоядных рыб. Если вселение камчатского краба в Баренцево море было результатом сознательной интродукции, то появление в 1996 году на Гусиной банке Баренцева моря обитателя Северной Пацифики караба-стригуна (*Chionoecetes opilio*) явилось инвазией. В настоящее время менее ценный в промысловом отношении краб-стригун (снежный краб) активно вытесняет камчатского краба из Баренцева моря.

Примером катастрофических инвазий является появление нежелательных вселенцев в Каспийское, Черное и Азовское моря. В 20-е годы прошлого века в Каспийское море случайно был занесен моллюск *Mytilaster lineatus*. Он быстро размножился в береговой зоне Среднего Каспия на каменистых угодьях, полностью вытеснив из этого биотопа два эндемичных аборигенных вида *Dreissena elata* и *D. caspica*. В 80-е годы XX века в эпипелагиали Черного и Азовского морей появился гребневик *Mnemiopsis leidyi*, в начале XXI века он оказался в водах Северного Каспия. Пищевой базой гребневика является зоопланктон, икра и личинки рыб и донных беспозвоночных. Активно размножаясь, мнемииопсис подорвал кормовую базу рыб и ограничил возможность размножения многих донных гидробионтов. В результате практически прекратился промысел хамсы и бычка в Азовском море и кильки в Каспийском море. В начале 1990-х годов в Черном море также спонтанно появился гребневик *Beroe ovata*, который питается *Mnemiopsis leidyi*. Эта инвазия является положительной, так как вселение гребневика *Beroe ovata* привело к быстрому сокращению популяции мнемииопсис.

Таким образом, прикладное значение концепции ландшафтов-аналогов состоит в возможности прогнозировать интродукцию полезных видов и предусматривать опасность инвазии вредных видов.





## ЗОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ БИОМОВ МИРОВОГО ОКЕАНА



еографическая зональность является главным фактором изменения природных условий в океане. Так зональность проявляется в распределении температуры и солености океанических вод, в положении слоя скачка, в системе течений, в процессах апвеллинга и даунвеллинга, в формировании водных масс и их продуктивности. Перечисленные компоненты природы являются прямо и косвенно действующими экологическими факторами, которые определяют зональное распространение биоты (флоры и фауны) и биомов (экосистем водной толщи и дна).

В океане принято выделять в каждом полушарии по два пояса – холодный и умеренный и разделяющий их теплый пояс. Они опоясывают Землю, включая поверхностную толщу океана и прибрежные мелководья до глубин, подверженных сезонным колебаниям температур. Пояса подразделяются на зоны. В холодном поясе в Северном полушарии выделяются зоны арктическая и субарктическая, в Южном полушарии – антарктическая и субантарктическая. В умеренном поясе в Северном полушарии выделяются зоны бореальная и неморальная, в Южном полушарии – одна нотальная зона. Теплый пояс охватывает одну тропическую зону.

Рассмотрим особенности зональных типов биомов Мирового океана.

**Биомы холодного пояса.** В холодном поясе Северного полушария выделяются зоны: арктическая и субарктическая.

*Арктическая зона* занимает Центральный полярный бассейн Северного Ледовитого океана (СЛО), а также эпиконтинентальные моря Азии (Карское, море Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское) и Северной Америки. СЛО – это бассейн, окруженный материками (рис. 6.1.). Он имеет более или менее широкую связь с Атлантическим океаном через Гренландское и Норвежское моря, связь с Тихим океаном осуществляется через узкий и мелководный Берингов пролив.

Зима в Арктике суровая, но глубокого выхолаживания СЛО не происходит благодаря проникновению в него из Атлантики теплого течения Гольфстрим. С этим связан один из парадоксов СЛО: под его холодными поверхностными водами, скованными льдом, на глубине 200–800 м лежит относительно теплая и более соленая толща атлантических вод. Наличие распрессенного поверхностного слоя обуславливает устойчивую стратификацию вод даже зимой, когда образование льда несколько повышает соленость и плотность поверхностных вод. Плохое перемешивание затрудняет подъем из глубин богатых питательными солями вод. Низкое плодородие наряду с суровыми климатическими условиями является причиной низкой продуктивности вод арктической зоны, крупные рыбы здесь отсутствуют – это «безрыбное море».



**Рис. 6.1. Северный Ледовитый океан. Космическое изображение**

Флора и фауна морей азиатского сектора СЛО сильно обеднены, что объясняется особенностями их палеогеографического развития. В неогене арктические широты Северного полушария характеризовались теплым климатом, океан был свободен ото льда. Резкое похолодание и оледенение, наступившие в плейстоцене, стали экологической катастрофой для теплолюбивых биоценозов пелагиали, шельфа и берегов арктических морей. Значительная часть древней фауны вымерла.

*Субарктическая зона* включает северо-западную окраину Атлантического океана, большую часть Баренцева моря и Берингово море на севере Тихого океана. Южная граница субарктической зоны в Атлантическом океане сильно перекошена: на западе у берегов Северной Америки она опускается до полуострова Лабрадор, на востоке благодаря теплому течению Гольфстрим она сдвинута далеко на север и, огибая Европу, уходит в Баренцево море. В морях Лаптевых, Восточно-Сибирском, Чукотском и на шельфе Северной Америки субарктическая зона резко сужается, местами полностью вытесняясь арктической зоной. Это объясняется тем, что из-за узости Берингова пролива проникновение теплового течения в СЛО сильно затруднено.

Характерным признаком субарктической зоны является сезонный характер ледового покрова. При замерзании морской воды большая часть содержащихся в ней солей вытесняется из льда: морской лед пресный. В результате соленость поверхностных вод повышается, их плотность увеличивается, что вызывает погружение поверхностных вод. Так развивается зимнее конвекционное перемешивание, которое способствует подъему биогенных солей из глубины к поверхности. Летом в результате прогрева и интенсивного таяния льдов в субарктической зоне образуется относительно теплая, опресненная водная масса, обогащенная питательными веществами, резко ограничен-

ная от более плотных глубинных вод слоем скачка. Обогащение вод питательными веществами обуславливает вспышку продуктивности фитопланктона, затем – зоопланктона и рыб.

В зимнее время на севере Баренцева моря образуется покров льдов, летом он исчезает с большей части акватории. Юго-западная часть моря не замерзает круглый год. Многие атлантические (бореальные) виды живут в Баренцевом море на северной границе своего ареала, а арктические виды – на южной границе распространения.

Биологические процессы в Баренцевом море, как и во всей субарктической зоне, осуществляются при участии четырех главных трофических групп гидробионтов: фитопланктона, зоопланктона, рыб, зообентоса, млекопитающих и птиц – завершающего звена пищевой сети (рис. 6.2).

За тот небольшой промежуток времени, когда фитопланктон имеет возможность вегетировать, создается огромная масса первичного органического вещества. Вспышка развития фитопланктона, в котором доминируют диатомовые водоросли, наблюдается у кромки тающих льдов. Высокая продуктивность фитопланктона обуславливает обильное развитие зоопланктона, его важнейшим представителем является копепода *Calanus finmarchicus*. В Баренцевом море этот рачок обеспечивает до 80 % средней биомассы зоопланктона.



Рис. 6.2. Трофические связи в экосистеме Баренцева моря (ресурсы Интернет)

Высокая продуктивность планктона служит пищевой базой зообентоса. Донная фауна Баренцева моря характеризуется большим качественным разнообразием (свыше 3000 видов) и обилием, главным образом за счет двустворчатых и брюхоногих моллюсков, полихет, иглокожих, ракообразных, губок, гидроидов, мшанок и асцидий.

В холодном поясе Южного полушария выделяются зоны: антарктическая и субантарктическая.

Антарктическая зона охватывает воды Южного океана, омывающего Антарктический материк (рис. 6.3). Асимметрия Северного и Южного земного пространства (на севере океан обрамлен материками, на юге материк окружен океаном) накладывает свой отпечаток на положение границ природных зон в Южном полушарии. Антарктический континент является «главным холодильником» планеты и сильно охлаждает все Южное полушарие. Поэтому термический экватор расположен севернее географического, а все зоны на поверхности океанов в Южном полушарии оказываются сдвинутыми в более низкие широты по сравнению с зонами Северного полушария.

Акватория Южного океана, лежащая в антарктической зоне, покрыта морскими льдами. Большие пространства материковой отмели занимают шельфовые ледники, простирающиеся иногда до континентального склона. У края шельфовых ледников зарождаются обширные столообразные айсберги. Объем воды, заключенной в крупных айсбергах, так велик, что мог бы обеспечить годовой сток Волги.

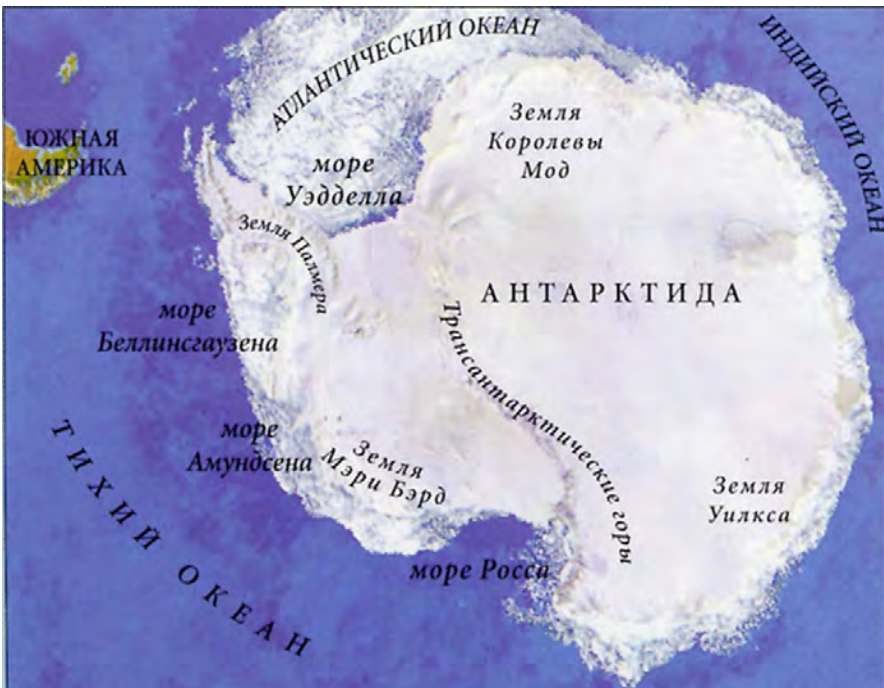


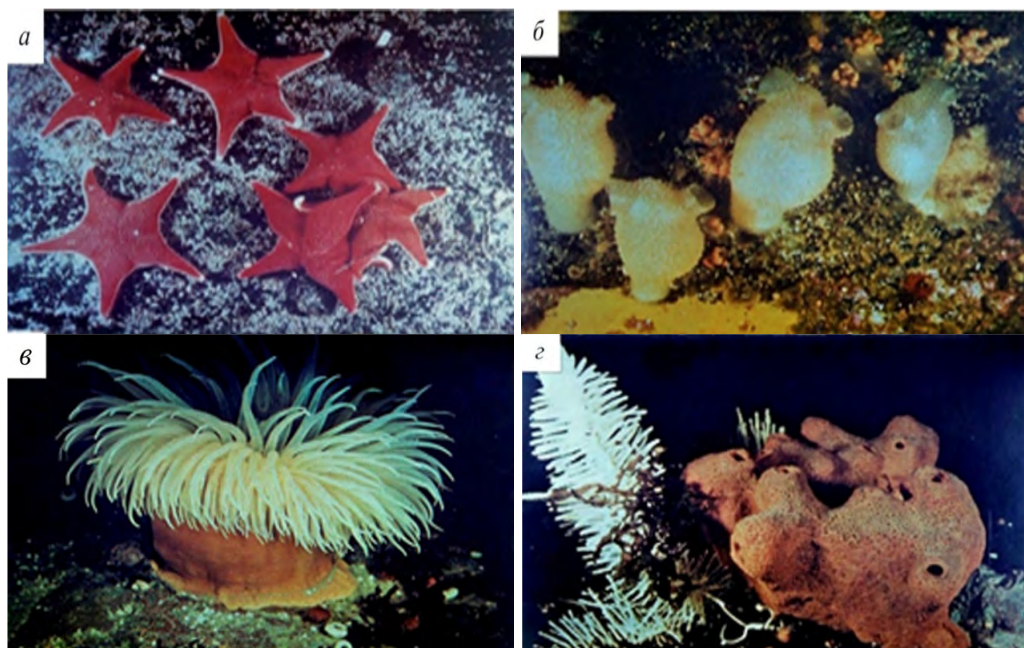
Рис. 6.3. Антарктида, по Encyclopedia of the Earth



В результате осенне-зимнего охлаждения и ледообразования формируются большие массы переохлажденной и соленой воды. Эти воды погружаются и движутся в северном направлении вдоль дна, заполняя котловины Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Несмотря на низкие температуры воды, жизнь на шельфе Антарктиды богата и разнообразна. Это объясняется палеогеографической историей. Начало образования Южного океана относится к концу неогена, когда в процессе распада Гондваны стал обособляться Антарктический материк. Последней – 14 млн. лет назад – от него отделилась Южная Америка, в результате чего открылся пролив Дрейка.

Кольцевая система течений, сформировавшаяся в Южном океане, изолировала южное полярное пространство от проникновения тепла с севера, что способствовало его выхолаживанию и оледенению Антарктиды. Таким образом, формирование пелагических и донных сообществ, приспособленных к суровым условиям антарктической зоны, происходило на протяжении более 10 млн. лет.

Южный океан широко открыт в Атлантический, Индийский и Тихий океаны. Это способствовало проникновению в его воды представителей фауны и флоры из богатых жизнью тропических широт. В результате длительной адаптации к суровым условиям антарктической зоны в Южном океане сформировались разнообразные в видовом отношении и богатые по биомассе донные сообщества (рис. 6.4).



**Рис. 6.4. Беспозвоночные животные, обитающие на антарктическом шельфе:**

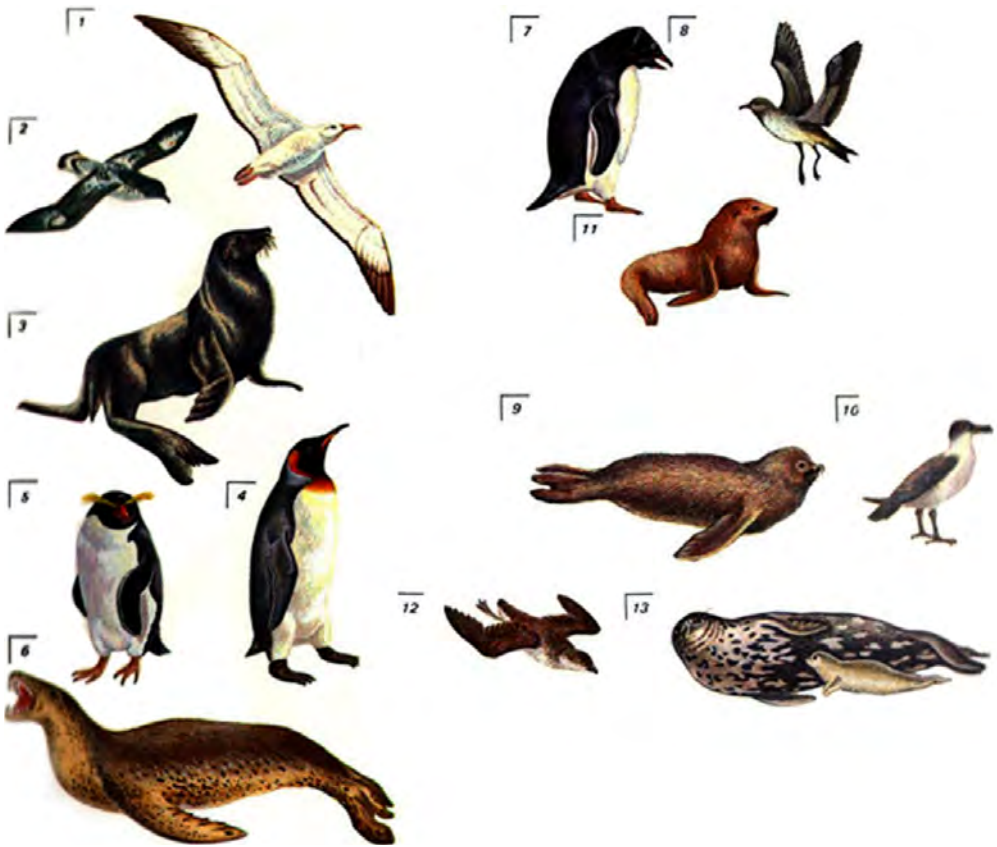
а – морские звезды; б – асцидии; в – актиния; з – губка (подводные фото С. Н. Рыбакова)



Животный мир Антарктиды сосредоточен в редких оазисах, участках суши, летом свободных от льда и снега, и на кромке прибрежных льдов. Здесь живут круглый год ластоногие, пингвины (рис. 6.5), летом гнездятся поморники, чайки, крачки, качурки, буревестники. Все позвоночные Антарктиды добывают пищу из моря, которое в противоположность суше характеризуется богатством и высокой продуктивностью.

Субантарктическая зона лежит между  $50-70^{\circ}$  ю.ш. и охватывает воды Южного океана, его основная характерная черта – гигантское циркумполярное течение, опоясывающее Антарктиду.

Весной в водах Южного океана с усилением солнечной радиации начинается массовое развитие диатомовых водорослей. Фитопланктоном кормится зоопланктон, представленный крупными рачками эвфаузидами (криль) длиной 2–4 см. Крилем кормятся рыбы (нототения, путассу), киты, ластоногие и птицы (рис. 6.6).



**Рис. 6.5. Животные Антарктики, по «Мир географии...»:**

1 – странствующий альбатрос; 2 – капский голубок; 3 – морской лев; 4 – королевский пингвин; 5 – золотоволосый пингвин; 6 – морской леопард; 7 – пингвин адели; 8 – качурка; 9 – тюлень Росса; 10 – короткохвостый поморник; 11 – южный морской котик; 12 – ныряющий буревестник; 13 – тюлень Уэдделла

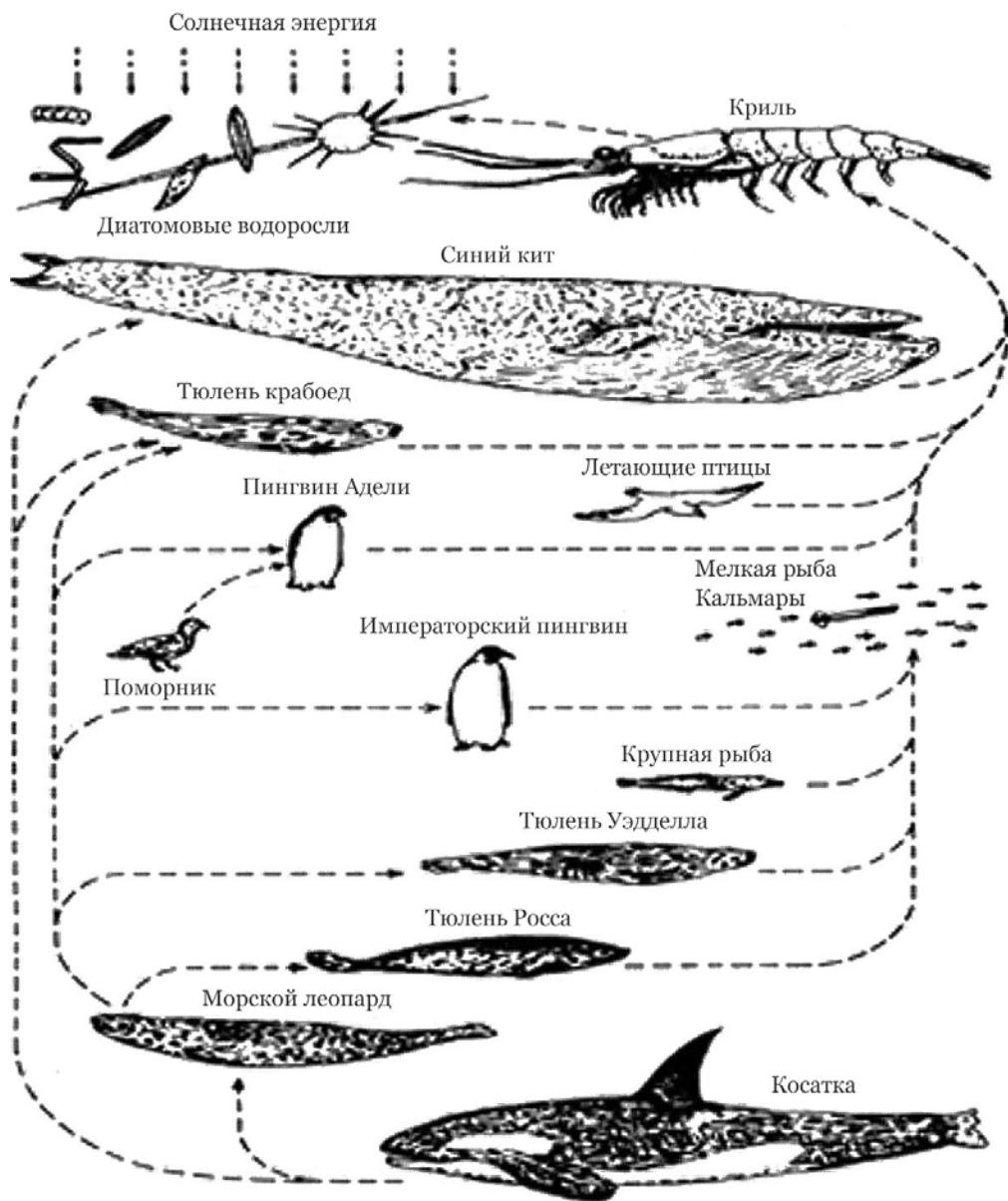
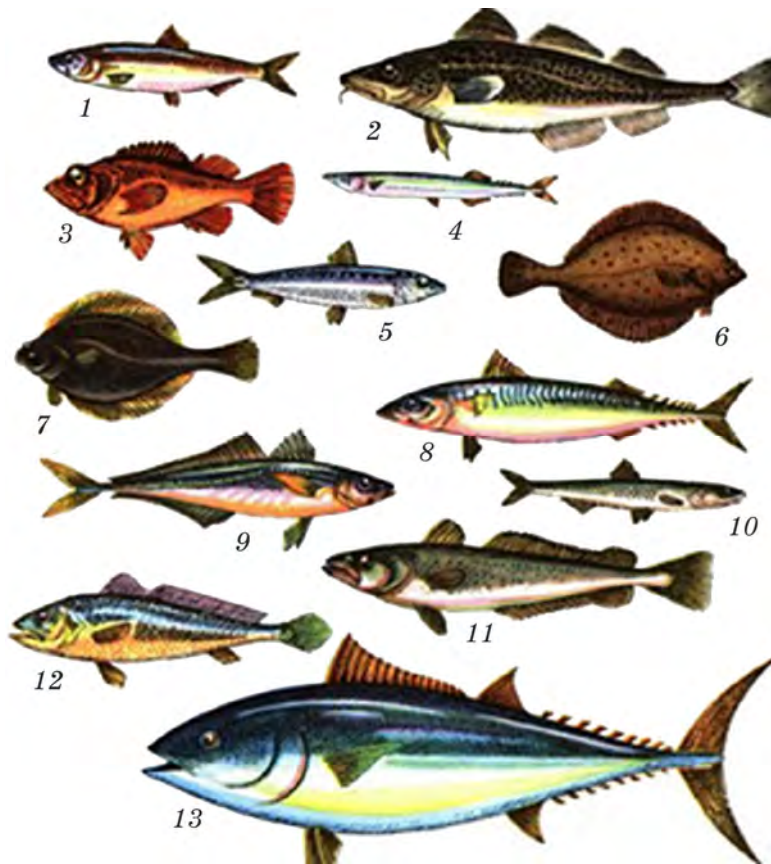


Рис. 6.6. Главные звенья пищевой цепи в Южном океане, по Atlas of the Oceans...

**Биомы умеренного пояса.** В умеренном поясе Северного полушария в северной Атлантике и северной части Тихого океана течения образуют циклонические круговороты, с которыми связаны: крупные апвеллинги, обогащение поверхностных вод биогенными солями и повышенная биологическая продуктивность.

В северной Атлантике циклонический круговорот образован у берегов Европы идущими с юго-запада струями теплого Северо-Атлантического течения, а у берегов Северной Америки – идущими с северо-востока струями холодных Восточно-Гренландского и Лабрадорского течений. В северной части Тихого океана циклонический круговорот образуют теплое Аляскинское течение на востоке и холодные Камчатское и Курильское на западе.

Благодаря течениям структура умеренного пояса в Атлантическом и Тихом океанах резко асимметрична: южная граница субарктической зоны вдоль берегов Северной Америки опускается до 45° с.ш., а у берегов Европы она отесняется почти до 73° с.ш. Аналогичная картина наблюдается в умеренном поясе Тихого океана. Циклонические апвеллинги способствуют подъему к поверхности глубинных вод богатых биогенами, что обеспечивает высокую продуктивность жизни. Здесь расположены основные промысловые районы рыб (рис. 6.7), беспозвоночных и водорослей.



**Рис. 6.7. Промысловые рыбы умеренного пояса, по Atlas of the Oceans...:**

1 – сельдь-черноспинка; 2 – треска; 3 – окунь морской; 4 – сайра; 5 – сардина желтоперая; 6 – камбала морская; 7 – камбала дальневосточная; 8 – скумбрия; 9 – ставрида; 10 – анчоус; 11 – мерлуза; 12 – горбыль желтый; 13 – тунец



Рис. 6.8. Сбор фукусовых водорослей (*Fucus*, *Pelvetia*) на литорали Белого моря

Климат и гидрологические условия умеренного пояса в Северном полушарии весьма контрастны у северных и южных границ, что дает основание выделить две зоны: бореальную и неморальную.

*Бореальная зона* охватывает акватории Атлантического и Тихого океанов, ограниченные изотермами на севере – 10 °С на юге – 15 °С. Характерной чертой этой зоны являются пышные заросли бурых водорослей: на литорали – фукусовых (рис. 6.8), в сублиторали – ламинарии (рис. 6.9), гигантского макроцистиса (рис. 6.10) и др.



Рис. 6.9. Ламинария японская (*Laminaria japonica*) у берегов Южного Сахалина, по «Атлас промысловых беспозвоночных...»





**Рис. 6.10. Макроцистис (*Macrocystis*) у берегов Калифорнии, по «Атлас промысловых беспозвоночных...»**

Бентос бореальной зоны характеризуется огромным разнообразием беспозвоночных (см. рис. 4.11). Благодаря богатству вод бореальной зоны здесь представлено большое разнообразие промысловых рыб: сельдь, окунь морской, камбала, треска, палтус, кроме того, в Атлантическом океане – пикша, сайра, зубатка, бельдюга, мойва, семга и др., в Тихом океане – минтай, навага, лососевые и др.

*Неморальная зона* охватывает акватории Атлантического и Тихого океанов, ограниченные изотермами на севере – 15 °С, на юге – 20 °С. В качестве примера биомы неморальной зоны приведем краткое описание биоценозов Черного моря.

Биота Черного моря на 90 % состоит из средиземноморских вселенцев, однако пониженная соленость вод (18–17 ‰) у берегов Крыма и Северного Кавказа вызывает её сильное обеднение. Описание биоценозов Черного моря и схему их распределения (рис. 6.11) впервые в 1913 г. предложил С. А. Зернов в классическом труде «К вопросу об изучении жизни Черного моря».

Раскроем содержание этой схемы. В верхнем левом углу схемы представлен биоценоз скал. В псевдолиторали, орошаемой прибоем, на камнях обитают мраморный краб *Pachygrapsus*, усонотий рачок *Balanus*, моллюск морское блюдечко *Patella*. Глубже в сублиторали распространены заросли бурой водоросли *Cystoseira*, встречаются зеленые водоросли *Ulva* и *Enteromorpha*, на скалах сидят моллюски мидии *Mytilus* и актинии, в камнях прячется морской ерш *Scorpena*. В верхнем правом углу схемы представлен биоценоз песка, здесь у края воды обитают черви немертины *Lineus*, низшие черви *Saccocirrus*, рачки-амфиподы и др. Глубже в сублиторали в песке живут моллюски *Venus*, рыбы султанки *Mullus*, закапывающиеся в песок камбалы *Rhombus*, по дну бегают раки-отшельники *Diogenes*. С левого края схемы ниже биоценоза скал



изображен биоценоз морской травы зостеры, распространенный в сублиторали в защищенных от волн заливах с песчано-илистым дном. Здесь в зарослях *Zostera* прячутся рыбы морские иглы *Syngnathus*, зеленушки *Crenilabrus*, морские коньки *Hippocampus* и креветки *Leander*. Справа от биоценоза зостеры изображен биоценоз устричника, представленный моллюсками устрицей *Ostrea* и морским гребешком *Pecten*, в настоящее время этот биоценоз почти полностью вымер. Справа от него на схеме изображен биоценоз мидиевого ила, распространенный в элиторальной зоне на глубине свыше 25 м.



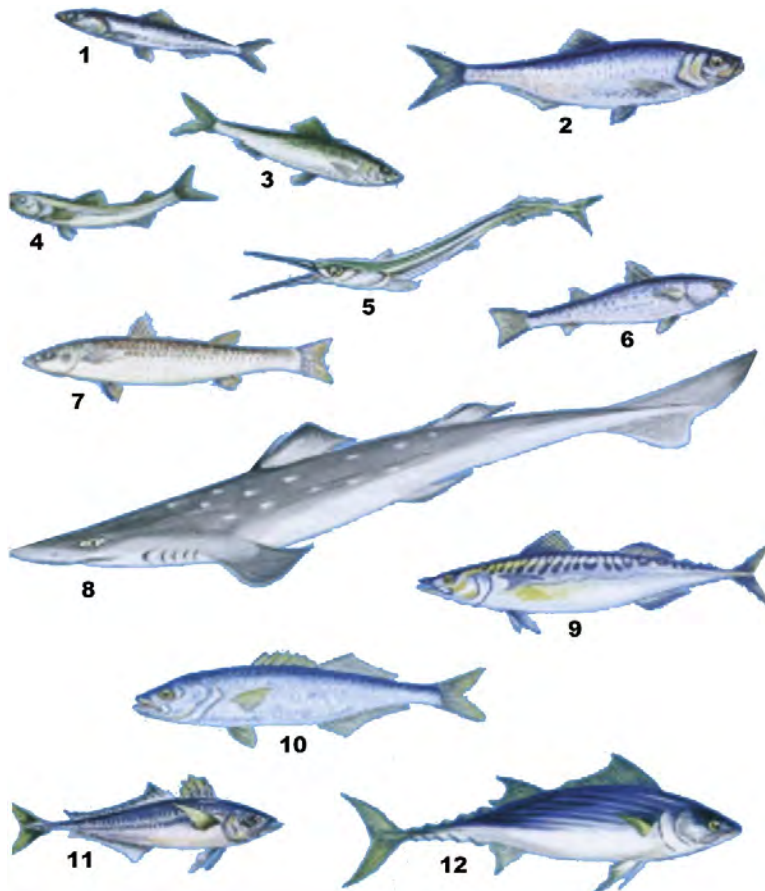
Рис. 6.11. Схема распространения биоценозов Черного моря, по С. А. Зернову

Здесь господствует моллюск мидия *Mytilus*, красная губка *Suberites*, асцидия *Ciona*, изредка встречается занесенная из нижней сублиторали биоценоза скал красная водоросль *Phyllophora*. Справа изображен биоценоз фазеолинового ила, занимающий глубины более 40 м, названный по имени моллюска *Modiola phaseolina*, встречается много иглокожих *Amphiura*. В правом нижнем углу схемы показана мертвая зона сероводородного заражения. В толще воды изображена крупная черноморская медуза *Risostoma*. Дополнительная характеристика биоценозов Черного моря приводится в главе 7.

Характерные для неморальной зоны рыбы обитающие в Черном море обладают высокой продуктивностью и представляют большой интерес для рыболовства (рис. 6.12).

В Южном полушарии умеренный пояс представлен одной натальной зоной.

*Натальная зона* охватывает пелагиаль Южного океана, опоясывающую Антарктиду и ограниченную изотермами 10 и 20 °С. Преобладающие здесь



**Рис. 6.12. Пелагические рыбы Черного моря, по Ю. П. Зайцеву**

1 – хамса; 2 – сельдь; 3 – шпрот; 4 – атерина; 5 – сарган; 6 – лобан; 7 – пиленгас; 8 – катран; 9 – скумбрия; 10 – луфарь; 11 – ставрида; 12 – тунец

западные ветры создают общее течение поверхностных вод на восток – Западный дрейф или Антарктическое циркумполярное течение. Это одна из наиболее продуктивных акваторий Мирового океана, обеспечивающая богатые запасы промысловых рыб, к которым относятся: мерлуза, шпрот, макрорус, анчоус, скумбрия, ставрида, карась морской, луфарь и др.

**Биомы теплого пояса.** Теплый пояс охватывает акваторию между тропиками Северного и Южного полушарий. В теплом поясе выделяется одна тропическая зона.

*Тропическая зона* ограничена с севера и с юга изотермами воды 20 °С. Особенности этой зоны, обусловлены не температурными градиентами, а характером течений. В тропических широтах Тихого и Атлантического океанов господствует антициклоническая циркуляция вод, сопровождающаяся даунвеллингом: поверхностные воды опускаются, унося с собой органические остатки и связанные с ними питательные вещества. В результате воды тропических широт – самые бедные жизнью в Мировом океане. Это океанические пустыни. Они характеризуются высокой прозрачностью вод (до 40–60 м) и их глубоким синим цветом. В Индийском океане, находящемся под воздействием муссонной циркуляции, ярко выражена сезонная смена направления ветров и связанных с ними течений (см. главу 3).

Вдоль термического экватора располагается ложбина низкого атмосферного давления – зона затишья между пассатными ветрами Северного и Южного полушарий. Ее характерной особенностью является мощное направленное на восток межпассатное течение, часто называемое Экваториальным противотечением. Здесь происходит подъем глубинных вод, богатых питательными веществами, что обуславливает их высокую продуктивность.

В тропической зоне пелагические рыбы открытого океана – это сардинелла, анчоус, акулы, скаты, тунцы, марлины, корифэны, летучие рыбы. В водах Экваториального противотечения тропической зоны эти рыбы многочисленны, образуя промысловый комплекс, являющийся одним из важнейших районов мирового рыболовства.

На мелководьях тропической зоны формируются два типа биомов, заслуживающих специального рассмотрения – это мангровые болота и коралловые рифы.

Мангры, или мангровы, образованы наземными растениями, которые выдерживают соленость открытого моря. Зеленой стеной встают они из морских вод вдоль отмелых берегов. Во время прилива над водой возвышаются лишь кроны деревьев, а при отливе обнажается густая сеть корней (рис. 6.13). Мангры образованы немногими видами, относящимися к трем семействам: Rhizophoraceae, Combretaceae и Verbenaceae. Наиболее характерному представителю мангр – ризофоре свойственно живорождение. Семена прорастают еще на дереве: на ветвях образуется готовая рассада с сигаровидными корнями, достигающими в длину 20–30 см. Во время отлива такой проросток вонзается в илистый грунт, быстро закрепляется и дает начало новому растению. Унесенные течением проростки могут совершать длительные (до года) путешествия, сохраняя жизнеспособность. Этим объясняется широкий ареал мангр на тропических побережьях.





**Рис. 6.13. Мангровые болота:**

*а* – во время прилива; *б* – во время отлива (ресурсы Интернет)

Коралловые рифы являются одной из наиболее ярких достопримечательностей морей теплого пояса. Их ареал не выходит за пределы вод, температура которых не опускается ниже 20 °С.

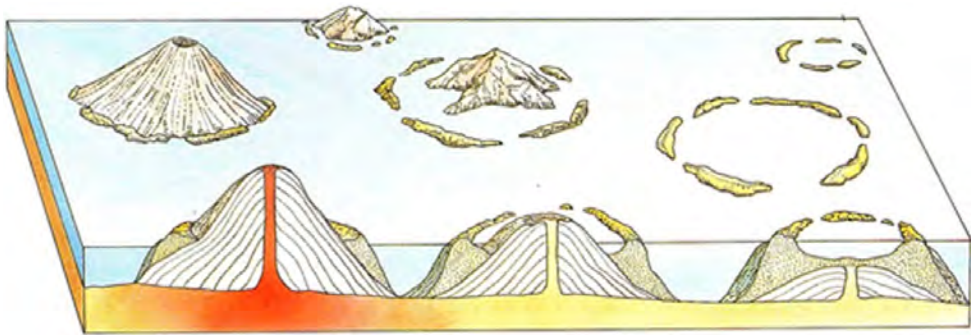
Рифообразующие (герматипные) кораллы – это колониальные кишечнополостные животные (тип Coelenterata), относящиеся к отряду мадрепоровых (Madreporaria). Риф строится благодаря биологическому связыванию из морской воды карбоната кальция коралловыми полипами. Живой коралловый риф – это сочетание биологической и геологической структур, образовавшихся в результате жизнедеятельности многих организмов. Наряду с кораллами в образовании рифа важную роль играют известковые водоросли.

Ч. Дарвин впервые выделил три типа рифов: барьерные, окаймляющие и атоллы. Он же выдвинул гипотезу происхождения атоллов, которая в наши дни блестяще подтвердилась. Атоллы – рифы, имеющие вид кольца или подковы с центральной лагуной внутри. Подобно жемчужным ожерельям они светятся в темно-синих водах океана (рис. 6.14). Согласно Дарвину, развитие атолла начинается с берегового рифа, окаймляющего остров. Последний обычно представляет собой вулканический конус, поднимающийся из глубин океана.



Рис. 6.14. Атоллы в Тихом океане. Космическое изображение (ресурсы Интернет)



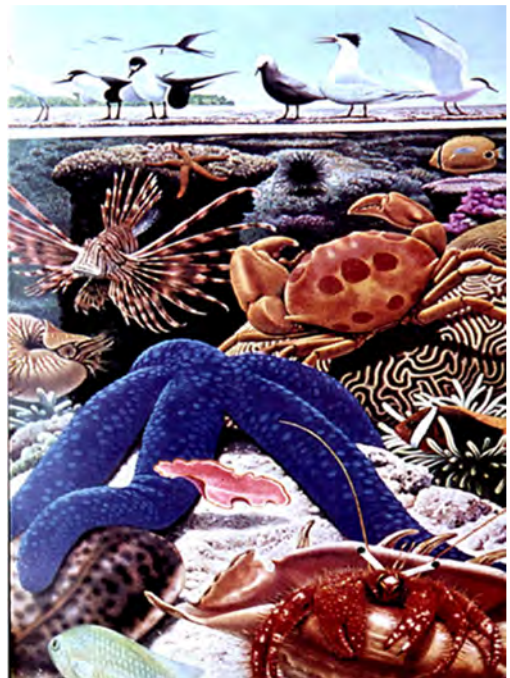


**Рис. 6.15. Образование атолла по Ч. Дарвину**

В результате жизнедеятельности герматипных организмов на береговом склоне риф начинает разрастаться в сторону моря. Однако после того, как активная вулканическая деятельность прекращается, остров под действием силы тяжести начинает погружаться в земные недра. Кораллы же по мере опускания дна успевают надстраивать риф до уровня поверхности моря. На этой стадии коралловые постройки окружают остров сплошным или прерывистым кольцом, и между барьерным рифом и островом образуется лагуна. Дальнейшее опускание острова приводит к его полному исчезновению, и тогда на поверхности остается лишь рифовое кольцо – атолл с внутренней лагуной (рис. 6.15).



**Рис. 6.16. Рыбы коралловых рифов (ресурсы Интернет)**



**Рис. 6.17. Беспозвоночные животные коралловых рифов (ресурсы Интернет)**

Коралловые рифы – настоящие оазисы жизни среди пустынных тропических вод. Рыбы коралловых рифов обладают большим разнообразием форм и окраски (рис. 6.16). Все разнообразие беспозвоночных животных, появившихся в начале палеозоя и эволюционировавших на протяжении фанерозоя, представлено в современных биоценозах коралловых рифов (рис. 6.17). Наряду с дождевыми тропическими лесами они относятся к наиболее продуктивным экосистемам Земли.

Любопытен парадокс богатства жизни в водах тропических морей, бедных питательными солями. Он объясняется симбиозом коралловых полипов с водорослями (см. главу 3). Жизнь грандиозных рифов полностью зависит от одноклеточных пиропитовых водорослей (*Symbiodinium microadriaticum*), селящихся в тканях полипов-рифостроителей. Продукты фотосинтеза водорослей напрямую используются полипами. Ночью коралловый полип, как животное, переходит на питание планктоном, и продукты его пищеварения служат источником биогенных солей для водорослей. Физиологическая связь между гермафитными кораллами и симбиотическими водорослями настолько велика, что ни те, ни другие в природных условиях не могут жить самостоятельно. Недаром К. Линней включал кораллы в отряд *Lithophyta*, что означает «камни-растения».

Известный эколог Ю. Одум в 70-е годы XX века писал, что человек многому может научиться на примере коралловых рифов, в частности, как повторно использовать те или иные продукты и как преуспеть в мире со скудными ресурсами.



## КОНЦЕПЦИЯ ПОДВОДНОГО ЛАНДШАФТА БЕРЕГОВОЙ ЗОНЫ МОРЯ

**Б**ереговая зона и шельф – это часть географической оболочки, богатая и разнообразная природа которой обусловлена взаимодействием геосфер: атмосферы, гидросферы, литосферы и биосферы. Развитие ландшафтоведения береговой зоны и шельфа в России опирается на теоретические положения отечественной географической школы Докучаева-Берга. В начале XXI века большие перспективы изучения береговой зоны и шельфа Мирового океана открылись благодаря современным методам дистанционного зондирования (космических изображений высокого разрешения, аэросъемки с беспилотных летательных аппаратов – дронов), а также с появлением новых технических средств подводных исследований.

Развитие ландшафтных исследований в береговой зоне и на шельфе требует четкого определения понятия подводный ландшафт, его морфологической структуры и свойств ландшафтообразующих факторов, а также рассмотрение подводного ландшафта как основной исходной единицы ландшафтного районирования морских мелководий. Программы работ, построенные с учетом названных требований, могут обеспечить полноту и сравнимость результатов исследований, выполненных разными авторами. Ландшафты береговой зоны моря (подводного берегового склона) обладают сложной природой, но вместе с этим наиболее доступны для изучения и картирования.

### 7.1. ПОДВОДНЫЙ ЛАНДШАФТ, ЕГО ПРИРОДНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И СТРУКТУРА

Подводный ландшафт береговой зоны моря (ПЛБЗ) – относительно однородный участок береговой зоны, качественно отличающийся от других участков своей структурой, т.е. с однотипным геологическим строением, рельефом, грунтами, гидроклиматом (температурой, соленостью, течениями, волновыми процессами) и с однотипными группировками гидробионтов. ПЛБЗ – наименьшая исходная таксономическая единица ландшафтного районирования, он не пересекается границами таксонов более высокого ранга, относится к одной природной зоне, лежит в пределах верхнего пояса неритического яруса, ограничен одной региональной морфоструктурой. Каждый подводный ландшафт характеризуется своеобразным сочетанием внутриландшафтных природных комплексов (фаций, угодий), представляющих собой биотопы донных биоценозов. ПЛБЗ охватывают прибрежную сушу, подверженную воздействию прибоя – супралитораль, заливаемую во время прилива – литораль, и морское дно до глубины, где воздействие волновых процессов затухает и освещенность недостаточна для формирования сообществ макрофитов –

сублитораль (верхний пояс неритического яруса). Глубже ПЛБЗ сменяются ландшафтами элиторальной зоны (среднего пояса неритического яруса).

К природным факторам, обуславливающим богатство и разнообразие ландшафтов морских мелководий, относятся:

- связь гидрологических условий с метеорологическим режимом атмосферы, выраженный сезонный ритм природных процессов;

- подвижность вод, контролирующая процессы абразии, литодинамики и аккумуляции осадков, а также способствующая хорошей аэрации, притоку питательных веществ и разносу зачатков организмов;

- проникновение солнечной радиации, поддерживающей фотосинтез фитопланктона и фитобентоса;

- разгрузка речного стока, вызывающая сильную изменчивость солёности морских вод, их обогащение биогенными и органическими веществами, твёрдый сток принимает основное участие в питании вдольберегового потока наносов;

- большое видовое разнообразие и богатство жизненных форм, способствующие высокой плотности заселения всевозможных экологических ниш на поверхности моря, в толще воды, на поверхности дна и в грунте, высокая биологическая продуктивность;

- влияние плейстоценовой регрессии, с которой связаны реликтовые формы рельефа и фации донных отложений, разорванные ареалы организмов и влияние голоценовой трансгрессии, с которой связана молодость подводных ландшафтов.

Отметим основные свойства подводных ландшафтов:

- ландшафт морского дна обособляется на участке земной коры, имеющем в общем одинаковое геологическое строение; как правило, он связан с развитием одной региональной морфоструктуры;

- каждому ландшафту свойственен определенный набор литологических разностей современных донных отложений или выходов коренных пород, контролирующих характер скульптурных микро- и мезоформ подводного рельефа;

- подводная освещенность, температура и волновые процессы изменяются с глубиной, что обуславливает вертикальное подразделение береговой зоны;

- разнообразие форм рельефа, грунтов, гидрологических обстановок определяют пестроту биотопов и соответственно разнообразие донных биоценозов.

Все это служит основанием для выделения системы морфологических единиц внутриландшафтной дифференциации и применения ландшафтно-биономического метода исследования структуры бентоса.

Донные природные комплексы (ДПК), связанные с характерными формами рельефа, грунтами и группировками гидробионтов, как правило, обладают своеобразным внешним видом, поэтому в ландшафтоведении они получили название морфологических единиц внутриландшафтного подразделения. Характеристика морфологической структуры ПЛБЗ моря включает описание единиц горизонтального и вертикального подразделения.



Основными единицами горизонтального подразделения ПЛБЗ являются *фация* и *угодье*.

*Подводная фация* – наименьший элементарный ДПК. Она представляет конкретный биотоп, связанный с одной формой микрорельефа или одним элементом мезорельефа (вершина, склон, подножье банки), и расположена в определенном интервале глубин. Фация сложена одной литологической разностью современных осадков или приурочена к однородному по вещественному составу выходу горных пород и занята одним биоценозом. Комплекс фаций образует подводное угодье.

*Подводное угодье* – это ДПК, связанный с определенной мезоформой рельефа, обладающий хорошо выраженными границами. Дифференцированное развитие локальных структур определяет формирование угодий двух типов. На структурах, испытывающих поднятие, происходит размыв дна, и формируются угодья абразионно-скульптурного типа: вдольбереговой пояс скал, подводные банки и рифы вдали от берега. У структур, испытывающих опускание, происходит седиментационное выравнивание дна и формирование угодий аккумулятивного типа. На участках активной литодинамики подводные угодья представлены береговыми валами, подводными косами и т.п. В спокойной гидродинамической обстановке на участках устойчивого осадконакопления происходит формирование угодий монотонных песчано-илистых равнин.

Важным экологическим фактором названных угодий являются свойства грунта. Хорошо известны сообщества гидробионтов-обрастателей, связанных с каменистыми грунтами, и сообщества организмов, закапывающихся в рыхлый грунт, в облике которых находят отражение приспособительные признаки, обусловленные образом жизни на разных типах грунта.

Вертикальная дифференциация морских мелководий отражает высоту воздействия прибоя, ритмику приливо-отливных явлений, ослабление волнения и угасание подводной освещенности с глубиной. Под влиянием названных факторов находятся процессы рельефообразования, осадконакопления, а также вся совокупность экологических условий, определяющих распределение донных биоценозов. Батиметрический профиль является основой сопряженного ряда ДПК. Закономерной смене с глубиной подвержены и фации, и угодья, и целые ландшафты.

Главными единицами подразделения ПЛБЗ по глубине являются вертикальные зоны. В верхнем поясе неретического яруса выделяются три вертикальные зоны: *супралитораль*, *литораль (псевдолитораль)*, *сублитораль*. Глубже простирается элиторальная зона, относящаяся к среднему поясу неретического яруса (рис. 7.1).

Следующая единица, на которую зоны делятся по вертикали, называется этажом. В супралиторали этажи отражают высоту воздействия прибоя; в литорали – ритмы прилива и отлива, в сублиторали – ослабление воздействия волн на дно и угасание подводной освещенности. Иногда внутри этажей выделяются ступени, отличающиеся по составу донных биоценозов. Величина интервалов вертикальных подразделений меняется с глубиной от сантиметров до единиц и десятков метров, в целом система единиц вертикального подразделения ПЛБЗ напоминает пружину, сжатую в начале и растянутую на конце.

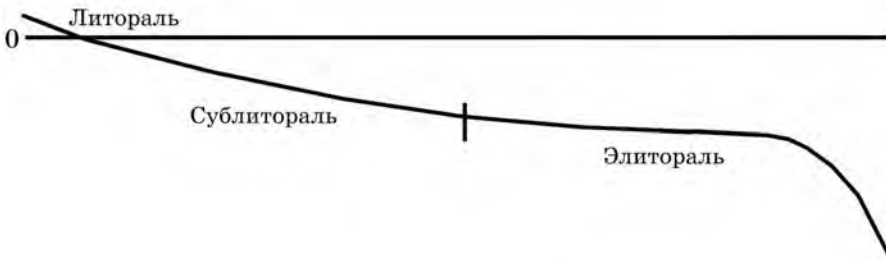


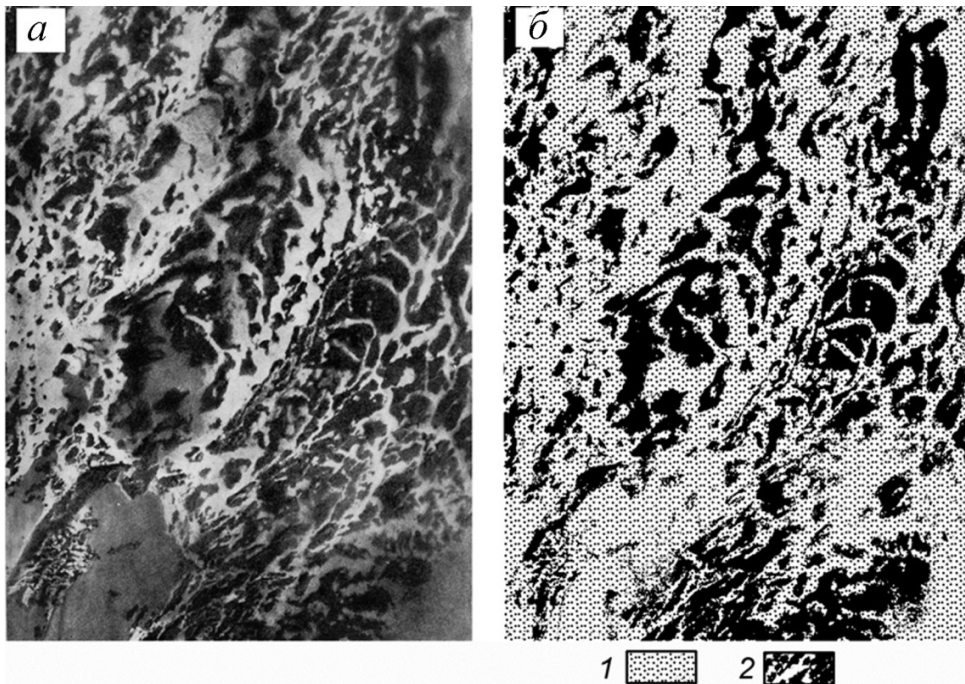
Рис. 7.1 Вертикальное подразделение неритического яруса

Представление о морфологических единицах занимает особое место в учении о подводных ландшафтах. Именно они являются непосредственным объектом морских и подводных исследований и картирования. В результате анализа закономерных пространственных сочетаний морфологических единиц выделяются и сами ландшафты.

## 7.2. АЭРОКОСМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ И КАРТОГРАФИРОВАНИЯ ДНА МОРСКИХ МЕЛКОВОДИЙ

Использование материалов аэрокосмических съемок занимает важное место при ландшафтно-биономическом изучении и картографировании дна морских мелководий. Трудность картографирования морского дна даже на мелководьях объясняется наличием слоя воды, препятствующего широкому обзору дна. При аэрофотосъемке морского дна необходимо учитывать, что солнечный свет, отраженный от морского дна, вторично проходит сквозь водную толщу, являющуюся сине-зеленым светофильтром, в результате чего длинноволновые зоны солнечного спектра поглощаются и рассеиваются. Наилучшие результаты дают фоторегистраторы (фотопленки, цифровые аппараты), обладающие повышенной чувствительностью к излучению в зеленой части спектра. Аэрофотоизображения свободные от маскирующего покрова воды являются хорошей основой для комплексного изучения и картографирования ландшафтов береговой зоны моря. В XX веке аэросъемка проводилась с самолетов с помощью специальных аэрофотоаппаратов и аэрофотопленок, в начале XXI века стала активно развиваться техника аэрофотосъемки цифровыми камерами с беспилотных летательных аппаратов – дронов.

Плановое изображение морского дна на аэрофотоснимках (АФС) непригодно для восприятия и требует дешифрирования – распознавания по фоторисунку соответствующих объектов на морском дне. Дешифрирование становится более полным, когда выполняется комплексное изучение природы морского дна: от бентосных группировок и биотопов до форм рельефа и геологических структур. Однотипные ДПК получают одинаковое изображение, это позволяет составлять аэрофотографические эталоны ДПК, изученных на ключевых участках, и затем экстраполировать дешифровочные признаки на всю площадь АФС. Например, АФС характеризуется сочетанием серого тона и темных пятен, образующих дугообразные полосы (рис. 7.2, а). Подводные



**Рис. 7.2. Уголье абразионно-скульптурных форм с сообществами литофильных гидробионтов развитое на месте антиклинальной складки:**

*а* – аэрофотоизображение (м-б 1:15 000): темные элементы изображения соответствуют фациям гряд, обросших водорослями и двустворчатыми моллюсками, светлые элементы – фации выровненных участков дна, покрытых песчано-ракушечными наносами; *б* – карта фаций, образующих уголье: 1 – фации песчано-ракушечных наносов, 2 – фации гряд с сообществами литофильных гидробионтов

исследования на ключевых участках позволили установить, что темные пятна представляют каменистые гряды, обросшие водорослями, а серый тон соответствует песчано-ракушечным наносам. В целом данный рисунок на АФС отражает уголье абразионно-скульптурных форм с сообществами литофильных гидробионтов (сочетание фаций скульптурных форм, покрытых обрастаниями и фации песчано-ракушечных наносов). Формирование уголья данного типа на акватории Апшеронского архипелага (западное побережье Среднего Каспия) обусловлено размывом купола антиклинальной складки, дешифрирование которой опознается на снимке по изгибам отпрепарированных пластов горных пород. Таким образом, экстраполяция дешифровочных признаков позволяет выявлять, оконтуривать и картировать ДПК на всей акватории ландшафта (рис. 7.2, б).

Новые возможности в изучении и картографировании ландшафтов береговой зоны моря открывают методы зондирования Земли из космоса. Уже первые фотографии, сделанные из космоса, показали их высокую эффективность при изучении коралловых рифов. Современные средства дистанционно-

го зондирования из космоса позволяют получать космические снимки (КС) на больших площадях в широкой зоне солнечного спектра с детальностью изображения близкой к АФС. Географическая привязка КС дает возможность в автоматическом режиме на экране монитора определять координаты каждой точки на снимке. При дешифрировании КС координаты точек наблюдения определяются в ходе морских работ. Контроль достоверности дешифрирования осуществляется путем повторного выхода на точку с помощью навигатора. Например, на фрагменте КС подводного склона северной оконечности о. Артёма у западных берегов Среднего Каспия различим рисунок в виде темно-зеленых и светло-зеленых элементов (рис. 7.3). Темные элементы изображения соответствуют грядам, обросшим водорослями, светлые элементы – выровненным участкам дна с песчано-ракушечными наносами.

Дешифрирование АФС включает морские исследования, осуществляемые как с борта судна, так и под водой. Работы проводятся методом профилирования и на отдельных станциях. Эхолотное профилирование дает батиметрическую основу сопряженного ряда ДПК. Описание ДПК осуществляется на водолазных станциях, на которых водолаз-исследователь описывает формы рельефа, характер грунта, состав и структуру донных биоценозов, фотографирует и отбирает образцы.



**Рис. 7.3. Подводный склон северной оконечности о. Артёма на акватории Апшеронского архипелага. Фрагмент космического снимка высокого разрешения, м-б 1:25 000, спутниковая система World-View-4 2018 (композит из каналов в диапазоне видимой зоны спектра, пространственное разрешение 0,4 м/пиксел), картографический сервис Google**

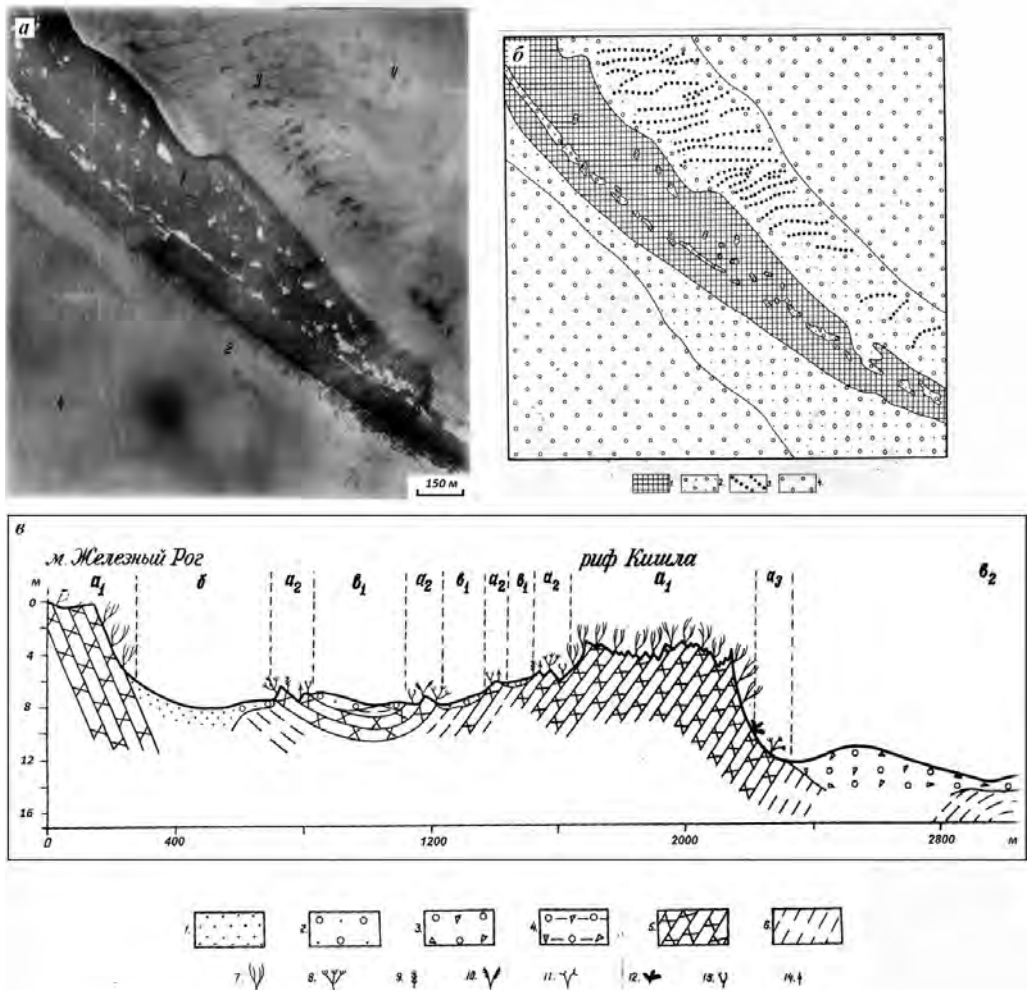


### 7.3. ПОДВОДНЫЙ ЛАНДШАФТ БЕРЕГОВОЙ ЗОНЫ ТАМАНСКОГО ПОЛУОСТРОВА (ЧЕРНОЕ МОРЕ)

Притаманский ландшафт относится к типу абразионно-аккумулятивных ландшафтов, формирующихся на испытывающей поднятие южной окраине Скифской платформы. Он представляет собой материковую отмель шириной до 40–60 км. Морское дно сложено отложениями миоцен-плиоценового возраста, состоящими из рыхлой толщи глин, песков с прослоями и включениями плотносцементированных пород (мергеля, бурого железняка, известняка). Многочисленные банки, рифы, гряды и т.п. приурочены к куполам антиклиналей и к крыльям антиклинальных складок. Отмечаются прямые формы рельефа, при этом ориентировка скульптур полностью определяется простиранием пластов пород. Там, где дно сложено легко разрушающимися породами, возникают пространства абразионного выравнивания.

Покров современных морских осадков в Притаманском подводном ландшафте обладает незначительной мощностью, местами он прерывается. Обращает внимание отсутствие развитой гидрографической сети на Таманском полуострове, что объясняет ограниченность выноса пролювиального терригенного материала с суши. Характерной особенностью Притаманского ландшафта является широкое распространение обширных выровненных пространств, покрытых маломощным слоем раковин моллюсков и продуктов их измельчения. У мыса Железный рог в результате абразии надрудных песчаных слоев на подводном береговом склоне формируются аккумулятивные формы рельефа. Важную роль в формировании подводных угодий играет глубина моря. Мелководье Притаманского ландшафта на глубине до 20–25 м относится к сублиторальной зоне, доступной воздействию волновых процессов и где освещенность достаточна для существования подводной растительности. Ослабление волновой активности и уменьшение подводной освещенности с глубиной определяет изменения строения подводного берегового склона и состава донных биоценозов, что позволяет подразделить сублитораль на три этажа. На глубинах более 25 м, вне зоны волнового воздействия, где освещенность недостаточна для существования подводной растительности, формируется ландшафт аккумулятивной илисто-ракушечной равнины, относящийся к элиторальной зоне.

Притаманский ландшафт характеризуется значительной шириной мелководья доступного для аэрофотографирования. Изображение морского дна было получено для большей части абразионно-аккумулятивной равнины, на удалении до 6–7 км от берега. Основное разнообразие фоторисунков морского дна связано с угодьями скал и камней, сочетаниями последних с угодьями полей ракушки. Например, рассмотрим дешифровочные признаки подводного рифа Кишла, образованного пластинами бурого железняка. Здесь водоросли обрастающие скалы, придают изображению рифа на АФС темный тон, позволяющий распознать его очертания на фоне светлого тона аккумулятивной равнины (рис. 7.4, а). С помощью простейшего преобразования аэрофотоизображение может быть переведено в графическую форму и представлено в виде карты (рис. 7.4, б). Более полное представление о расположении подводных угодий, отображенных на АФС и карте, о подводной растительности и грунтах дает ландшафтный профиль (рис. 7.4, в).



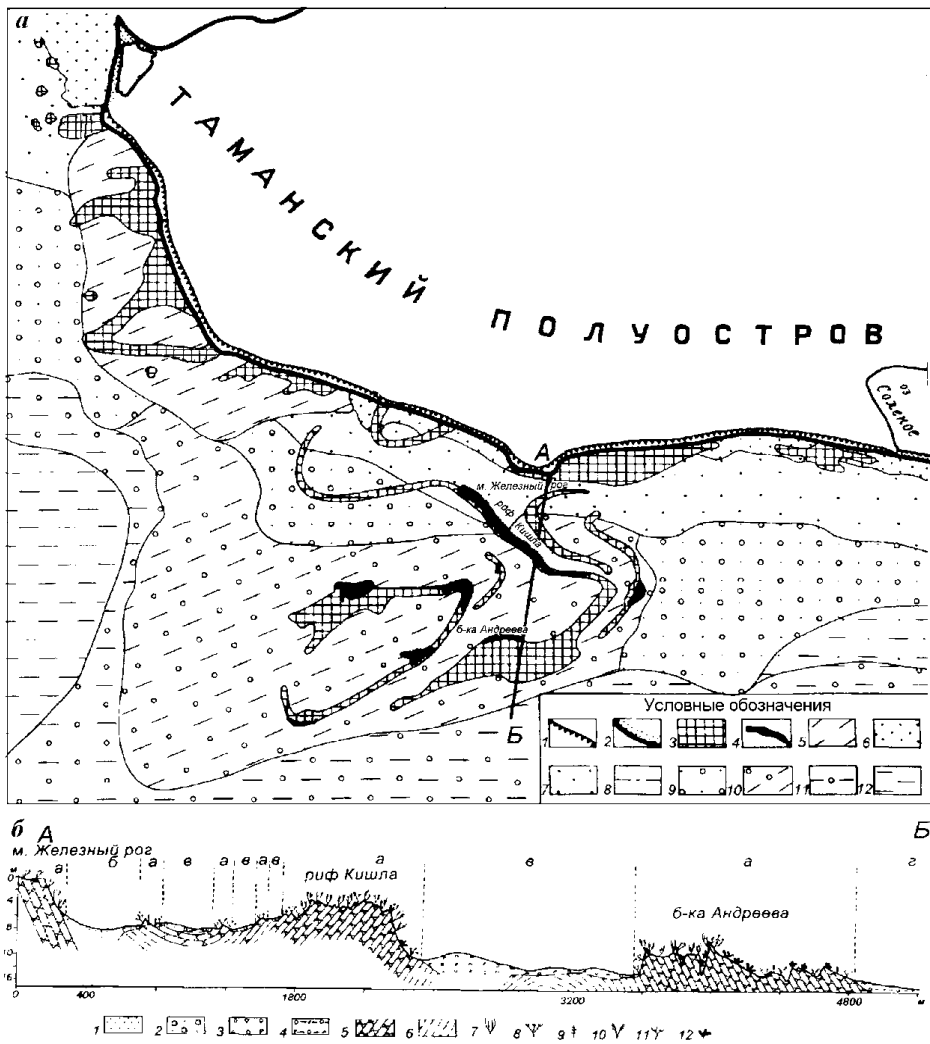
**Рис. 7.4. Притаманский подводный ландшафт, акватория рифа Кишла:**

а) аэрофотоснимок: 1 – подводный риф, образованный мощными пластами бурых железняков рудного горизонта, обросших бурыми водорослями *Treptacantha* (*Cystoseira*) *barbata* и др.; 2 – выровненные пространства, покрытые песчано-ракушечными наносами; 3 – положительные песчано-ракушечные формы волновой аккумуляции; 4 – поля ракуши;

б) ландшафтная карта: 1 – угодье скал и камней, биоценоз *Cystoseira barbata*; 2 – выровненные пространства, покрытые песчано-ракушечными наносами; 3 – положительные песчано-ракушечные формы волновой аккумуляции; 4 – поля ракуши;

в) ландшафтный профиль: 1–6 – грунты: 1 – песок; 2 – детритусовый песок с примесью ракуши; 3 – ракуша (танатоценоз створок мидий, устриц, гребешка и др.); 4 – заиленная ракуша; 5 – камни и скалы (устойчивые к разрушению пласты бурого железняка); 6 – глины в коренном залегании; 7–14 – доминанты растительных сообществ: 7 – *Treptacantha* (*Cystoseira*) *barbata*; 8 – *Nereia filiformis*; 9 – *Chondria capillaris*; 10 – *Dasya baillowiana*; 11 – *Ceramium virgatum*; 12 – *Phyllophora crista*; 13 – *Dictyota fasciola*; 14 – *Laurencia obtusa*;

а–в – подводные угодья: а – скалы и камни; б – песчаные равнины; в – поля ракуши



**Рис. 7.5. Биономическая структура Притаманского ландшафта:**

а) Ландшафтная карта, линия А, Б – место ландшафтного профиля. Условные обозначения: 1 – абразионные берега с активным клифом; 2 – аккумулятивные берега с песчаным пляжем; 3–12 – формы рельефа, определяющие подводные угодья: 3–5 – абразионно-скульптурных форм рельефа: 3 – скалы и камни, сочетающиеся с полями ракушки; 4 – четко выраженные банки и рифы; 5 – обнажения коренных глин; 6–8 – песчаные равнины сублиторали: 6 – верхний этаж, среднезернистые пески с примесью ракушки; 7 – средний этаж, слегка заиленные тонкозернистые пески; 8 – нижний этаж, заиленные тонкозернистые пески с примесью ракушки; 9–11 – поля ракушки сублиторали: 9 – верхний этаж, детритусовые пески с примесью ракушки; 10 – средний этаж, ракушка; 11 – нижний этаж, заиленная ракушка; 12 – илесто-ракушечные равнины элиторали;

б) ландшафтный профиль: 1–6 – грунты: 1 – песок; 2 – детритусовый песок с примесью ракушки; 3 – ракушка (танатоценоз створок мидий, устриц, гребешка и др.); 4 – заиленная ракушка; 5 – камни и скалы (устойчивые к разрушению пласты мергеля, известняка, бурого железняка); 6 – глины в коренном залегании; 7–12 – доминанты растительных сообществ: 7 – *Treptacantha (Cystoseira) barbata*; 8 – *Nereia filiformis*; 9 – *Chondria capillaris*; 10 – *Dasya baillouiana*; 11 – *Ceramium virgatum*; 12 – *Phyllophora crista*; а–г – подводные угодья: а – скалы и камни; б – песчаные равнины; в – поля ракушки; г – заиленная ракушка

В результате дешифрирования АФС на всю акваторию береговой зоны Таманского полуострова составлена ландшафтная карта Притаманского ландшафта, отражающая характерные черты его морфологической структуры. Взаимное отношение подводных угодий, показанных на карте, отображено на ландшафтном профиле (рис. 7.5). Приведем описание основных типов подводных угодий, распространенных в береговой зоне Таманского полуострова. В Притаманском ландшафте выделяется четыре основных типа подводных угодий: 1) скалы и камни, 2) выходы коренных глин, 3) песчаные равнины, 4) поля ракуши.

*Угодье скал и камней* – абразионно-скульптурные формы рельефа, связанные с обнажением пластов крепко сцементированных пород и отторгнутыми от них обломками. Они формируются на месте локальных структур, испытывающих поднятие. Отпрепарированные пласты горных пород образуют банки и гряды, изгибающиеся в зависимости от простираения пластов, что определяет своеобразие рисунка угодий данного типа на ландшафтной карте (см. рис. 7.5 а, усл. знаки 3 и 4). Мощные рифы длиной до 20 км образуются на месте пластов бурого железняка киммерийского яруса. Угодья скал и камней занимают сублиторальную зону на абразионно-аккумулятивной равнине Притаманского ландшафта на глубинах до 20–25 м.

Угодья скал и камней представляют особый биотоп, занятый специфическими донными биоценозами гидробионтов-обрастателей. В фитобентосе господствуют заросли бурой водоросли цистозир (рис. 7.6). Зообентос образован разнообразными беспозвоночными животными, обрастающими скалы (рис. 7.7, а). С угодьями скал и камней связана группировка нектобентоса – рыб каменистых грунтов (рис. 7.7, б).

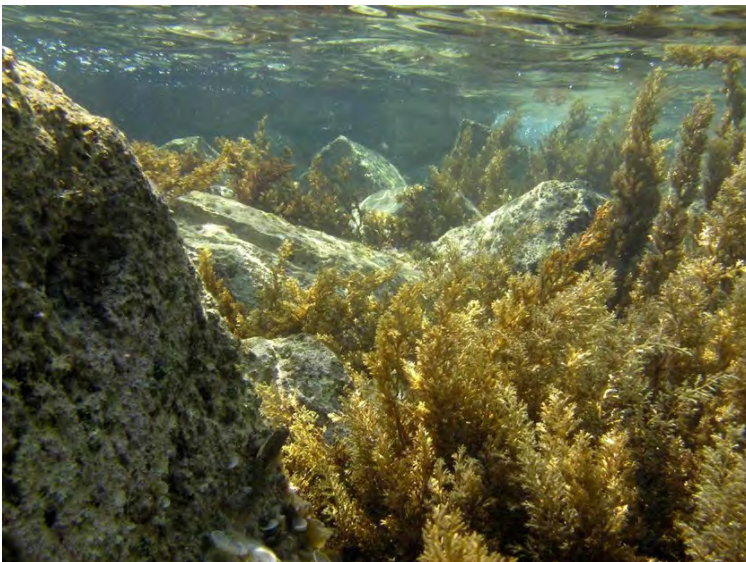


Рис. 7.6. Заросли цистозир *Treptacantha (Cystoseira) barbata* на скалах (ресурсы Интернет)



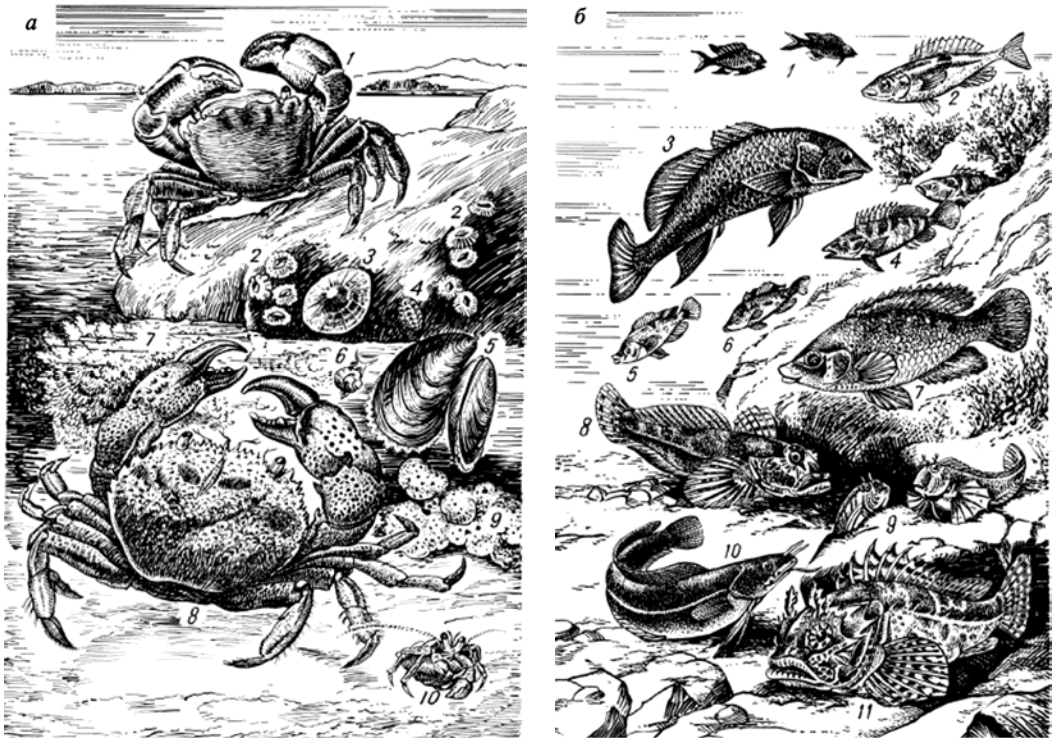


Рис. 7.7. Зооценоз скал и камней, по О. Ф. Хлудовой:

а) беспозвоночные: 1 – мраморный краб (*Pachygrapsus marmoratus*); 2 – морские желуди (*Balanus*); 3 – брюхоногий моллюск морское блюдечко (*Patella pontica*); 4 – моллюск *Chiton*; 5 – мидия (*Mytilus galloprovincialis*); 6 – брюхоногий моллюск *Gibbula*; 7 – известковая красная водоросль кораллина; 8 – каменный краб (*Eriphia spinifrons*); 9 – губка *Renifera*; 10 – рак-отшельник (*Clibanarius misantropus*);

б) рыбы: 1 – морская ласточка (*Chromis chromis*); 2 – смарида (*Smaris smaris*); 3 – горбыль (*Corvina umbra*); 4 – каменный окунь (*Serranus scriba*); 5, 6 – зеленушки (*Crenilabrus acellatus*); 7 – зеленушка рулена (*Crenilabrus rulaena*); 8 – бычок (*Gobius niger*); 9 – морские собачки *Blennius*; 10 – морской налим (*Gaidropsarus mediterraneus*); 11 – морской ерш (*Scorpaena*)

Ослабление освещенности и уменьшение воздействия волн обуславливают вертикальную дифференциацию сублиторали, занимаемой угодьем скал и камней, на три этажа.

Верхний этаж от нуля глубин до 3–5 м характеризуется сообществом многолетней бурой водоросли *Cystoseira flaccida*. Под покровом водорослей на камнях в массе селится, образуя щетки, моллюск митилиастр (*Milastr lineatus*).

Средний этаж на глубине от 3–5 до 10–15 м занят пышными зарослями многолетней бурой водоросли *Treptacantha (Cystoseira) barbata*, определяющей характерные черты типичного для Черного моря биоценоза цистозир.

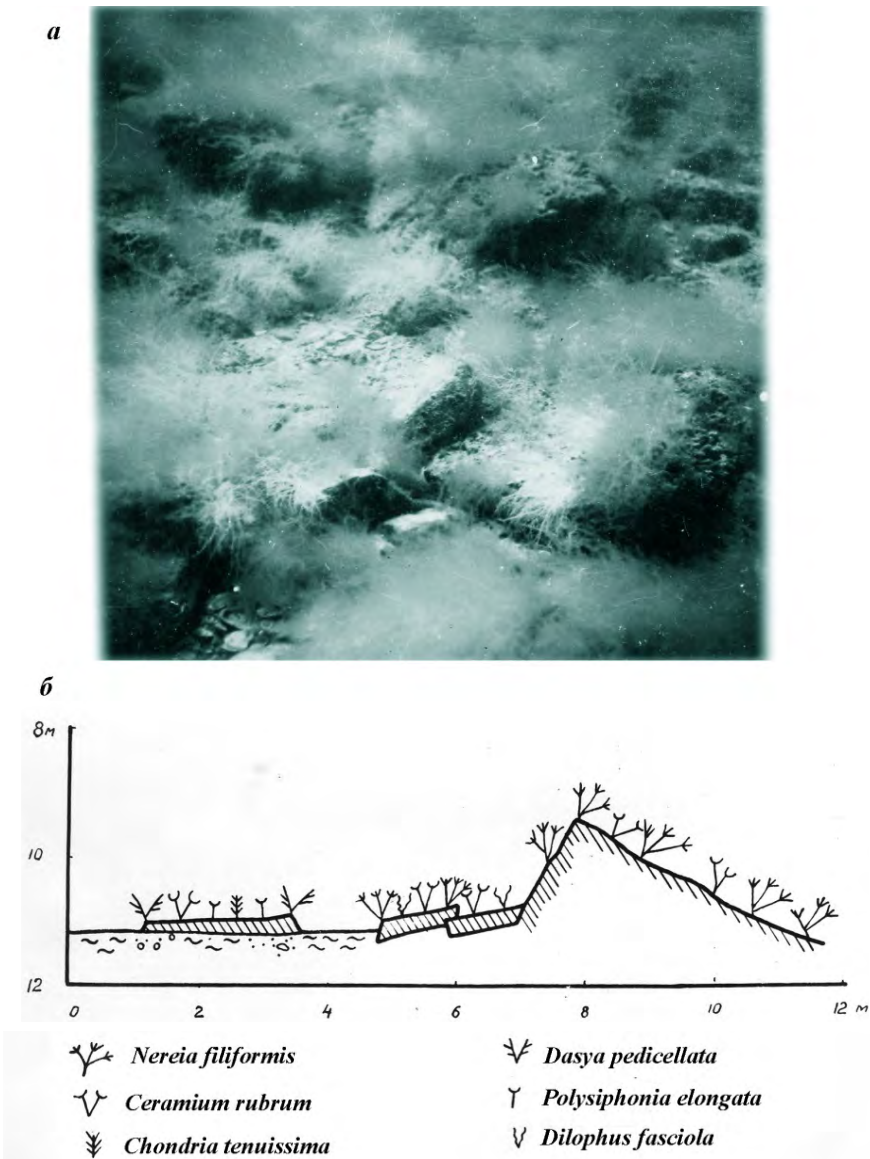
Биоценозы цистозирры состоят из средиземноморских вселенцев, первым из которых является сама *Treptacantha (Cystoseira) barbata*. На глубине до 6–7 м распространены сообщества *Treptacantha (Cystoseira) barbata*–*Cladostephus spongiosus* f. *verticillatus*–*Ellisolandia elongata* (= *Corallina mediterranea*) с хорошо развитой синузией эпифитов. На глубине от 6–7 до 10–11 м распространены сообщества *Treptacantha (Cystoseira) barbata*–*Phyllophora crispa*–*Gelidium spinosum* с обедненной синузией эпифитов.

Биоценоз цистозирры содержит все характерные жизненные формы зообентоса уголья скал и камней. Особая группировка связана с кронами зарослей цистозирры, это микрооброст (диатомовые одноклеточные водоросли, мелкие ракообразные, мелкие полихеты, личинки крупных ракообразных, моллюсков и полихет), а также эпифитные макрофиты и беспозвоночные (брюхоногие моллюски, полихеты, двустворчатые моллюски, изоподы, амфиподы и декаподы). Микрооброст служит фундаментом, на котором зиждется пищевая цепь всех видов животных цистозирового сообщества, его основную часть составляют диатомовые водоросли, обладающие высокой продуктивностью.

Формирование сессильного зообентоса происходит в процессе конкурентной борьбы за свободные каменистые поверхности. На глубинах доступных сомкнутым зарослям водорослей сообщества обрастателей плохо развиты, здесь они занимают преимущественно нижние поверхности нависающих глыб. По мере увеличения глубины плотность зарослей водорослей уменьшается и доминирующую роль на поверхности камней начинают играть сообщества обрастателей. В составе зооценоза выделяются следующие руководящие виды беспозвоночных: гидроида (*Aglaophenia pluma*, *Sertularella polysonia*, *Podocoryna carnea*), сидячая медуза (*Lucernaria campanulata*), сидячие полихеты (*Spirorbis pusilla*, *S. militaris*), губки (*Reniera infromis*, *Spongelia pallescens*), мшанки (*Lepralia pallasiana*), двустворчатые моллюски (*Mytilaster lineatus*), брюхоногие моллюски (*Cerithium reticulatum*, *Rissoa splendida*, *Phasianella pontica*), а также изоподы (*Leptochelia savignyi*, *Idotea baltica*, *Dynamene bidentata*), амфиподы (*Amphithoe vaillanti*, *Caprella acantifera*, *C. danilewskii*, *Erichthonius difformis*, *Dexamine spinosa*, *Hyale pontica*, *Gammarus locusta*), декаподы (*Hippolyte gracilism*, *Macropodia aegyptia*).

Характер фитобентоса средней сублиторали заметно меняется при уменьшении приподнятости скульптурных форм над дном, сложенным рыхлыми осадками. В этом случае на поверхности каменистого субстрата образуется тонкий слой наилка, препятствующего расселению цистозирры. Подводная растительность претерпевает существенные изменения, на смену зарослям цистозирры приходят сообщества нитевидных бурых и красных водорослей с доминированием *Chondria capillaris*, *Ceramium virgatum*, *Nereia filiformis*, *Dasya baillouviana* и корковой водоросли *Zanardinia typus* (рис. 7.8).

Мелкогрядовый рельеф, плитобразные глыбы, окруженные выровненными пространствами, покрытыми рыхлыми наносами, имеет широкое развитие на подводном склоне Таманского полуострова. Здесь в уголье скал и камней



**Рис. 7.8.** Уголье скал и камней на плитах и невысоких грядах, глубина около 10 м:  
 а – фитоценоз нитевидных бурых и красных водорослей на плитах и невысоких грядах (подводная фотография); б – схема распределения водорослей

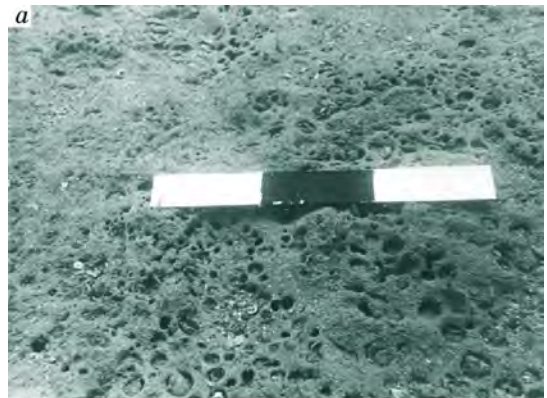
доминирующее значение приобретает разнообразная фауна обрастателей, обильны губки ярких цветов, крупными друзами селятся мидии, в сильно угнетенном состоянии находится скаловый устричник. Камни, створки раковин покрыты корой из нескольких слоев известковых трубок сидячих полихет, обильны гидроиды и мшанки.

Нижний этаж сублиторали на глубине от 10–15 до 20–25 м занят сообществом многолетней красной водоросли *Phyllophora crispa*. На подводном склоне Таманского полуострова сообщества филлофоры, в силу неблагоприятного рельефа для ее расселения, уступают место сообществам нитевидных красных водорослей *Dasya baillouwiana*, *Chondria capillaris*, *Carradoriella (Polysiphonia) elongata*. Здесь фитобентос играет подчиненную роль, а фауна обрастателей занимает господствующее положение.

*Угодье выходов коренных глин* – скульптурные поверхности, выработанные в толще коренных глин. В Притаманском ландшафте угодья выходов коренных глин связаны с толщей миоцен-плиоценового возраста. Здесь, на глубине 10–15 м образуются значительные по площади обнажения глин, лишённые покрова рыхлых наносов. Местами это угодье сочетается с угодьями скал и камней, формирующимися на месте выходов устойчивых к разрушению пластов горных пород (см. рис. 7.5, а, усл. знак 5).

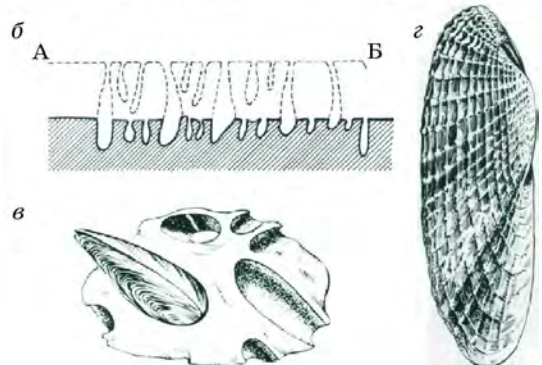
С глинами связан биоценоз фолад (*Pholas dactylus*) – моллюсков-сверлильщиков. Поверхности выходов глин источены до такой степени, что напоминают пчелиные соты (рис. 7.9), на 1 м<sup>2</sup> дна приходится более 5000 отверстий, а плотность живых моллюсков достигает 2600 экз./м<sup>2</sup>. Входные отверстия нор имеют разный диаметр, от 1 до 10 мм. Предполагается, что самые маленькие отверстия просверлены моллюсками-сеголетками. Начав сверление норы, моллюск по мере роста углубляет и расширяет ее. Достигая зрелости на третьем году жизни, моллюск имеет в поперечнике 10–12 мм и углубляет ход на 12–15 см. Таким образом, наличие на дне в породе отверстий диаметром около 10 мм указывает на то, что за 2–3 года (срок жизни моллюска) абразией разрушен слой породы в 10–12 см (длина хода).

*Угодье песчаных равнин* – аккумулятивная поверхность песчаных осадков.



**Рис. 7.9. Сообщество моллюска-сверлильщика (*Pholas dactylus*):**

а – ноздреватая от ходов моллюсков-сверлильщиков поверхность коренных глин, глубина 11 м (подводная фотография); б – схема, иллюстрирующая процесс внедрения моллюсков-сверлильщиков в породу и ее разрушение (А–Б – исходная поверхность); в – моллюск-сверлильщик фолас в куске породы; г – створка *Pholas dactylus*, хорошо видны острые сверлящие скульптурные ребра раковины





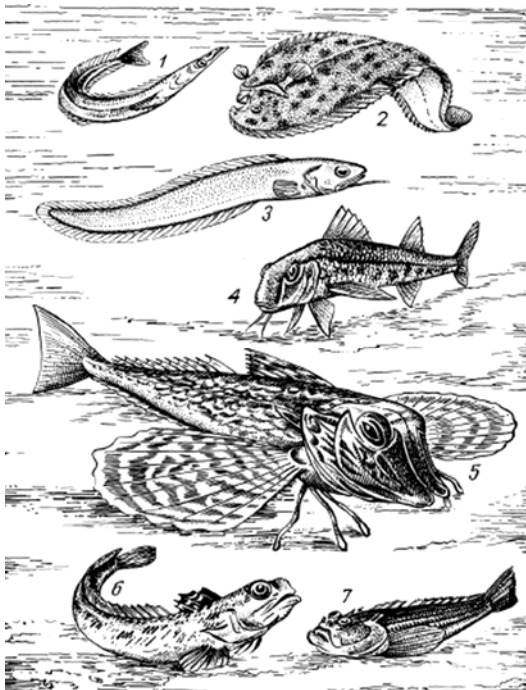
В Притаманском ландшафте их образование связано с аккумуляцией продуктов абразии толщи песков надрудного горизонта (см. рис. 7.5а, усл. знаки 6–8). Внешний облик угодий песчаных равнин характеризуется однообразным строением, лишенным резких морфологических отличий. Затухание с глубиной воздействия волновых процессов на дно обуславливает обогащение песчаных осадков алевролитовой и пелитовой фракциями, а также обогащение осадков автохтонным ракушечным материалом. Обогащение осадков аллохтонной ракушей происходит вблизи выходов скальных пород, на которых обитают сессильные моллюски.

С угодьями песчаных равнин связан особый биотоп, занятый специфическими донными биоценозами псамофильных гидробионтов, обитающими на поверхности дна и закапывающимися в грунт, а также группировкой нектобентоса – рыбами песчаных грунтов (рис. 7.10). Фауна угодий песчаных равнин образована преимущественно широко распространенными и наиболее эврибионтными средиземноморскими видами.

Ослабление воздействия волн на дно обуславливает вертикальную дифференциацию сублиторали угодья песчаных равнин на три этажа.

Верхний этаж до глубины 3–5 м. Характерно формирование подводных береговых валов. По дну бегают, подбирая детрит, многочисленные раки-отшельники *Diogenes pugilator* (рис. 7.11, а), в песок закапываются двустворчатый моллюск-фильтратор *Donax juliana*.

Средний этаж до глубины 10–15 м. Дно ровное с микроформами рельефа волнового происхождения (рис. 7.11, б), песчаные отложения мелкозернистые слегка заиленные. На поверхности дна по-прежнему многочисленны раки



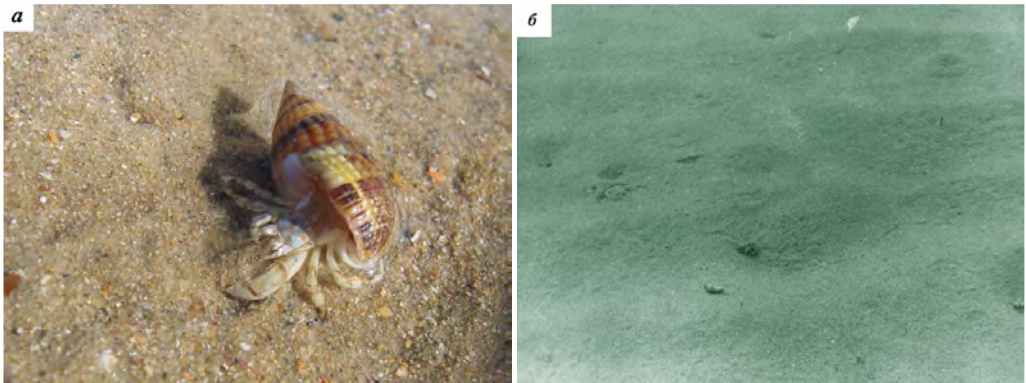
отшельники, в толще песка обильны полихета-пескожил (*Arenicola marina*) и двустворчатые моллюски-фильтраторы (*Venus gallina*, *Spisula subtruncata*, *Divaricella divaricata*).

Нижний этаж до глубины 20–25 м, где воздействие волн на дно постепенно затухает. Дно ровное сложено заиленным алевритовым песком со значительной примесью автохтонной ракуши. Бентос образован сообществами двустворчатых

**Рис. 7.10. Рыбы подводных песчаных равнин Черного моря, по О. Ф. Хлудовой:**

1 – песчанка (*Ammodytes cicerelius*); 2 – морской язык (*Soles lascaris*); 3 – ошибень (*Ophidion barbatus*); 4 – барабуля (*Mullus barbatus*); 5 – морской петух (*Trigla lucerna*); 6 – морской дракон (*Trachinus draco*); 7 – морская коровка, или звездочет (*Uranoscopus scaber*)



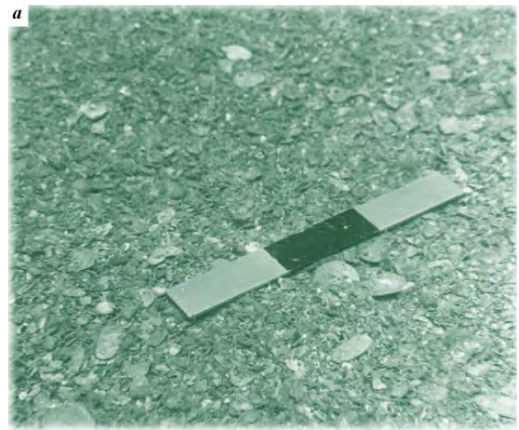


**Рис. 7.11. Угодье песчаной равнины:**

а – рак-отшельник *Diogenes pugilator* (ресурсы Интернет); б – поверхность песчаной равнины на глубине 6 м, видны микроформы рельефа волнового происхождения

моллюсков-фильтраторов (*Venus gallina*, *Meretrix rudis*), возрастает роль пеллофильных гидробионтов – полихет (*Nereis longissimi*, *Nephtys hombergi*).

Угодье полей ракуши – абразионно-аккумулятивная равнина, покрытая ракушей. В Притаманском ландшафте это угодье приурочено к глубинам 10–15 м и связано с накоплением аллохтонных раковин моллюсков преимущественно мидий и устриц, обрастающих подводные скалы и камни (см. рис. 7.5, а, усл. знаки 9–11). Раковины моллюсков, обрастающих скалы, после отмирания осыпаются и разносятся волнами, образуя танатоценоз – поля ракуши на выровненных пространствах дна (рис. 7.12). В осадках господствуют створки целых и битых раковин и продукты их измельчения (ракушечный песок), в качестве примеси встречаются терригенные частицы абразионного происхождения (галька, щебень, гравий, песок). Следует отметить, что образование полей ракуши происходит в условиях ограниченного поступления флювиально-осадочного материала, в связи с отсутствием развитой гидрографической



**Рис. 7.12. Угодье полей ракуши:**

а – поверхность поля ракуши на глубине около 10 м, виден характерный состав танатоценоза (подводная фотография); б – образец грунта, поднятый драгой с глубины 10 м, видны створки мидий и устриц, а также галька и щебень коренных пород



**Рис. 7.13. Обитатели угодья полей ракуши:**

*а* – краб *Portunus* sp.; *б* – ланцетник *Branchiostoma (Amphioxus) lanceolata* (ресурсы Интернет)

сети на Таманском полуострове. Поля ракуши образуются на глубинах, где действие волн уже сравнительно слабо для того, чтобы перемалывать раковины в песок, а с другой стороны еще настолько сильно, что проносит над ними дальше и глубже в море основную массу илистых частиц. Поля ракуши характеризуются выровненным рельефом, на отдельных участках под воздействием волн создаются формы аккумулятивного рельефа.

Как уже отмечалось, ракуша представляет танатоценоз моллюсков, обрастающих скалы и камни, дополнительным источником раковин служат местные биоценозы. Господствующую роль в последних играют двустворчатые моллюски (*Gouldia minima*, *Divaricella divaricata*, *Pecten ponticus*, *Tapes* sp., *Venus gallina* и др.), а также брюхоногие моллюски (*Nassa*, *Cerithium*, *Gibbula*, *Rapana*, *Calyptraea*). В состав зообентоса входят также крабы *Porcellana*, *Portunus* (рис. 7.13, *а*), раки-отшельники (*Diogenes*). Поля ракуши являются стацией представителей древнейших хордовых – ланцетника *Branchiostoma (Amphioxus) lanceolata* (рис. 7.13, *б*).

Итак, морфологическая структура подводного ландшафта определяется набором характерных угодий, которые выделяются и описываются в результате морских и подводных исследований. Это фактический материал, который используется для обоснования места подводного ландшафта в системе региональных единиц ландшафтно-биономического районирования более высокого ранга.



## МЕТОД ПРОСТРАНСТВЕННОГО ВКЛЮЧЕНИЯ: ОТ ПОДВОДНЫХ УГОДИЙ ДО БОЛЬШИХ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ



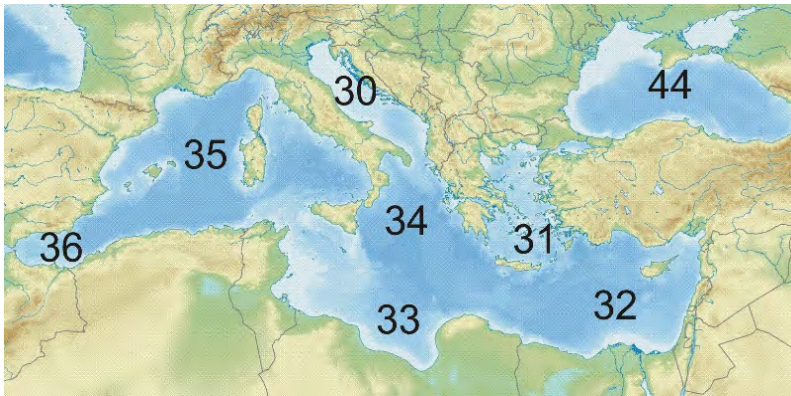
Современные морские биологические исследования сопровождаются накоплением большого фактического материала, при его обобщении и теоретическом осмыслении важную роль приобретает разработка принципов биомического районирования морских мелководий. Система районирования должна быть иерархической: от конкретных угодий, характерных для ландшафта, до региональных единиц, определяющих его место в системе зонального, вертикального и аazonального подразделения и, наконец, до определения места в глобальной системе районирования. Рассмотрим процедуру построения иерархической системы единиц районирования морских мелководий на примере Черного моря.

### 8.1. ПРОЦЕДУРА ПОСТРОЕНИЯ ИЕРАРХИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ЕДИНИЦ РАЙОНИРОВАНИЯ

На рубеже XXI века предложено понятие «Large Marine Ecosystems», т.е. «Большие морские экосистемы» (см. главу 5). На основе представлений о БМЭ разработаны принципы районирования береговой зоны и шельфа Мирового океана. Выделены 12 царств, 62 провинции и 232 экорегиона (морских бассейнов).

В Северном полушарии выделяются девять царств, в том числе Умеренное Северо-Атлантическое царство. В нем выделяется шесть провинций, среди них Средиземноморская и Черноморская (рис. 8.1).

Однако выделение Черного моря в ранге самостоятельной провинции представляется излишним. На предложенной схеме районирования Мирового океана не показано Каспийское море. Заметим, что эти два моря имеют общую геологическую историю со Средиземным морем, все они представляют собой остатки замкнувшегося океана Тетис. Генетические корни биоты этих морей являются общими, более 90 % биоты Черного моря составляют вселенцы из Средиземного моря. На протяжении неогена происходила все большая изоляция Черного и Каспийского морей от Средиземного, сопровождавшаяся опреснением водной массы, обеднением средиземноморской биоты и формированием эндемичной биоты Понто-Каспия. Учитывая общую историю образования Средиземного, Черного и Каспийского морей и наряду с этим особенностями их биоты, предлагается рассматривать Черное и Каспийское моря в ранге экорегионов, образующих Понто-Каспийскую подпровинцию Средиземноморской провинции.



**Рис. 8.1. Экорегiónы Средиземноморской и Черноморской провинций Умеренного Северо-Атлантического царства:**

экорегiónы Средиземноморской провинции: 30 – Adriatic Sea, 31 – Aegean Sea, 32 – Levantine Sea, 33 – Tunisian Plateau/Gulf of Sidra, 34 – Ionian Sea, 35 – Western Mediterranean, 36 – Alboran Sea; экорегión Черноморской провинции, 44 – Black Sea (фрагмент карты по Spalding et al.)

Названные выше единицы районирования Мирового океана отражают наиболее крупные особенности его берегов и шельфа. Однако для решения научных и практических задач необходима разработка более детальной системы единиц биомического районирования экорегiónов на региональном и топологическом уровнях. На региональном уровне биомические особенности береговой зоны и шельфа Мирового океана отражают влияние географической зональности, вертикальной поясности и характера геолого-геоморфологического строения на распределение сообществ гидробионтов.

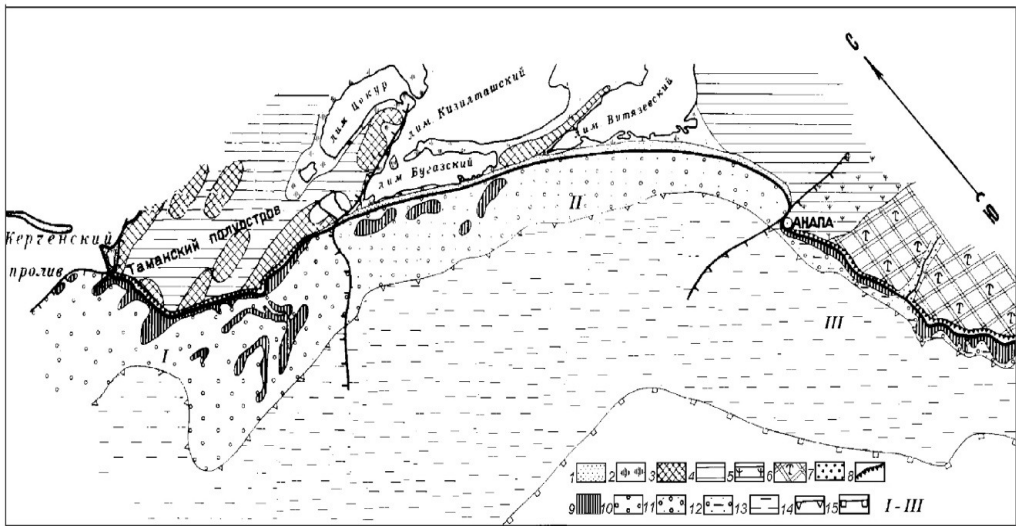
Определим положение изученных ландшафтов береговой зоны Черного моря от Керченского пролива до Анапы в системе зонального, вертикального и азонального подразделения. Эти ландшафты относятся к субтропической зоне, к верхнему поясу неритического яруса, принадлежат округу подводного склона Таманского полуострова южной окраины области Скифской платформы. На западе эта область отделена Керченским проливом от области гор южного берега Крыма, а на востоке за городом Анапа располагается район подводного склона Черноморской цепи, входящий в округ Западного Кавказа области Кавказского мегаантиклинория (рис. 8.2).

В округе подводного склона Таманского полуострова выделяются два ландшафта: ландшафт подводного склона юго-западной оконечности Таманского полуострова, широкая абразионно-аккумулятивная подводная равнина с угодьями скал и камней (биоценоз цистозирры), с выходами коренных глин (группировка фолад), с полями ракуши (станция ланцетника) и песчаных равнин (см. рис. 8.2, ландшафт Л) и ландшафт подводного склона Анапской пересыпи, широкая аккумулятивная равнина на месте Кизилташской седловины с угодьем песчаных равнин с группировками полихеты (*Arenicola marina*) и двустворчатых моллюсков (*Venus gallina*, *Spisula subtruncata*, *Divaricella*



*divaricata*) в средней сублиторали и в нижней сублиторали с группировками двустворчатых моллюсков (*Venus gallina*, *Meretrix rudis*) и полихет (*Nereis longissimi*, *Nephtys hombergi*) (см. рис. 8.2, ландшафт II).

Морфологическая структура ландшафта подводного склона Анапской пересыпи осложняется в местах проявления локальных поднятий. Обусловленный поднятием антиклинальной зоны Перешеек Поясок отделяет Витязевский лиман от расположенных западнее лиманов Бугазского и Кизилташского. К продолжению антиклинальной зоны приурочена банка, обозначенная на морских навигационных картах как банка Марии Магдалины (рис. 8.3).

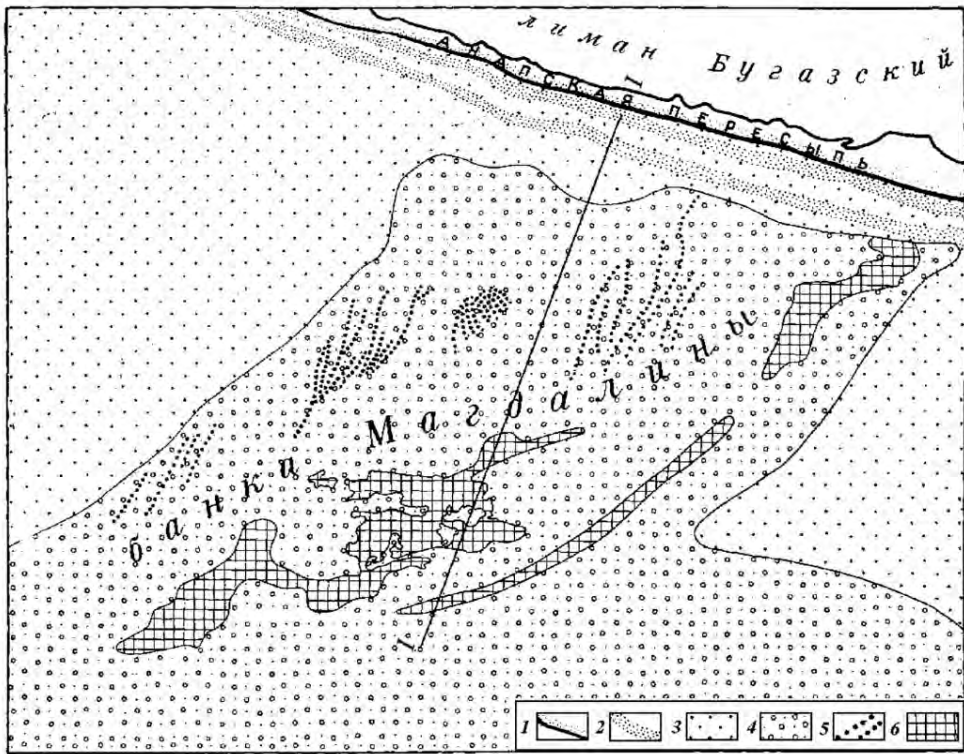


**Рис. 8.2. Ландшафты округов подводного склона Таманского полуострова и Западного Кавказа экорегиона Черное море:**

I – ландшафт подводного склона юго-западной оконечности Таманского полуострова; II – ландшафт подводного склона Анапской пересыпи; III – ландшафт подводного склона Черноморской цепи;

1–8 – природные уголья суши: 1 – аккумулятивные песчаные берега с эоловыми формами рельефа, поросшие группировками псаммофитов (Анапская пересыпь); 2 – аккумулятивные солончаковые равнины по берегам лиманов; 3 – холмисто-увалистые формы рельефа, покрытые степной растительностью; 4 – сельскохозяйственные уголья на абразионно-делювиальных морских четвертичных террасах; 5 – абразионно-делювиальные морские четвертичные террасы с группировками ксероморфных кустарников и низкорослых деревьев (шибляком), частично с садами и виноградниками; 6 – обращенные к морю склоны средневысотных гор (Черноморская цепь), покрытые лесной растительностью средиземноморского типа (шибляком, фриганой, можжевельным редколесьем); 7 – долины горных рек, занятые сельскохозяйственными угольями; 8 – абразионный береговой обрыв, активный клиф; 9–12 – подводные уголья сублиторали: 9 – скал и камней с биоценозом цистозиды, 10 – полей ракуши со стадией ланцетника, 11 – песчаных равнин с биоценозом двустворчатых моллюсков, 12 – песчаных равнин, окаймляющих пояс скал подводного склона Черноморской цепи; 13 – уголья элиторали, илестые и илесто-ракушечные равнины с биоценозами мидиевого и фазеолинового ила; 14 – нижняя граница сублиторали; 15 – бровка материковой отмели



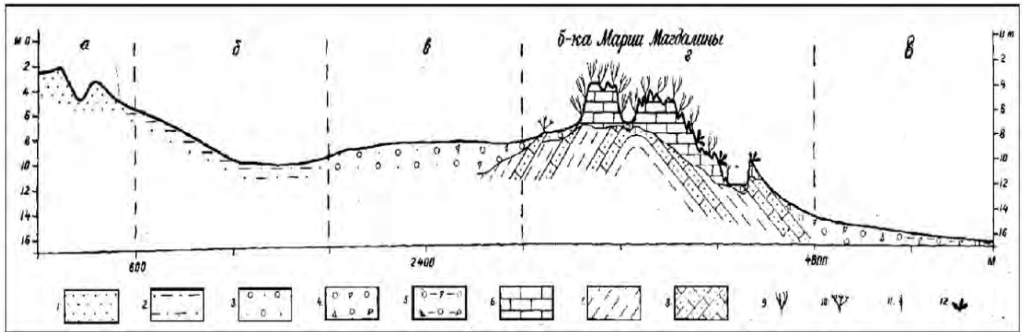


**Рис. 8.3. Морфологическая структура дна ландшафта подводного склона Анапской пересыпи на участке продолжения антиклинальной зоны, I-I – линия профиля:**

1 – аккумулятивный берег с широким песчаным пляжем; 2, 3 – угодье песчаной равнины; 2 – подводные валы; 3 – песчаная равнина; 4, 5 – угодье полей ракуши: 4 – поля ракуши; 5 – песчано-ракушечные валы; 6 – угодье скал и камней (банка Марии Магдалины)

Детали морфологической структуры этого ландшафта раскрываются на профиле (рис. 8.4). Каменистый грунт является биотопом характерного для Черного моря биоценоза цистозир (рис. 8.5). Фитобентос образован сообществом бурых и красных водорослей. Господствует крупная бурая водоросль цистозира *Treptacantha (Cystoseira) barbata*. Зообентос представлен всеми характерными жизненными формами биотопа скал и камней.

Метод включения позволяет последовательно определить положение конкретного угодья в иерархической системе единиц биомического районирования. Так, угодье скал и камней банки Марии Магдалины является элементом морфологической структуры ландшафта подводного склона Анапской пересыпи, относится к окрестности подводного склона Таманского полуострова, к южной окраине области Скифской платформы экорегиона Черное море Понто-Каспийской подпровинции Средиземноморской провинции Умеренного Северо-Атлантического царства.



**Рис. 8.4. Профиль по линии I–I:**

Вертикальными линиями показаны границы угодий: а – подводных береговых валов; б – песчаной равнины; в – поле ракуши; г – скал и камней (банка Марии Магдалины); д – илисто-ракушечная равнина;

1–5 – современные отложения: 1 – песчаные; 2 – илисто-песчаные; 3 – песчано-ракушечные; 4 – ракушечные; 5 – илисто-ракушечные; 6–8 – коренные породы: 6 – древнечетвертичные литифицированные ракушечники; 7 – меотические глины; 8 – меотические мергели; 9–12 – доминанты растительных сообществ: 9 – *Treptacantha (Cystoseira) barbata*; 10 – *Nereia filiformis*; 11 – *Chondria capillaris*; 12 – *Phyllophora crispa*.



**Рис. 8.5. Угожье скал и камней, биоценоз цистозиры, банка Марии Магдалины (ресурсы Интернет)**

## 8.2. ФОРМАЛИЗОВАННЫЙ РЯД ЕДИНИЦ БИОНОМИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ

Океаносфера как планетарная экосистема в результате естественно-исторических и современных физико-географических процессов подразделяется на соподчиненный ряд эхохор разного размера от глобального до топологического. Предлагается различать шесть иерархических уровней эхохор:

- терохоры размером более  $10^7$  км<sup>2</sup> – царства;
- гигахоры размером более  $10^6$  км<sup>2</sup> – провинции и подпровинции;
- мегахоры размером  $10^3$ – $10^5$  км<sup>2</sup> – экорегионы (морские бассейны);
- макрохоры размером  $10$ – $10^2$  км<sup>2</sup> – единицы регионального подразделения: области, округа, районы;
- мезохоры и микрохоры размером  $10^{-2}$ ,  $10^{-1}$  км<sup>2</sup> – единицы топологического подразделения: подводные уголья, биотопы.

Принцип размерности – один из главнейших в теории районирования. Следуя ему, необходимо четко задавать иерархический уровень, для которого разрабатываются критерии выделения эхохор. Переход от одного иерархического уровня к другому сопровождается качественным и количественным изменением структуры экосистем. Практическое значение этой закономерности заключается в том, что критерии выделения единиц районирования ограничиваются тем рангом эхохоры, для которого они разработаны.



## УЯЗВИМЫЕ ЗВЕНЬЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ МИРОВОГО ОКЕАНА

**М**ировой океан представляет глобальную область все возрастающего хозяйственного освоения и антропогенного воздействия. В экологической структуре Мирового океана можно выделить контактные зоны: океан – суша (береговая зона и шельф), поверхность океана – атмосфера (эпипелагиаль), океан – его дно (батиаль и абиссаль). Для этих зон характерны как максимальная напряженность физико-географических и биологических процессов, так и повышенная активность хозяйственной деятельности человека, в результате чего контактные зоны становятся уязвимыми звеньями, угрожающими экологической системе океана в целом. Рассмотрим своеобразие природных процессов в контактных зонах океана, выделяя антропогенные нарушения, которые имеют негативные последствия.

**Контакт океана с сушей.** В прибрежных мелководьях, занимающих 13 % площади Мирового океана, вылавливается более 90 % мирового улова рыбы. На мелководья с береговым стоком, замыкающим большой круговорот воды, поступает огромная масса веществ, в том числе промышленных, сельскохозяйственных и бытовых отходов. Эта зона наиболее активного антропогенного воздействия. Около 65 % населения Земли живет в пределах 500 км от морских побережий; около 50 % городов с населением более 1 млн. человек расположено около устьев рек и заливов океанов. Твердый сток при впадении рек в море осаждается лавинно, так что до 90 % веществ, выносимых с суши, остается в пределах мелководий и в океан не поступает. Таким образом, морские мелководья являются глобальной геохимической ловушкой, задерживающей большую часть веществ, сносимых с континентов.

Морские мелководья – область сгущения жизни, и на их долю приходится основная масса рыбы и морепродуктов, употребляемых человеком в пищу. Относительная замкнутость биохимической системы морских мелководий делает последние особенно уязвимыми и в отношении нарушения экологии гидробионтов, и в отношении биоаккумуляции веществ, опасных для человека.

Особую проблему создает переудобрение морских мелководий, вызываемое избытком растворенных в воде питательных веществ. Последние попадают в море в результате смыва с полей минеральных удобрений. Парадокс состоит в том, что в то время как биопродуктивность большинства морских экосистем сдерживается недостатком биогенных солей, человек навязывает традиционно малопродуктивным морским экосистемам избыточное минеральное питание. Экосистемы отвечают на это сначала бурной вспышкой биопродуктивности фито- и зоопланктона, а затем их гибелью (рис. 9.1). Уязвимым звеном становится быстрое потребление кислорода. Без растворенного в воде кислорода гибнут практически все животные морских мелководий

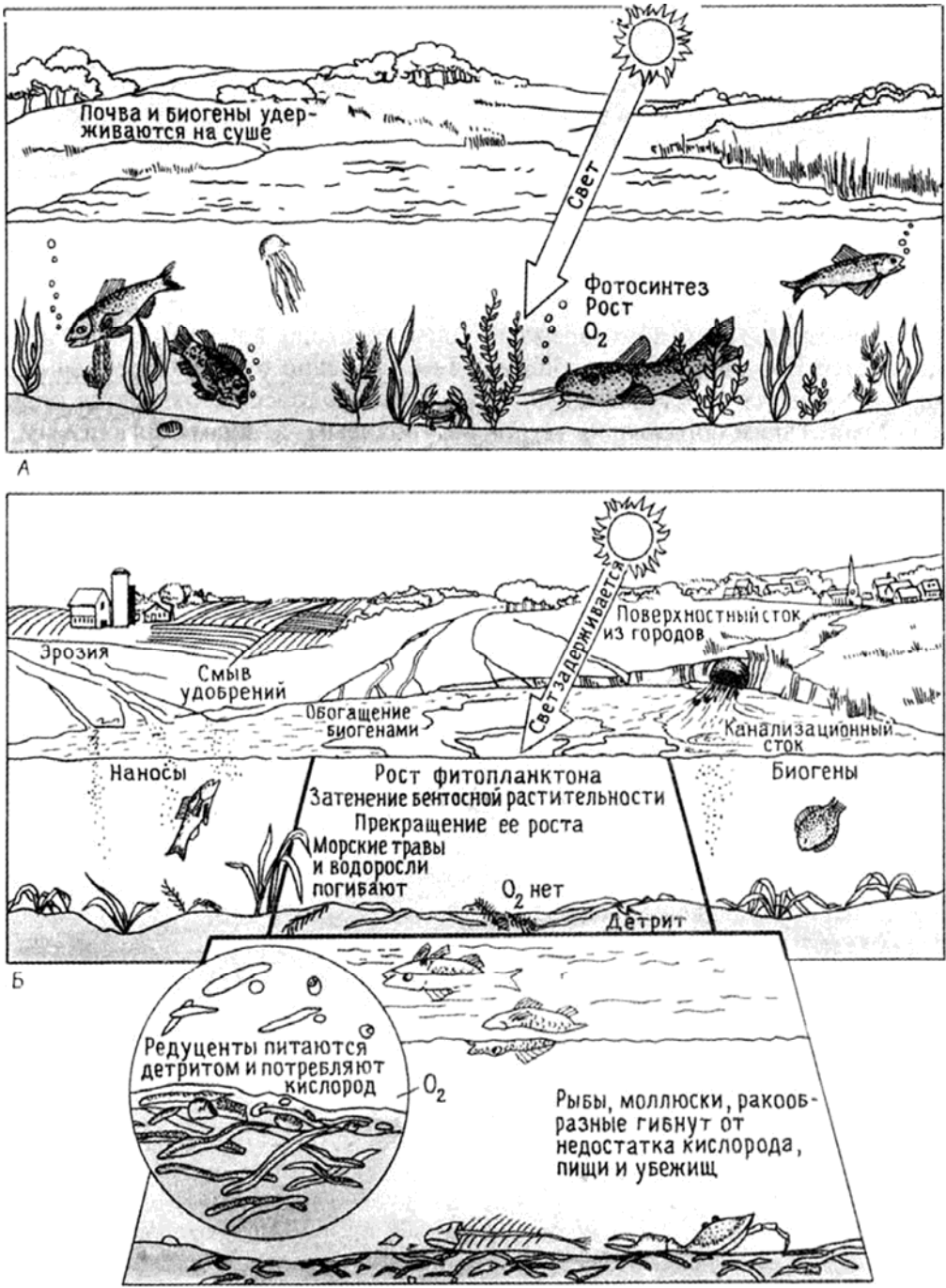


Рис. 9.1. Негативные экологические последствия эвтрофикации береговой зоны, по Б. Небел





**Рис. 9.2. Замор рыбы в мелководной северо-западной части Черного моря, вызванный недостатком кислорода в воде (ресурсы Интернет)**

(рис. 9.2). Разложение трупов ведет к сероводородному заражению, которое завершает превращение прибрежных вод в черную зловонную мертвую зону.

В пределах морских мелководий выделяется еще более узкая контактная полоска – береговая зона. Важную роль в формировании берегов играет вдольбереговой поток наносов. Там, где он не насыщен, образуется дефицит наносов – берега разрушаются морем.

Казалось бы, на современном этапе тектонического развития планеты, когда «раствор гипсометрических ножниц» достиг максимальной величины, можно было бы ожидать поступления с суши в береговую зону огромного количества обломочного материала, насыщение потока наносов и широкое развитие пляжей. Сама природа создала гигантский цех строительных материалов, который, как надеялись, с лихвой может обеспечить нужды быстро развивающихся портово-промышленных комплексов и песком, и гравием, и галькой. Однако этого не происходит, и на изъятие человеком рыхлых наносов из береговой зоны, море отвечает катастрофически быстрой абразией берегов. Если человек выбирает отсюда рыхлый материал, это неминуемо ведет к разрушительным последствиям: исчезают пляжи, а вместе с ними дороги и строения (рис. 9.3). Возникает необходимость проведения дорогостоящих мероприятий по защите инфраструктуры портово-промышленных комплексов от волн (рис. 9.4).



**Рис. 9.3. Волновое разрушение берегов в условиях дефицита наносов (ресурсы Интернет)**



**Рис. 9.4. Инженерные сооружения, защищающие размыв берегов в Сочи (ресурсы Интернет)**

**Контакт океана с атмосферой.** Поверхность контакта океана с атмосферой может рассматриваться широко, тогда к ней относится вся доступная солнечным лучам фотическая область (эпипелагиаль), или узко, тогда это поверхностная пленка и первые сантиметры воды (нейсталь).

В последние годы большое значение в загрязнении Мирового океана придается атмосферному переносу. По экспериментальным данным, среднегодовой поток пыли на поверхности Тихого океана в его экваториальной части составляет 15–30 мкг/м<sup>2</sup>. Атмосферные потоки переносят на десятки тысяч километров в газообразной фазе или во взвешенном состоянии свинец, ртуть и другие тяжелые металлы, а также используемые в сельском хозяйстве ядохимикаты и другие загрязняющие вещества. Общий поток важнейшего биогенного элемента фосфора в океан достигает  $1,4 \times 10^3$  т/год.

Одним из главных загрязнителей поверхности океана являются нефть и нефтепродукты. Экологической катастрофой грозят аварии супертанкеров, перевозящих по несколько сот тысяч тонн нефти (рис. 9.5). Но основная масса нефтепродуктов поступает в океан с суши. Около 60 % загрязнений дает автотранспорт. Это мытье в ручьях автомашин, слив в них бензина и масла. Капля бензина создает на поверхности воды круг пленки диаметром 30 см. Мальку рыбы, едва он появился из икринки, чтобы заполнить плавательный пузырь, необходимо сделать глоток воздуха. Малек поднимается к поверхности, но там нефтяная пленка. Малек делает глоток – и погибает.

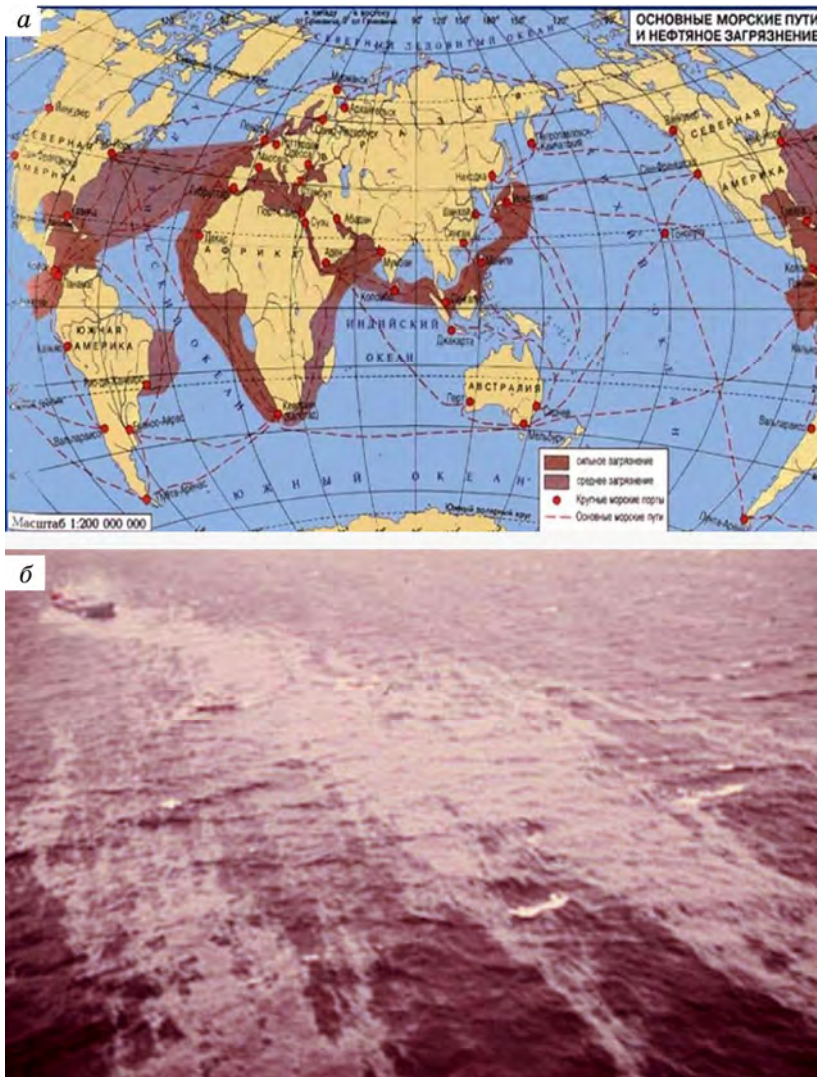
Нефтяные пленки, образуемые на поверхности моря разного рода нефтепродуктами, – настоящее бедствие для обитателей нейстали. Они препятствуют газообмену между океаном и атмосферой, что ведет к дефициту кислорода в воде, экранируют солнечные лучи, практически лишая организмы биологических активных инфракрасных и ультрафиолетовых лучей. Многие углеводородные соединения являются сильно действующими ядами, к которым особенно чувствительны икра и молодь гидробионтов, составляющих основу жизни в нейстали.

В XXI веке Мировой океан стал угрожающе быстро заполняться изделиями из пластика. Пластиковый пакет обнаружен даже на дне Марианской впадины. Изделия из пластика не разлагаются, но подвержены механическому измельчению. Тонкие дисперсные частицы пластика заглатываются зоопланктоном, что приводит к разрушению пищеварительной системы организмов.

**Контакт океана с его дном.** Для ложа океана характерны две контрастные морфоструктуры: глубоководные впадины и срединно-океанические хребты. Глубоководные котловины и желоба люди открыто или тайно используют для захоронения вредных, в том числе радиоактивных, отходов производства. Несмотря на кажущуюся стагнацию вод в котловинах, доказано, что существует медленное перемешивание всей толщи вод Мирового океана. Необходимо принятие международных соглашений, запрещающих захоронение ядовитых и радиоактивных отходов в океане.

Рифтовые разломы в срединно-океанических хребтах занимают ключевое положение в геохимии океана. Здесь на глубине около 4000 м происходит постоянный контакт расплавленной магмы с холодными придонными водами.





**Рис. 9.5. Загрязнение поверхности Мирового океана нефтепродуктами:**

а – самые загрязненные акватории связаны с оживленными морскими путями; б – разлив нефти в результате аварии танкера (ресурсы Интернет)

Срединно-океанические хребты – это мощные геохимические реакторы, где во взаимодействие вступают атомы всех известных элементов, находящихся в земной коре. О масштабах геохимических процессов можно судить по тому, что протяженность этого «реактора» около 80 тыс. км, а весь объем океанической воды проходит через него в течение 3 млн. лет. С рифтовыми разломами связан феномен гидротермальных источников (см. главу 3), последние продуцируют обширный класс полиметаллических месторождений.

Дно океана – это мощный геохимический фильтр, связывающий тяжелые металлы, поступающие из недр. Инженеры пытаются решить вопрос о промышленной разработке металлоносных осадков. Возникает опасение, что такого рода деятельность нарушит работу геохимического фильтра, и тогда концентрация тяжелых металлов в водах океана может быстро возрасти, что представит опасность, как для гидробионтов, так и для человека.

\*\*\*

Во второй половине 20 века стало ясно, что «неисчерпаемые» запасы сырья на суше быстро тают, и тогда взоры и мысли человечества обратились к Мировому океану. Делая упор, прежде всего, на его огромные размеры, говорили об «океане возможностей», подразумевая биологические, минеральные, энергетические и другие ресурсы, гигантскую емкость как резервуара для сброса отходов производства. Однако, как показано выше, становится ясно, что океан под действием мощного антропогенного пресса оказался весьма уязвимым. И уже сейчас видно, что не с океаном возможностей, а скорее с океаном проблем будут иметь дело потомки в 21 веке, причем проблем в основном экологических.

Проблемы охраны океана – прежде всего задача международного сотрудничества. Об этом страстно писал известный норвежский ученый и путешественник Тур Хейердал: «Я призываю отказаться от близоруких личных и национальных мерок, призываю осознать огромную ответственность перед нынешними и грядущими поколениями. Морские течения не считаются с политическими границами. Государства могут делить между собой сушу, но океан – не знающий неподвижности океан, без которого невозможна жизнь – всегда будет общим и неделимым достоянием человечества».



## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА



- Богданов Д. В.* Региональная физическая география Мирового океана. М., 1985. – 176 с.
- Бурковский И. В.* Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2006. – 285 с.
- Жирков И. А.* Жизнь на дне. Биоэкология и биогеография бентоса. М.: КМК, 2010. – 453 с.
- Зайцев Ю. П.* Введение в экологию Черного моря. Одесса: «Эвен», 2006. – 224 с.
- Зенкевич Л. А.* Биология морей СССР. М., 1963. – 740 с.
- Зернов С. А.* Общая гидробиология. Учебник для вузов. 4-е изд. М.: Высш. Школа, 1986. – 472 с.
- Зилов Е. А.* Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем): учебное пособие. Иркутск: Иркутск. ун-т, 2008. – 138 с.
- Кафанов А. И., Кудряшов В. А.* Морская биогеография: Учебное пособие. М.: Наука, 2000. – 176 с.
- Лебедев В. Л., Добровольский А. Д., Марков К. К.* Физико-географическое районирование // География Мирового океана. Тихий океан. Л., 1981. С. 115–128.
- Нешиба С.* Океанология: современные представления о жидкой оболочке Земли. М.: Мир, 1991. – 415 с.
- Петров К. М.* Подводные ландшафты: теория, методы, исследования. Л., 1989. – 126 с.
- Петров К. М.* Биогеография океана. Учебник. 2-е изд., испр. М.: Академический Проект; Альма Матер, 2008. – 328 с.
- Шилин М. Б., Хаймина О. В.* Прикладная морская экология. Учебное пособие. СПб.: Изд-во РГГМУ, 2014. – 88 с.

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ ДЛЯ ВУЗОВ

**ПЕТРОВ Кирилл Михайлович  
БОБКОВ Андрей Анатольевич**

# **МОРСКИЕ ЭКОСИСТЕМЫ и ПОДВОДНЫЕ ЛАНДШАФТЫ**

Компьютерная верстка *Т. М. Лебедевой*

Подписано в печать 10.09.20. Формат бумаги  $70 \times 100^{1/16}$ .

Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9.

Тираж 200 экз. Зак. № . С. 00.

**ХИМИЗДАТ**

191023, Санкт-Петербург, Апраксин пер., 4

**Тел. для оптовых покупателей**

**+7 951 666-41-64**

**E-mail: [chimizdat@yandex.ru](mailto:chimizdat@yandex.ru)**

**сайт: <http://www.chimizdat.ucoz.ru>**

Отпечатано с PDF-файла

в Первой Академической типографии «Наука»,

199034, С.-Петербург, В.О. 9 линия, д. 12

ДЛЯ ЗАМЕТОК

---