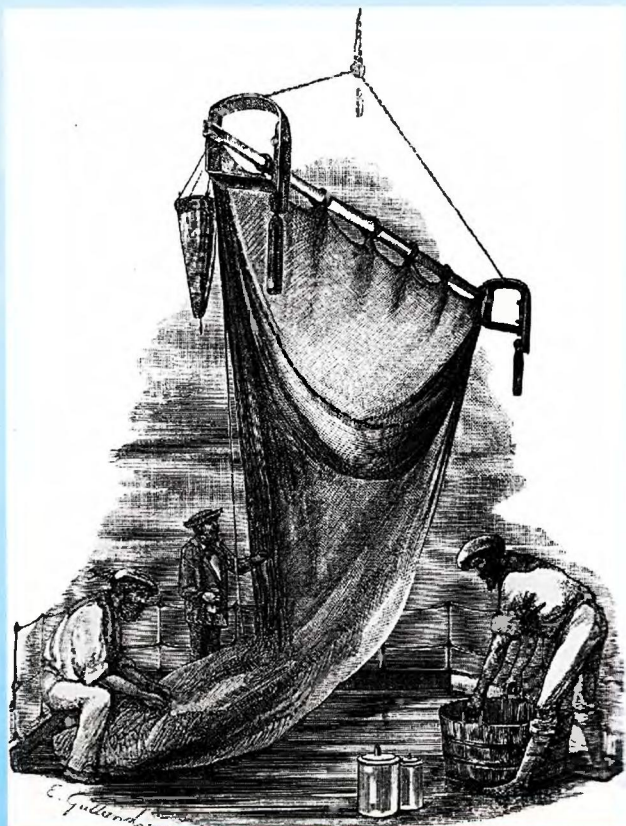


И.А. Жирков

ЖИЗНЬ НА ДНЕ

БИО-ЭКОЛОГИЯ
И
БИО-ГЕОГРАФИЯ
БЕНТОСА



И.А. Жирков

ЖИЗНЬ НА ДНЕ

био-география
и био-экология
бентоса

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2010

УДК 574.4:581.526.323.3
ББК 28.085я73
Ж 73

И.А. Жирков при участии А.И. Азовского и О.В. Максимовой. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. М.: Т-во научных изданий КМК. 2010. 453 с., 245 илл., 16 табл., 105 врезок, 891 лит.

Рецензенты: чл.-корр. РАН, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ, профессор **В.В. Малахов** заведующий кафедрой гидробиологии Биологического факультета МГУ, профессор **В.Д. Фёдоров**

В книге проанализированы различные подходы и взгляды на структуру биосферы преимущественно на примере биогеографии и экологии морского бентоса.

Рассмотрены основные аспекты биологии обитателей дна водоёмов: факторы абиотической среды и их влияние на гидробионтов, особенности аутоэкологии (питания, размножения и др.), донные сообщества и трофическая зональность, синэкология и биогеография. Вопросы биогеографии и экологии рассматривают в литературе с самых разных позиций. В данной монографии они рассмотрены с позиций биологии, и, чтобы подчеркнуть это, оба слова написаны через дефис: био-география и био-экология.

Детально разобраны некоторые сообщества (макрофитов, коралловых рифов, глубоководных гидротерм). Подробно представлена структура, динамика, взаимодействие и эволюция экосистем — вопросы обычно слабо или вовсе не затрагиваемые в монографиях и учебниках по экологии и биогеографии. На множестве примеров показана общность экологических законов для экосистем суши, пресных и морских водоёмов. Одну из основных своих задач автор видит в популяризации идей о существовании минимальной структурно-функциональной самовоспроизводящейся единицы биосферы — ценотической системы. Ценотическая система обладает своей собственной историей, судьбой, эволюцией. Отдельные сообщества, образующие конкретную ценотическую систему, есть лишь её разные пространственно-временные стадии. Наблюдающаяся в каждый конкретный момент на территории ценотической системы мозаика сообществ обусловлена (1) асинхронностью в разных местах сукцессий восстановления после разнообразных нарушений и (2) изначальной гетерогенностью среды, которая приводит к тому, что в разных местах ареала ценотической системы идут сукцессии разных сукцессионных рядов. При обсуждении вопросов континуальности–дискретности биосферы масштаб рассмотрения имеет принципиальное значение. Существенно влияют на результат и использованные методы и подходы, многие из которых даже теоретически не способны обнаружить реально существующую дискретность.

Немало внимания в книге уделено вопросам биогеографии. По мнению автора, так называют две принципиально разные науки, отличающиеся объектом, методами и теорией: географическую и биологическую биогеографии. Обоснование такого взгляда дано в главе 5.

Вопросы дискретности биосферы рассмотрены с двух диаметрально противоположных позиций: континуализма и структурализма, причём настоящая книга — первая в отечественной литературе краткая сводка по теории структурализма. Дан анализ методов биогеографии. Подробно разобраны причины эндемизма, скорость образования новых таксонов, образование, развитие и взаимодействие ценотических систем.

Книга снабжена предметным указателем и словарём.

Предназначена для студентов, аспирантов, преподавателей вузов биологических специальностей и научных сотрудников, изучающих жизнь в морях и океанах, а также для широкого круга лиц, интересующихся вопросами биогеографии и экологии. Рекомендована Учебно-методическим отделом Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова в качестве учебного пособия по курсам «Биогеография» и «Бентос».

ISBN 978-5-87317-613-7

© И.А. Жирков, 2010

© Т-во научных изданий КМК, издание 2010

Предисловие

Эту книгу автор был вынужден написать после того, как подготовил и начал читать курсы лекций на Биологическом факультете Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова на кафедрах гидробиологии («бентос») и зоологии беспозвоночных («общая биогеография»^{*}). В процессе чтения лекций выяснилось, что не существует обзоров по этим разделам, которые отличались бы исчерпывающей полнотой. Хотя классические работы Л.А. Зенкевича «Биология морей СССР» (1963) и «Фауна и биологическая продуктивность моря» (1947а, 1951) и учебник С.А. Зёрнова «Общая гидробиология» (1949), на которых выросли поколения гидробиологов, до сих пор не потеряли своей актуальности, всё же с развитием науки возникли новые вопросы и появился иной взгляд на некоторые старые проблемы. В последнее время опубликован целый ряд книг, в которых подробно обсуждены многие из затронутых тем. В частности, экология микро- и мейобентоса и многие аспекты морской биоценологии рассмотрены в монографиях И. В. Бурковского (1984, 1992, 2006). Полезный список литературы по общей биогеографии и биографии крупнейших биогеографов размещены в Интернете (Кафанов, Кудряшов, 2005), многие исторические и методологические аспекты морской и общей биогеографии подробно разобраны А.И. Кафановым (2005). Это позволило затронуть некоторые вопросы лишь вскользь или вовсе их обойти. Но всё же слишком многие, и, на наш взгляд, принципиальные проблемы освещены только в отдельных, порой малодоступных статьях и книгах. Хотя дополнительно к лекциям студенты получают не только список наиболее важной литературы, но и pdf-файлы значительного числа книг и монографий, вышедших за последний век на русском и английском языках, было бы наивным предполагать, что они прочитают десятки тысяч страниц текста. К тому же, при отсутствии единого подхода в этих текстах, знакомство с ними не способно сформировать у читателя стройную непротиворечивую общую концепцию. Все эти соображения и привели автора к мысли о необходимости написания данной книги.

Студенты прослушивают лекции по общей экологии, зоологии (беспозвоночных и позвоночных), ботанике (низших и высших растений), биологическим особенностям различных частей пресных вод и Мирового океана (частная гидробиология у гидробиологов и биоокеанология и фауна пресных вод у зоологов), а гидробиологи сверх того и по общей гидробиологии. Это предшествует курсам, читаемым автором. Таким образом можно предположить, что студенты знакомы с системой понятий и фактами данных разделов биологии в объёме прочитанных им курсов, поэтому в книге нет очередного пересказа общих мест, а подробно рассмотрены только недостаточно освещённые в общих курсах и литературе аспекты.

Полагаю, что задача учебника состоит в том, чтобы дать учащемуся систему взглядов, идей, то есть каркас, а не изложение (пускай даже очень полное и подробное) несвязанных фактов и частных закономерностей. Такой каркас «свёртывания информации» впоследствии каждый может заполнить конкретными данными. При этом задача состоит и в том, чтобы не обходить острые углы и нерешённые проблемы. Следует учесть также, что система понятий (парадигма) меняется гораздо медленнее, чем накапливаются факты. Поэтому в данном случае большее внимание уделено общим вопросам.

Несколько слов о структуре книги. В первой главе кратко рассмотрены условия жизни в воде и история формирования морей и океанов, начиная с мела, т. е. периода, в который сформировались современная морская, да и пресноводная и наземная биоты. Содержание остальных глав соответствует трём различным уровням организации биологических систем: популяционно-видовому (глава 2), сообществ (глава 3) и ценотических систем (остальные главы). Для удобства работы с текстом в конце добавлены словарь терминов и предметный указатель.

^{*} Вопросы частной биогеографии пелагиали, пресных вод и суши, также рассматриваемые в этом курсе лекций, в данной книге не отражены.

Книга написана с позиции, альтернативной широко распространённому континуализму. Здесь эта позиция (теория, парадигма), не имеющая общепринятого названия, названа **структурализм**. К ней автор относит взгляды F. Clements, С.М. Разумовского, В.В. Жерихина и др. К сожалению, достаточно полного современного изложения теории структурализма до сих пор не опубликовано, лишь некоторые положения и вопросы разобраны в немногочисленных статьях и монографиях. Это объясняет столь большой объём глав 4 и 5, посвящённых рассмотрению уровня ценотических (сукцессионных) систем. В четвёртой — изложена теория структурализма: структура и динамика во времени (эволюция) ценотических систем, а также даны некоторые примеры взаимодействия ценотических систем в пространстве. В пятой главе рассмотрены общие вопросы и методы биологической биогеографии, которая здесь понимается как биологическая наука, изучающая естественную, эндогенную структуру биосферы (т. е. возникающую в процессе её функционирования), в частности — вопросы непосредственного выявления ценотических систем на поверхности Земли. Поскольку представленный здесь подход во многом нетрадиционен, автор постарался проиллюстрировать основные положения большим количеством примеров. Немало закономерностей, излагаемых в данном тексте, не являются специфичными для водных объектов, но справедливы и для наземных, в частности, из-за того, что их биотопы (в отличие от пелагических) неподвижны. Можно также отметить, что становление и развитие самой экологии в значительной степени происходило на основе изучения водных биоценозов и растительных ассоциаций, т. е. гидробиологии и геоботаники. Более того, гидробиология и геоботаника — частично перекрывающиеся науки: обе изучают макрофиты, причём часто одними и теми же методами. Часто используют геоботанические методы и при изучении зообентоса. Поэтому оценка современных методов геоботаники необходима для правильной интерпретации получаемых ими данных. Вследствие этого, хотя пособие и посвящено бентосу, преимущественно морскому, в нём широко использованы и изложены достижения экологии наземных сообществ и биогеографии суши, а примеры взяты не только из гидробиологии. В результате вышеперечисленного в книге образовался заметный перекоп: обсуждение наземных сообществ занимает в ней, пожалуй, слишком большое место. Автор осознает эту её особенность, но, к сожалению, многие вопросы в гидробиологии разработаны гораздо хуже, чем в экологии наземных сообществ, и подходящих примеров из гидробиологии просто нет. Вот почему, оказавшись перед выбором: брать примеры из наземной экологии или обойтись вовсе без примеров, автор выбрал первый вариант. При этом фактам часто была дана новая интерпретация, порой диаметрально противоположная первоначальной. Поскольку излагаемая концепция не является общепринятой (как, впрочем, и противоположная) многие её аспекты рассмотрены с разных позиций, и дан анализ аргументов обеих сторон.

Приведённые врезки в текст (в рамках на светло-сером фоне) содержат цитаты, относящиеся к излагаемым в данном месте книги идеям. Цитаты не всегда подтверждают позицию автора. Порой они отражают иные взгляды и позволяют увидеть обсуждаемую проблему под другим углом зрения.

Автор постарался дать современную синонимию латинских названий, но, к сожалению, иногда это не удалось.

Авторы научных названий животных и растений опущены, что находится в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры (2000, русское издание 2004)*, хотя это и противоречит Международному кодексу ботанической номенклатуры (2001).

Надеюсь, что книга будет полезной для широкого круга научных работников, преподавателей, студентов и аспирантов, несмотря на возможные и неизбежные недостатки. Многие не согласятся с развиваемым в ней подходом, но то, что поставленные вопросы нуждаются в широком обсуждении — несомненно. Некоторые читатели придут к выводу, что отдельные важные разделы освещены недостаточно подробно, а целый ряд существенных вопросов и вовсе не затронут. Автор выражает надежду, что такие выводы послу-

* «51.1. Фамилия автора не входит в название таксона и приводить её необязательно».

жат не только поводом для критики, но и (1) побудительным мотивом для совместного исправления соответствующих разделов, как это случилось в результате творческого общения с О.В. Максимовой, или же (2) написания обзоров по соответствующим темам, которые заполнили бы эти пробелы и что можно было бы использовать при переиздании данного пособия, продвинувшись таким образом к главной цели: созданию достаточно полного и соответствующего современному уровню пособия по экологии и биогеографии морского бентоса. Автор с благодарностью примет конструктивные замечания по данной книге лично или по адресу:

ampharete@yandex.ru

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность рецензентам В.В. Малахову и В.Д. Фёдорову. Очень благодарен своим коллегам, в дискуссиях с которыми обсуждались рассмотренные здесь вопросы и которые прочитали рукопись полностью или частично (некоторые даже в нескольких вариантах): А.И. Азовскому, И.В. Бурковскому, О.В. Власовой, В.И. Грабовскому, Е.Н. Гудимовой, Л.В. Ильяш, М.К. Леонтович, О.В. Максимовой, А.Н. Миронову, Т.Н. Молодцовой, Л.И. Москалёву, И.Ю. Попову, В.Н. Семёнову, А.Ю. Целлариусу, а также студентам, чьё непонимание текста рукописи (что явствовало из вопросов на консультациях и ответов на экзамене) однозначно указывало на неясно сформулированные и трудные для восприятия места.

А.И. Азовский и О.В. Максимова приняли деятельное участие в написании некоторых разделов, за что автор считает своей обязанностью выразить им глубокую признательность: А.И. Азовский проанализировал применимость индекса Престона в биогеографии (Глава 5), О.В. Максимова стала основным автором разделов по макрофитам (Главы 2 и 3) (соответствующие места указаны в тексте). Между тем А.И. Азовский и О.В. Максимова просили отметить, что их участие в написании данной книги вовсе не означает, что они полностью согласны со всеми излагаемыми здесь идеями. Поэтому упоминать их фамилии следует только при цитировании разделов, в написании которых они принимали участие.

Автор особенно благодарен В.И. Грабовскому за консультации по его очень наглядным моделям, причём некоторые из них он написал после долгих дискуссий специально для данного курса.

Живейшую признательность автор выражает К.Г. Михайлову, выпустившему эту книгу в свет.

И.А. Жирков

1. Дно как биотоп

Люди довольно хорошо представляют себе, как выглядит поверхность суши. Однако о том, как выглядит поверхность 3/4 Земли — морское дно и какие там условия, у подавляющего большинства представления гораздо более смутные. Рассмотрим факторы внешней среды, наиболее существенные для организмов и сообществ морского дна — бентоса.

Температура и циркуляция воды в Мировом океане

В глобальном масштабе наиболее существенным фактором, влияющим на распределение бентоса, как и жизни на Земле в целом, является температура. Основным источником

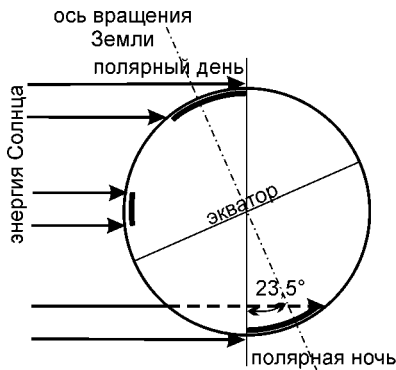


Рис. 1.1. Распределение инсоляции на поверхности Земли.

Из-за сферической поверхности приэкваториальные районы получают больше солнечной энергии, чем приполярные, поскольку то же количество энергии распределяется на большую площадь. Наклон оси вращения Земли к плоскости орбиты приводит к появлению сезонов и полярных дней и ночей.

От неё также зависит распределение растворённых газов (кислорода, углекислого газа и др.), минеральных солей, пищи (детрита, фитопланктона и т. п.). Более того, скорость течения сама по себе является одним из основных факторов, влияющих на распределение бентоса.

Изотермы воды на поверхности имеют в первом приближении широтное простираение (рис. 1.2). Более детальный анализ показывает, что в средних широтах у восточных берегов материков вода холоднее, чем у западных. Отклонение изотерм от широтного обусловлено в первую очередь существующей системой течений. Меньшее значение имеют атмосферная циркуляция, рельеф и альbedo (отражающая способность) поверхности Земли в данном месте и другие факторы.

Циркуляция воды в Мировом океане

Существующую систему современных течений легче понять, разобравшись в причинах их возникновения. Воздух нагревается на экваторе сильнее, чем в других районах. Из-за нагревания воздуха уменьшается его удельный вес, и он поднимается вверх. По мере удаления от поверхности Земли температура воздуха снижается, содержащаяся в нём влага конденсируется и выпадает дождём. Поднявшийся воздух движется по направлению к полюсам. На его место приходит воздух из более высоких широт. В результате в каждом полушарии образуется конвекционная ячейка в меридиональной плоскости, действующая круглый год. Казалось бы, результатом действия этой пары конвекционных яче-

тепла на Земле — Солнце, с удалением от экватора количество света и тепла, поступающего от Солнца на единицу горизонтальной поверхности (**инсоляция**) падает. Из-за наклона оси вращения Земли большее количество солнечной энергии попеременно получает то Северное, то Южное полушария (рис. 1.1). Вода поглощает тепло значительно эффективнее суши. В одних и тех же широтах океан поглощает на 25–50% больше тепла, чем суша. Теплоёмкость всей атмосферы в 4 раза меньше теплоёмкости десятиметрового слоя Мирового океана. Однако, в отличие от поверхности суши, солнечное излучение редко или вовсе не попадает непосредственно на большую часть поверхности морского дна, поскольку его поглощает сравнительно тонкий поверхностный слой воды. Неравномерное в пространстве и времени поступление солнечной энергии приводит к возникновению разности температуры на различных участках Земли и компенсирующей её циркуляции атмосферы и воды. Поэтому распределение температуры в гидросфере и системы водной циркуляции целесообразно рассмотреть вместе. Циркуляция воды влияет и на многие другие факторы внешней среды. От

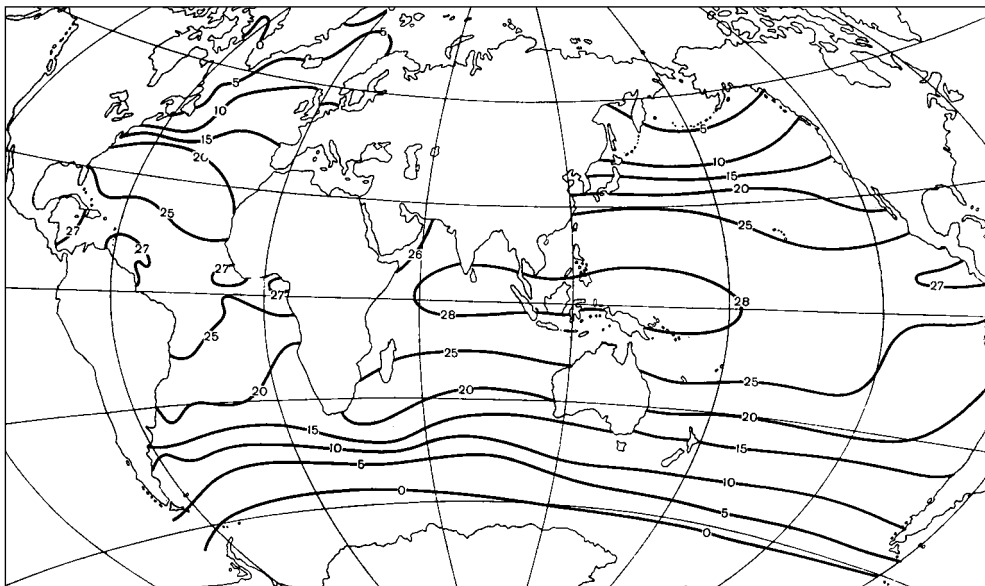


Рис. 1.2. Средние годовые изотермы поверхности Мирового океана. По В.Н. Степанову (1974).

ек должно быть выравнивание температуры на экваторе и полюсах. Однако из-за вращения Земли на любое движущееся тело действует сила Кориолиса*. Причина возникновения этой силы — вращение Земли. Она стремится повернуть объект направо по отношению к его движению в Северном полушарии и налево — в Южном. Результатом действия силы Кориолиса является возникновение в атмосфере Земли двух конвекционных ячеек Гадлея** вместо одной (рис. 1.3). Первая от экватора ячейка расположена в каждом полушарии примерно между экватором и 30° широты. Дующие здесь ветра — пассаты — весьма постоянны, поэтому по-английски их называют trade winds, т. к. их постоянство англичане использовали в торговых плаваниях.

В субтропиках воздух опускается. Из-за возрастания давления он нагревается. При этом, хотя содержание воды в воздухе остаётся постоянным, его относительная влажность падает, поскольку с ростом температуры его влагоёмкость возрастает, а взявшаяся влага неоткуда. Поэтому там, где опус-

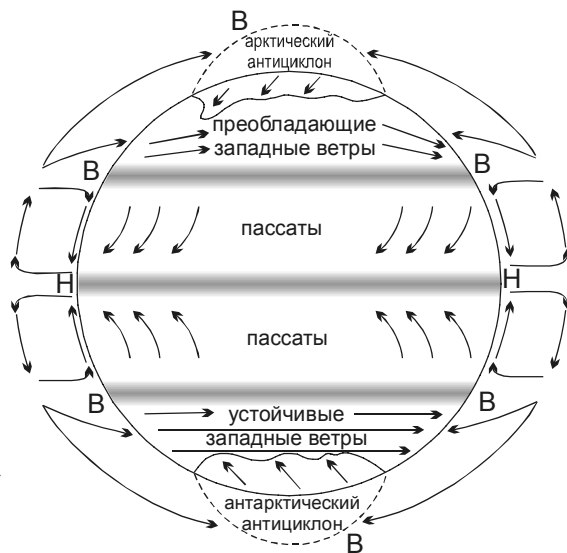


Рис. 1.3. Схема циркуляции атмосферы Земли.

В — области высокого давления (антициклоны); Н — области низкого давления (циклоны); стрелки — преобладающее направление ветра, серым показаны переходные области. Показана ситуация во время весеннего или осеннего равноденствия (солнце в зените над экватором). По Габауэру из Вальтера (1968).

* По имени изучавшего её французского математика Gaspard-Gustave de Coriolis (1792–1843). Написал также работу по математической теории игры на бильярде.

** По имени английского учёного Джона Гадлея (Hadley, 1682–1744), предложившего эту схему циркуляции. Известен также тем, что изобрёл секстант.

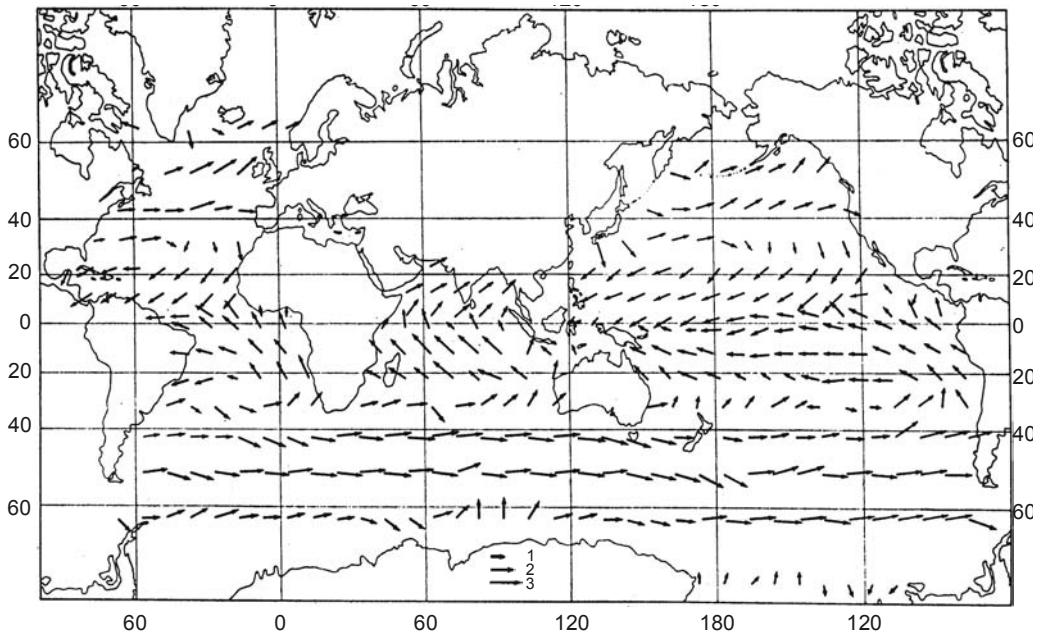


Рис.1.4. Средние многолетние векторы касательного напряжения ветра на поверхности Мирового океана. По В.А. Буркову (1980).

1 — 0–25; 2 — 25–100; 3 — $>100 \times 10^{-2}$ дин/см².

кающийся воздух достигает поверхности Земли количество осадков понижено. Вся эта система смещается в течение года на 5–15° широты к северу или югу от экватора вслед за перемещением Солнца, поэтому довольно широкий пояс в разные сезоны года попадает то под влияние перемещающегося пояса тропических дождей, то сухих пассатов. Меняющееся во времени и пространстве количество осадков приводит не только к общеизвестным явлениям: образованию сухого субтропического и влажного тропического поясов, но и к сезонной динамике солёности в океане.

Опускающийся около 30° широты воздух только частично двигается к экватору, частично же — к полюсам. Ветер этот не столь силен и постоянен, как пассаты, но в общем имеет направление с запада на восток. У примерно 60° широты он встречается с ветром, дующим от полюса и имеющим преимущественно направление с востока на запад. Из-за наличия сезонов схема циркуляции зимой и летом различается: ветер от полюса преобладает зимой, от тропика — летом. Средние многолетние направление и скорость ветра на поверхности Мирового океана показаны на рис. 1.4.

Ветер, дующий у поверхности моря, передаёт воде часть своей энергии, создавая волны и течения. Наиболее выраженными и постоянными являются дующие с запада на восток в поясе 40–60° широты и с востока на запад вдоль экватора пассаты. Поэтому основными поверхностными течениями Мирового океана являются широтные. Меридиональные течения возникают как замыкающие звенья при расчленении широтных материков. В результате образуются глобальные антициклонические субтропические круговороты*. В настоящее время их пять. У экватора широтные течения южного и северного круговорота соединяются в одно экваториальное пассатное течение. Высота нагонов у западных берегов океанов достигает метра (рис. 1.5). Экваториальные течения в каждом океане распространяются на глубину 50–100 м, ниже их в обратном направлении идут гораздо более мощные противотечения. Западные меридиональные течения еще и быстрее, поэтому они более известны, наиболее известными являются Гольфстрим и Куро시오. Их

* В антициклонических круговоротах вода движется по часовой стрелке в Северном полушарии и против — в Южном, в циклонических — наоборот.

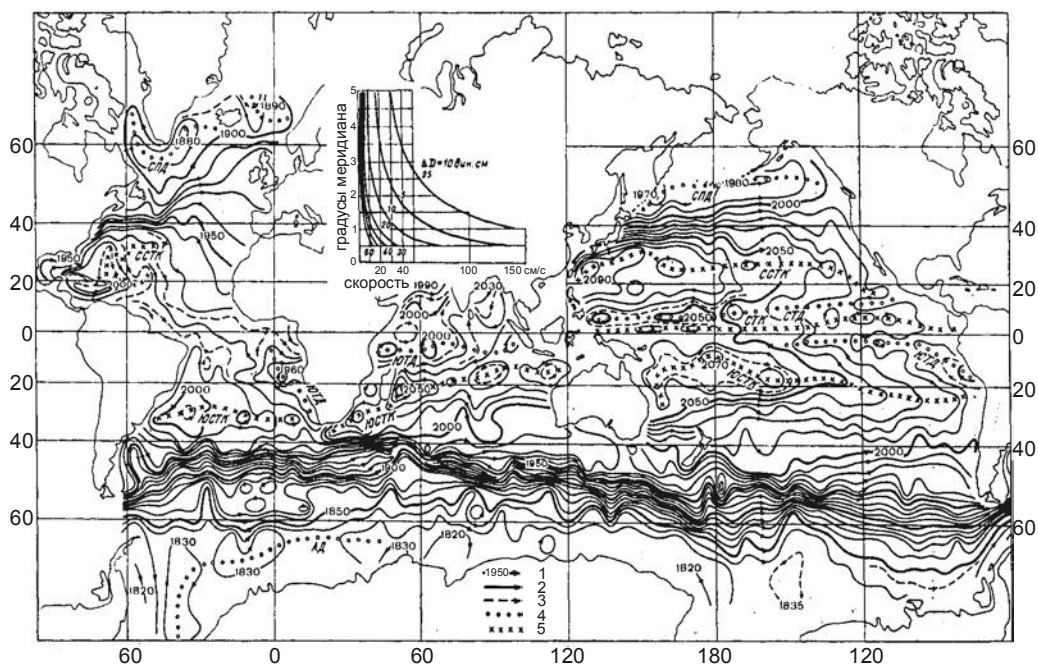


Рис. 1.5. Средняя многолетняя годовая динамическая топография поверхности Мирового океана. По В.А. Буркову (1980).

1–3 — динамические горизонталы, кратные: 1 — 50 дн. см., 2 — 10 дн. см, 3 — 5 дн. см; 4 — дивергенции; АД — антарктическая, ЮЭК — южная тропическая, СЭК — северная тропическая, СПД — субполярная; 5 — конвергенции: ЮСТК — южная субтропическая, СТК — северная тропическая, ССТК — северная субтропическая. На врезке — график для определения скорости геострофического течения.

средние скорости достигают 1 м/сек = 3,6 км/час. Гольфстрим, Куроисио и аналогичные течения в южном полушарии переносят тёплую воду от экватора в высокие широты. Северная ветвь Гольфстрима является «печкой» Европы, откуда в Европу поступает 1/4 тепла. Таким образом, к пассатной циркуляции добавляется циркуляция вод, выравнивающая температуры низких и высоких широт. Это выравнивающее действие особенно сказывается в Европе, где средняя температура значительно выше, чем в Азии на тех же широтах (рис. 1.7). Восточные меридиональные течения шире и медленнее. С увеличением глубины скорость течения постепенно уменьшается, но поверхностные течения прослеживаются примерно до глубины 1000–1500 м. На ход течения оказывает существенное влияние и подводный рельеф, причём не только в пределах шельфа. Так, отклонение Циркумантарктического течения от правильного круга связано с подводными горами на глубинах до 4000 м. Уровень океана в центре антициклонических круговоротов поднимается и достигает 2090 дн. см. Общая схема поверхностной циркуляции показана на рис. 1.6.

На юге круговороты объединяет Циркумантарктическое циклоническое течение, достигающее дна. В высоких широтах Северного полушария циклонические круговороты расположены у Алеутских островов и в Скандском бассейне. В центре циклонических круговоротов происходит опускание воды. У берегов Антарктиды в морях Уэдделла и Росса уровень опускается до 1820 дн. см. Таким образом, максимальный перепад высот поверхности Мирового океана составляет 2,7 м. В Северной Атлантике уровень океана опускается до 1880 дн. см.

В центральных частях субтропических круговоротов и на севере Аравийского моря формируются вуды* повышенной солёности. Они опускаются вниз и формируют подпо-

* Наиболее глобальные компоненты Мирового океана называют **вудами**. Локальные воды называют **водными массами**, при этом указывают место их образования или иную отличительную особенность.

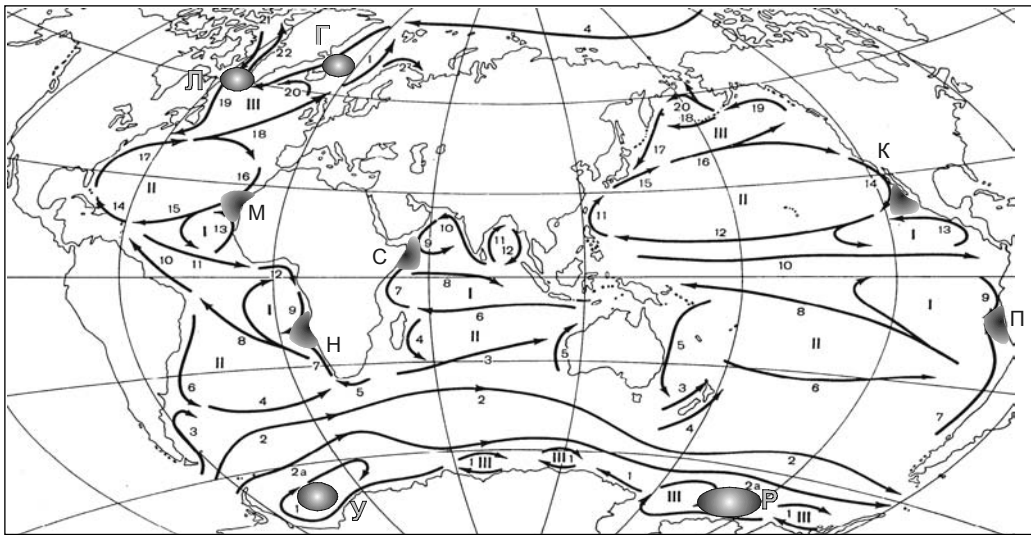


Рис. 1.6. Основные поверхностные течения и апвеллинги Мирового океана.

I — циклонические тропические, II — антициклонические субтропические, III — циклонические высокоширотные; 1 — Прибрежное антарктическое, 2 — Антарктическое циркумплярное, 2a — его южная ветвь; **Атлантика:** 3 — Фолклендское, 4 — Южно-Атлантическое, 5 — Игольное, 6 — Бразильское, 7 — Бенгельское, 8 — Южное пассатное, 9 — Ангольское, 10 — Гвианское, 11 — Экваториальное противотечение Ломоносова; 12 — Гвинейское, 13 — Зеленого мыса, 14 — Антильское, 15 — Северное пассатное, 16 — Канарское, 17 — Гольфстрим, 18 — Северо-Атлантическое, 19 — Лабрадорское, 20 — Ирмингера, 21 — Баффиново, 22 — Западно-Гренландское; **Индийский океан:** 3 — Южноиндоокеанское, 4 — Мадагаскарское, 5 — Западно-Австралийское, 6 — Южное пассатное, 7 — Сомалийское, 8 — Экваториальное противотечение Тареева, 9 — Западно-Аравийское, 10 — Восточно-Аравийское, 11 — Западно-Бенгальское, 12 — Восточно-Бенгальское; **Тихий океан:** 3 — Западно-Новозеландское, 4 — Восточно-Новозеландское, 5 — Восточно-Австралийское, 6 — Южно-Тихоокеанское, 7 — Перуанское, 8 — Южное пассатное; 9 — Перуано-Чилийское, 10 — Экваториальное противотечение Кромвеля, 11 — Минданао, 12 — Северное пассатное, 13 — Мексиканское, 14 — Калифорнийское, 15 — Куроисио, 16 — Северо-Тихоокеанское, 17 — Ойясио, 18 — Алеутское, 19 — Аляскинское, 20 — Восточно-Беринговоморское; **Северный Ледовитый океан:** 1 — Норвежское, 2 — Нордкапское, 3 — Восточно-Гренландское, 4 — Западное арктическое, 5 — Тихоокеанское. По В.Н. Степанову (1974).

Апвеллинги: К — Калифорнийский, М — Марроканский, Н — Намибийский, П — Перуанский, С — Сомалийский. Основные зоны образования глубинных вод, моря: Л — Лабрадорское, Г — Гренландское, В — Узддела, Р — Росса.

верхностные промежуточные воды, распространяющиеся от северных до южных полярных фронтов. Над ними лежат поверхностные воды, отделённые **галоклином**. Ближе к полюсам от полярных фронтов подповерхностные промежуточные воды образуются зимой, когда устанавливается гомотермия. В остальные сезоны поверхностные воды нагреваются, образуя сезонный **термоклин**.

Наиболее интенсивно взаимодействуют с атмосферой воды, лежащие выше подповерхностных промежуточных вод. Ветровое перемешивание приводит здесь к созданию относительно гомогенного поверхностного слоя. Эту однородность постоянно нарушает нагревание — охлаждение и опреснение — осолонение, которые приводят к возникновению, соответственно, термических и солёностных конвекций. Поверхностные и подповерхностные воды разделяет слой скачка, или сезонный пикноклин, толщиной в десятки метров. Для поверхностного слоя характерны сезонные изменения свойств воды. По направлению к полюсам появляются сезонные различия температуры всё возрастающей амплитуды. В умеренно тёплых районах она может достигать 20°C и более. Поверхностный слой имеет толщину в тропиках до 10–30 м, в умеренных широтах достигает 30–80 м, в полярных районах вновь уменьшается до 15–20 м. В зависимости от местных условий указанные цифры могут уменьшаться или значительно увеличиваться. Нижняя граница подповерхностного слоя большей частью расположена на глубинах 200–300 м, на шельфе

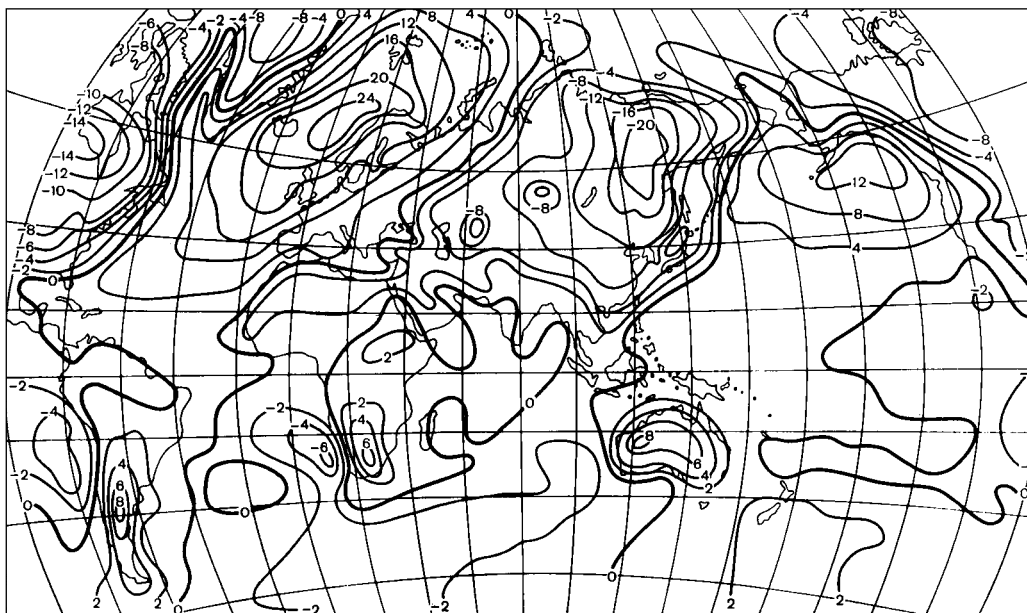


Рис. 1.7. Отклонения температуры воздуха (изоаномалы) от средней для данной широты в январе. По А.С. Монину, Ю.А. Шишкову (1979).

обычно доходит до дна. В умеренных широтах обычно весной и осенью, в высоких широтах — летом имеются периоды гомотермии, во время которых пикноклин исчезает. Примеры распределения температуры по глубине в умеренных районах глубокого моря показаны на рис. 1.8.

На шельфе, где глубины невелики, а рельеф — сложен, гидрологическая картина может существенно отличаться от описанной выше схемы. Нередко средние глубины шельфа заняты постоянными линзами холодной воды, верхние находятся в поверхностном слое, тогда как глубины ниже этих линз (в желобах, прорезающих шельф, особенно сообщающихся с большими глубинами склона) находятся под влиянием проникающих из океана более глубоководных вод. Эти глубинные воды более солёные и в высоких широтах, особенно зимой, более тёплые.

Поскольку основной нагрев воды осуществляет Солнце, на поверхности вода имеет более высокую температуру, чем внизу. Казалось бы, что результатом этого должно быть установление стратификации Мирового океана и возникновение анаэробных условий на его глубинах, по типу того, которое имеет место в Чёрном море сейчас. Однако этого не происходит. Существуют два механизма, обеспечивающие обмен глубинных водных масс Мирового океана. В истории Земли преобладал то один, то другой. Сейчас резко доминирует циркуляция полярного типа. Суть её в том, что в приполярных районах вода охлаждается и становится тяжелее, чем нижележащие слои. Поэтому она опускается, а на её место приходят более лёгкие тёплые воды со стороны экватора. Глубинные и придонные воды формируются в двух районах: в Северной Атлантике и у Антарктиды. Происходит это в холодную половину года, когда солёность холодных поверхностных вод возрастает из-за образования льда. В Северной Атлантике воды формируются у Лабрадора и к востоку и юго-востоку от Гренландии. Их температура 1,8–3,2°C, солёность 34,91–35,00‰. Они распространяются по всему Мировому океану вплоть до залива Аляска. У Антарктиды воды формируются в морях Уэддела, Росса и, возможно, других районах. Они плотнее североатлантических (–0,9°C, 34,62‰), поэтому они расположены глубже, граница проходит примерно по 4 км. Кроме того, в Северном Ледовитом океане и в Гренландском море у Шпицбергена формируется своя глубинная вода с температурой –1,8...–1,9°C и солёнос-

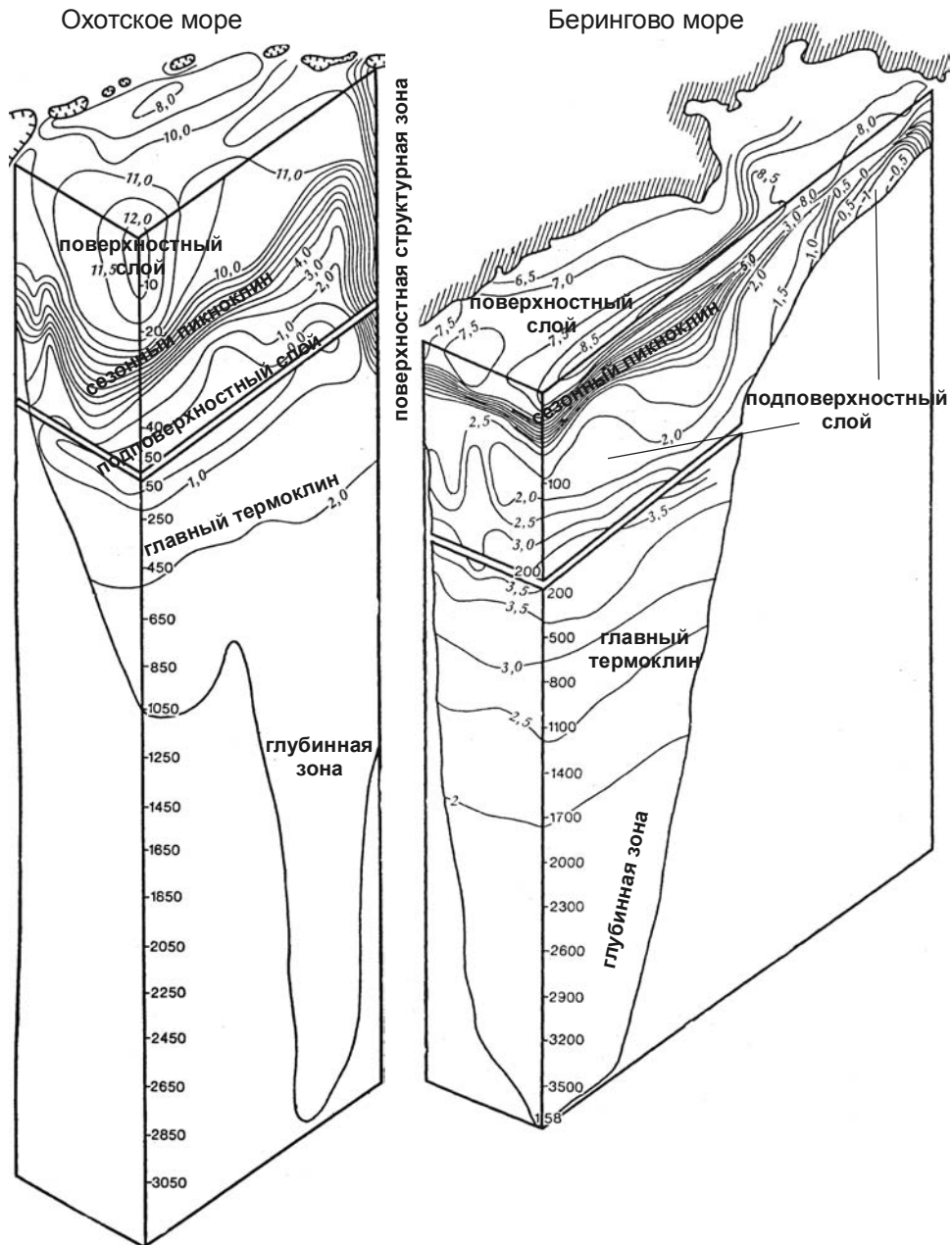


Рис. 1.8. Примеры распределения температуры по глубине. По А.Д. Добровольскому, Б.С. Залогину (1982).

тью 34,8–34,9%. Эта глубинная вода самая плотная, но её распространению за пределы Северного Ледовитого океана препятствует гребень, идущий от Шетландских островов через Фарерские острова и Исландию к Гренландии. Иногда она всё же переливается через порог и заполняет котловины Северной Атлантики. Придонные течения имеют явную тенденцию следовать изобатам.

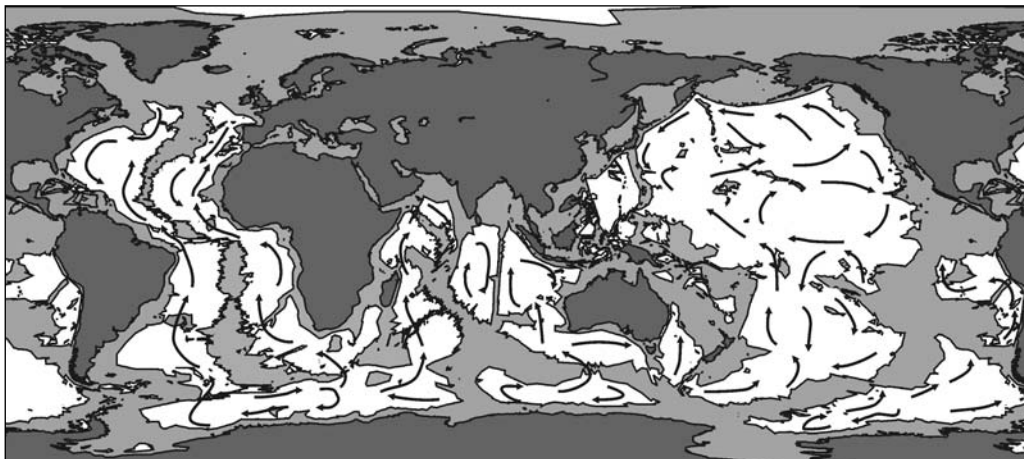


Рис. 1.9. Придонные течения. Глубины менее 4000 м залиты. По В.Н. Степанову (1974).

Придонные и глубинные воды и поверхностные и подповерхностные разделяет главный термоклин. Верхняя его граница расположена примерно на 300 м, где температура воды на большей части Мирового океана около 10°C. Глубже наблюдается плавное и замедляющееся понижение температуры до глубины примерно 1500 м, где температура около 3°C, т. е. температурный градиент главного пикноклина меньше, чем сезонного. Но, благодаря большой вертикальной протяженности, этот слой гораздо устойчивее слоя сезонного термоклина и, в отличие от него, никогда не исчезает. В субполярных районах главный термоклин выходит на поверхность. Эти районы получили название полярные фронты. Отсутствие в районах полярных фронтов главного термоклина позволяет периодически развиваться интенсивной вертикальной конвекции, обеспечивая приток биогенов в фотическую зону. Поэтому, несмотря на низкую температуру, в районах полярных фронтов высокая среднегодовая первичная продукция.

На рис. 1.9 показана схема современных придонных течений на больших глубинах (глубже 4 км). Опускание вод, наряду с воздействием ветра, является двигателем современной циркуляции Мирового океана.

Вновь на поверхность вода поднимается в районах апвеллингов (от англ. upwelling) и в северных частях Тихого и Индийского океанов. В тех местах, где экваториальные течения отходят от восточных берегов океанов, образуется недостаток воды. Его компенсируют с одной стороны (сбоку) течения, идущие из более высоких широт, с другой (снизу) — подток глубинных вод. Как приходящие вдоль берегов из высоких широт, так и глубинные воды обуславливают более низкую температуру воды районов апвеллингов, заметную на карте изотерм. Несколько отличны процессы, происходящие в Сомалийском апвеллинге: он расположен у западного берега океана и понижение температуры здесь не столь выражено. Его вызывает Сомалийское течение, которое в свою очередь вызывают муссоны Аравийского залива. Изменение направления муссона приводит к изменению Сомалийского течения за несколько недель на глубину до 1 км (Longhurst, 1998: 49). Но главная особенность апвеллингов связана с тем, что глубинные воды сравнительно богаты биогенами. Это обуславливает их постоянно высокую первичную продукцию. Апвеллинги — наиболее продуктивные районы Мирового океана (рис. 1.10). Особенно известен Перуанский апвеллинг.

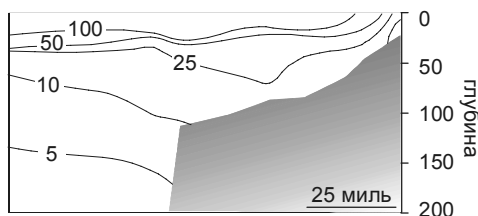


Рис. 1.10. Перуанский апвеллинг.

Содержание кислорода в % насыщения на разрезе 08°38' S 9.03.1978 г. По О.К. Бордовскому и др. (1980).

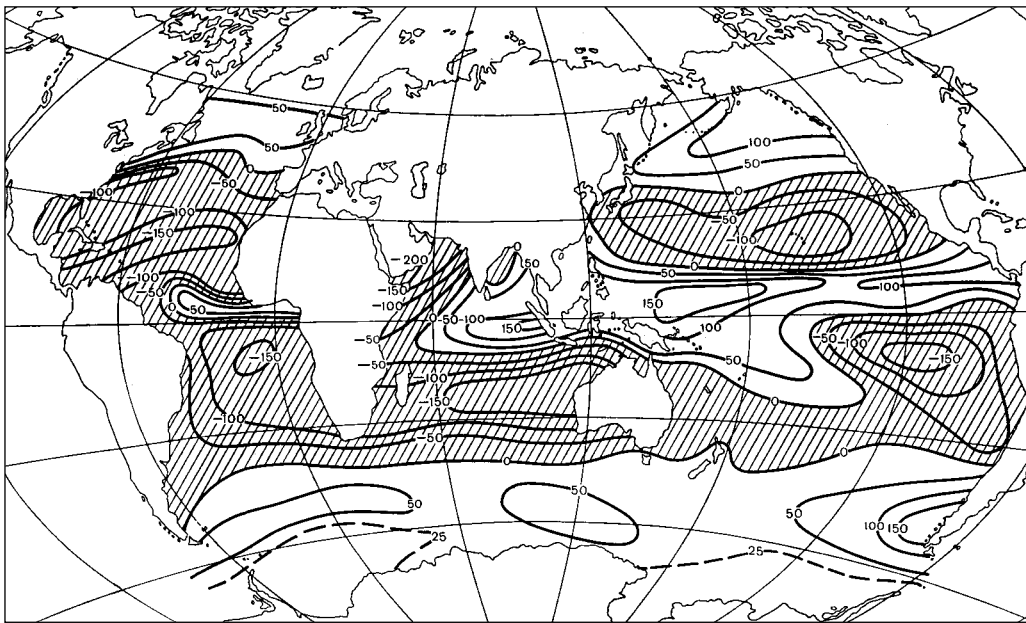


Рис. 1.11. Годовой водообмен Мирового океана с атмосферой в г/см^2 в год. По В.Н. Степанову (1974).

линг. Основные апвеллинги существуют постоянно, хотя их интенсивность колеблется. Наиболее известно ослабление Перуанского апвеллинга, так называемое Эль-Ниньо.

Высокопродуктивные пелагические сообщества апвеллингов плохо сбалансированы, поэтому существенная часть создаваемого в них органического вещества падает на дно. Поднимающаяся вода содержит сравнительно мало кислорода: хотя в момент опускания она была насыщена кислородом, по мере продвижения её к апвеллингам, кислород расходовался, не пополняясь. В результате на дне в районах апвеллингов содержание кислорода очень низко (рис. 1.10), местами падает до нуля, и наблюдаются заморы. Бентос в районах апвеллингов беден как качественно, так и количественно, местами вовсе отсутствует (Карпинский, 1984, 1987, 1988, 1996, 2000; Кучерук, 1985а).

При другом типе вертикальной циркуляции вода опускается в местах, где возрастание её плотности обусловлено не снижением температуры, как в предыдущем типе, а увеличением солёности. Это происходит из-за превышения испарения над притоком пресной воды с осадками и стоком с материка (рис. 1.11, 1.12). В результате, поверхностная более тёплая вода становится плотнее (тяжелее), чем подстилающая её более холодная, но менее солёная. Этот тип циркуляции можно назвать аридным, или экваториальным, поскольку опускание вод происходит в засушливых (аридных) районах вблизи экватора. При аридном типе циркуляции опускающаяся вода из-за более высокой температуры содержит гораздо меньше кислорода, чем при полярном, да и интенсивность такой циркуляции гораздо меньше. При опускании и движении воды от экватора к полюсам и это малое количество кислорода расходуется на окисление. В результате, в периоды господства циркуляции аридного типа имели место:

- (1) гораздо более высокая температура глубин,
- (2) гораздо меньшая скорость обмена глубинных вод и
- (3) резкая стратификация: океан делился на нижний бескислородный слой, в котором может существовать только бактериальная анаэробная жизнь и верхний, аэробный. Положение границы между ними определяли местные факторы: ветровое волнение, течения и т. д.

В периоды истории Земли, когда отсутствовал резкий температурный градиент экватор–полюс этот тип циркуляции был основным, а сейчас существует лишь в ограничен-

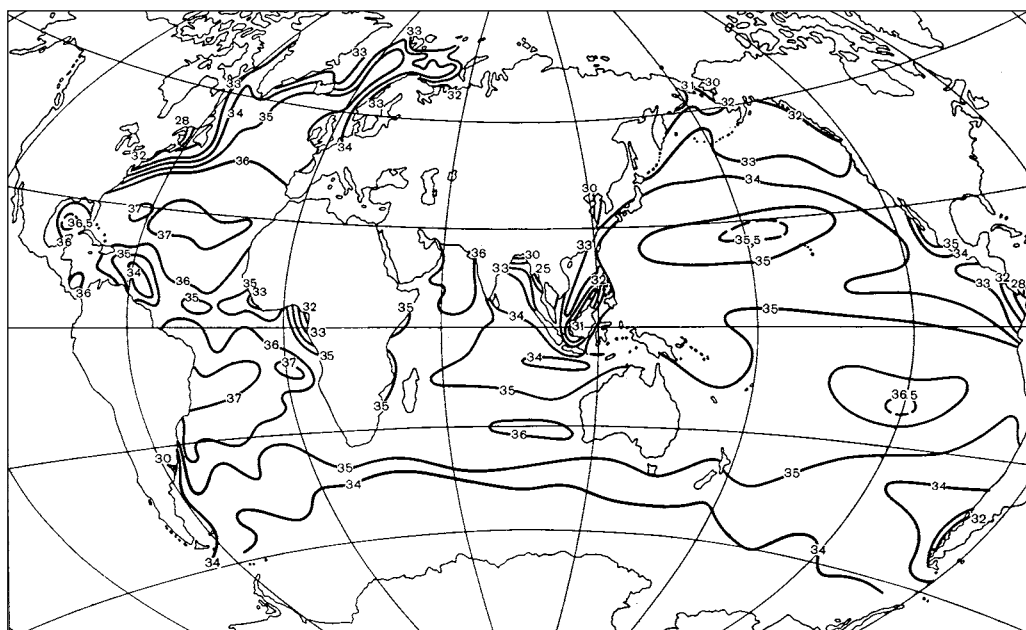


Рис. 1.12. Средняя солёность на поверхности Мирового океана. По В.Н. Степанову (1974).

ных масштабах. В настоящее время он наиболее выражен на севере Индийского океана (Аденский залив и Красное море). Здесь на материковом склоне наблюдается резкое падение содержания кислорода, почти до 0. В настоящее время опускающиеся солёные и тёплые воды имеют плотность всё же меньшую, чем глубинные воды. Поэтому данный тип циркуляции даже в указанных районах не распространяется глубже 3 км.

Поскольку при аридном типе вертикальной циркуляции глубины океана не содержали кислорода, аэробная жизнь на больших глубинах за историю Земли несколько раз уничтожалась и возникала вновь при установлении циркуляции полярного типа. Считается, что заселение абиссальных глубин океана многоклеточными происходило как минимум трижды: в докембрии (первичное заселение), карбоне – перми и кайнозойе, предшествующая фауна гибла в периоды тёплого климата, когда существовала только циркуляция экваториального типа.

Кроме районов с аридным типом циркуляции, низкое содержание кислорода вплоть до замороз характерно для:

— Сильно стратифицированных вод (например, Чёрного моря), где дефицит кислорода возникает из-за слабой вертикальной циркуляции.

— Районов с очень высокой продукцией (например, апвеллингов), где дефицит кислорода возникает из-за его расхода на окисление большого количества органического вещества, синтезируемого в районе апвеллинга; к тому же, вертикальная циркуляция происходит здесь снизу вверх, а в придонных слоях содержание кислорода понижено.

— Мелких прогреваемых водоёмов, где в результате летнего прогрева во время штиля могут возникать сильные градиенты плотности (температуры и солёности), приводящие к локальным заморам (такие заморы характерны, например, для Азовского моря).

Что касается углекислого газа, то из-за избытка катионов, морская вода имеет $pH = 8,1-8,3$. Поэтому в морской воде углекислый газ хорошо растворяется, его содержание в морской воде в 100–200 раз превышает его содержание в изотоническом физрастворе и дефицита углекислого газа в море нет.

На расстоянии до нескольких десятков метров над дном находятся придонные пикноклины. Большую часть времени расположенный между ними и дном придонный слой отличается повышенной прозрачностью, по-видимому, из-за фильтрационной активности

бентоса. Это часто видно невооружённым глазом при погружениях с аквалангом или из подводных аппаратов (на больших глубинах, вплоть до абиссальных). Тем не менее для данного слоя характерны периодически возникающие сильные течения (донные шторма). Во время этих штормов может резко (на порядок) и быстро (в течение нескольких часов) увеличиваться скорость размыва донных осадков, животные могут даже быть вымыты из грунта; соответственно увеличивается мутность и толщина придонного слоя. Слой повышенной мутности (**нефелюидный**) в открытом океане может достигать толщины нескольких сотен метров. Лучше всего нефелюидный слой выражен у подножия материкового склона.

Повышенная турбулентность придонного слоя приводит к специфическому гидрохимическому режиму придонного слоя воды. Так, в бентали, в отличие от пелагиали, содержание биогенов обычно гораздо выше. С другой стороны, взмучивание богатых органикой и восстановленными соединениями металлов (железа, марганца) донных осадков и наличие высокой по сравнению с планктоном биомассы приводит к увеличению потребления кислорода в придонном слое.

На шельфе конвективные токи, течения, волновое перемешивание могут воздействовать и часто воздействуют на всю толщу воды от поверхности до дна. Поэтому нередко планктонные и бентосные организмы населяют одну водную массу. Это приводит к развитию многочисленных биотических взаимодействий и фактически в значительной степени объединяет пелагические и бентосные сообщества, из-за чего такие районы часто называют неритическими.

Приливы, литораль

На границе суши и воды в некоторых морях образуется **литораль** — зона, заливаемая во время прилива* и осушаемая во время отлива. Хорошо известно, что образование приливов вызвано притяжением Луны и Солнца, причём приливообразующая сила Луны вдвое больше, чем Солнца. Однако изображаемые на картинках в учебниках средней школы приливы, основанные на статической теории приливов И. Ньютона, могут наблюдаться только на планете сплошь покрытой океаном с глубиной, существенно превышающей существующую на Земле. Причём океан этот должен состоять не из воды, а из идеальной жидкости, лишённой внутреннего трения и инерции. Модель И. Ньютона игнорирует также силы, возникающие за счёт вращения Земли (т. е. в модели Луна и Солнце вращаются вокруг Земли, а не наоборот). Максимальная высота приливов согласно этой теории не превышает 0,8 м. Реальная ситуация весьма далека от условий модели И. Ньютона. Неудивительно, что наблюдаемые приливы обычно весьма отличаются от равновесных. Теория приливов довольно сложна, биологу, как правило, достаточно знать лишь некоторые феномены. Изложенные ниже гидрологические сведения взяты преимущественно из работ К.Т. Богданова (1975) и Б.А. Кагана и А.С. Моница (1978).

Приливы имеют форму стоячей волны, причём в каждом водоёме, независимо от его величины (будь то Северное море или Тихий океан) укладывается не более двух её длин. Приливная волна по Земле движется не параллельно меридианам (как в теории И. Ньютона), а вращаясь вокруг неких точек (число их зависит от размера бассейна, его глубины, конфигурации берегов и др.). В этих точках, располагающихся обычно в удалении от материков высота полусуточных приливов равна нулю. С удалением от них высота приливов возрастает, но в целом высота даже сизигийных приливов редко где превышает 2 м. Лишь в немногих местах, где берега постепенно сужаются при одновременном уменьшении глубины, наблюдают гораздо более высокие приливы. Рекордная высота — 17 м — зарегистрирована в заливе Фанди на атлантическом побережье Северной Америки. Высокие приливы зарегистрированы на патагонском шельфе в устье реки Гальегос (14 м), в Магеллановом проливе (12,9 м), между Бретанью и Нормандией (12 м), в Бристольском заливе (11,5 м), в Гижигинской губе Охотского моря (11 м), у северных берегов Австра-

* Прилив, или полную воду, называют также **котидаль**, а карты времени наступления полной воды — **котидальными картами**.

лии (10,4 м), в Панамском и Калифорнийском заливах (9,6 м), Аравийском море (9,1 м), у берегов Кореи и Китая (до 8,8 м), в заливе Аляска (8,7 м). Во внутренних морях (Чёрное, Средиземное и др.) или морях, соединяющихся с океаном узкими мелководными проливами (Японское), приливы практически отсутствуют.

Поскольку приливы вызывает влияние Луны и Солнца, в тот момент, когда Луна и Солнце находятся на одной прямой, высота приливов максимальна (**сизигийные приливы**). А когда направления на Луну и Солнце максимально различаются, высота приливов минимальна (**квадратурные приливы**). Из-за неравенства лунных и солнечных суток интервалы между сизигийными (квадратурными) приливами непостоянны, а сами приливы наступают не в момент полнолуния (новолуния), а на 1–2 дня позже.

По периодичности выделяют **полусуточные** и **суточные** приливы. При полусуточном в сутки происходит два чётко выраженных прилива, при суточном — один. Если приливы, происходящие в одни сутки, резко неравны, то говорят о **неправильных полусуточных** (суточная составляющая прилива от 0,5 до 2,0 полусуточной) или **неправильных суточных** приливах (суточная составляющая прилива от 2,0 до 4,0 полусуточной). Кроме того, в некоторых местах влияние локальных факторов (обычно — мелководий) столь велико, что приливы имеют иной характер, их называют **аномальными**. Для Атлантического океана характерны полусуточные приливы, для Тихого — неправильные полусуточные и суточные, для Индийского — неправильные полусуточные. Суточные приливы отмечены, главным образом, в отдельных полуизолированных или окраинных морях Тихого океана.

Высокая амплитуда приливов в общем увеличивает разнообразие биотопов, что, в конечном итоге, может способствовать существованию большего числа видов. Ширина литорали зависит от высоты прилива и угла наклона дна и может достигать километров, хотя обычно составляет первые десятки метров.

Сопоставимый по амплитудам с приливами-отливами эффект временного затопления суши обеспечивают сгоны и нагоны под действием ветров. В море Лаптевых (где отсутствуют выраженные приливы) современные следы действия штормовых волн во время нагонов были встречены на расстоянии в 20 км от берега вглубь суши (Попов, Совершаев, 1979), вертикальная зональность такой «литорали» не изучена, да и вряд ли она существует из-за эпизодичности и непредсказуемости нагонов.

Фронты

Взаимодействие водных масс друг с другом и с дном приводит к появлению зон повышенных градиентов абиотических факторов — фронтов. Можно выделить три основных типа фронтов.

Прибрежный фронт. Приливы и отливы не только приводят к периодическому затоплению и осушению литорали, но и создают течения. Эти течения, как и любые другие, взаимодействуя с дном, становятся из ламинарных турбулентными. На некоторой глубине D турбулентность эта доходит до поверхности, т. е. распространяется по всей толще воды (рис. 1.13, 1.15 Б), поэтому на глубинах, меньших D , вода регулярно (обычно 2 раза в сутки) перемешивается от поверхности до дна. Штормы, увеличивая скорость течения и создавая ветровое волнение, дополнительно усиливают перемешивание. В результате у берега возникает **прибрежная водная масса**, для которой характерно (1) отсутствие постоянной стратификации (нет даже сезонного пикноклина), следствием чего является (2) практически непрерывное поступление биогенов в фотический слой и очень высокая первичная продукция. Мористее, на больших глубинах расположена водная масса открытого шельфа, для которой характерен сезонный (в умеренных широтах) или постоянный (в тропиках) пикноклин, затрудняющий поступление биогенов из придонных слоёв. Граница между прибрежной водной массой и расположенной мористее водной массой шельфа (прибрежный фронт), расположенная на глубине D в каждый конкретный момент достаточно хорошо выражена, хотя её положение и непостоянно во времени (рис. 1.14), поскольку D зависит от **скорости течения на поверхности в кубе**. Это означает, что:

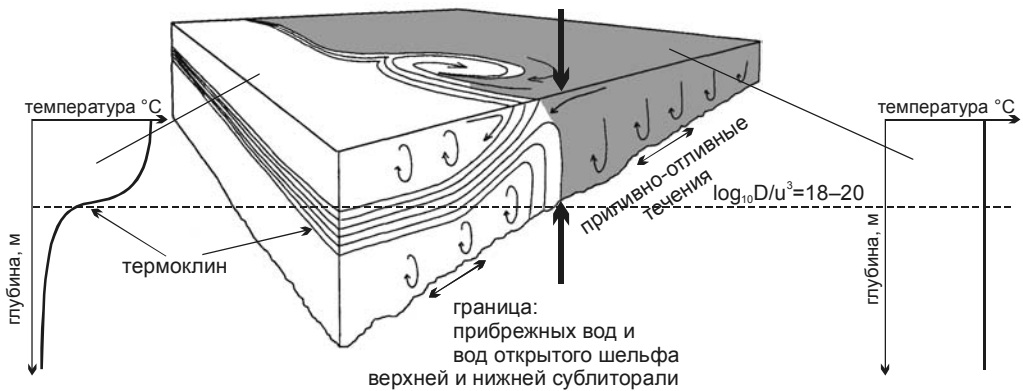


Рис. 1.13 Формирование прибрежного фронта.

Прибрежная водная масса залита тёмно-серым. Показано характерное распределение температуры по глубине в прибрежной водной массе и мористее неё. D — глубина, u — скорость течения на поверхности.

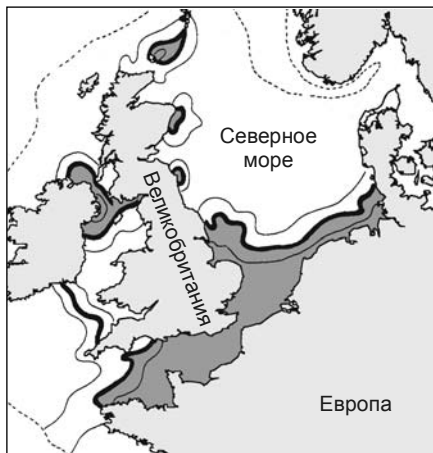


Рис. 1.14. Положение прибрежного фронта у Британских островов.

Толстая линия — среднее положение фронта, тонкие — крайние его положения, пунктир — изобата 200 м. По Longhurst (1998). Прибрежная водная масса залита тёмно-серым.

— D меняется два раза в месяц (квадратурные и сизигийные приливы);

— зимой D больше (сильнее ветер и большая скорость течения), но выраженность границы между водными массами меньше, поскольку в открытом шельфе также развивается вертикальная циркуляция из-за охлаждения поверхностных слоёв;

— в местах (и в периоды) с быстрым течением $D = 100$ м и более, тогда как в закрытых бухтах на очень небольшом расстоянии в то же самое время — всего несколькими метрами.

Поэтому при проведении биологических исследований ориентироваться следует не на глубину, а на гидрологическую структуру. В открытых районах наиболее часто прибрежный фронт расположен над глубинами 50–100 м. В морях, где приливы не выражены (Чёрное, Японское, Средиземное) граница прибрежной водной массы расположена на гораздо меньших глубинах, чем в приливных.

Непрерывное поступление биогенов в фотический слой поддерживает на протяжении всего вегетационного периода первичную продукцию в прибрежной водной массе на уровне, характерном для периода вспышки фитопланктона в более мористых районах. Это приводит к существенным различиям величин первичной продукции: в прибрежной зоне она во много раз выше. Лишь незначительную часть этой продукции потребляет растительноядный зоопланктон прибрежной водной массы. Так, в восточной части Берингова моря даже в период максимального развития он выедает менее 6% первичной продукции (Флинт, 2005). Часть этой продукции потребляет растительноядный зоопланктон шельфовой водной массы: в прилежащих к прибрежному фронту районах его биомасса на порядок больше, чем в удалении от фронта.

Прибрежной водной массой ограничено и массовое развитие донных макрофитов (фиталь). Какую-то часть (вероятно, существенную) продукции фитопланктона и бентосных растений потребляет верхнесублиторальный бентос, однако определить долю этого потребления в балансе всей экосистемы весьма сложно. Различия в функционировании экосистем по разные стороны прибрежного фронта приводят и к различиям их биот. С

биогеографической точки зрения проекция этой границы на дно соответствует границе верхней и нижней сублиторали.

Фронт края шельфа.

Изучение изображений, полученных со спутников, показало наличие квазипостоянных зон повышенной первичной продукции вдоль края шельфа, причём выраженность этих зон выше осенью. Наличие данных зон свидетельствует о существовании локальных апвеллингов (рис. 1.15). Причины их возникновения ещё недостаточно ясны (существует несколько теорий). Наиболее аргументированным сейчас считают их возникновение в результате взаимодействия приливно-отливных и вдольсклоновых течений с кромкой шельфа, особенно в местах со сложным рельефом. В результате образуются антициклонические вихри, в центре которых вода опускается. Рядом с ними формируются циклонические вихри, в центре которых вода поднимается. Апвеллинги кромки шельфа позволяют поддерживать уровень первичной продукции в районе фронта на уровне, характерном для периода вспышки фитопланктона в соседних районах. Эту продукцию потребляют концентрирующиеся здесь стада рыб, китов, ластоногих и даже птиц. Так, конюги-крошки (*Aethia pusilla*) питаются преимущественно (более 85%) крупной растительной копеподой *Neocalanus cristatus*, концентрирующейся в районе фронта, ширина которого обычно не превышает 20 км. Птицы дважды в сутки летают в район фронта от колонии на о. Сен-Поль (рис. 1.16) (Флинт, 2005). Фронт края шельфа разделяет шельфовые (неритические) и океанические районы пелагиали. Проекция этого фронта на дно примерно соответствует границе сублиторали и батии.

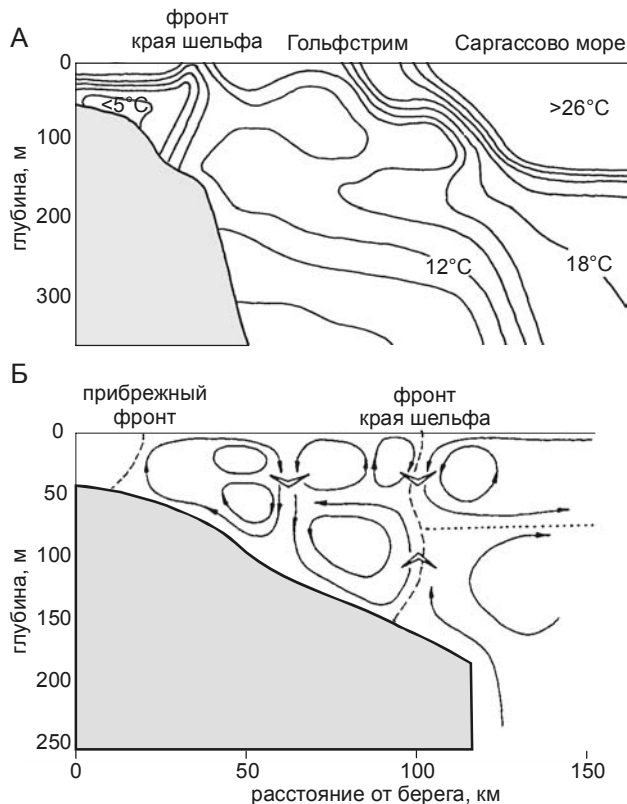


Рис. 1.15. Фронт края шельфа

А — у атлантического побережья Северной Америки. По Longhurst (1998); Б — в западной части Берингова моря. По В.П. Шунтову (2001).

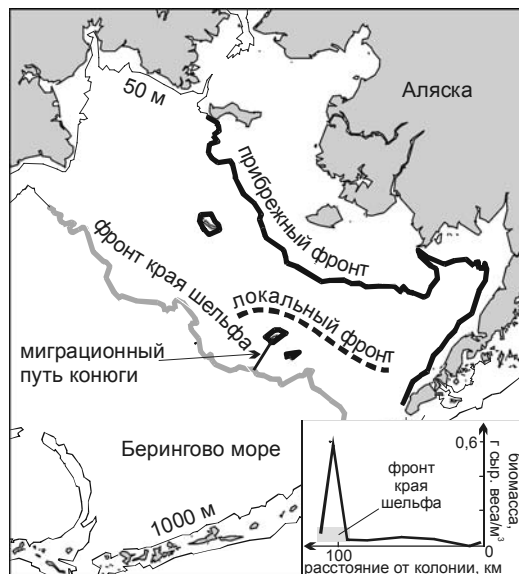


Рис. 1.16. Положение фронтов на восточном шельфе Берингова моря. По М.В. Флинту (2005).

На врезке — распределение *Neocalanus cristatus* вдоль миграционного пути конюги.

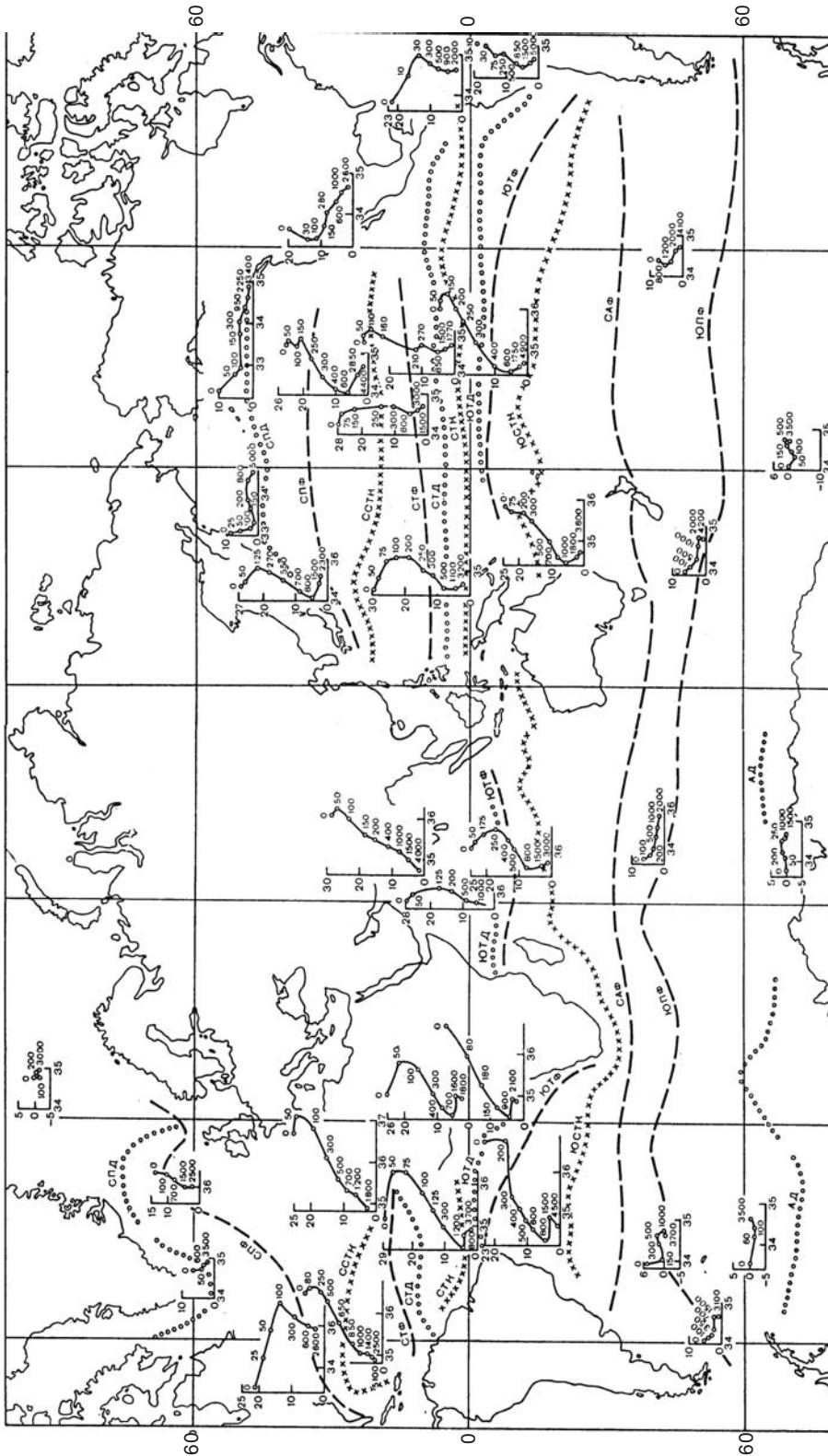


Рис. 1.17. Структура вод и разделяющие их фронты (пунктир) (по: В. А. Буркову, Р. П. Булатову, В. Г. Нейману (1973) из В. А. Буркова (1980).

АД — антарктическая дивергенция, САФ — субантарктический фронт (субтропическая конвергенция), СПД — субполярная дивергенция, СПФ — северный полярный фронт, ССТК — северная субтропическая конвергенция, СТД — северная тропическая конвергенция, СТК — северная тропическая конвергенция, СТФ — северный тропический фронт, ЮПФ — южный полярный фронт (антарктическая конвергенция), ЮСТК — южная субтропическая конвергенция, ЮСТД — южная тропическая дивергенция, ЮТД — южный тропический фронт. Вертикальная структура водных масс иллюстрирована TS-кривыми в точках, где помещено начало координат.

Расположение разных неритических фронтов на примере Берингова моря показано на рис. 1.16.

Океанические фронты (рис. 1.17). Разделяют области распространения вод и водных масс. Ранг этих фронтов (а, следовательно, и границ) определяет размер, устойчивость и выраженность водных масс, которые они разделяют. Наиболее важны **полярные фронты**, расположенные в районах, где главный термоклин выходит на поверхность. Для них также характерны высокая продуктивность, благодаря интенсивно происходящему вертикальному перемешиванию, на малых глубинах охватывающему всю толщу воды от поверхности до дна.

Образование льда

Вертикальная циркуляция и образование льда в пресной воде

В реках и других текучих водоёмах непрерывно происходит перемешивание воды, захватывающее всю её толщу. В медленно текучих и стоячих водоёмах, таких как озёра, водохранилища, пруды, старицы и т. п., основная роль в перемешивании воды переходит к ветровому волнению и вертикальной циркуляции.

Самый поверхностный слой воды перемешивает ветровое волнение. Несмотря на то, что этот слой тонок, ветер существенно увеличивает скорость газообмена между водой и атмосферой.

Перемешивание слоёв в достаточно глубоких водоёмах — **вертикальная конвекция**, или **циркуляция** — может возникнуть только в одном случае: когда плотность поверхностной воды станет больше или равной плотности воды в нижележащих слоях. Поскольку в пресных водоёмах плотность является линейной функцией температуры, можно сказать и иначе: вертикальная циркуляция возникает в том случае, когда температура вышележащей воды становится ниже или равной температуре её подстилающей. Однако имеется существенное ограничение: пресная вода имеет максимальную плотность при 4°C (точнее — 3,98°C). Поэтому при понижении температуры воды ниже 4°C плотность воды опять уменьшается. Следовательно, придонные слои не могут иметь температуру ниже 4°C (по крайней мере до тех пор, пока вышележащие не замерзнут).

Поскольку основной источник тепла — Солнце, то летом поверхностные слои имеют более высокую температуру, т. е. меньшую плотность, чем придонные.

В водоёмах высоких и умеренных широт и в горных водоёмах низких широт температура поверхности в течение года переходит рубеж в 4°C. Результатом этого являются следующие процессы (рис. 1.18):

1. Осенью плотность воды возрастает из-за снижения поверхностной температуры и становится больше плотности нагретых за лето нижележащих слоёв. Поэтому поверхностная вода опускается, а придонная — поднимается. В результате, из-за малых размеров пресных водоёмов плотность быстро выравнивается по всей толще воды от поверхности до дна. Одинаковая плотность воды позволяет распространяться любым возмущениям воды (например, ветровому волнению) на всю её толщу, что дополнительно увеличивает перемешивание воды в этот период года.

2. При дальнейшем снижении температуры воздуха (ниже 4°C) плотность поверхностных слоёв уменьшается и становится ниже плотности нижележащих слоёв, это препятствует вертикальной циркуляции. Поэтому температура глубинных слоёв остаётся более высокой, близкой к 4°, тогда как поверхностные слои продолжают охлаждаться вплоть до образования льда.

3. Весной лёд тает и температура воды на поверхности повышается, возрастает её плотность и становится одинаковой от поверхности до дна. Это позволяет распространяться любым возмущениям воды на всю толщу, из-за чего вертикальное перемешивание происходит и весной.

4. Дальнейшее повышение температуры поверхностного слоя воды приводит к уменьшению его плотности по сравнению с нижележащим, нагревающимся меньше. В

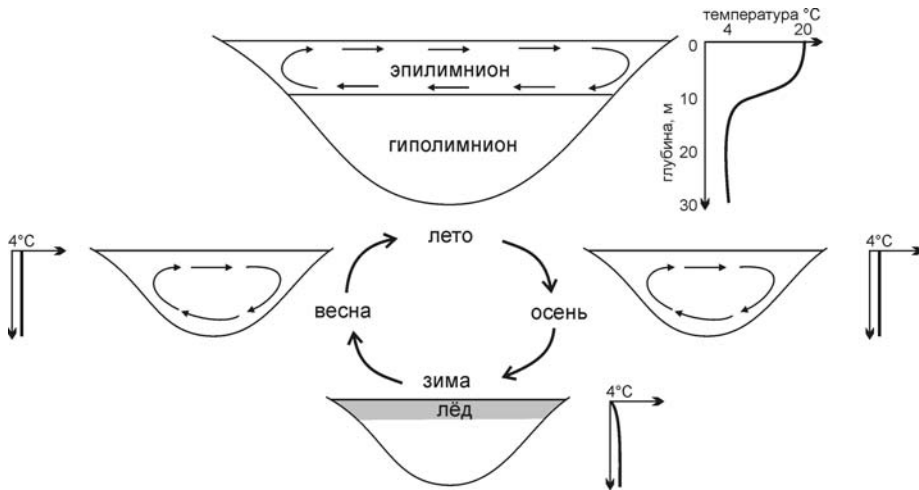


Рис. 1.18. Вертикальная циркуляция в пресных водоёмах высоких и умеренных широт (объяснение в тексте).

результате формируется термоклин, разделяющий **эпилимнион** (поверхностный слой воды) и **гиполимнион** (придонный, с более плотной водой). Различие в плотности воды препятствует вертикальной конвекции, в том числе и за счёт ветра.

Таким образом, в течение года водоём проходит 4 гидрологические стадии:

1. Осенняя гомотермия.
2. Зимняя стратификация.
3. Весенняя гомотермия.
4. Летняя стратификация.

Интенсивное перемешивание воды и обогащение придонных слоёв кислородом происходит в периоды гомотермии (осенней и весенней). В периоды же стратификации в придонных слоях источником кислорода является только фотосинтез. Из-за низкой прозрачности воды в пресных водоёмах (а зимой и из-за снижения освещённости подо льдом и низкой температуры) поступление кислорода от фотосинтеза не компенсирует его потребление. И при отсутствии иных источников кислорода при достаточно высоком потреблении кислорода (обычно за счёт бактериального окисления органики в грунте) и малом объёме гиполимниона могут наступать заморы.

С продвижением в более высокие широты и выше в горы лето становится короче, уменьшается и период летней стратификации. При очень коротком лете периоды осенней и весенней гомотермии сливаются в один. С дальнейшим падением температуры воздуха периоды гомотермии сокращаются, промерзание водоёмов происходит на большую глубину, и в пределе вместо водоёма возникает ледник.

С продвижением в более низкие широты зима становится короче, уменьшается и период зимней стратификации. При очень короткой зиме периоды осенней и зимней гомотермии сливаются в один. С дальнейшим ростом температуры воздуха и этот период гомотермии сокращается и в пределе исчезает. В результате перемешивание происходит только за счёт ветрового волнения и течений и не распространяется на большие глубины, где концентрация кислорода из-за поглощения биотой падает. Поэтому может возникнуть ситуация, когда потребление кислорода превосходит его приток в результате фотосинтеза и газообмена с атмосферой и поверхностным слоем. На достаточно большой глубине (неодинаковой в разных водоёмах) возможно потребление кислорода биотой полностью, и в воде появляется сероводород. Такая ситуация имеет место, например, в крупных африканских озерах Ньяса и Танганьика. Это озера типа Байкала с глубинами 706 м и 1435 м соответственно (рис. 4.21). В них, начиная с 100–300 м, вода постоянно насыщена сероводородом и лишена аэробной жизни. Более того, в результате спорадически возникающих

подъёмов глубинной воды к поверхности в атмосферу попадает огромное количество сероводорода, приводящее к уничтожению жизни на большой площади суши, в том числе иногда — и населения поселков, попавших в зону сероводородного заражения.

Итак, по причине того, что пресная вода имеет наибольшую плотность при температуре около 4°C (выше температуры замерзания), при понижении температуры воды ниже температуры максимальной плотности образуется поверхностный менее плотный слой, при охлаждении которого до точки замерзания образуется лёд.

Образование льда в морской воде

С увеличением солёности температура, при которой вода имеет наибольшую плотность, постепенно приближается к температуре замерзания, и при солёности 24,695‰ они становятся равны ($-1,33^{\circ}\text{C}$). При дальнейшем увеличении солёности температура наибольшей плотности воды становится ниже точки замерзания. При 35‰ максимальная плотность воды наблюдается при $-3,5^{\circ}\text{C}$, а замерзает она при $-1,9^{\circ}\text{C}$. Следовательно, вертикальная конвекция должна распространяться на всю глубину бассейна. Это означает, что в море (в отличие от пресных водоёмов) в результате только охлаждения поверхностного слоя воды, лёд образоваться не может до тех пор, пока не охладится вся толща воды. После охлаждения толщи воды, лёд может образоваться в любом месте, в том числе на дне, в толще воды, а не только на поверхности, как это происходит в пресных водоёмах. В достаточно глубоких морях (за пределами шельфа) из-за тёплых течений и высокой теплоёмкости воды образование льда принципиально невозможно. Это не относится к малосолёным морям (с солёностью менее 24,695‰), где термическая конвекция происходит по пресноводному типу. Из российских морей к последним относятся полностью Чёрное, Азовское, Каспийское, Балтийское, Белое, южные части Карского, моря Лаптевых и Восточно-Сибирского, а также закрытые бухты и заливы некоторых других районов.

Тем не менее, как мы знаем, лёд образуется. Причина этого кроется в том, что конвекция не распространяется на всю толщу воды, а ограничивается поверхностным распреснённым слоем, имеющим форму линзы. Плотность воды в этой линзе существенно меньше, чем глубже: изменение плотности воды в результате изменения температуры на 5°C (от 0 до $+5^{\circ}\text{C}$) эквивалентно изменению плотности в результате изменения солёности всего на 0,534‰ (Томczak, 2000).

Поэтому на нижней границе распреснённой линзы образуется очень резкий пикноклин, делающий невозможной вертикальную циркуляцию. Распространение плавучих льдов весьма хорошо совпадает с границей данной распреснённой линзы (рис. 1.19).

Согласно одной из гипотез (Захаров, 1978), образование ледового покрова Северного полушария связано с формированием распреснённой линзы. Происходило это следующим образом. Как и в Южном полушарии, увеличение градиента температуры в конце кайнозоя привело к возрастанию роли полярных районов как конденсаторов влаги. Следствием стало увеличение

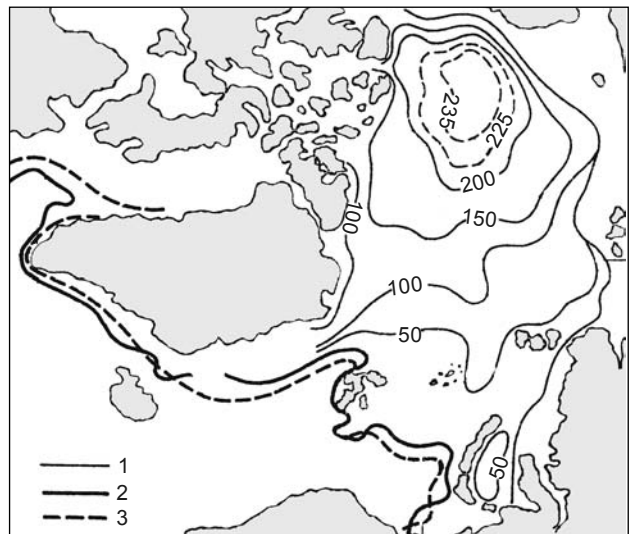


Рис. 1.19. Распреснённая линза.

1 — глубина залегания изогалины 34‰ в конце зимы (м); 2 — положение изогалины 34‰ на поверхности летом; 3 — кромка льда в конце зимы. По В.Ф. Захарову (1978).

стока высокоширотных рек. Всё возрастающий объём пресной воды начал поступать в Северный Ледовитый океан, и постепенно он превысил её потери с испарением, образовалась распреснённая линза. В настоящее время испарение в Северном Ледовитом океане можно считать ничтожным, тогда как пресный сток лишь немногим меньше, чем в Индийском океане. Как только возникла распреснённая линза, образование ледового покрова в Северном Ледовитом океане стало неизбежным, и была запущена существующая сейчас автоколебательная система, для которой характерно периодическое оледенение материков. Механизм её функционирования следующий. Появившаяся и растущая опреснённая поверхностная водная масса прекращает поступление в атмосферу тепла, приносимого тёплыми течениями. Это приводит к дальнейшему охлаждению Северного полушария, дальнейшему росту градиента, материкового стока и опреснённой линзы — т. е. система работает с положительной обратной связью. В результате на севере Европы и Америки формируются ледники. По мере разрастания ледовых щитов над ними формируются антициклоны, всё сильнее отклоняющие к югу, идущие с океанов (в Европе — из Атлантики) циклоны, несущие воду. Это приводит к уменьшению осадков и материкового стока, что, в свою очередь, ведет к уменьшению распреснённой линзы и увеличению притока тепла в Северный Ледовитый океан, вызывающего разрушение ледниковых щитов Европы и Северной Америки. Затем цикл повторяется.

Если исходить из вышеизложенной гипотезы, то интересные и неожиданные последствия будет иметь осуществление время от времени предлагаемого поворота северных рек. В результате переброски части их стока из бассейна Северного Ледовитого океана в бессточный среднеазиатский бассейн, пресный сток в Северный Ледовитый океан уменьшится, соответственно уменьшится и опреснённая линза. Это приведёт к потеплению Арктики. Аналогичный эффект даст и предлагаемая постройка плотины через Берингов пролив (воды, поступающие из Тихого океана через Берингов пролив, более пресные, чем местные арктические).

Возникновение Антарктического ледника имеет иные причины, хотя здесь также имеет место образование распреснённой линзы. Антарктида расположена в районе полюса не менее 100 млн. лет, однако оледенение там развилось гораздо позднее — примерно 25 млн. лет назад. Похолодание же началось значительно раньше. Существовавшая в мезозое и начале кайнозоя система течений от экватора к полюсу обеспечивала низкий температурный градиент экватор – полюс. Возрастание этого градиента обусловлено возникновением циркумантарктического течения, идущего по 40–50° ю. ш. вокруг Антарктиды. Это течение изолирует Антарктиду, делая невозможным перенос тепла течениями от экватора. Становление циркумантарктического течения происходило постепенно, по мере установления географической изоляции Антарктиды в результате дрейфа материков. Первоначально Антарктида составляла единый материк с Австралией и Южной Америкой. Примерно 50–55 млн. лет назад произошло отделение Австралии от Антарктиды (рис. 1.20). Около 38 млн. лет назад углубился пролив к югу от Тасмании, а около 25 млн. лет назад образовался глубоководный пролив Дрейка между Антарктидой и Южной Америкой. Этот момент и является временем рождения циркумантарктического течения (окончательно оно сформировалось только 12–15 млн. лет назад). С этого момента существовавшие и ранее горные ледники Антарктиды превратились в единый покровный ледниковый щит — началось оледенение Антарктиды. Увеличение градиента температуры в конце кайнозоя привело к возрастанию роли полярных районов как конденсаторов влаги, а лёд



Рис. 1.20. Становление циркумантарктического течения.

как конденсаторов влаги, а лёд

снижает температуру соседних районов, т. е. система работает с положительной обратной связью. Поэтому, возникнув 25 млн. лет назад, несмотря на происходившие колебания климата, ледник Антарктиды за это время ни разу не растаял.

В обоих случаях (в Северном и Южном полушарии) оледенение возникло из-за ослабления переноса тепла течениями от экватора к полюсу. Обязательным условием этого является расположение материков в приполярных районах.

В заключение разговора о температуре вернемся ещё раз к карте поверхностных температур (рис. 1.2). Даже на столь схематичной карте видно, что расстояние между изотермами неодинаково. В некоторых районах изотермы сгущены. Особенно резкие градиенты свойственны районам контакта теплых и холодных течений, например, у северо-западного побережья Атлантики. В других районах расстояние между изотермами больше среднего. Подобное наблюдается и на вертикальных разрезах — сравнительно однородные слои сменяются слоями пикноклинов. Иными словами: выделяются районы, условия внутри которых меняются плавно и незначительно. Эти районы разделены зонами резких градиентов. В первом и грубом приближении можно сказать, что в каждом из таких районов формируется своя биота, а зоны резких градиентов соответствуют границам между ними.

Солёность

Жизнь существует в водоёмах с солёностью от 0 до примерно 300‰. Однако распределение вод с разной солёностью по этому диапазону существенно неравномерно. Большая часть водоемов суши имеет солёность близкую к пресной. Моря и океаны имеют солёность около 35‰, её называют нормальной океанической. В настоящее время солёность в Мировом океане колеблется в очень небольших пределах: в аридных районах может возрасти до 39‰ (восточная часть Средиземного моря) и даже 41‰ (Красное море), в местах таяния льда в высоких широтах — может опускаться до 32–33‰. Во внутренних морях и местах впадения рек солёность может быть существенно иной, но относительная площадь таких акваторий очень незначительна. Солёность океана Земли была примерно постоянной как минимум на протяжении фанерозоя* и, поскольку моря Земли всегда были фактически частями одного Океана, по-видимому, никогда не было существенных географических различий ни в общих значениях солёности, ни в соотношениях разных элементов. Поэтому на Земле сформировались две основные водные биоты: пресноводная и морская. В редких случаях длительно существующих крупных бассейнов с отличающейся от морской солёностью (например, Каспий и связанные с ним водоёмы) в основном формировались те же биоты с некоторой местной спецификой (подробнее см. ниже). Различие морской и пресноводной биот между собой почти такое же, как каждой из них с наземной. Наземная и пресноводная биоты несомненно произошли от морской, при этом не было создано таксона животных рангом выше класса. Морская биота гораздо разнообразнее пресноводной. Общее число типов в море — 34, в пресных водах — 17. Число классов в море — 73, в пресных водах — 35. Для морской биоты эндемичны радиолярии, некоторые кишечнополостные (сифонофоры, сцифомедузы, коралловые полипы), гребневники, приапулиды, сипункулиды, эхиуриды, погонофоры, большая часть классов моллюсков (*Monoplacophora*, *Aplousophora*, *Polyplacophora*, *Cephalopoda*, *Scaphopoda*), пантоподы, щетинкочелюстные, иглокожие и оболочники. Почти исключительно морскими являются гидромедузы, немертины, полихеты и элазобранхии. Но и пресноводная биота имеет свою специфику: солнечники, коловратки, олигохеты, пиявки, кладоцеры, насекомые, мшанки *Phylactolaemata*, жаброногие раки, двоякодышащие рыбы и амфибии обитают исключительно или почти исключительно в пресных водах. Видов, которые обитали бы как в морской, так и в пресной воде немного. Более того, детальное рассмотрение их биологии по-

* Существенное изменение химического состава морской воды произошло только при появлении свободного кислорода. В этот период произошло окисление железа, марганца и других металлов и выпадение их солей. Именно с этим периодом связано возникновение крупных железорудных месторождений (например, Курского).

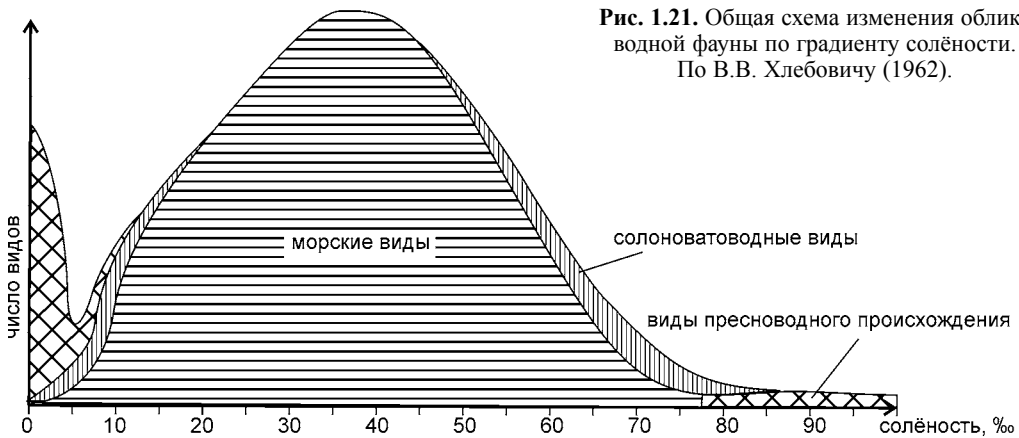


Рис. 1.21. Общая схема изменения облика водной фауны по градиенту солёности. По В.В. Хлебовичу (1962).

казывает, что наиболее ответственные стадии их жизненного цикла (размножение и раннее развитие) проходят или только в пресной, или только в морской воде. Видов, способных размножаться и там, и там практически нет. Столь чёткое разделение морской и пресноводной биот является фундаментальным свойством жизни на Земле и проявляется на разных уровнях организации: экосистемном, организменном, клеточном и молекулярном. Т. е. солёность водоёмов влияет на функционирование живых систем на уровне экосистем, физиологии и биохимии (Хлебович, 1974).

Локально солёность может иметь другие значения. Большая часть таких отклонений наблюдается в прибрежных районах. Чаще всего встречается распреснение под влиянием материкового стока. При смешивании пресной и морской воды солёность меняется плавно. Однако ответ биоты, как это обычно бывает, дискретен. Это означает, что до определённого предела биота как бы не замечает изменения солёности. При дальнейшем изменении солёности происходит резкое изменение биоты. В зоне контакта пресных и морских вод наблюдается падение видового богатства и биомассы. Самая существенная перестройка биоты происходит на стыке морской и пресноводных биот и приурочена к солёности 5–8‰ (рис. 1.21). Менее выраженные границы локально выявляются и при других солёностях. В соответствии с этими рубежными значениями было предложено несколько классификаций. Приуроченность биот (и таксонов, из которых они состоят) к разной солёности описывают терминами, образованными обычными приставками (олиго-, мезо-, гипер-, стено- и поли-) и корнем -галинный. Олигогалинными называют организмы, встречающиеся при низкой солёности (но не пресноводные), мезогалинными — встречающиеся при средней, полигалинными — при океанической, гипергалинными — при солёности существенно выше океанической. По широте диапазона, при котором встречаются таксоны, выделяют стеногалинные — встречающиеся в узком диапазоне солёности, и полигалинные — встречающиеся в широком диапазоне солёности.

Таким образом, при возрастании отклонения солёности от океанической начинается прогрессирующее выпадение различных таксономических групп. Наиболее бросающимся в глаза является уменьшение числа видов одной из ведущих в донных сообществах групп — иглокожих. Так, в Баренцевом море (океаническая солёность) отмечено почти 100 видов иглокожих, а в Белом (солёность 25–30‰) — всего 22, причём многие виды, обильные по всему Баренцевому морю, в Белом очень редки. В Чёрном море (солёность 18‰), несмотря на его гораздо более южное расположение (видовое разнообразие большинства таксонов макробентоса растёт к экватору), из иглокожих в массе повсеместно встречается только один эндемичный вид — офиура *Amphiura stepanovi*, местами обильны голотурии и только сейчас происходит распространение из Прибосфорского района морской звезды *Asterias rubens*.

При дальнейшем уменьшении солёности (ниже 5–8‰) локальное видовое разнообразие вновь растёт, поскольку начинают появляться виды пресноводной биоты.

При впадении рек в океан переход пресных водных масс в морские обычно совершается быстро. Формирующиеся при этом мезогалинные и олигогалинные водные массы непостоянны во времени и в пространстве и занимают малые площади, в связи с чем специфическая мезогалинная и олигогалинная биоты не развиваются. Олигогалинные и мезогалинные водные массы населяют эвригалинные виды как морского, так и пресноводного происхождения, и виды, называемые солоноватоводными. В действительности большая часть солоноватоводных видов — это также эвригалинные виды как морского, так и пресноводного происхождения, но из-за малой конкурентоспособности в морских и пресных водах они встречаются преимущественно в солоноватых водах.

Например, по нашим данным (Днестровская, Жирков, в печати), полихеты *Micro-nephthys minuta* и *M. neotena* обитают в водоёмах как с океанической солёностью, так и в солоноватоводных. Однако в акваториях с океанической солёностью они встречаются гораздо реже. Так, в российских коллекциях из открытых районов Баренцева моря имеется всего 4 экземпляра *M. minuta*, а *M. neotena* отсутствует вовсе. В то же время в солоноватом Белом море плотность их поселений достигает 6000 экз./м². Ещё более показателен пример полихет Spionidae (Сикорский, 1992). Спиониды питаются, собирая детрит с поверхности грунта. Организмы с таким типом питания обитают преимущественно на рыхлых грунтах (ил, глина и т. п.). В полном соответствии с этим в Белом море арктические шельфовые виды *Spio theeli* и два вида рода *Marenzellaria* довольно обычны на рыхлых заиленных грунтах, богатых детритом. Однако, в Баренцевом море в районах с нормальной океанической солёностью они встречается исключительно на чистых крупнозернистых хорошо промытых песках, где практически отсутствуют другие виды с аналогичным типом питания. Два оставшихся арктических шельфовых вида спионид (*Scolelepis burkovskii*, *Spio petersenae*) известны по единичным находкам, но также с крупнозернистого промытого песка из районов с нормальной солёностью. Такое распространение невозможно объяснить малой способностью видов к расселению. Единственное возможное объяснение — малая конкурентоспособность арктических шельфовых видов. Поэтому они встречаются в маргинальных биотопах, куда их вытесняют другие виды со сходным типом питания, входящие в состав арктической шельфовой биоты.

В целом для олиго- и мезогалинных вод характерно общее обеднение видового состава. Специфическая биота не образуется даже в таких сравнительно крупных существенно распреснённых водоёмах, как Балтийское, Чёрное и Азовское моря, хотя отдельные эндемичные виды и возникают.

Принципиально иначе описывают ситуацию в Понто-Каспийском бассейне (Зенкевич, 1959; Мордухай-Болтовской, 1960; Хлебович, 1974 и др.). В своей истории Понто-Каспийский бассейн и отдельные его части неоднократно испытывали периоды осолонения и опреснения. При этом связь с океаном длительное время отсутствовала. В связи с этим в нём сформировалась эндемичная Каспийская биота. Данную биоту рассматривают как единую солоноватоводную, противопоставляя её другим биотам, обитающим совместно с ней: средиземноморской, арктической и пресноводной. В действительности тут происходит смешение и подмена понятий: разные по происхождению группы видов отождествляют с разными биогеографическими (т. е. распространёнными по-разному) группами. Это несомненно сильно перекрывающиеся, но вовсе не идентичные понятия. Такая подмена приводит к искажённому описанию экосистем данного региона. Наиболее существенное искажение происходит при рассмотрении эндемичной биоты как единого цело-

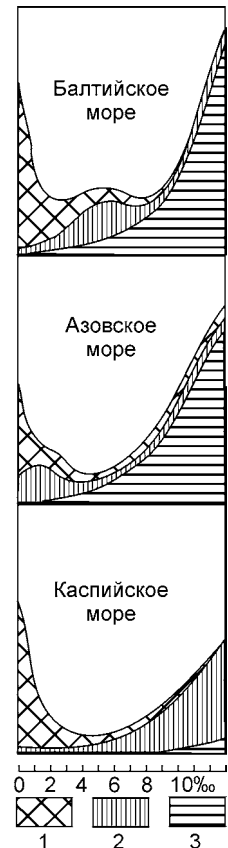


Рис. 1.22. Схема изменения числа видов по градиенту солёности в различных морях.

Обозначения как на рис. 1.21. По Л.А. Зенкевичу (1959).

го (рис. 1.22). Безусловно, по происхождению эта биота едина, однако отнесение её к единой солоноватоводной основано лишь на трёх фактах:

1. Понто-каспийские виды не переносят солёность, близкую к океанической, и могут нормально существовать лишь при солёности, которую в условиях полносолёных морских водоёмов следует считать солоноватой.

На самом деле этот факт свидетельствует лишь о том, что понто-каспийские виды адаптировались к условиям, существующим в их ареале. Да, если бы они обитали при такой солёности за пределами этого ареала, их можно было бы назвать солоноватоводными, но за его пределами обитают отнюдь не все экологические (различающиеся солёностными предпочтениями) группы понто-каспийских видов.

2. За пределами Каспийского (а ранее — и Аральского) моря (в первую очередь в Чёрном и Азовском морях) каспийские по происхождению виды обитают в солоноватых водах, преимущественно при солёности ниже 8‰: в эстуариях, в прошлом бывших частью Понто-Каспийского бассейна, или имевших связь с ним, а ныне являющимися рефугиумами.

В действительности понто-каспийские виды (или крайне близкие викарирующие), обитающие в Азово-Чёрноморском бассейне, и в Каспии живут в солоноватых водах. Лишь немногие из них распространены по всей акватории Каспия, но в целом они предпочитают солёность ниже 8‰ (например, *Hypania kowalewskii* — Голикова и др., 1987). Кроме этих видов, в Каспии обитает другой комплекс видов, обитающий преимущественно или исключительно в Среднем и Южном Каспии при солёности выше 8‰. Ни один из них в Азово-Чёрноморском бассейне не встречается.

3. С точки зрения гидрологии и гидрохимии (т. е. по содержанию солей) каспийская вода действительно солоноватая.

Однако, характеризуя биоту, надо исходить из признаков биоты: характеристику видов (морской или солоноватоводный) надо давать не по абсолютным значениям солёности, а по распределению их по градиенту «река – нормальная солёность водоёма», в который она впадает. В результате классифицирования видов по признакам их абиотического окружения, а не по их реальному распространению, к солоноватоводной биоте относят не только виды, действительно обитающие в солоноватых водах эстуариев и лиманов Понто-Азова и при той же солёности в Каспии, но и виды, которые в реальности в солоноватых водах (т. е. при солёности ниже 8‰) не обитают или, по крайней мере, их не предпочитают, а лишь способны там существовать (т. е. достаточно эвригалинные).

Изучение распределения отдельных видов вдоль градиента солёности показывает, что понто-каспийские виды, в том числе и автохтонные, биогеографически относятся не к одной солоноватоводной биоте с уникальными свойствами и неясными солёностными предпочтениями, а к трём обычным:

1. Пресноводная биота — характерна для пресной воды. В её состав биоты входит большое число каспийских по происхождению видов, которые широко распространились по рекам, в первую очередь бассейну Волги. Из бентоса — это двустворчатые моллюски (*Dreissena polymorpha* и, отчасти, *D. bugensis*), бокоплавы (26 видов), полихеты (*Hypania invalida* и *H. kowalewskyi*) и др. Из планктона — это хищные клadoцеры. К этой же группе относится не менее 18 видов рыб (в первую очередь бычки, а также осетровые, некоторые виды которых выходят в море для питания, но все они размножаются только в пресной воде). Многие виды этой группы проникают в Северный Каспий.

2. Солоноватоводная биота — характерна для вод с низкой солёностью в Каспии и Азово-Черноморском бассейне: *Monodacna caspia*, *Dreissena polymorpha andrusovi*, *Hypanis vitrea*, *H. colorata*. Виды этой группы или общие для Каспия и Азово-Чёрноморских лиманов, или в этих двух районах обитают эндемы. *H. colorata* недавно вселилась в Каспийское море из эстуариев Азовского, в Каспийском море она населяет только его север, где солёность та же, при которой этот вид обитает в Чёрном и Азовском морях.

3. Морская биота — характерна для солёности, наблюдающейся в Среднем и Южном Каспии (обычно более 8‰), в Азово-Чёрноморском бассейне виды этой биоты не встречаются. Сюда относятся из каспийских эндемиков: двустворчатые моллюски: *Didacna trigo-*

noides, *D. profundicola*, *D. longipes*, *D. baeri*, *D. protracta*, *Hypanis albida*, *H. caspia*, *H. semipellucida*, *Dreissena rostriformis* и др., 69 видов брюхоногих, полихета *Hypania brevispina*, 5 видов мизид, 18 видов гаммарид, 1 корофиида (*Corophium spinulosum*), 4 вида кумовых, 16 видов нематод, 1 вид губки, мшанка (*Victorella pavidia*). В состав этой биоты вошли и недавние вселенцы из Средиземного моря (*Cerastoderma glaucum*, *C. rhomboides*, *Zostera nana* и др.), а также вселившиеся в XX в. *Mytilaster*, *Abra*, *Nereis* и др.) и виды так называемого арктического комплекса.

«в Понтоазове... почти совершенно отсутствуют виды, обитающие только в Среднем и Южном Каспии» (Мордухай-Болтовской, 1960: 63).

Поскольку распространение этих трёх биот совершенно различно, относить их к одной биогеографической группе никак нельзя. Если же признать существование трёх понто-каспийских элементов, а не одного, то выяснится, что распределение биот по градиенту солёности в Каспии и шире — в Понто-Каспии такое же, как в остальном Мировом океане, с тем отличием, что здесь имеется гораздо более богатая, чем обычно, солоноватоводная биота, а морские виды приспособлены к обитанию в воде с солёностью существенно ниже океанической (но той, которая существует в их ареале!). В Каспии при солёности 3–8‰ наблюдается тот же минимум видового богатства и биомассы морских видов. Понто-Каспийских видов там немного, их наибольшее разнообразие в Каспии наблюдается при солёности >10‰, где и в Мировом океане появляются в значительном количестве морские виды, а солоноватоводные исчезают.

Казалось бы, казуистика. Однако уменьшение черт уникальности Каспия делает установленные закономерности по смене биот вдоль градиента солёности более универсальными и позволяет понять их глубже. Выделение трёх биот в Каспии важно и для лучшего понимания биологической структуры Каспия в целом, и для природоохранных целей в частности. Кроме того, такая интерпретация позволяет понять, почему в Каспии зона минимума заполнилась *Nereis* и *Abra* — морскими, казалось бы, видами. Почему при вселении в Каспий видов из полносолёных морей происходит не вытеснение каспийских видов в солоноватые районы (как произошло бы, если каспийские морские виды были бы действительно солоноватоводными), а их совместное обитание или даже вымирание каких-то видов (как понто-каспийских, так и вселенцев).

Колебания солёности в Понто-Каспии привели к формированию самого богатого в мире комплекса солоноватоводных и богатого — пресноводных организмов большей частью морского происхождения. Поскольку морская биота гораздо разнообразней пресноводной, многие из этих видов оказались весьма конкурентоспособными и при возникновении в последнее время возможности для расселения за пределы рек Понто-Каспийского бассейна быстро расширяют свой ареал.

Также колебания солёности в Понто-Каспии привели к снижению общего разнообразия морской каспийской биоты, появлению в ареале экосистем неиспользуемых ресурсов, которые стали потреблять организмы пресноводного происхождения. Так, основные хищные рыбы Каспия — осетровые (размножаются в пресной воде). В зоопланктоне Северного (но не Южного и Среднего) Каспия существенную роль играют Cladocera, роль которых в зоопланктоне Мирового океана очень незначительна (подробнее об особенностях каспийской биоты см. ниже, гл. «Биогеография моря»).

С увеличением солёности выше океанической происходит снижение видового богатства. Здесь можно выделить гипергалинные воды (диапазон примерно 45–80‰) и ультрагалинные (более 75–80‰). Увеличение солёности происходит или в сильно изолированных заливах (Сиваш, Кара-Богаз-гол и т. п.), или в бессточных котловинах. В обоих случаях оно происходит из-за превышения испарения над притоком. При сохранении связи с морем гипергалинные воды населяют преимущественно эвригалинные виды морского происхождения. Ультрагалинные и гипергалинные водоёмы, не связанные с морем, населяют эвригалинные виды явно пресноводного происхождения (водоросль *Dunaliella salina*, коловратка *Branchionus plicatilis*, ракообразные *Artemia salina*, *Moina mongolica*, личинки комара *Chironomus salinarius* и др.). Такие биотопы изолированы друг от друга и эфемерны, поэтому населяющие их организмы образуют покоящиеся стадии, способные к дальнему разносу ветром.

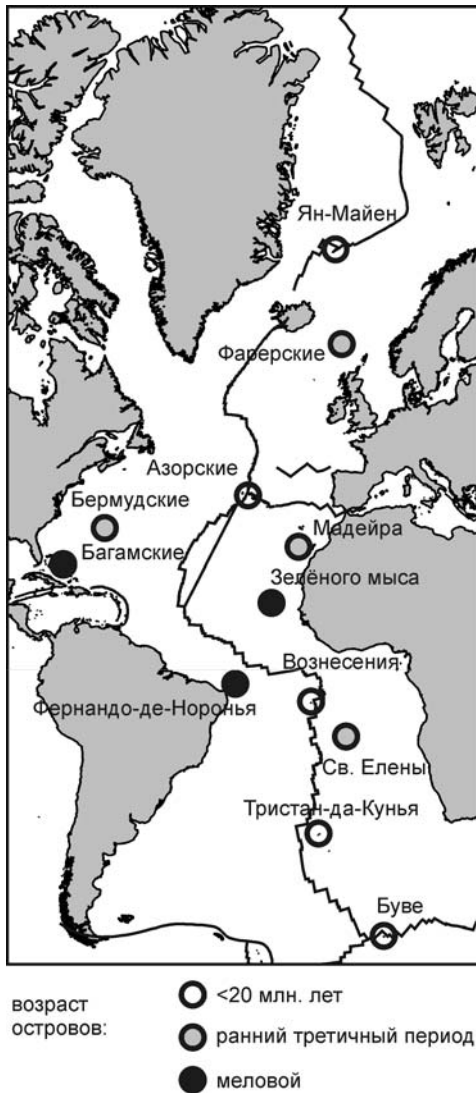


Рис. 1.23. Возраст островов Атлантического океана.

На карте показаны Срединно-Атлантический хребет и другие зоны спрединга.

вавшейся рифтовой зоны, не приведшей ещё к образованию океана, является Красное море. Зоны срединно-океанических хребтов — центры современного вулканизма и землетрясений.

По направлению к материкам (с увеличением возраста) океаническая кора постепенно уплотняется, что приводит к увеличению глубины. В зоне контакта океанической коры с материковой могут происходить явления двух типов. В случае **пассивных** окраин нарастающая океаническая кора отталкивает материковую от зоны спрединга; пример пассивных окраин — берега Атлантического океана. В случае **активных** окраин океаническая кора, согласно теории мобилизма, уходит под материковую и вновь поглощается мантией. При этом одна плита скользит по другой. Вначале плоскость скольжения близка к горизонтальной. В рельефе эта часть зоны субдукции выражается в виде глубоководных жело-

Глубина

Рельеф Мирового океана

По современным представлениям поверхность Земли — тонкая кора, покрывающая расплавленные внутренности планеты. Передача энергии из внутренних слоёв к поверхности происходит путём конвективных токов. Это приводит к разрыву сплошной коры на несколько фрагментов, именуемых **плитами**. Плиты состоят из лёгких веществ, образовавшихся в результате дифференциации первичного вещества планеты. Различают два типа плит: материковые и океанические. Их толщина и удельный вес различны. **Материковые плиты** образованы более лёгкими веществами, они толще океанических. **Океанические плиты** состоят из более тяжёлых веществ, они тоньше материковых. Поскольку плиты плавают в астеносфере, материковые плиты из-за меньшей плотности относительно выше. В местах восходящих токов кора слегка приподнимается, что приводит к образованию **рифтовых** (от англ. gift — трещина, расщелина) зон. Поднявшись к поверхности Земли, магма растекается в стороны, вызывая раздвигание коры. Таким образом, в районе рифтовых зон происходит образование новой океанической коры. И постепенное расширение приводит к образованию океанов, а рифтовые зоны становятся срединно-океаническими хребтами. В результате участки коры, расположенные в непосредственной близости от срединно-океанических хребтов, являются самыми молодыми (рис. 1.23). Этот комплекс явлений, приуроченных к срединно-океаническим хребтам получил название **спрединг**. Классическим примером зоны спрединга является Атлантический океан (рис. 1.23). Примером недавно образо-

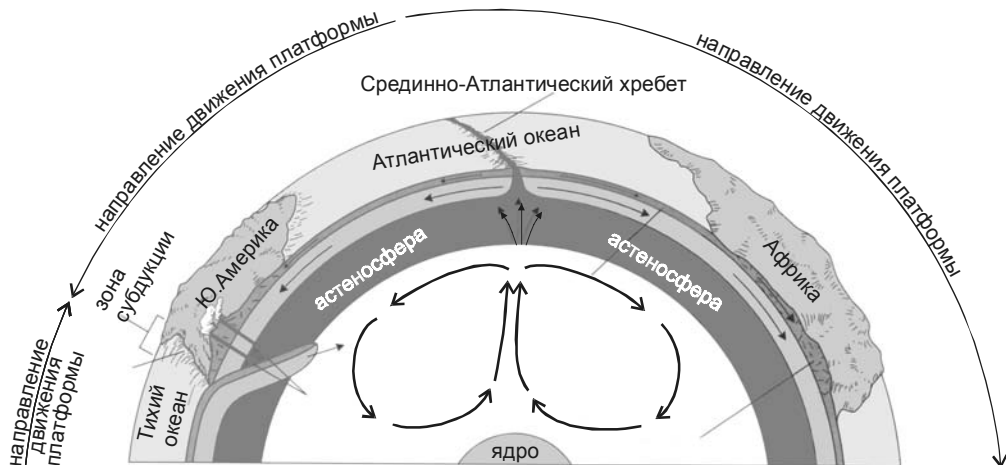


Рис. 1.24. Современные представления мобилизма.

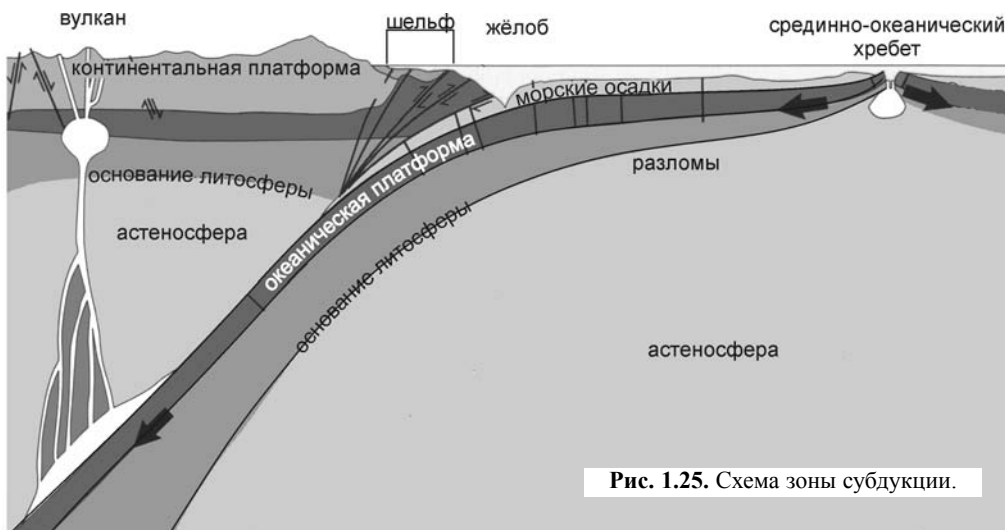


Рис. 1.25. Схема зоны субдукции.

бов на границе плит и горами по краю материковых платформ (рис. 1.24, 1.25). Затем, после разлома океанической плиты под тяжестью материковой, плоскость скольжения становится близкой к 45° . Напряжение, создающееся в зоне скольжения, разгружается землетрясениями (ближе к зоне контакта на поверхности) и извержениями вулканов (дальше от зоны контакта на поверхности, где океаническая плита начинает плавиться, что снижает создающиеся напряжения). Поэтому эти зоны остаются центрами современного вулканизма и землетрясений. Комплекс явлений, происходящий на активных окраинах океанов, называют **субдукцией**. Все глубокофокусные землетрясения, кроме Памиро-Гиндукушских, происходят в зонах субдукции. Их эпицентры расположены с континентальной стороны от глубоководных желобов. Землетрясение 2004 г. в Индийском океане, вызвавшее катастрофическое цунами, произошло в зоне субдукции. Из-за субдукции пород древнее 200 млн. лет на океаническом ложе нет. Положение зон спрединга за время существования Земли менялось: возникали новые, прекращали деятельность старые. В результате действия зон спрединга материи двигаются на поверхности Земли. Современное положение платформ, зон спрединга и субдукции показано на рис. 1.26. Необходимо отметить, что изложенная выше теория, хотя и является наиболее распространённой в настоящее время,

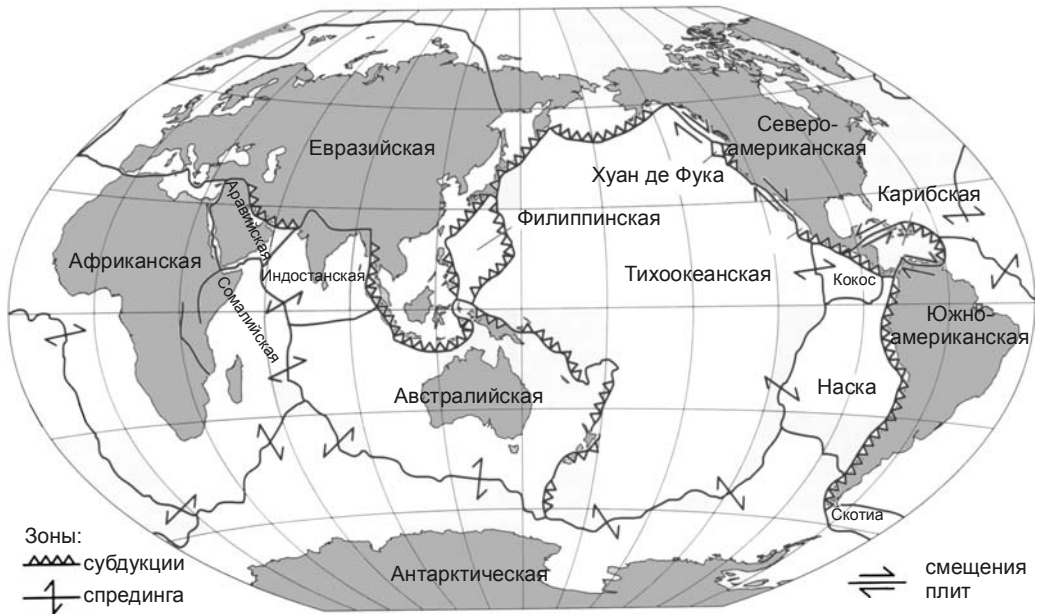


Рис. 1.26. Современное положение платформ, зон спрединга, субдукции и горизонтального смещения плит.

но, возможно, не стала «истиной в последней инстанции», поскольку объясняет отнюдь не все факты, и не все её предсказания удалось подтвердить геологическими данными.

Кроме зон спрединга и субдукции на Земле имеются центры тектонической активности совершенно другой природы, расположенные вдали от них: в центре континентальных (Йеллоустон в США) или океанических (Гавайские и Маркизские острова, острова Сообщества) плит. Эти центры образуются в местах, где магма поднимается к поверхности Земли. В отличие от зон спрединга, такие участки не имеют большой протяжённости. В масштабах Земли они являются скорее точками, поэтому открывший их J.T. Wilson (1963) так их и назвал — **горячие точки** (hot spots). Восходящие токи магмы проплавливают «дырки» в плитах. На поверхности Земли это проявляется в виде одного или нескольких близкорасположенных вулканов, питающихся из одного магматического очага.

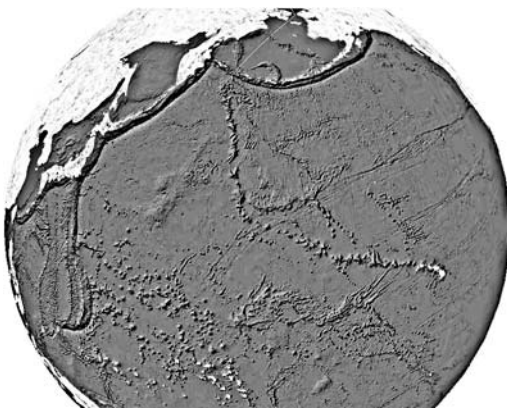


Рис. 1.27. Цепочка вулканов, идущая от Гавайских до Алеутских островов, образованная горячей точкой. По GoogleEarth.

Причины подъёма магмы в горячих точках неизвестны. Предполагают, что источник энергии подъёма магмы в них расположен глубже, чем в зонах спрединга, поэтому его положение гораздо более постоянно, чем положение плит. По мере движения плиты над горячей точкой положение «дырки» на плите меняется. В рельефе это выражается в том, что действующие вулканы угасают, но появляются новые, и постепенно образуется цепочка всё более разрушенных вулканов. Так, у Гавайских островов центр горячей точки в настоящее время расположен юго-восточнее самого крупного острова, а самый древний вулкан, созданный в результате действия этой горячей точки — гора Меiji — находится

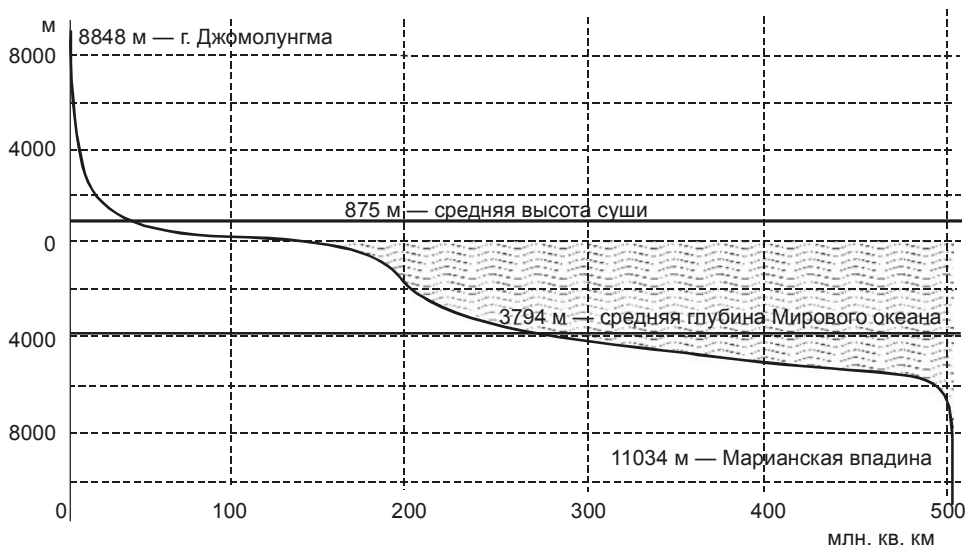


Рис. 1.28. Гипсографическая кривая.

на севере Императорских гор, около Алеутских островов и имеет возраст 74 млн. лет. Длина этой цепочки — 6130 км (рис. 1.27). Вполне возможно, что данная цепочка была бы ещё длиннее, но южнее Алеутских островов располагается зона субдукции, и океаническая платформа уходит в неё.

В рельефе Земли материковые платформы образуют более высокие участки, и они примерно соответствуют материкам. Океанические платформы образуют более низкие участки. Они примерно соответствуют океанам. Имеющаяся на Земле жидкая вода заполняет впадины, образуя океаны и моря, а незалитые водой возвышенности образуют материки и острова. Общее представление о современном распределении разных высот и глубин на Земле даёт гипсографическая кривая (рис. 1.28). Выделяют следующие крупные геоморфологические структуры: литораль, шельф, материковый склон, океаническое ложе, глубоководные желоба.

Литораль (приливо-отливная, или осушенная зона) ограничена максимальными уровнями отлива и прилива. В некоторых местах она достигает ширины в несколько километров (при пологом дне и больших — до 12–16 м — приливо-отливных колебаниях уровня моря), но в среднем по Мировому океану она не превышает 10–15 м. Протяжённость этой зоны (с учётом островов) составляет около 1 млн. км (Виноградова, 1977), что составляет примерно 0,003% площади океана.

Жидкой воды на Земле сейчас достаточно, чтобы не только полностью покрыть океанические платформы, но и залить наиболее низкие части материковых платформ: их окраины и понижения. Эти затопленные участки материковых платформ получили название **шельф**. Падение уровня моря в плейстоцене приводило к тому, что практически весь шельф становился сушей. Края материковых платформ называют **материковый склон**, залитые водой океанические платформы — **океаническое ложе**, а узкие глубокие желоба в зонах субдукции так и называют **глубоководные желоба**.

Шельф — затопленная окраина материковых платформ — имеет в среднем малые углы наклона (отсюда и название: shelf — полка). За среднюю границу шельфа принимают 200 м, что почти в два раза выше реальной величины. Психологические причины этого рассмотрены в главе 6. На глубины 0–200 м приходится 7,6%.

Края материковых платформ — **материковый склон** — имеют гораздо большую среднюю величину наклона — $3^{\circ}27'$, что близко к средней угловой величине склона горных цепей (Степанов, 1974). Местами крутизна склона гораздо больше и может достигать 45° и более. Изменение глубин на несколько сотен метров может происходить при перемещении

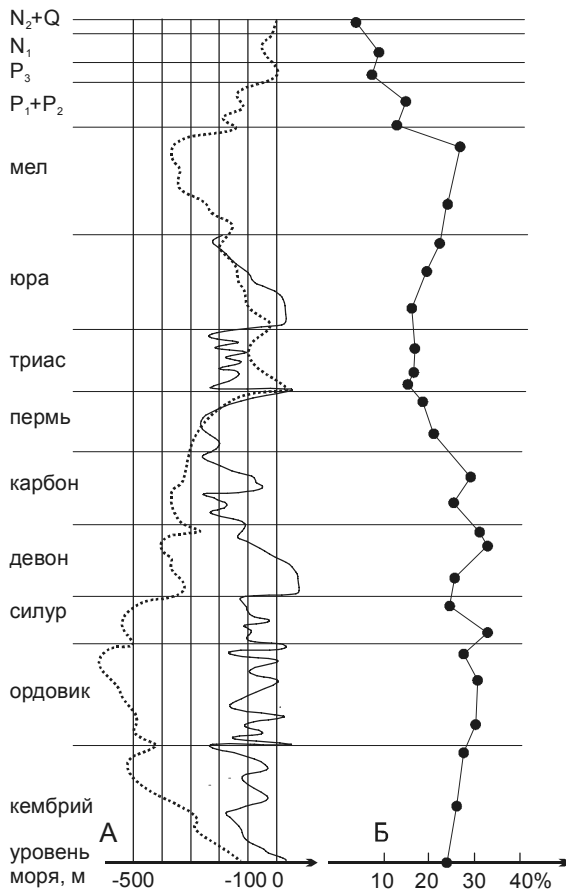


Рис. 1.29. Изменение уровня Мирового океана в фанерозое.

А — уровень океана (пунктир — по Hallam (1984a), сплошная — по Brunton, Dixon (1994), Б — площади морей в % общей площади континентов. По Сеславинскому (1995) из Л.А. Невеской (1999).

ет имеющимся данным. В периоды межледниковий количество жидкой воды увеличивается, что вызывает подъём уровня моря. Рис. 1.29 показывает, что существовали периоды, когда уровень моря был гораздо (возможно, до 500 м) выше современного. Для того, чтобы обеспечить такой подъём уровня моря за счёт таяния ледников, их объём должен на порядок превосходить современный, т. е. вся Земля должна была быть до этого покрыта слоем льда толщиной как в Антарктиде, что совершенно невероятно. Такого не подтверждают и палеонтологические данные. Поскольку нет оснований предполагать значительное уменьшение количества воды на Земле, то очевидно, что уровень моря преимущественно определяют другие причины, связанные, по-видимому, с объёмом океанических бассейнов: морфология дна; в частности, развитие центральноокеанических хребтов, глубина котловин и т. п. Поскольку подъём уровня моря вызывали другие причины, кроме ледников, вполне можно предположить, что и падение уровня моря не столь однозначно связано с ними. Существуют теории (одну из первых предложил ещё М.В. Ломоносов), которые отрицают существование ледниковых периодов в том виде, как нас учат со школы (см., например, Восточно-европейские леса..., 2004).

по горизонтали на такое же расстояние. Считают, что в среднем склон заканчивается на глубине 3000 м. На глубины 200–3000 м приходится 15,3% площади Океана. На океаническое ложе (глубины более 3000 м) приходится 77,1% площади Океана.

Доля площади Мирового океана с глубинами более 6000 м, которую считают границей глубоководных желобов составляет чуть более 1%.

Уровень моря на протяжении истории Земли менялся (рис. 1.29). Трансгрессии (высокий уровень моря) сменялись регрессиями (низкий уровень моря). Как видно из рисунка, представления разных авторов об этих изменениях не полностью идентичны. Тем не менее, очевидно, что современный уровень моря является одним из самых низких в фанерозое. В настоящее время ледники покрывают около 10% суши, в них (преимущественно в Антарктиде) связано 26 млн. км³ воды, или около 2% всей земной воды. Если её растопить, то уровень моря поднимется примерно на 64 м. Предполагается, что в периоды оледенений возникали сопоставимые по размеру с Антарктическим ледники в Европе и Северной Америке. Связывание воды в этих ледниках должно было привести к падению уровня моря на 100–150 м, что соответству-

Влияние глубины на распространение бентоса

Непосредственно с глубиной связано:

- падение освещённости;
- удаление от поверхностного слоя, создающего основную часть первичной продукции;
- уменьшение влияния нагрева солнечными лучами (общее падение температуры, уменьшение амплитуды сезонных колебаний температуры);
- уменьшение влияния ветрового волнения
- увеличение давления: с ростом глубины на 10 м давление возрастает примерно на 1 атмосферу.

Поэтому жизнь, например, на океаническом ложе существует под постоянным давлением в 500–600 атмосфер, а на дне глубоководных желобов — под давлением свыше 1000 атмосфер. В достаточно широком диапазоне значений глубина, а конкретнее — гидростатическое давление, существенного влияния не оказывают. Во всяком случае оно (давление) гораздо меньше влияния рельефа, но всё же имеет место. Укажем на некоторые биологические эффекты.

Ограничение возможности регулирования плавучести с помощью газовых пузырей. Поэтому использующие этот механизм таксоны рыб и головоногие моллюски (наутилусы, каракатицы, вымершие аммониты) не обитают на глубинах более нескольких сот метров.

Быстрое изменение давления, приводящее водолазов к кессонной болезни, по-видимому, легко преодолевается живыми организмами в довольно широких пределах. Об этом свидетельствуют вертикальные миграции многих видов зоопланктона и nekтона. Так, некоторые кальмары днём лежат на дне в глубинах в несколько сотен метров, а ночью всплывают для питания к поверхности.

Для видов, строящих известковые скелеты (моллюски, губки, фораминиферы и др.) существенное значение имеет то, что при высоком давлении карбонат кальция становится растворимым в воде.

От величины давления зависят растворимость газов, их парциальное давление, проницаемость мембран, равновесие реакций и т. п. Имеются данные (de Angelis et al., 1991), что физиологически достаточные скорости окисления метана требуют повышенного давления. Вполне может быть, что влияние давления на физиологию является основной причиной вертикальной зональности на глубинах за пределами шельфа.

Таксоны, распространённые в широком диапазоне глубин называют **эврибатными**, в узком — **стенобатными**. Таксоны, приуроченные к разным геоморфологическим элементам дна, называют литоральными, шельфовыми, материкового склона, океанического ложа, глубоководных желобов. Вертикальная зональность морских водоёмов и соответствующая классификация биоты (сублиторальная, абиссальная и т. п.) рассмотрены в главе 6.

Грунт

С точки зрения бентоса, все грунты можно подразделить на две большие группы: твёрдые (или жёсткие) и рыхлые. К первой относят грунты, которые организмы бентоса используют как место прикрепления или для устройства постоянных убежищ: скалы, крупные валуны и т. п.. С точки зрения биоты, с ними сходны по свойствам объекты, созданные человеком: молы, причалы, сваи, буи, нефтяные платформы, корабли, в том числе затопленные и т. п.. Ко второй группе — в той или иной степени подвижные грунты, в которых передвигаются животные: песок, ил, глина (пелиты, алевроиты). Грунты второй группы также часто называют мягкими, по-видимому, из-за прямого перевода с английского, где они определяются как soft. Лучше всё же именовать их рыхлыми, поскольку подобное название указывает на более значимое для биоты качество.

Механизм образования осадков — седиментогенез — зависит от многих параметров. В процессах осадконакопления велика роль биосферы. Прямые подсчеты среднего состава донных осадков, основанные на анализах проб (более 3,5 тысяч) поверхностного слоя осадков океана, позволяют оценить суммарный вклад биогенных компонентов CaCO_3 ,

Таблица 1.1. Размер частиц грунта и размерные группы бентоса.

мм	0,001	0,01	0,1	0,5	1	5,0	10	100	1000
lg	глина (пелит)		-2 ил (алеurit)	-1 песок	0	гравий	1 галька	2 валуны	3 глыбы и скалы
	микробентос			мейобентос		макробентос			
размыв происходит при скорости течения, м/сек	2,0	0,5	2,0	0,12	0,15	0,5	1,0		
	—	—	—	—	—	—	—		
	4,0	1,0	4,0	0,22	0,25	0,1	1,5		
отложение происходит при скорости течения, м/сек	0,001	0,001	0,001	0,07	0,08		0,7		

SiO₂ (аморфный) и самого органического вещества как примерно половину, остальное имеет терригенное (от terra — Земля, т. е. снесённые с суши) происхождение. Подсчёт площадей, занятых современными биогенными осадками (содержащими более 50% биогенных компонентов), также даёт 50% (Лисицын, 1983а, 1991).

По современным оценкам, биота Мирового океана профильтровывает объём воды, равный всей воде на Земле, за полгода. Естественно, что в одних местах интенсивность фильтрации высока, а в других — мала. Наиболее активна фильтрация планктоном и бентосом на шельфе.

Оценка роли планктона и бентоса в общем процессе биофильтрации в настоящее время затруднительна. Что касается планктона, то прямые исследования осадочного вещества показали, что более 90% органического вещества планктонного происхождения поступает на дно в виде пелетт. Таким образом биота существенно снижает мутность воды, поэтому содержание взвеси в воде океанов мало по сравнению с водами рек.

Наиболее очевидно грунты различаются по размерам частиц (табл. 1.1).

Почему в одном месте дно покрыто илом, а в другом — песком?

Сортировка грунтов производится движущейся водой: волнами или течениями. Характер грунта тесно связан со скоростью придонного течения. Для каждого размера частиц имеется своя сдвигающая скорость (Шуляк, 1971). При постоянной скорости движущейся воды состав грунта со временем станет соответствующим этой скорости. Степень такого соответствия называется сортированностью. Хорошо сортированные грунты соответствуют теоретическим ожиданиям, плохо сортированные — нет. В реальности механический состав грунта никогда не соответствует теоретически ожидаемому по скорости придонных течений, поскольку многие факторы препятствуют сортировке грунта, влияя на его гранулометрический состав. Из них основные:

— Реальные течения существенно отличаются от ламинарного потока с постоянной скоростью, для которого производили теоретические вычисления.

— Организмы в процессе своей жизнедеятельности выделяют фекалии и псевдофекалии, которые входят в состав грунта, делая его более мелкозернистым.

— Лёд переносит вмёрзшие в него крупные частицы, которые после таяния падают на дно. Примесь крупных частиц особенно заметна в районах современного или четвертичного оледенения.

— При увеличении скорости течение начинает размывать осадок, отложенный ранее. В таких местах гранулометрический состав определяет не современная гидродинамика, а прошлая.

— Кроме течений, на крутых склонах и в прилежащих к ним районах гранулометрический состав определяют и процессы гравитационного переноса: мутьевые потоки, оползни, обвалы и т. п., переносящие всё что угодно. Результатом их деятельности являются подводные каньоны — структуры, аналогичные оврагам на суше, — заканчивающиеся конусами выноса. Грунты, образованные в результате процессов гравитационного переноса, естественно, плохо сортированы.

— Пелагические организмы после смерти падают на дно. В результате образуются биогенные пелагические грунты, свойственные районам, удалённым от берегов. Если у отмерших организмов был скелет, то он также падает на дно. Эти скелеты бывают или известковыми (образуют глобигериновые и птероподовые илы), или кремниевыми (образуют диатомовые и радиоляриевые илы). Грунты с карбонатными скелетами покрывают дно на меньших глубинах, чем с кремниевыми скелетами, поскольку на больших глубинах (при большом давлении) карбонаты растворяются в воде. Глубина, на которой карбонаты становятся полностью растворимыми (**карбонатной компенсации**), варьирует от 3200 до 5400 м, в зависимости от географической широты, температуры воды и автора цифр. Растворимость карбонатов сказывается и на сохранении известковых скелетов бентоса, а также на распространении организмов с наружным известковым скелетом (преимущественно моллюсков). Во внутренних морях и высоких широтах глубина карбонатной компенсации может находиться на существенно меньших глубинах. Так, в Белом море она расположена на глубине 90–100 м (Семёнов, Замилатская, 1986; Замилатская и др., 1987). В пресных водоёмах из-за гораздо меньшей буферности пресной воды по сравнению с морской, карбонаты могут становиться растворимыми уже по всей толще водоёма. Это происходит в олиготрофных болотах, где рН имеет кислую реакцию. Естественно, что здесь полностью отсутствуют моллюски.

— Скелеты крупных донных организмов после их смерти остаются на месте, поскольку течение обычно не может их перенести, при этом возникают биогенные грунты другого типа. Наиболее распространены грунты, созданные моллюсками, преимущественно двусторчатками — ракуша. Встречаются также грунты, созданные домиками усоногих раков рода *Balanus* — баянуша. Прочие биогенные грунты не имеют собственных русских названий, это грунты, состоящие из обломков кораллов, агглютинированных фораминифер (в Баренцевом море — *Rhabdammina abyssorum*). К этому же типу грунтов можно отнести и грунты с примесью трубок Polychaeta (хитиновых — *Spiochaetopterus*, известковых — Serpulidae). Особо следует отметить грунты, образованные спикулами стеклянных и кремнеугольных губок. По внешнему облику такие грунты напоминают слой грубой стекловаты. Местами их толщина достигает двух метров. Такие грунты как биотоп весьма специфичны, лишь немногие виды инфауны способны населять их, а нормально развиваться, вероятно, не способен никто. В результате биомасса инфауны спикульных грунтов значительно меньше, чем на соседних участках дна.

— В районах с определённым химизмом, где придонные воды обогащены железом и марганцем, их соли выпадают в осадок, образуя железомарганцевые конкреции. Они характерны для арктического шельфа Северного Ледовитого океана и глубоководных районов. В глубоководных районах основной источник Mn — зоны спрединга.

— Существуют участки поверхности дна, образованные самими организмами бентоса: рифы и заросли макрофитов (подробнее см. главу 3).

— Организмы, возвышающиеся над дном эффективно снижают скорость течения и способствуют отложению мелких фракций.

Наиболее интенсивно осадконакопление идёт на шельфе, поскольку основным источником осадков является суша. После того, как в палеозое на поверхности суши сформировался растительный покров, терригенный снос происходит в основном через реки. Бульшая часть принесённой реками взвеси (на современном этапе — 93%) задерживается в устьях рек и прилежащих районах шельфов. Далее в океан она не проникает.

Накопление осадков происходит неравномерно по всему шельфу и непостоянно во времени. Осадки шельфа разными способами, преимущественно (на 70%) оползнями, обвалами, грязекаменными потоками, перемещались с шельфа в места окончательного их накопления у основания материкового склона. При понижении уровня океана (в кайнозое происходило неоднократное снижение уровня до 300 м, а в плейстоцене — на 100–150 м) перенос осадков с шельфа увеличивается. Толщина этих осадков у пассивных окраин океанов может достигать 15 км и более.

В открытом океане на удалении от берегов осадки на 70–95% образуют материал из прилегающих аридных (степи, пустыни) зон, переносимый ветром. Скорости осадкона-

копления здесь (измеренные разными методами) малы, невелики и толщи осадков (до 100 м). Наибольшее распространение имеют глобигериновые илы, получившие своё название из-за значительной примеси планктонных известковых фораминифер, среди которых особенно массовы представители рода *Globigerina*. Площадь, покрываемую ими, оценивают в 130 млн. км² (для примера: площадь Евразии равна 54,3 млн. км²). Приблизительно такую же площадь (но на больших глубинах: там где карбонаты растворимы) занимают красные глины. Меньшие площади заняты грунтами, в образовании которых существенную роль играют диатомовые водоросли — диатомовые илы (26,5 млн. км²) и радиолярии — радиоляриевые илы (10,4 млн. км²). В южной Атлантике встречаются грунты, где в составе велика роль раковин планктонных крылоногих моллюсков — птероподовые илы (1,3 млн. км²).

Содержание кислорода в грунте падает с удалением от поверхности. Обычно уже на глубине нескольких сантиметров кислород отсутствует. Содержание кислорода в грунте зависит от его гранулометрического состава. Оно падает с увеличением доли мелких частиц, причём нелинейно: резко снижается, когда более 30% твёрдых частиц имеют размеры менее 200 мкм. Границу между слоями грунта с кислородом и сероводородом видно по изменению цвета: с появлением сероводорода грунт становится гораздо более тёмным, поскольку сульфиды имеют чёрный цвет.

Осадкообразование в пресных водоёмах может существенно отличаться. Здесь гораздо шире распространены грунты, образованные слабо переработанными крупными остатками растений. В болотах дно покрыто торфом. В старицах, прибрежной зоне озёр и в мелких речках дно покрыто остатками береговой растительности, причём часто эта растительность никак не связана с самими водоёмами, а просто растёт вблизи их берегов. Степень разложения остатков столь мала, что возможна видовая идентификация растений по мягким тканям. В речках скорость накопления таких растительных остатков (ветки, листья) столь велика, что речки, неспособные их уносить являются эфемерными и само их существование свидетельствует о недавнем уничтожении леса в данном месте на больших площадях.

Свет

Имеет значение для фотосинтезирующих организмов (бактерий, водорослей, кораллов и др.) как источник энергии. С увеличением глубины количество света быстро падает и на некоей глубине, называемой **компенсаторной**, энергия солнечного света, которую могут усвоить растения, становится равной их трате на дыхание, что фактически означает невозможность фотоавтотрофного питания на этой глубине и глубже. Положение компенсаторной глубины варьирует в зависимости от прозрачности воды от нескольких метров (редко — десятков см) до 100 м и более. В умеренных широтах составляет около 30 м. В сильно прибойных местах, где волны постоянно взмучивают осадок, макрофиты встречаются не глубже 1 м. В полярных районах с постоянным ледовым покровом макрофиты практически отсутствуют. Вода работает как светофильтр, улавливая в первую очередь красный свет, используемый для фотосинтеза хлорофиллом. Красные и бурые водоросли для увеличения спектра улавливаемой фотосинтетически активной радиации имеют другие пигменты, позволяющие использовать для фотосинтеза энергию света той длины, которая проникает на большие глубины, поэтому для них компенсаторная глубина больше, чем у растений, у которых таких пигментов нет. Подробнее о распределении донных водорослей см. Главу 3, раздел о сообществах макрофитов.

Прозрачность воды варьирует в широких пределах. В целом, воды суши, особенно реки, значительно менее прозрачны, чем воды моря. Это обусловлено большим количеством взвеси, поднимаемой течением со дна. Прозрачность вод суши зависит также от концентрации в ней растительных остатков, неорганической взвеси, растворённой органики и планктона. В море же взвесь, приносимую реками, ветром и образующуюся в результате действия волн, отфильтровывает биота, поэтому прозрачность морской воды преимущественно определяет содержание планктона. В Азовском море в период цветения водо-

рослей она может снижаться до 10 см. В центре океанов, где вода практически не содержит биогенов, необходимых для развития водорослей, вода наиболее прозрачна, поэтому синий цвет прозрачных океанических вод — это цвет океанических пустынь.

Кроме того, для многих видов показано, что миграции, нерест и другие фазы их жизненного цикла синхронизируются светом. В этом качестве свет может выступать по крайней мере до глубины 1 км и даже чуть более. Глубоководные рыбы способны улавливать свет до глубин 1150 м (Беклемишев, 1969), то же способны делать и головоногие (Моисеев, 2001).

История биоты Мирового океана

Современная биосфера во многом есть результат истории Земли: изменения морфологии её поверхности, тектонической активности и реакции биоты на эти изменения. Знание истории развития биосферы, хотя бы начиная с мела, в конце которого биосфера начала приобретать современный облик, необходимо для лучшего понимания современного её состояния*. Несмотря на неполноту и фрагментарность палеонтологических данных, только они свидетельствуют о несомненном обитании таксона в конкретном месте. Заключение, сделанные лишь на основе современных ареалов, являются скорее всего чистой спекуляцией. В качестве примеров можно привести следующие факты.

О связи биоразнообразия с климатом и продуктивностью Океана

За время истории Земли состояние Биосферы менялось: тёплые периоды (с низким температурным градиентом между экватором и полюсами, а также высокой температурой у полюсов) сменяли холодные (с высоким температурным градиентом и низкой температурой у полюсов), периоды высокого разнообразия биоты — периодами вымираний и т. д. Многие из этих показателей взаимосвязаны. Так, во время высокого уровня Океана (трансгрессий) обычно был тёплый климат, низкий температурный градиент между экватором и полюсами и, следовательно, высокие температуры в умеренных и высоких широтах. Во время низкого уровня Океана (регрессий), наоборот, обычно был холодный климат, высокий температурный градиент между экватором и полюсами и низкие температуры в умеренных и высоких широтах. Эта связь высокого уровня Океана с температурным градиентом между экватором и полюсами, по-видимому, объясняется тем, что при высоком уровне Океана тёплые течения имели большую вероятность достигнуть высоких широт. Существенное значение имело также положение материков, поскольку оно в значительной степени определяет систему течений. В частности, развитие широтных течений, вроде существующего в настоящее время Циркумантарктического течения, препятствовало развитию меридиональных течений, но широтные течения возможны только при отсутствии меридиональных барьеров суши (как сейчас наблюдается у Антарктиды). Это способствовало росту градиента между экватором и полюсами. Если при этом континенты занимали положение около полюсов, на них могло развиваться оледенение, а площадь тёплых мелководий уменьшалась. В холодные периоды уровень Океана был ниже из-за связывания воды в покровных и горных ледниках, снегах (в том числе и сезонных) и мерзлоте почв.

Холодные и тёплые периоды, помимо прочего, имели следствием и изменение продукционных свойств Океана и его биоразнообразия.

В холодные периоды с циркуляцией воды по полярному типу возникали места интенсивного и постоянного подъёма биогенов в фотический слой: апвеллинги и полярные фронты, где продуктивность была повышена. Следует подчеркнуть, что в обоих случаях высокую продукцию создают малоразнообразные сообщества планктона. В районах полярных фронтов им соответствуют места повышенной биомассы бентоса, но таксономическое разнообразие высокоширотного бентоса и нектона сравнительно низко. В районах апвеллингов разнообразие бентоса, относительно окружающих районов, резко понижено,

* В биогеографии пресных вод наиболее существенна мезозойская история таксонов, суши — палеогеновая, бентали — неогеновая, пелагиали — плио-плейстоценовая.

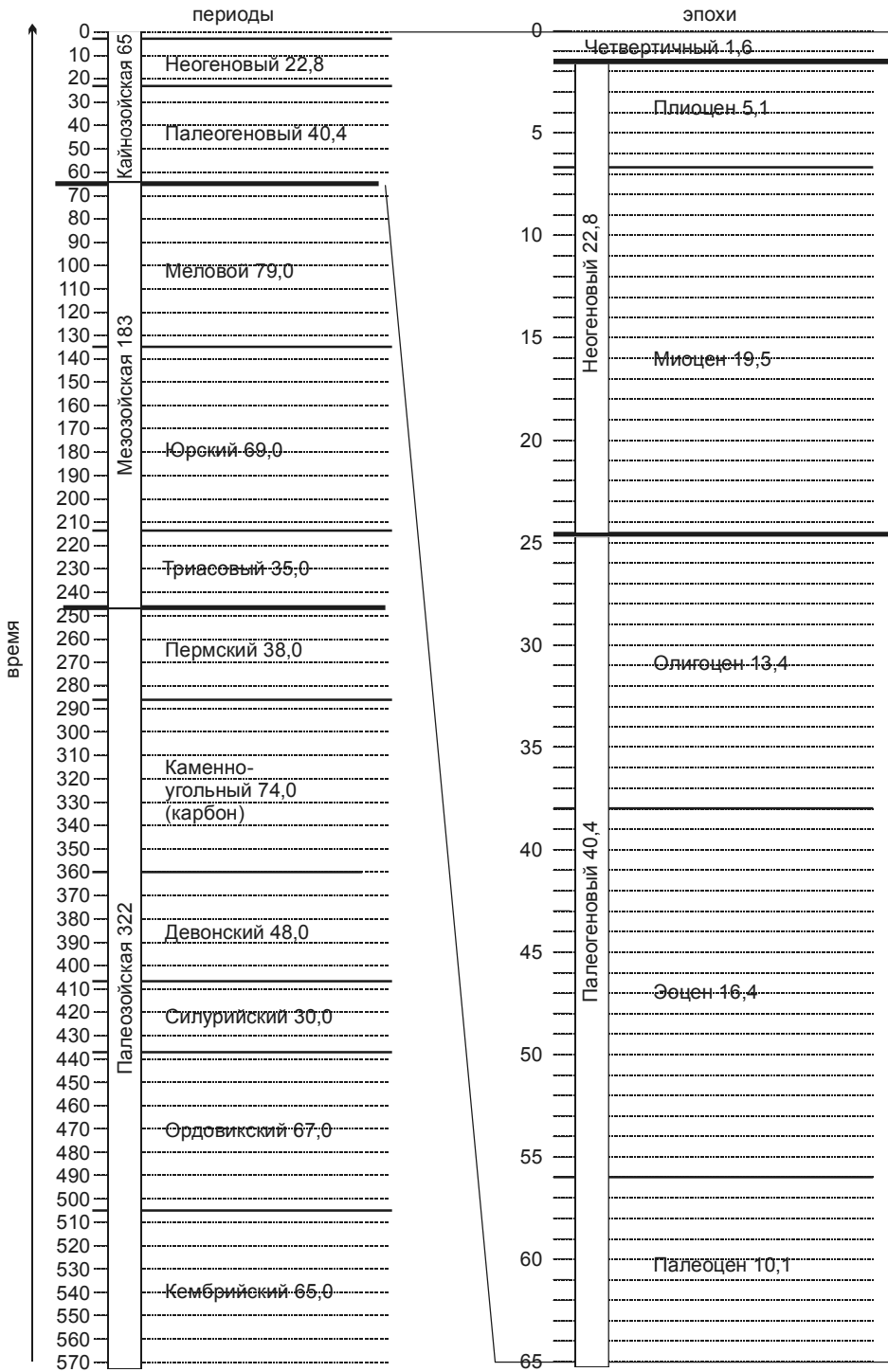


Рис. 1.30. Геохронологическая шкала. Шкала времени в млн. лет.

В стратиграфии (когда имеют дело не со временем, а с отложениями) используют другие названия подразделений: эра → эратема; период → система; эпоха → отдел, вместо эпитетов «ранний» и «поздний» используют «нижний» и «верхний»; век → ярус.

местами бентос может вовсе отсутствовать, разнообразие nekтона низко, особенно на нижних трофических уровнях, непосредственно потребляющих продукцию апвеллингов. В периоды, более холодные, чем сейчас, апвеллинги и полярные фронты должны быть выражены в большей степени и занимать большие площади, чем сейчас, поэтому общее таксономическое разнообразие Мирового океана должно быть ниже современного. Стоит напомнить, что ещё один тип высокопродуктивных из-за большого притока биогенов систем — эстуарные — также отличается пониженным таксономическое разнообразие. По-видимому, можно утверждать, что во всех случаях в условиях высокой продуктивности, обеспечиваемой постоянным притоком биогенов извне, формируются сообщества с низким или очень низким таксономическим разнообразием. Апвеллинги являются не только местом создания большого количества первичной продукции благодаря притоку биогенов (в первую очередь — фосфора), но и районами современного образования фосфоритов, т. е. местом интенсивного захоронения фосфора (одного из основных биогенов), выведения его из круговорота (Батурин, 1976, 1979).

В тёплые периоды увеличивалась вероятность возникновения циркуляции по ариднему типу, поэтому: (1) интенсивность возврата биогенов в фотический слой должна быть ниже, (2) содержание кислорода на глубине должно быть ниже. Это приводило к увеличению захоронения органики и, следовательно, увеличенному выводу из оборота в осадки биогенов. Оценить количественно соотношение этих двух процессов в периоды господства различных типов циркуляции пока не представляется возможным. Поэтому оценки планктонической продуктивности Океана могут быть не вполне правильными.

В то же время, наличие обширных тёплых мелководий позволяло формироваться мелководным рифовым сообществам, которые способны к созданию высокой продуктивности в олиготрофных (т. е. при низком содержании биогенов) условиях. Современные рифы образуются только при отсутствии распресняющего действия рек, но, возможно, что некоторые рифообразующие группы, например, рудисты, были менее чувствительны к распреснению. В отличие от районов повышенной продукции с высоким содержанием биогенов, рифовые сообщества отличаются крайне высоким таксономическим разнообразием. Рифовые постройки существенно увеличивают концентрацию детрита в своих окрестностях, что всегда проявляется в наличии сопровождающего рифовые постройки шлейфа детрита. Поэтому высокое таксономическое разнообразие присуще не только самим рифовым сообществам. Они также создают условия для массового развития и, возможно, разнообразия видов, непосредственно и не входящих в рифовые сообщества. В результате, если общее число видов современного зообентоса оценивают в 200 тыс. (Briggs, 1995), то число видов, связанных с сообществами мелководных коралловых рифов, — в 150 тыс. (Наумов и др., 1985), т. е. большая часть современных морских видов так или иначе связана с ними.

Дополнительным фактором, способствовавшим более высокому биоразнообразию в тёплые периоды, вероятно, является снижение общей интенсивности циркуляции Океана, что снижало расселительные способности его обитателей, а, следовательно, способствовало меньшему генетическому обмену и росту изоляции.

Мел

Меловой период начался 132 ± 5 млн. лет назад, а закончился, как и весь мезозой, 66 ± 3 млн. лет назад, т. е. его продолжительность в точности равна продолжительности всего кайнозоя. Меловой период характеризовался существенно более высоким уровнем океана, на 150–250 м превышавшим современный, а шельфовые моря занимали гораздо большую часть континентов. Соответственно, площадь суши была примерно вдвое меньше, нежели сейчас — 15–20% поверхности Земли. После распада сформировавшейся в триасе Пангеи образовалось два основных материка: Лавразия и Гондвана. В состав Лавразии входили Евразия и Северная Америка, но они были разделены не Атлантическим и Тихим океанами, как сейчас, а Тургайским проливом (= Обским морем), находившимся примерно там, где сейчас расположен Урал. В состав Гондваны входили Южная Америка, Африка, Австралия, Антарктида, Индостан, Мадагаскар, Новая Зеландия.

Лавразию и Гондвану разделял океан Тетис (по имени древнегреческой богини Фетиды, по-английски Tethys), располагавшийся вблизи экватора между современными Мексиканским заливом и Индо-Малайским архипелагом. Тетис представлял собой чередовавшиеся глубоководные и мелководные районы. Доля мелководных была выше в его средней части. Из-за того, что образование Атлантического океана в мелу только началось, прибрежные районы Тетиса не были фрагментированы, как нынешние тропические мелководья, а образовывали практически сплошной пояс. Этот пояс почти везде расширился вглубь материков обширными шельфовыми (эпиконтинентальными) морями, особенно глубоко вдававшимися в Северную и Южную Америки. Европа, Австралия, северная Африка, центральная, восточная и, отчасти, южная Азия были архипелагами.

Также для мела был характерен низкий температурный градиент между экватором и полюсом. В приполярных областях зимняя температура могла достигать 17°C почти повсеместно за исключением приполярных регионов, господствовал тропический и субтропический климат. Температура поверхностных вод в тропиках и на полюсах отличалась на 15–20°C против более 30°C ныне. Поэтому обширные мелководные моря, образовавшиеся в результате высокого уровня океана, по термическому режиму соответствовали современным тропическим или субтропическим. Для этих морей очень характерно распространение на глубинах 100–200 м карбонатных осадков, возникших за счёт раковин планктона, особенно кокколитофорид и фораминифер. Эти осадки, давшие всем хорошо известный писчий мел, не имеют и не имели аналогов ни в современных, ни в древних бассейнах. Очень широкое распространение получили рифовые постройки.

В условиях низкого температурного градиента между экватором и полюсом вертикальная циркуляция осуществлялась по экваториальному типу. Поскольку кромка шельфа располагалась существенно глубже — на глубинах до 250–400 м (150–250 ± 100–150), это означало не просто отсутствие жизни на глубинах океанического ложа и, вероятно, склона, но и распространение заморных явлений на шельфе. Подъём уровня океана, приводивший к увеличению площади шельфовых морей, из-за распространения бескислородных условий на дно шельфа мог в действительности приводить к уменьшению площади дна шельфа, доступной для аэробной жизни. С другой стороны, обширное развитие шельфовых морей при понижении уровня океана приводило к периодическому отчленению от него отдельных бассейнов. Солёность в них, судя по современным внутренним морям (Чёрное, Средиземное) и их истории, могла существенно отличаться от океанической. Это ещё более затрудняло вертикальную циркуляцию в них и обедняло населявшую их биоту. Периодически эти полуизолированные бассейны отсоединялись полностью, о чём свидетельствует образование на их месте эвапоритов*.

С другой стороны, наличие широких шельфовых морей препятствовало влиянию на внешние части шельфа распресняющего пресноводного стока, который способен полностью не допустить развитие рифов, как это наблюдается сейчас у Бразилии. Впрочем, относительно солевой толерантности двустворчатых моллюсков-рудистов, доминировавших тогда в рифовых сообществах, данных мало.

В то же время, сток с материков, приносящий биогены, попадал в мелководные шельфовые моря, создавая там высокопродуктивные районы.

Таким образом, существовавшая система обширных шельфовых морей оставалась чувствительна к колебаниям уровня океана. При этом сохранялся уровень океана, при котором разнообразие было максимальным. Как подъём, так и опускание уровня океана должны были приводить к уменьшению разнообразия всей морской биоты.

В течение мела было несколько эпизодов вымирания. Наиболее интенсивное вымирание произошло в его конце. В это время среди родов морских организмов исчезли око-

* Группа минералов, образующихся в результате испарения воды из морских бассейнов. Разные минералы состоят из разных солей, которые имеют разную растворимость, поэтому соли разного состава обычно образуют концентрические зоны (как это и происходило в Средиземном море). Раньше всех (и поэтому на меньших глубинах) выпадает в осадок доломит $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$, затем ангидрит CaSO_4 , гипс $\text{CaSO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$, на наибольших глубинах осажается галит NaCl .

ло 50% бентосных, около 35% планктонных и около 80% нектонных (как обычно, более высокие трофические уровни подвержены большему вымиранию). Вымирание захватило и наземную биоту, в целом вымерли представители 119 семейств (около 15%), 1108 родов (40%) и 60–75% видов (Невесская, 1999, 2004). При таком массовом вымирании таксонов видового и родового ранга и в меньшей степени — ранга семейства, вымирание таксонов ранга отряда было очень незначительным.

Наиболее существенным для бентоса и морской биоты, в основном, было вымирание двусторчатых моллюсков рудистов (отряд Hippuritida), приведшее к исчезновению связанных с ними рифовых сообществ. Разнообразие рифовых сообществ восстановилось только спустя десятки миллионов лет. Вымерли также представители трёх отрядов морских ежей (при этом один отряд — Clypeasteroidea, или плоские морские ежи — возник), многие таксоны губок и полностью — строматопороидеи (группа неясного таксономического положения с известковым скелетом, сближаемая одними палеонтологами с губками, другими — с кишечнополостными; участвовали в постройке мелководных рифов). В то же время в других группах (гастроподах, брахиоподах, мшанках и др.) изменения были незначительными или происходили на уровне ниже семейства, хотя роль их в сообществах при этом могла измениться.

Особенно интенсивное вымирание произошло в некоторых группах планктона и нектона. Так, среди представителей известкового нанопланктона вымерли около 85% видов, 70% родов, 30% семейств; массовое вымирание коснулось силикофлагеллят, динофлагеллят, кокколитофорид, планктонных фораминифер, радиолярий, тогда как диатомовые (в массе развившиеся только в мелу) и прازیнофитовые водоросли перешли этот рубеж без особых изменений. Вымерли три отряда головоногих моллюсков (в том числе аммониты, белемниты же продолжали существовать, хотя число их видов резко уменьшилось) и многие морские рептилии и костистые рыбы.

Таким образом, как в планктоне, так и в бентосе наибольшему вымиранию подверглись первичные продуценты (в число которых следует включить рифообразующих рудистов и склерактиний), тогда как детритофаги были затронуты вымиранием в меньшей степени. Всё указывает на то, что основной причиной этого значительного вымирания морской биоты было существенное падение первичной продуктивности Океана. Но относительно причин падения продуктивности в настоящее время нет общепринятого мнения, хотя существует множество гипотез. Их можно разделить на (1) объясняющие вымирание различными катастрофами или существенными изменениями абиоты, и (2) объясняющие его различными эндогенными процессами самой Биосферы. При этом внешнее воздействие если и имело место, то послужило не более чем толчком, запустившим давно подготавливавшуюся перестройку.

Катастрофические гипотезы связывают вымирание или с земными факторами, или с внеземными — столкновение Земли с крупным небесным телом – импактом (метеоритом, астероидом, кометой). Импактная гипотеза (Alvarez et al., 1980) в настоящее время намного превосходит по популярности все остальные вместе взятые. Между тем, фактов, её подтверждающих не существует. Наиболее убедительным свидетельством в пользу импактной гипотезы считают повышенную концентрацию иридия в отложениях границы мела–кайнозоя. Найден даже кратер этого метеорита — Чиксулуб в Мексиканском заливе. В действительности же «пики» концентрации иридия имеются как выше, так и ниже этой границы, вымирание многих групп началось задолго до времени появления иридиевых аномалий, а некоторых — произошло гораздо позже. К тому же «очевидные» свидетельства падения метеорита могут иметь и другие, вполне земные объяснения. Например, в результате проходившего в то время горообразования на поверхность вышли перидотиты (горные породы, к которым приурочены промышленные месторождения иридия), увеличилось поступление в осадки продуктов их эрозии с повышенным содержанием иридия. Сходный эффект даст и замедление скорости осадконакопления. Вместе с тем, синхронность слоёв с повышенной концентрацией иридия в популярной литературе сильно преувеличена. Существуют также данные о том, что метеорит упал существенно раньше, чем образовались слои с повышенным содержанием иридия. Более того, в самом кратере ме-

«Если причиной был холод «ядерной зимы», то среди динозавров были виды, существовавшие за Полярным кругом и лучше многих не вымерших животных преадаптированные к подобным условиям. Если причиной было нарушение лесной растительности, то для крупных растительноядных животных предпочтительна открытая растительность, и можно даже предположить, что распространение лесов в конце мелового периода сократило кормовую базу динозавров, способствуя их вымиранию» (Красилов, 2006: 18)

теорита-убийцы содержание иридия понижено (Keller et al., 2005). Это однозначно свидетельствует о том, что данный метеорит не мог быть источником иридия в слоях иридиевых аномалий. Из катастрофической гипотезы остаётся непонятным, почему, собственно говоря, произошло такое массовое вымирание. Понятно, что там, куда упал метеорит, всё живое было уничтожено. Но в чём причины вымирания в отдалённых районах? Необходимо помнить, что метеориты падали на Землю неоднократно, в том числе и весьма крупные, оставившие после себя кратеры диаметром по 100 км и более, т. е. не меньшего размера, чем тот, который вроде бы вызвал мезо–кайнозойское вымирание. Однако их падение не сопровождало существенное вымирание биоты. Поэтому гипотеза, связывающая вымирание

на границе мезозоя и кайнозоя, так хорошо и убедительно смотрящаяся на экранах телевизоров и страницах популярных изданий, не выдерживает соприкосновения с фактами. Её следует рассматривать лишь как превосходную пиар-акцию по добыванию грантов. Причину вымираний следует искать в земных причинах.

Среди катастроф, вызванных земными причинами, называют усиление вулканической деятельности, приведшей к:

— *Кислотным дождям или же, наоборот, повышением щелочности океана* (этот фактор используют и сторонники внеземных факторов), *которые сильно изменили рН поверхностных слоёв Океана*. Учитывая колоссальную буферную способность морской воды, сильное изменение рН можно считать невероятным. Об умозрительности этих гипотез свидетельствует само их одновременное существование, поскольку они предполагают прямо противоположные изменения рН.

— *Необычайно высоким выбросом в атмосферу токсических элементов, вызвавших отравление фитопланктона, разрушение озонового экрана, затемнение атмосферы и похолодание или, наоборот, потепление из-за увеличения в атмосфере содержания углекислоты*. Эти гипотезы, частично противоречащие друг другу, не имеют сколько-нибудь надёжных подтверждений.

Против гипотез, связывающих вымирание с катастрофами, говорит характер вымирания — селективного и постепенного: одни группы вымерли полностью, другие частично, третьи вообще не пострадали. И наоборот, разнообразие некоторых даже росло. Да и само вымирание в полностью или в значительной степени вымерших таксонах не было одновременным.

Среди некатастрофических причин вымирания называют:

— *Распространение покровосемянных уменьшило приток биогенов в Океан с суши, что вызвало катастрофическое падение его продуктивности*. Величина первичной продукции зависит от скорости поступления биогенов в фотический слой. Безусловно, реки приносят биогены в море, что приводит к локальному увеличению первичной продукции, однако в глобальном масштабе наиболее продуктивные районы — это районы поступления биогенов в фотический слой из нижележащих слоёв (апвеллинги, фронты, прибрежная водная масса). Более того, как уже отмечено выше, представление о необходимости непрерывного притока биогенов для создания сообществ с высоким разнообразием в океане основано скорее на гипнотизирующем действии высокой продукции апвеллингов и других пелагических высокопродуктивных районов, нежели на действительном положении вещей: почему-то забывают о характерном довольно часто для них низком или очень низком таксономическом разнообразии. В то же время, высокую продукцию коралловые рифы обеспечивают в условиях почти полного отсутствия биогенов. Меловой же период характеризовался массовым развитием рифовых построек, для которых высокие концентрации биогенов как раз и не были нужны.

— Глубокую глобальную регрессию конца мела, приведшую к сокращению площади морей, изменению рельефа дна, характера осадконакопления и другим изменениям среды и вымиранию бентосных организмов. Учитывая примечания к разобранный выше, предыдущей гипотезе, эта причина кажется весьма правдоподобной. В пользу данной гипотезы говорит также то, что относительное вымирание в бентосе было более существенным, нежели в планктоне (50% против 35% родов), и это при том, что абсолютное разнообразие бентоса как минимум на порядок выше.

— *Опреснение поверхностного слоя Мирового океана за счёт притока опреснённых вод из Арктического бассейна.* В мезозое Арктический бассейн длительное время был изолирован. Если пресный сток в него был сопоставим с современным, неизбежно имело место его сильное опреснение. После соединения Северного Ледовитого океана с остальным Мировым океаном, пресные воды, как более лёгкие, растеклись по поверхности последнего. Арифметические подсчёты показывают, что пресной воды, накопившейся во всём Северном Ледовитом океане (при условии его полного опреснения), было достаточно для образования слоя толщиной около 50 м по всей поверхности Мирового океана. Образование распреснённой линзы неминуемо привело бы к уменьшению содержания кислорода ниже него; при этом планктонные организмы вымирали бы из-за опреснения, бентосные — из-за дефицита кислорода, а наземные — из-за понижения температуры и сокращения количества атмосферных осадков. Возражения: (1) полное опреснение всего Северного Ледовитого океана невероятно: пресные воды не вытесняют солёные, а покрывают их сверху, а, так как солёная вода никуда деться не могла, пресными имели возможность стать только поверхностные слои, т. е. пресной воды в Северном Ледовитом океане не могло быть так много; (2) после нарушения изоляции пресного Северного Ледовитого океана, пресная вода могла поступать в Мировой океан лишь потоком ограниченной интенсивности и в отдельные места, а не сразу распространилась по всей поверхности океана, поэтому в реальных условиях она неминуемо смешается с морской гораздо раньше, чем распреснённая линза достигнет Южного полюса.

— *Похолодание, которое могло вызвать в океанах и морях усиление циркуляции и перемешивание обеднённых кислородом глубинных вод с шельфовыми, обусловившие наряду с понижением температуры дефицит кислорода, а на суше — снижение интенсивности выветривания и уменьшения приноса питательных веществ в моря.* Действительно, в районах развития апвеллингов наблюдается дефицит кислорода и падение биоразнообразия. Но апвеллинги наблюдаются преимущественно у восточных берегов океанов, что не мешает сохраниться суммарному биоразнообразию биосферы на высоком уровне. Связь содержания биогенов в воде с биоразнообразием уже обсуждалась выше.

Предлагались и другие гипотезы, не ставшие столь популярными из-за их слишком уж очевидной спекулятивности:

— *вымирание в результате поднятия уровня карбонатной компенсации к поверхности, обусловившего вымирание планктона, а за ним — и других организмов;*

— *потепление;*

— *кислотные дожди, вызванные биотическими причинами, в частности выделением диметилсульфидов кокколитофоридами;*

— *геомагнитные инверсии, вызвавшие генетическую изменчивость, появление мутантов и снижение приспособленности ряда групп морских и наземных организмов;*

— *возрастание силы тяжести из-за пересечения Солнечной системой фронта галактической гравитационной волны.*

Нельзя не упомянуть и о высказывавшемся неоднократно мнении о том, что периодов массовых вымираний вовсе не было: в разных группах и различных биогеографических районах время от времени происходят в силу неодинаковых локальных причин более или менее массовые вымирания. Поскольку вымирания различных групп и в разных районах непериодичны, иногда они чисто случайно могут и совпасть, давая обманчивое впечатление чего-то необычного. Такие периоды и считают периодами массовых вымираний. Весьма вероятно, что в этой точке зрения правды гораздо больше, чем принято считать.



Рис. 1.31. Паратетис в раннем олигоцене. По Rolf (1995) из И.В. Аладина и др. (2004).

Как бы то ни было, вымирание конца мела не было ни одновременным, ни мгновенным: на самой границе мела и палеогена вымерли представители всего двух отрядов. Вымирание в разных группах происходило отнюдь не в одно и то же время, а весь процесс смены мезозойской биоты кайнозойской был достаточно длительным. Скорее всего не имелось и единой причины вымирания, а существовало сочетание различных факторов, но сокращение площади эпиконтинентальных морей, приведшее к существенному сокращению суммарного потока энергии через рифовые и другие мелководные сообщества, просто в силу уменьшения их суммарной площади, несомненно было одним из наиболее существенных факторов, снизивших общую продукцию морских экосистем и их разнообразие.

Другой возможной причиной вымирания конца мела могли быть эволюционные преобразования системы хищник–жертва в донных сообществах, и, в частности, в сообществах рифов и тропических мелководий, которые всегда обеспечивали бульшую часть таксономического разнообразия Мирового океана. G.J. Vermeij (1978), указывает, что такие группы хищников, питающихся видами с массивным наружным скелетом, как настоящие крабы, омары, стоматоподы, костистые рыбы и скаты возникли в триасе или юре, но существенный рост их разнообразия произошёл только в мелу. Сверлящие гастроподы, возникшие в раннем мелу, стали обычными только в позднем мелу и раннем палеогене. Осьминоги стали известны только с позднего мела. Интенсивная радиация способных разрушать твёрдые субстраты морских ежей и костистых рыб произошла только в позднем мелу. Следы аристотелева фонаря (челюстной аппарат правильных морских ежей) на твёрдых субстратах известны на протяжении всего мезозоя и кайнозоя, но обычными они становятся только в позднем мелу. Вслед за ростом разнообразия хищников, неизбежно должна была меняться и остальная биота. Разнообразие раковин с сильно развитой наружной скульптурой (адаптация против механического разрушения раковины хищниками) начало резко возрастать с юры. Эпифаунные брахиоподы и стебельчатые морские лилии могут прикрепляться к субстрату только единожды. Если же их оторвать, то гибель их неизбежна. Рост разнообразия хищников способствовал окончательной смене брахиопод на крепящихся биссусом двустворок и бесстебельчатых морских лилий, которые, в отличие от брахиопод, могут прикрепляться к твёрдому субстрату неограниченное число раз. Оди-

ночные организмы более чувствительны к воздействию хищников, нежели колониальные, поскольку существенное повреждение одиночного организма обычно приводит к его гибели, а колонии — лишь к последующей её регенерации. Поэтому резкий рост числа хищников, питающихся моллюсками, мог нарушить баланс рифовых экосистем и привести к существенному снижению роли доминировавших в меловых рифах одиночных двустворчатых моллюсков-рудистов в пользу колониальных склерактиний. Увеличение роли склерактиний в рифовых сообществах действительно наблюдалось в самом конце мела.

Надо ещё подчеркнуть, что в некоторых группах, например, сосудистых растениях и насекомых, наиболее резкие смены произошли не 65, а 100 млн. лет назад. Палеоботаники даже используют подразделение временной шкалы не на мезозой и кайнозой, граница между которыми датируют 65 млн. лет назад, а на мезофит и кайнофит, с границей около 100 млн. лет назад.

Палеоген

Палеоген (66,4–23,7 млн. лет назад) подразделяют на три периода: палеоцен, эоцен и олигоцен (35,4–23,3 млн. лет назад). В течение почти всего палеогена, особенно в эоцене, наблюдался высокий уровень моря (+150–250 м), а в олигоцене он упал до примерно современного (± 25 м). Внутриконтинентальное море покрывало большую часть Европы, Туранской плиты и Западносибирской низменности. На юге это огромное шельфовое море соединялось с Тетисом, а на севере через впадину Карского моря — с арктическими морями. По мере развития альпийской складчатости и возникновения Альп, Кавказа и Среднеазиатских гор этот водоём начал обособляться и в конце эоцена превратился в огромное (от Альп до Тянь-Шаня) внутриконтинентальное море — Паратетис* (рис. 1.31). При высоком стоянии уровня океана Паратетис соединялся с Тетисом проливами в районах Малого Кавказа, Малой Азии и современных Альп, на северо-западе — с Норвежским морем, а на востоке, возможно, через Западносибирский бассейн — с морями Арктики. Время от времени Паратетис распадался на несколько в разной степени изолированных друг от друга водоёмов, каждый из которых (как и весь Паратетис в целом) мог целиком или частично отделяться от океана. В результате в Паратетисе и его частях происходили значительные изменения солёности, сопровождавшиеся вымираниями и вспышками таксообразования. В Паратетисе возникло много эндемичных таксонов, часто высокого ранга. Например, из ракообразных подотряд *Ouphoropoda* (ранее его включали в состав сборной группы «Cladocera»), из рыб — подотряд щуковые *Esocoidaei*. Многие из этих таксонов позднее расселились шире.

В палеоцене и эоцене происходило сближение Африки с Евразией и передвижение Индостана на север, что способствовало постепенному уменьшению Тетиса. В начале палеоцена он охватывал современные Средиземное, Чёрное и Каспийское моря, Персидский залив и обширный район с эпиконтинентальным режимом на месте современных Гималаев. Хотя платформа Индостана сблизилась с Азией уже в конце мела, полное их слияние произошло только в раннем эоцене**. Но даже в это время Северная Индия была низкой страной типа Русской равнины. Гималаи образовались гораздо позже в результате сминания в огромные складки этой равнины. Очевидно, что до образования Гималаев площадь Северной Индии и ее северного шельфа были гораздо больше, чем площадь, занимаемая современными Гималаями. По-видимому, этот район напоминал современный Индо-Малайский архипелаг только гораздо больше, поскольку он охватывал и горы (вернее то, что было на их месте) Передней, Средней Азии и Кавказа.

Атлантический и Северный Ледовитый океаны постепенно расширялись. В начале олигоцена, когда уровень океана стал значительно ниже (близок к современному), Тургайский пролив и Западносибирское море перестали существовать. Восточная часть его высохла. Завершилось разделение Южной Америки, Австралии и Антарктиды, начавшееся

* Термин предложен В.Д. Ласкаревым (1924)

** Есть мнение, что гораздо позже, в раннем миоцене.

ещё в мелу. В результате этих перемещений материков в течение олигоцена существенно перестроилась система течений: возникло Циркумантарктическое течение. Согласно одной из гипотез, данные изменения привели к переходу климатической системы Земли в новый режим. Моделирование, однако, показывает, что одно оледенение Антарктиды должно было привести скорее к потеплению на северных материках. Поэтому такие климатические изменения пытаются связать с модным сейчас уровнем содержания CO_2 в атмосфере. Предполагают, что уровень CO_2 резко упал из-за усиления выветривания горных пород, вызванного «наполнением» Индии на Азию и подъёмом Гималаев. Таким образом, в настоящее время не существует общепринятого мнения о причине этого резкого климатического изменения. Тем не менее, последние данные показывают, что климатическая перестройка произошла очень быстро, она заняла не больше полумиллиона лет на границе эоцена и олигоцена (34 млн. \pm 100 тысяч лет назад) (Bowen, 2007; Dupont-Nivet et al., 2007; Zanazzi A. et al., 2007).

Резко возрос температурный градиент между экватором и полюсом, температура поверхностных вод в высоких широтах упала на 12–15°C, одновременно выросла температура в тропическом поясе, и возникли современные тропические леса. Рифовые сообщества, исчезнувшие на границе мела и палеогена, начали формироваться со второй половины палеоцена. Сначала это были небольшие постройки в основном из кораллиновых водорослей. Хотя рост градиента между экватором и полюсом и закрытие Тетиса на рубеже эоцена и олигоцена существенно снизили площадь тропических мелководий, коралловые рифы возникли именно в олигоцене, хотя современный облик рифы приобрели лишь в плиоцене – миоцене.

За пределами тропического пояса выросли сезонные колебания температуры, в районе тропиков (особенно Северного тропика) климат стал суше. Всё это привело к гораздо более выраженной широтной зональности. Вертикальная циркуляция вод Океана пошла по полярному типу. Это создало аэробные условия на всех глубинах и позволило в очередной раз возникнуть глубоководной фауне. Изучение планктонных фораминифер и диатомовых водорослей показало, что с середины эоцена до конца миоцена происходило несколько последовательных смен видового состава данных групп: в каждый из этих эпизодов сменялось от 30 до 80% видового состава. Важно подчеркнуть, что (1) такие смены были не мгновенными, а растягивались на миллионы лет, и (2) смены видового состава фораминифер и диатомовых происходили в разное время. Состав бентоса и планктона палеогена в целом был весьма близок к меловому, хотя после событий на границе между ними, видовой состав многих групп был сильно обеднён, а некоторые вымерли. Лишь во второй половине палеоцена началось восстановление разнообразия перешедших в палеоген групп, и только в середине эоцена для многих из них (фораминиферы, двустворчатые и брюхоногие моллюски, остракоды, морские ежи, рыбы) оно достигло уровня мела или превзошло его. В это время возникли амфиподы, а покрытосеменные освоили морскую воду и сформировали первые подводные луга. В нектоне большую роль стали играть млекопитающие, тогда как головоногие продолжали вымирать, в частности вымер отряд белемнитов.

В целом, к концу палеогена в общих чертах сформировалась современная структура биосферы Земли.

Неоген

Неоген (23,7–1,65 млн. лет назад) включает миоцен и плиоцен, границу между ними проводят примерно 5,2 млн. лет назад. Положение материков и океанов в неогене было близким к современному. Исчез Тетис: Индостан окончательно присоединился к Азии (23 млн. лет назад), а Африка — к Евразии в районе Персидского залива (18–17 млн. лет назад), что привело к образованию Средиземного моря. Дальнейшее движение Африки на север и падение уровня океана (вероятно из-за роста ледника Антарктиды) привело в конце миоцена к закрытию проливов, соединявших Средиземное море с Атлантикой. Один из этих проливов — коридор Betic — располагался на юге Испании, другой — коридор Rifi-

ап — в северном Марокко, около современного Рабата. Средиземное море высохло за примерно 1600 лет (так называемый «мессинский кризис солёности»). На его месте возник колоссальный котлован с глубинами до 5 км и более ниже уровня Мирового океана, на дне которого располагалось несколько гиперсолёных водоемов. Куда там Мёртвому морю! В начале плиоцена Средиземное море заполнилось вновь. По данным бурения, под современными осадками Средиземного моря расположен двухкилометровый слой эвапоритов. Толщина слоя эвапоритов составляет около 2 км. Для образования слоя такой толщины необходимо как минимум 11-кратное высыхание Средиземного моря. Заполнялось Средиземное море через Гибралтарский водопад, расход которого как минимум в 15 раз был больше расхода крупнейшего водопада мира — Виктории на р. Замбези в Африке (200 куб. км в год). На образование эвапоритов Средиземного моря было израсходовано огромное количество солей, и солёность Мирового океана упала примерно на 10% (Монин, 1977). Имеются данные об эпизодическом заполнении Средиземного моря не через Гибралтарский пролив, а через Босфор и Дарданеллы. Это приводило к распространению Сарматской биоты в бассейн Средиземного моря, результаты которого можно наблюдать и теперь в виде изолированных реликтовых популяций в дельтах рек бассейна Средиземного моря и даже Марокко. Осушение и заполнение Средиземного моря сказывалось и на наземной биоте: во времена осушения возрастала континентальность климата и уменьшалось количество осадков, что парадоксальным образом увеличивало лесистость Европы (Agust, Anton, 2002). При заполнении котловины климат становился более мягким, количество осадков возрастало.

Паратетис продолжал существовать.

В плиоцене раскрылся наиболее молодой рифт — возникло Красное море. Австралия двигалась к северу, что привело с одной её стороны (северной) к образованию Индо-Малайского архипелага, с другой (южной) к усилению Циркумантарктического течения.

Климатические условия в течение неогена неоднократно менялись. В раннем миоцене климат был ещё тёплым и выровненным во всех океанах: температура поверхностных вод в умеренных и приполярных районах была выше современной (7–12° С), а в приэкваториальной части ниже (23–26°С). В конце раннего – начале среднего миоцена (17–15 млн. лет назад) температура ещё повысилась: температура воды на поверхности от 30° с. ш. до 30° ю. ш. достигала 26–28°С, в средних широтах климат также был теплее современного. Но продолжавшееся формирование Циркумантарктического течения привело к прогрессирующему оледенению Антарктиды и усилению вертикальной циркуляции Океана полярного типа. В конце раннего миоцена погрузился Фареро-Исландский хребет и возник дополнительный источник глубинных вод, существующий и поныне. Понижение температуры высоких широт в позднем миоцене привело к формированию поверхностных вод полярного типа. Из-за роста градиента между экватором и полюсом в низких широтах, наоборот, произошло потепление, в результате чего расширились площади тепловодных зон, а холодноводные сместились к экватору. Их место заняли арктические (антарктические) регионы. В конечном итоге этот процесс привёл к началу ледникового периода около 3,5 млн. лет назад.

Произошло изменение и общей системы течений. В конце плиоцена (около 3,5 млн. лет назад) сформировался Панамский перешеек, что привело к усилению системы Гольфстрима, что в свою очередь привело к изменению температурного режима северо-восточной Атлантики: повышению температуры в высоких широтах и снижению в низких. Одновременно возник Берингов пролив.

Таксономический состав планктона и бентоса в неогене постепенно приближался к современному, меняясь только на видовом или родовом уровне.

Плейстоцен

3–3,5 млн. лет назад начался период охлаждения приполярных районов. Собственно период оледенения начался 1,6 млн. лет назад. Для этого периода характерны существен-

ные колебания уровня моря. Падение уровня моря (достигавшее более 100 м) приводило к следующим событиям:

- Берингов пролив высыхал;
- большие острова Индо-Малайского архипелага соединялись с материками (Азией и Австралией);
- Красное море изолировалось от Индийского океана и постепенно осолонялось и высыхало (не полностью);
- Средиземное море изолировалось от Атлантического океана и постепенно осолонялось и высыхало (почти полностью).

Около 3 млн. лет назад снижение температуры привело к формированию арктической биоты, разделившей бореальные районы Атлантики и Пацифики. Дальнейшее усиление ледового режима привело к значительному вымиранию северо-атлантической биоты. Обычно это связывают с большим охлаждением Атлантики из-за более широкого водообмена с Арктикой (Briggs, 1995). В значительной степени вымирание северо-атлантической биоты, вероятно, было также связано и с меньшими размерами биотопа — все существовавшие до этого экосистемы там не могли уместиться, кому-то надо было вымирать.

Охлаждение Атлантики захватило и тропики. Почти полностью вымерла восточно-атлантическая тропическая фауна. Фауна эта была очень богатая, ибо являлась наследницей фауны моря Тетис. Теперь же она — наиболее бедная из тропических. Так, число видов в ней в два раза меньше, чем в восточно-тихоокеанской, занимающей такой же по площади шельф (380 000 км² восточно-пацифический и 400 000 км² восточно-атлантический). И это несмотря на то, что и в Восточной Пацифике тоже произошли крупномасштабные вымирания. Число эндемичных видов архипелагов Бермудского, Азорского и островов Зелёного мыса — 3–5%, тогда как у Гавайских островов, ныне находящихся в тех же климатических условиях и расположенных на сходном удалении от материка, — 25%.

Охлаждение полярных районов влияло на тропики и иначе: через развитие термогалинной циркуляции по полярному типу. Это привело к:

- обогащению глубинных слоёв кислородом;
- охлаждению глубинных слоёв;
- развитию мощных апвеллингов. И, если в современных условиях апвеллинги приводят к гипертрофной структуре бентоса и заморам, то в более сильных апвеллингах такие эффекты должны быть выражены гораздо сильнее. Это приводило к созданию условий, выходящих за пределы толерантности существовавших экосистем, к их разрушению у восточных берегов Тихого и Атлантического океанов. Следы происходивших тогда вымираний сохранились до сих пор. Например, и ныне в восточных частях тропических районов Тихого и Атлантического океанов отсутствуют морские травы и брахиоподы, отчётливо обеднены фауны кораллов и других групп (подробнее см. главу 4).

2. Аутоэкология

Экологию часто разделяют на аутоэкологию и синэкологию. Эти две науки отличаются предметом и методами. Синэкология является наукой об экосистемах, их структуре и функционировании. Аутоэкология изучает биологию отдельных видов, поэтому её вполне можно считать разделом систематики*.

Уточнение понятия «бентос»

В классическом учебнике С.А. Зёрнова (1949) понятие **планктон** (включая **нектон**) — население толщи воды, или **пелагиали**, — противопоставлено **бентосу** — населению дна, или **бентали** (рис. 2.1). Подобная точка зрения остается практически общепринятой, хотя в последнее время нектон не рассматривают как часть планктона, но всё же их

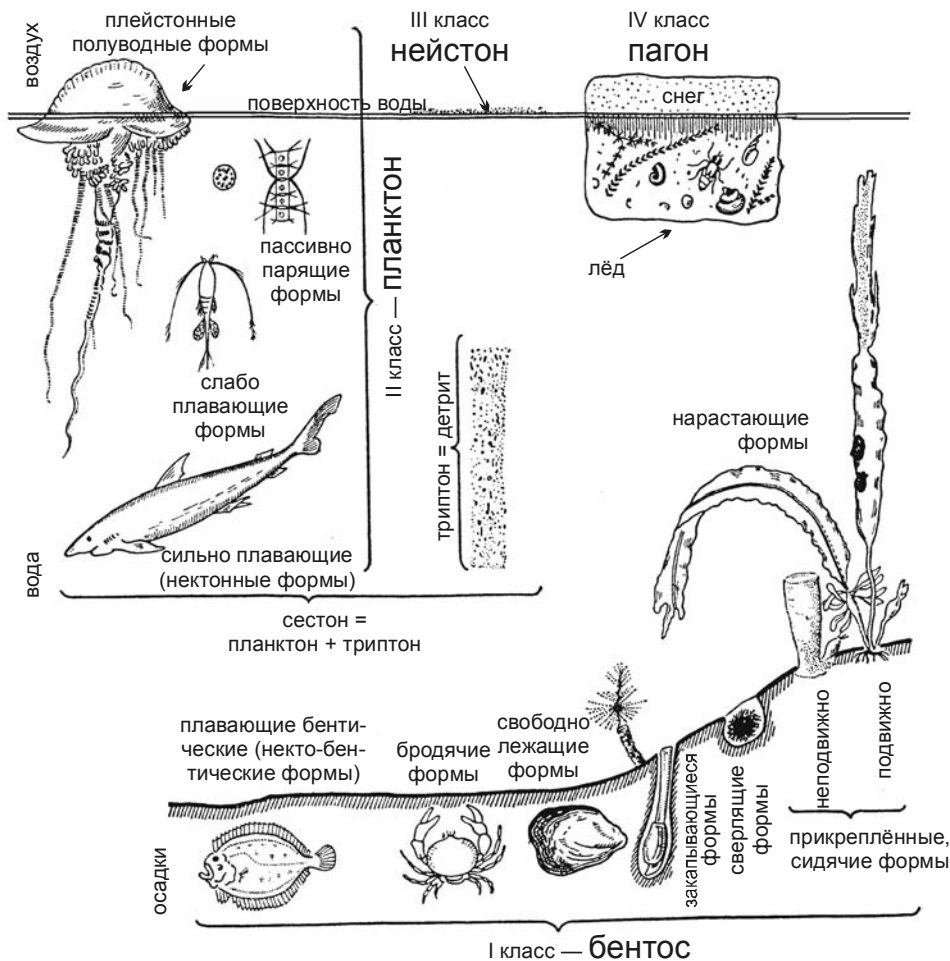


Рис. 2.1. Основные классы водных биоценозов. По С.А. Зёрнову (1949).

* Часто термин «систематика» используют как синоним термина «таксономия». Нам кажется более приемлемой точка зрения Дж. Симпсона (1961) и Э. Майра (1971), которые определяли систематику как науку о разнообразии организмов (для которой, кстати, нет какого-либо термина), включая особенности их биологии, т. е. экологию вида (аутоэкологию). Особенности биологии видов — это такое же их свойство (и таксонов более высоких рангов), как морфология, биохимия и т. д. Таксономию же Э. Майр (1971: 16) определял как «теорию и практику классификации организмов».

вместе по-прежнему противопоставляют бентосу. Однако не всё так просто. Рассмотрим несколько примеров.

Одни виды весь жизненный цикл проводят на дне. Пример: полихета *Potamilla neglecta* откладывает яйца на внутренней поверхности трубки, где из них выводится молодь, которая расплзается и строит новые трубки.

Другие виды проводят на дне почти всю жизнь, за исключением короткоживущей стадии плавающей личинки. Пример: полихеты *Thelepus cincinnatus*, *Axionice maculata* и многие другие Terebellidae откладывают яйца внутрь трубки, где из них выходят личинки, практически сразу оседающие на дно, не питающиеся.

Третьи виды (их много среди полихет, моллюсков, иглокожих, ракообразных и многих других таксонов макробентоса) проводят на дне большую часть жизненного цикла, но вымётывают яйца, которые превращаются в пелагических личинок, плавающих в течение длительного времени. Длительность существования личинок в пелагиали может достигать нескольких месяцев, что достаточно, например, для пересечения Атлантики.

Четвёртые виды имеют половозрелые стадии, которые живут и питаются не только на дне, но и способны всплывать на сотни метров над дном и проводить в пелагиали по много дней. Это не только многие креветки, рыбы и головоногие моллюски, которые лежат на дне или плавают у его поверхности, питаются со дна. К ним относятся и такие, казалось бы, тесно связанные с дном виды, как полихета *Aglaophamus malmgreni*. Данный вид живёт даже не на поверхности грунта, а в его толще, преимущественно на глубинах в сотни и даже тысячи метров. Но иногда его особи встречают в пелагиали над глубинами в 1 км и более.

Пятые виды, как, например, некоторые кальмары, используют дно только для отдыха. Они днём лежат на дне, а ночью поднимаются к поверхности моря для питания.

У шестых видов с дном тесно связаны определённые стадии. Например, молодь трески питается бентосом, а сельдь, откладывает икру на *Zostera*. Медуза *Aurelia aurita* имеет донное полипоидное поколение.

Таким образом, степень связи вида с дном варьирует в широких пределах. Более того, некоторые виды занимают разный биотоп в различных водоёмах. Так, *Mysis relicta* в Ладожском озере ведёт пелагический образ жизни, а в других озёрах — нектобентический.

Резюмируя, можно сказать, что чисто бентических видов, т. е. таких, которые проводили бы 100% своей жизни на дне, немного. Большая часть видов не относится на 100% ни к планктону, ни к бентосу.

Для мелководных (обитателей глубин шельфа) видов планктона и нектона, тесно связанных своей биологией с дном, используют термин **неритические виды**. Используют также термины «**голопланктон**» для строго планктических организмов и «**меропланктон**» для организмов, часть жизненного цикла которых связана с дном. Может быть, более правильным было бы рассматривать сообщества шельфа как единое целое, не противопоставляя бентос и планктон. Роль бентоса в неритических сообществах часто весьма велика. Продукция бентоса в дальневосточных морях России всего в 10 раз меньше продукции зоопланктона (Шунтов, 2001). Необходимо подчеркнуть, что высокая продукция и биомасса бентоса, особенно бентоса, имеющего пелагические личинки, наблюдается почти исключительно на шельфе. В Беринговом и Охотском морях шельф занимает немногим менее половины их площади, а в российском секторе Японского моря — менее четверти (Шунтов, 2001). У видов бентоса с пелагическими личинками до половины продукции или даже более уходит на размножение. Из этого следует, что зоопланктон в значительной своей части, преимущественно на малых глубинах в периоды размножения бентоса, состоит из его личинок (местами более, чем наполовину). Предложен даже специальный термин — **ларватон**, введенный для обозначения планктона, образованного пелагическими личинками донных видов. Численность личинок одних баянцусов может достигать 30000 экз./м³ (Ржепишевский, 1963). В пределе планктон может состоять из личинок бентоса на 100%. Влияние бентоса на пелагиаль не ограничивается поставкой личинок. Большинство пелагических неритических видов в той или иной степени используют

дно. Так, существует мнение (Заика, Макарова, 1986), что число медуз *Aurelia aurita*, являющихся одним из наиболее существенных компонентов экосистемы пелагиали Чёрного моря, прямо зависит от количества зимующих полипов (ведущих прикрепленный образ жизни), способных приступить к стробилиации (отпочковыванию медуз). Происходящие в настоящее время изменения в Чёрном море показывают тесную взаимосвязь бентических и неритических видов, настолько тесную, что правильнее рассматривать их как части одной системы. Но по традиции, в первую очередь из-за различий в таксономическом составе планктона, нектона и бентоса, а также из-за различий методов сбора, бентос и планктон ещё долго будут изучать по отдельности.

Для пелагических и нектонных видов, особенно обитающих на материковом склоне и глубже, часто используют термин **бентопелагические** виды, а их биотоп иногда называют **бентопелагиаль**. Как и в случае неритических видов, противопоставление бентопелагических видов бентосным основано только на использовании разных орудий лова: тралов и дночерпателей для сбора организмов, называемых в этом случае бентосными, и пелагических — для сбора бентопелагических организмов. В действительности грань между бентическими и бентопелагическими видами, в отличие от пелагических и бентосных, не просто весьма расплывчата, а вообще отсутствует, т. е. их можно разделить только субъективно. Бентос и планктон являются понятиями биоценотического уровня: бентосные сообщества могут существовать только на дне, для существования пелагических же дно не нужно. Этим определяются многие их специфические особенности. Отнесение видов к пелагическим (планктонным) или бентосным следует основывать на месте, которое занимает дно в жизненном цикле видов сообщества бентали и пелагиали. Виды, что называют бентопелагическими, в действительности входят в бентосные сообщества. Поэтому выделение бентопелагиали как некоего структурного подразделения океана, т. е. понятия биоценотического уровня (см., например, Верещака, 2000, 2003) следует признать необоснованным.

Мы будем относить к **бентосу** (прилагательные — **бентический**, или **бентосный**) виды, большая часть жизненного цикла которых проходит на дне или связана со дном. В их биологии (жизненных циклах, питании, поведении и др.) в той или иной степени учтено дно. Они питаются на дне, тут же проходит и большая часть их жизненного цикла. Но необходимо помнить, что большая часть бентосных видов имеет пелагические стадии. Существенно также и то, что в донные сообщества, обычно как консументы высших порядков, входят организмы нектона (рыбы, головоногие моллюски, млекопитающие) и даже суши (птицы, люди).

Размерный состав бентоса

Размерный спектр организмов, входящих в состав бентоса, охватывает более 8 порядков — от бактерий до крупных животных и растений. Бентос принято разделять на три размерные группы: макробентос, мейобентос, микробентос (табл. 1.1). Границы проходят по 2 мм (некоторые авторы, например М.Н. Соколова (1977) проводят границу по 5 мм) и 0,1 мм. Иногда, кроме того, выделяют мегабентос — организмы крупнее нескольких сантиметров. Если имеют в виду только животных, то добавляют корень «зоо», если растения, а также бактерии и грибы — «фито», например, макрзообентос, микрофитобентос.

К макробентосу принадлежат моллюски, иглокожие, ракообразные, полихеты, кишечнополостные, макрофиты. Максимальные размеры одиночных (не колониальных) организмов бентоса: чуть более метра (*Decapoda*, *Cephalopoda*, *Bivalvia*, *Pogonophora*), например, омар *Homarus gammarus* и лангуст *Jasus huegeli* достигают длины 60 см, японский гигантский краб *Macrocheira kaempferi* с длиной тела 45 см и размахом средних ног с когтями до 4 м — несколько метров (*Polychaeta*), немертина *Lineus longissimus* — более

«У Фарерских островов медузы, опускаясь в конце лето или осенью на дно, образовывали там скопления, которые препятствовали тралению, и лов рыбы приходилось прекращать» (Киселев, 1980: 325).

30 м, однако ширина её при этом лишь несколько миллиметров, бурая водоросль *Macrocystis* — 50 м.

В состав мейобентоса входят представители практически всех известных типов беспозвоночных. По современным подсчётам (The International Association... , 2005), из 34 известных типов многоклеточных животных, представители 19 встречаются в мейобентосе, а некоторые включают только виды мейофауны (*Gnathostomulida*, *Gastrotricha*, *Tardigrada*).

Молодь макробентоса, естественно, мельче взрослых, поэтому попадает в более мелкую размерную группу. В связи с этим различают эумейобентос (взрослые организмы принадлежат к мейобентосу) и псевдомейобентос (к мейобентосу принадлежит только молодь).

Микробентос — простейшие, одноклеточные водоросли.

Бактериальная составляющая бентосного сообщества, по-видимому, также представляет собой отдельный размерный и структурно-функциональный блок, но о нем мы знаем пока очень мало.

Разделение организмов бентоса на три основные размерные группы первоначально было введено как чисто методический приём, облегчающий сбор и разборку материала. Но по мере их изучения оказалось, что находясь под контролем одних и тех же абиотических факторов, микро-, мейо- и макробентос реагирует на разномасштабные вариации этих факторов. Различия в восприятии пространства приводят к тому, что в биотопе, однородном с нашей точки зрения, каждая из размерных группировок имеет своё распределение. Размер организмов микробентоса меньше размера частиц грунта, поэтому обитающие в грунте организмы микробентоса фактически обитают в пространстве между частицами грунта, и с их точки зрения грунт представляет собой систему сообщающихся полостей. Животные и растения, обитающие в пространстве между частицами рыхлых грунтов называют **интерстициальными**, а их биотоп — **интерстициаль**. Размер организмов макробентоса существенно больше размеров частиц грунта, поэтому для передвижения в грунте они выработали морфо-физиологические и поведенческие особенности для прокладывания ходов в грунте. Организмы мейобентоса в этом отношении занимают промежуточное положение.

Также они различаются характером пространственного распределения. Рассмотрим такие отличия на примере литорали беломорской губы Грязной (Бурковский, 1992). Если расстояние между особями измерять в размерах этих же особей, то оказывается, что расстояние между двумя соседними особями макробентоса составляет в среднем менее 10 эквивалентных диаметров тела, у нематод — около 25 диаметров, у инфузорий — более 40. Это приводит к тому, что на площадке в треть гектара мейобентос более или менее чётко разделяется на несколько локальных сообществ. На той же площадке макробентос принадлежит к одному сообществу. Видовой состав и структура доминирования микробентоса могут различаться даже в соприкасающихся участках размером 1 см², а размер видовых скоплений может составлять несколько мм². Неудивительно, что число формирующихся на таком участке сообществ микробентоса на порядок больше, чем сообществ мейобентоса.

Различия в восприятии времени приводят к различиям в сезонной динамике: на протяжении года у макробентоса меняется размерно-возрастная структура, у мейобентоса — относительное обилие видов, у микробентоса — видовой состав.

По-видимому, правильнее оценивать и время не в абсолютных значениях, а с позиций изучаемых видов. Наиболее простым и естественным кажется оценка времени по величине промежутка между генерациями. Для макробентоса, имеющего 1–2 генерации в год и продолжительность индивидуальной жизни до нескольких лет, календарный год сопоставим с продолжительностью жизни особи, поэтому макробентос почти не реагирует на сезоны. У мейобентоса, имеющего до 4–12 генераций в год, время жизни поколения сопоставимо с продолжительностью сезона или даже меньше его, поэтому в течение года возможна замена одних доминирующих видов на другие. В течение года видовой состав как макро-, так и мейобентоса остаётся постоянным. У инфузорий, продолжительность жизни которых составляет часы и десятки часов, календарный год — время, за которое сменяется тысяча поколений, т. е. века и тысячелетия в восприятии человека. В истории

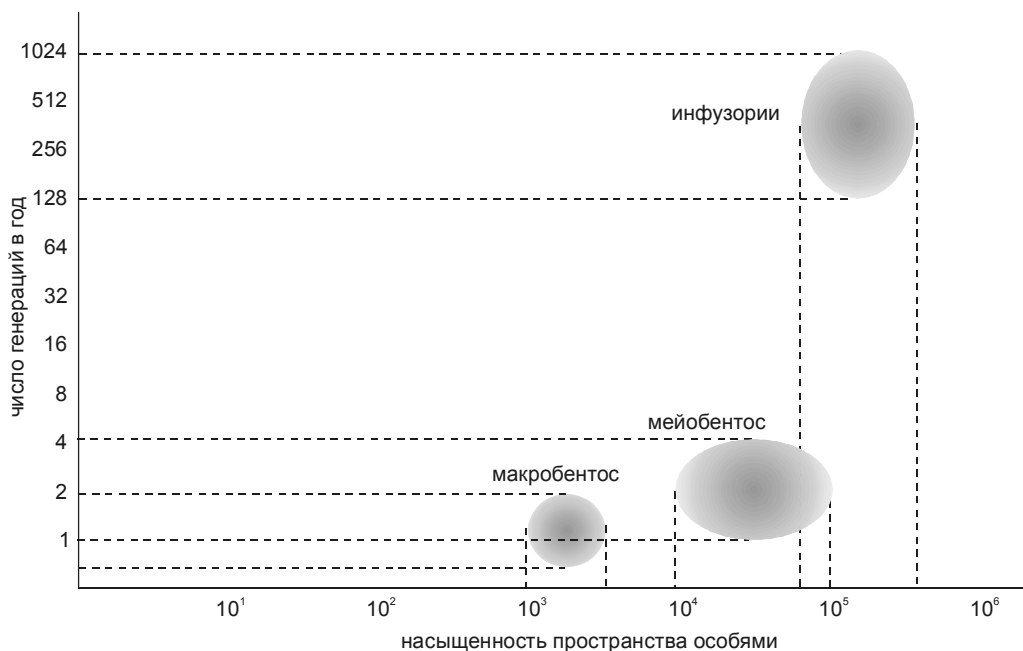


Рис. 2.2. Насыщенность пространства и времени для разных размерных групп бентоса относительно их собственным размерам и времени генерации. По В.И. Бурковскому (1992).

человеческой цивилизации за такой период одни государства сменяли другие. В микробентосе это время также оказывается достаточным для существенного изменения видового состава и обилия разных видов.

Иными словами, в пространстве и времени инфузории живут в гораздо меньшей тесноте, чем более крупные организмы, «со своей точки зрения» (рис. 2.2).

Есть ещё одно существенное различие между микро- и мейобентосом, с одной стороны, и большинством массовых видов макробентоса — с другой. Это источник пополнения местного населения. У первых двух групп организмов пополнение местных популяций происходит в основном за счёт внутренних ресурсов сообщества, а роль иммиграции незначительна. Пополнение популяций макробентоса, напротив, осуществляется в основном за счёт притока пелагических личинок извне, что делает их мало зависимыми от эффективности размножения на месте.

Несмотря на указанные отличия, разные размерные группировки бентоса входят в одно сообщество, т. е. объединены функционально потоками вещества и энергии.

Анализируя связь распределения организмов бентоса, планктона и наземных животных и растений с различными параметрами, А.И. Азовский (2003) установил, что она зависит от размеров тела (табл. 2.1) и продолжительности жизни. Если расстояние нормировать в размерах тела изучаемых видов, оказывается, что характер распределения меняется при достижении некоторых критических величин, равных примерно 10^4 и 10^7 размеров тела. Область до первого критического масштаба характеризуется однородностью видового состава и структуры, случайно-мозаичным типом пространственного распределения организмов и низкой степенью внутренней организованности. Этот масштаб можно рассматривать как характерный для локального сообщества (область альфа-разнообразия). Здесь преобладают индивидуальные взаимодействия. В следующем диапазоне масштабов пространства наблюдается рост неоднородности видового состава и видовой структуры, её усложнение. Это — диапазон смены локальных сообществ (область бета-разнообразия). При дальнейшем увеличении масштаба видовая структура вновь становится

Таблица 2.1. Сравнительные характеристики донной биоты в разных масштабных областях.
По А.И. Азовскому (2003).

Характеристика биоты	Характеристики масштабов пространства (в средних размерах особи)		
	<10 ⁴	10 ⁴ –10 ⁷	>10 ⁷
Видовой состав	Статистически однородный	Зависит от площади исследования	Зависит от площади исследования
Видовая структура	Статистически однородна	Неоднородна	Статистически однородна
Пространственная структура	Стохастическая (случайная мозайка)	Самоподобная пятнистость (фракталы)	Крупномасштабная пятнистость или градиент (зональность)
Упорядоченность видовой структуры	Низкая	Высокая	?
Определяющий уровень разнообразия	α-разнообразие	β-разнообразие	γ-разнообразие
Время существования пространственной структуры	Менее 1 поколения	1–100 поколений	Более 100 поколений
Составляющие элементы (уровень синтаксономической иерархии)	Пятна (парцеллы) внутри локального сообщества	Локальные сообщества (варианты) внутри типа сообщества (ассоциации)	Разные сообщества одного или разных типов (параллельные сообщества)
Механизм	Индивидуальные взаимодействия	Самоподобный рост неоднородности	Общность адаптаций к среде (типу биотопа)

ся однородной, это — область гамма-разнообразия. Стабилизация происходит за счёт общности адаптаций к среде (типу биотопа).

Те же области можно выделить и при нормировании времени по продолжительности жизни поколений. Критическими величинами в этом случае являются продолжительность жизни одного поколения (область бета-разнообразия) и более 100 поколений (область гамма-разнообразия).

Существенным недостатком, но неизбежным на данной стадии развития теории, этих закономерностей является то, что они почти не учитывают различия естественной неоднородности биоты в разных местах. Очевидно, что пространственная неоднородность биоты существенно ниже в районах с однородными факторами внешней среды (рельеф, температура и т. п.), по сравнению с районами, где данные факторы варьируют более сильно. Более того, в одном и том же месте неоднородность по разным направлениям различна. Например, при перемещении на одно и то же расстояние по литорали *вдоль* уреза воды и *перпендикулярно* ему. Та же неоднородность есть и у временной оси: известно, что на протяжении истории Земли периоды резких перестроек биоты сменяли периоды слабых её изменений.

Макробентос изучен гораздо лучше, чем мейо- и микробентос. Тому есть несколько причин: (1) организмы макробентоса видны невооружённым глазом; (2) макробентос составляет основу кормовой базы донных промысловых видов; (3) некоторые виды макробентоса (макрофиты, промысловые беспозвоночные) сами являются объектами промысла или культивирования.

Объём наших знаний о распределении в Мировом океане мейо- и микробентоса существенно уступает накопленным знаниям по распределению макробентоса. Но уже в настоящее время ясно, что тут наблюдаются принципиальные различия. А.И. Азовским (2003) была показана исчерпаемость разнообразия местообитаний. Это означает, что число ниш имеет предел. Мелкие организмы воспринимают Землю как повторяющуюся мозаику местообитаний. Поэтому различия в крупном масштабе тем меньше, чем меньше размер организмов. Специальные исследования показали, что в идентичных биотопах со-

общества инфузорий литорали Северного моря и одного из тропических тихоокеанских островов не различаются, т. е. состоят из одного и того же набора видов, в тех же соотношениях. Причина заключается в разном восприятии абиоты. Это с нашей точки зрения литораль Северного моря отличается от литорали тропического острова. С точки же зрения простейшего, отличий может и не быть. У макробентоса в таких сообществах нет не только ни одного общего вида, но роды и даже семейства в значительной степени разные.

Таксономический состав и разнообразие макробентоса

В теоретической экологии широкое распространение имеет представление о том, что росту числа видов способствуют:

- стабильность условий биотопа,
- большой размер биотопа,
- большой поток энергии через биотоп,
- большое время существования экосистемы.

Все перечисленные параметры внешние по отношению к экосистеме, т. е. эта теория игнорирует влияние экосистемы на формирование видового богатства. Тем не менее, примеры, вроде бы подтверждающие данную теорию, довольно многочисленны, что позволяет формироваться точке зрения об абиотических факторах как основных, прямо и непосредственно влияющих на характеристики экосистем, в том числе и их видовое богатство. Но в некоторых случаях игнорирование биологических свойств системы приводит к совершенно несообразным прогнозам. Сравним две основные экосистемы Земли — моря и суши:

— абиотические условия в океане гораздо стабильнее, чем на суше; на суше существует значительная кратковременная изменчивость метеоусловий, называемая «погодой»; к большей части океана слово «погода» мало применимо;

— океан покрывает 71% поверхности Земли, жизнь в нём существует от поверхности до глубин в 11 км; пространство для жизни в океане в 300 раз больше, чем на суше (Thorson, 1971; Briggs, 1995);

— поскольку площадь океана в три раза больше площади суши, а основной источник энергии на Земле — Солнце, то океан получает гораздо больше энергии; к тому же океан поглощает солнечное излучение на 25–50% эффективнее, чем суша;

— многоклеточные организмы в океане существуют как минимум 800 млн. лет, тогда как на суше не более 400 млн. лет.

Казалось бы из всего выше перечисленного следует однозначный вывод о том, что число видов морских животных должно быть гораздо больше числа видов наземных. Что же наблюдается в действительности? Естественно, никто не знает точного числа видов на суше и в море. Существуют два подхода к установлению наиболее вероятного. Самый простой — математические расчёты.

Сколько видов обитает в море? Два американских гидробиолога, P. Grassle и N. Macioleak, собрав некоторое количество дночерпательных проб общей площадью 21 м² и найдя в них 798 видов многоклеточных, путём несложных математических расчётов в 1991 году (Briggs, 1995: 372) пришли к выводу, что на площади в 300 млн. км², которую занимает акватория Мирового океана с глубиной 1000 м и более, обитает около 10 млн. видов.

Аналогично, один энтомолог в 1982 году (Erwin, 1982, цит. по: Briggs, 1995: 372), на 19 экземплярах одного вида деревьев нашёл 600 видов насекомых. Далее он предположил, что в тропиках произрастает примерно 50 000 видов деревьев, отсюда на деревьях в тропических лесах обитает $600 \times 50\,000 = 30\,000\,000$ видов насекомых.

Сравнение этих данных показывает, что на суше и в море обитает примерно одинаковое количество видов, что явно неверно. С учётом же ошибки данных арифметических расчётов вообще ничего определённого сказать нельзя.

Такие странные результаты получаются из-за применения точных расчётных методов в ситуации, когда их применять нельзя. Очевидно, что прежде чем использовать мате-

матику, надо понять биологический смысл выполняемых действий. В приведённых выше примерах такого сделано не было. Расчёты производились из допущения: число видов зависит от исследованной площади линейно. Но это совсем не так. К сожалению, современное знание ситуации не позволяет определить форму такой зависимости, из чего однозначно следует невозможность определения числа видов путём расчётов. Поэтому остаётся использовать метод экспертной оценки, который при всех его недостатках, позволяет получить всё же более осмысленные цифры. По экспертным оценкам таксономистов, на суше живёт более 10–30 миллионов видов, из которых описано порядка 10%. Большой частью (90%) — это насекомые. По оценкам таксономистов, занимающихся морскими организмами, в море живёт порядка 200 тысяч видов, или на два порядка меньше, чем на суше.

Надо отметить, что данные оценки являются экспертными. У других экспертов могут быть иные мнения. Так, число видов Polychaeta, оценённое Kristian Fauchald в 15000, по нашим представлениям занижено, возможно, раз в 10: новые виды постоянно описывают даже из столь хорошо изученных регионов, как Северное море. Что же касается тропических районов, то их фауна полихет фактически не изучена: число видов полихет, известных из Индо-Малайского архипелага меньше, чем из Северного Ледовитого океана, хотя, судя по другим группам, разница должна быть на порядок. Очевидно, что чем больше экспертов, тем больше их среднее мнение соответствует реальности. Но таксономией морских организмов занимается гораздо меньше специалистов, нежели таксономией наземных, отсюда и такой разброс.

Степень различия в изученности разных таксонов можно понять, например, из того, какие факты считают достаточными для написания статьи. В териологии, орнитологии и часто в ботанике высших растений — это нахождение вида на некотором удалении от его ареала. В энтомологии и таксономии морских беспозвоночных — это описание новых для науки видов и родов, а иногда и семейств. Даже по биологическому факультету МГУ имени М.В. Ломоносова можно отметить, что наземных кафедр (зоология позвоночных,

энтомологии, высших растений, микробиологии и геоботаники) больше, чем водных (гидробиологии и ихтиологии). Заметим, что кафедры зоологии беспозвоночных и альгологии и микологии изучают как водные, так и наземные виды. Впрочем, большое число специалистов-таксономистов не всегда является положительным. Так, обыкновенная беззубка *Anodonta cygnea* была описана как отдельный вид 552 раза. С другой стороны, и один таксономист может описать довольно много видов. Рекорд принадлежит энтомологу, занимавшемуся жуками-долгоносиками Curculionidae: он описал около 1000 видов. Но тем не менее стоит отметить, что больше усилий дает более приближённый к истине результат.

Отечественный малаколог Я.И. Старобогатов (1932–2004) за 35 лет «описал (единолично и в соавторстве) в качестве новых для науки 34 подвида, 397 видов, 25 секций, 72 подрода, 103 рода, 11 триб, 55 подсемейства, 153 семейства, 92 подотряда, 43 отряда, 9 надотрядов, 13 подклассов и даже один класс» (Кафанов, 2007а: 6).

энтомологии, высших растений, микробиологии и геоботаники) больше, чем водных (гидробиологии и ихтиологии). Заметим, что кафедры зоологии беспозвоночных и альгологии и микологии изучают как водные, так и наземные виды. Впрочем, большое число специалистов-таксономистов не всегда является положительным. Так, обыкновенная беззубка *Anodonta cygnea* была описана как отдельный вид 552 раза. С другой стороны, и один таксономист может описать довольно много видов. Рекорд принадлежит энтомологу, занимавшемуся жуками-долгоносиками Curculionidae: он описал около 1000 видов. Но тем не менее стоит отметить, что больше усилий дает более приближённый к истине результат. Поэтому можно утверждать, что разница в числе видов сухопутных и морских животных существует: число видов, обитающих в море, очевидно гораздо ниже числа видов, обитающих на суше.

По-видимому, причиной такого является влияние самой экосистемы на формирование её видового богатства. Во-первых, — это размер первичных продуцентов. Если на суше макрофиты существенно крупнее подавляющего большинства видов наземных животных (более 90% — это насекомые и паукообразные), то в море картина обратная. Большие размеры макрофитов суши и сложность их строения, с одной стороны, резко увеличивают топическое разнообразие, а с другой, делают возможной специализацию на питание отдельными их частями. В море же основные первичные продуценты — планктонные водоросли — потребляются без особого разбора, зачастую как единый пищевой объект. Дифференциация тканей и органов наземных растений связана, с одной стороны, с тем, что вода и минеральные соли находятся в почве, где из-за отсутствия света невозможен

фотосинтез. С другой стороны, для поддержания фотосинтетических частей над поверхностью земли развиваются механические ткани. И, наконец, для повышения эффективности оплодотворения и расселения, формируются сложные генеративные структуры (цветок, плод). Очевидно, что в воде всё иначе: вода с растворёнными в ней солями окружает фотосинтетические органы (проводящие ткани не нужны), удельный вес макрофитов примерно тот же, что и воды (не нужно сильное развитие механических тканей). Оплодотворение и расселение легко осуществляются с помощью воды (достаточно просто устроенных генеративных структур). Из-за отсутствия тканевой дифференциации в море не развились животные с функциями насекомых-фитофагов, специализирующихся на питании отдельными частями растения, имеющими разные ткани. Так, в наземных сообществах следует выделить филлофагов (питающихся листьями), ксилофагов (древесиной), ризофагов (корнями) и т. п. В свою очередь, каждую из этих групп можно подразделить и далее, например, филлофагов на грызущих, сосущих, грызущих минёров, галлообразователей и т. п. Ничего подобного в большинстве морских сообществ не наблюдается. Лишь для экосистем коралловых рифов характерны аналогичные специализированные виды, но и тут специализация всё же не заходит столь далеко. Простота способа размножения и лёгкость переноса гамет и зигот не вызвали развития симбиоза растений и их опылителей у водорослей, более того, у водных покрытосеменных этот симбиоз исчез. Таким образом, разнообразие биотопов и ресурсов при прочих равных условиях позволяет существовать большему числу видов. Данный вывод имеет почти универсальное значение.

Очевидно, что число таксонов отражает число ниш. Самые мелкие ниши заняты одним или несколькими видами. Более крупные таксоны: например, типы, — также имеют свои ниши (адаптивную зону). При сравнении столь крупных экосистем как экосистемы моря и суши, число крупных таксонов даёт картину, противоположную получаемой при сравнении числа видов. Так число типов в море — 34, в пресных водах — 17, а на суше — только 15. Число классов в море — 73, в пресных водах — 35, на суше — 33. Таким образом, на этом таксономическом уровне гипотеза вроде бы подтверждается. Впрочем, тут возможно и другое объяснение. Несомненно, что морская биота является предковой для наземной и пресноводной. Вполне можно предположить, что приспособиться к наземным и пресноводным условиям, т. е. освоить новое адаптивное пространство, оказались способны не все высшие таксоны. Действительно, трудно, например, представить не только наземных, но и пресноводных иглокожих, которые и в распреснённых морях типа Чёрного редки.

Число видов бентоса — 200 тысяч — на два порядка больше числа видов планктона — около 2 тысяч видов (Зенкевич, 1951). Если в зоопланктоне почти половину видов составляют Сорепода, а все Arthropoda дают гораздо больше половины (61%), то в зообентосе нет таксона, столь резко преобладающего по числу видов. Рассмотрим кратко таксономический состав бентоса.

Макрофиты

К морским макрофитам относят примерно 8–8,5 тысяч видов (Блинова, 1979). Преимущественно это водоросли (сборная группа Algae, общее число видов, а не только макрофиты — 28–35 тысяч): значительная часть зелёных (отдел Chlorophyta) и почти все бурые (класс Phaeophyceae, или Fucophyceae отдела Heterokontophyta) и красные (отдел Rhodophyta) (Возжинская и др., 1971; Hoek Mann, Jahns, 1995). Для сравнения: число видов наземных растений — более 250 тыс., число видов морского и пресноводного фитопланктона — около 37 тыс.

В последние годы при рассмотрении донных сообществ всё большее внимание уделяют сине-зелёным водорослям, или цианобактериям (отдел Cyanophyta). Их скопления в виде скользких плотных корок, особенно в загрязнённых местах, бывают очень значительны, и выглядят вполне «макрофитно». Известно около 2000 видов цианобактерий, но мы не включаем их в общий счёт макрофитов, поскольку число собственно донных морских видов неизвестно.

Следует отметить, что традиционно к макрофитам относят и водоросли в сущности микроскопические: различные мелкие эпифиты, а также эндофиты, обитающие в талломах других водорослей, в хитиновых оболочках гидроидов и мшанок. Их размеры не превышают нескольких миллиметров (например, багрянка *Acrochaetium*, размеры которой составляют от 50 мкм до 3,5 мм). Тем не менее, в региональных флористических сводках и определителях они учитываются вместе с макроводорослями (Зинова, 1967; Калугина-Гутник, 1975 и др.). Вместе с тем, среди растений, традиционно считающихся микрофитами, встречаются микроскопические формы размерами до нескольких сантиметров. Например, некоторые диатомеи строят крупные донные колонии, которые даже опытный альголог не сразу отличит от нитчатых бурых водорослей (Сапожников, 2002). Таким образом, деление водорослей на макрофиты и микрофиты несколько условно и в ряде случаев обусловлено скорее традицией, чем реальными размерами.

Таблица 2.2. Число видов в разных группах морских растений.

таксон	число видов	число родов	источник
бурые водоросли	1,5–2 тыс.	265	Hoek, Mann, Jahns, 1995
красные водоросли	5–5,5 тыс.	500–600	Hoek, Mann, Jahns, 1995
зелёные макроводоросли	около 1 тыс.	более 100	Hoek, Mann, Jahns, 1995
морские травы	50–51	13	Phillips, Menez, 1988; Dawes et al., 2004
пресноводный и морской фитопланктон	около 37 тыс.		Graham L.E., Wilcox L.W., 2000

Макрозообентос

По одной из оценок (Briggs, 1999), основные таксоны включают следующее число видов:

Таблица 2.3. Число видов в разных таксонах макрозообентоса.

таксон	тыс. видов
Porifera	9
Cnidaria*	9
Plathelmintha	5
Nematoda	20
Polychaeta	15
Arthropoda	37
Decapoda	10
Amphipoda	9
Isopoda	5
Mollusca	29
Echinodermata	6
Bryozoa	15
Brachiopoda	0.4
Chaetognatha	0.01
Chordata	15
Всего	около 200

Роль разных таксонов в донных сообществах различна. Основные группы, доминирующие в них — *Bivalvia*, *Polychaeta* и *Echinodermata*. Так, в нижней сублиторали Берингова, Охотского и Японского морей эти группы дают 60–85% биомассы макрозообентоса, а в нижней сублиторали Японского моря образуют 33–80% продукции (Шунтов, 2001). Необходимо отметить, что таксономия *Bivalvia* и *Echinodermata* разработана почти исчерпывающе, и их определение лишь некоторых таксонов вызывает трудности. Напротив, даже специалистам определить *Polychaeta* очень сложно, число неизвестных науке видов, например, в наших дальневосточных морях, по моей оценке не меньше числа известных. При таком состоянии таксономии группы точное определение неспециалистом часто возможно только случайно. Местами в бентосе много *Cnidaria* (особенно характерны они для коралловых рифов), *Porifera*, *Brachiopoda*, *Crustacea*, *Gastropoda*.

* Согласно современным представлениям (Westheide, Rieger, 2004) старый тип «Coelenterata» сборный. Теперь вместо него выделяют два типа, которые считают естественными — собственно кишечнополостные, или стрекающие *Cnidaria*, и гребневики *Stenophora*.

Типы размножения

Животные

Около 70% видов морских многоклеточных имеют двухфазный жизненный цикл. В начале образуется маленькая личинка, из которой после более или менее выраженного метаморфоза развивается в несколько раз крупнее взрослая особь.

Благодаря высокой плотности воды, стадии жизненного цикла донных видов будь то яйца или личинки могут быть планктонными и переноситься течениями на далекие расстояния. А это, в свою очередь, существенно увеличивает генетический обмен между популяциями. В воде взвешена и пища, что позволяет личинкам питаться и продлевать период своего планктонного существования, хотя и не все они этим пользуются.

Продолжительность пелагической стадии варьирует от нескольких часов до нескольких месяцев. Существуют виды, личинки которых сначала развиваются за счёт желтка, а потом переходят к планктотрофному развитию. Причём соотношение этих периодов варьирует. Кроме того, имеются типы развития без пелагических стадий.

Макрозообентос имеет следующие типы личиночного развития:

- планктотрофное (пелагическое с питающейся личинкой);
- лецитотрофное (пелагическое с непитающейся личинкой);
- демерсальное (с придонной личинкой);
- внутри яйцевых капсул;
- внутри родительского организма.

Три первых типа развития можно объединить в группу развития с пелагической личинкой. Продолжительность жизни личинок в планктоне в общем прямо зависит от интенсивности их питания. Живущие долго в планктоне личинки и питаются планктоном. Планктотрофное и лецитотрофное развитие — крайние варианты градиента. Встречается пелагическое развитие, особенно часто среди ракообразных, проходящее через несколько стадий, одни из которых питаются, а другие — нет. Всё же, несмотря на некоторое перекрытие и наличие клины, можно сказать, что характер размножения бентоса отчётливо альтернативен: развитие бентоса происходит или (1) с длительно живущей пелагической личинкой, или (2) с короткоживущей плавающей стадией, а то и вовсе без неё.

Подавляющее большинство видов имеет пелагическую личинку. Чем больше количество расселяющихся особей, тем, при прочих равных, эффективнее расселение. Очевидно, что большая часть участвующих в расселении особей не найдёт подходящих условий и погибнет. Поэтому для снижения затрат в расселении обычно принимают участие организмы на стадиях, имеющих самые мелкие размеры (семена, личинки). Вероятно также, что пелагическое развитие, тем не менее, требует больших затрат на продуцирование огромного количества пелагических личинок. Данные затраты на порядок превосходят затраты на прямое развитие. Идти на эти траты имеет смысл тогда, когда, несмотря на высокую смертность личинок, связанную с длительным личиночным развитием, до размножения доживает достаточное их количество. На практике такое означает, что подходящие для донных стадий условия достаточно распространены, условия развития личинок предсказуемы, а если они питаются, то ресурсов достаточно. В тех районах, где неблагоприятные суровые условия регулярны или, что ещё хуже, нерегулярны, но повторяются часто, одной плодовитости может оказаться недостаточно, чтобы противостоять смертности. Если подходящие условия редки, то возможна ситуация, что их сможет найти недостаточное число личинок. Эта проблема не возникает у видов с короткоживущими личинками или вовсе без них, поскольку размножающиеся особи обитают в подходящих для них условиях или по крайней мере рядом с такими местами.

На больших глубинах дополнительная проблема возникает из-за низкого общего количества размножающихся глубоководных организмов. Их числа может просто не хватить для создания из пелагических личинок жизнеспособных популяций нужной плотности. Возникают также проблемы с созданием нужной концентрации половых продуктов в воде. Если условия для развития с долгоживущей пелагической личинкой не подходящие, то

наилучший выход состоит в том, чтобы каждый потомок получил больше начальной энергии. В результате у животных появляются богатые желтком яйца, а часто и поведение, связанное с заботой о потомстве. Хотя всё это и ведёт к снижению плодовитости, смертность тоже снижается, а выживаемость в итоге повышается. Поскольку сочетание таких условий варьирует по акватории Мирового океана, различна в разных районах и доля видов с долгоживущими пелагическими стадиями. По современным представлениям на тропических, субтропических и умеренных шельфах более 80% видов имеет планктонную личинку. Организмы высоких широт и больших глубин, а также литорали, особенно её верхних горизонтов на всех широтах (в т. ч. и в тропиках), напротив, обычно не имеют пелагической стадии.

Индивидуальная плодовитость обратно пропорциональна количеству запасного вещества в яйце и прямо пропорциональна размеру тела. Преимущественно непелагическое развитие имеют мелкие животные, поскольку из-за малых индивидуальных размеров они обычно не в состоянии производить достаточное количество планктотрофных яиц, чтобы делать ставку на высокую плодовитость. Вместо этого они обеспечивают меньшее число потомков лучшими шансами на выживание.

Одни виды размножаются один или несколько раз в год на протяжении ряда лет. Другие виды размножаются один раз в жизни, после чего погибают. Переходные случаи дают виды, образующие (отпочковывающие) короткоживущую половую стадию. Часто эта стадия не питается. Кроме выше перечисленных вариантов имеются и гораздо более экзотические циклы, а способы размножения могут сильно различаться у близких видов.

Примером тому может служить группа видов-двойников полихет *Platynereis dumerillii*/*P. megalops*/*P. massiliensis*. Гетеронеридные (преобразованные для размножения) самцы и самки сублиторального *P. dumerillii*, обитающего у побережья Европы (в том числе и в Северном Ледовитом океане) роятся у поверхности моря, выбрасывая гаметы непосредственно в воду, оплодотворение обязательно должно происходить в воде. У восточно-американского *P. megalops* также образуются гетеронеридные самцы и самки, но оплодотворение внутреннее. В процессе роения самец обвёртывается вокруг самки и вводит сперму своим задним концом в её рот, оплодотворение возможно только в целомической жидкости самки. Литоральный *P. massiliensis*, обитающий на юге Европы, не имеет гетеронеридных стадий. Самец проникает в трубку самки, где происходит нерест и оплодотворение, затем он съедает самку и инкубирует яйца, прогоняя над кладкой токи воды движением тела и параподий (Clark, 1977). Организм самки в результате размножения истощается гораздо сильнее, чем организм самца, поэтому съедание самки после нереста для вида более энергетически выгодно, чем съедание самца (как это описано для богомолов, которых содержали в неволе; происходит ли это в природе — неизвестно, поскольку наблюдений нет). Справедливость восстанавливается на следующий год. Этот вид — протерандрический гермафродит, и на следующий год бывшие самцы превращаются в самок, которых съедают после нереста самцы нового подрастающего поколения.

Макрофиты*

Естественное расселение макроводорослей — процесс относительно длительный. У большинства видов пропагулы распространяются от одиночного родительского растения на расстояние всего в несколько метров (2–3 у *Sargassum muticum*, до 5 м у *Macrocystis pyrifera*), максимально зафиксированное расстояние — около 60 м для яйцеклеток *Fucus* (Deysher, Norton, 1982; Zechman, Mathieson, 1985; Fletcher, Callow, 1992). В одной из первых публикаций по данной проблеме (Suto, 1950) показано, что пропагулы, независимо от типа (зиготы и зооспоры зелёной *Monostroma*, апланоспоры красных *Gelidium* и *Pterocladia*, моноспоры и карпоспоры красной *Porphyra*, антерозоиды *Sargassum* и др.), недолго (от 20 мин. до двух суток, в лаборатории — до 4–11 суток) сохраняют способность свободного плавания, реагируют на свет (положительный или отрицательный фототаксис) и оседают в зоне произрастания родителей. В спокойной воде средняя скорость оседания пропагул составляет около 0,5 (0,1–0,8) мм/сек. Лишь немногие пропагулы способны передвигаться активно (зооспоры, имеющие жгутики, их ещё называют «бродяжки») со скоростями 80–300 мкм/сек., большинство пассивно разносится прибрежными течениями, типичная скорость которых 1–10 см/сек. (Norton, 1992).

Если родительских растений много (как обычно и бывает в природе), то во время плодоношения они продуцируют облако спор, особенно если выход половых продуктов происходит во всей популяции одновременно. Распространение такого облака увеличивает дистанцию расселения, например, у *Macrocystis* она возрастает в 14 раз по сравнению с одиночным растением. Далее всего распространяются пропагулы зелёных водорослей, в пробах воды, взятых в отдалении от берега, их обычно больше, чем половых продуктов бурых и красных водорослей, даже если последние доминируют в местных донных зарослях. Это объясняется как большей плодовитостью Chlorophyta, так и тем, что более тяжёлые яйцеклетки и зиготы Phaeophyceae и Rhodophyta оседают в ближнем прибрежье. Достоверно зафиксированы нахождения пропагул *Enteromorpha* sp. (Chlorophyta) на расстоянии 35 км от ближайшей плодоносящей популяции, а ряда бурых (*Desmarestia*, *Laminaria*, *Petalonia*) и красных (*Phycodris*) — на 5 км (Norton, 1992).

Пропагулы некоторых бентосных водорослей (*Laminaria hyperborea*, *Macrocystis pyrifera*) способны ещё в толще воды развиваться в проростки, однако возможность прикрепляться к твёрдому субстрату для них не известна. Гораздо более эффективный способ расселения на большие расстояния связан со штормовым отрывом талломов и их частей. Многие водоросли имеют положительную плавучесть, которую обеспечивают или специальные органы (воздушные пузыри фукоидов), или образующиеся в процессе фотосинтеза многочисленные пузырьки кислорода (плавучие «поля» нитчатых макрофитов). Дрейфующие макрофиты могут перемещаться на гораздо большие расстояния, чем пропагулы тех же видов: например, некоторые саргассы — на 600–900 км. Плавающие талломы бореальных фукоидов *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* регулярно находят в Саргассовом море, причём они несут на себе многочисленные эпифиты. Зарегистрирована находка скопления плавающих фертильных талломов *A. nodosum* в районе экватора у западного побережья Африки; чтобы попасть туда, они должны были преодолеть как минимум 5500 км, что должно было занять около 430 суток при скорости 13 км/сутки (Ноек, 1987).

Водоросли расселяются на большие расстояния, будучи прикрепленными к каким-нибудь плавучим объ-



Рис. 2.3. *Cladophora* и *Ulva lactuca* на *Rapana venosa*.
Ориг. рисунок Н.А. Моручковой.

* раздел написан О.В. Максимовой.

ектам: бутылкам, кускам дерева, к другим водорослям. Именно таким способом заселяются вулканические острова. Более успешно расселяются, естественно, однодомные растения, для которых достаточно одного обрывка фертильного растения, чтобы образовать популяцию на новом месте.

Некоторую роль в распространении морских растений играют животные, хотя и не такую заметную, как и в наземных экосистемах. Водоросли прикрепляются к раковинам активно передвигающихся моллюсков (рис. 2.3), к панцирям ракообразных. Передвигаясь по дну, эти животные способствуют проникновению спор в плотные дерновины других водорослей, куда propagулы из воды попасть не могут. Благодаря им макроводоросли осваивают пространства рыхлых грунтов, например, в районе Анапы и в Геленджикской бухте (Чёрное море). Здесь на раковинах *Rapana venosa* (Gastropoda), *Chamelea gallina* и *Anadara inaequalis* (Bivalvia) встречены талломы 9 видов водорослей: *Ulva lactuca* и нитчаток (4 Chlorophyta, 2 Rhodophyta и 2 Phaeophyceae). Размеры отдельных талломов достигали высоты 45 см, а сухая масса составляла в среднем 1–2 г на одного моллюска. Из примерно 300 моллюсков на 1 м² 10–30 штук несли прикрепленные водоросли, при этом проективное покрытие дна этими водорослями достигало 50–100%. Их вклад в первичную продукцию биотопа можно считать значительным, особенно если учесть, что все перечисленные виды — высокопродуктивные оппортунисты.

Миграции

Регулярные массовые перемещения организмов бентоса происходят по поверхности дна, в толще грунта и путем всплывания в водную толщу, где они, подхватываемые течениями, иногда переносятся на сотни и тысячи километров. Скорость движения пелагических личинок бентоса примерно равна скоростям движения видов микро- и мезоголопланктона. Это позволяет личинкам совершать вертикальные миграции, сопоставимые с вертикальными миграциями видов зоопланктона.

Но взрослые бентические организмы способны к миграциями путём перемещения и непосредственно по дну. Моллюски *Lacuna pallidula* в Баренцевом море мигрируют для откладки яиц из литорали в сублитораль; с наступлением зимы уходят с литорали Белого моря в сублитораль годовики *Nereis virens* (Хлебович, 1963). От берегов в открытые участки моря уходят для размножения креветка *Crangon crangon*, камбала *Pleuronectes platesa*. Наиболее значительные горизонтальные миграции на грунте совершают крупные ракообразные. Для откорма из открытых частей моря к побережью мигрируют многие креветки, крабы, омары, лангусты. Рассмотрим в качестве примера миграции камчатского краба *Paralithodes camtschatica* у западных берегов Камчатки (Виноградов, 1941; Родин, 1985; Буяновский, 2004) (рис. 2.4).

Крабы зимуют на глубинах 100–250 м, а весной начинается их движение к берегу. В конце мая – начале июня крабы выходят на мелководье, на глубины 5–15 м, где происходят линька самок, спаривание, оплодотворение и нерест (Виноградов, 1941). Эти процессы у разных особей длятся с середины мая до конца июня. Линька самцов происходит в разные сроки: одна часть линяет в местах зимовки до начала движения к берегу, а другая — уже после спаривания и отхода с мелководья.

С середины июля самцы начинают отходить от берега, а самки остаются на мелководье. Одновременно начинаются и миграции вдоль берега, чаще в южном направлении. Во второй половине осени наблюдается массовый отход самок от берега и выход самцов и самок к районам зимовки. Крабы, которые летом сместились к югу, мигрируют не в старые районы, а в места зимовки южных скоплений.

Таким образом, в жизненном цикле краба имеются два вида миграций: сезонные и многолетние. Сезонные миграции совершаются поперёк изобат и проявляются в движении к берегу весной и от берега — осенью. Многолетние миграции осуществляются с севера на юг в летний период. В обратном направлении миграции краба происходят в личиночной стадии: Западнокамчатское течение переносит личинок на север в залив Шелихова, где происходят их оседание и метаморфоз.

Благодаря этим миграциям практически весь шельф и верхние отделы склона западно-камчатского побережья, от северной части залива Шелихова (60° с. ш.) до м. Лопатка (51° с. ш.), а, возможно, и южнее, у северных Курильских островов, фактически населены одной популяцией.

Сходные миграции прodelьвают американский омар, зимующий на глубинах около 180 м, и некоторые другие ракообразные. Лангусты *Panulirus argus*, совершая осенью у берегов Флориды и Багамских островов массовые миграции, образуют цепочки из сотен особей, каждая из которых держится за задний конец предыдущей (Herrnkind, 1969). Передвигаясь днём и ночью лангусты преодолевают большие расстояния (до 100 км).

Организмы морского бентоса могут мигрировать также в пресные воды. Так, китайский краб *Eriocheir sinensis* поднимается для кормежки вверх по течению рек на сотни километров, а для размножения мигрирует из рек в море.

Миграции обычно проходят между различными экосистемами, а то и биогеографическими регионами для более эффективного использования ресурсов. Выигрыш заключается в:

- питании в наиболее кормных местах;
- размножении в наиболее благоприятных местах;
- проведении периодов

между периодами питания в более холодных водах и при пониженной освещённости, первое снижает общие траты, второе — уменьшает пресс хищников;

- расселении.

Питание

По типу питания в наземных и водных экосистемах выделяют продуцентов (автотрофов) и консументов (гетеротрофов).

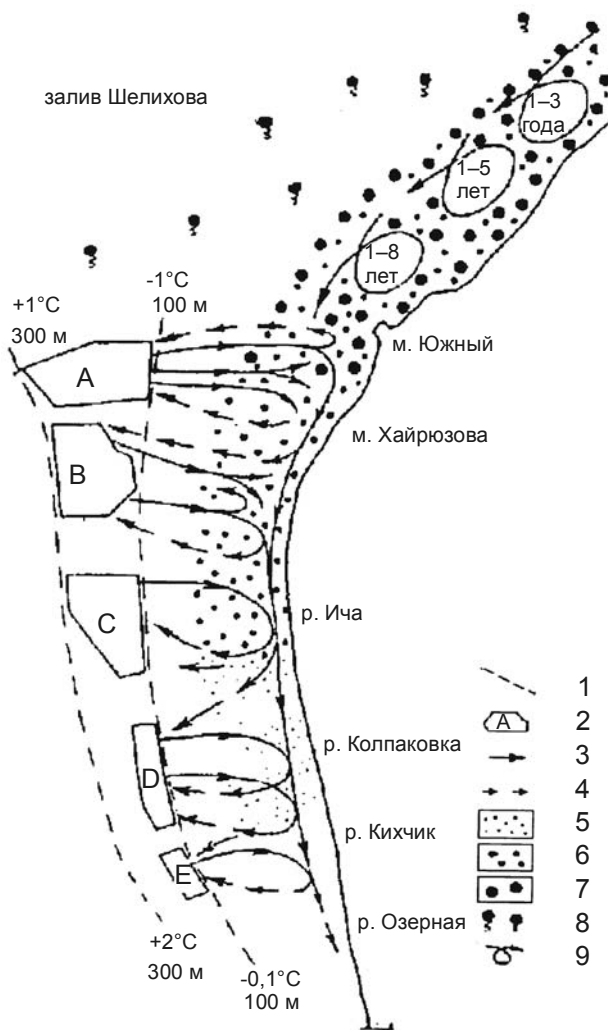


Рис. 2.4. Схема пространственной организации западно-камчатской популяции камчатского краба:

1 — изобаты и придонные температуры на зимовке краба; 2 — зимовки разных субпопуляций (обозначены буквами); 3 — весенние нерестовые миграции; 4 — осенние миграции на зимовку; 5 — зона, где пелагические личинки встречаются редко; 6 — концентрации зоэ I и II; 7 — дрейф и концентрация зоэ III и IV; 8 — зона выселения личинок; 9 — миграция молоди в возрасте 1–8 лет. По Родину (1985).

Автотрофы

В водных экосистемах, в отличие от наземных, существует два типа продуцентов — фото- и хемоавтотрофы.

Фотоавтотрофы*

Область распространения донных фотоавтотрофов — **фиталь** (Remane, 1933; цит. по: Возжинская, 1977). Первичная продукция фитали обеспечивается преимущественно водорослями, свободноживущими или симбиотическими. Свободноживущие бентические водоросли обычно прикреплены к субстрату. По характеру этого субстрата выделяют эпилитические (epilithic), прикреплённые к камням, эпипелические (epipellic) — к илу или песку, эпифитные (epiphytic) — к другим растениям, эпизойные (epizoic) — к животным. Размеры водорослей-макрофитов сопоставимы с размерами наземных растений: метры и десятки метров. Однако толщина талломов и их тканевая дифференциация невелики из-за отсутствия в них необходимости.

С увеличением глубины происходит не только быстрое уменьшение количества света, но и изменение его спектрального состава. При этом относительно больше поглощается свет красной части спектра, энергию которого использует хлорофилл. В меньшей степени вода поглощает зелёный свет, который хлорофилл не улавливает. Поэтому у многих водорослей имеются дополнительные пигменты, улавливающие свет с длиной волны, недоступной хлорофиллу. Наиболее известны в этом отношении бурые (дополнительный пигмент — фукоксантин) и красные (дополнительный пигмент — фикоэритрин) водоросли. Дополнительные фотопигменты из ксантофиллов имеют все водоросли, в том числе и зелёные, из фикобилинов — цианобактерии, красные и криптофитовые. Способность улавливать для фотосинтеза зелёную часть спектра, недоступную хлорофиллу позволяет водорослям существовать в условиях меньшей освещённости (на больших глубинах, под пологом других водорослей и т. п.).

Разная способность к усвоению энергии и отдельных частей спектра в частности приводит к тому, что теоретически компенсационная точка для водорослей с дополнительными фотопигментами расположена глубже. Следствием этого должна была бы быть соответствующая вертикальная зональность. Т. е. на мелководьях казалось бы должны преобладать зелёные водоросли, на дне более глубоких участков чаще встречаться бурые и ещё глубже — красные. Подобные утверждения встречаются в литературе (в частности, в учебниках). В действительности же, на твёрдых грунтах литорали (где освещённость максимальна) преобладают фукоиды (бурые водоросли), глубже (часто вплоть до максимальных глубин, на которых произрастают водоросли) доминируют ламинариевые (бурые водоросли). На каменистой литорали и верхней сублиторали сплошной покров часто образует *Lithothamnion* (красная водоросль). Всё же следует признать, что самые глубоководные водоросли — именно красные.

Бурые (Phaeophyceae) и красные (Rhodophyta) водоросли — преимущественно морские таксоны. В пресных водах обитают лишь несколько примитивных видов. Среди бурых — всего 3 рода, например, *Heribaudiella*, виды которой встречаются в реках с быстрым течением. Почти все пресноводные красные принадлежат к классу бангиевых (Bangiorphyceae), причём это одноклеточные и колониальные формы. Они обитают на влажной почве, стенах (например, *Porphyridium*). В более эволюционно продвинутом классе флоридеевых (Florideophyceae) пресноводные багрянки сосредоточены в порядке Nemaliales — самом примитивном из класса, включающем несколько родов, например, *Batrachospermum* (около 50 видов).

Пресноводные зелёные (Chlorophyta) более разнообразны. Среди них встречаются сложно организованные макрофиты такие, как представители класса харовые (Charophyceae). Харовые водоросли обитают и в пресных, и в морских водах, образуя настоящие заросли на рыхлых грунтах.

* раздел написан совместно с О.В. Максимовой.

Все 50 видов покрытосеменных, приспособившиеся к постоянному обитанию в морской воде (могут осушаться ненадолго только при сизигийных отливах) принадлежат к классу однодольных (Liliopsida), порядкам частуховых (Alismatales) и наядовых (Najadales). Внешне они сходны с наземной травой, поэтому их называют морские травы (seagrasses). Они обитают на подвижных грунтах (т. е. в нише, слабо освоенной водорослями-макрофитами) и реже на скалах, где они конкурируют с водорослями-макрофитами.

Пресноводные частуховые широко известны, это — стрелолист (*Sagittaria*), частуха (*Alisma*), водокрас (*Hydrocharis*), «водяная чума» элодея (*Elodea*) и любимая аквариумистами валлиснерия (*Vallisneria*). В море частуховые обитают почти исключительно в тропиках, заходя в умеренные воды лишь на юге Африки и Австралии. Кроме того, *Halophila stipulacea* в 1923 г. проникла через Суэцкий канал в Средиземное море. Морские травы представлены в данном порядке тремя родами и 14 видами одного семейства водокрасовых (Hydrocharitaceae). Это талассия, или черепашья трава (*Thalassia*, 2 вида), солелюбка (*Halophila*, 11 видов) и энгалус (*Enhalus acoroides*).

К наядовым, более известным по пресноводным представителям рода рдест (*Potamogeton*), относят 9 морских родов: пять характерны для умеренных вод (*Zostera*, *Phyllospadix*, *Heterozostera*, *Posidonia*, *Amphibolis*), четыре — для тропиков (*Halodule*, *Cymodocea*, *Syringodium*, *Thalassodendron*) (den Hartog, 1970; Phillips, Menez, 1988). Отечественные ботаники (Цвелёв, 1982) выделяют отдельные семейства морских трав: Cymodoceaceae (цимодоциевые), Zosteraceae (взморниковые) и Posidoniaceae (посидониевые). Совсем недавно к морским травам некоторые исследователи стали относить род *Ruppia*, принадлежащий к монотипичному сем. Ruppiaeeae (руппиевые), и включающий 2–3 вида (Dawes et al., 2004). *R. maritima* встречается в литоральной зоне европейских и американских морей и в солёных озёрах, но способна жить и в пресных водах.

В северном полушарии наиболее широко распространена морская трава zostera, или взморник (*Zostera*). Этот род насчитывает 12 видов (Вехов, 1992). К тому же семейству относится тихоокеанский род *Phyllospadix* (5 видов) — единственная морская трава, предпочитающая твёрдый субстрат. Огромные пространства тепловодных побережий занимают морские травы родов *Cymodocea* (4 вида), *Thalassodendron* (2 вида), *Posidonia* (5 видов) (Phillips, Menez, 1988).

Другие растения, принадлежащие к тем же порядкам, также могут обитать в морских условиях, но встречаются в основном в опреснённых биотопах. Наиболее известны рдесты (род *Potamogeton*, включающий более 100 видов, сем. Potamogetonaceae), встречающиеся и в пресных водоёмах, и в опреснённых лиманах обоих полушарий вне тропиков.

Кроме морских трав из покрытосеменных с морем связаны и галофиты, обитающие в литоральной зоне и на солёных маршах, морская вода покрывает их лишь во время прилива. Галофиты есть среди однодольных и двудольных. Из однодольных наиболее известны злаки (сем. Poaceae), образующие густые заросли на солёных маршах и в литоральной зоне (*Spartina* в Северной Америке, *Puccinellia* в Европе). Двудольные таксономически гораздо более разнообразны: они встречаются среди представителей семейств Primulaceae (первоцветные — *Glaux maritima*), Chenopodiaceae (маревые — *Salicornia europaea*), Compositae (сложноцветные — *Aster tripolium*), Juncaginaceae (ситниковидные — *Juncus*), Plantaginaceae (подорожниковые — *Plantago maritima*) и других. Галофитами являются также характерные для тропиков мангры.

Кроме макрофитов фотосинтетиками являются и микрофиты. Они обрастают твёрдые субстраты, талломы макрофитов, на рыхлых грунтах обитают на их поверхности и в самых их верхних горизонтах как в свободном, так и в прикрепленном виде. Микрофиты являются исключительно водорослями, они есть среди всех отделов, но в бентосе представлены в основном диатомеями. Суммарная продукция микрофитобентоса вполне сопоставима с продукцией макрофитобентоса. Даже продукция микроводорослей, обрастающих талломы макрофитов, остается одного порядка с продукцией самих макрофитов.

Другой тип фотосинтетиков — симбиотрофные животные. Они содержат симбиотические водоросли, обычно — динофлагелляты. Симбиотрофы есть среди губок, моллюсков (двустворчатых Cardiidae, особенно Tridacninae и гастропод) и других таксонов, но

наибольшую роль в донных сообществах играют симбиотрофные кишечнополостные. Наиболее известны герматипные кораллы, но симбиотические водоросли имеют и другие кишечнополостные. С точки зрения аутоэкологов симбиотрофные животные, конечно, беспозвоночные, а автотрофными являются их симбионты-зооксантеллы. Но для гидробиолога важнее то, что симбиотрофные животные создают органическое вещество с помощью энергии света, а не энергии уже синтезированного кем-то ранее органического вещества, т. е. они занимают нишу фотосинтетиков. То, что фотосинтез осуществляют не сами беспозвоночные, а их симбиотические водоросли, для экосистемы неважно. Особым формалистам следует вспомнить, что хлоропласты, с помощью которых растения усваивают свет, произошли от симбиотических цианобактерий. Некоторые животные используют хлоропласты съеденных растений для фотосинтеза (по мере старения хлоропластов их запас обновляется). Несущественно и то, что практически вся энергия, улавливаемая фотосинтезирующими беспозвоночными, ими же и потребляется: растения поступают так же.

Хемоавтотрофы

Ряд таксонов сделал ставку на другой тип симбиотрофии — использование в качестве источника энергии симбиотических хемоавтотрофных бактерий, окисляющих различные соединения. Иногда различают хемотрофы — организмы, получающие энергию от окисления неорганических веществ, и хемоорганотрофы — организмы, получающие энергию от окисления органических или неорганических веществ, образовавшихся в результате разложения живых организмов. В действительности различия в источнике окисляемых соединений для самих организмов несущественны, важен лишь их химический состав. Одни и те же химические соединения могут как образовываться в результате разложения органики, так и происходить из пород мантии. Например, сероводород или метан могут происходить из пород мантии или образовываться в результате метаморфоза органики осадков, разложения трупа кита или содержимого трюмов затонувшего сухогруза, перевозившего зерно. Поэтому такое подразделение, возможно существенное для гидрохимиков и геологов, для биологов неинформативно и здесь не использовано. Виды, имеющие симбиотические хемоавтотрофные бактерии, известны среди кольчатых червей (погонофоры и полихеты), моллюсков (двустворчатые и брюхоногие), ракообразных (креветки и морские утки) и других групп.

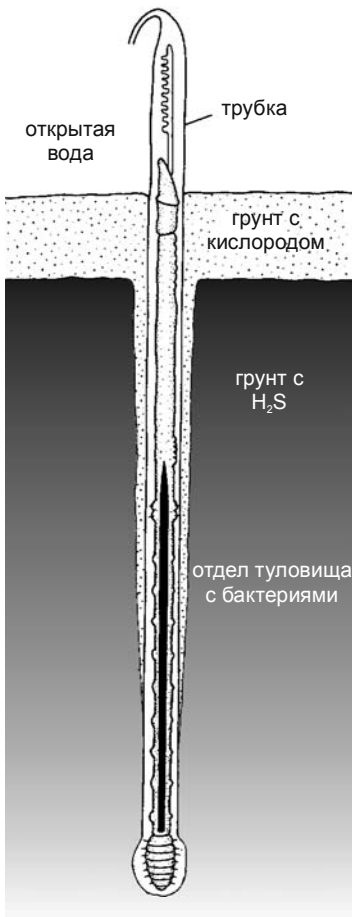


Рис. 2.5. Схематическое изображение погонофоры (*Perviatia*) в грунте. По Southward и др. (1986) из Purschke (2007).

Погонофоры

Все погонофоры полностью лишены пищеварительной системы и являются поэтому облигатными симбиотрофами. Из примерно 150 видов лишь шесть видов отряда *Tevniida* (включающего всего восемь видов) населяют твёрдые грунты, все остальные погонофоры — обитатели рыхлых грунтов. Таксон в целом широко распространён в океане. Шесть видов, обитающих на твёрдых грунтах, живут на востоке и юго-западе Тихого океана. Отдельные погонофоры встречаются на мелководьях (до 25 м), но большая часть видов обитает на больших глубинах (до 10000 м).

Вначале, когда погонофоры обнаружили, посчитали их за полихет. Затем по мере роста интереса к ним ранг повышали, вплоть до типа. Однако в настоящее

время вновь получает распространение точка зрения на погонофор, как подразделение полихет (Fauchald, Rose, 1997). Поскольку полихеты — класс, ранг погонофор становится, таким образом, не выше подкласса, а вестиментифер — не выше отряда, возможно даже семейства. Наиболее распространено мнение о сближении погонофор с полихетами отряда *Serpulomorpha*. Это, по-видимому, связано с тем, что второй из ставших известным вид погонофор был описан как представитель данного отряда. Аргументация основывается на нахождении сходства в строении щетинок и наличии ротовых щупалец. Аргументы за принадлежность погонофор к полихетам на основе весьма сомнительных гомологий с *Serpulomorpha* меня не убеждают, хотя систематикой полихет занимаюсь более 30 лет. Гораздо более сходны крючковидные щетинки погонофор и *Chaetopteridae*, много у них общего и в других признаках, в частности их трубки часто практически невозможно различить, виды *Spiochaetopterus* имеют пару длинных ротовых щупалец. Вполне возможно, что некоторые *Chaetopteridae*, в частности, *Spiochaetopterus*, питаются сходно с погонофорами, тем более, что они образуют иногда смешанные поселения. Однако *Chaetopteridae* почему-то никогда не рассматривают как сестринскую группу. Гораздо обоснованней кажется точка зрения, когда погонофор считают таксоном, эквивалентным по рангу полихетам и входящим вместе с ними в тип кольчатых червей (Westheide, 2004). Вполне возможно, что кроме симбиотрофных видов к этому таксону принадлежат и относимые обычно к полихетам *Oweniidae*. Впрочем, для гидробиолога данный вопрос значения не имеет тем более, что критерии, по которым решают тип ли это или семейство, весьма расплывчаты и субъективны.

Симбиотические бактерии в теле погонофор располагаются в так называемой трофосоме. Строение трофосомы различно у *Perviate* и *Obturata*. Ткань трофосомы рыхлая, высоко специализированная, вся пронизана кровеносными сосудами и хорошо снабжается O_2 , CO_2 , H_2S и метаном, в которых нуждаются симбионты. Источником энергии для фиксации CO_2 у симбионтов обычно является сульфид, реже — метан. Так как H_2S токсичен и в присутствии кислорода сразу окисляется, снабжение симбионтов происходит комплексно: гемоглобин обратимо, с высоким сродством связывает и сульфид, и кислород. У *Perviate* трубка состоит из бета-хитина и склеротизирована протеинами. Она пропускает многие вещества, растворённые в воде, такие, как газы, соли, дикарбоновые и аминокислоты. Трубка *Perviate* погружена в грунт полностью или почти полностью. У *Obturata* трубка покрыта твёрдыми частицами и, по всей видимости, представляет собой непреодолимый барьер для растворённых в воде веществ, так что обмен веществами должен происходить в отделе мягкого тела, который выдвигается из трубки. Трубка одних видов погружена в рыхлый грунт, других — прикреплена к твёрдым субстратам поблизости от выхода вод, обогащённых сульфидами или метаном. Как проходит транспортировка органических веществ из бактерий, ещё не до конца ясно: они либо выводятся из бактериальных клеток, либо погонофоры переваривают бактерии внутриклеточно (Purschke, 2007).

Полихеты *Alvinellidae*

У *Alvinellidae* имеются особые выросты поверхности тела, в которых находятся симбиотические бактерии. Предполагают, что червь, постоянно аэрируя трубку, снабжает сульфид-ионом и кислородом симбиотические бактерии. Кислород бактерии получают также из густой сети капилляров кровеносной системы полихеты на поверхности тела в местах расположения выростов с бактериями. Кровь обогащается кислородом в хорошо развитых перистых жабрах; сходные по относительному размеру и строению жабры имеют некоторые виды *Phyllocomus* (*Ampharetidae*). *Alvinellidae* имеют хорошо развитую пищеварительную систему и, как и близкие *Ampharetidae* и *Terebellidae*, способны ротовыми щупальцами собирать детрит с поверхности. Питание путём фильтрации жабрами (кото-

Хороший вид — это то, что хороший таксономист считает таковым.

Общеизвестное правило

Следствия Азовского:

Хороший род — это то, что по крайней мере два хороших таксономиста считают таковым.

Для существования семейства необходимо согласие по крайней мере трёх таксономистов.

Число полезных высших таксонов всегда ограничено.

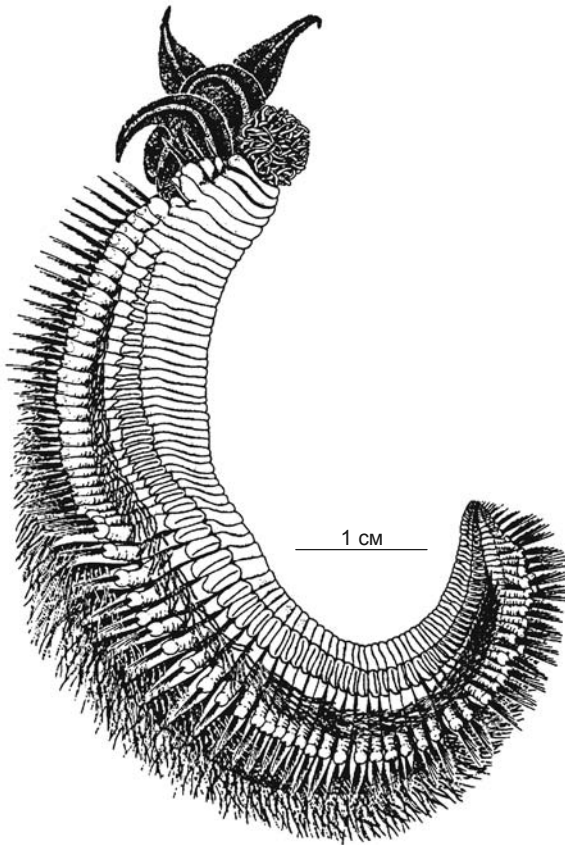


Рис. 2.6. Внешний вид «помпейского червя» *Alvinella pompejana*. По Desbroyeres, Laubier (1980).

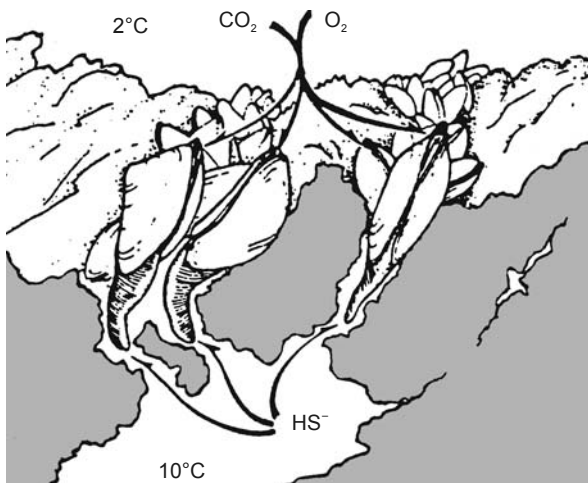


Рис. 2.7. Схема расположения *Calyptogeno magna* в грунте. По Arp et al. (1984).

рое некоторые авторы предполагают у Alvinellidae) я считаю маловероятным.

Двустворчатые моллюски

Симбиотические бактерии расположены всегда в жабрах, по-видимому, все моллюски с симбиотическими бактериями способны и к питанию за счёт фильтрации воды. Среди двустворчатых моллюсков симбиотрофия возникла неоднократно, первоначально, несомненно, вне глубоководных сообществ хемобиоса. Виды одной ветви симбиотрофных двустворок (*Solemyidae*, *Lucinidae* и *Thyasiridae*) широко распространены в океане и обитают преимущественно вне связи с глубоководными хемоавтотрофными сообществами. Сульфиды, энергию окисления которых используют симбиотические бактерии моллюсков, они получают по ходам, идущим в восстановленный слой грунта (он имеется везде на рыхлых грунтах). Кислород они получают с поверхности (рис. 2.8). Судя по тому, что у некоторых двустворок (например, *Solemya*) кишечник редуцирован, симбиоз этой ветви развился достаточно давно. Другая ветвь симбиотрофных моллюсков включает виды, обитающие исключительно в глубоководных хемоавтотрофных сообществах, сюда относятся все *Vesicomidae* и некоторые *Mytilidae*. *Vesicomidae* обитают на рыхлых грунтах, через их ногу, погруженную в грунт, сульфид- и тиосульфат-ионы попадают в плазму крови, которая транспортирует их к жабрам (рис. 2.7). Для транспорта токсичного сероводорода кровь *Calyptogeno magna* (*Vesicomidae*) содержит цинк-содержащий белок. Имеются данные о том, что симбионты *Vesicomidae* способны использовать и энергию окисления метана. У *Mytilidae*, прикрепляющихся к твёрдым

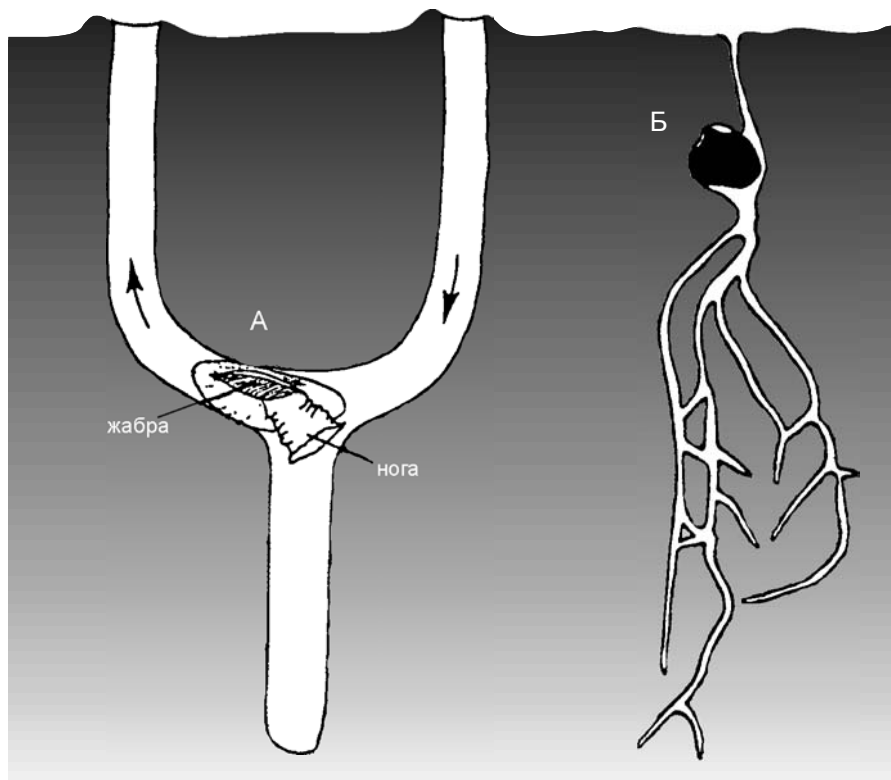


Рис. 2.8. Схема положения в грунте Solemyidae (А) и *Thyasira flexuosa* (Б). По Fisher (1990). Толщина изображённого грунта примерно 0,5 м.

грунтам, сульфид- и тиосульфат-ионы, как и кислород, поступают из воды через жабры. Все двустворчатые моллюски, по-видимому, способны переваривать своих эндосимбионтов. Несомненно также, что усваивают и их прижизненные выделения органики (Крылова, 2002). В свою очередь эндосимбионты, вероятно, способны утилизировать часть отходов жизнедеятельности хозяев, например, ионы аммония. Недавно проведённый анализ генома симбиотических бактерий *C. magnifica* (Newton et al., 2007) показывает, что симбиоз развился сравнительно недавно. Их геном ещё содержит всю необходимую информацию для жизни вне хозяина (у бактерий, вступивших в симбиоз давно, утрачивается не используемая информация, например, о сигнальных и регуляторных белках, поскольку условия внутри хозяина весьма постоянны).

Брюхоногие моллюски

Для некоторых видов Lepetodrilidae и Provannidae показано наличие в тканях жабр симбионтов, которые используют энергию окисления как соединений серы, так и метана. Все виды с симбиотическими бактериями, должно быть, способны и к питанию оброслом твёрдых субстратов (Москалёв, 2002б).

Креветки

У наиболее специализированного вида — *Rimicaris exoculata* — симбиотические бактерии составляют основу питания. У этой креветки экзоподиты максилл II и максилл-липедов I сильно увеличены и густо покрыты мягкими щетинками, к которым прикрепляются симбиотические бактерии. Вздутия по бокам карапакса образуют продольные «жаберные камеры». Стенки полостей данных камер покрыты нитями симбиотических бактерий (рис. 2.9А). Креветки соскабливают бактерий клешнями переоподов I, имеющими форму ковш. Из этого ковш креветка достаёт бактерий, по-видимому, с помощью имеющих форму щётки эндоподитов максилл-липедов I. Прочие креветки гидротерм не столь

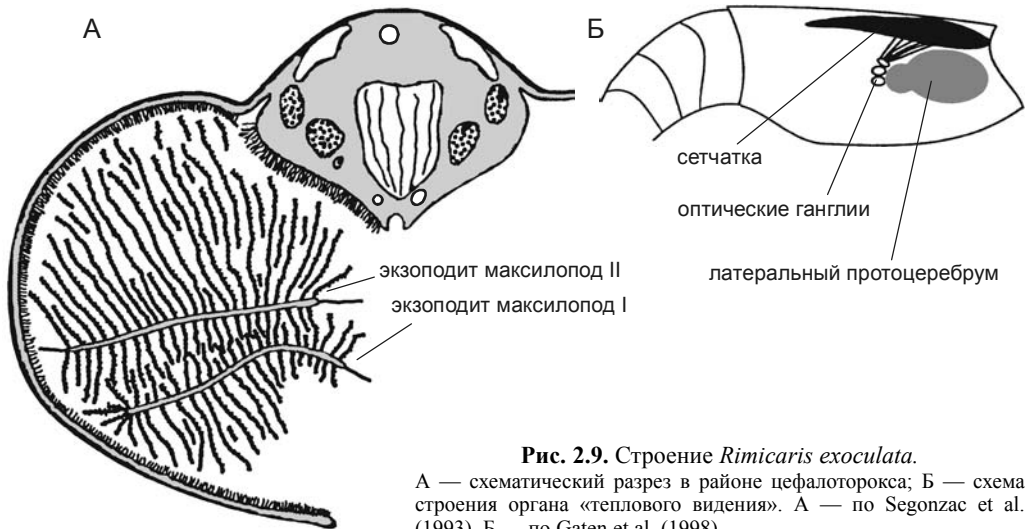


Рис. 2.9. Строение *Rimicaris exoculata*.

А — схематический разрез в районе цефалоторакса; Б — схема строения органа «теплого видения». А — по Segonzac et al. (1993), Б — по Gaten et al. (1998).

специализированы, и в их питании большую роль играют другие источники пищи. Для симбиотических бактерий оптимальны температура 20–30°C и одновременное присутствие в воде кислорода и сероводорода. Вода, содержащая сероводород, поступает из гидротермальных источников, быстро смешивается с окружающей гидротермы водой, при этом она насыщается кислородом, её температура и содержание сероводорода быстро падают. Поэтому оптимальные для роста симбиотических бактерий условия наблюдаются в узкой зоне вокруг горячих источников. Чтобы постоянно находиться в этой зоне, креветки вынуждены постоянно перемещаться, контролируя своё положение. Для такого у них эволюционно сформировался орган «теплого видения» на основе обычных глаз, наиболее специализированный у *Rimicaris exoculata* (рис. 2.9Б) (Верещака, Гебрук, 2002).

Усоногие

На удлинённых щетинках грудных ножек морских уток *Neolepas* sp. были обнаружены нитчатые серные бактерии, подобные таковым у *Rimicaris exoculata*. Предполагают, что это свидетельствует о симбиотрофном питании (Гебрук и др., 1992). Уточка соскабливает бактерий, вероятно, циррами.

Хемосимбиотрофы известны и среди других групп, например, олигохеты *Inanidrilus leukodermatus* (принадлежит к тем же Tubificidae, что и известный аквариумистам трубочник) длиной до 20 мм. Они найдены на литорали Бермуд. Питаются исключительно симбиотрофно, поскольку не имеют ни ротового отверстия, ни кишечника.

Гетеротрофы

Фитофаги и скоблильщики

Некоторые Polychaeta, ракообразные, морские ежи и рыбы потребляют макрофиты непосредственно. Но таких организмов немного, большая часть продукции макрофитов превращается в детрит. Существуют данные, что оброст макрофитов и детрит, образующийся при разложении талломов, даже более питателен, чем сами талломы. Во всяком случае, организмов, соскабливающих оброст с талломов, довольно много. Таковы многие Gastropoda, Loricata, Polychaeta. Сюда же следует отнести и многих морских звёзд с биологией, сходной с обычной в Приморье *Patiria pectinifera*, т. е. питающихся путём выворачивания желудка и переваривания всего, что он накрывает. Подробнее фитофаги и их роль в сообществах разобраны в следующей главе при рассмотрении сообществ макрофитов.

Как скоблильщики, так и фитофаги ограничены в своём распространении фиталью. Площадь донных сообществ, в которых первичную продукцию потребляют непосредственно, составляет не более 5% от суммарной площади дна Мирового океана. Т. е. непосредственное потребление первичной продукции, создаваемой внутри сообщества, на большей части поверхности морского дна существенной роли не играет. Классические же представления о сообществе (продуцент – консумент – редуцент) основано на наземных сообществах и отчасти на сообществах пелагиали и пресных вод. Большая часть донных сообществ океана отлична от них отсутствием блока первичных продуцентов. Но сообщества, занимающие 95% морского дна, существуют исключительно за счёт потребления детрита. Из-за отсутствия в их составе продуцентов, такие сообщества часто считают неполноценными. На мой взгляд, это связано с применением субъективных критериев для классификации. Для функционирования сообщества необходим поток энергии. Форма же данной энергии не столь существенна, и её изменение может слабо или вовсе никак не повлиять на сообщество. Например, источник энергии сообщества мидий в обрастании в открытом море — преимущественно фитопланктон, при перемещении обросшего субстрата в эстуарий то же сообщество переходит на питание детритом, приносимым рекой. Принципиальное, казалось бы, изменение источника энергии для сообщества слабо или вовсе никак не отражается на его функционировании. Это связано с тем, что изменения кому-то (т. е. субъективно) кажущиеся принципиальными, на самом деле, с точки зрения объекта (т. е. объективно) не существенны. Поэтому считать донные сообщества, в состав которых не входят первичные продуценты, неполноценными — неправильно.

Различают два основных способа потребления детрита и мелких водорослей, если они попадают: фильтрация воды и потребление органического вещества осадков. Соответственно различают две основные трофические группы: фильтраторы и детритофаги (собирающие детритофаги и грунтоеды = безвыборочные детритофаги-глоталыщики). Детрит накапливается в количестве, достаточном для удовлетворения потребностей детритофагов, в осадках более мелких, чем крупные пески. В тропических районах, особенно в лагунах коралловых рифов, детритофаги питаются и на крупнозернистых песках, но там основным источником пищи являются водоросли, обитающие на поверхности грунта.

Необходимо отметить, что организмы, фильтрующие толщу воды, отфильтровывают из неё как планктон, так и детрит, причём роль детрита может быть весьма существенна и составлять половину рациона и даже более. С другой стороны, многие детритофаги, особенно собирающие, в той или иной степени способны к фильтрации, т. е. это разделение не абсолютно: оно указывает лишь на преобладающий источник энергии. Пищевая ценность детрита в значительной степени обусловлена сидящими на нём бактериями.

На малых глубинах основной источник детрита — макрофиты. За пределами прибрежной зоны — фотосинтетическая продукция планктона вышележащих слоёв воды. На мелководье, особенно в прибрежных водных массах, бентос потребляет детрит непосредственно. На больших глубинах детрит попадает на дно, обычно пройдя по цепи питания через планктон, а не как непосредственно «дождь трупов». «Дождь трупов» может быть существенным источником энергии лишь в местах, где в фотическом слое развивается высокопродуктивные несбалансированные сообщества. Так, в морях Уэдделла и Скотта остатки эуфаузиид, развивающихся в антарктической конвергенции, в питании офиур составляют 90–100% даже за пределами шельфа (Соколова, 1993).

Фильтраторы

Все фильтраторы питаются, улавливая планктон и детрит из толщи воды. Одни фильтраторы просто сидят, открыв рот и расправив ловчий аппарат, и ждут, когда в него попадёт пища. Это так называемые пассивные фильтраторы. К ним относят Cnidaria, мшанок, ветвистых офиур, часть голотурий (*Dendrochirotida*), некоторых полихет (*Sabellidae*, *Serpulidae*). Другие двигают своими частями, перемещая их относительно воды, — некоторые полихеты и офиуры. Многие фильтраторы затрачивают дополнительные усилия, создавая ток воды, проходящий через фильтрующий аппарат, — *Porifera*, *Bivalvia*, *Cirripedia*, *Brachiopoda*, *Tunicata*.

Фильтрация часто сопровождается выделением слизи, коагулирующей взвесь, иногда весь фильтрационный аппарат образован слизью.

Отфильтрованные частицы фильтраторы перед потреблением сортируют: съедобные поглощают, а несъедобные выделяют часто в виде оформленных частиц — псевдофекалий. Если во взвеси слишком много несъедобных частиц, фильтрация прекращается и лишь изредка возобновляется для оценки текущей ситуации. Различия в способности к сортировке съедобных и несъедобных частиц могут определять судьбу таксонов. Так, пресноводная жемчужница *Margaritana margaritifera* в историческое время обитала в оз. Ильмень и реках Валдайской возвышенности. После сельскохозяйственного освоения (сведения лесов) водосборного бассейна в реках увеличилось количество взвеси, и жемчужница вымерла, тогда как перловицы и беззубки по-прежнему там обитают.

Другой пример касается судьбы классов Brachiopoda и Bivalvia (Зезина, 1987). Большая часть видов, относящихся к этим классам, — фильтраторы. Двустворчатые моллюски фильтруют жабрами, а брахиоподы — лофофором. Строение жабр и лофофора довольно сходно. Функциональное различие фильтрационного аппарата представителей двух классов заключается в том, что у Brachiopoda разделение входящего и выходящего потока менее совершенно, а скрепление щупалец лофофора между собой менее прочно, чем у срастающихся жаберных лопастей Bivalvia. Поэтому Brachiopoda достигают меньшей разности давления входящего и выходящего потока, что приводит к меньшим скоростям фильтрации и/или к менее тонкой фильтрации. Но самое главное различие фильтрационных аппаратов Bivalvia и Brachiopoda в гораздо меньшей способности брахиопод к сортировке поступающего с водой сестона и выведению непригодных для пищи объектов. В палеозое брахиоподы и двустворчатые моллюски сосуществовали. Брахиоподы занимали нишу фильтраторов, а двустворчатые моллюски — детритофагов. Питание детритом осадков привело к развитию у двустворчатых моллюсков более совершенной способности к сортировке пищевых и непищевых частиц, что, судя по дальнейшему развитию событий, можно рассматривать как преадаптацию. Брахиоподы же не были способны питаться сестоном с большим количеством примеси непищевых частиц. У замковых брахиопод даже нет анального отверстия и дефекация происходит через рот. На рубеже палеозоя и мезозоя произошла резкая смена морской биоты, вызванная, возможно, резким уменьшением площади шельфа. Эта смена захватила и фитопланктон. В нём появились группы водорослей, имеющие толстостенные наружные створки (диатомовые, кокколитофориды, динофлагелляты), которые брахиоподы воспринимали не как объект питания, а как минеральную взвесь. Поэтому они перешли к питанию продуктами распада нового фитопланктона в районах, где самих водорослей было мало, т. е. за пределами фотической зоны часто на материковом склоне. В результате появились недоиспользуемые ресурсы (опустевшая ниша), что позволило Bivalvia дать адаптивную радиацию и стать основными фильтраторами морских экосистем.

Фильтрационные способности фильтраторов весьма велики, причём не только у двустворчатых моллюсков. Так, губка объёмом около 1 л способна профильтровать вдесятеро больший объём всего за 10 секунд!

Процесс фильтрации обычно сопряжён с дыханием, поскольку при использовании мускулатуры для прокачки воды всегда развиваются фильтрующие аппараты.

Поскольку источник детрита расположен над дном, те животные, которые улавливают его в более удалённых от дна слоях воды, находятся в выигрышном положении. Фактически тут наблюдается аналогия с растениями, конкурирующими за свет. Как и у растений, приподнимающих свой фотосинтетический аппарат над субстратом, у фильтраторов наблюдается тенденция приподнять ловчий аппарат, поставляющий энергию. Поэтому в эволюции жизненной формы фильтраторов имеется тенденция поднять фильтрационный аппарат как можно выше над дном. Но есть и отличия. У наземных растений одновременно необходимыми являются корни и листья, т. е. самые нижние и самые верхние части организма связаны активным транспортом воды и питательных веществ от корней к фотосинтезирующим органам и синтезированной органики — в обратном направлении. У фильтраторов, как и у водорослей-макрофитов, нижняя часть служит только для прикреп-

ления, поэтому организму незачем развивать столь мощную корневую систему и стебель. Но отсутствие мощной корневой системы ослабляет его прикрепление. В результате любые факторы, воздействующие на место прикрепления, отрицательно влияют на развитие фильтраторов, имеющих фильтрационный аппарат, размещённый на длинном стебле, прикреплённом к грунту. Высокое положение фильтрационного аппарата требует прочного прикрепления к грунту. Это обеспечивается двумя путями: или прочным прикреплением к твёрдому субстрату (камням, скалам), или развитием «корней», крепящих организм в мягком грунте. В последнем случае возникает проблема сохранности «корневой системы». Любые организмы, перемещающие грунт, одновременно в той или иной степени снижают эффективность «корней». К таким организмам относятся питающиеся в толще грунта, строящие норы и ходы для укрытия, а также хищники, достающие эти организмы из толщи грунта. Такие виды получают всё большее распространение и развитие, начиная с мезозоя. Поэтому в эволюции жизненной формы фильтраторов взаимодействуют две тенденции: стремление поднять фильтрационный аппарат как можно выше над дном и защитить «корни» от повреждающего действия факторов, перемещающих грунт (течения, хищники, обитатели грунта). Эта защита реализуется созданием более крепкого прикрепления обычно с участием карбоната кальция. Включения карбоната кальция (скелет, раковина и т. п.) существенно утяжеляют организм и делают его подверженным засыпанию грунтом. Одной из магистральных линий борьбы с этим является строительство рифов. В результате взаимодействия всех перечисленных факторов роль фильтраторов, развивающих мощную корневую систему в донных сообществах палеозоя была выше, чем позднее. В настоящее время фильтраторы, поднимающие свой фильтрационный аппарат высоко над грунтом развиты в двух биотопах: на жёстком грунте, прочность которого делает невозможным его перемещение, и на больших глубинах, где животные, перемещающие грунт, не столь многочисленны. На рыхлых грунтах на глубинах шельфа фильтраторы прячутся в толщу грунта или лежат на его поверхности, но не приподнимаются сами над дном, хотя могут поднимать свой фильтрационный аппарат весьма высоко.

Другая проблема, с которой сталкиваются фильтраторы: накопление отходов (фекалий и псевдофекалий). Чем более эффективно они фильтруют, тем больше накапливается отходов. Большое количество отходов способно «похоронить» фильтратора. Заиление мидиевых и устричных банок — весьма распространённое явление. Избежать вредного влияния накопления отходов (заиления) можно несколькими способами:

— Поселяясь в местах с очень быстрым течением, уносящим накапливающиеся отходы. Вместе с отходами течение уносит и мелкие фракции грунта, в результате дно в таких местах скалистое или покрыто крупными камнями, к которым и крепятся фильтраторы.

— Обитая на больших глубинах, где накопление отходов не столь актуально из-за значительно более низкого потока сестона, скорости накопления отходов и скорости общего метаболизма.

— Строя рифы — органогенные конструкции, скорость роста которых выше скорости накопления отходов. Подробнее рифы рассмотрены в следующей главе.

Современных фильтраторов можно разделить на три группы: эпифауны твёрдых грунтов, эпифауны рыхлых грунтов больших глубин и инфауны.

Фильтраторы эпифауны твёрдых грунтов

Общая характеристика. Прикреплены к субстрату, населяют преимущественно каменные грунты, скалы и т. п., а также смешанные грунты, где прикрепляются к тем же субстратам: крупным валунам, камням и т. п., а также различным искусственным субстратам (молы, сваи, буи, корабли и т. п.). Большинство из них не способны к передвижению, поэтому фильтраторов эпифауны жёстких грунтов иногда называют неподвижными фильтраторами. Это название лучше не употреблять, поскольку некоторые из них способны к передвижению. Области обильного развития фильтраторов эпифауны расположены в местах стыка вод различного происхождения, повышенной гидродинамики, обильного развития пелагической жизни, повышенного содержания взвеси в придонных водах, хорошей аэрации. Для отдельных групп, особенно входящих в состав сообществ тропических

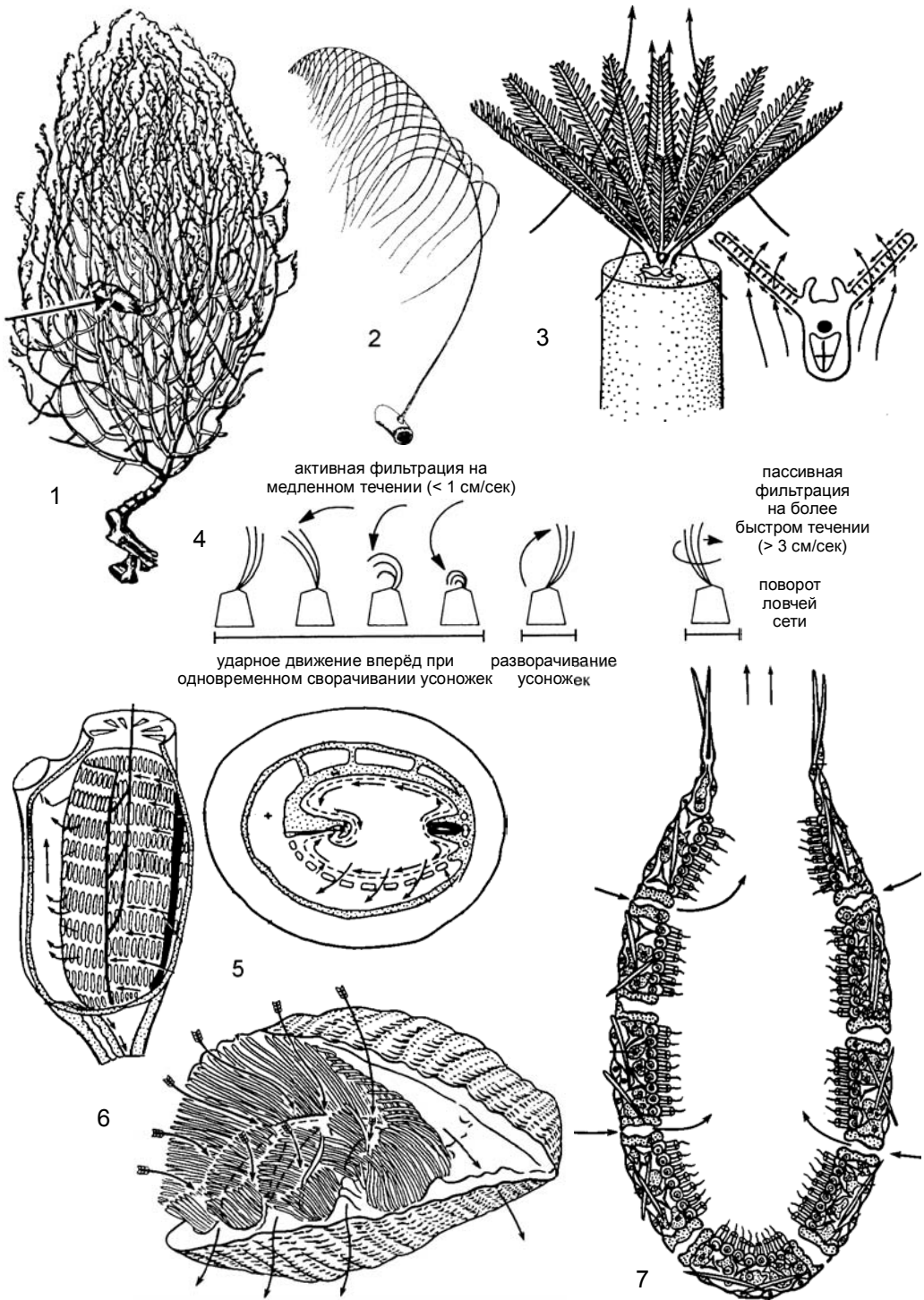


Рис. 2.10. Фильтраторы эпифауны твёрдых грунтов.

1 — *Gorgonaria* с эпифитной актинией (указана стрелкой); 2 — *Anthipataria* (чёрный коралл); 3 — полихета отряда *Serpulomorpha*; 4 — схематическое изображение движения усоножек у усоножного рака *Semibalanus balanoides* при добывании пищи; 5 — асцидия (продольный и поперечный разрезы); 6 — брахиопода; 7 — губка. Стрелки — направление тока воды. По разным авторам.

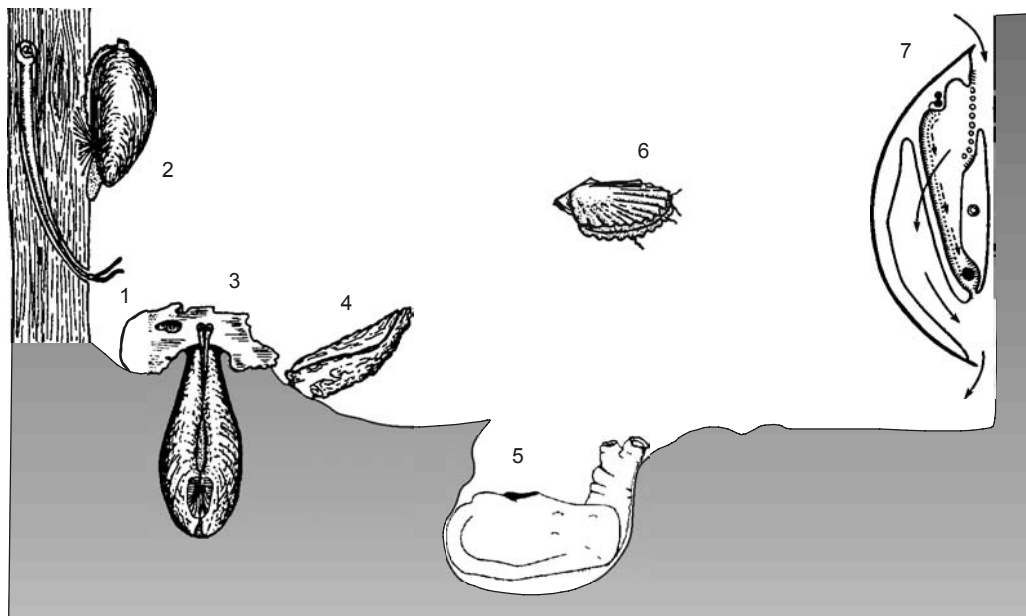


Рис. 2.11. Фильтраторы эпифауны твёрдых грунтов.

1–7 — двустворчатые моллюски: 1 — корабельный червь *Teredo*; 2 — мидия *Mytilus*; 3 — *Pholas*; 4 — устрица *Ostrea*; 5 — *Hyatella*; 6 — гребешок Pectinidae; 7 — брюхоногий моллюск *Crepidula* (продольный разрез). Стрелки — направление тока воды. По разным авторам.

мелководных коралловых рифов, характерно дополнительное развитие фотосинтетического питания: герматипные кораллы, двустворчатые моллюски Tridacninae, губки и др. Фотосинтез осуществляют симбиотические водоросли. С помощью фотосинтеза многие из таких видов способны в значительной степени или даже полностью покрывать свои энергетические потребности. Фильтрация в таких случаях осуществляется для получения биогенов.

Таксономический состав. Прикрепленные Bivalvia (большинство Anysomyaria, Niatellidae), некоторые Gastropoda (*Crepidula*) и Brachiopoda фильтруют, создавая ток воды, проходящий через жабры, Cirripedia — конечностями, активно двигающимися или пассивно распротёртыми, Bryozoa, Tunicata — прогоняя ток воды через ловчую сеть, офиуры (особенно ветвистые), Crinoidea и полихеты (*Serpulomorpha* и некоторые Terebellidae) — с помощью распротёртых лучей или щупалец, часть голотурий (*Dendrochirogida*) — ротовыми щупальцами, Porifera — прогоняя ток воды через систему каналов, пронизывающих тело, Cnidaria — щупальцами и слизистыми тяжами, которые потом съедают вместе с застрявшими в них организмами.

Фильтраторы эпифауны рыхлых грунтов

Общая характеристика. При фильтрации используют существующий ток воды, поскольку малая скорость приноса новой пищи (из-за низкой гидродинамики) делает активную фильтрацию энергетически невыгодной. Обитают на рыхлых грунтах, где нет быстрых течений. Особенно характерны для больших глубин. Для того, чтобы закрепиться в мягком грунте и поднять свой фильтрующий аппарат над ним, многие развивают корнеподобные образования и более или менее длинный стебель, на котором расположен фильтрационный аппарат по типу ловчих сетей. Эти две особенности морфологии, определяемые сходной биологией, составляют и их внешнее конвергентное сходство.

Таксономический состав. Porifera, Coelenterata, Bryozoa, *Serpulomorpha*, морские звёзды *Brisingidae*, стебельчатые Crinoidea, некоторые *Balanomorpha*. Последние избегают

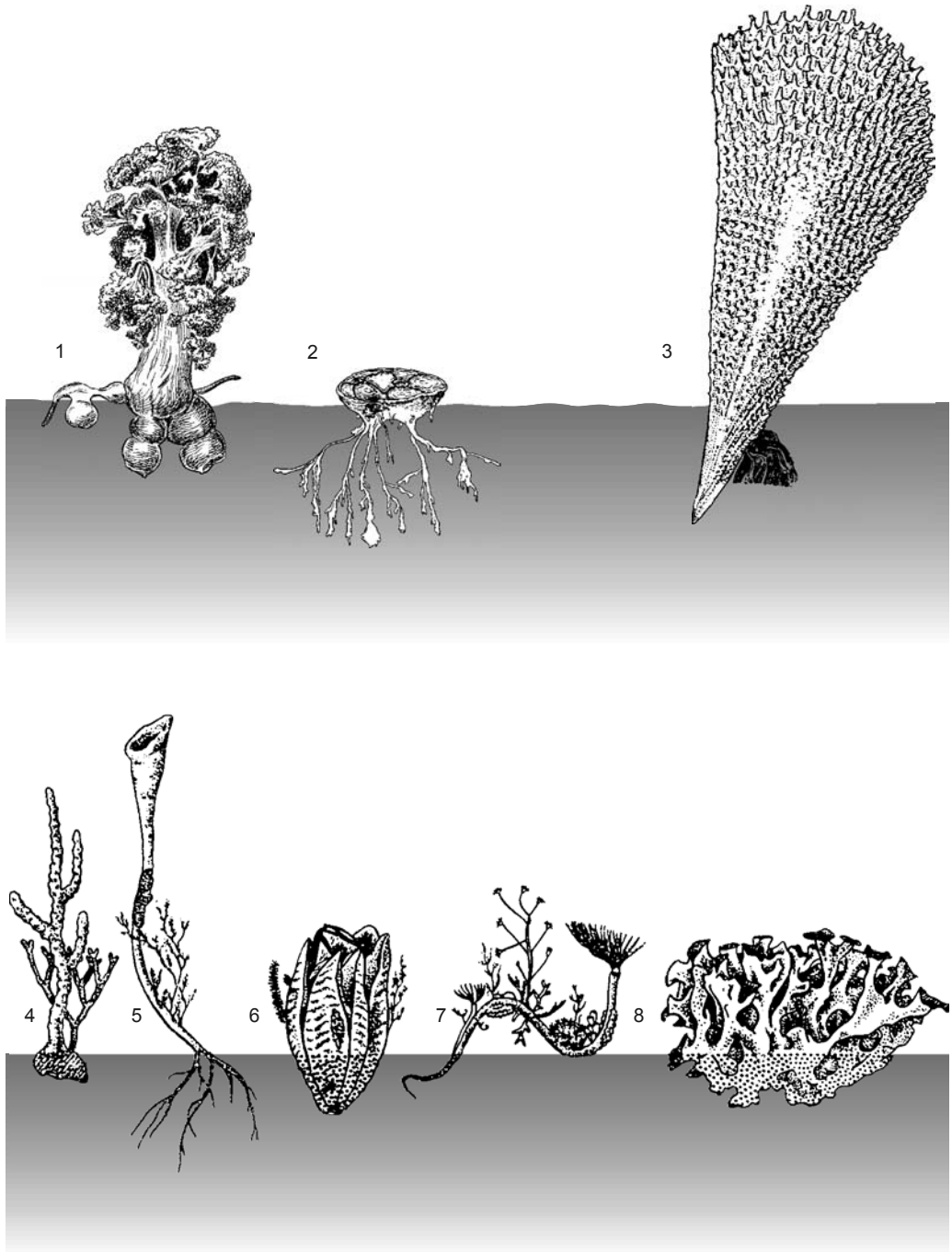


Рис. 2.12. Фильтраторы эпифауны рыхлых грунтов.

1 — Alcyonaria (*Eunephthya*); 2 — губка; 3 — двустворчатый моллюск *Pinna nobilis*; 4 — гидрокоралл *Errinopora stylifera*; 5 — *Myrionozoum* sp.; 6 — *Balanus evermanni*; 7 — полихета Sabellidae, обросшая гидроидами, мшанками и мелкими Sabellidae; 8 — мшанка *Smitina jeffreysii*. По: 1 — Зацепин (1948); 3 — Riedl (1983), остальное — Зенкевич (1970).

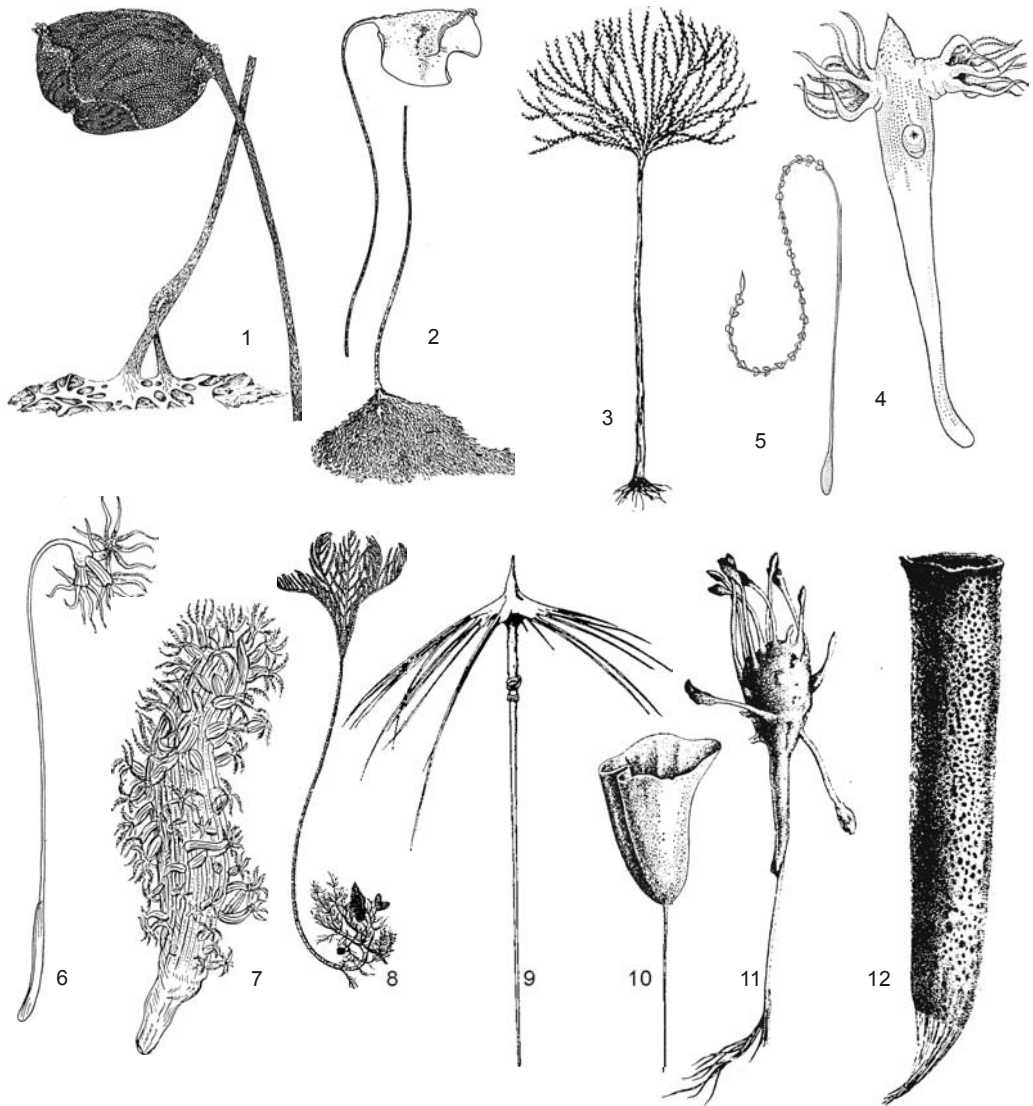


Рис. 2.13. Фильтраторы эпифауны рыхлых грунтов.

1, 2 — асцидии; 3 — Bryozoa; 4–7 — Pennatularia (4 — *Kophobelemnon*; 5 — *Virgularia*; 6 — *Umbelulla*; 7 — *Veretillum*); 8 — стебельчатая морская лилия *Rhizocrinus lofotensis*; 9–12 — губки. По разным авторам.

заиления существенным увеличением размеров: *Balanus evermanni* (рис. 2.12) достигает размеров пивной кружки и часто образует друзы.

Фильтраторы инфауны

Общая характеристика. Питаются всегда активно, создавая ток воды через фильтрационный аппарат. В той или иной степени закапываются в грунт. Максимального развития достигают на песках, чистых или заиленных, в прибрежных районах и на банках, находящихся под влиянием основных потоков течений. Все фильтраторы инфауны способны к самостоятельному передвижению, поэтому их называют также подвижными фильтраторами. Это название лучше не использовать, поскольку некоторые фильтраторы других групп также способны к самостоятельному передвижению.

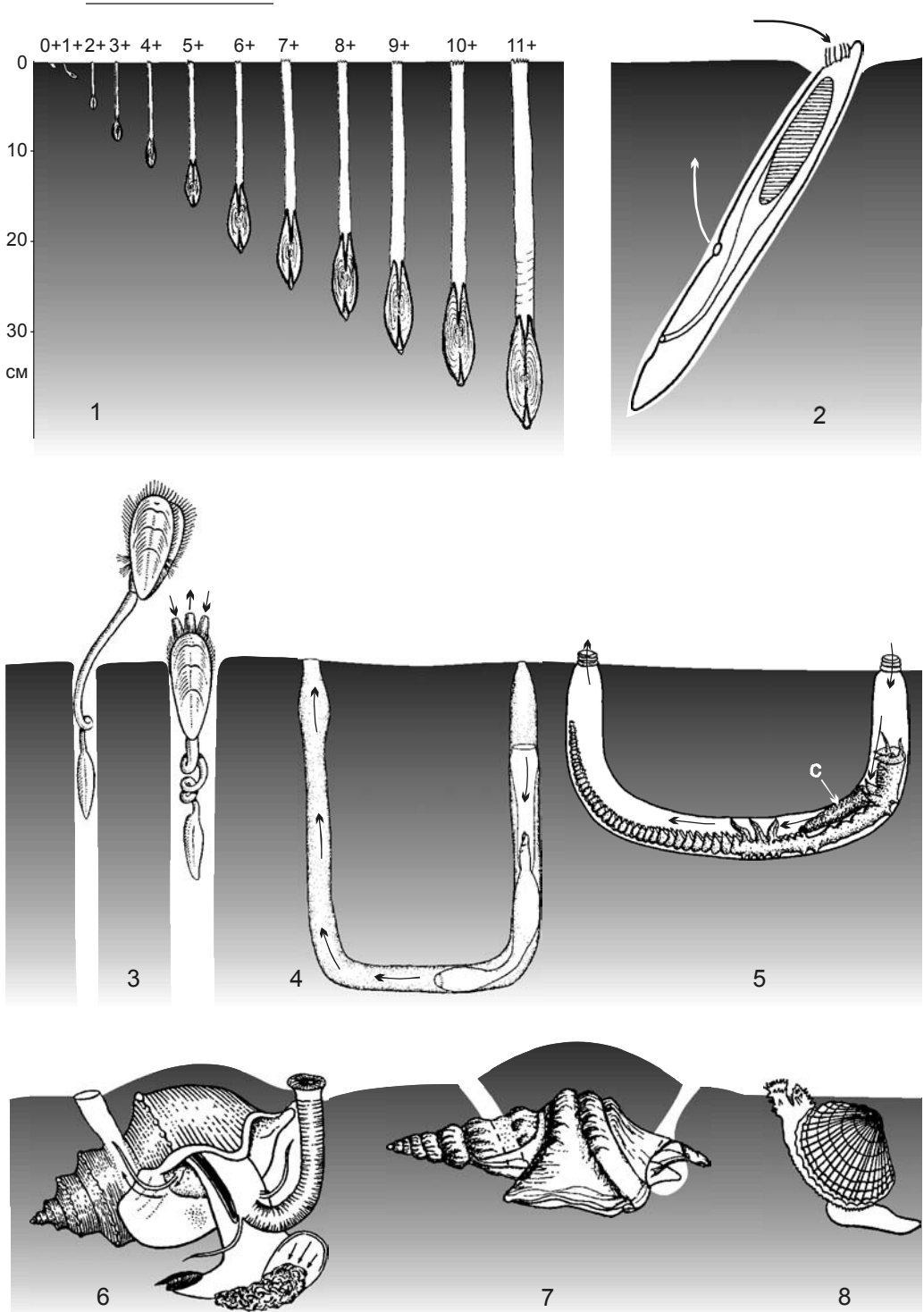


Рис. 2.14. Фильтраторы инфауны.

1 — двустворчатый моллюск *Mya* разных возрастов; 2 — ланцетник *Branchiostoma lanceolatum*; 3 — брахиопода *Lingula*; 4 — эхиурида *Urechis caupo*; 5 — полихета *Chaetopterus* (с — ловчая сеть); 6, 7 — брюхоногие моллюски *Strutiolaria papillosa* (Trochidae) и *Aporrhais pespelekani*, пеликанья нога; 8 — двустворчатый моллюск *Cardiidae*. Стрелки — направление тока воды. По разным авторам.

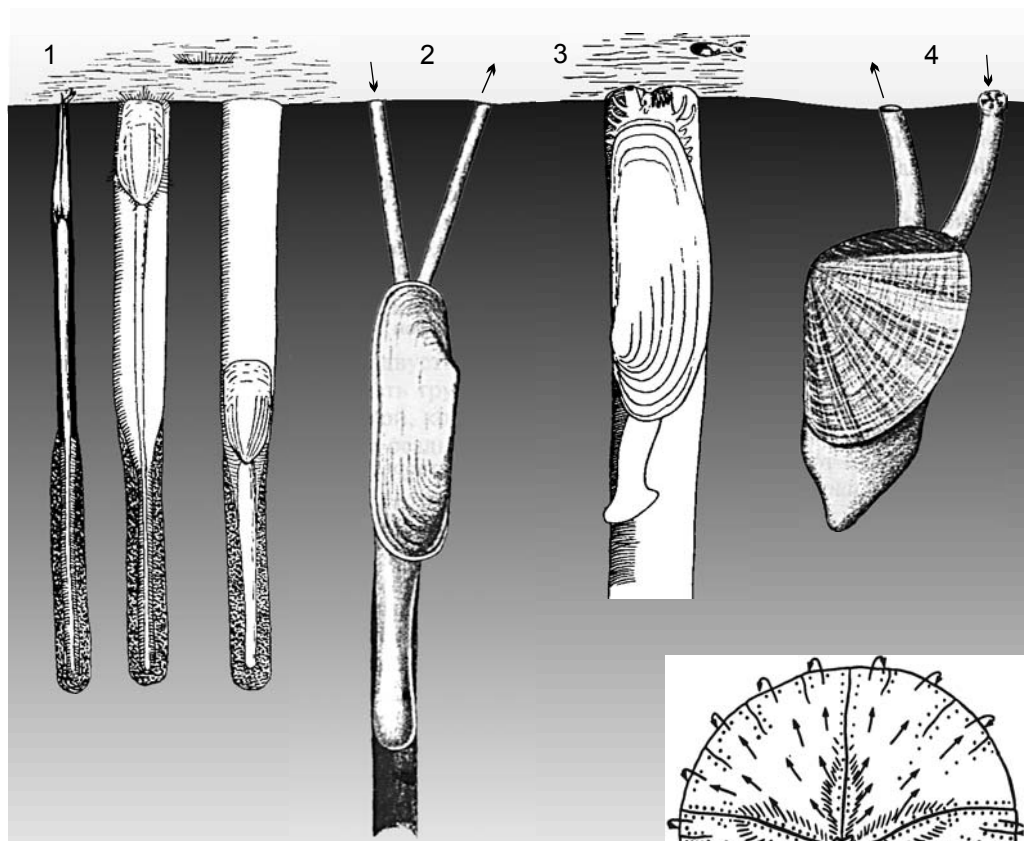


Рис. 2.15. Фильтраторы инфауны.

1 — брахиопода *Lingula anatina*; 2–4 — двустворчатые моллюски: 2 — *Tagelus plebius*; 3 — *Solen pellucidus*; 4 — *Donax variabilis*. Стрелки — направление тока воды. По Hesse (1924) и Рупперт и др. (2008).

Таксономический состав. Почти исключительно Bivalvia, из других групп: плоские ежи (Clypeasteroidea), амфиподы (Ampeliscidae), Gastropoda (Trochidae), Brachiopoda (*Lingula*), ланцетник (*Branchiostoma*), полихеты: Nereidae, серпулиды (*Ditrupa*), Chaetopteridae, Maldanidae, Terebellidae.

Некоторые эхиуриды (например, *Urechis caupo*) и полихеты фильтруют с помощью ловчих сетей типа паутины, постоянных — Chaetopteridae (*Chaetopterus*) или временных, которые они потом съедают вместе с застрявшей в них пищей (Maldanidae (*Praxillura*), Nereidae). Полихеты также могут фильтровать щупальцами — Serpulomorpha и Terebellidae (*Lanice*), вероятно, *Thelepus cincinnatus*, который, по моим наблюдениям, может строить трубки с такой же «коронай», что и *Lanice*. Возможно, фильтровать способны и другие виды с длинными щупальцами из Terebellidae и даже Ampharetidae (например, *Samythella*).

Плоские морские ежи часто покрывают морское дно почти сплошь. Фильтрация происходит всей поверхностью тела, направление тока воды показано на рисунке стрел-

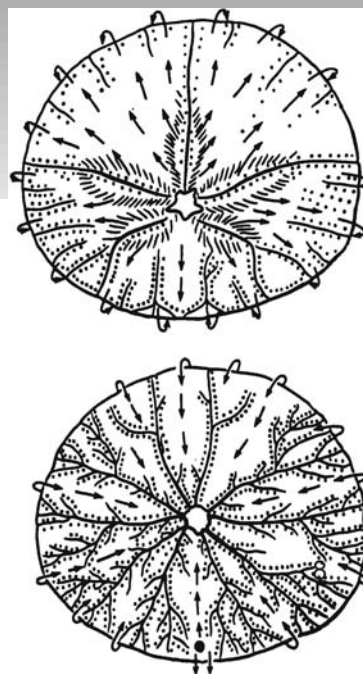


Рис. 2.16. Фильтраторы инфауны. Плоский морской еж *Dendraster excentricus* сверху и снизу.

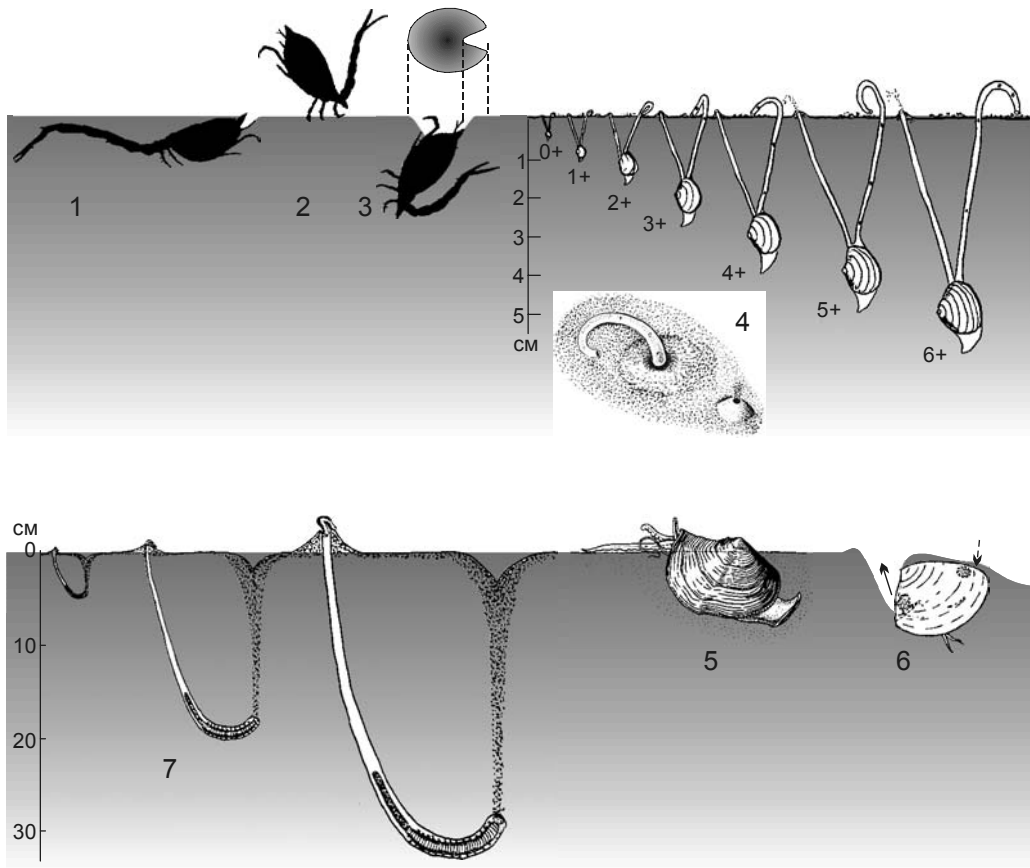


Рис. 2.17. Собирающие детритофаги.

1–3 — Cumacea: 1 — *Iphinoe trispinosa*; 2, 3 — *Diastylus rathkei*; 4–6 — двустворчатые моллюски: 4 — разного возраста *Macoma balthica*, отдельно показан входной сифон, собирающий детрит, вид сверху, 5 — *Megayoldia thraciaeformis*; 6 — *Nucula tenuis*; 7 — пескожил *Arenicola*. По разным авторам.

ками. Иногда ежи лежат даже в несколько слоёв. При этом сами ежи своими телами образуют решётку, направляющую и усиливающую ток воды и его турбулентность. Лежащие в верхних слоях ежи фильтруют также и нижней поверхностью. Лежащие же в нижних слоях получают защиту от хищников.

Некоторые фильтраторы инфауны столь велики, что фактически фильтруют из верхнего яруса придонной воды, оттуда же, откуда и фильтраторы эпифауны рыхлых грунтов. Так, по наблюдениям В.К. Карамышева (личн. сообщ.) из подводного аппарата, *Mya* sp. на шельфе Камчатки могут приподнимать сифоны над дном на 0,5 м.

Детритофаги

Различают два типа детритофагов: собирающие детритофаги и грунтоеды. Эти названия не очень удачны, поскольку те и другие питаются детритом. Главное их отличие: первые питаются с поверхности осадка, вторые — в его толще. Английские эквиваленты — *surface deposit feeders* и *subsurface deposit feeders* — больше соответствуют типу их питания. Первые собирают только что осевший детрит, вторые — накопившийся в данном месте за какой-то срок. Те и другие населяют места с ослабленной гидродинамикой, мелкозернистыми грунтами (ил, глина) с повышенным содержанием органического углерода. Следует иметь в виду, что такие места имеются и в районах с очень сильными течениями между камнями и скалами, в глубине зарослей макрофитов, на рифах и т. п.

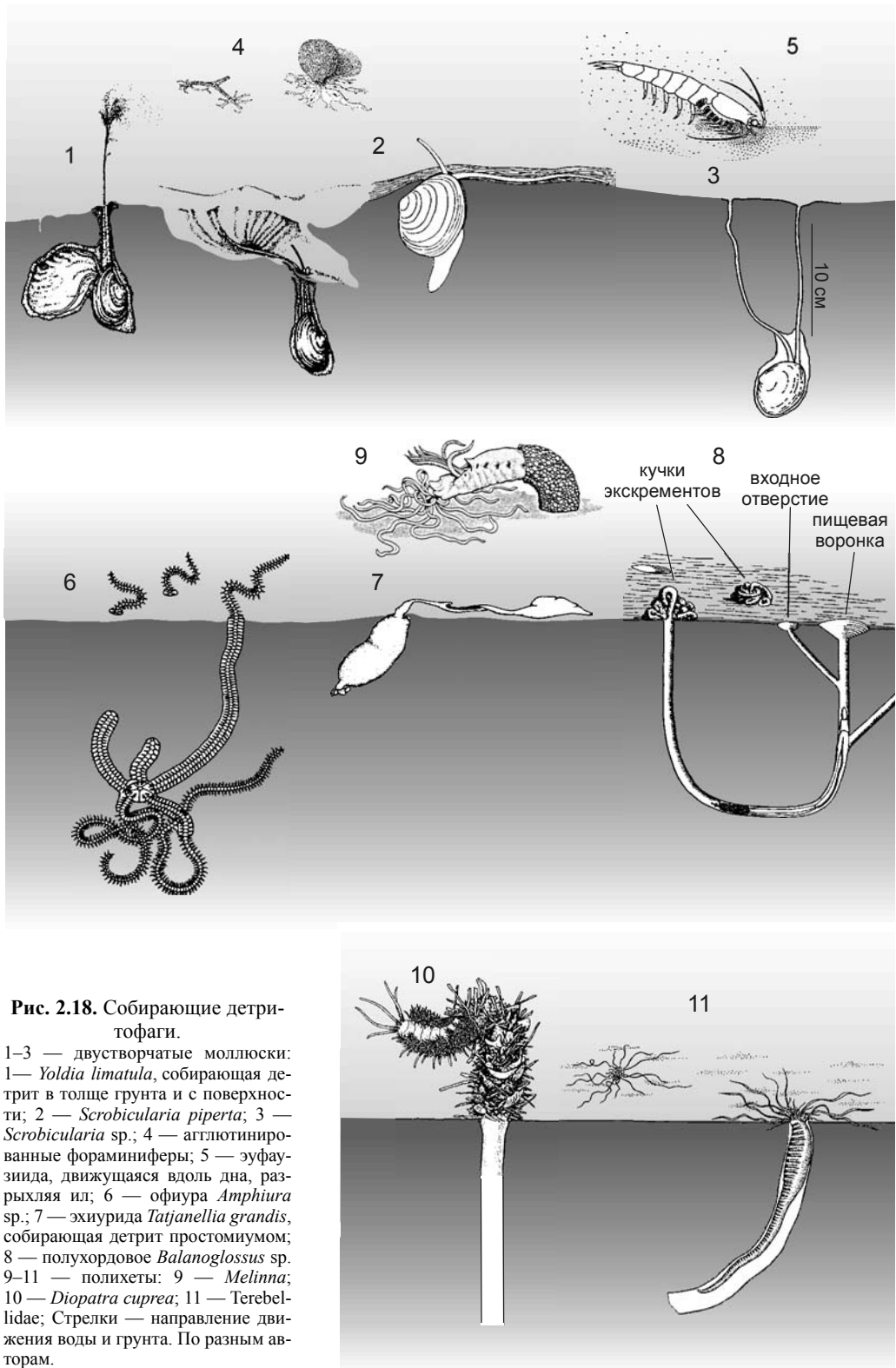


Рис. 2.18. Собирающие детритофаги.

1–3 — двустворчатые моллюски: 1 — *Yoldia limatula*, собирающая детрит в толще грунта и с поверхности; 2 — *Scrobicularia piperta*; 3 — *Scrobicularia* sp.; 4 — агглютированные фораминиферы; 5 — эуфаузида, движущаяся вдоль дна, разрыхляя ил; 6 — офиура *Amphiura* sp.; 7 — эхиурида *Tatjanellia grandis*, собирающая детрит простомииумом; 8 — полухордовое *Balanoglossus* sp. 9–11 — полихеты: 9 — *Melinna*; 10 — *Diopatra cuprea*; 11 — Terebellidae; Стрелки — направление движения воды и грунта. По разным авторам.

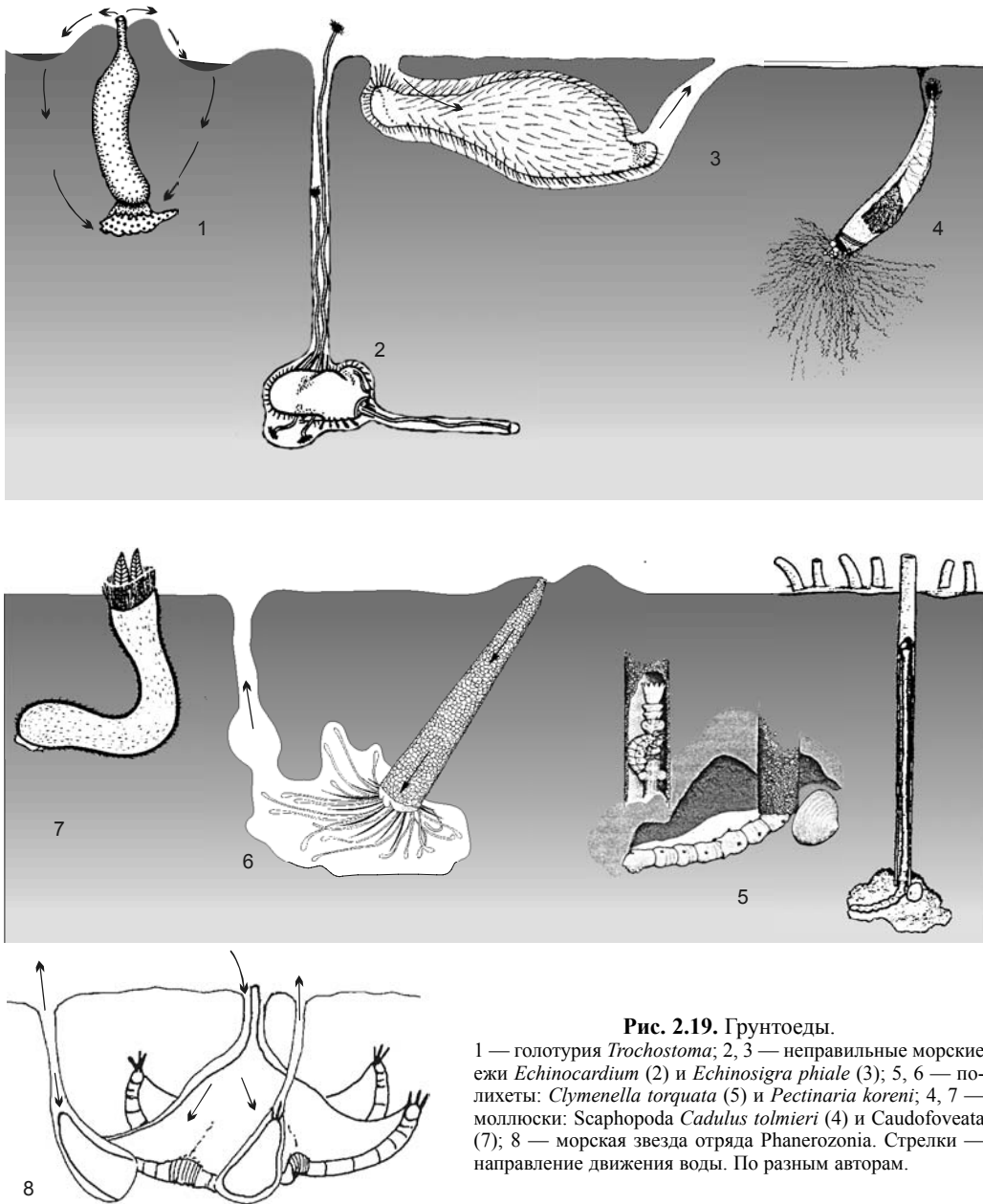


Рис. 2.19. Грунтоеды.

1 — голотурия *Trochostoma*; 2, 3 — неправильные морские ежи *Echinocardium* (2) и *Echinocardium phiale* (3); 5, 6 — полихеты: *Clymenella torquata* (5) и *Pectinaria koreni*; 4, 7 — моллюски: Scaphopoda *Cadulus tolmieri* (4) и *Caudofoveata* (7); 8 — морская звезда отряда *Phanerozonia*. Стрелки — направление движения воды. По разным авторам.

Собирающие детритофаги

Общая характеристика. Питаются, собирая детрит с поверхности осадка. Многие способны в той или иной степени отфильтровывать планктон и детрит из толщи воды, особенно это относится к *Bivalvia*.

Таксономический состав. Фораминиферы собирают детрит псевдоподиями, *Bivalvia* ротовыми лопастями, или пальцами (*Taxodonta*), или сифоном (*Tellinidae* и некоторые другие), *Polychaeta* (*Terebellomorpha*, *Spiromorpha*, *Arenicolidae*, *Chaetopteridae* и др.) — ротовыми щупальцами, настоящие офиуры — лучами, некоторые *Gastropoda* (*Hydrobia*) собирают радулой, *Crustacea* (*Cumacea*, *Amphipoda*, *Isopoda* и др.) — конечностями, *Echiuri-*

да — хоботком, голотурии (Elasipoda, трепанги) ходят по субстрату, собирая детрит ротовыми щупальцами.

Грунтоеды

Общая характеристика. Питаются детритом из толщи грунта. Часто их называют безвыборочно заглатывающими грунт. В действительности, выбор они всё-таки осуществляют. Мне неоднократно удавалось находить типичного «безвыборочного» грунтоеда — морскую звезду *Stenodiscus crispatus*, — из рта которой торчали целые двустворчатые моллюски *Astarte crenata*.

Таксономический состав. Многие полихеты, морские звезды *Phanerozonia*, неправильные морские ежи, *Holothuroidea* (*Molpadida* и *Apodida*), *Sipunculida*.

Хищники

Общая характеристика. Поедают других животных. Обычно хищный образ жизни связывают с развитием сложного пищевого поведения, органов чувств и нервной системы. Оказывается, что это не всегда так. Съесть ближнего можно и вовсе, не имея головы: данный тип питания встречается среди класса *Bivalvia*, у всех представителей которого нет головы (рис. 2.20): *Cuspidaria* улавливает колебания воды, создаваемые проплывающей мимо копеподой и «выстреливает» сифон, хватая им ракообразное. Моллюски этого семейства (и нескольких близких) вовсе не имеют фильтрационного аппарата.

Более того, для хищного питания не нужна даже нервная система: хищники распространены даже среди губок, которых-то и многоклеточными считают не все. Такой

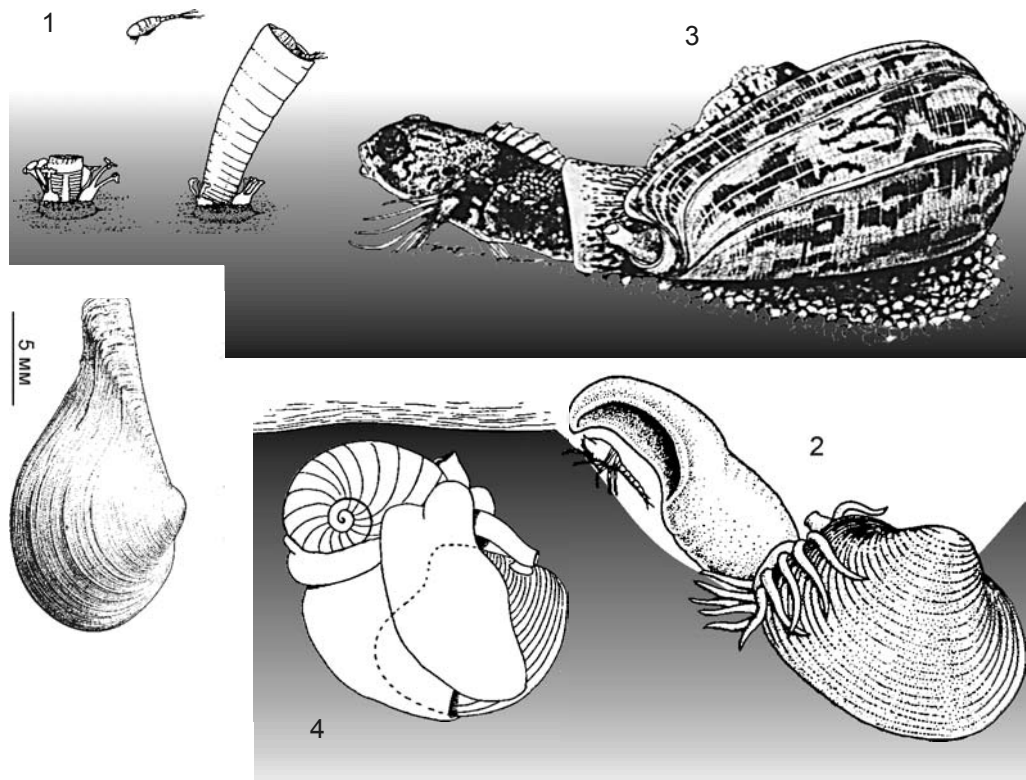


Рис. 2.20. Хищники.

1, 2 — двустворчатые моллюски: 1 — *Cuspidaria*: сверху — стадии поимки копеподы сифоном, внизу — общий вид; 2 — *Poromya granulata*, ловящая кумового рака похожим на капюшон вводным сифоном; 3 — брюхоногие моллюски: 3 — *Cuspidaria*, поймавший рыбу; 4 — *Naticidae*, сверлящая дырку в раковине двустворчатого моллюска. По разным авторам.

тип питания описан для губки *Asbestopluma* sp. (Vacelet, Boury-Esnault, 1995). Этому роду принадлежит рекорд по максимальной глубине обитания среди губок — 8840 м, да и всё Cladorhizidae, к которым принадлежит данный род — почти исключительно глубоководные, но такой вид был изучен в пещерах под Марселем на глубине 17–23 м. У этой губки нет никаких следов системы каналов, пронизывающих тело остальных губок и служащих для фильтрации, не обнаружены у неё и хоанциты. Тело покрыто длинными неподвижными лучами, из которых под прямыми углами торчат спикулы. Наблюдениями установлено, что в этих лучах застревают мелкие ракообразные. Жертвы не теряют активности, что свидетельствует об отсутствии какого-либо парализующего действия. В течение часа жертву начинают покрывать клетки эпителия губки, которые скрывают её полностью за сутки, а за несколько суток губка полностью переваривает добычу.

Таксономический состав. Porifera, Cnidaria, Nemertini, многие Polychaeta, Gastropoda, Bivalvia (Cuspidariidae, Poromyidae и др.), Cephalopoda; многие Asteroidea, преимущественно крупные Crustacea (Decapoda, Amphipoda, Isopoda и др.), рыбы.

Кормовой и некормовой бентос

Бентосные организмы входят в разные трофические уровни донных сообществ. В те же сообщества, но в более высокие трофические уровни входят промысловые виды беспозвоночных, рыб, а также некоторые виды птиц и млекопитающих. Для таких видов бентосные организмы являются кормовой базой. Интересно отметить, что хотя продукция планктона и планктоноядных рыб существенно превосходит продукцию бентоса и бентосоядных рыб, вкусовые качества бентосоядных рыб (например, осетровых, тресковых, камбал) существенно превосходят таковые планктофагов (например, килек). Неудивительно, что существенную часть мирового вылова планктофагов (в частности, почти целиком перуанского анчоуса) человечество использует для приготовления комбикормов для промышленного выращивания более съедобных птиц и млекопитающих, бентофаги же (как и хищники) идут в пищу человека непосредственно.

Для рыбохозяйственных целей существенным является не только знание общего распределения бентоса, но и кормовой базы промысловых видов — **кормового бентоса**. В состав кормового бентоса традиционно включают полихет, двустворчатых моллюсков (кроме крупных и прикреплённых видов), офиур, ракообразных (кроме усоногих). К некормовому бентосу относят кишечноротовых, губок, морских звёзд, крупные виды двустворок, усоногих ракообразных. В первом приближении можно сказать, что фильтраторы эпифауны — некормовой бентос, среди детритофагов (собирающих и грунтоедов), напротив, булшая часть видов принадлежит к кормовому бентосу. Булшая часть фильтраторов инфауны также относится к кормовому бентосу, но в этой трофической группе особенно много крупных глубоко закапывающихся двустворчатых моллюсков, взрослые особи которых малодоступны для промысловых видов. Конечно, деление видов на кормовые и некормовые в достаточной мере условно. Так, хотя крупные особи *Mya* на шельфе дальневосточных морей закапываются на глубину до полуметра и более, их также используют в пищу промысловые виды: рыбы могут соскисывать сифоны, выступающие над грунтом (до полуметра и более), а камчатские крабы *Paralithodes camchatica* в поисках *Mya* могут выкапывать глубокие (до метра) и длинные траншеи (наблюдения из батискафа А.К. Карамышева, личн. сообщ.). Один и тот же вид может быть включён в состав кормового или некормового бентоса в зависимости от задач исследования. Например, осетровые питаются, всасывая бентос со дна, поэтому прикреплённые моллюски для них недоступны (некормовой бентос). *Dreissena polymorpha* образует плотные друзы на твёрдых субстратах и недоступна для осетровых. Но при изучении питания воблы и леща, которые легко выкусывают *D. polymorpha* из друз, этот вид следует включать в кормовой бентос. Более того, тот же самый вид в одном районе может быть вполне полноценной пищей, тогда как в другом районе его следует включать в состав некормового бентоса. Например, *Mytilaster lineatus* в Южном Каспии живёт на поверхности плотных илов, и осетровые интенсивно поедают его, тогда как в Северном Каспии *M. lineatus* образует плотные друзы на камнях и недоступен осетровым.

Распределение биомассы бентоса

Определяется доступной пищей. За пределами фитали основной пищей является детрит. На глубинах шельфа количество детрита зависит от многих факторов: продуктивности вышележащей фотической зоны, выноса аллохтонной органики, приноса детрита течениями и др. За пределами шельфа всё большее значение приобретает оседающий детрит («дождь трупов»). Перенос детрита из вышележащих слоев осуществляется не в виде действительного «дождя трупов», хотя и он имеет место, более того, трупы китов и других крупных животных являются естественным биотопом многих организмов, специфичных для гидротерм (см. ниже). Всё же булышная часть потока энергии, по-видимому, передается по цепям питания организмами с вертикальными миграциями. Существенное

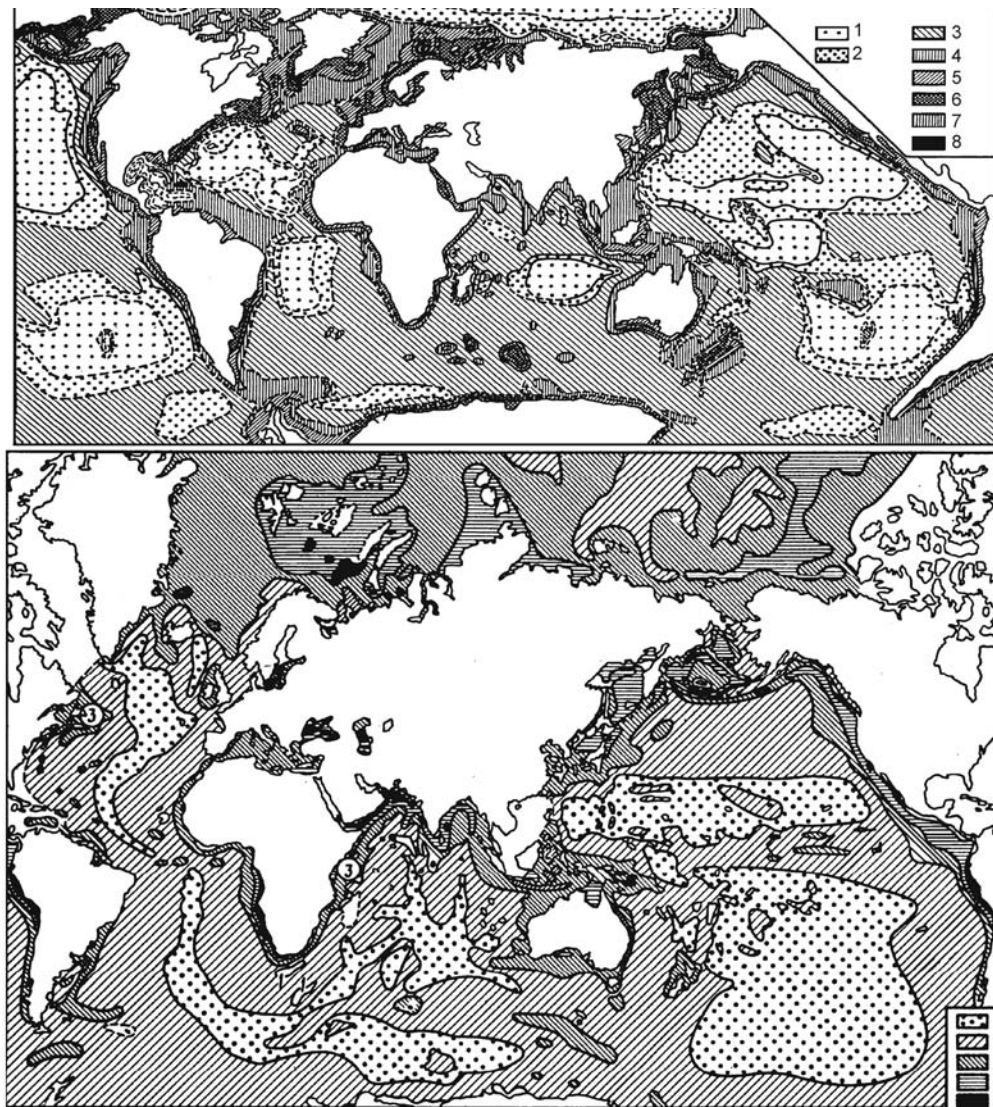


Рис. 2.21. Распределение биомассы бентоса (вверху) и содержание органического вещества в донных осадках (внизу). По Гершановичу и др. (1990).

вверху: 1 — $<0,05$; 2 — $0,05-0,1$; 3 — $0,1-1,0$; 4 — $1,0-10$; 5 — $10-50$; 6 — $50-300$; 7 — $300-1000$; 8 — >1000 г/м².
внизу: 1 — $<0,25$; 2 — $0,25-0,5$; 3 — $0,5-1,0$; 4 — $1,0-2,0$; 5 — $>2\%$ сухого осадка.

значение имеет сбалансированность пелагических сообществ: сообщества умеренных вод и апвеллингов плохо сбалансированы, и большая часть их продукции в виде детрита оседает на дно. Другой источник детрита — макрофиты и рифовые постройки. Они обязательно создают детритный шлейф. Увеличение содержания детрита до определённых пределов (разных в различных районах) приводит к повышению биомассы бентоса: слишком большой поток детрита может привести к дефициту кислорода, что, в свою очередь, приведёт к падению биомассы.

В целом, на шельфах, омываемых субполярными водами в обоих полушариях, биомасса бентоса составляет более 100 г/м^2 , зачастую достигая 1 кг/м^2 и более. На шельфах районов апвеллингов биомасса в верхних горизонтах достигает 100 г/м^2 и резко снижается (местами до нуля) на средних горизонтах. На этих шельфах практически отсутствуют крупные сестонофаги. На шельфах районов, омываемых тропическими и субтропическими водами биомасса бентоса как правило меньше 50 г/м^2 , в большинстве случаев меньше 20 г/м^2 . С увеличением глубины биомасса в среднем падает, хотя на склоне локально биомасса может достигать сравнимых с шельфом значений. Особенно высокие биомассы приурочены к положительным формам рельефа, где формируются сообщества фильтраторов эпифауны. На океаническом ложе биомасса бентоса падает по мере удаления от источника детрита — продуктивных районов (обычно — это шельф и склон). Вблизи берега биомасса бентоса на океаническом ложе часто более 1 г/м^2 , тогда как в центре океанических круговоротов на тех же глубинах — менее $0,1 \text{ г/м}^2$. В глубоководных желобах, крутые склоны которых действуют как «ловушки» оседающей органики, биомасса вновь повышается, достигая местами почти 10 г/м^2 .

Распределение биомассы бентоса в Мировом океане приведено на рис. 2.21. В общих чертах оно повторяет распределение содержания органического углерода, показанное на этом же рисунке. Пример распределения биомассы бентоса на конкретном разрезе показан на рис. 3.24.

Стратегии жизненных циклов

Стремление обобщить накопленную информацию по аутоэкологии видов привело к возникновению концепций стратегий жизненных циклов (или просто жизненных стратегий), называемых также эколого-ценотическими стратегиями. В конечном итоге, во всех концепциях рассматривают распределение энергии между различными популяционными процессами (миграции, особенности размножения) и особенностями биологии отдельных особей (рост, размеры, продолжительность жизни и т. п.). Различные концепции рассматривают распределение аутоэкологических характеристик по различным осям, которые авторы данных концепций считают наиболее значимыми.

Классификация, рассматривающая две жизненные стратегии — r-K

Самая простая классификация жизненных стратегий выделяет два основных типа. Названия этих типов различны. В первом варианте (McLeod, 1884, цит. по: Миркин и др., 2002) их определили как «капиталисты» и «пролетарии», сейчас их называют **K- и r-стратегиями** (MacArthur, Wilson, 1967; Пианка, 1981; Ильях и др., 2003) по коэффициентам логистического уравнения роста численности популяции r и K (рис. 2.22). Согласно одной из теорий (весьма популярной в современной экологии) и отдельным примерам, в сообществах с большим числом видов конкуренцию считают основным фактором отбора в условиях дефицита ресурсов, дефицит ресурсов же считают неперменным свойством природных сообществ. Иными словами, конкуренцию за ресурс, согласно таким представлениям, считают основным фактором взаимодействия видов. Для многих экосистем или гильдий (например, сосудистых растений в наземных экосистемах или фитопланктона) это вполне допустимое упрощение. Анализируя логистическую модель роста численности популяции, MacArthur и Wilson (1967) предположили, что в стабильных условиях конкуренция за ресурс приводит к отбору видов, у которых основной поток энергии через популяцию направлен на продуцирование более конкурентоспособных потомков (K-strate-

гия). Но большие затраты на производство отдельного потомка приводят к ограничению числа потомков, продуцируемых половозрелой особью. Это ведет к снижению максимальной скорости роста и снижению расселительных способностей вида. В экосистемах, где численность популяции ограничивают не лимитирующие факторы, за которые идет конкурентная борьба, а внешние воздействия (пресс хищников, постоянно действующие нарушения и т. п.), преимущество получают виды с более высокой скоростью размножения (г-стратегии). Эти виды производят большое количество потомков, на производство каждого из которых затрачена гораздо меньшая энергия. Напряжённость межвидовой конкуренции и связанная с ней степень доступности лимитирующего ресурса определяют положение видов на оси г- и К-стратегий. При К-стратегии виды-капиталисты направляют основной поток энергии на поддержание жизнедеятельности взрослых особей, при г-стратегии виды-пролетарии направляют основной поток энергии на размножение.

Э. Пианка (1970, 1981) предположил, что в слабо нарушаемых сообществах преобладают К-виды, а в сильно нарушаемых — г-виды. С биологической точки зрения очень важна причина нарушений: являются ли они естественными, свойственными самим экосистемам, или их биотопам; или же это антропогенные воздействия. К естественным нарушениям, в отличие от антропогенных, виды эволюционно адаптированы. Однако, этот вопрос в данной теории не затрагивается.

Р- и К-стратегии — крайние варианты, в реальных же условиях наблюдается континуум переходных форм.

На практике для определения положения видов на оси г-К используют различные показатели. Часто указывают, что для г-стратегов (их называют также **оппортунистами**) характерен короткий жизненный цикл с единственным периодом размножения в раннем возрасте и большой расход энергии на репродуктивные усилия. Их считают характерными для эфемерных биотопов. Наоборот, для К-стратегов считают характерной долгую жизнь, многократное размножение, начинающееся сравнительно поздно. Но при изучении характеристик реальных видов эти показатели нередко дают противоречивую картину. Так, для подавляющего большинства видов морского макробентоса, а также многих рыб и головоногих, на суше — для деревьев, характерны высокая плодовитость, большой расход энергии на репродуктивные усилия, нередко сочетающиеся с большой продолжительностью жизни, причём плодовитость растёт с возрастом и размером. Более того, известны случаи, когда разные полы одного вида придерживаются различных стратегий или даже в пределах одного пола разные особи придерживаются неодинаковых стратегий размножения. Это показано, например, для головоногих моллюсков (Лаптиховский, 2006). Поэтому при попытках отнесения к г-К-стратегам не отдельных специально подобранных видов, а достаточно полного набора видов из одной экосистемы обычно приходится говорить о свойствах г-К-стратегов, при этом большую часть видов часто не удаётся отнести ни к тем, ни к другим. Тем не менее, г-К-классификация пользуется большой популярностью, в первую очередь из-за кажущейся её простоты и логичности. Трудности в практическом применении данной классификации

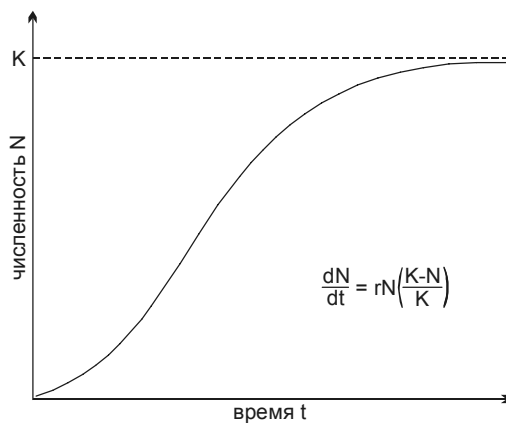


Рис. 2.22. Логистическая кривая роста численности популяции.

K — предельная численность вида, г — константа, отражающая максимально возможную скорость роста популяции.

«Скорее всего, разных форм отбора по Маккартуру (г- и К-отбора — И.Ж.) не существует» (Виленкин, 1978: 12).

возникают только при углублённом изучении биологии достаточно полного состава видов из одной экосистемы.

Классификации, рассматривающие *три* жизненные стратегии

Недостатки г-К-классификации пытаются устранить в других классификациях. Широкое распространение получили классификации жизненных стратегий видов, выделяющие *три* основных типа стратегий. Такие классификации обычно имеют не одно, а два логических основания*. Первым такую классификацию предложил Л.Г. Раменский (1938). Он назвал виды с тремя основными типами стратегий:

— **Виоленты** (от латинского *violentus* — слишком сильный), или «виды-львы», «виды-силовики» — «энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают её за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полной использованием ресурсов среды» (Раменский, 1938: 279).

— **Пациенты** (от латинского *patientis* — выносливый, терпеливый, способный переносить), или «виды-выносливцы» — «уподобляются верблюду... в борьбе за существование они берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайним, суровым условиям, постоянным или временным... В мезофильных местообитаниях они нередко прекрасно развиваются, но в природе заглушаются растениями первой группы (виолентами). Пациенты достигают господства в условиях крайних и для них же часто менее благоприятных, притом иногда чрезвычайно различных» (Раменский, 1938: 279–280).

— **Эксплеренты** (от латинского *expletum* — наполнять, заполнять), или выполняющие — «фигурально уподобляющиеся шакалам, имеют очень низкую конкурентную мощностю — «зато они способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, выполняя промежуток между более сильными растениями; так же легко они и вытесняются последними» (Раменский, 1938: 280).

Хотя в своей классификации Л.Г. Раменский прямо не выделял её логические основания, из приведённых цитат ясно, что это конкурентоспособность и устойчивость к неблагоприятным условиям.

Независимо от Л.Г. Раменского аналогичную классификацию предложил L. Van Valen (1971), идеи которого были развиты англичанином J.P. Grime (1974, 1977, 1979, 1982) применительно к наземным сосудистым растениям и американцем G.J. Vermeij (1978) применительно к морскому бентосу. Они предложили другие термины: *competitor*, или *biotically compitent species* (биотически успешные виды), *stress tolerant* (виды, устойчивые к стрессу) и *ruderal* (рудеральные, сорные виды), поэтому данную классификацию называют по первым буквам C-S-R.

J.P. Grime в качестве логических оснований в этой классификации использовал относительную скорость роста особи и морфологический индекс (развитие надземной части растения) (табл. 2.4). Сопоставляя свою классификацию с г-К, J.P. Grime считал, что C-виды = К-видам, R-виды = г-видам, а S-виды не имеют аналогов в г-К классификации.

Б.М. Миркин с соавторами (2002), характеризуя три типа стратегий, относит к виолентам «мощные растения», произрастающие в отсутствии нарушений. Это обычно — деревья, кустарники или высокие травы. Они «держат под контролем условия среды и полностью (или почти полностью) используют обильные ресурсы таких местообитаний» (с. 42–43). Такие растения конкурентно подавляют остальные, но происходит это только при наличии значительных ресурсов. Авторы приводят пример с канареечником (*Phalaroides arundinacea*), виолентность которого можно обнаружить только при внесении большого количества минеральных удобрений. Фактически все виоленты, в их понима-

* Логическое основание — критерий, на основе которого произведено деление, проводимое при классифицировании объектов. Согласно правилам логики, критерий должен быть единым для всей классификации. Любая классификация должна прежде всего соответствовать правилам логики, как наиболее точной науки, лежащей в основе научного познания вообще. Соблюдается это отнюдь не всегда. Если не выдерживать правила логики при классификации, то, по образному выражению В.Г. Мордковича, «впору сравнивать исследователей, садящихся за письменный стол вечером, зимой или трезвыми» (Мордкович, 2001: 7).

Таблица 2.4. C-S-R-стратегии по J.P. Grime.

конкурентоспособность, размеры	скорость роста	
	высокая	низкая
высокая, крупные	C — виоленты : высокая скорость роста, крупные размеры	S — пациенты , или стресс-толеранты: низкая скорость роста, небольшие размеры
низкая, мелкие	R — эксплеренты , или рудералы: мелкие, высокая скорость роста + «банк семян» для переживания нарушений	

нии — резко выраженные эдификаторы, а также, по-видимому, любые виды, способные образовывать густые одновидовые поселения, т. е. логическим основанием для их выделения являются не внешние условия, как у Л.Г. Раменского, а морфология взрослого растения, как у J.P. Grime, причём в отличие от последнего, конкурентоспособность видов они вовсе во внимание не принимают. При ухудшении условий конкурентное преимущество получают виды, способные их переносить — пациенты. Среди пациентов авторы выделяют экотопические и фитоценологические. Экотопические пациенты произрастают в местах, где условия плохи сами по себе, а фитоценологические — в местах, где плохие условия создают эдификаторы-виоленты. В местах, где нарушения ухудшают условия, растительный покров образуют эксплеренты. Это однолетние (реже малолетние) растения с большой семенной продукцией. Их семена попадают в недавно нарушенные места благодаря высоким расселительным способностям, или же они уже были в почве в этом месте, дожидаясь подходящих условий. Кроме настоящих эксплерентов Б.М. Миркин с соавторами (2002) выделяет ложных эксплерентов, которые постоянно входят в состав растительных сообществ, образованных виолентами или пациентами, но вегетируют в короткие периоды, когда имеющиеся ресурсы почему-либо недоступны доминантам. Сюда авторы относят растения, которые обычно называют эфемероидами и эфемерами: вегетирующие в листопадных лесах до распускания листьев, в пустынях в периоды дождей.

G.J. Vermeij (1978) считает, что логическими основаниями для выделения трёх типов стратегий являются особенности окружающей среды (судя по тексту — благоприятность условий, в частности, их стабильность) и то, как виды реагируют на них. Он полагает, что для видов с высокой скоростью роста популяции, которых он называет не эксплеренты, а **оппортунисты** (т. е. считает их синонимом r-стратегов), характерна высокая способность к колонизации эфемерных или часто нарушаемых биотопов благодаря высокой способности к расселению. Однако их конкурентоспособность низка, поэтому виды других групп вытесняют их. Для **пациентов** характерна способность длительно существовать в неблагоприятных условиях (выносить физиологический стресс). Их отличает низкая скорость роста и, независимо от условий их существования, невысокий репродуктивный потенциал. В результате при благоприятных условиях, они также растут очень медленно, поэтому их конкурентоспособность низка. В качестве примера таких видов он приводит виды супралиторали и верхних горизонтов литорали, абиссали и районов с пониженной солёностью. Многие черты K-стратегов возможно связаны не с их высокой конкурентоспособностью, а с устойчивостью особей таких видов, поэтому K-стратеги и пациенты могут иметь немало сходного в своей биологии. К третьей группе он относит **биотически успешные виды**, обитающие в условиях, близких к оптимальным. В эту группу попадают не только K-стратеги. Если K-стратеги по определению поддерживают плотность своих популяций на высоком уровне благодаря конкурентному превосходству во

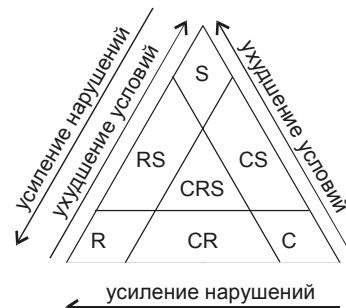


Рис. 2.23. Треугольник Грайма. C, R, S — основные типы жизненных стратегий, CR, CS, RS, CRS — переходные между ними типы жизненных стратегий. По Миркин и др. (2001).

взаимодействии с другими видами, то биотическая успешность видов, по мнению G.J. Vermeij, может иметь и другие причины. Биотически успешные виды также имеют большую продолжительность жизни, сравнительно высокую скорость роста на ранних стадиях развития. В море, по его мнению, такие виды преобладают на наружной поверхности рифов, в верхних нескольких сантиметрах рыхлых грунтов мелководий, в нижней литорали.

Многие живые организмы имеют короткую продолжительность жизни и не имеют выраженного периода индивидуального роста или, по крайней мере, не имеют выраженной возрастной структуры популяции (простейшие, фитопланктон, многие виды зоопланктона, особенно пресноводного и др.), поэтому к ним не применимы логические основания классификаций, использованные Л.Г. Раменским, L. Van Valen, J.P. Grime и G.J. Vermeij.

Ю.Э. Романовский (1989а,б), изучавший пресноводный зоопланктон, обратил внимание на то, что в природе обычно ресурсы испытывают флуктуации и в качестве логического основания предложил использовать амплитуду и частоту колебания ресурса. По его мнению, при больших амплитудах колебания ресурса высокой численности популяции достигают г-стратегии (ярко выраженные эксплеренты), способные быстро увеличить численность. При низкой амплитуде высокой численности популяции достигают К-стратегии (крайние пациенты), которые не только сами устойчивы к минимальной концентрации ресурса, но и «поддерживают его количество на постоянном и низком уровне, недоступном для других видов» (1989а: 25). С другой стороны, продолжительность периодов дефицита ресурса также различна. Если период дефицита ресурса существенно превышает продолжительность жизни особей, то такие г-стратегии (эксплеренты) переживают этот период на латентной стадии (споры и семена некоторых растений, покоящиеся яйца беспозвоночных, а также особи, способные впадать в состояние анабиоза). Если период дефицита ресурса меньше продолжительности жизни особей, то такие г-стратегии (виоленты) переживают его на половозрелой стадии. Таким образом, С-S-R-стратегии — это адаптации к разным уровням колебания ресурсов независимо от природы таких колебаний, и положение вида в С-S-R-пространстве определяет распределение расхода энергии на различных стадиях онтогенеза.

Л.В. Ильяш (Ильяш и др., 2003) на основе анализа популяционных стратегий фитопланктона в качестве логических оснований классификации стратегий предложила использовать способность вида конкурентно воздействовать на совместно обитающие с ним виды и чувствительность к такому воздействию со стороны других видов. При увеличении значений одного показателя уменьшается другой и наоборот. Эксплеренты (R-стратегия) и виоленты (С-стратегия) занимают при этом крайние положения, пациенты (S-стратегия) — среднее, одновременно только для них характерна высокая устойчивость к низкой концентрации ресурса (рис. 2.24).

Сравнивая классификации разных авторов, можно отметить, что все выделяют три типа стратегий:

— **Оппортунисты, или эксплеренты** — виды, которые быстрее остальных начинают потреблять новый ресурс (территорию, биогены и т. п.). Способы реализации этой стратегии весьма разнообразны. Одни виды имеют специальные стадии для переживания периодов, когда ресурс малодоступен. Другие, благодаря относительно короткому жизненному циклу (способности быстро увеличить свою численность) и высокой расселительной способности, дают вспышки численности в местах, где ресурс временно становится доступным. Особи третьих сами мигрируют между местами с доступным ресурсом, потен-



Рис. 2.24. С-S-R-стратегии у фитопланктона. По Л.В. Ильяш и др. (2003).

циал размножения и расселения при этом могут быть и невысокими. Примером вида с такой стратегией Л.Г. Раменский считал шакала.

— **Пациенты** — виды, особи которых обитают в неблагоприятных условиях. Существует слишком большая субъективность в отнесении условий к благоприятным или нет и, соответственно, отнесения видов к виолентам или пациентам. Так, условия жизни в абиссали или в засушливых районах считают неблагоприятными. Виды, которые там существуют относят к пациентам, поскольку они способны переносить эти неблагоприятные условия. Вместе с тем, наличие в таких условиях процветающих популяций пациентов позволяет интерпретировать данные условия как благоприятные *для них*. Правильнее было бы оценивать качество биотопа с точки зрения самого *вида*, а не *наших* представлениях о том, что для него хорошо, а что плохо. Условия в пустыне неблагоприятны для зостеры, но благоприятны для кактуса, и наоборот, условия верхней сублиторали неблагоприятны для кактуса и благоприятны для зостеры. А для солероса (*Salicornia europaea*), растущего и там, и там, благоприятными, по-видимому, следует считать оба биотопа. Отсутствие каких-либо объективных критериев благоприятности-неблагоприятности видно из следующего примера. Л.Г. Раменский (1938), иллюстрируя жизненную стратегию *пауциентов*, приводит всего два примера: сосну (*Pinus sylvestis*) и тростник (*Phragmites australis*). Характеризуя последний, он пишет: «Тростник — прямо специалист по разнообразным трудным условиям, настоящий земноводный верблюд» (стр. 280). Б.М. Миркин с соавторами (2002) в первом абзаце характеристики *виолентов* (sic!) также приводит два примера: канареечника и того же тростника, поскольку он «произрастает в благоприятных условиях» (стр. 42). Представленный выше пример канареечника также хорошо иллюстрирует субъективность критериев. «Виолентность» вида проявляется только при внесении минеральных удобрений, т. е. только при антропогенном воздействии. Следуя этой логике, к ярко выраженным виолентам следует отнести и все остальные культурные и декоративные растения, «виолентность» которых проявляется при других воздействиях человека (обработка гербицидами, регулярная вспашка и прополка и т. п.). С точки зрения Л.Г. Раменского, канареечник следовало бы считать типичным эксплерентом, поскольку ни о какой «высокой энергии жизнедеятельности» в его случае не приходится говорить, ибо «на контрольном участке, где удобрения не вносились... к шестому году.. канареечник был практически полностью вытеснен» (Миркин и др., 2002: 43). С другой стороны, латентные стадии оппортунистов не всегда легко (а то и невозможно) отличить от особей пациентов.

— Все остальные виды относят к третьей группе, которую различные авторы называют по-разному. Наиболее нейтральным (а, следовательно, более универсальным) является термин **биотически успешные виды**.

При всём внешнем сходстве разные классификации, выделяющие три жизненные стратегии, неодинаковы, поскольку при их проведении данные авторы использовали различные логические основания. Причина этого состоит в том, что из множества вероятных логических оснований авторы классификаций выбирают те, которые считают наиболее существенными. Представление же о существенном неодинаково у различных исследователей, во-первых, потому, что на разных стадиях развития науки эти представления меняются. Во-вторых, каждый автор строит свою классификацию для изучаемых им групп: Л.Г. Раменский, L. Van Valen, J.P. Grime и Б.М. Миркин с соавторами — для наземных высших растений, G.J. Vermeij — для макробентоса, Ю.Э. Романовский — для пресноводного зоопланктона, Л.В. Ильях — для фитопланктона. Очевидное несходство данных групп приводит к существенным различиям в возможностях реализации жизненных стратегий. К тому же эти группы входят в состав разных экосистем, а особенности экосистем и биологии доминирующих в них групп в значительной степени взаимосвязаны. Например, на коралловом рифе или в лесу очень важна эдификаторная роль отдельных видов, тогда как в фитопланктоне этот эффект гораздо менее значим. Всё это делает неизбежным существование многочисленных классификаций жизненных стратегий, что мы и наблюдаем в реальности. Созданные каждая для конкретной ситуации, различные классификации хорошо их описывают. В то же время, одновременное существование разных классификаций

делает каждую менее универсальной, а применимость конкретных классификаций в экосистемах другого типа часто сомнительна. Субъективность выбора логического основания для классификации может сопровождаться субъективностью оценки положения вида на градиенте факторов, по которым проводится классификация. Как показано выше на примере благоприятности–неблагоприятности, одни и те же условия (для одного и того же вида!) разные авторы могут трактовать диаметрально противоположно; это резко обесценивает такие классификации. Все эти моменты снижают их общетеоретическую ценность.

Как и в случае r-K-стратегий, три стратегии рассматривают идеальные случаи. Реально же виды образуют континуум в C-S-R-пространстве. Также, как и в случае r-K-стратегий, подразделение видов, удобное с педагогической точки зрения (хотя, как показывает практика, и менее, чем r-K-стратегии), на практике выполнимо с теми или иными оговорками в отношении каждого вида.

Большое внимание, уделяемое обсуждению различных жизненных стратегий, связано со стремлением через жизненные стратегии *видов* объяснить поведение *экосистем*. Одни ученые считают это возможным и полагают, что в экосистемах преобладают неспецифические взаимодействия видов. Другие исследователи думают, что экосистемам присущи особенности, характерные только для них. Эти особенности возникают лишь в результате взаимодействия её частей (видов), специфических для каждой экосистемы. Такие особенности не могут быть отражены в классификациях жизненных стратегий видов. Например, во многих экосистемах велика роль «ключевых видов», но это — характеристика роли вида в экосистеме, а не его жизненной стратегии. Рассмотрению этой проблемы посвящена Глава 4.

3. Сообщества

Методы изучения бентоса

Все методы изучения бентоса можно подразделить на *in situ* и *in vitro*. К последним относятся аквариальные методы, основной задачей которых является изучение биологии отдельных видов и эксперименты по взаимодействию специально подобранных видов. Методы *in vitro*, весьма разнообразные и специфичные в зависимости от поставленных задач и исследуемых групп, здесь не рассмотрены. Все описываемые ниже методы являются методами изучения *in situ*.

Немного отступив от темы, хочется заметить: если есть возможность, то заведите морской аквариум и наблюдайте за жизнью организмов, изучаемых обычно в виде фиксированных образцов. Нередко такое простое наблюдение, даже без постановки каких-либо экспериментов, оказывается весьма полезным.

Изучение литорального бентоса во время отлива весьма сходно с работой геоботаника или почвенного зоолога: его проводят с помощью тех же пробных площадок. Макробентос отделяют от грунта промывкой на сите, микро- и мейобентос, просматривают под биноклем или микроскопом после их экстракции из грунта разными методами. Макро- и мейобентос также изучают на фиксированных пробах, в фиксированном виде производят и точное определение видов микробентоса.

Изучение бентоса под водой значительно сложнее. На малых глубинах (реально не глубже 40 м, обычно меньше) используют акваланг. Работу ведут примерно также, как и на литорали (Голиков, Скарлато, 1965; Пропп, 1971; Денисов, 1972). На практике, за одно погружение аквалангист может обследовать не более 1000 м² и даже при использовании механических средств передвижения — не более 1 км². К тому же видимость в воде значительно хуже, чем в воздухе, поэтому полезно провести предварительную рекогносцировку. Получить представление о локальном распределении самых прибрежных сообществ можно просто, взобравшись повыше (рис. 3.1). При этом отчетливо видно распределение сообществ твёрдых грунтов (различные сообщества имеют несколько разный от-



Рис. 3.1. Распределение сообществ, видимое с берега (Чёрное море).

Тёмные каменные гряды, перпендикулярные берегу, поросли *Cystoseira*. На переднем плане О.В. Максимова.

тенок и насыщенность цвета из-за неодинакового цвета доминирующих видов макрофитов и разной толщины воды над ними), песка с зарослями морских трав и пятен чистого песка. При более масштабных исследованиях незаменимой является аэрофотосъемка. Вопросы применения и дешифровки материалов аэрофотосъемки при изучении сообществ верхней сублиторали подробно разобраны во многих работах (Кудрицкий, 1967; Геолого-геоморфологическое изучение..., 1968; Петров, 1989). На больших глубинах и на удалении от берега рекогносцировку удобнее делать с помощью подводной буксируемой видеокамеры. Видеозаписи затем изучают и составляют план съемки. Методы дистанционного наблюдения непрерывно совершенствуются.

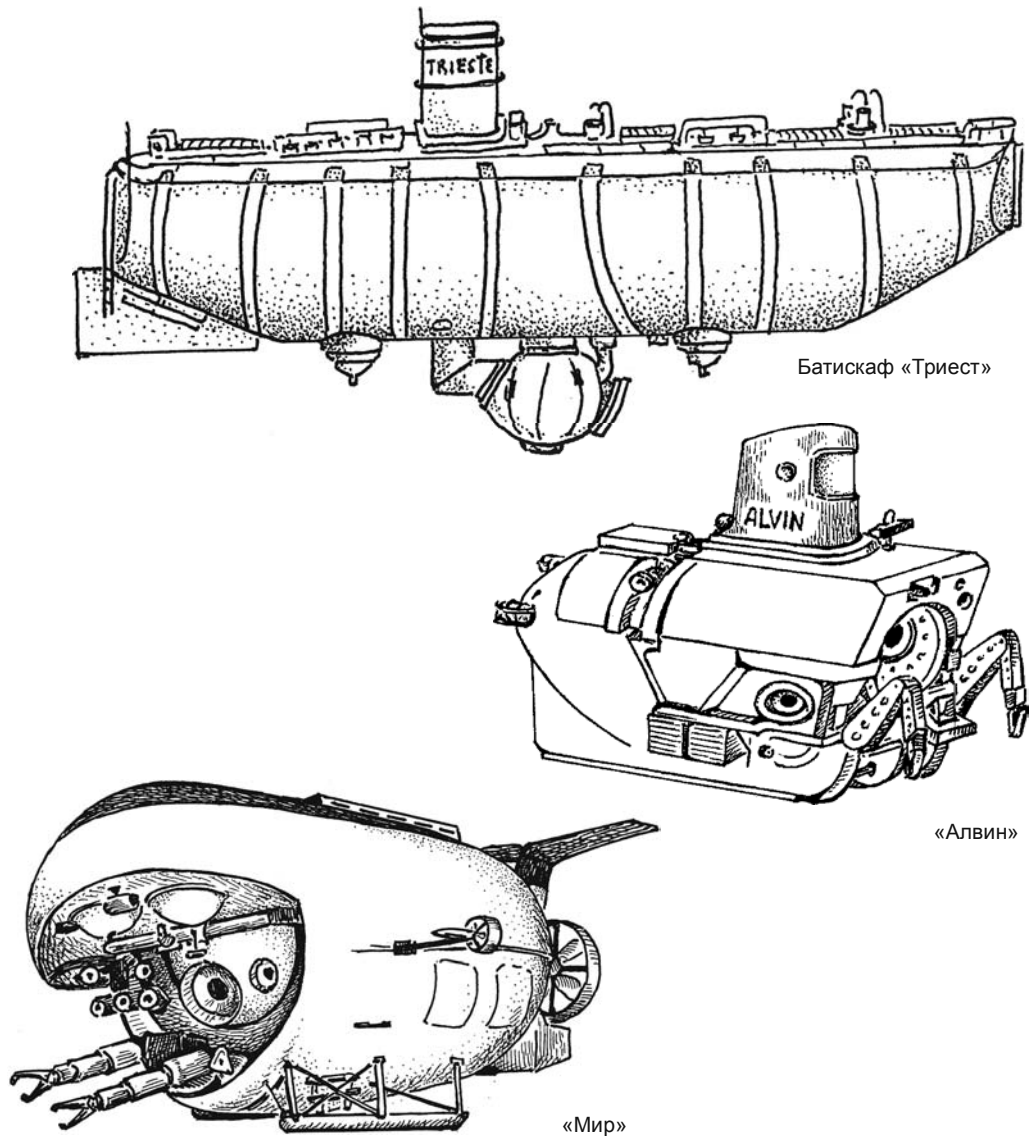
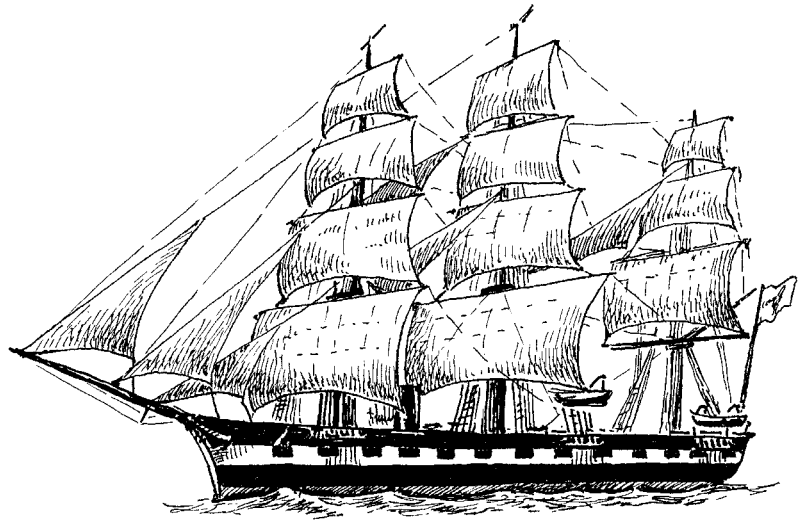
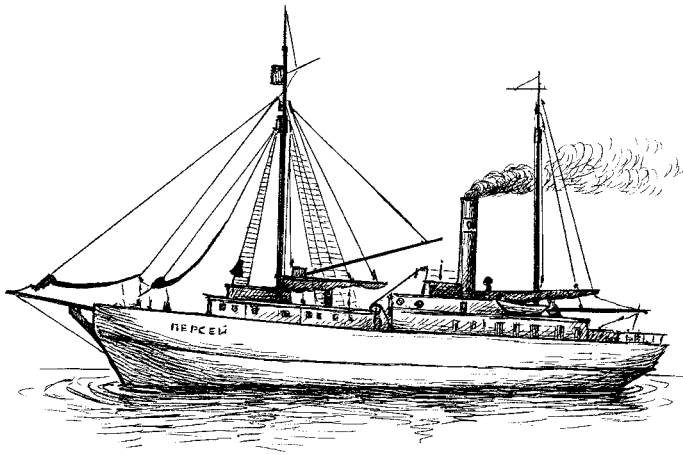


Рис. 3.2. Некоторые подводные аппараты, используемые для изучения бентоса.

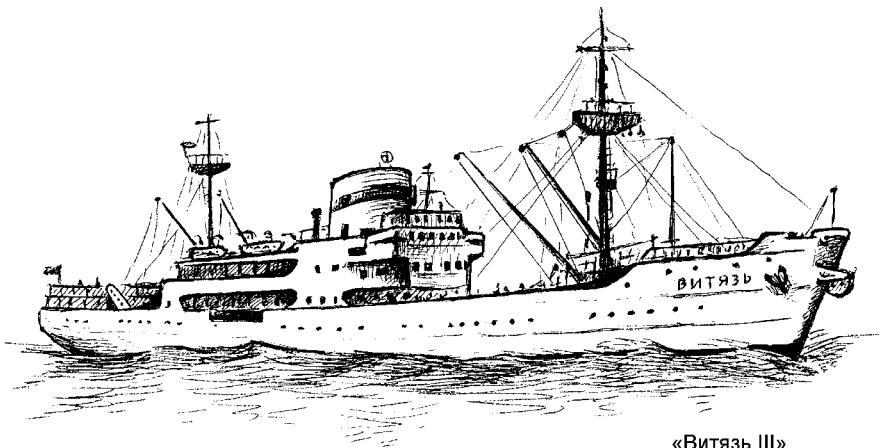
Батискаф «Триест» достиг дна Марианской впадины, «Алвин» открыл глубоководные гидротермы, на двух «Мирах» работают сейчас в Институте океанологии РАН, максимальная глубина их погружения 6000 м. По Л.И. Москалёву (2005).



«Челленджер»



«Персей»



«Витязь III»

Рис. 3.3. Корабли, исследования на которых внесли важнейший вклад в изучение бентоса. По Л.И. Москалёву (2005).

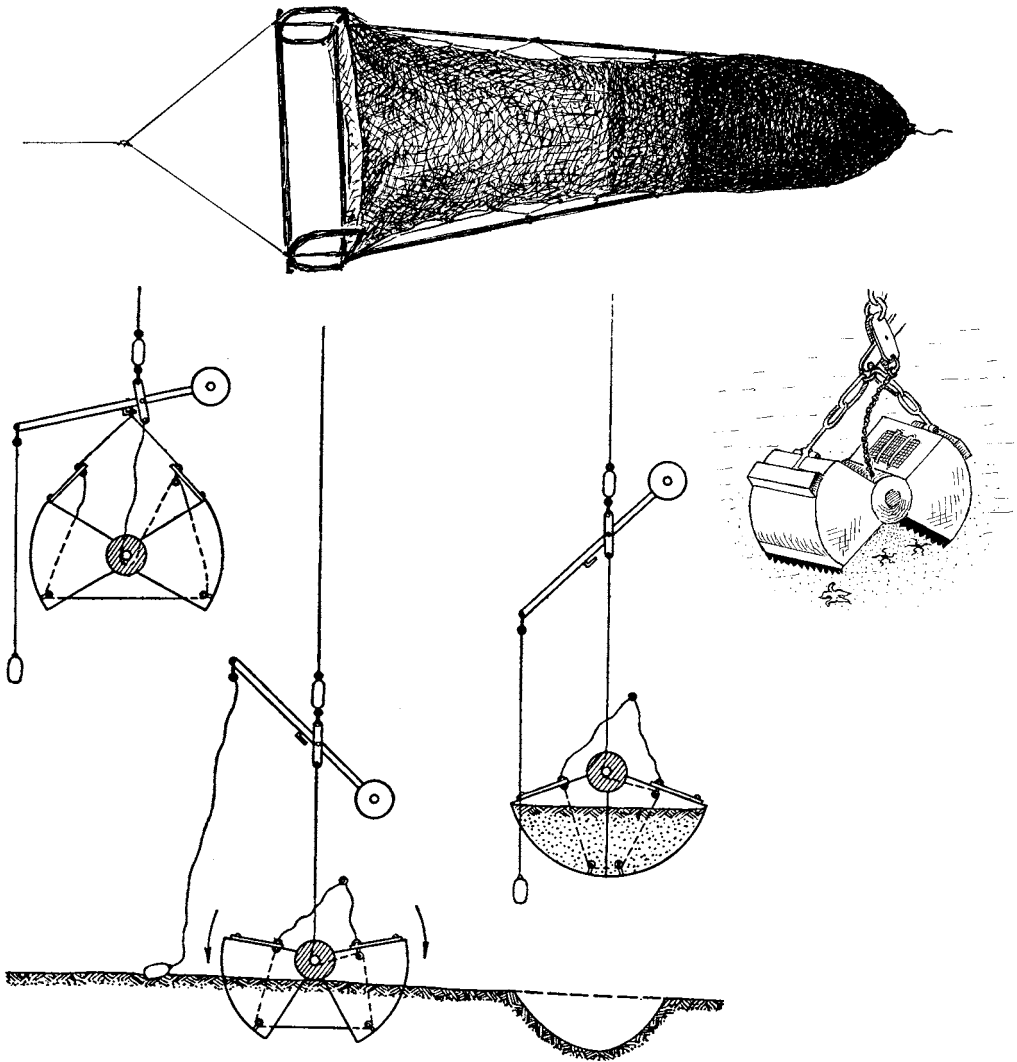


Рис. 3.4. Трал Сигсби и дночерпатель «Океан-50» (по: Лисицыну, Удинцеву (1955) и Москалёву (2005)).

Глубже акваланг бывает неэффективным. На этих глубинах используют подводные аппараты (рис. 3.2), обитаемые или нет. Несмотря на их несомненные достоинства, пока они остаются экзотикой из-за дороговизны. Поэтому и в настоящее время большую часть проб собирают с борта судна.

Существует два основных орудия сбора бентоса с борта судна: дночерпатель и трал, каждый из которых имеет многочисленные модификации, различающиеся как конструктивно, так и уловистостью. Наиболее распространены в России дночерпатель «Океан-50» и трал Сигсби (рис. 3.4). И трал, и дночерпатель пригодны только для изучения сообществ рыхлых грунтов на глубинах от нескольких метров. Здесь они дают результаты, вполне сопоставимые по достоверности с водолазными, но организация их значительно проще, и пробы с их помощью можно собирать в гораздо большем диапазоне глубин. Кроме того, в последнее время получают распространение модифицированные дночерпатели — так называемые кореры (от англ. corer — пробоотборник) и эпибентосные тралы, снабжённые разными системами, препятствующими их погружению в грунт.

Дночерпатель — это ковш, вырезающий кусок грунта при отборе пробы. Поскольку дночерпатель берёт вырезанную часть грунта целиком, можно пересчитать массу и плотность поселений на единицу площади, поэтому он считается количественным орудием лова. Однако три группы видов дночерпателем облавливаются неудовлетворительно:

— Подвижные и лёгкие организмы, сидящие на поверхности грунта: они убегают от него или сдуваются дночерпателем при опускании его на грунт.

— Крупные организмы, по размерам сопоставимые с дночерпателем, а также виды с низкой плотностью поселений — ошибка определения численных показателей таких видов очень велика.

— Особи, закапывающиеся глубже, чем проникает дночерпатель. Крупные виды способны закапываться на глубину нескольких десятков сантиметров. Наиболее распространённый в России дночерпатель «Океан» даёт сильно заниженные значения биомассы на плотных мелкозернистых песках, в которые он проникает неглубоко. Так, обитающая на этих грунтах дальневосточная *Mua* имеет сифоны, возвышающиеся над поверхностью дна до полуметра, примерно столько же скрыто под грунтом (наблюдения из батискафа А.К. Карамышева, личн. сообщ.). В качестве предания часто рассказывают историю о том, что перед войной И. Закс при углублении фарватера под Владивостоком доставал из грунта, поднимаемого землечерпателем, *Nephtys* длиной до полутора метров (известные в настоящее время представители этого рода из Японского моря не превышают 20–30 см). На Белом море, в литорали и на мелководьях весьма обычен пескожил (рис. 2.16). Он строит норки, входы в которые расположены в ямках, а выходы — на холмиках. Диаметр холмиков и ямок *Arenicola marina*, имеющего длину до 10 см, составляет несколько см (не более 10), при этом он закапывается на глубину в 10 см и даже более, т. е. диаметр ямки примерно соответствует длине червя и максимальной глубине, на которую он закапывается. В верхней сублиторали Персидского залива ямки пескожилов достигают диаметра 1 м и более (Н.В. Кучерук, личн. сообщ.).

Все эти факторы приводят к смещению оценки роли различных видов в сообществах. Так, только из-за недоучёта крупных глубоко закапывающихся особей, по данным А.А. Нейман (1988: 14), средняя биомасса руководящих видов в пробах, собранных дночерпателем «Океан-50», в некоторых типах сообществ в 400 раз меньше, а средняя суммарная биомасса бентоса — в 50 раз меньше, чем в пробах, собранных дночерпателем Гордеева. Аналогичные данные приводит и Н.М. Тамдруп (1935): на плотных песчаных грунтах Северного моря средняя биомасса зообентоса в 3 раза выше в пробах, собранных дночерпателем Ван-Вина, нежели Петерсена.

Любое измерение проводится с ошибкой. Отбор гидробиологических проб — не исключение. Для определения величины этой ошибки необходимо на каждой станции отбирать более одной пробы. В противном случае в дальнейшем будет очень трудно понять, действительно ли неодинаковы пробы с разных станций или же различия не превышают ошибки измерений. Работ, в которых бы определяли ошибку дночерпательных проб немного, но порядок величин можно понять из следующих данных.

А. Ярвекюльг (1979), проанализировав свои и данные литературы, пришёл к выводу, что на мягких грунтах все модели дночерпателей дают сходные величины, на плотных — чем тяжелее дночерпатель, тем больше он ловит. Варьирование суммарной биомассы в повторных дночерпательных пробах обычно меньше, чем на порядок. Суммарная плотность варьировать меньше.

В нижней сублиторали Северного моря 2 пробы дночерпателем Ван-Вина (0,1 м²) приносят 50–60% и 8 проб — 90% видов макрофауны (Stripp, 1969).

Для достоверного определения общей плотности зообентоса на озёрных илах достаточно брать на станции 2 пробы дночерпателем Экмана 0,5 м², 3 пробы дночерпателем Эк-

мана 0,225 м², 5 проб пневматическим дночерпателем 0,045 м² или 20 проб пневматическим дночерпателем 0,01 м²; для точного учёта плотности отдельных видов количество проб следует удвоить или утроить (Preis, 1969). Поскольку в пресных водах размер организмов гораздо меньше, чем в море, для морских исследований цифры эти следует увеличить.

Оригинальный подход к оценке достоверности получаемых с помощью дночерпателя данных по распределению видов дал В.Е. Стрельцов (1966).

При дночерпательных сборах для получения достоверных цифр при прочих равных условиях лучше использовать меньший дночерпатель, но большее число проб. При выборе размера дночерпателя следует учитывать то, что дночерпатель меньших размеров пропорционально легче (т. е. хуже облавливает глубоко закапывающиеся формы), и принимать во внимание размер учитываемых организмов (он должен быть существенно меньше, чем размер учётной площадки). Размеры морских организмов обычно вынуждают использовать дночерпатели максимальных размеров — по техническим соображениям это 0,25 м², но и такой размер не позволяет точно оценить биомассу и численность крупных и редко встречающихся видов.

Трал представляет собой большой сачок: мешок на раме. При движении он то закапывается в грунт, то скользит по грунту, то всплывает над ним. Поэтому реально нет возможности пересчитать улов на площадь. Но как орудие лова, трал обладает и достоинствами: он лучше дночерпателя облавливает некоторые организмы. Это:

- подвижные и лёгкие организмы, сидящие на поверхности грунта;
- крупные организмы, по размерам сопоставимые с дночерпателем;
- крупные малоподвижные и неподвижные организмы, сидящие на скалах и валунах, расположенных среди рыхлых грунтов (вспомните причины плохой сортированности грунтов, в частности, ледовый разнос).

Соответственно, выделяют дночерпательный и траловый бентос. Естественно, что данные, полученные тралами и дночерпателями, сопоставимы с трудом. Тем не менее, поскольку эти орудия лова существенно дополняют друг друга, для выяснения полной картины распределения сообществ на дне необходимо использовать их вместе. Ещё лучше, если данные тралов и дночерпателей будут дополнены визуальными наблюдениями (во время погружений с аквалангом или из необитаемого или обитаемого подводного аппарата). Анализ данных, полученных разными орудиями лова и наблюдениями, даст достаточно полную картину распределения донных сообществ.

Кроме рыхлых грунтов, сообщества которых можно достаточно адекватно изучать с помощью трала и дночерпателя, существуют биотопы, где такими орудиями лова невозможно собрать пробы. В первую очередь, это — сообщества скал и вообще все сообщества, расположенные на сложном рельефе и дне, чья поверхность существенно не горизонтальна. В число таких сообществ входят, в частности, рассматриваемые ниже сообщества глубоководных коралловых рифов и сообщества глубоководных гидротерм.

Первые исследователи непосредственно разбирали улов, затем для отделения грунта от животных улов стали промывать на борту судна через станки, устроенные по принципу почвенных сит: 2–3 лотка с дном из сита ставились друг на друга, улов помещался на верхнее. Туда же направлялась струя воды. Вода размывала грунт, который проходил через сита, а животные оставались на ситах. Существенным недостатком такой системы промывки является очень сильный напор, обычно существенно повреждающий полихет и других животных с мягким телом. Уменьшение напора резко снижает скорость промывки. Данного недостатка лишён промывной станок конструкции Н.Ф. Федикова (1960) (рис. 3.6). В станке этой конструкции улов помещается в мешок из газа, на который сна-



Рис. 3.5. Промывка проб на «Челленджере». По Tizard et al. (1885).

ружи направляются струи воды. Основной недостаток такого станка — сложность изготовления. Поэтому мы использовали значительно более простой станок (рис. 3.6), который тем не менее давал вполне приемлемые результаты. Сделать его очень просто. Полный комплект состоит из:

— 1–2 металлических или деревянных корыт, в которые помещают улов. Размер каждого из корыт должен быть достаточен для помещения туда дночерпателя. Дночерпатель опорожняют в корыто. Два корыта нужно для помещения в них уловов двух дночерпателей на тот случай, если промывка одного не завершилась до прихода второго, а также для промывки тралов, улов которых часто бывает существенно больше улова дночерпателя.

— 40–50-литрового бака (лучше более лёгкого и нержавеющей пластмассового), к которому приделан носик. Носик должен обязательно иметь бортик по всему периметру, сток из него идёт через отверстие (лучше — трубу) в дне носика. В бак опускают шланг, по которому подают воду, вода стекает через носик.

— Сита (одного или нескольких), задерживающего животных, поступающих с током воды.

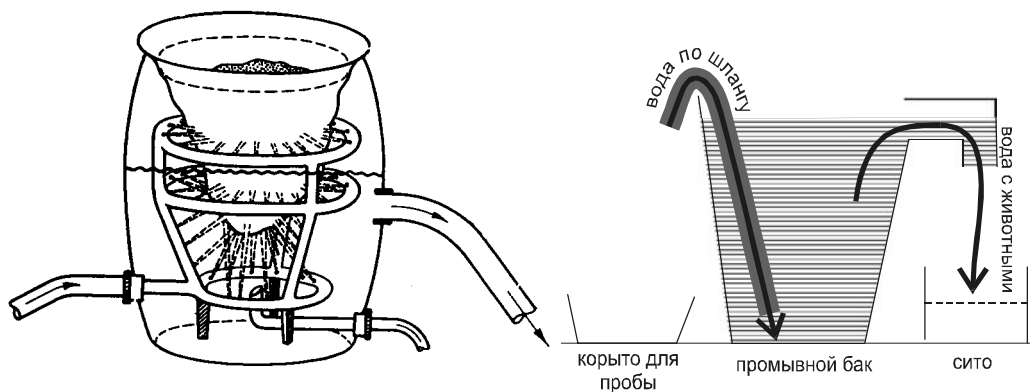


Рис. 3.6. Промывной станок конструкции Н.Ф. Федикова (1960) и простой промывной станок.

В процессе промывки улов постепенно перекалывают совковой лопатой в промывной бак. Здесь бульшая часть животных взмучивается и с током воды попадает на сито. Сита животных можно выбирать непосредственно в фиксатор, можно сделать сменные сита из газа, которые бы целиком помещались в фиксатор. При необходимости животных можно предварительно наркотизировать. По окончании промывки вручную разбирают остаток в баке. Он состоит из камней и крупных животных.

По данным К. Fauchald (1977), на сбор одной дночерпательной пробы (к сожалению, он не указал размер дночерпателя) с промывкой на 0,5 мм сите на шельфе уходит 50 минут корабельного времени. А на обработку её в лаборатории — 3 человеко-недели. Обработка (определение) одной пробы стоит в США более \$50. Очевидно, что определение повреждённых экземпляров сложнее, требует более высокой квалификации и больших затрат времени. Чем сильнее повреждены экземпляры, тем менее точным становится определение. Определение сильно повреждённых бывает и вовсе невозможным. Поэтому время, затраченное на более тщательный сбор материала, позволяющий обеспечить лучшую его сохранность, оборачивается многократным выигрышем во времени, затраченным на лабораторную обработку, и точностью полученных данных.

За границей для более полного извлечения животных из фиксированных проб используют различные растворы самых разных веществ повышенной плотности: сахарозы, трихлорэтилен (вероятный канцероген), Ludox и др. В отечественной практике такие методы не нашли применения из-за их трудоёмкости и дороговизны.

Практика и традиции выделения сообществ макробентоса

Дно, в отличие от поверхности суши, длительное время было недоступно для визуального наблюдения. Изучение бентоса с судна традиционными орудиями лова можно сравнить с изучением суши с воздушного шара, плывущего над облаками. Кто-то сказал, что с помощью трала в этом случае можно собрать мартовских котов и пару трубочистов. Исследователь-гидробиолог, в отличие от коллег, занимающихся изучением наземных экосистем, не имеет возможности отбирать пробы в конкретном сообществе, он может ориентироваться лишь весьма приблизительно, основываясь на данных по рельефу и материалам предыдущих съёмок.

Первые исследования при описании бентоса выделяли не сообщества, а описывали отличия биоты разных грунтов. Например, в классическом труде по бентосу Чёрного моря, С.А. Зёрнов (1913) выделял биоценозы скал, песка, ракушечника, илистых берегов, мидиевого и фазеолинового ила и т. д. Такая практика выделения «сообществ» встречается и сейчас.

Постепенно было обнаружено, что в конкретном месте один из видов резко доминирует над остальными. Станции с доминированием одного вида стали относить к одному сообществу. Особенно широкое распространение практика выделения сообществ по видам-доминантам получила в отечественной гидробиологии (Броцкая, Зенкевич, 1939; Шорыгин, 1955 и др.). Этот метод выделения сообществ в изучении бентоса, как и в некоторых школах геоботаников, сохранилась до сих пор.

В исследованиях бентоса доминирование вида определяют в конкретной пробе или группе проб, взятых на одной и той же или соседних станциях (Броцкая и Зенкевич, 1939; Воробьев, 1949; Нейман, 1963). Доминирование следует оценивать по роли, которую играет вид в сообществе. Длительное время в качестве такого показателя использовали долю биомассы часто с учётом частоты встречаемости. За рубежом нередко вместо биомассы используют численность. Однако оба этих показателя имеют недостатки. При выделении доминантов по биомассе таковыми становятся крупные, но медленно растущие моллюски и иглокожие. При использовании численности в том же сообществе доминантом

Таблица 3.1. Средние значения коэффициента удельной интенсивности метаболизма (с) при стандартной температуре 20°C, аллометрического показателя и калорийности для некоторых групп макрозообентоса. По Алимову (1979); Кучеруку (1985); Голикову и др. (1988).

Таксон	c	d	калорийность ккал на 1 г сырой массы
Foraminifera	0,3	0,75	0,3
Spongia	0,4	0,75	0,35
Hydrozoa	0,14	0,73	0,3
Actinaria, Alcionaria	0,1	0,73	0,27
Turbellaria	0,84	0,81	0,87
Nematoda	0,83	0,8	0,86
Polychaeta Errantia	0,74	0,78	0,85
Polychaeta Sedentaria	0,5	0,72	0,45
Oligochaeta	0,81	0,79	0,86
Bryozoa	0,14	0,7	0,3
Brachiopoda	0,4	0,7	0,36
Hydracarina	0,7	0,75	0,4
Copepoda	0,97	0,78	0,7
Mysida	0,5	0,72	0,8
Cirripedia	0,14	0,69	0,3
Amphipoda	0,69	0,79	0,76
Isopoda	0,69	0,82	0,76
Macrura	1,1	0,87	0,82
Anomura	0,47	0,85	0,65
Gastropoda	0,42	0,71	0,35
Bivalvia	0,5	0,74	0,38
в т.ч. Astartidae	0,2	0,72	0,29
Pectinidae	0,7	0,8	0,5
Mytilidae	0,8	0,7	0,45
Tellinidae	0,33	0,71	0,4
Asteroidea	0,15	0,66	0,35
Ophiuroidea	0,15	0,72	0,3
Holothuroidea	0,15	0,72	0,28
Tunicata	0,1	0,6	0,25
Pisces	1,3	0,81	0,9

могут стать мелкие полихеты, имеющие низкую биомассу. Поскольку сообщество — функционирующая структура, правильное для выделения доминирующих видов применить не структурные показатели (численность, биомассу), а функциональные. В качестве такого показателя в последнее время широко используют поток энергии через популяции видов. Поток энергии можно считать пропорциональным интенсивности метаболизма популяции (трат на обмен). Интенсивность метаболизма популяции рассчитывают для животных по формуле:

$$R = c \cdot N \cdot W^d = c \cdot N^{1-d} \cdot B^d,$$

где W — средний индивидуальный сырой вес особи, N — численность и B — биомасса на 1 м^2 , d — аллометрический показатель, c — специфичный для таксона коэффициент удельной интенсивности метаболизма.

При расчете потока энергии для макробентоса величину d обычно принимают равной 0,75, можно использовать значения из табл. 3.1; значения c специфичны для разных таксонов (табл. 3.1). В этой же таблице приведены средние величины удельной калорийности в ккал на 1 г сырой массы.

При оценке обилия раковинных моллюсков в значения сырого веса обычно вводят поправки на среднюю весовую долю их раковины. Этот показатель колеблется в весьма

широких пределах в зависимости от таксона, и его лучше определить самому для конкретного материала. В качестве первого приближения можно использовать значения для *Gastropoda* — 0,5–0,67, *Bivalvia* — 0,9.

Анализ имеющихся в литературе данных о продуктивности различных групп одноклеточных водорослей (морских и пресноводных), в основном диатомовых и перидиниевых, показывает, что значения коэффициента d для этих организмов близки к 0,5 (Гутельмахер и др., 1980; Гутельмахер, 1983; Заика, 1983; Raven, Kubler, 2002).

Если резко доминирующего вида нет, то используют разные методы многомерного анализа.

После нанесения на карту сообществ, выделенных тем или иным способом, обнаруживается, что для большей части станций и сообществ характерны следующие особенности:

- станции, отнесённые к одному сообществу, расположены вполне закономерно;
- каждому сообществу свойствен свой тип гранулометрии;
- гранулометрические различия биотопов, близких по трофическому составу сообществ, заключаются в сортированности, т. е. степени преобладания и доли различных размерных частиц, при том, что преобладает одна и та же размерная фракция.

Таким образом, сообщество, выделенное по, казалось бы, формальным признакам, оказывается естественным образованием, обязанным своим возникновением различиям процесса седиментации и гидрологии, нередко очень тонким, а также, как будет показано в следующей главе, степенью его сукцессионной зрелости.

В заключение необходимо отметить, что использование в качестве показателя роли вида в сообществе потока энергии, проходящего через его популяцию, хотя и стало привычным, вовсе не безупречно. В будущем несомненно произойдёт замена этого показателя на ещё более адекватный. В частности, идея о существовании вида-доминанта, определяющего сообщество, казалось бы многократно подтверждённая фактическими данными, не имеет теоретического обоснования. Виды, определяющие структуру и функционирование

данного сообщества вовсе не обязаны доминировать в нём ни по численности, ни по биомассе, ни по любому другому аналогичному показателю. Правильнее выделять сообщества по ключевым видам, или видам-эдификаторам (*key-species*), но универсальных методических приёмов этого не существует. Такие виды сейчас устанавливают после изучения структуры и функционирования конкретных сообществ.

«Число, площади и контуры подобных биоценозов во многом условны и зависят от дробности размещения съёмочных станций» (Шунтов, 2001: 457).

С другой стороны, наиболее распространённая в данный момент практика — выделять сообщества на основе их физиономического сходства в данный момент — имеет и другие врождённые пороки. Мало того, что при этом фактически игнорируется сукцессионная динамика: правильнее выделять сообщества после её изучения, но в гидробиологии такое является очень отдалённой перспективой. Гораздо хуже, что физиономически сходные участки поверхности Земли относят к одному сообществу, хотя имеются многочисленные примеры того, что данное сходство может быть конвергентным.

Таким образом, на современном этапе сообщество — это, обычно, артефакт группировки данных, собранных на разных станциях (пробах). Иногда такие группировки удаётся интерпретировать биологически, иногда — нет.

Параллельные сообщества. Трофические зоны

По мере накопления фактических данных по конкретным донным сообществам выяснилось, что весьма сходные физиономически и по доминирующим видам сообщества

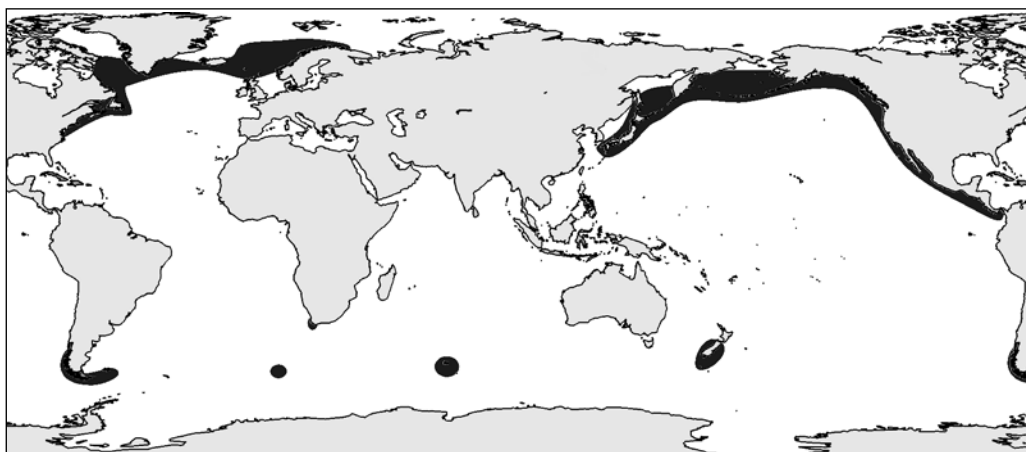


Рис. 3.7. Распространение сообществ, в которые входят разные виды морских ежей рода *Brisaster*. По А.Н. Миронову (1989).

занимают сходные биотопы в разных районах Мирового океана. Такие сообщества Thorson назвал **параллельными**. Концепцию параллельных сообществ развивали и отечественные исследователи бентоса. Примерами параллельных сообществ европейских мелководий являются сообщества рыхлых грунтов с доминантом *Macoma balthica*. Эти сообщества обычны от Северного до Белого моря. На больших глубинах в северной Атлантике и северной Пацифике расположены сообщества с доминированием *Macoma calcarea*. Ещё глубже, в нижней части шельфа и верхней части склона, расположена группа сообществ с доминированием *Brisaster fragilis*, различные варианты которых распространены на илах верхней батиали у Ньюфаундленда, Норвегии и в юго-западной части Баренцева моря. Группа сообществ с доминирующими близкими видами *Brisaster townsendi* и *B. latifrons* распространена в Охотском и Беринговом морях и прилегающих районах северо-западной Пацифики, а также вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки и некоторых других районах (рис. 3.7, 3.13).

В середине прошлого века Е.П. Турпаева (1948, 1953) разработала классификацию бентосных организмов по способу их питания и предложила (Турпаева, 1954) классифицировать гетеротрофные морские донные биоценозы по доминирующей в них пищевой группировке. Она установила для Баренцева моря связь трофических типов биоценозов с механическим составом грунта и содержанием в грунте органического вещества. Эти исследования были затем продолжены М.Н. Соколовой, А.И. Савиловым, А.П. Кузнецовым, А.А. Нейман, В.И. Зацепиным и др.

В результате выяснилось, что в природных донных сообществах обычно одна из трофических групп резко доминирует. Группа сообществ, в которых доминирует одна трофическая группа, образует **трофическую зону**. А.П. Кузнецов (1980) проводит параллель между трофическими зонами и зонами наземной растительности: тайгой, широколиственным лесом, степью. Эта аналогия довольно наглядна и помогает понять строение поверхности, которую мы не видели своими глазами, хотя зоны наземной растительности, возможно, более аналогичны параллельным сообществам.

Очевидно, что распределение донных сообществ с преобладанием той или иной трофической группы бентоса определяет общий характер осадконакопления и особенности поступления пищи.

Ядро сообщества, т. е. набор руководящих видов, обычно для более эффективного потребления доступных ресурсов образовано принадлежащими к разным трофическим

группам видами. Если же количество пищи очень велико, то ядро может состоять и из видов, относящихся к одной трофической группе. Обычно это наблюдается в сообществах фильтраторов эпифауны, реже других. Но и в таких случаях между видами, образующими ядро, существуют различия в способах питания или других особенностях биологии. В частности, никогда не встречаются сообщества, ядро которых состояло бы из видов, относящихся к одному роду.

Гетеротрофные сообщества

Все сообщества бентоса по доминирующей в них трофической группе можно разделить на сообщества, доминантами которых являются автотрофные организмы — автотрофные сообщества; и сообщества, в которых роль автотрофов пренебрежима мала или они вовсе отсутствуют — гетеротрофные сообщества. Последние сообщества занимают большую часть поверхности морского дна, поэтому рассмотрение бентосных сообществ начнём с них.

Анализируя трофическую структуру 169 донных гетеротрофных сообществ шельфа Мирового океана, А.П. Кузнецов (1980) показал, что каждому трофическому типу сообществ присуща стандартная последовательность других трофических групп (табл. 3.2).

Таблица 3.2. Средние соотношения биомассы трофических групп в разных сообществах (по: Кузнецов, 1980).

Усреднённые данные, % от общей биомассы. Полужирным выделены доминирующие группы.

трофическая группа	тип биоценоза			
	эпифауны	инфауны	собирающие	грунтоеды
фильтраторы эпифауны	84	2	2	4
фильтраторы инфауны	6	74	14	4
собирающие	4	9	64	16
грунтоеды	0,4	6	10	64
прочие	5,6	9	10	12

Сообщества фильтраторов

Сообщества фильтраторов эпифауны

В местах с активной гидродинамикой, где процессы переноса осадков доминируют над процессами их накопления, современные осадки отсутствуют. Дно здесь обычно покрывает субстрат, который вода размыть не может (валуны, скалы). На нём развиваются сообщества, в которых доминируют фильтраторы эпифауны (рис. 3.8–3.10). Примерами таких сообществ являются рифы и банки (коралловый риф, мидиевая и устричная банки), а также черноморские сообщества мидиевого и фазеолинового илов.

Поскольку наиболее активная гидродинамика означает и наиболее интенсивный принос пищи, биомасса фильтраторов и собирающих детритофагов в местах их наибольшего развития достигает 1 кг/м^2 и более. Биомасса остальных трофических групп в сообществах с их доминированием редко превышает 100 г/м^2 .

Сообщества фильтраторов эпифауны поселяются также на твёрдых искусственных субстратах (молах, сваях, буях, кораблях и т. п.). В этом случае говорят о сообществах обрастания, противопоставляя их сообществам эпифауны естественных жёстких субстратов, называемых в этом случае «эпibiоз». Биомасса сообществ обрастания в благоприятных условиях может превосходить 300 кг/м^2 (Зевина и др., 2004). Различают придонное и пелагическое обрастание. Сообщества придонного обрастания фактически являются ран-

Рис. 3.8. Среднее соотношение трофических групп в сообществе с доминированием фильтраторов эпифауны (по: Кузнецов, 1980). 1 — фильтраторы эпифауны; 2 — фильтраторы инфауны; 3 — собирающие; 4 — грунтоеды; 5 — прочие.



Рис. 3.9. Сообщество с доминированием фильтраторов эпифауны.

1 — губки; 2 — гидроиды; 3 — мшанки; 4 — усногий рак *Balanus evermanni*; 5 — *Bacteria ovifera*; 6 — двусторчатый моллюск *Mytilus trossulus*. По А.И. Савилу (1961).

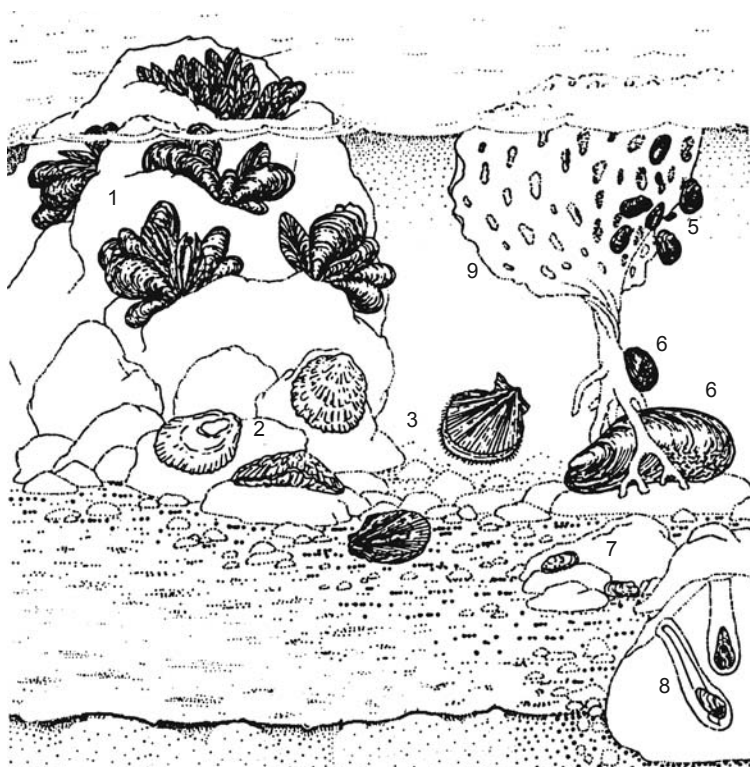


Рис. 3.10а. Сообщество с доминированием фильтраторов эпифауны.

Двусторчатые моллюски: 1 — мидия *Mytilus trossulus*; 2 — *Pododesmus macrochisma*; 3 — гребешок *Chlamys* sp.; 4 — *Vilasinia pseudovernicosa*; 5 — *Musculus filatovae*; 6 — *Modiolus kurilensis*; 7 — *Hiatela arctica*; 8 — морское сверло *Penitella penita*; 9 — бурая водоросль *Thalasssiophyllum clatrus*. По Буяновскому (1994).



Рис. 3.106. Банка мидий и устриц. По Рупперту и др. (2008).

ними стадиями сукцессий сообществ твёрдых грунтов и противопоставление сообществ придонного обрастания и сообществ твёрдых грунтов с экологической точки зрения неоправданно. Как далеко может зайти сукцессия сообщества обрастания, зависит от времени пребывания субстрата в данном месте. Основу сообществ придонного обрастания умеренных и холодных вод составляют морские желуди (*Crustacea*, *Cirripedia*, *Balanomorpha*), двустворчатые моллюски (*Bivalvia*) и полихеты (*Serpulidae* и *Spirorbidae*), в тропиках и местами даже в умеренных водах (например, на буровых вышках Северного моря) к этим основным группам добавляются колониальные кораллы (*Scleractinia*). Состав сообществ придонного обрастания соответствует окружающей биоте.

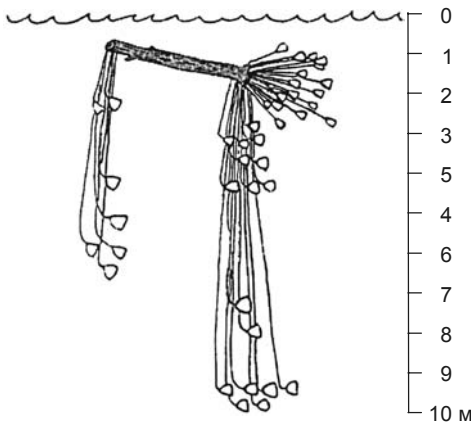


Рис. 3.11. Морские лилии пелагического обрастания мезозоя (на бревне).

Пелагическое обрастание, напротив, весьма специфично. Оно возникает на плавающих субстратах, находящихся вдали от берега и дна. Биота сообществ пелагического обрастания высокоспециализирована. Генетическая связь между ними и донными сообществами отсутствует. Естественным субстратом для этих сообществ являются крупные нектонные организмы и плавник (стволы деревьев). Основу современного пелагического обрастания составляют морские уточки (*Crustacea*, *Cirripedia*, *Lepadidae*). В другие периоды времени пелагическое обрастание выглядело, по-видимому, совсем иначе. Так, в мезозое в его состав входили колоссальных размеров стебельчатые морские лилии (рис. 3.11).

Сообщества фильтраторов инфавны

В местах с менее активной гидродинамикой, где процессы образования осадков доминируют над процессами их переноса, дно покрывают рыхлые грунты: песок, ил или глина. Собираение детрита энергетически оправдано при достаточно высокой скорости его осаждения. Поэтому на наиболее грубых осадках (пески), где ещё не происходит существенного отложения детрита, развиваются сообщества фильтраторов инфавны (рис. 3.12, 3.13).

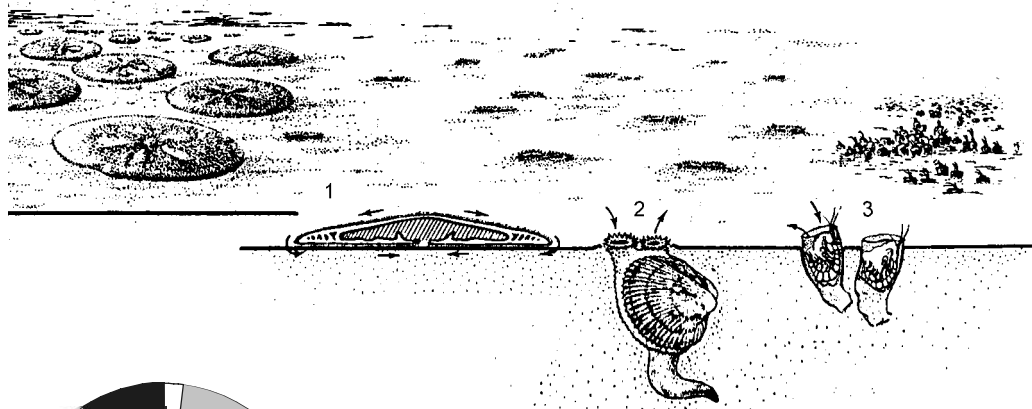


Рис. 3.12. Сообщество с доминированием фильтраторов инфауны. 1 — морские ежи *Echinarachnius parma*; 2 — двусторчатые моллюски *Ciliatocardium ciliatum*; 3 — бокоплавцы Ampeliscidae. По А.И. Савилову (1961).

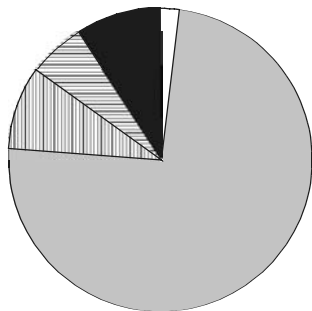


Рис. 3.13. Среднее соотношение трофических групп в сообществе с доминированием фильтраторов инфауны. По А.П.Кузнецову (1980). Обозначения как на рис. 3.8.

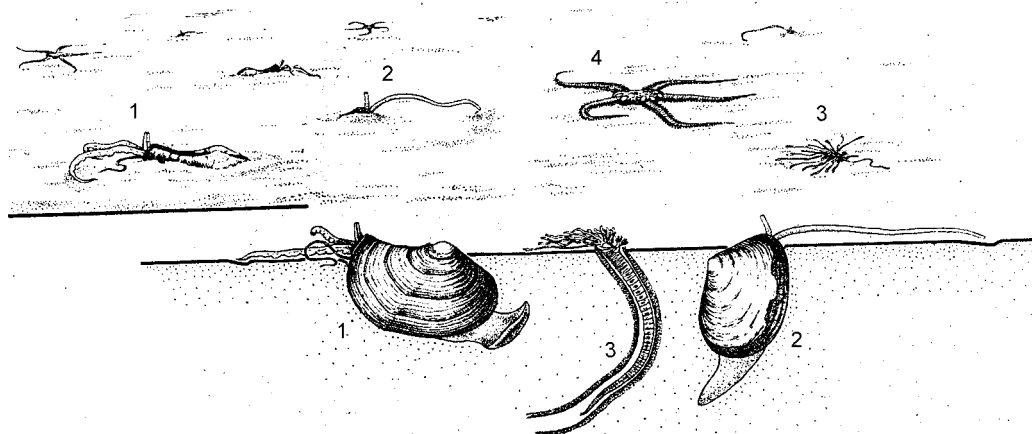
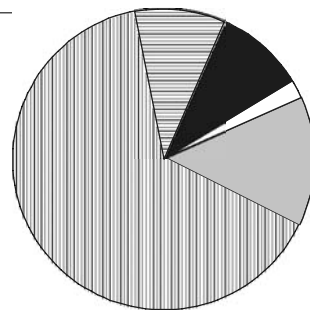


Рис. 3.14. Сообщество с доминированием собирающих детритофагов. Двусторчатые моллюски: 1 — *Yoldia thracieformis* и 2 — *Macoma calcarea*; 3 — полихеты Terebellidae; 4 — офиуры *Ophiura sarsi*. По А.И. Савилову (1961).

Рис. 3.15. Среднее соотношение трофических групп в сообществе с доминированием собирающих детритофагов. По А.П.Кузнецову (1980).

Обозначения как на рис. 3.8.



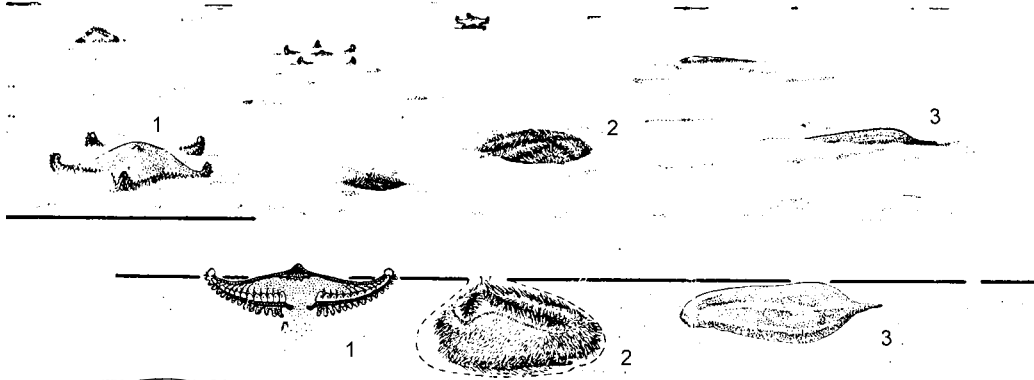


Рис. 3.16. Сообщество с доминированием грунтоедов. 1 — морские звёзды *Ctenodiscus crispatus*; 2 — морские ежи *Brisaster latifrons*; 3 — голотурии Molpadiidae. По А.И. Савилову (1961).

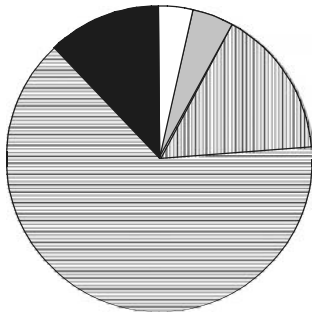


Рис. 3.17. Среднее соотношение трофических групп в сообществе с доминированием грунтоедов. По А.П. Кузнецову (1980). Обозначения как на рис. 3.8.

Сообщества детритофагов

Дальнейшее ослабление гидродинамики приводит к увеличению осаждения детрита, и ведущая роль переходит к организмам, питающимся детритом осадка.

Сообщества собирающих детритофагов

В местах с большей концентрацией органического углерода в осадках, т. е. с большими скоростями накопления детрита, развиваются сообщества с доминированием собирающих детритофагов (рис. 3.14, 3.15). Фильтраторы инфавны отходят на второе место.

Надо отметить, что фильтраторы эпифауны здесь представлены зачастую иными видами, нежели в сообществах предыдущего типа. С уменьшением потока органики уменьшается биомасса всех групп, но грунтоедов медленнее всего. Сначала это выражается в появлении сообществ собирающих со структурой:

собирающие > грунтоеды > фильтраторы инфавны > фильтраторы эпифауны.

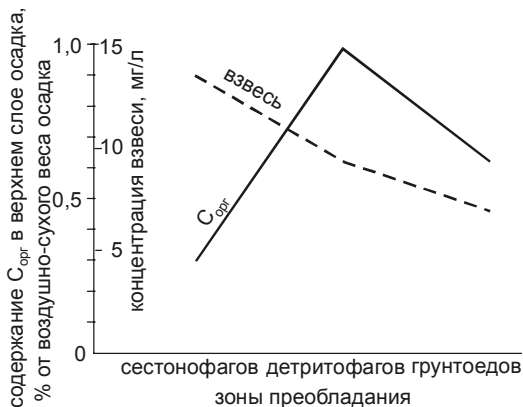


Рис. 3.18. Распределение разных трофических групп в зависимости от концентрации взвеси и содержания органического углерода в верхнем слое осадка. По А.А. Нейман (1988).

Сообщества грунтоедов

Затем ведущая роль переходит к грунтоедом (рис. 3.16, 3.17).

Грунтоеды становятся доминирующими не потому, что их становится больше. Их становится меньше. Но собирающих и фильтраторов инфавны становится ещё меньше. При дальнейшем снижении потока детрита (что часто имеет место в субтропических и тропических морях, а также на больших глубинах), происходит дальнейшее уменьшение биомассы как собирающих, так и грунтоедов. При этом зона грунтоедов и даже собирающих также может редуцироваться, и руководящая роль опять переходит к фильтраторам.

Закономерности распределения гетеротрофных сообществ

В целом, доминирование разных трофических групп определяют концентрация взвеси и содержание органического углерода в верхнем слое осадка (рис. 3.18).

Во внутренних морях, лишённых глубоких котловин, возможно из-за большого потока детрита, достаточного для поддержания доминирования собирающих детритофагов, зона доминирования грунтоедов отсутствует. При чрезмерно большом осаждении детрита (например, в зоне апвеллингов) может существенно (до нуля) падать концентрация кислорода в придонных слоях воды, макрозообентос сильно угнетён или вовсе отсутствует.

При параллельных берегам изобатах и течениях трофические зоны располагаются преимущественно поясами в следующей последовательности: фильтраторы эпифауны – фильтраторы инфавны – собирающие – грунтоеды (рис. 3.19). Это чередование зон выражено чётко и обусловлено затуханием гидродинамики вод с увеличением глубины и удалением от берега. Если изобаты и течения проходят не строго параллельно берегам, поясное распределение зон может сменяться смешанным или даже пятнистым. Однако во всех случаях, даже когда общая картина распределения оказывается крайне сложной, как, например, в Баренцевом море (рис. 3.20 и 3.21), зоны фильтраторов располагаются в местах

гидродинамика

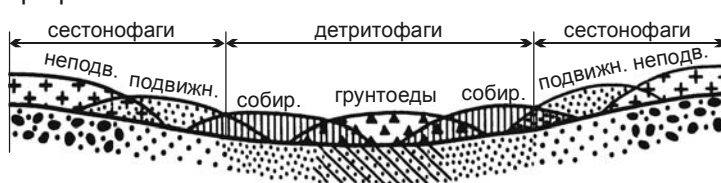


придонная взвесь



содержание $C_{орг}$ в осадке и
интенсивность осадконакопления

трофические зоны



донные осадки



Рис. 3.19. Связь распределения трофических зон с рельефом и гидродинамикой. По А.П. Кузнецову (1980).

«В Баренцевом море районы активной гидродинамики располагаются в сферах главных потоков баренцевоморских течений (рис. 3.20). Это районы: Нордкап, Мурманское побережье, юго-восточное мелководье, Шпицбергенско-Медвежинское мелководье и некоторые другие. Течения здесь имеют скорость до 25 см/сек (0,9 км/час) (Агеноров, 1946; Топорков, 1970). Районы эти выстланы песками и более грубозернистыми осадками и являются основными областями распространения неподвижных и подвижных сестонофагов (рис. 3.21). В то же время, районы максимально ослабленной гидродинамики совпадают с областями больших циклонических круговоротов, расположенных своими центрами над наибольшими понижениями дна (западный желоб, центральная и северо-восточная впадины и др.), выстланными мелкоалевритовыми илами и пелитами, обогатёнными органикой и населёнными фауной грунтоедов. Между первыми и вторыми располагаются области с затухающей гидродинамикой, где грунты — преимущественно крупные алевриты. В фауне преобладают собирающие детритофаги» (Кузнецов, 1980: 171).

торов инфауны (рис. 3.22). Ширина шельфа варьирует от 0 (некоторые места африканского побережья) до 1500 км (север Евразии и Северной Америки) (Баскаков, 1982; Баскаков,

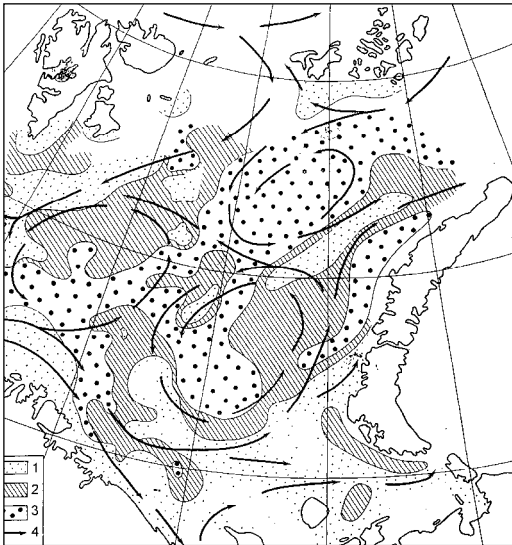


Рис. 3.20. Схема областей различной гидродинамической активности в Баренцевом море, выделенных по трофическому составу бентоса. 1 — активной гидродинамики; 2 — переходной; 3 — замедленной гидродинамикой; 4 — поверхностные течения. По А.П. Кузнецову (1982).

с повышенной гидродинамикой, более грубозернистыми осадками, повышенным содержанием взвеси в придонных слоях. Такие места расположены либо ближе к берегам, либо совпадают с выпуклостями рельефа. Зона потребителей детрита из грунта (собирающих и грунтоедов) приурочена к понижениям дна, более мелкозернистыми осадками с повышенным содержанием органики, преобладанием процессов оседания взвеси над ее переносом.

Изучая распределение трофических зон на шельфах Мирового океана, А.А. Нейман (1988) показала, что на широких шельфах, где гидродинамические процессы и процессы осадконакопления протекают по замкнутому циклу, имеются зоны доминирования всех 4 типов. Чем уже шельф, тем большая часть детрита выносится за его границы, поэтому на более узких шельфах развиваются не все зоны. Первой исчезает зона грунтоедов, затем детритофагов и даже фильтрато-

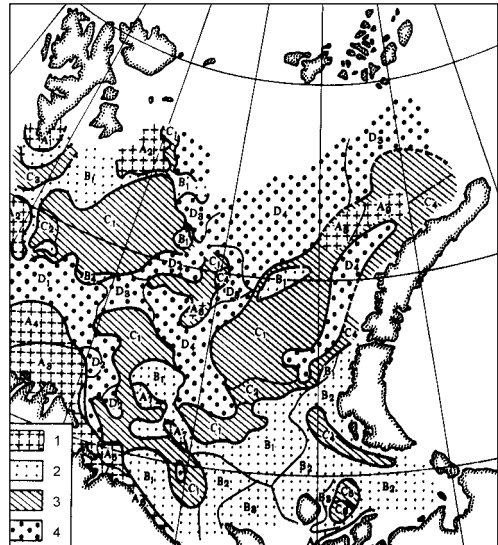


Рис. 3.21. Трофические зоны бентоса Баренцева моря и образующие их сообщества. 1 — фильтраторов эпифауны; 2 — фильтраторов инфауны; 3 — собирающих детритофагов; 4 — грунтоедов. Разные сообщества показаны разными подстрочными символами. По А.П. Кузнецову (1982).

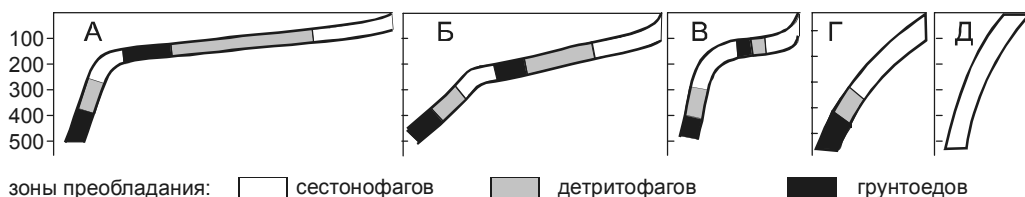


Рис. 3.22. Распределение трофических зон на шельфах разной крутизны и ширины.

А, Б — широкие шельфы с выраженной зоной осадконакопления в центральной части; В — узкий шельф со слабо выраженной зоной осадконакопления; Г, Д — увеличение крутизны шельфа приводит к сдвигу за пределы шельфа или к исчезновению зоны детритофагов. По А.А. Нейман (1988).

Шпайхер, 1982). Широкий шельф расположен преимущественно у берегов районов современного или плейстоценового оледенения: вдоль берегов Северного Ледовитого, севере и западе Тихого, севере и юго-западе Атлантического океанов, у Антарктиды, а также в Индо-Малайском архипелаге (рис. 3.23).

Существует ещё одна, пока не получившая объяснения закономерность: на широких шельфах с хорошо развитой зоной седиментации, на самых тонких глинистых илах доминируют собирающие детритофаги, глотающие же преобладают на несколько более грубых илах. На более узких шельфах, где зона седиментации не столь обширна, наоборот, на самых тонких илах доминируют не собирающие, а глотающие детритофаги.

Описанная картина распределения трофических зон наблюдается в открытых частях шельфов. Выше в самых прибрежных районах наблюдается отдельный набор трофических зон, к которому добавляется зона первичных продуцентов: макрофитов, мангров, герматипных кораллов.

Ниже шельфа располагается ещё несколько наборов трофических зон. Один набор начинается на кромке шельфа, где развивается зона фильтраторов эпифауны. Для неё очень характерны рифы агерматипных кораллов, заросли которых достигают в высоту (от уровня дна) нескольких десятков метров (до 35 м и даже более). Также для неё характерны зоны развития *Porifera* и *Brachiopoda*. Баренцевоморские сообщества губок и брахиопод принадлежат к этой зоне. Другой набор начинается на переходе океанического ложа в ультраабиссальные желоба (рис. 3.24).

Характерная особенность океанического ложа — наличие больших районов с очень низким потоком детрита. Исследуя данное явление, М.Н. Соколова (1977 и более ранние

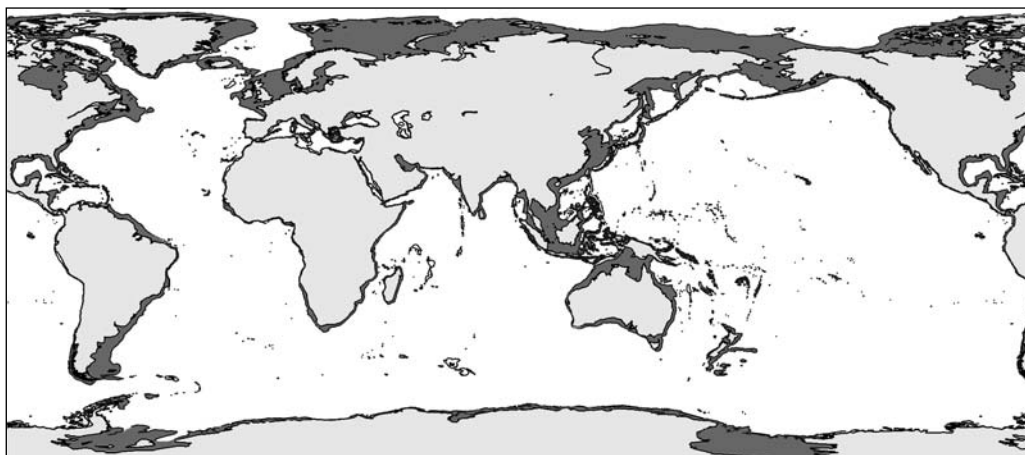


Рис. 3.23. Ширина шельфа в разных районах Мирового океана.

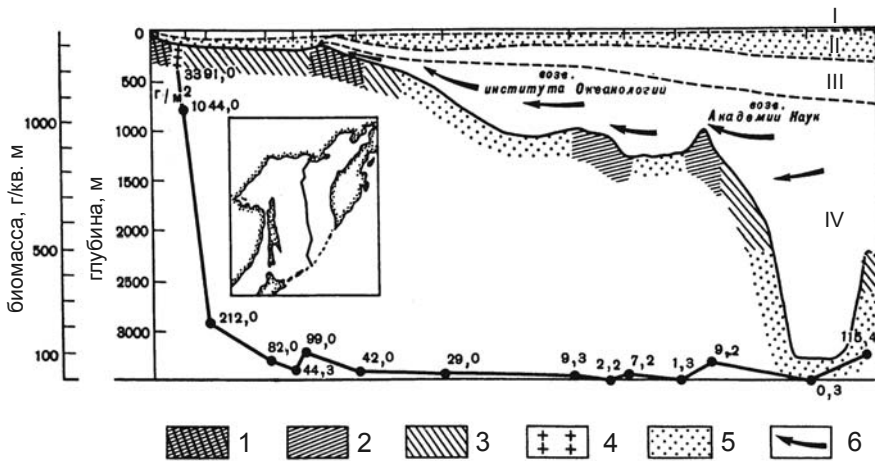


Рис. 3.24. Чередование трофических зон в Охотском море.

1, 2 — фильтраторы эпифауны (1 — мелководные, 2 — глубоководные); 3 — фильтраторы инфауны; 4 — собирающие детритофаги; 5 — грунтоеды; 6 — потоки глубинных океанских вод. Римские цифры — разные водные массы: I — поверхностная, II — подповерхностная, III — главный термоклин, IV — глубинная. Кривая — средняя биомасса. По А.П. Кузнецову (1982).

работы) разделила океаническое ложе на эвтрофные и олиготрофные районы. Олиготрофные районы расположены в центрах океанических круговоротов (рис. 3.25). Различие эвтрофных и олиготрофных районов обусловлено различием потоков детрита: в центральных частях океанов очень низкая первичная продукция на поверхности; в периферических она выше и к тому же детрит поступает и из неритических районов. Это различие приводит не только к падению биомассы в центральных районах океанов, но и к перестройке трофической структуры сообществ. В олиготрофных районах очень мало грунтоед-

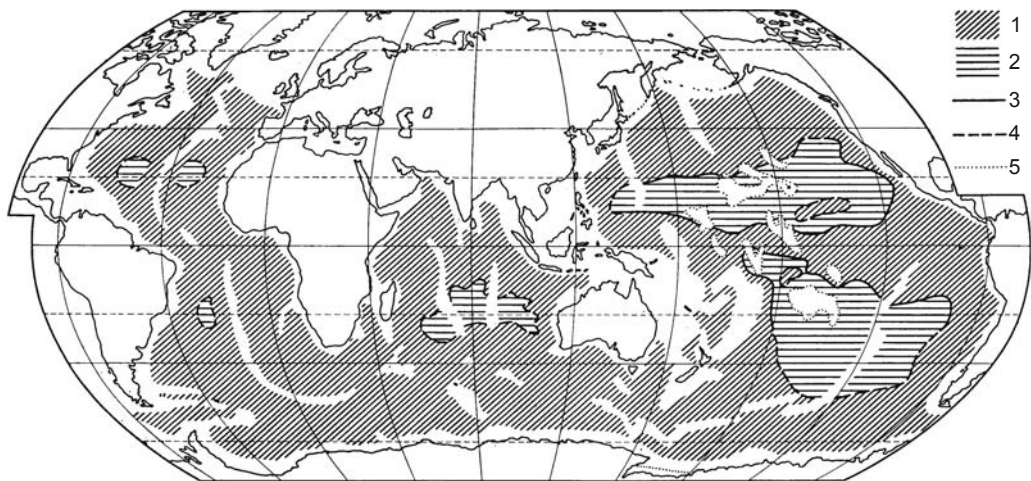


Рис. 3.25. Глубоководные донные трофические области (в пределах глубин более 3000 м).

1 — эвтрофные; 2 — олиготрофные; 3—4 — границы между ними: проведённые по весовому преобладанию детритоедов в траловых уловах с учётом распространения основных систематических групп детритоедов в макробентосе, весовой характеристики макро- и мейобентоса, а также условий накопления и преобразования органического вещества в поверхностном слое осадков (3); то же, но обеспеченные малым материалом (4); 5 — внешняя граница аккумулятивных шлейфов у островов и подводных горных сооружений. По Н.Г. Соколовой (1977).

дов и собирающих, и ведущая роль опять переходит к фильтраторам, но уже фильтраторам эпифауны рыхлых грунтов (рис. 3.26). Перестройка трофической структуры приводит к фаунистическим различиям: для олиготрофных районов не характерны (обычно вовсе в них отсутствуют) такие группы, как неправильные морские ежи, Isopoda, Scaphopoda, асцидии, многие семейства полихет (например, Ampharetidae, Terebellidae), морских звёзд, голотурий. Вместе с тем, таксонов, специфичных для олиготрофных районов, нет: все виды, встречающиеся в них, обитают и в эвтрофных районах.

Существенно, что различия трофической структуры характерны только для макробентоса, тогда как мейобентос эвтрофных и олиготрофных районов различается гораздо меньше.

В некоторых районах, например, на вершинах подводных гор (Парин и др., 1993) были обнаружены бентосные сообщества, до 99,9% биомассы которых образовывали хищные животные: омары и другие крупные десятиногие ракообразные, хищные морские звёзды и ежи. Изучение их рациона по содержимому желудка показало, что стандартные орудия сбора бентосных проб не учитывали их жертв: макропланктон и нектобентос. Наличие сообществ подобного типа дополнительно свидетельствует о том, что в состав бентосных сообществ следует включать и организмы, обитающие в придонных слоях воды (бентопелагиали), биология которых тесно связана с дном.

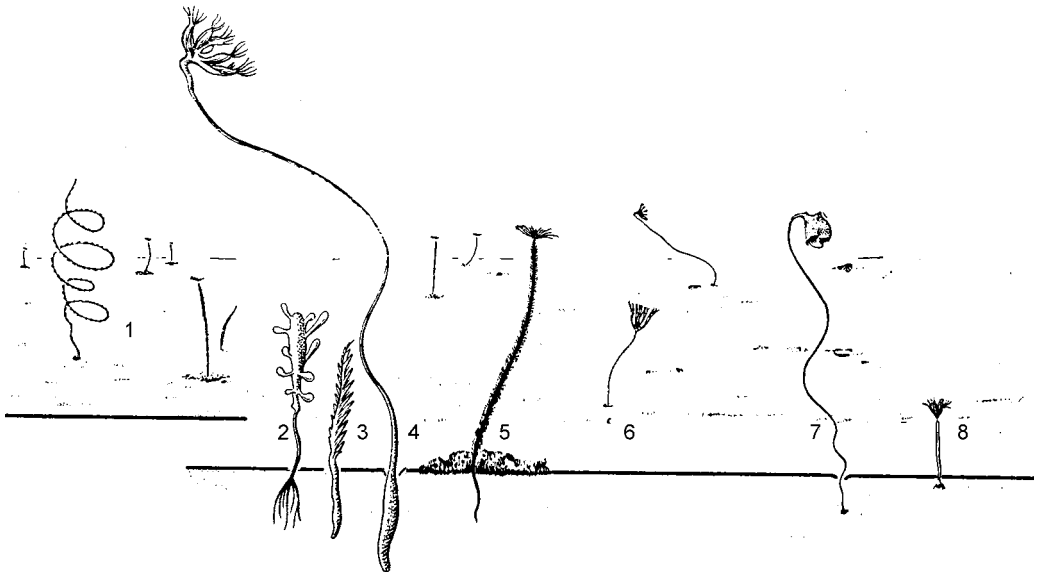


Рис. 3.26. Сообщество фильтраторов эпифауны рыхлых грунтов.

1 — *Radicipes verrillii*; 2 — *Chondrocladia gigantea*; 3 — *Povanaria*; 4 — *Umbelula*; 5 — полихета *Potamilla symbiotica*; 6 — *Cryptospongia enigmatica*; 7 — асцидия *Culeolus*; 8 — *Kinetoskias*. По А.И. Савилову (1961).

Автотрофные сообщества

В море существует три основных типа автотрофных сообществ макробентоса: макрофитов, мелководных рифообразующих кораллов с симбиотическими водорослями* и глубоководных гидротерм.

Сообщества морских макрофитов**

Морские макрофиты населяют диапазон глубин от супралиторали (зона заплеска) до 20–30 м, хотя известны и гораздо более глубоководные нахождения живых макрофитов в местах с очень высокой прозрачностью воды — более 100 и даже 260 м (Littler et al., 1989; Возжинская и др., 1992). Макроводоросли занимают в основном биотопы с твёрдым субстратом (скалы, валунные россыпи, ракушечники), а цветковые растения — с рыхлыми грунтами (пески, заиленные пески), хотя известны и исключения из этого правила: например, некоторые зелёные водоросли (*Caulerpa*, *Chara*, *Udotea*, *Penicillus*) вегетируют на песках, а цветковое растение *Phyllospadix* — на скалах и валунных россыпях. Макроводоросли образуют также неприкрепленные скопления, например, саргассы Саргассового моря или филлофора Филлофорного поля Зёрнова. Положение нижней границы распространения макрофитов обусловлено минимально необходимым уровнем освещённости и наличием подходящего субстрата.

При всём разнообразии для зарослей макрофитов характерны:

- высокая продуктивность, сравнимая или даже превосходящая продуктивность сельскохозяйственных культур и тропических лесов (рис. 3.48);
- заросли макрофитов служат убежищем для постоянных и временных обитателей, многие из которых имеют коммерческое значение;
- талломы (листья) макрофитов замедляют движения воды, в результате их заросли становятся ловушкой для детрита (особенно это характерно для морских трав), что приводит к существенному увеличению роли детритофагов и даже грунтоедов.

Как субстрат, макрофиты гораздо сложнее субстрата-грунта, поскольку это не инертный субстрат, а компонент сообщества, меняющийся во времени. Он включён в трофические цепи данного сообщества. До половины органического вещества, синтезированного макрофитами, тут же выделяется в виде растворённой органики.

Основными блоками сообществ макрофитов являются: (1) зарослеобразующие макрофиты; (2) их эпифитон и (3) эпи- и инфауна субстрата, к которому прикреплены макрофиты.

По трофической структуре зооэпифитон можно разделить на две группы: фитофаги и сестонофаги. Фитофаги питаются растениями, но в отличие от наземных сообществ, в основном, не зарослеобразующим макрофитом, а его эпифитами как многоклеточными, так и одноклеточными. Сестонофаги просто используют макрофиты в качестве субстрата, поднимающего их над дном, хотя и среди них есть виды, предпочитающие те или иные макрофиты. Способы прикрепления эпифитона весьма разнообразны (рис. 3.27).

Виды беспозвоночных, характерные для одного вида макрофита, исключительно редки, хотя некоторое предпочтение и может оказываться. Так, в Чёрном море на цистозире преобладают ракообразные и черви, на филлофоре — моллюски и мшанки, на руппии — полихеты и гастроподы, на zostере — бокоплавы (Макавеева, 1979). Одни и те же виды обитают на разных макрофитах, и на их распределение в большей степени влияют абиотические факторы (глубина, прибойность), нежели субстрат-макрофит. Этим сообще-

* О.В. Максимова как ботаник совершенно не согласна с отнесением этих сообществ, где доминируют фотосимбиотрофные животные, к автотрофным.

** Раздел написан почти исключительно О.В. Максимовой.

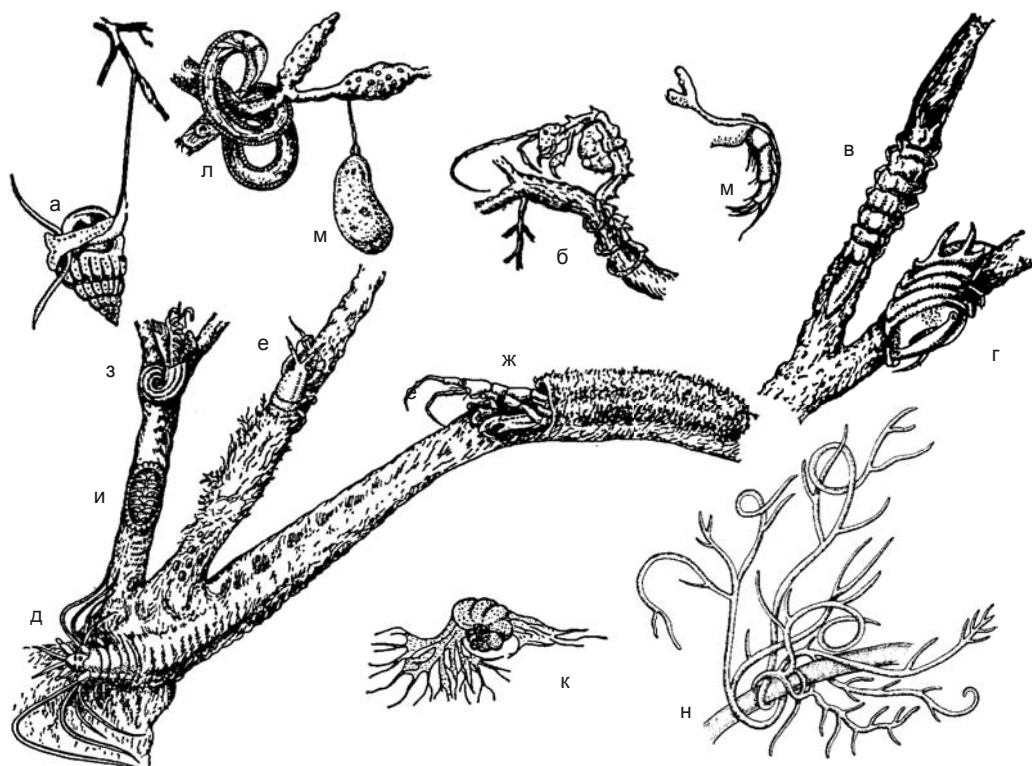


Рис. 3.27. Способы прикрепления эпифитона к макрофитам.

а — нитью из слизи (*Rissoa splendida*), б-г — конечностями (б — *Caprella acanthifera*, в — *Synisoma capito*, г — *Naesa bidentata*), д-ж — трубками: из слизи (д — *Platynereis dumerillii*), обрывков макрофитов (е — *Leptochelia savignyi*), детрита и кусочков макрофитов (ж — *Erichthonius difformis*), з — известковыми домиками (*Spirorbis pusilla*) и — раковиной (*Lepidochitona cinerea*), к — псевдоподиями (*Cribrorhynchium martcobi*), л — секретом хвостовых желез (*Sclerochilus gewemulleri*), м — секретом паутинных желез (*Chondria californica*). По Abbott, Hollenberg (1976) и Е.Б. Макавеевой (1989).

ства морских макрофитов отличаются от сообществ наземных. Различие животного населения разных видов макрофитов в первую очередь обусловлено геометрией таллома. При равных условиях на более разветвлённых макрофитах выше видовое разнообразие, биомасса и численность. Так, в Красном море численность эпифитона на сильно разветвлённой буре водоросле цистозире, менее разветвлённой халимее и лентовидной морской траве посидонии соотносится как 96:4:1, а биомасса — 13:2,6:1 (Макавеева, 1979).

Что касается беспозвоночных, обитающих в грунте под зарослями макрофитов, то специфических видов тут также нет, всё это — обычные верхнесублиторальные виды.

Классификация жизненных форм морских водорослей

Кроме общепотанической системы К. Раункиера, существует несколько классификаций жизненных форм водных растений. Den Hartog and Segal (1964), модифицировав систему жизненных форм F. Clements (1920) (обе ссылки — цит. по: Raven, Richardson, 1986), предложили разделить их на две группы: прикреплённые к субстрату (attached plants) и неприкреплённые, или **планофиты** (planophytes). Прикреплённые растения подразделяют на **гантофиты** (haptophytes), которые крепятся к твёрдому субстрату (валуны, скалы), размеры частиц которого превосходят само растение, и на **ризофиты** (rhizophytes), укоренённые или погружённые в рыхлый субстрат (песок, ил), частицы которого существенно

меньше растения. К планофитам относят планктофиты (planktophytes, мелкие планктонные водоросли) и **плейстофиты** (pleustophytes, крупные плавающие или свободно лежащие на дне растения). Плейстофиты подразделяют на **бенто-**, **мезо-** и **акроплейстофиты**. Первые лежат на дне (пластообразующая *Phyllophora*, ряд фукоидов в солёных маршах и эстуариях), вторые плавают в толще воды, третьи — на её поверхности. Саргассы в Саргассовом море объединяют черты второй и третьей групп, поскольку встречаются и на поверхности, и в погружённом состоянии. Пример «чистых» акроплейстофитов — пресноводные ряска (*Lemna*) и хорошо известная аквариумистам пистия (*Pistia*).

Гаптофиты делят на эпилитные (растущие на камнях и скалах макроводоросли и морская трава *Phyllospadix*) и эпифитные (растущие на других растениях). В отдельную группу эпипсаммона объединяют микроскопические водоросли (диатомеи, цианобактерии и др.), которые прикрепляются к песчинкам, как к твёрдому субстрату, превосходящему их по размерам. Жизненная форма ризофитов представлена морскими травами, рядом зелёных водорослей (*Chara*, *Lamprotamnium*, *Caulerpa*), а также карликовыми неприкрепленными фукоидами.

Den Hartog (1959) дал классификацию, построенную на морфологическом подходе. Исследуя морскую растительность Нидерландов, он выделил 14 типов жизненных форм: тип *Laminaria*, тип *Fucus*, тип *Cystoseira*, тип *Desmarestia*, корковые водоросли (тип *Hildenbrandtia*), простые нитчатые (тип *Ulothrix*), разветвлённые (древовидные) нитчатые (тип *Cladophora*), трубчатые (тип *Enteromorpha*), пластинчатые (тип *Ulva*), кустистые (тип *Chondrus*), студенистые (тип *Nemalion*), известковые (тип *Corallina*), подушковидные (тип *Vaucheria*) и, наконец, группа микроскопических водорослей, таллом которых меньше 2 мм, в которую входят многие эпифиты, эндофиты и паразиты.

К.М. Петров (2004) предложил классификацию жизненных форм, основанную на внешнем облике и размерах донных растений: 1) Gramminida — морские травы; 2) Macroalgosa — водоросли с длиной таллома 1–4 м (крупные бурые водоросли); 3) Mesoalgosa — водоросли со слоевищами различной морфологии длиной 10–30 см; 4) Parvoalgosa — водоросли длиной 1–3 см (дерновино-образующие); 5) Corallida — красные известковые кустистые водоросли, длина талломов 2–4 см; 6) Crustida — корковые водоросли; 7) Epiphyton — эпифитные водоросли. Данные названия он предложил использовать при описании структуры донных фитоценозов.

Морфология значительного числа водорослей-макрофитов весьма изменчива, многие способны формировать экологические формы — **экады**.

Вертикальная зональность донной растительности

Для морской донной растительности характерна вертикальная зональность распределения как отдельных видов, так и растительных группировок. Исследованию закономерностей этой зональности, её связи с биотическими и абиотическими факторами посвящены сотни работ, выполненных в самых разных частях Мирового океана. В них предложены несколько схем вертикальной зональности. Наибольшее распространение получили схемы, основанные на учёте уровней приливов и отливов, а также других характеристик абиотической среды в первую очередь прибойности. Например, верхняя литораль ограничена уровнями сизигийного и квадратурного приливов, средняя — уровнями квадратурных прилива и отлива, нижняя — уровнями квадратурного и сизигийного отливов. Очевидно, что главным фактором в распределении жизни здесь выступает время увлажнения того или иного участка дна. Этот способ достаточно хорошо работает лишь в регионах с выраженными приливами и отливами (Перестенко, 1980).

Первую схему, основанную на характеристиках абиотической среды, разработал L. Vaillant (1891, цит. по: Возжинская, 1977). Наиболее распространена схема F.R. Kjell-

man (1877). Исследуя флору Мурмана, он выделил литораль, сублитораль и элитораль (он же, кстати, первым ввёл и термин «формация» для обозначения группировок растительности). Элиторалью была названа зона, расположенная ниже максимальных глубин распространения растительности. Ещё раньше J.R. Lorenz (1863) ввёл в обиход термин «супралитораль» (обе ссылки по: den Hartog, 1959). Эти термины гидробиологии используют до сих пор, что вызывает определённую путаницу, поскольку в работах зоологов под сублиторалью обычно понимают сублитораль и элитораль вместе. Разные исследователи растительности вносят свои коррективы и дополнения, связанные, в основном, с тем, где работают: в приливных или бесприливных морях. Так, средиземноморская школа гидробиологов (в первую очередь, J.M. Peres), имея дело с практически бесприливным морем, выделяет супралитораль (над уровнем моря), узкую элитораль (около нуля глубин) и сублитораль, подразделяемую на горизонты или этажи: инфралитораль (от уровня моря и до

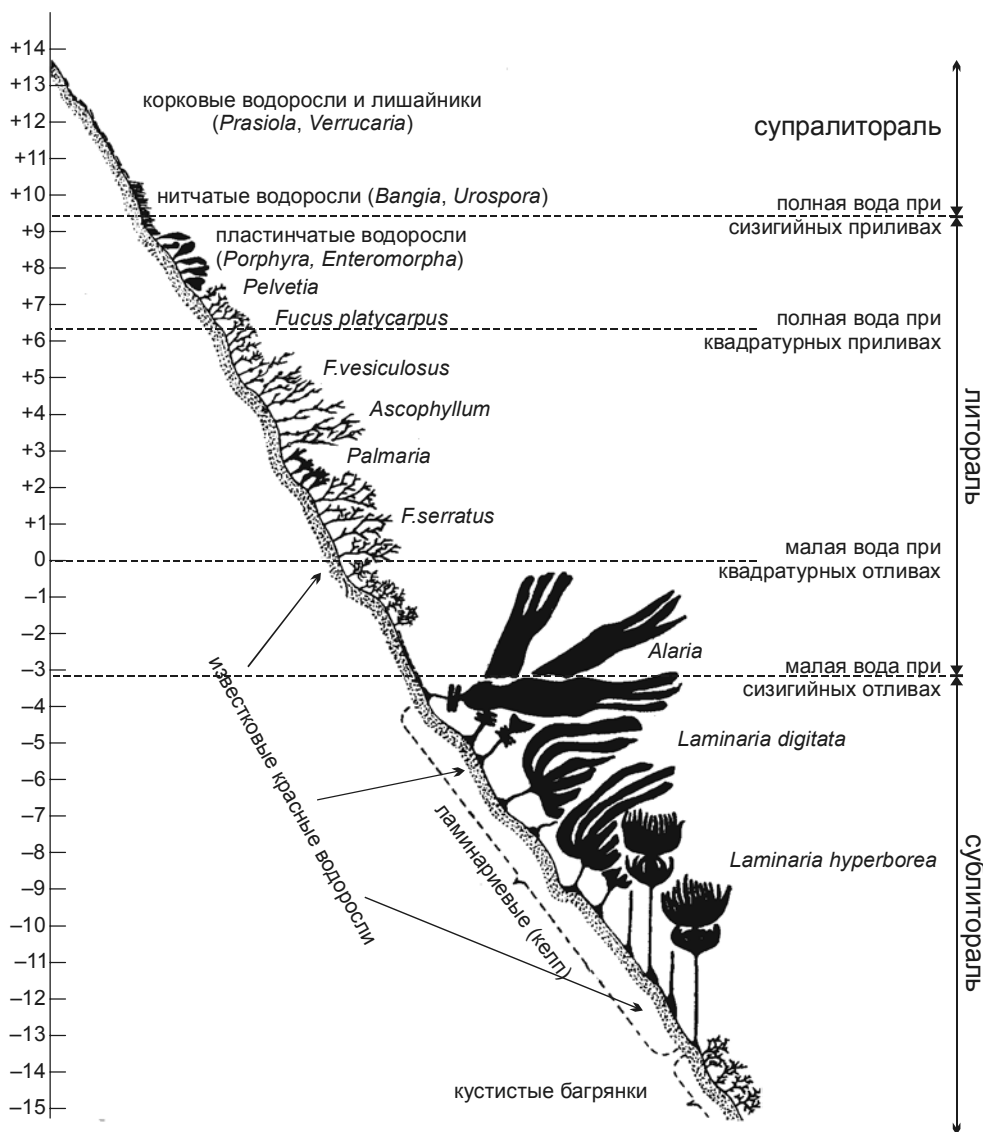


Рис. 3.28. Схема распределения водорослей на скалистом берегу Па-де-Кале. По Gessner (1955).

25–30 м) и циркулитераль — зону, где уже нет растительности (глубже 30 м). При высокой прозрачности средиземноморских вод макрофитобентос часто распространяется до 100 м и более. А верхняя граница циркулитерали смещается на соответствующую глубину (Ercegovic, 1980; Sebian, Ballesteros, 2003 и многие другие).

Супралитораль (зона заплеска) расположена над уровнем моря или выше линии максимального прилива. Её увлажняют только набегающие волны, и очень редко (во время нагонных ветров) совсем скрывается под водой. В некоторых местах с сильным волнением (например, на Фаррерских о-вах) она достигает 25 м ширины. Супралитораль населяют немногочисленные водоросли, образующие корки, подушки и густые дерновины, позволяющие сохранять влагу, а также некоторые лишайники. В Белом море в этой зоне обитает фукоид *Pelvetia canaliculata*; в Чёрном в зимний период, когда шторма особенно часты и сильны, здесь развивается «зимняя» растительность, представленная примитивными багрянками *Nemalion* и *Bangia*.

Литораль. Иногда эту зону именуют эулитораль (т. е. собственно литораль, настоящая литораль). В верхней литорали обитают растения, способные переносить долгое осушение. Это многочисленные галофиты, синезелёные водоросли, зелёные и бурые нитчатки, ряд багрянок с корковыми или сильно ослизнёнными талломами. В Белом море сюда поднимаются разреженные заросли *Fucus vesiculosus*, который способен переживать резкие перепады температуры и иссушение вплоть до воздушно-сухого состояния. В средней литорали периоды затопления и обсыхания практически одинаковы, и флора здесь существенно богаче как качественно, так и количественно. В умеренных и бореальных водах здесь развиваются мощные заросли *F. vesiculosus* с вкраплением куртин *Ascophyllum nodosum* (проективное покрытие достигает 60–80%) с многочисленными эпифитами и «подлеском» из багрянок и зелёных водорослей. Нижняя литораль ещё богаче жизнью, доминирующие здесь фукоиды крупнее, их флора богаче (добавляются *F. serratus*, *F. distichus*), проективное покрытие дна достигает 100%. Отметим, что для северных морей характерна ярко выраженная поясность распределения растительного покрова, которая чётко прослеживается уже в осушной зоне.

В Чёрном море (а также Японском, Средиземном и некоторых других) литораль не выражена, лишь иногда при сгонных ветрах обнажается узкая полоска дна, покрытая мозаикой низкорослых видов (багрянки *Ceramium ciliatum*, *Polysiphonia opaca*, бурые *Padina pavonia*, *Dilofus fasciola*, проростки цистозиры, зелёная *Enteromorpha* spp.). Эту зону называют псевдолиторалью. В Средиземном море она занята в основном багрянками (*Hypnea musciformis* и др.), имеющими совершенно не характерную для красных водорослей окраску: ярко- или сине-зелёную.

Отечественные исследователи (К.М. Дерюгин, Е.Ф. Гурьянова, П.В. Ушаков, Т.Ф. Щапова, О.Б. Мокиевский, Л.П. Перестенко, О.Г. Кусакин), работавшие на Мурманском побережье и на Дальнем Востоке, выделяют несколько биономических типов литорали в зависимости от степени прибойности: I — полузащищённый берег, II — открытый морской берег, III — открытый океанский берег, IV — лагунный, V — эстуарный и VI — литоральных ванн (Kussakin, 1977; Перестенко, 1980). Для каждого из них характерна определённая зональность фито- и зообентоса, при чём в разных морях конкретные пояса биоты часто образованы сходными викарирующими видами или группировками видов. Так, в нижней литорали открытого побережья Мурмана доминируют ламинариевые *Alaria esculenta* и *Laminaria digitata*, а в аналогичных по биономическому типу местообитаниях Камчатки и Северных Курил — *Alaria angusta* и *Laminaria longipes*.

Сублитораль подразделяют на два горизонта по степени освещённости — горизонт **фотофильной** растительности (от 0,1 до примерно 15–25 м глубины) и горизонт **сциафильной** растительности (от примерно 25–30 м и до нижней границы фитали). Фото-

фильный горизонт — «царство» морских трав и самых крупных водорослей — бурых ламинариевых с широкими и длинными пластинчатыми талломами (*Laminaria*, *Alaria*, *Agarum*, *Macrocystis*, *Lessonia*, *Nereocystis* и др.), которым сопутствуют многочисленные эпифиты и растения «подлеска». В тёплых и тропических морях на этом горизонте ламинариевых сменяют фукусовые (*Sargassum*, *Cystoseira*, *Turbinaria*, *Hormosira* и др.). Сциафильный горизонт обжит теневыносливыми красными водорослями, ярким примером которых служит черноморская *Phyllophora crispa* (= *Ph. nervosa*), особенно её пластообразующая форма, встречающаяся на Филлофорном поле Зёрнова до глубины 90 м. Горизонты, в свою очередь, подразделяют на этажи.

Существуют также классификации, основанные не на абиотических факторах, а на распределении поясов биоты. Одну из таких классификаций разработали супруги Т.А. и Т. Stephenson (1949; цит. по: den Hartog, 1959) на основе своих более чем 30-летних исследований прибрежной биоты в Великобритании, Южной Африке, Красном море, на Большом Барьерном Рифе и на атлантическом и тихоокеанском побережьях Северной Америки. При всём разнообразии этих местообитаний удалось выделить общие характерные черты вертикального распределения донных растений и животных. Стефенсоны выделили следующие зоны: супралиторальную кайму (supralittoral fringe), литораль (midlittoral zone), инфралиторальную кайму (infralittoral fringe) и собственно инфралиторальную зону, простирающуюся до границы фитали или всего шельфа. Границы между данными зонами определены по массовым видам биоты: балянусам, литторинам, крупным водорослям. Схема Стефенсонов нашла как множество последователей, так и критиков, поскольку её применение более трудоёмко.

Говоря о вертикальной зональности донных растительных сообществ, следует учитывать особенности их распределения на разных элементах подводного рельефа. Так, доминирующей формой рельефа дна у побережья Северного Кавказа (Чёрное море) является грядовый бенч: чередование поднятий — гребней, сложенных в данном случае осадочными породами (мергелем), и депрессий — лощин или расщелин. П.В. Рыбников (1993а, 1997) показал, что характер сообщества обрастания багрянки *Phyllophora nervosa* существенно различается на гребнях и в лощинах. При этом микрорельеф дна играет более значительную роль, чем глубина, и сообщества гребней более «мелководные» по составу и структуре, а сообщества лощин — более «глубоководные». Фауна нижних горизонтов фитали проникает в более мелководные участки по лощинам, а мелководная фауна продвигается вглубь по гребням. Распределение эпифитной флоры также зависит от микрорельефа дна: в защищённых лощинах она богаче, и экологически лощины более «глубоководны», чем гребни на той же глубине (Лучина, Рыбников, 1993). Что касается самой филлофоры, то на гребнях у неё образуется больше молодых сегментов, а их доля в общей массе растения выше. Так, на гребнях на глубине 1 м прирост последнего года составляет в среднем 13% массы растения, а в расщелинах на той же глубине — всего 6%. Удельное число молодых сегментов также выше на гребнях, чем в лощинах: на глубине 1 м 140 шт./г и 60 шт./г, соответственно. С глубиной (от 1 до 10 м) этот показатель убывает для обоих элементов, но в разном диапазоне значений: на гребнях — от 140 до 60 шт./г, в лощинах — от 60 до 30 шт./г (Рыбников, Лучина, 1998). Основным фактором, обеспечивающим такие различия, авторы считают интегральную подвижность воды, гораздо более интенсивную на гребнях, чем в защищённых гребнями лощинах. Кроме того, после штормов в лощинах надолго остаётся холодная вода, занесённая из-под термоклина, а насыщение воды кислородом на гребнях выше, чем в расщелинах, что не может не сказываться на состоянии сообществ, особенно зооэпифитона (Рыбников, 1993б).

Таким образом, характеризуя донные сообщества нельзя ограничиваться определением одной лишь глубины. Пробы, отобранные с одинаковой глубины, но с разных эле-

ментов рельефа, могут различаться также сильно, как пробы с разных глубин. Игнорирование таких особенностей местности может привести к серьёзным ошибкам, например, при оценке фонового состояния биоты перед строительством хозяйственных объектов. Впоследствии, на этапе экспертизы воздействия строительства на окружающую среду, эти изначальные ошибки повлекут за собой неверную оценку нанесённого ущерба.

Классификация морских донных растительных сообществ

Прежде всего, отметим необходимость различать понятия «флора» и «растительность», которые часто ошибочно употребляют как синонимы, в результате чего появляются недопустимые словосочетания типа «продукция донной флоры». Флора какого-либо региона или биотопа — это список видов, обитающих в изучаемом месте. Наука, изучающая видовой состав, называется флористика. Растительность, в нашем случае донная морская, — предмет морской фитоценологии, или гидроботаники, изучающей группировки растений фитобентоса (К. Петров, 2004). Все количественные экологические характеристики можно относить только к термину «растительность». Фитоценология исследует прежде всего закономерности распределения растительного покрова. Для флористики все виды равны. Для фитоценологии важно определить ранг каждого вида, его роль в сообществе. Если мы говорим, что «во флоре доминируют такие-то таксоны», то это значит: в списке видов представителей именно таких таксонов больше всего. Если же мы говорим «доминантами растительности являются такие-то таксоны», то это значит, что растения именно данных таксонов играют самую значительную роль в метаболизме сообщества, преобладая по биомассе, численности и продукции.

Для описания морской донной растительности гидроботаники широко используют геоботаническую терминологию и системы классификации, а геоботаники, в свою очередь, пытаются по мере возможности учесть водную растительность в своих схемах.

Понятия «ассоциация» и «фитоценоз» различны. Каждый локальный фитоценоз является представителем своей ассоциации (Шенников, 1964), которая обычно распространена в конкретном бассейне существенно шире фитоценоза и перемежается фитоценозами других ассоциаций. Например, в Чёрном море на мысах с активной гидродинамикой и скальными выходами развиваются фитоценозы с доминированием *Cystoseira* spp., а в закрытых бухтах между этими мысами — фитоценозы с доминированием *Enteromorpha* spp. Соответственно, фитоценозы мысов входят в одну ассоциацию, фитоценозы бухт — в другую.

В характеристику ассоциаций, кроме числа видов, входят также: число ярусов растительности; проективное покрытие дна всей ассоциацией или её основными компонентами (определяют на глаз, выражают в процентах); относительное обилие видов (также определяют на глаз и выражают в условных единицах по шкале Друде* или в баллах); количественные показатели — численность, экз./м² (которую реально подсчитать только для крупных растений) и биомасса, г или кг/м². В последнее время разработаны новые методы изучения структурно-функциональных особенностей донных растительных сообществ, появились новые термины и измеряемые величины: например, суммарная площадь

* Шкала оценок обилия видов по О. Друде содержит шесть градаций: Soc (Socialis — очень обильно, массовый, фоновый вид; 6 баллов); Cop3 (Copiosus — рассеянно, много; 5 баллов); Cop2 (разбросанно, довольно много; 4 балла); Cop1 (изредка; 3 балла); Sp (Sparsus — редко, мало; 2 балла); Sol (Solitarius — единично, очень мало; 1 балл). Существуют модификации шкалы Друде и другие шкалы, учитывающие реальную численность растений (шкала Н.Ф. Комарова: от 6 баллов — численность более 100 экз./м², до 1 балла — 10–100 экз./га) и/или проективное покрытие, а также расстояние между особями одного вида (I.P. Norrlin, Б.А. Быков, А.А. Уранов и др.) (по: Шенников, 1964).

поверхности сообщества (Миничева, 1990, 1996) или ближайшее функциональное пространство (БФП, Хайлов и др., 1995).

Начало интенсивного изучения донной растительности связано с изобретением Жаком-Ивом Кусто и Эмилем Ганьяном акваланга в 1946 г. До этого бентосные растения, особенно растущие на больших глубинах, изучали только дистанционными методами, добывая их со дна драгами и тралами. Естественно, что таким способом можно было получить информацию только о флористическом составе, но никак не о структуре сообществ. Поэтому, в отличие от геоботаники, имеющей долгую историю, восходящую к Карлу Линнею и Александру Гумбольту, гидроботаника активно развивается немногим более полувека, а всю донную растительность долгое время рассматривали как единое целое, и в геоботанической литературе объединяли под названием *Thalassium*, т. е. тип морской растительности, входящий в формацию водных растений *Hydatophyta* (Diels, 1908) или как три класса водных растений: сообществ плавающих растений (*Lemnetaea*), сообществ «подводных лугов» (*Zosteretea marinae*) и сообществ солоноватоводных водоёмов (*Ruppiaetae maritima*) (Braun-Blanquet, 1964, обе цитаты — по: Калугина-Гутник, 1975).

Первым отечественным морским фитоценологом была Н.В. Морозова-Водяницкая (1959), применившая к морской растительности понятие «ассоциация», заимствованное из геоботаники, при описании фитобентоса Чёрного моря, в биогеографическом отношении являющимся единым регионом (за исключением распреснённых районов). Она выделила 10 ассоциаций донной растительности — от супралиторали до нижней сублиторали (90–100 м). Ею же впервые была выделена отдельная ассоциация, приуроченная к загрязнённым участкам моря. Само понятие «ассоциация» автор определяет, как группу организмов со следующими свойствами: 1) определённый видовой состав; 2) наличие набора «константных» видов, которые присутствуют в ассоциации постоянно; 3) определённая физиономичность группировки, зависящая от количественного соотношения видов; 4) определённые требования к экологическим условиям, т. е. определённые отношения между компонентами ассоциации и средой; 5) наличие определённых взаимоотношений между видами внутри ассоциации. Следует отметить, что Н.В. Морозова-Водяницкая опередила таких корифеев экологии, как Е.Р. Odum (1971) и С. den Hartog (1981), введя в определение ассоциации элементы структурно-функционального подхода, а не только флористики.

К.М. Петров (1961) впервые предложил развёрнутую систему классификации для Чёрного и Каспийского морей на основе жизненных форм донных растений. Он выделил 66 растительных ассоциаций, объединив их в 24 формации и 6 типов растительности: 1) бентосные сообщества диатомовых водорослей; 2) сообщества однолетних зелёных, бурых и красных водорослей; 3) сообщества известковых кустистых красных водорослей; 4) сообщества многолетних красных и бурых водорослей; 5) сообщества корковых водорослей и 6) сообщества морских трав.

Более стройную, иерархически организованную схему предложила А.А. Калугина-Гутник (1975) для Чёрного моря. Донная растительность разделена на два типа: тип растительности морских водорослей (*Thalassophycion*) и тип растительности морских трав (*Thalassorhoion*). Внутри первого типа выделены классы формаций сообщества твёрдых грунтов (*Thalassophycion sclerochthonophytia*) и рыхлых грунтов (*Th. malacochthonophytia*). В первом классе выделены три группы формаций: сообщества зелёных, бурых и красных водорослей, а ко второму классу относятся только группы формаций сообщества харовых водорослей.

Формации выделяют по доминирующему виду или виду-эдификатору: если это *Ulva*, то формация называется *Ulveta*, если *Cystoseira* — *Cystoseireta*, если *Phyllophora* — *Phyllophoreta*. Формации делят на ассоциации, которые выделяют по доминантам каждого яруса. Их названия записывают, например, так: асс. *Cystoseira crinita* + *C. barbata* —

Cladostephus spongiosus — *Corallina mediterranea*. Это значит, что первый, самый высокий ярус растительности создают два вида цистозиры — эдификаторы фитоценоза, во втором ярусе доминирует кладостефус, а в третьем, нижнем — кораллина. Приведённая нами для примера ассоциация является самой широко распространённой в Чёрном море. Она входит в число так называемых региональных ассоциаций, т. е. распространённых по всему региону. В общей сложности А.А. Калугина-Гутник выделила 40 ассоциаций, различающихся не только по видовому составу, но и по продолжительности вегетации: 8 из них однолетние, 26 — многолетние, 6 — эфемероидные, т. е. наблюдающиеся только зимой (сезонно зимние — 4) или только летом (сезонно летние — 2). Отметим, что через 16 лет после публикации работы Н.В. Морозовой-Водяницкой (1959), ассоциаций, приуроченных к загрязнённым местообитаниям, стало уже 9.

В супралиторальной зоне (высота над нулём глубин 0,1–1,5 м) наблюдается всего три ассоциации; в псевдолиторальной (по 0,1 м от нуля вверх и вниз) — четыре. В приливных морях с выраженной литоральной зоной ассоциаций может быть больше. В Чёрном море самый богатый I этаж (0,1–5 м): сюда проникает до 30% поверхностной солнечной радиации. Здесь найдено 22 ассоциации. Во II этаже (5–15 м) — 6 ассоциаций, а в III этаже (15–25 м, до 2% солнечной радиации) — всего 5. Ещё глубже располагаются два этажа, занятые шестью ассоциациями сциафильных водорослей, которым для вегетации достаточно проникающих сюда 0,5–1,5% света. Тридцать лет назад, когда была издана монография А.А. Калугиной-Гутник (1975), нижняя граница черноморской фитали проходила на глубине 80–90 м, и самый нижний этаж занимала однолетняя ассоциация немногочисленных нитчатых водорослей. В настоящее время не осталось и следов этой ассоциации, а фиталь в большинстве мест заканчивается на глубине не более 20 м. Многие ассоциации, наблюдавшиеся ранее, исчезли, зато появились новые, в том числе связанные с местообитаниями, подвергающимися постоянному антропогенному загрязнению (Максимова, Лучина, 2002; Максимова, Моручкова, 2005). Изменения, происходящие в макрофитобентосе, неразрывно связаны с глобальной перестройкой всей черноморской экосистемы, наблюдаемой в последние 20 лет и вызванной антропогенной эвтрофикацией бассейна, а также вселением в Чёрное море безвыборочного планктонного хищника — гребневика *Mnemiopsis leidyi* (Кучерук и др., 2002).

В других морях расположение горизонтов и этажей принципиально не меняется, но их глубины могут быть иными. Например, в тропических морях с высокой прозрачностью фотофильный горизонт продолжается до глубины 100 и более метров (Калугина-Гутник, 1975; Возжинская, 1977).

Упомянем систему водной растительности, предложенную голландским гидробиологом С. den Hartog (2003). Критикуя узкий флористико-статистический подход к классификации растительности («... statistics may help to find interesting correlations, it does not explain anything», 1971: 173), он вслед за Ю. Одумом говорит о необходимости учёта структурно-функциональных характеристик конкретного фитоценоза, включая сюда и продуционно-деструкционные процессы. Базируясь на иерархической системе J. Braun-Blanquet, он выделяет 7 классов сообществ морских трав: *Zosteretea*, *Halodulo-Thalassietea*, *Phyllospadicetea*, *Posidonietea*, *Thalassodendro-Amphiboletea*, *Thalassodendreteae ciliatae* и *Ruppiaetea*. Классы он подразделяет на порядки (orders), а порядки — на альянсы (alliances). Например, класс *Zosteretea* включает сообщества песчаных и илистых грунтов в морских и опреснённых водоёмах умеренных зон Северного и Южного полушарий. Класс подразделён на 2 порядка: *Zosteretalia*, который представлен сообществами *Zostera* subgen. *Zostera* северного полушария; и *Nanozosteretalia*, в который включены сообщества *Zostera* subgen. *Zosterella* (= *Nanozostera*), встречающиеся как в Северном, так и в Южном полушарии. Каждый порядок этого класса содержит по одному альянсу. В классе

Posidonietaea выделяет один порядок Posidonetalia с тремя альянсами. Первый, Posidonium oceanicae, включает сообщества *Posidonia oceanica* из Средиземного моря. Второй, Posidonium australis, объединяет сообщества *P. australis*, *P. angustifolia* и *P. sinuosa* умеренных вод Австралии, характеризующиеся относительно небольшой глубиной распространения (до 15 м). Третий, Posidonium coriacea, образован сообществами пяти видов *Posidonia* (*P. coriacea*, *P. robertsoniae* и др.), обитающих на юго-западе и юге Австралии, в местах с высокой гидродинамической активностью.

Итак, существует много классификаций водной растительности, построенных на разных принципах и подходах. Использование той или иной классификации (или создание собственной) обусловлено основными задачами конкретного исследования, теми вопросами, на которые хочет ответить автор. Один и тот же автор в разных случаях часто пользуется разными системами. С изменением способа и критериев отбора меняется и классификация. В настоящее время в гидробиологии ассоциации выделяют как некий статистический артефакт, получающийся в результате группировки станций (проб) тем или иным способом. Главный недостаток перечисленных классификаций — полное игнорирование ими несомненно происходящих сукцессионных изменений. Приходится отмечать, что изучение сукцессионных процессов в морских донных растительных сообществах находится на самой начальной стадии. Поэтому ниже описаны наиболее типичные и широко распространённые типы донных растительных сообществ, выделенные в первую очередь по физиономическому облику.

«Искусственная физиономическая классификация ассоциаций в пределах ботанико-географического района, безусловно, полезна. Она помогает ориентироваться в многообразии сообществ... Распространять подобную физиономическую классификацию за рамки района совершенно недопустимо. Район представляет собой единое эколого-ценотическое целое и только сам, как целое, может быть единицей классификации. Расчленив сукцессионные системы разных районов на части и, смешав эти части, подвергать их затем классифицированию — процедура столь же малополезная, как составление классификаций отдельно плодов, отдельно тычинок и т. д.» (Разумовский, 1981: 187–189).

Сообщества морских трав

Морские травы образуют обширные «подводные луга» на мелководьях почти повсеместно, лишь в Арктике и Антарктике, а также в тропиках восточной Пацифики и восточной Атлантики, на юге Южной Америки и в Новой Зеландии морские травы отсутствуют. Ряд видов имеет весьма широкие ареалы. Например, *Zostera marina* обитает у европейских берегов от Средиземного моря до Арктики, у южной оконечности Гренландии, по обоим побережьям Северной Пацифики, включая Калифорнию, и на Атлантическом побережье Канады и США. Солелюбка *Halophila ovalis* распространена от восточного побережья Африки, включая Красное море, через весь Индийский океан до юга Японии и островов Самоа и Тонга в Тихом океане. Другие виды имеют строго ограниченный ареал; так, *Zostera mucronata* обитает только на самом юге Австралии и в Тасмании, а *Posidonia oceanica*, несмотря на своё название, растёт только в Средиземном море (Phillips, Menez, 1988).

Морские травы, благодаря наличию у них корневищ, могут закрепляться в рыхлом грунте (иле, песке) и обычно образуют на них обширные подводные луга. Почти все морские травы лучше всего растут на илистом песке, лишь некоторые виды предпочитают скалы (северо-тихоокеанский бореальный род *Phyllospadix*, один вид которого — *P. iwataensis* обитает в российских водах в Японском море, южноавстралийский род *Amphibolis*, и индо-малайский *Thalassodendron ciliatum*), но только представители *Phyllospadix* спо-

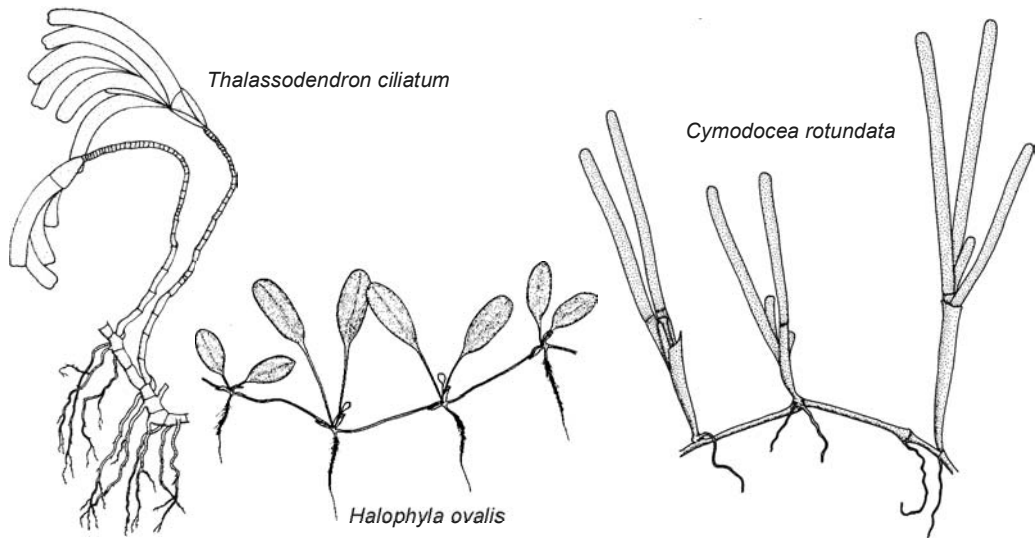


Рис. 3.29. Морские травы. По Menez, Phillips, Calumpong (1983).

собны противостоять сильным течениям и прибою. Морские луга практически никогда не осушаются, разве что во время самых сильных (сизигийных) отливов.

Морские травы приспособились к обитанию в морской воде так, что даже плодоношение у них происходит под водой, а способ опыления их цветков называется «гидрофилия», т. е. пыльца разносится водой. Рыбы, питающиеся семенами *Ruppia maritima*, способствуют расселению вида: семена проходят через их кишечник, не теряя всхожести.

Хотя морские травы способны расти как в пресной воде, так и при солёности до 42‰ (кратковременно — до 100‰), оптимальна для них солёность 10–30 ‰. При более низкой солёности в наиболее распреснённых участках эстуариев и лагун их вытесняют сообщества, где доминируют наиболее эвригалинные пресноводные по происхождению виды. В наших водах ими являются представители рода рдест (*Potamogeton*).

Морские травы довольно эвритермны: характерная для умеренных вод *Zostera* способна цвести и продуцировать семена при температурах от 0 до 30°C (в северной части ареала — до 13°C), тропические травы нормально вегетируют при температурах 17–32°C.

Морские травы возникли уже в мелу, т. е. почти одновременно с наземной растительностью и гораздо раньше сообществ пресноводных высших растений. Однако появление покрытосеменных в море не привело к возникновению или расцвету связанных с ними крупных таксонов животных, как это произошло на суше; на водных покрытосеменных живут преимущественно те же виды, что и на водорослях-макрофитах (лишь в тропиках есть виды, специализирующиеся на питании морскими травами), а в грунте — те же, что в рыхлых грунтах, окружающих луга. Тем не менее подводные луга — весьма специфические сообщества (рис. 3.30).

Продукционная способность морских трав исключительно высока, их сообщества остаются среди наиболее продуктивных автотрофных сообществ планеты, включая сельскохозяйственные. Так, взморник за год образует 0,3–0,6 кг/м² сухой массы (без учёта продукции корней). Годовая продукция талассии в Карибском бассейне колеблется от 88 г до 4 кг С/м². Аналогичный показатель для zostеры (США) — от 6 до 1,2–1,5 кг С/м². Для сравнения: сельскохозяйственные зерновые продуцируют за год 0,4–0,5 кг С/м², сахарная свёкла — более 0,75 кг С/м², а сахарный тростник — до 1,7 кг С/м². В пределах района обитания продуктивность «подводных лугов» выше, чем у местного фитопланктона. Скорость роста листьев некоторых видов составляет 5–10 мм в сутки (Mann, 1973;

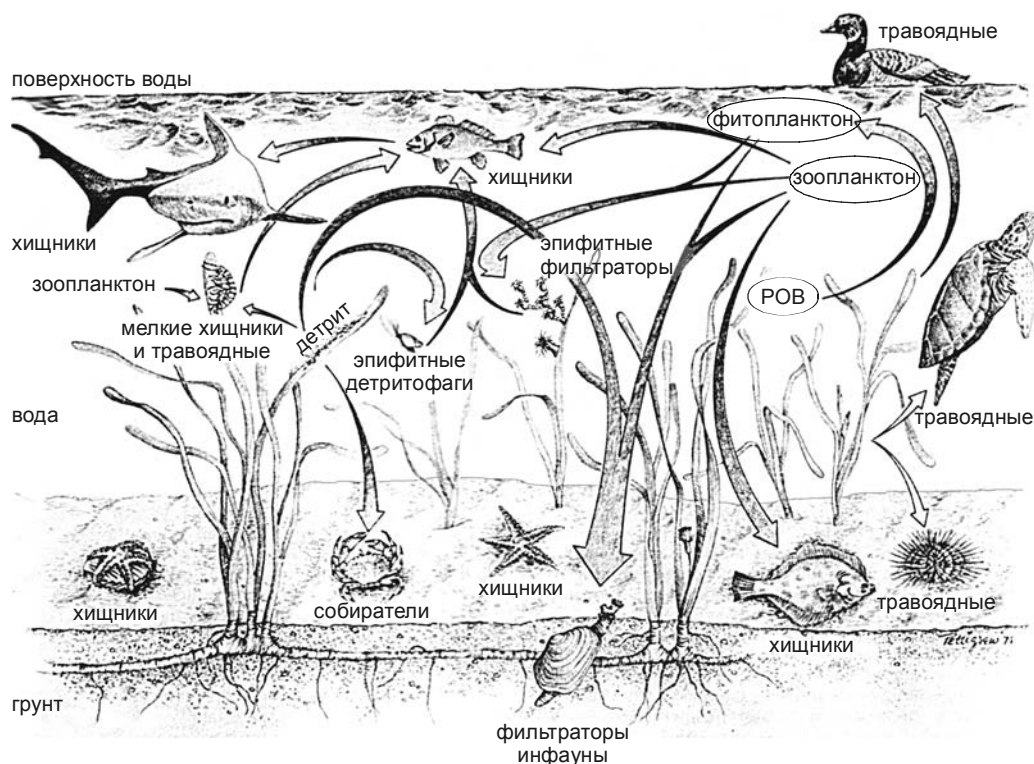


Рис. 3.30. Схема пищевых сетей лугов морских трав. По Phillips (1978).

Phillips, 1978). При этом у многолетних видов до 50–95% биомассы может быть под поверхностью грунта. В отличие от макроводорослей, морские травы усваивают биогены корнями через корневые волоски, т. е. так же, как и наземная растительность. Азот в экосистему морских лугов поставляют азотфиксирующие синезелёные. Имеются данные и о наличии симбиотических азотфиксирующих бактерий у самих морских трав. Листья морских трав покрыты эпифитными микроводорослями. Микроводоросли образуют водорослевые маты на поверхности грунта. На взморнике обитает до 200 видов эпифитных водорослей (den Hartog, 1970). В результате вклад в суммарную первичную продукцию морских лугов самих морских трав можно оценить в 50% (den Hartog, 1979). Вся эта продукция может потребляться непосредственно. Например, лебеди и ряд других водоплавающих птиц питаются листьями взморника. В тропиках на лугах *Thalassia* в буквальном смысле слова пасутся несколько видов морских черепах (потому её и называют черепашьей травой), а также дюгоны и ламантины.

Существенная часть продукции подводных лугов идёт на образование детрита как в пределах самих лугов (особенно это относится к подземным частям растений), так и вне их. Листья трав, как и талломы макроводорослей, при отмирании в значительной мере скапливаются на берегу, образуя штормовые выбросы, или напротив — их сносит на глубину. Скопления *Thalassia testudinum* были обнаружены на дне на глубинах более 3100 м в районе Северной Каролины, т. е. в 540–1080 км от места её произрастания (Флорида, Багамские и Бермудские о-ва) (Menzies et al., 1967). Авторы считают, что затонувшие морские травы служат важным источником органического вещества в абиссали. Впрочем, по наблюдениям Н.В. Кучерука (личн. сообщ.), в глубоководных желобах Атлантики, куда поступает огромное количество остатков морских трав, фауна существенно беднее, чем,

например, в желобах Тихого океана. Видимо, избыток органического вещества, медленно разлагающегося при постоянно низких температурах, не столько идёт на пользу ультраабиссальной фауне, сколько угнетает её. В любом случае очевидно, что влияние морских трав не ограничивается зоной их произрастания.

Морские луга часто образуют плотную дерновину. Так, по данным В.Н. Вехова (1992), суммарная протяжённость корневищ беломорской *Zostera marina* колеблется от 20 до 300 м на 1 м² занятой зарослями площади, при этом от каждого метра корневища отходит до 300–400 корней. Дерновина не только стабилизирует грунт, препятствуя его размыванию течениями и штормами, но и служит укрытием для инфауны. Биомасса инфауны в зарослях существенно выше, поскольку в грунте внутри зарослей организмы менее доступны для хищников. В Чёрном море фильтратор инфауны двустворчатый моллюск *Chamelea gallina* ещё лет тридцать назад доминировал на песках глубже прибрежного фронта. В последние годы колоссальную вспышку численности дала *Rapana venosa*, и она полностью уничтожила *Ch. gallina* на открытых песках. На лугах zostеры *Rapana* не может преодолеть «забор» из стеблей и корневищ взморника, и поэтому численность *Chamelea* внутри и вне зарослей различается на один–два порядка на расстоянии всего нескольких сантиметров (Н.В. Кучерук, личн. сообщ.). Недавно в Белом море была обнаружена ранее неописанная экада самого массового литорального вида *Fucus vesiculosus* (Максимова, Мюге, 2007). Характерной особенностью этой экады, названной экада *vehovianus*, является отсутствие органов прикрепления. Такие растения не могли бы существовать без «помощи» zostеры: их просто вынесло бы на берег. Однако узкий таллом экады так плотно переплетается с корневищами и корнями взморника, что надёжно удерживается на месте даже во время штормов.

Подводные луга существенно снижают гидродинамику, способствуя усиленному осадконакоплению в зарослях. Например, луга широко распространённого в верхней высокобореальной сублиторали Северного полушария сообщества *Zostera marina* столь эффективно задерживают детрит, что детритофаги дают до 90% биомассы зообентоса, превосходя по биомассе саму *Z. marina*. В лагунах северо-восточного Сахалина средняя биомасса *Z. marina* составляет $0,53 \pm 0,25$ кг/м² при проективном покрытии 60%, а доминирующего детритофага — *Macoma balthica* — $0,76 \pm 0,06$ кг/м² при средней плотности 960 ± 70 экз./м² (Кафанов и др., 2003).

Среди морских трав обитает масса коммерчески важных животных таких, как креветки, крабы, двустворчатые моллюски. Ещё в 1891 г. С.Г.Ж. Petersen утверждал, что рыбное богатство прибрежных вод Дании обусловлено обширными зарослями взморника. Заросли беломорской *Zostera marina* — основное место нереста сельди, но после массовой гибели zostеры уловы беломорской сельди резко упали (Phillips, Menez, 1988; Вехов, 1992; Dawes et al., 2004).

Практически нет данных по сукцессионным процессам морских лугов. Лишь наиболее катастрофические события привлекают общее внимание. К таким событиям следует отнести катастрофическое вымирание *Zostera marina* в результате заболевания, вызываемого миксомицетом *Labirynthula* («wasting disease»). Начавшись в 1931 г. на атлантическом побережье Северной Америки, болезнь скоро была отмечена в европейских водах. Последствия болезни были трагическими: до 90% морских лугов в бореальных водах Северной Атлантики исчезли. Местами гибель достигала 100%.

Покрытосеменные, связанные с морем, обитают и в верхних горизонтах литорали: это растительность солёных маршей умеренных широт и мангров тропиков. Они приурочены к местам повышенного осадконакопления и распреснения. Продуктивность маршевых сообществ вполне сопоставима с продуктивностью «подводных лугов» и сельскохозяйственных культур. Годовая продукция *Spartina alterniflora* в разных местообитаниях

колеблется от 200 до 900 г С/м², ассоциированные с ней фукоиды продуцируют, по разным оценкам, от 150 до 300 г С/м² (Mann, 1973; Brinkhuis, 1977).

Сообщества фукоидов

Фукоиды (порядок Fucales) являются самыми эволюционно продвинутыми среди бурых водорослей. Они имеют не только развитые ткани, подобно сосудистым растениям, но и половой процесс, напоминающий таковой у цветковых. Крупные разветвлённые многолетние талломы представляют собой диплоидный спорофит, а гаметофит редуцирован до выстилки концептакулов (скафидий), в полостях которых вызревают гаметангии — мужские и женские. Разные виды фукоидов, даже в пределах одного рода, могут быть как однодомными (*Fucus spiralis*, *F. virsoides*, *F. distichus*, *F. evanescens*), так и двудомными (*F. vesiculosus*, *F. ceranoides*, *F. serratus*). Фукоиды более обильны в Северном Полушарии, но ряд видов обитает и в Южном (например, *Hormosira banksii*). В морях России известно несколько северных видов из сем. Fucaceae: *F. vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*, *Ascophyllum nodosum*, *Pelvetia canaliculata*, — а также неприкреплённые формы, одну из которых на Западе считают отдельным видом — *Fucus cottonii*; в Чёрном море обитают два вида сем. Cystoseiraceae (*Cystoseira barbata*, *C. crinita*); на Дальнем Востоке — *Fucus evanescens*, *Pelvetia wrightii*, *Cystoseira crassipes* и пять представителей сем. Sargassaceae — *Sargassum pallidum*, *S. miyabei*, *S. horneri*, *S. thunbergii* и *Coccolophora langsdorfii* (Ю. Петров, 1977, Клочкова, 1996) (рис. 3.31).

Фукоиды — это доминанты и эдификаторы сообществ литорали и верхнего горизонта сублиторали морей умеренного пояса. Саргассовые (*Sargassum*, *Turbinaria*) доминируют среди макроводорослей тропических морей, уступая по биомассе и продукции лишь морским травам. Их заросли достигают 100% проективного покрытия, а биомасса разных видов колеблется от 0,1–0,5 кг/м² (беломорская *Pelvetia canaliculata*) до 40 кг/м² (дальневосточная *P. wrightii*) (Возжинская, 1961, 1986). Биомасса аскофиллума может достигать 60 кг/м², хотя обычно не превышает 8–10 кг/м² (Кузнецов, 1960). Размеры взрослых талломов составляют от 30–50 см до метра. Они формируют первый (верхний) ярус расти-

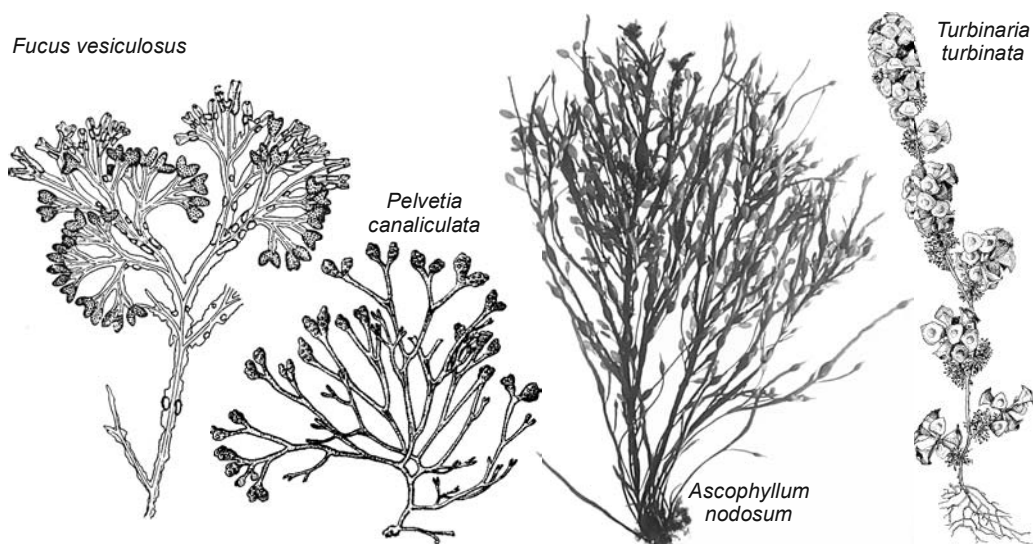


Рис. 3.31. Фукоиды.

Fucus vesiculosus по Кузнецову (1960); *Pelvetia canaliculata* по Зиновой (1953); *Ascophyllum nodosum* по Rueness (1998); *Turbinaria turbinata* по Taylor (1960).

тельности, а ниже может сформироваться ещё два–три яруса более низкорослых форм, вплоть до корковых багрянок. Годовая продукция ассоциаций фукоидов в Белом море колеблется от 2 до 18 кг/м² в сырой массе (Возжинская, 1986). Черноморские цистозиры продуцируют за год до 8,6 кг/м², P/B коэффициент равен 2,2. Их максимальная биомасса — 21 кг/м², средняя — около 3,5 кг/м² (Калугина-Гутник, 1975).

На всех фукоидах развивается богатый перифитон. В Белом море наиболее обычной эпифитной водорослью является бурая *Elachista fucicola*, обрастающая стволик таллома, а по окончании плодоношения быстро поселяющаяся на разрушающихся рецептакулах. Кроме неё, обычны *Cladophora* sp. и *Polysiphonia fucoides*. Талломы фукоидов использует как субстрат молодь мидий *Mytilus edulis*, под плотными щётками которой иногда не видно самого таллома. Мидии играют существенную роль в выживании фукоидов в прибойных местах: они так прочно скрепляют ветви таллома биссусом, что на литорали образуется настоящий конгломерат, который бывает практически невозможно разделить на отдельные растения. Если же всё-таки удалить всех мидий, то оказывается, что часть талломов даже не была прикреплена к субстрату. Тем не менее на таких талломах развиваются нормальные и обильные генеративные органы, т. к. макрофит «чувствует себя» прикрепленным. Естественно, что такой конгломерат, занимающий иногда площадь в несколько квадратных метров, успешнее противостоит волнению, чем отдельные растения.

Помимо мидий, среди животного населения, ассоциированного с фукоидами, много брюхоногих моллюсков (*Littorina*, до нескольких десятков особей на один таллом), бокоплавов, гидроидов, а в эстуариях — изопод (*Iera*). Мейобентос представлен нематодами и клещами-галакаридами. Полихеты *Spirorbis granularis*, *Circeus armoricana*, *Bushiella granulata*, *B. quadrangularis* служат маркёром возраста фукоидов: оседание их личинок происходит раз в год, и на талломах фукусов бывает заметно несколько отстоящих друг от друга зон сосредоточения их белых спиральных трубочек. Данный признак не очень надёжен, но как вспомогательный может использоваться (Кузнецов, 1960).

На черноморских цистозирах развивается богатая синузия эпифитов, главными составляющими которой являются две багрянки: *Polysiphonia subulifera* и *Laurencia obtusa*. Полисифония стала почти облигатным эпифитом, не встречаясь в эпилитном состоянии, а лишь в виде неприкрепленных спутанных масс в прибрежье. Всего эпифитная синузия цистозировой ассоциации насчитывает около 40 видов, являясь самой богатой на глубинах 2–5 м. В последние годы в Чёрном море наблюдаются вспышки численности то одного, то другого эпифитного вида (2002 г. — *Chondrophycus paniculatus*, 2003 г. — *Stilophora rhizodes*, *Chondria capillaries*) — настоящее «цветение» эпифитов, что служит признаком эвтрофированности бассейна. Доля синузии в биомассе сообщества может достигать 35–40%, а иногда (как это было в конце 1980-х гг.) даже преобладать по массе над базифитом.

Как и у беломорских фукоидов, самым массовым представителем зооперифитона цистозиры являются митилиды — *Mytilus galloprovincialis* и *Mytilaster lineatus*. Их спат многослойным панцирем одевает подошву и толстый бугристый стволик *Cystoseira barbata*, что позволяет быстро отличить этот вид от *C. crinita*: на тонкие и гладкие стволы последней митилиды практически не садятся.

Перифитон играет значительную роль в продуктивности базифитов: большое количество обрастателей затеняет поверхность таллома хозяина и препятствует его фотосинтезу. Однако, диатомовый оброст макрофитов находится в функциональном динамическом равновесии с базифитом: первичная продукция таллома с диатомовым обрастанием равна продукции чистого таллома (на единицу массы), хотя продукция счищенных диатомей существенно выше, чем продукция базифита. Значит, «находясь вместе, макрофит и диатомеи снижают фотосинтетическую активность, однако в сумме дают величину фото-

синтеза, близкую к таковой необросшего макрофита» (Бондарчук, 1980: 114). На примере черноморской консорции «цистозира–церамиум» показано, что снижение обменной поверхности базифита при снижении гидродинамики и/или повышении эвтрофикации почти полностью (до 85%) компенсирует возрастание поверхности эпифита (Завалко, 1988). Таким образом, продукция консорции «базифит–эпифит» достаточно постоянна, и не складывается механически из физиологических характеристик обоих компонентов, но имеет ярко выраженный интегрально-адаптивный характер, прежде всего — к трофности среды и гидродинамике.

Особый интерес представляют отношения с эпифитами и эндофитами у аскофиллума. На его талломах практически всегда присутствует облигатный эпифит — багрянка *Polysiphonia lanosa*, крайне редко встречающаяся на других фукоидах. Распределение полисифонии в поясе аскофиллума неравномерно: она не встречается у его нижней границы, которая менее всего осушается. Эпифит избегает литоральных ванн, хотя может присутствовать на растениях, окружающих эти ванны. Видимо, *Polysiphonia lanosa* требует некоторого определённого периода осушения для нормального развития. В экспериментах с меченым углеродом (^{14}C) показано, что обмена между талломами хозяина и эпифита не существует, их фотосинтез независим (Harlin, Craigie, 1975). Однако какая-то аллелопатическая связь, видимо, всё-таки есть: проростки полисифонии в культуре не способны сформировать нормальные ризоиды, пока в среду не будет добавлен экстракт талломов фукоидов. В природе эпифит, в основном, встречается или на поврежденных участках таллома базифита, или на местах отпавших рецептакулов. Наличие кусочков талломов аскофиллума или фукуса удлиняет жизнь апикальных фрагментов полисифонии в эксперименте в 1,5–2,5 раза. Видимо, приуроченность полисифонии именно к аскофиллуму определяется набором экологических факторов (прежде всего — «правильным» положением пояса аскофиллума в пространстве), а не какими-то специфическими биохимическими свойствами именно этого базифита (Garbary et al., 1991; Lining, Garbary, 1992).

Кроме того, в межклетном пространстве талломов как скального аскофиллума, так и его экад всегда присутствует аскомицет *Mycophycias ascophylli*, встречающийся также и у пельвеции. Присутствие гриба сопровождает всю жизнь аскофиллума, что даже побудило некоторых исследователей предположить, что аскофиллум представляет собой нечто вроде лишайника (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1972). Было обнаружено, что эндофит обитает и в талломах карликового аскофиллума (Коновалова, 2007).

Характер взаимоотношений *M. ascophylli* и *A. nodosum* до сих пор остаётся предметом дискуссии: разными авторами ассоциация трактуется как микоризоподобная или лишеноподобная. Не найдено никаких структур, соединяющих клетки хозяина и эндофита. Тем не менее, в эксперименте показано, что проростки *A. nodosum* без грибного компонента погибают максимум через год жизни, а инфицированные грибом лучше переносят осушение, но также продуцируют меньше ризоидов. *A. nodosum* с грибным симбионтом способен гетеротрофно усваивать олигосахариды, а чистая культура водоросли — нет. То есть гриб явно влияет на жизнедеятельность хозяина. Взаимоотношения компонентов лишайников и эндомикориз считаются умеренным паразитизмом, так как при этом образуются структуры, соединяющие клетки гриба и хозяина — гаустории или арбускулы (Белякова и др., 2006). Отсутствие подобных структур в ассоциации *Ascophyllum* – *Mycophycias* — единственный аргумент в пользу их мутуалистических отношений. Конечно, *Ascophyllum* не является лишайником. Он с очевидностью отличается от истинных морских лишайников (например, *Verrucaria tavaresia*) (Коновалова, 2007). Введён специальный термин, описывающий подобные отношения — «микотикобиоз» — постоянная симбиотическая ассоциация между морским грибом и морской водорослью, где водоросль определяет морфологию и местообитание (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1972).

Фукоиды обладают исключительно высокой экологической пластичностью. Наибольшую толерантность к факторам среды демонстрирует *Fucus vesiculosus*, имеющий самый обширный ареал — от берегов Испании до Арктического бассейна. Этот вид способен существовать в широком диапазоне солёности воды (от 6–7 до 36 ‰), что позволяет ему обитать не только в типично океанических условиях, но и в эстуариях. Он прекрасно переносит резкие перепады температуры и сильное иссушение, довольно устойчив к антропогенному загрязнению. *F. vesiculosus* крайне изменчив морфологически, образует массу экологических форм. В Белом море известна сублиторальная *f. giganteus*, имеющая почти двухметровые талломы с широкими (до 4 см) ветвями (Возжинская, 1986). А на солёных маршах и в эстуариях этот фукус, напротив, представлен карликовыми формами. *Ascophyllum nodosum* образует несколько экологических форм и вариантов. В прибойных местах на скалистой литорали обычен карликовый вариант *A. nodosum* var. *minor*, а в эстуариях и солёных маршах — неприкрепленные экады, дериваты скального аскофиллума, образующие переходный ряд: *A. nodosum* ecad *mackaii* — *A. nodosum* ecad *scorpioides* — *A. nodosum* ecad *muscooides* (Максимова, Мюге, 2007). Первая экада ещё имеет немногочисленные рецептакулы с развитыми гаметами, вторая — очень редко несёт дегенеративные рецептакулы, а третья облигатно их лишена.

Фукоиды имеют колоссальную энергию размножения. Так, один таллом *Sargassum* продуцирует за сезон 100000 яйцеклеток (Suto, 1950). У черноморской *Cystoseira barbata* на одном слоевище образуется до 2200 рецептакулов, в которых развивается до 550 тыс. оогониев, в каждом из которых вызревает по одной яйцеклетке; у *C. crinita* — до 1400 рецептакулов и 400 тыс. оогониев (Калугина-Гутник, 1975). В периоды активного плодоношения беломорских фукоидов, особенно аскофиллума, можно наблюдать, как заливающая заросли приливная вода на короткое время изменяет цвет на оранжево-розоватый: это выходят в воду мужские гаметы — антерозоиды. По нашим данным, в период активного размножения *A. nodosum* концентрация антерозоидов в воде составляла 90–55000 кл./мл (0,36–216 мг С/м³), при том доля антерозоидов в суммарной биомассе нанопланктона варьировала в разных точках побережья от 11 до 99%, составляя в среднем 46%. В период плодоношения *F. vesiculosus* концентрация его антерозоидов в воде была значительно ниже и составляла не более 1880 кл./мл (6,8 мг С/м³). По данным учёта в седиментационных ловушках, за сутки на 1 м² в зарослях макрофитов (при 100% проективном покрытии) выделяется в воду от 18 тыс. до 108 тыс. яйцеклеток *F. vesiculosus* (0,33–2 мг С) (Максимова, Сажин, 2008).

Зиготы фукоидов быстро приклеиваются к субстрату полисахаридной слизью, и медленно начинают формировать орган прикрепления — первичный ризоид. Уже через несколько часов после оплодотворения образуются проростки. Через две–три недели их можно различить невооружённым глазом даже в природе. Изначальная плотность их поселений очень велика: максимально наблюдавшаяся — 654 проростка *F. vesiculosus* на 1 см², в среднем — 80–230 на см². Эту численность быстро снижают активно поедающие проростки литторины. Так, на одном из помеченных камней в трёх полях зрения бинокулярного микроскопа динамика численности проростков выглядела так: 28 августа — 235, 289, 416 проростков; 20 сентября — 235, 165, 320; 6 октября — 106, 121, 93. Видимо, литторины сначала сползаются на самые густые «заросли» (которые и несут самые существенные потери), и лишь потом переходят к более разреженным.

В зрелых сомкнутых зарослях плотность поселений существенно ниже, чем в ювенильных: у *F. vesiculosus* — от 300–700 до 2 тыс. талломов на м² (средняя и нижняя литораль), у *A. nodosum* — 250–300, у *Pelvetia canaliculata* — до 600 (Возжинская, 1986; Михайлова, Мохова, 2001). Растения максимальных возрастов (у фукуса — 9–11 лет, у аскофиллума — до 20 лет, у цистозир — 13–16 лет) встречаются единично. Ювенильные и сте-

рильные растения всегда доминируют по численности, а фертильные — по биомассе (особенно в период плодоношения).

В отличие от вегетативной массы, генеративная продукция поступает в окружающую среду в относительно короткий срок. Выброс половых продуктов на короткий период полностью меняют облик нанопланктонного сообщества и служит в это время существенным источником пищи для многочисленных планктонных и бентосных организмов (Максимова, Сажин, 2008). Проростки также потребляют непосредственно, тогда как сами талломы — в основном в виде детрита. У разных видов рецептакулы в периоды размножения составляют 20–70% биомассы и даже более. После плодоношения рецептакулы фукусов интенсивно разрушаются, а у *A. nodosum* — быстро сбрасываются, образуя вдоль берега хорошо заметные скопления, внося существенный ежегодный вклад в прибрежную детритную сеть питания.

В среднем у фукоидов за год образуется по два дихотомических разветвления таллома. Возраст фукусов можно определить по формуле $Y = (X+1)/2$ (если растение не ветвилось в первый год жизни) или $Y = X/2$ (если растение образовало одну дихотомию в первый год жизни), где Y — возраст таллома, X — число дихотомий (Максимова, 1980). Можно определять возраст и по рядам воздушных пузырей, которые у *Fucus vesiculosus* закладываются раз в году весной, а у *Ascophyllum nodosum* дважды в год (Возжинская, 1971). Однако в разных экологических условиях эти признаки претерпевают существенные изменения: например, в эстуариях может образоваться 3–4 дихотомии за год, а в сильно прибойных местах воздушные пузыри иногда вообще не образуются. Так что определение возраста конкретного таллома в значительной степени зависит от опыта исследователя.

У фукуса растение последнего года жизни образует рецептакулы на всех разветвлениях и после плодоношения отмирает (Тиховская, 1948). Однако оставшаяся подошва может начать продуцировать новые вегетативные побеги — раметы, являющиеся клонами изначального «зиготного» проростка (генета). Раметы возникают и на подошвах повреждённых штормами талломов, и даже на маленьких подошвах проростков. Такой способ возобновления популяции у фукоидов преобладает над половым в соотношении примерно 10:1 (по численности) (Максимова, 2001).

Многие фукоиды являются хозяйственно значимыми, промысловыми видами. Из них добывают ценные гелеобразователи — соли альгиновой кислоты. Альгинаты служат и весьма эффективными радиопротекторами. Например, при приёме внутрь кальций альгинатов активно замещает радиоактивный стронций, в том числе в костной ткани (до 95%). Литоральные водоросли охотно поедают домашние животные (и не только коровы и козы, но даже кошки и собаки), их используют для удобрения огородов и виноградников, при этом снижается поражение сельскохозяйственных культур грибковыми инфекциями. В настоящее время фукоиды переживают настоящий всплеск популярности в качестве косметических и оздоравливающих средств (SPA-процедуры, пищевые добавки), а в Интернете можно найти массу проектов по использованию саргассов из Саргассова моря для производства этанола.

Сообщества ламинариевых водорослей

Ламинариевые (Phaeophyceae, Laminariales) остаются самыми крупными из всех водорослей: длина спорофитов *Macrocystis pyrifera* достигает 30–50 м. Как заросли ламинариевых, так и сами крупные зарослеобразующие виды (ламинария, алярия, макроцистис и др.) называют «келп» (kelp). Этот термин пришёл в альгологию в начале XX века из промышленности: так ещё несколько веков назад называли золу, полученную из ламинариевых для дальнейшего производства соды (NaHCO_3 и Na_2CO_3) и поташа (K_2CO_3) (Tseng, 1987).

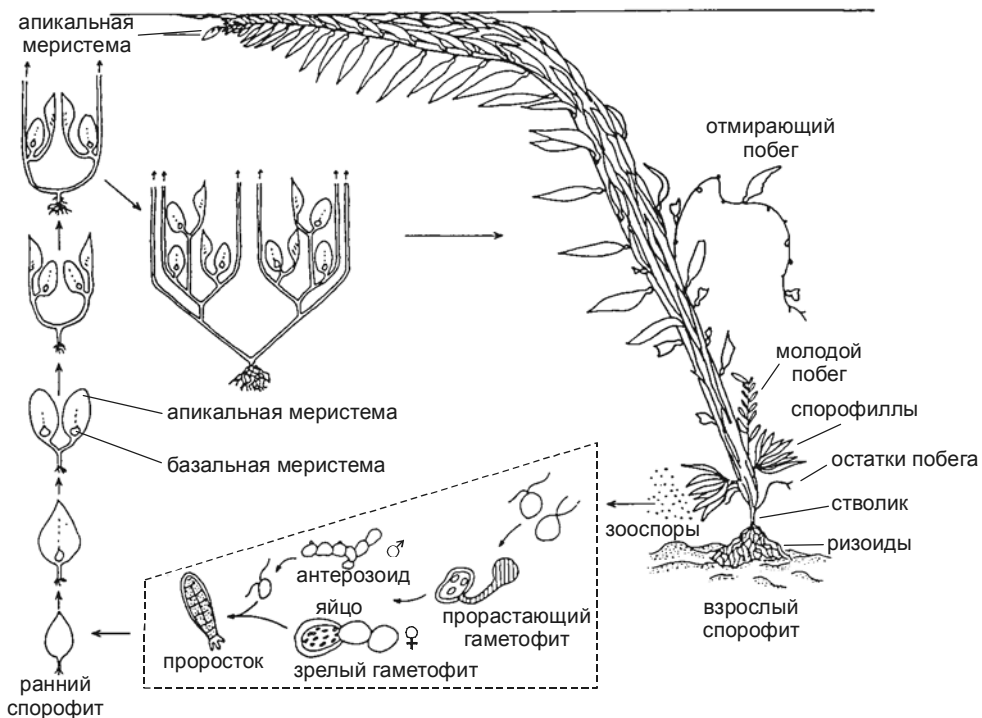


Рис. 3.32. Жизненный цикл макроцистиса. По North (1987).

В жизненном цикле ламинариевых происходит смена поколений (рис. 3.32). Диплоидные спорофиты продуцируют гаплоидные подвижные разножгутиковые зооспоры (отсюда и название отдела — Heterokontophyta), которые, оседая на подходящий субстрат, образуют эмбриоспору, покрытую толстой оболочкой. Эмбриоспоры быстро прорастают в микроскопические (не более 300 мкм в диаметре) разнополюе гаметофиты. Женские гаметофиты формируют на концах веточек оогонии, каждый из которых несёт одну яйцеклетку. Созрев, она выходит наружу, но остаётся прикреплённой к гаметофиту. После оплодотворения антерозоидом (которые тоже образуются по одному в каждой антеридии) из полученной зиготы развивается новый спорофит. При температуре выше 20°C зооспоры теряют подвижность и быстро погибают, а гаметофит может «ждать» подходящей температуры для образования гаметангиев до года, разрастаясь при этом до 1 см в диаметре. Максимальные скорости линейного роста таллома (до 10–13,5 см в сутки — «рекорд» в мире водорослей) также наблюдаются при низких температурах — около нуля (Ю. Петров, 1977).

Температурные предпочтения определяют и географическое распределение ламинариевых: практически все они — обитатели холодных вод, причём в северном полушарии их флора богаче. Они встречаются и в тропической области (около Бразилии, в Филиппинском море), и в Мессинском проливе Средиземного моря, но на глубинах, где температура воды всегда низкая: 70–85 м, и даже 200 м. Хотя главной зоной их обитания остаётся сублитораль, но в ряде мест, где температуры воздуха невысоки даже летом, и преобладает пасмурная погода и высокая влажность, ламинариевые могут «выходить» и на литораль (Мурман, Командорские о-ва). Крупные слоевища ламинариевых требуют постоянного притока питательных веществ, поэтому они предпочитают местообитания с сильным течением: выдающиеся в море мысы, проливы, пороги (Возжинская, 1986). Од-

нако, они могут обитать и в более спокойных биотопах, если там есть достаточное количество питательных веществ. Слишком сильный прибой разрушает талломы.

Ламинариевые бывают однолетние (*Costaria*, *Undaria*, *Neoreocystis luetkeana*, *Alaria fistulosa*) и многолетние (*Laminaria* 2–8 лет, *Macrocystis* — 3–10 лет), но собственно многолетний лишь ствол с органами прикрепления. Рост ламинариевых — интеркалярный, т. е. отрастание пластины идёт от переходной зоны между верхушкой стволика и пластиной, где находится меристема. Поэтому верхняя часть пластины — самая старая, а внизу, у стволика, находится самая молодая, нарастающая часть. Ежегодно происходит постепенное разрушение пластины и замещение её новой. У *L. solidungula* пластины разрушаются медленно, и на талломе часто можно видеть до 3–4 разновозрастных пластин, разделённых перетяжками. Самая верхняя из них — самая старая (рис. 3.33).

Для сем. *Lessoniaceae* (в него входит *Macrocystis*) (рис. 3.34) характерны две меристемных зоны: базальная, которая формирует новые побеги, и апикальная, обеспечивающая нарастание листовидных пластин. На одном взрослом побеге может располагаться 100–200 и даже более листовидных пластин длиной 1–1,5 м каждая. Самые крупные растения макроцистиса в полузащищённых местообитаниях могут состоять из нескольких сотен побегов и существовать много лет. В открытых местообитаниях, где растения сильно повреждают шторма, макроцистис редко живёт дольше 2–3 лет, но и за это время он успевает сформировать 40–60 побегов. Средняя масса одного побега не превышает обычно 1–1,5 кг (масса всего растения до 50–150 кг), а биомасса в зависимости от глубины колеблется от 3 до 22 кг/м². Зафиксирована биомасса, превышающая 660 кг/м² (о. Кергелен). Достигнув зрелости (при массе 8–10 кг и числе побегов 4–8), макроцистис формирует спороносные пластины — спорофиллы с пигментированным синим кольцом в основании, несущие сорусы одногнездных спорангиев. На 1 см² спороносной ткани образуется до 10 тыс. спорангиев (Neushul, 1963; North, 1987).

У ламинарий спороносная ткань расположена обычно широкой полосой по центру пластины или пятнами на её лопастях. Суммарная масса зооспор может достигать 20% массы всего растения. На Мурмане *L. saccharina* продуцирует до 276 тыс. зооспор с 1 см² спороносной ткани. Средняя площадь спороносного участка составляет приблизительно 1500–2000 см². Следовательно, за один цикл спороношения один таллом ламинарии может дать более 40 млрд. зооспор. Поскольку каждый таллом спороносит 3–5 раз в жизни, то генеративная продукция только одного таллома составит в сумме 120–200 млрд. зооспор. С учётом количества спороносящих растений показано, что в природной популяции *L. saccharina* на 1 м² дна формируется около 200 млрд. зооспор ежегодно (Макаров, Шошина, 1996).

В морях России ламинариевые представлены родами *Chorda* (*C. filum* — северные и дальневосточные моря); *Halosiphon* (*H. tomentosus* — северные моря); *Alaria* (*A. esculenta* — северные моря, несколько видов в дальневосточных морях); *Laminaria* (*L. saccharina*, *L. digitata* — Белое и Баренцево моря, *L. solidungula*, *L. hyperborea* — Баренцево море и другие моря Арктики, *L. japonica*, *L. angustata*, *L. gurjanovae*, *L. cichorioides*, *L. appressirhiza*, *L. dentigera* — Дальний Восток). На Дальнем Востоке обитают также представи-



Рис. 3.33. *Laminaria solidungula*. По Зиновой (1953).

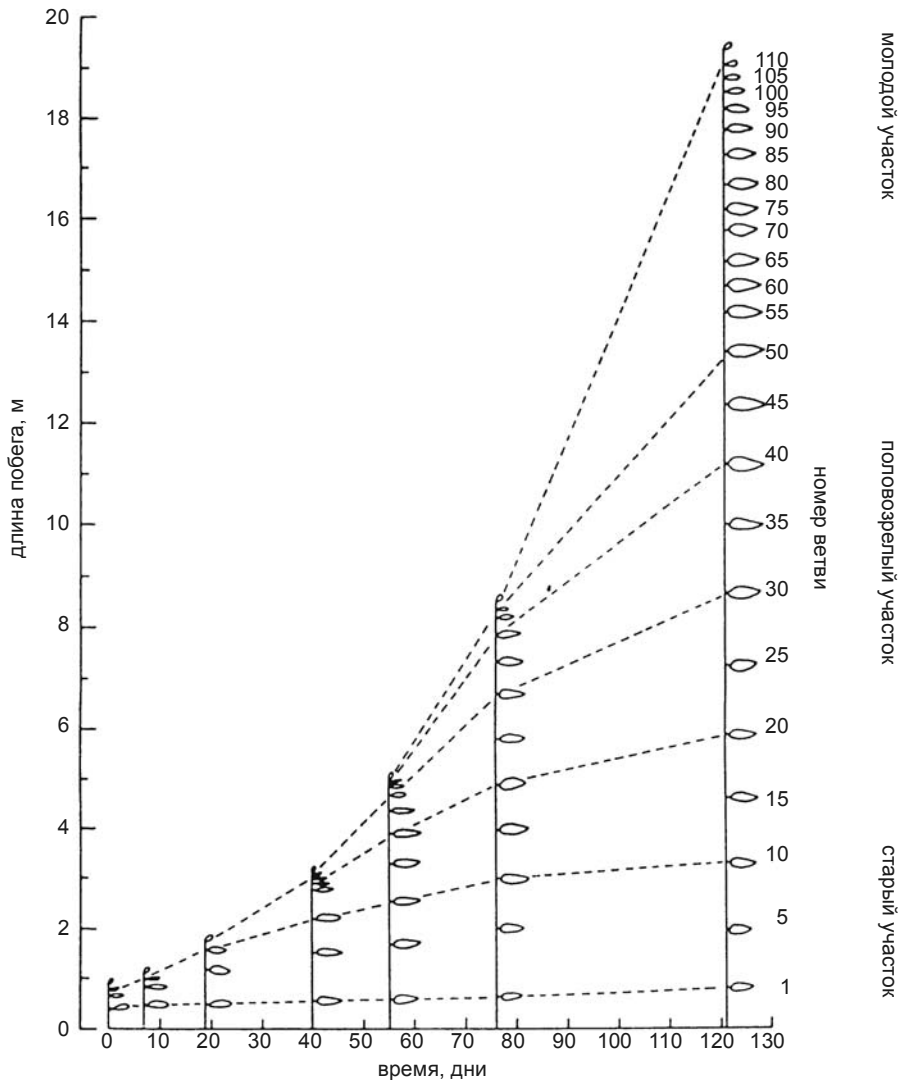


Рис. 3.34. Развитие побега *Macrocyctis*. Показаны не все ветви. По North (1979).

тели родов *Kjellmaniella* (*K. crassifolia*), *Agarum* (*A. cribrosum*), *Costaria* (*C. costata*), 4 вида *Alaria*, *Arthrothamnus* (*A. kurilensis*); встречается *Lessonia laminariaeoides* (Ю. Петров, 1977, Клочкова, 1996) (рис. 3.35).

Заросли ламинариевых образуют огромные по площади «подводные леса», населённые богатейшей флорой и фауной. Значительная часть сопутствующих видов использует талломы ламинариевых, особенно стволы и ризоиды, как субстрат. На беломорских *Laminaria saccharina* и *L. digitata* эпифитируют, например, крупные багрянки *Odonthalia dentata*, *Palmaria palmata*, *Coccotylus truncatus*, а также *Phycodrys*, *Ptilota*, *Ahnfeltia*, *Polysiphonia*, многие зелёные водоросли (*Ulva lactuca*, *Cladophora rupestris*, *Chaetomorpha melagonium* и др.), бурые нитчатки (*Sphacelaria*, *Dictyosiphon* и др.) — всего до 25 видов. Массовое развитие эпифитона наблюдают в конце августа – сентябре при самых высоких температурах воды (Михайлова, 1996). Длина талломов беломорских ламинарий достигает 6–7 м, ширина пластины — 60–70 см, и даже 1 м (Возжинская, 1986). Длина пластины

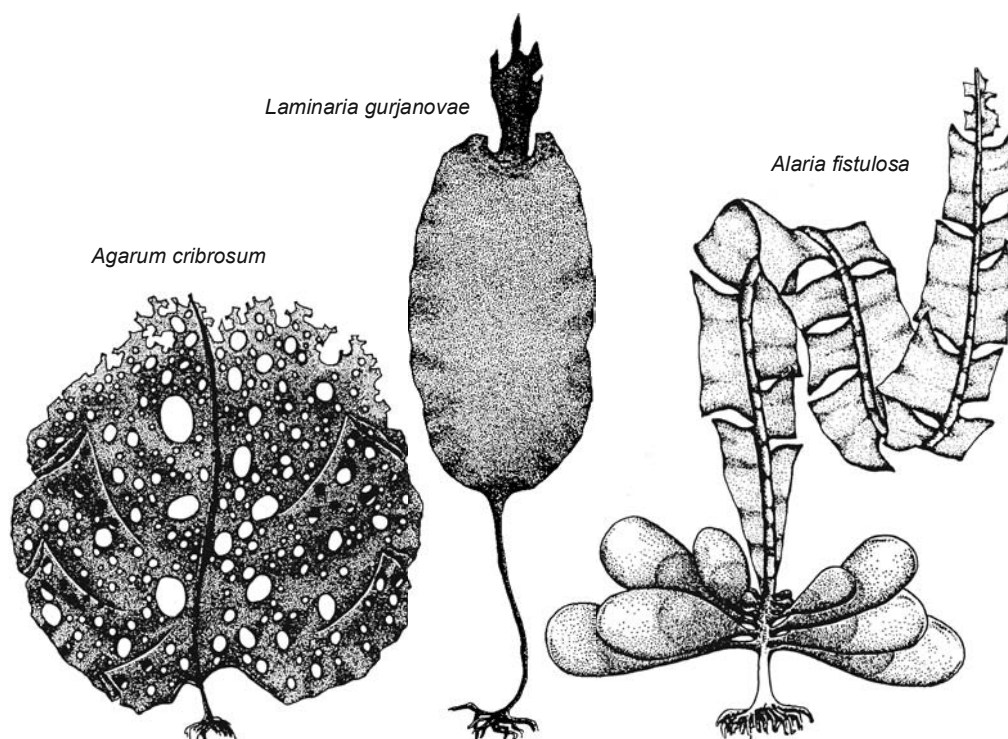


Рис. 3.35. Ламиinarieвые. По Клочковой (1996).

дальневосточной *L. japonica* достигает 10 м при ширине до 40 см (Клочкова, 1996). В природных условиях тесно растущие талломы образуют сплошной полог над дном, при этом тяжелые пластины практически лежат на дне в несколько слоёв, колеблемые течениями. Неудивительно, что виды нижних ярусов, затеняемые на самом дне, «выбираются» ближе к свету по стволикам самих ламинарий.

В Белом море ламинариевые встречаются от верхней сублиторали до глубины 18 м, но зоной оптимума для них являются глубины от 3 до 7–8 м. Максимальная биомасса беломорских ламинариевых достигает 20–26 кг/м². На Дальнем Востоке глубина произрастания ламинариевых примерно такая же (до 20 м, оптимальная — от 2 до 10 м), а их биомасса колеблется от 2 до 19 кг/м². Отдельные талломы *Alaria fistulosa*, растущие в районе Сахалина глубже 10 м (до 35 м), могут достигать индивидуальной массы 15 кг. По некоторым данным, у Курильских о-вов встречаются заросли этого вида, состоящие из растений длиной до 41 м (Петров, 1977).

Сообщество беломорских ламинарий довольно богато флористически: в районе Соловков в него входит до 49 видов (7 Chlorophyta, 21 Phaeophyceae, 21 Rhodophyta). На первый ярус растительности (ламинарии + *Desmarestia aculeata*) приходится 94–97% общей биомассы фитоценоза. Имеются небольшие межгодовые колебания различных характеристик фитоценоза, в основном, за счёт лишь редких и сезонных видов, т.е. климаксное сообщество ламинарий находится в достаточно стабильном состоянии (Михайлова, 2000).

Поскольку ламинариевые являются промысловыми видами (товарное название ламинарии — «морская капуста»), то они стали одним из самых изученных объектов среди водорослей. Разработаны критерии оценки пригодности природных зарослей для промысла. Для Белого моря выделяют заросли ламинарий непромысловые (до 30% проективно-

го покрытия) и три категории промысловых (I — 30–49%, II — 50–69% и III — 70–100%). Общий запас ламинариевых водорослей Белого моря составляет около 600–700 тыс. т, Баренцева моря — 100–200 тыс. т, дальневосточных морей — 1,2–1,3 млн. т (Возжинская и др., 1971; Пронина, 2002; Воскобойников, 2006).

Марикультура ламинарий на Дальнем Востоке активно развивалась до конца 1980-х гг. Площадь плантаций составляла 100 га, а урожайность — 70–80 т/га (Возжинская и др., 1971; Крупнова, 2002; Пронина, 2002). В Калифорнии ежегодно добывают до 100–200 тыс. т макроцистиса (по 13–110 т/га), а плантационное выращивание позволяет получать 670–950 т/га (сырая масса). Анализ многолетней динамики промысла (1911–1984 гг.) демонстрирует быстрый отклик ресурса на изменения среды. Так, «провал» промысла в 1983 г. (1982 г. — более 95 тыс. т, 1983 г. — 5,3 тыс. т) вызван редким сочетанием неблагоприятных факторов: необычайно сильные шторма, высокая температура воды, низкий уровень биогенов, связанный с Эль-Ниньо, привели к гибели более 90% зарослей макроцистиса в Южной Калифорнии. Но уже в 1984 г. было добыто более 47 тыс. т: быстро растущий вид стремительно восстанавливал «прореху» в своём ареале.

Сообщества кораллиновых водорослей

Кораллиновые водоросли — это красные водоросли сем. *Corallinaceae* (порядок *Corallinales*). Они отличаются от всех прочих багрянок тем, что их слоевища пропитаны известью. Нередко их путают с кораллами. Распространены во всех широтах, и, главным образом, формируют нижний ярус растительности. Талломы кораллиновых весьма разнообразны по облику: от корковых, гладких и пупырчатых — до геометрически-правильно разветвлённых кустиков (рис. 3.36).

Необычное строение кораллины вызвало интерес у выдающегося учёного П.А. Флоренского. В письмах к родным из заключения в Соловецком лагере особого назначения (1934–1937) он вкладывал собственноручные рисунки водорослей, выполненных акварелью, а кораллина привлекла его внимание схожестью строения с экзоскелетом ракообразных. Он определил и химический состав таллома беломорской *Corallina officinalis*: кальций составил 31,45%, углекислый газ — 35,36% от сухого веса водоросли. Флоренский писал: «Живая водоросль обладает розово-сиреневым или бледно-пурпуровым цветом, но если она растёт на небольшой глубине, то бледно-грязно-зелёным. В выбросах же цвет во-

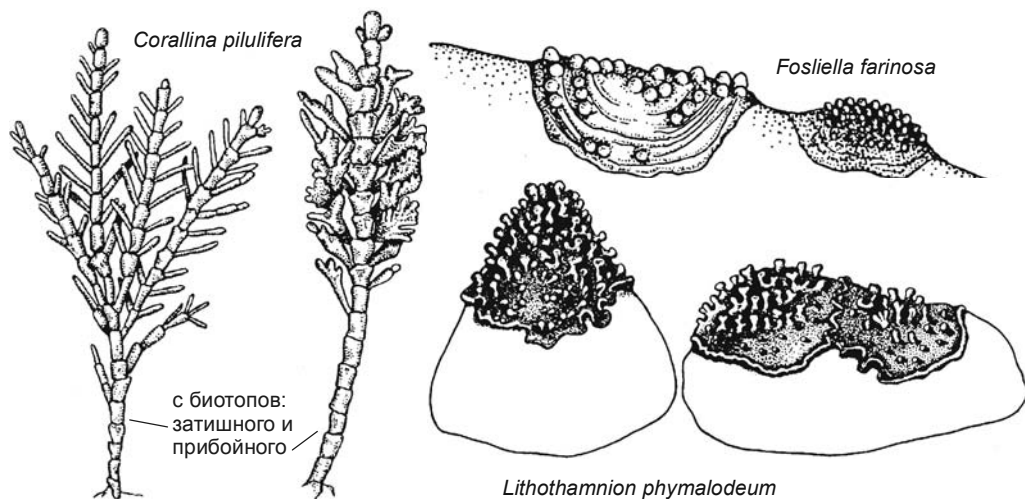


Рис. 3.36. Кораллиновые водоросли. По Клочковой (1996).

доросли по большей части чистый белый, но попадаются также экземпляры зеленоватые, жёлто-охряные, розовые, сиреневые, бледно-пурпурные, а изредка — и цвета варёных раков... Интерес, который возбуждает кораллина, двоякий: водоросль, как живой свидетель биолитогенетических процессов геологии, и водоросль, конвергирующая с членистоногими» (Флоренский, 1998: 757–758). В одном из писем сыну-геологу он набросал десяток тезисов, в которых поднял наиболее интересные вопросы о связи альгологии и геологии: «Мой переплёт мыслей — вокруг известковых (карбонатных) водорослей. ... Известков[ые] водоросли весьма достойны внимания, ибо а) от них остаются наиболее сохранные следы, б) эти водоросли породообразователи и притом распространённые, в) будучи древними, они тянутся через всю геол. историю ...» (там же, с.614–616).

Кораллиновые распространены по всему Мировому океану, от Арктики до Антарктики. Их породообразующие свойства наиболее ярко проявляются в сообществах коралловых рифов, в «цементировании» которых они принимают заметное участие. На вертикальных скальных стенках они формируют большие выпуклые карнизы, а на ровном дне скрепляют галечно-булыжные грунты, препятствуя их волновому разрушению.

Исключительно интересны родолиты (*rhodoliths*) — шарообразные или разветвлённые неприкреплённые образования, скопления которых (иногда очень значительные — в несколько квадратных километров) встречаются от литорали до глубины 40 м (и более) практически во всех климатических зонах Мирового океана — от Австралии до Аляски, от Средиземного моря до Калифорнии.

Известны родолиты как ископаемые, размеры которых достигают нескольких (до 14) сантиметров, так и современные, чья величина обычно не более 1–2 см в диаметре. Они формируются вокруг ядра — кусочка коралла или раковины моллюска. Строение ископаемых родолитов позволяет проследить историю формирования местной флоры. Так, плейстоценовые родолиты около о-ва Гранд-Кайман (Карибское море) сложены из двух слоёв: внутренний, толщиной около 2 мм, сформирован кораллиновым сообществом (в основном, видами родов *Lithoporella*, *Lithophyllum*, *Neogoniolithon*), и внешний, толщиной до 60 мм, в котором главным компонентом является слабокальцинированная корковая багрянка *Peyssonnelia rubra* с вкраплениями кораллиновых, полихет-серпулид, фораминифер и двустворчатых моллюсков. Видимо, сообщество сциафильной пейссоннелии развилось поверх кораллинового сообщества под пологом неизвестковых макрофитов, что заселили данный биотоп позже кораллиновых (Hills, Jones, 2000).

Живые родолиты образуют виды *Hydrolithon munitum*, *Lithothamnion* sp., *Sporolithon* spp. и др. Они очень медленно растут — менее чем на 1 мм в год. Возраст некоторых из них насчитывает 100 и более лет. Скопления родолитов являются источником карбоната кальция, который интенсивно эксплуатируется человеком: ещё в XVIII веке кораллиновые добывали драгами для известкования полей, да и сейчас в Великобритании и Франции добывают ежегодно до 300 тыс. т этого сырья, которое называют «maerl». Такая эксплуатация губительно действует на богатые сообщества кораллиновых (Foster, 2001; Goldberg, 2006; Wikipedia).

В гипергалинной лагуне в южном Тунисе (зимой 41–45, летом 45–51‰), в которой температура поверхностной воды колеблется от 13–16°C зимой до 26–30°C летом, в осушенной зоне был обнаружен риф (*ridge*) из массивных грибоподобных или чашевидных кораллиновых «голов» (*algal heads*). Отдельные «головы» достигают 2 м в диаметре (в среднем около 90 см), имеют 35 см высоты и образованы багрянкой *Neogoniolithon notarisii*. В местах, где на дне много песка, «головы» располагаются поодиночке, а там, где песка нет, они сливаются в сплошную гряду. Скопление отдельных и сросшихся «голов» простирается на 31 км (рис. 3.37). Это остается самым длинным подобным образованием. Вокруг «голов» и на них практически никто не живёт («The ridge is strikingly sterile») из-за усло-

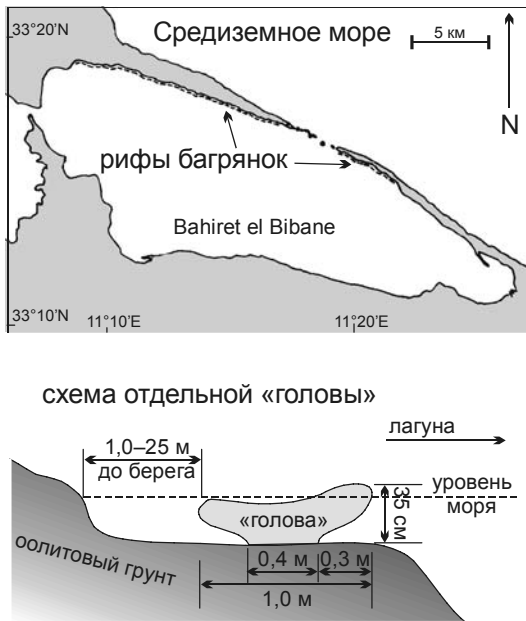


Рис. 3.37. Рифы багрнянок в Тунисе. По Thornton et al. (1978).

и/или кустистыми (*Corallina*, *Amphiroa*). J. Peres упоминает аналогичные структуры и для Восточного Средиземноморья, отмечая их большие размеры — до тысяч квадратных метров. В 1992–93 гг. в прибрежных водах Сирии на глубинах 25–90 м были обнаружены «кораллиновые тротуары»: гиганты площадью в десятки квадратных километров (Maximova, Saker Fayes, 1999). Характерной особенностью этих структур были не только их колоссальные размеры, но и то, что они сформировались поверх рыхлых илистых грунтов, в отличие от «тротуаров» западной части моря, образующихся на твёрдом субстрате.

Пионерами заселения илистого субстрата служат зелёные сифоновые водоросли *Caulerpa scalpelliformis* (лесепсовский мигрант, см. ниже) и *Udotea petiolata*. Их длинные, обильно ветвящиеся, стелющиеся по поверхности субстрата ризоиды выделяют клейкую полисахаридную слизь. На неё налипают членики мёртвых кораллиновых водорослей, кусочки раковин и панцирей бентосных животных, мелкие камешки и песчинки; и на ризоидах образуются настоящие чехлы. «Зачехлённые» ризоиды, перекрещиваясь, формируют на поверхности грунта подобие «сети». Поверх этой «сети» поселяются корковые известковые (*Lithophyllum racemus*, *Lithothamnion* sp., *Pseudolithophyllum expansum*, *Neogoniolithon* sp.) и мягкие водоросли (бурая *Zanardinia prototypus*, красные *Hildenbrandtia prototypus*, *Peyssonnelia* sp.), кустистая *Amphiroa rigida*, а также седентарные животные (мшанки, губки, гидроиды, асцидии, полихеты). Так формируется второй слой — прочная корка толщиной до 10 см, на которой начинают вегетировать водоросли с необыкновенными вертикальными талломами (зелёные: *Codium bursa*, *C. decoricatum*, *Anadyomene stellata*; красные: *Gelidium latifolium*, *Polysiphonia* sp., *Botriocladia boergesenii*, *Halimena ulvoidea* и др.). Под образовавшейся коркой талломы зелёных сифоновых отмирают, однако конечные веточки прорастают сквозь отверстия в ней и продолжают осваивать новое пространство. Всего в сообществе было обнаружено 35 видов водорослей (7 зелёных, 5 бурых и 23 красных), что немало для таких глубин.

вий, экстремальных даже для средиземноморской биоты, адаптированной к солёности 37–38%. Лишь изредка под внешним краем «голов» встречаются зелёная известковая водоросль *Halimeda*, серпулиды, гастроподы-верметиды и сверлящие моллюски. Подобные образования имеются в Карибском бассейне и у побережья Турции, но там они не образуют слитных гряд, а их сообщество богато жизнью (Thornton et al., 1978).

Известковые водоросли образуют существенную часть кораллового рифа (см. следующий раздел). Севернее, где коралловые рифы отсутствуют, они могут образовывать «кораллиновые тротуары» («coralligenous banks»), описанные J. Peres (1967) для Западного Средиземноморья. Это пятна до нескольких метров и даже десятков метров в поперечнике, образованные известковыми багрнянками — корковыми (*Lithophyllum*, *Lithothamnion*)

Сообщества неприкреплённых водорослей

Хотя большая часть макроводорослей ведёт прикрепленный образ жизни, существует ряд форм, для которых прикрепление стало необязательным для успешного функционирования. Изначально прикрепленные водоросли, будучи оторванными штормами, могут «путешествовать», дрейфуя по океаническим течениям и преодолевая многие тысячи километров. В Белом море плавающие водоросли (главным образом бурые, из которых почти 90% — фукоиды) служат убежищем и «транспортом» для 55 таксонов литоральных беспозвоночных (19 видов моллюсков, 9 — полихет, 7 — ракообразных и др.), а общая масса плавучих скоплений оценена примерно в 22 тыс. т (Халаман, Бергер, 2006), что составляет 6–7% от общего запаса беломорских фукоидов. В водах Западной Исландии на дрейфующих «плотах» *Ascophyllum nodosum* и/или *Fucus vesiculosus* было обнаружено 38 видов гарпактицид на расстоянии от 0,2 до 14 км от берега, а один вид присутствовал даже в 117 км. Очевидно, что дрейфующие водоросли способствуют расселению этих животных (Olafsson et al., 2001).

Известны и значительные скопления оторванных и снесённых на глубину макрофитов, которые при низкой температуре могут довольно долго оставаться живыми или, в всяком случае, не разлагаться активно, и служить основой довольно богатым биоценозам. Например, в районе ББС МГУ на глубине 12–15 м уже более 30 лет наблюдают большое скопление оторванных ламинарий, населённое своеобразной фауной, частично общей с живыми зарослями, а частично — характерной именно для этого биотопа. А на глубинах 60–90 м снесённые из прибрежных зарослей талломы служат основой сообществу, которое не имеет почти ничего общего ни с населением живых зарослей, ни с мелководными скоплениями; здесь обильно представлены морские ежи, населяющие в Белом море только большие глубины из-за низкой солёности верхней сублиторали (Цетлин и др., 1997).

Однако, некоторые водоросли облигатно перешли к неприкреплённому образу жизни, став плейстофитами. Они имеют ряд общих черт. Прежде всего, они быстро теряют способность к половому и бесполому размножению и начинают активно размножаться вегетативным путём. Постепенно активное ветвление маскирует главную ось таллома. Таллом активно фрагментируется, и даже небольшая его часть способна дать начало новой особи. Попадая в районы крупных круговоротов, удерживающих их в пределах ограниченного пространства, такие водоросли активно размножаются и создают огромные скопления. Самые известные из них — Саргассово море в Атлантике и Филлофорное поле Зёрнова в северо-западной части Чёрного моря.

Саргассово море — «море без берегов» — лежит между Бермудами и Азорами и Вест-Индией (от 23 до 35° с. ш. и от 30 до 68° в. д.), занимая площадь около 4,5 млн. км² (по другим оценкам — 6, 7 и даже 8,5 млн. км²). Над глубинами от 2 до 7,1 км существует огромное скопление плавающих водорослей общей массой 12–15 млн. тонн, ограниченное антициклоническим круговоротом — кольцом течений: Гольфстрима, Канарского и Северного Экваториального. Саргассово море было открыто Христофором Колумбом в 1492 г. и получило название от португальского «Sarga» — сорт винограда: моряки так называли невиданные водоросли, несущие массу округлых желтоватых воздушных пузырей, действительно напоминающих виноградины.

Саргассово море отличает исключительная прозрачность воды (до 62 м) и её ярко-голубой цвет, более интенсивный, чем в других районах океана. Это объясняется практически полным отсутствием фитопланктона, так как необходимые для его развития биогенные элементы поглощают саргассы. Наблюдающиеся иногда вспышки численности диатомового фитопланктона связаны, скорее всего, не с местной флорой, а с заносом бореальных видов течениями (Riley, 1957).

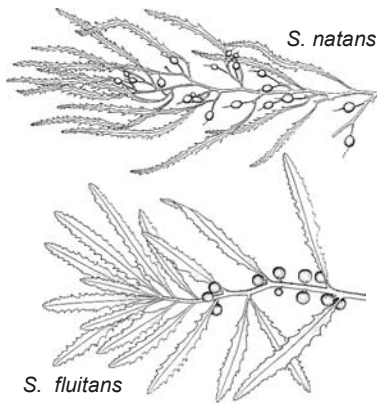


Рис. 3.38. Саргассы (*Sargassum*) Саргассова моря. По Taylor (1960).

Следует отметить, что далеко не вся поверхность Саргассова моря покрыта плавающими водорослями. Обычно они образуют округлые или вытянутые скопления, форма и длина которых зависят, прежде всего, от направления и силы ветра. Отдельные талломы в этих скоплениях периодически «ныряют»: довольно быстро погружаются на глубину 0,5–1 м, а через несколько минут опять поднимаются на поверхность (Н.П. Лучина, личн. сообщ.). Смысл и механизм такого явления не исследованы.

Плотность пелагической популяции саргассов колеблется от 300 до 20200 экз./км², составляя в среднем около 5200 экз./км², а биомасса — от 6,5 кг/км² до 4000–5000 кг/км². Неравномерность распределения массы саргассов связана, прежде всего,

с Гольфстримом: в самом течении плавающие водоросли практически отсутствуют, поскольку их или выносит в другие районы океана, или отжимает к периферии течения. «Не будь Гольфстрима, распределение саргассовых водорослей ... было бы, вероятно, почти равномерным» (Лучина, 1986: 10).

Длинные (до 50–100 см) спутанные талломы саргассов служат убежищем для «саргассовой фауны» — рыб и беспозвоночных (около 100 видов), среди которых есть и эндемики, например, голожаберный моллюск *Scyloa pelagica* (www.saeslugforum.net). Представители «саргассовой фауны» имеют жёлто-бурую покровительственную окраску, а у рыб (саргассовый клоун, морские коньки) образуются выросты, имитирующие «листья» водорослей.

Флора саргассов в Саргассовом море бедна: более 90% массы приходится всего на два вида-доминанта — *Sargassum fluitans* и *S. natans* (рис. 3.38). В регионе встречаются ещё до 9 видов саргассов, но все они — принесённые течениями обрывки обычных прибрежных растений (Лучина, 1986). Собственно пелагические виды нигде не встречаются прикрепленными. Считают, что переход в неприкрепленное состояние привёл к образованию самостоятельных видов (Голлербах, 1977; Littler et al., 1989). Два кодоминанта в разных частях моря также распределены неравномерно: на юге доминирует *S. natans* (в соотношении по численности 31:1), а на севере — *S. fluitans* (32:1) (Лучина, 1986).

Показано, что талломы этих двух видов — особенно их молодые, активно растущие части — обладают выраженной антибиотической активностью, что препятствует их обрастанию. На старых частях талломов наблюдается сукцессия перифитона, которую начинают бактерии, продолжают цианобактерии (*Lyngbya*, *Calothrix*, *Spirulina* и др.) и диатомеи (*Mastogloia*, *Cyclotella*), затем таллом заселяют гидроиды и мшанки, а потом — и эпифитные макроводоросли (*Acrochaetium*, *Ceramium*). Чем ближе таллом находится к центру круговорота в Саргассовом море, тем выше его антибиотическая активность, тем меньше на нём бактерий (до четырёх порядков по сравнению с периферией моря) и прочих обрастателей (Conover, Sieburth, 1964). Эпифитные цианобактерии (*Dichothrix fucicola*) фиксируют атмосферный азот, что очень важно для поддержания сообщества пелагических саргассов в олиготрофном Саргассовом море (Carpenter, 1972).

Саргассы *S. fluitans* и *S. natans* были обнаружены на дне на глубинах 2400–5042 м в районе Бермудских о-вов, причём остатки их листовых пластин содержались в пищеварительной системе глубоководных офиур. «Утонувшие» саргассы на разных стадиях разложения талломов оказались на 33 снимках из 150, сделанных глубоководной камерой в за-

падной части Саргассова моря. На фотографиях отчётливо видно, что осадок вокруг саргассов «истоптан» глубоководными животными, что свидетельствует о повышенном интересе донного населения к источнику органики. Таким образом, образовавшаяся на поверхности океана первичная продукция поступает на дно, вплоть до абиссали, где, видимо, играет немалую роль в трофических сетях (Schoener, Rowe, 1970). В большей степени подвержен «утоплению» *S. natans*, имеющий воздушные пузыри на тонких, легко отрывающихся черенках. Оторванные пузыри часто образуют самостоятельные дрейфующие полосы. Лишённый их саргасс теряет плавучесть и опускается на дно (Лучина, 1986).

К сожалению, человек влияет даже на такие уникальные экосистемы и не лучшим образом. В Саргассовом море обнаружено огромное количество пластмассового мусора в виде частиц 0,25–0,5 см в диаметре (до 3500 частиц/км²). Часть из них заселена диатомеями и гидроидами. Пластмасса содержит полихлорбифенилы (ПХБ), которые обнаружены и в обрастателях, и в самих саргассах. Интересно, что обрастание пластмассовых частиц и мазутных комков, также обильно представленных в Саргассовом море, резко различается: на комках обитают морские уточки (*Lepas*) и изоподы (*Idotea*), но не встречаются гидроиды и диатомеи (Carpenter, Smith, 1972).

Другое гигантское скопление неприкреплённых водорослей находится — вернее, находилось — в Чёрном море. В 1908 г. во время экспедиции на пароходе «Федя», которую возглавлял академик С.А. Зёрнов, на широком северо-западном шельфе было обнаружено скопление неприкреплённых багрянок, занимавшее глубины от 18 до 55 м. Абсолютным доминантом среди них была *Phyllophora crispa* (= *Ph. nervosa*), поэтому С.А. Зёрнов назвал это скопление Филлофоровым морем — по аналогии с Саргассовым. Но впоследствии оно было названо Филлофорным полем Зёрнова, и это название утвердилось в литературе (Морозова-Водяницкая, 1948; Калугина-Гутник, 1975).

Площадь поля была 11 тыс. км², а запас филлофоры изначально составлял около 11 млн. т. Сравним: площадь Саргассова моря больше на 3 порядка, а запас водорослевой массы почти не различается. Если учесть тот факт, что филлофора является ценнейшим сырьём для получения гелеобразователей, то легко себе представить, какой уникальный природный объект ещё на памяти нынешнего поколения существовал у советских берегов.

Принципиальное отличие этих двух гигантских скоплений макрофитов в том, что саргассы плавают на поверхности, а филлофора образует пласты переплетённых талломов, лежащие на дне. Такой способ существования называют бентоплейстонным, а жизненную форму таких водорослей — бентоплейстофитной. Толщина данных пластов, расположенных рядами (валами), достигала нескольких десятков сантиметров. Основная масса филлофоры (около 50%) была сосредоточена в «жёлобе сноса» площадью всего 85 км² на северо-востоке Поля; здесь биомасса достигала 34 кг/м². Остальная часть Поля, «питающая провинция», характеризовалась биомассами до 1 кг/м² (Вольская, Каминер, 1985). Генетические исследования показали, что неприкреплённая (пластообразующая) филлофора представляет собой экаду обычной прикреплённой (скальной) филлофоры, произрастающей на твёрдых грунтах вдоль всего побережья бассейна на глубинах от 0,5 до 30–40 м (Сивцов, 1970).

С.А. Зёрнов (1909) описал необычную фауну Поля: среди более чем 100 видов беспозвоночных и около 40 видов рыб многие имели маскирующую «филлофоровую» окраску — от розовой до бордовой. Среди «филлофоровой фауны» были губки, амфиподы, креветки, крабы, и даже бычки и морские собачки. Отметим полную аналогию с «саргассовой фауной». В течение дня Поле выделяло в воду около 6 млн. м³ кислорода, что способствовало процветанию животных (Зайцев, 2006).

Начиная с 1930-х гг., Филлофорное поле активно эксплуатировали: вплоть до начала 1990-х гг. ежегодно добывали по 15–20 тыс. т сырья для производства йода, желирую-

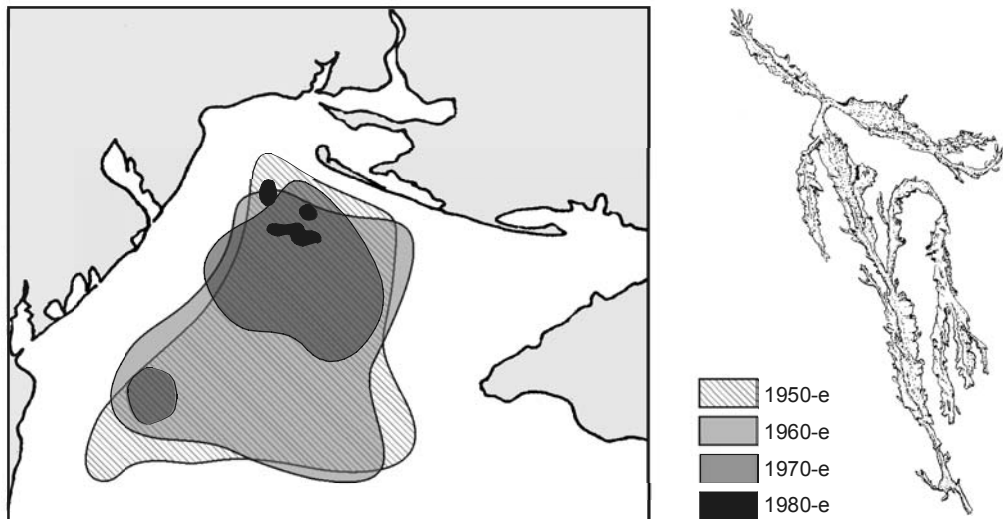


Рис. 3.39. Изменение площади филлофорного поля Зёрнова (по Зайцеву (2006) и общий вид основного пластообразующего макрофита — *Phyllophora crispa* (= *Ph. nervosa*) (ориг. рис. П.В. Рыбникова).

щих веществ (агароид и филлофоран, «родственники» агар-агара). Делалось это варварски: драгами, которые нарушают весь растительный покров, взмучивают осадки, переворачивают пласты. Уже такого было достаточно, чтобы Поле серьёзно пострадало. Но добавился и ещё целый комплекс губительных факторов. После Второй Мировой войны в восстанавливающейся Европе началось бурное развитие сельского хозяйства — «зелёная революция» — с использованием большого количества минеральных удобрений. И со стоком рек, прежде всего Дуная, в Черное море стало поступать много биогенов. Море начало «цвести»: вспышки численности фитопланктона привели к понижению прозрачности воды (в 2–3 раза по сравнению с 1950-ми гг.), и филлофоре на больших глубинах уже не хватало света для фотосинтеза. К тому же, усиление седиментации вызвало заиливание пласта, что ещё больше усугубило ситуацию. В 1960-е гг. были отмечены первые признаки отмирания пласта, а далее процесс пошёл по нарастающей. В 1964 г. запас филлофоры оценивали в 4,1 млн. т; к 1980-м гг. площадь Поля сократилась более чем втрое — до 3 тыс. км², а запас составил 1,7 млн. т, а ещё через 10 лет — до 500 км², а запас упал, по разным данным, до 100–300 тыс. т. В 2000 г. на Поле осталось всего лишь 6 тыс. т филлофоры (Калугина-Гутник, 1975; Мильчакова, 2001; Зайцев, 2006) (рис. 3.39).

Существует ли надежда на восстановление Поля, если условия в Чёрном море изменятся к лучшему? Для ответа на данный вопрос надо прежде всего понять, каким образом Поле сформировалось и сколько времени это могло потребовать. Дискуссия по вышеприведенной проблеме шла в течение XX в. Все исследователи соглашались в одном: пластообразующая форма происходит от скальной, и начало Полю положили массы снесённых сюда оторванных талломов. Морфо-физиологические различия между формами очень велики, поэтому считалось, что для трансформации одной формы в другую должно было потребоваться очень длительное время — «иначе эти различия не успели бы сформироваться» (Щапова, 1954: 31). Основным предметом спора был приоритет факторов, которые сыграли главную роль в формировании Поля. Одни исследователи считали главным фактором гидродинамику, систему течений, которые постоянно доставляли и удерживали на месте оторванные талломы филлофоры; другие — особые свойства самой филлофоры, сумевшей в неблагоприятных условиях низкой освещённости сформировать

мощную популяцию из растительного материала, когда-то давно случайно попавшего в данное место.

Как оказалось, правы были и те и другие (как обычно и происходит в спорах между профессионалами). Экспериментально было показано, что трансформация скальной филлофоры после отделения её от субстрата совсем не требует длительного времени: талломы начали самопроизвольно фрагментироваться, плотно переплелись друг с другом за счёт бурно отрастающих веточек и образовали «микропласт» всего за несколько месяцев (8–9) пребывания в аквариуме (Лучина и др., 1993). Это как раз то время, которое требуется для того, чтобы таллом, оторванный от подводных скал Крыма, смог «добраться» до района Поля. Трансформация происходит «по пути», чему способствует и травмирование таллома, влекомого придонным течением: известно, что умеренные травмы вызывают активный рост багрянок, что даже используют в марикультуре.

Само Поле удерживала в определённых границах система квазистационарных (т. е. существующих не постоянно, но возникающих периодически) антициклонических круговоротов. Если бы их не образовывалось, то масса филлофоры при её продуктивности (ежегодная продукция оценивалась как 30% от биомассы) должна была бы заполнить весь шельф, удваиваясь каждые три года. Поскольку такого не наблюдалось, то, значит, должен был существовать механизм элиминации этой массы. И действительно: в период отсутствия круговоротов направленные от берега течения выносили часть фитомассы за границу шельфа на большие глубины. Возникающий круговорот опять концентрировал её в пределах Поля.

Таким образом, именно сочетание гидродинамического фактора (система течений и круговоротов) с необычайно высокой способностью сциафильной филлофоры к формообразованию и привело к возникновению Филлофорного поля (Максимова, Кучерук, 1993). Конечно, надеяться на то, что ситуация в Чёрном море существенно исправится, особенно не приходится. Однако наличие малых полей (в Каркинитском и Тендровском заливах), а также экспериментально доказанная высокая скорость морфо-экологической трансформации филлофоры оставляет шанс на то, что пластообразующая форма всё-таки не исчезнет бесследно.

Донные скопления багрянок имеются и в других морях: в Балтийском (*Furcellaria fastigiata*), в Каспийском (эндем *Laurencia caspica*), в Белом (*Ahnfeltia plicata*), в Японском (*Ahnfeltia tobuchiensis*) и др. Практически все эти виды — промысловые агарофиты, т. е. содержат сульфатированные галактаны, мощные природные гелеобразователи, не имеющие аналогов в природе и не поддающиеся химическому синтезу. К сожалению, поля анфельдии и в Белом море, и на Дальнем Востоке, как и Филлофорное поле Зёрнова, стремительно деградируют из-за перелова и антропогенного загрязнения.

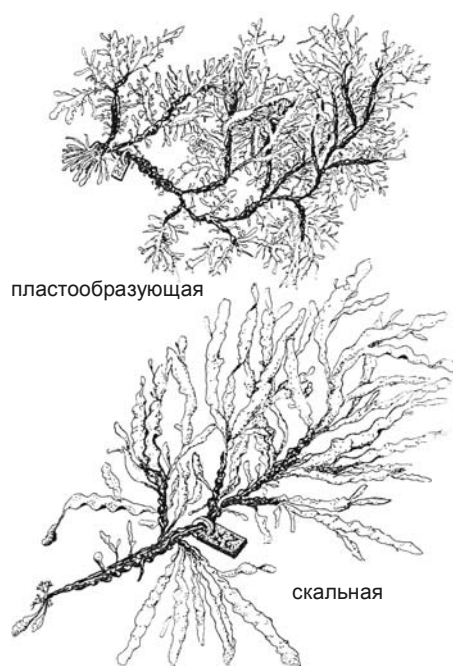


Рис. 3.40. Талломы пластообразующей и скальной *Phyllophora* после нескольких месяцев пребывания в одинаковых условиях (ориг. рис. П.В. Рыбникова)

Значительные скопления образуют зелёные нитчатые водоросли, например, *Cladophora* spp. в эвтрофированном Анапском заливе (Черное море). На площади 15 км² здесь ежегодно образуется до 7500 т нитчаток, лежащих на дне (Vershinin, Kamnev, 2001). Штормы выбрасывают их на берег, где они образуют дурно пахнущие валы. Прибрежная вода насыщена взвесью измельчённых талломов — живых и гниющих. Всё это существенно снижает качество отдыха на курорте. Таков один из впечатляющих примеров развития г-стратегов в условиях антропогенного загрязнения. Гидродинамика и в этом случае играет важную, если не определяющую роль: над Анапским мелководьем существует квазистационарный антициклонический круговорот, который, во-первых, препятствует выносу бытовых стоков в открытое море, а во-вторых, концентрирует неприкрепленную кладофору в Прианапской акватории. Даже на расстоянии 5 км от Анапы, в районе банки Марии Магдалины, вода насыщена обрывками нитчаток.

Итак, из рассмотренных примеров следует, что скопления плейстофитов образуются там, где существуют подходящие гидродинамические условия. При этом скопления образуют только те виды, которые способны сохранять жизнеспособность при отделении от субстрата, модифицируясь в плейстонные или бентоплейстонные экады.

Нельзя не упомянуть и ещё одну группу облигатно неприкрепленных макроводорослей — фукоидов солёных маршей и эстуариев, свободно лежащих на дне (бентоплейстофиты) или частично погруженных в субстрат (ризофиты). Они относятся ко многим родам (*Fucus*, *Ascophyllum*, *Pelvetia*, *Cystoseira*, *Hormosira*) и широко распространены в Мировом океане: по всей Европе от Новой Земли до Испании, на Атлантическом побережье США, в Австралии и Новой Зеландии. У них отсутствуют органы прикрепления и воздушные пузыри, а вегетативное размножение преобладает над половым (или является единственным способом размножения). Самая известная из таких форм — *Ascophyllum nodosum* ecad *scorpioides*, обильно представленная в северных морях, в том числе и в Белом море. Её образование из оторванных штормами талломов обычного скального аскофиллума через ряд промежуточных форм с остаточными уродливыми рецептакулами подробно прослежено и показано, что встречаемость экады резко возрастает после сезона штормов (Chock, Mathieson, 1976; Mathieson et al., 1982).

Многие из неприкрепленных фукоидов — это карлики-ризофиты, образующие плотные дерновины в нижнем ярусе литоральных цветковых растений — галофитов. Их изучение продолжается уже два столетия, и до сих пор — несмотря на привлечение современных генетических методов — не затухает дискуссия по поводу их происхождения и таксономической самостоятельности. Как и в случае с филлофорой, очевидно, что они происходят от «нормальных» прикрепленных форм, но одни авторы считают сформировавшиеся отличия достаточными для выделения отдельных видов, а другие, ссылаясь на высокую внутривидовую генетическую вариабельность фукоидов, определяют неприкрепленные формы как экады (Максимова, 2007; Максимова, Мюге, 2007).

Экологическая роль их весьма значительна: они часто занимают доминирующее положение среди маршевой растительности, а их продукция достигает 300 г С/м² в год. Карликовый *Fucus vesiculosus* ecad *muscooides* (= *Fucus cottonii*) — один из пионеров заселения солёных маршей, наличие его способствует более интенсивному укоренению и росту высшей водной растительности, в первую очередь солероса *Salicornia europaea*. Фукоиды укрепляют субстрат за счёт своих клейких полисахаридных экзометаболитов, а также создают эффект мульчирования, предохраняя галофиты от высыхания и перегрева (Baker, Bohling, 1916; Davy et al., 2000). В Канаде и США сосуществование маршевых фукоидов с галофитом *Spartina alterniflora* считают почти облигатным: покров спартины препятствует губительному иссушению обитающих в нижнем ярусе водорослей, фотоингибированию фотосинтеза, защищает их от штормового воздействия, а те, в свою очередь, перегни-

вая, служат для спартины источником питательных веществ (Chapman, Chapman, 1999; Gerard, 1999).

Совсем недавно в Белом море была обнаружена совершенно необычная бентоплейстонная форма *Fucus vesiculosus*, обитающая в зарослях *Zostera marina* на песчаном и илисто-песчаном дне. Тонкие, обильно ветвящиеся талломы лишены подошв и пузырей, но изредка несут овальные рецептакулы с нормально развитыми гаметангиями. Их закрепление на дне обеспечивают, с одной стороны, корни zostеры, с которыми они тесно переплетаются, а с другой стороны — мидии и нитчатки (*Cladophora* spp.). «Заякоренные», т. е. вторично прикрепленные талломы вновь обретают способность к образованию органов размножения (Максимова, Мюге, 2007). Есть сведения о том, что даже саргассы Саргассова моря, случайно закрепляясь на каком-нибудь крупном плавающем предмете (например, бревне), который они «воспринимают» как твердый субстрат, также начинают продуцировать рецептакулы (Н.П. Лучина, личн. сообщ.). Данные примеры свидетельствуют о том, что неприкрепленные водоросли являются, скорее всего, именно экадами «нормальных» видов, а не самостоятельными видами.

О неприкрепленных родолитах рассказано выше.

Фитофаги

Один из основных факторов, регулирующих обилие и продуктивность макрофитобентоса — активность животных-фитофагов. Наибольшую роль играют правильные морские ежи (*Strongylocentrotus* spp., *Tetrapygus niger* и др.), а также некоторые моллюски (все виды *Strombus*, *Littorina* spp., *Collisella* spp., *Siphonaria lessoni*, *Fisurella picta*, *Chiton granosus* и др.) и ракообразные (*Idotea* spp., гаммариды), крабы (Graspidae, Xanthidae и Majidae), некоторые лангусты, раки-отшельники. Фитофаги есть и среди рыб, например, желтохвостая рыба-хирург *Prionurus punctatus*, рыбы-попугаи *Scarus* spp., а также *Eupomacentrus* spp. и *Kyphosus* spp. (Montgomery et al., 1980). Водорослями питаются галапагосские игуаны (*Amblyrhynchus cristatus*). В умеренных широтах zostерой питаются гуси (Anseridae) и утки (Anatidae). Исключительно макрофитами питаются сирены — тропические атлантические *Trichechus* spp. и индо-пацифические дюгоны *Dugong dugong*. Они служили пищей истребленному человеком морским коровам *Hydrodamalis gigas*.

Классический пример взаимодействия макроводорослей, фитофагов и хищников — сложная система отношений между *Macrocystis pyrifera*, морскими ежами рода *Strongylocentrotus* и каланами (*Enhydra lutris*) в Северной Пацифике (от Калифорнии до залива Аляска). Морские ежи — излюбленная пища каланов, очень эффективно контролирующая их численность. В результате уничтожения человеком почти всей северотихоокеанской популяции каланов пресс хищников был снят, и ежи размножились в невиданных до толе количествах. За короткое время они полностью уничтожили все доступные им заросли макроцистиса, после чего произошла их массовая гибель от голода и эпизоотии, начавшейся из-за скученности. Заросли макроцистиса начали постепенно восстанавливаться. Одновременно были приняты жёсткие природоохранные меры в отношении каланов. Их популяции частично восстановились, и система пришла в относительное равновесие. Каланов в сообществе макроцистиса считали ключевым видом (Estes, Palmisano, 1974; Duggins, 1980).

Однако, дальнейшие исследования (Cowen et al., 1982) показали, что всё не так просто. У побережья Калифорнии исключительно сильные зимние штормы (волны достигали высоты 8 м) в конце 1970-х гг. практически полностью уничтожили заросли макроцистиса, а морских ежей «загнали» в защищённые места. Серия натуральных экспериментов с контролем численности морских ежей на опытных площадках показала, что, хотя их роль в регуляции структуры донных фитоценозов высока, абиотические факторы могут иметь

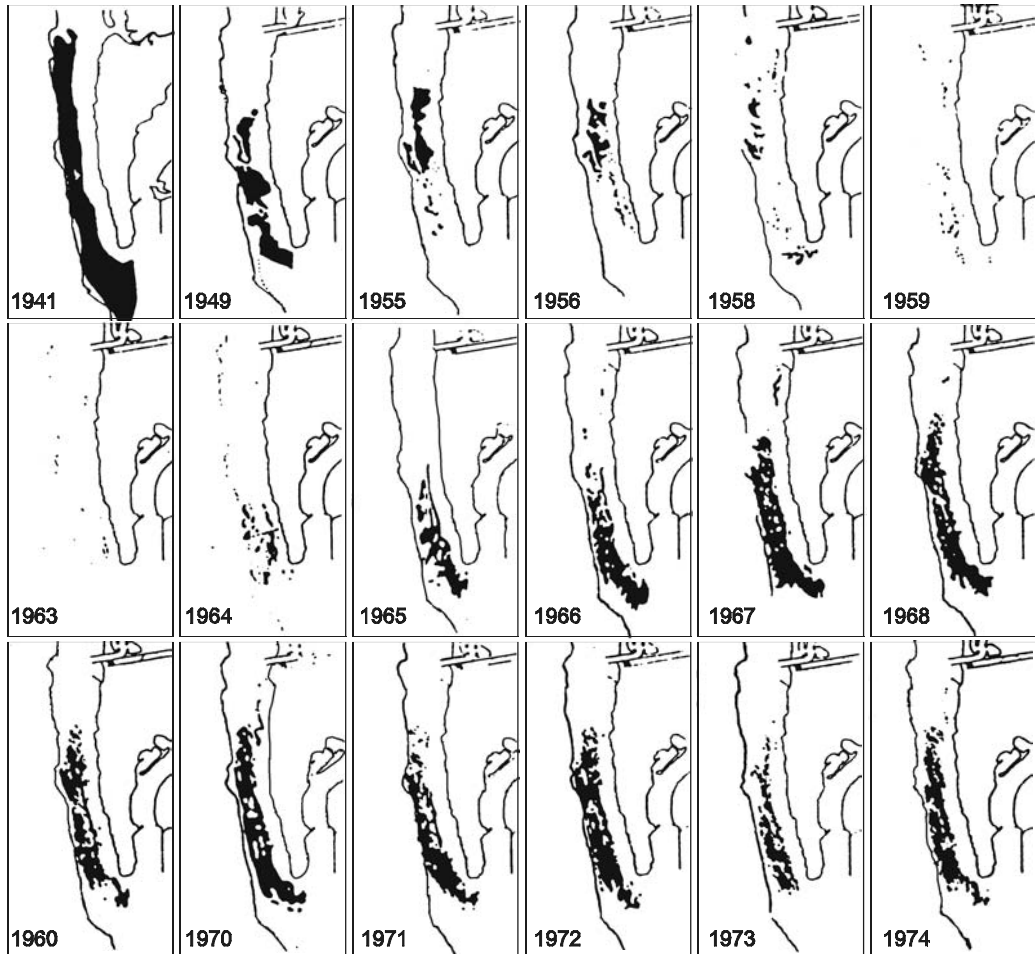


Рис. 3.41. Динамика келпов *Macrocystis pyrifera* у Point Loma, Калифорния.

Деятельность по восстановлению келпа (прямой контроль над численностью морских ежей) началась на юге в 1963 г. По North (1987).

гораздо большее значение, особенно в годы экстремальных погодных явлений. Авторы считают, что динамическая схема «водоросли – ежи – каланы» справедлива лишь для отдельных участков побережья, и экстраполировать её на всю Северную Пацифику нет оснований.

Приведённый пример демонстрирует, как трудно бывает определить и вычлнить действующие факторы при натурных исследованиях. В 1960–70-х гг. вдоль побережья Новой Шотландии (Канада) морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis* так размножились, что истребление ими зарослей бурых ламинариевых водорослей (келпа) приобрело катастрофический характер. Причины столь массового развития ежей были не ясны до тех пор, пока в лабораторных экспериментах не было показано, что пелагические личинки ежей лучше всего развиваются и активнее питаются при температуре воды около 9°C, чем при 3 и 6°C. Анализ многолетних (1955–1985) данных по температуре поверхностных вод региона показал, что единственное за все 30 лет отклонение от средних значений в сторону существенного повышения произошло в 1960 г. По-видимому, из-за этого началось необычайно массовое пополнение канадских популяций молодью ежей, прошедшей совер-

шенно незаметно для человека, а через несколько лет выросшие ежи уже не позволили себя не заметить (Hart, Scheibling, 1988).

Массированное воздействие фитофагов на макрофитобентос может сказываться на протяжении долгого времени после его окончания. В Новой Шотландии (Канада) в 1965–66 гг. было детально изучено вертикальное распределение 39 видов донной растительности от литорали до нижней границы фитали, проходившей на глубине 40 м. В 1976–79 гг. нашествие морских ежей превратило фиталь в пустыню («ежовую пустошь»), и численность ежей стала падать, а в 1980–81 гг. эпизоотия пресекла их деятельность окончательно. Восстановление келпа началось уже в 1982 г., а в 1984 г. было проведено повторное альгологическое исследование района. Подводные заросли восстановились на мелководье, но в нижней фитали кардинально изменился видовой состав сообщества. Полностью исчезла ассоциация сциафильных багрянок *Phyllophora truncata* + *Polysiphonia arctica*, сменившись ассоциацией красных нитчаток, которые в 1960-е гг. хотя и встречались, но не доминировали. Та же картина наблюдалась и в нижнем ярусе в средней фитали: если в 1960-е гг. под пологом келпа (*Agarum cribrosum*) доминировала крупная разветвлённая красная водоросль *Odonthalia dentata*, то в 1984 г. она вообще не была обнаружена, а её место заняли мелкие нитчатые багрянки *Antithamnionella floccosa* и *Scagelia corallina*, типичные виды-оппортунисты. Заметим, что в 1984 г. не было найдено ни одного живого морского ежа (Novaczek, McLachlan, 1986).

В прибрежных водах Вьетнама в последние годы происходит стремительная деградация коралловых рифов. Это связывают с двумя антропогенными факторами: (1) эвтрофикацией за счёт бытовых стоков и (2) выловом коралловых рыбок для продажи аквариумистам — одним из основных источников дохода населения прибрежных районов. Эвтрофикация вызывает бурный рост нитчатых и одноклеточных водорослей в перифитоне кораллов. Рыбы-фитофаги эффективно уничтожали эту растительность, но падение их численности привело к тому, что водоросли стали чисто механически закрывать отверстия в теле кораллов, через которые полипы осуществляют обмен со средой (дыхание, питание, выделение). Колонии кораллов гибнут, а на них, как на мёртвом субстрате, развиваются мощные заросли макрофитов (Д.А. Астахов, личн. сообщ.).

На рифах Калифорнийского залива желтохвостая рыба-хирург избирательно питается мелкими нитчатыми водорослями с нежным талломом (*Ceramium*, *Polysiphonia*, *Gracilaria*), исключая из рациона грубые бурые водоросли (*Sargassum*, *Padina*, *Dictyota*). Казалось бы, высокая пищевая активность рыб должна уничтожить нитчатки, а бурые водоросли, избавившись от топического конкурента, начнут процветать. Однако на тех рифах, где рыб было много, биомасса не только нитчаток, но и крупных бурых водорослей была очень низкой. Это объясняется тем, что рыбы, активно поедая нитчатки, вместе с ними захватывали и проростки крупных водорослей, нарушая процессы естественного восстановления зарослей. А там, где рыб было мало, не только крупные формы развивались нормально, но и нитчатки достигали необыкновенно крупных размеров, особенно вблизи кустов бурых водорослей. При этом рыбы продолжали поедать только мелкие нитчатки, явно принимая их большие кусты за несъедобные макрофиты. В результате на расположенных рядом рифах сформировались совершенно разные фитоценозы, хотя и сходные по флоре, но принципиально различающиеся по структуре доминирования. Таким образом, интенсивная деятельность рыб-фитофагов парадоксально трансформирует донное сообщество водорослей в сторону преобладания своего пищевого объекта — мелких высокопродуктивных форм, подавляя при этом развитие крупных, медленно растущих макрофитов, не входящих в рацион фитофагов (Montgomery et al., 1980).

В тех местообитаниях, где хищник не уничтожает популяцию фитофагов (как это делает калан с морскими ежами), а сосуществует с ними в динамическом равновесии, дея-

тельность фитофагов приводит к мозаичности растительного покрова. На юго-восточном побережье Аляски единственный хищник, заметно регулирующий численность морских ежей (три вида *Strongylocentrotus*) — морская звезда *Pycnopodia helianthoides*. Натурные эксперименты показали, что внесение даже одной звезды в большое скопление ежей вызывает их быстрое рассредоточение: ежи стараются как можно скорее убежать от хищника (Duggins, 1981). Автор называет эту ситуацию «игрой в кошки-мышки». Растительность в месте исследования представлена мозаично расположенными пятнами корковых красных водорослей — там, где «поработали» морские ежи (примерно 64% площади дна); пятнами однолетних ламинариевых (*Nereocystis*, *Alaria*, *Costaria* — около 30% площади дна), а также немногочисленными пятнами многолетней *Laminaria groenlandica*. Рацион ежей состоит, в основном, из проростков однолетников и ламинарии. Схема развития событий примерно следующая: морские ежи концентрируются в месте массового произрастания молоди однолетников, выедавая их практически полностью и оставляя лишь несъедобные корковые водоросли. Привлечённые скоплением своих жертв, в данное место приползают морские звёзды, и ежи поспешно покидают территорию, в том числе и прилежащие «неосвоенные» участки, где проростки сохраняются. Так водоросли получают возможность восстановления на опустошённом участке и полноценного роста на соседних. Быстро растущие однолетники достигают таких размеров, что перестают представлять интерес для ежей. Молодь *Laminaria* выживает среди выросших однолетников, достигает «несъедобного» размера, а после их отмирания становится доминантом. Поскольку хищник и жертва находятся в динамическом равновесии, растительная сукцессия, в которой ламинариевые пятна являются климаксовой стадией, идёт постоянно, что и обеспечивает мозаичность распределения бентосной растительности.

Характер индуцированной фитофагами мозаики зависит от сезона, во время которого происходит опустошение участка дна. В прибрежных водах юга Чили основными фитофагами являются брюхоногие моллюски *Collisella* spp. и *Siphonaria lessoni*. Растительность мозаична и представлена главным образом багрянкой *Iridaea boryana*, корковыми водорослями, а также зелёной *Ulva rigida* и красной *Porphyra columbina*. Элементом мозаики являются также участки субстрата, занятые поселениями усоногих раков (два вида *Chthamalus* и *Balanus flosculus*). Моллюски питаются главным образом иридеей, и повреждённые ими талломы легко отрывают зимние шторма, освобождая место для топических конкурентов — улывы и порфиры, а также эфемероидных нитчатых водорослей. Здоровые талломы иридеи легко переживают штормовой сезон, и в её зарослях (проективное покрытие более 80%) на границе литорали и сублиторали успешно выживают и развиваются другие водоросли, в том числе проростки *Macrocystis*. Вне зарослей *Iridaea* эти водоросли гибнут от избыточной инсоляции. Распространение зарослей иридеи влглубь в отсутствие фитофагов лимитирует только свет.

Повышенная концентрация фитофагов — в результате эксперимента или после массового выплода — приводит к опустошению участков дна, на котором начинают доминировать усоногие раки и корковые водоросли. В зависимости от того, в какое время года — весной или осенью — участок дна освобождался от растительности (фитофагами или механически), дальнейшая сукцессия шла разными путями. Весной начиналась быстрая колонизация свободного субстрата эфемероидными макроводорослями, затем (через 9–10 мес.) появлялись поселения усоногих (занимая до 50% площади), после чего развивалась *Iridaea*, в течение полугода полностью возвращая себе положение абсолютного доминанта, и через 17 месяцев экспериментальный участок уже не отличается от окружающих.

Если же субстрат освобождался осенью, то его практически полностью занимали усоногие, а из водорослей развивались только корковые багрянки. Такое положение сохранялось в течение двух лет наблюдений (Jara, Moreno, 1984).

Снятие пресса фитофагов в натуральных экспериментах меняет вертикальную зональность макрофитобентоса. Периодическое (раз в 15 дней) полное удаление моллюсков-грейзеров с вертикальной скальной стенки привело к увеличению в глубину зоны произрастания доминанта *Iridaea boryana* с вытеснением обычной растительности (*Ulva*, кораллиновые багрянки); увеличению продолжительности вегетации эфемероида *Porphyra columbina* на два месяца; к появлению новой зоны, сформированной *Gymnogongrus furellatus*, не наблюдавшейся на контрольной стенке. Таким образом, низкая численность фитофагов приводит к снижению видового разнообразия сообщества из-за несдерживаемого развития вида-доминанта (в данном случае, иридеи), а их высокая численность вызывает тот же эффект из-за выедания (Moreno, Jaramillo, 1983).

Воздействие фитофагов зависит и от стадии жизненного цикла водоросли. Более того, существует мнение, что смена генераций у ряда гетероморфных видов возникла как приспособление к сезонным изменениям активности фитофагов (Lubchenko, Cubit, 1980). У побережий США обитает ряд гетероморфных макрофитов: зелёные *Ulothrix* и *Urospora*; бурые *Petalonia* и *Scytosiphon*, красные *Bangia* и *Porphyra*. Стадия вертикально растущего таллома (в виде пластин, трубочек или нитей) вегетирует зимой, а корковая или сверлящая стадия — летом или круглогодично. Фитофаги (моллюски *Littorina littorea* и *Collisella digitalis*) питаются только вертикальными талломами: плотно прижатые к субстрату или даже погружённые в него корки, к тому же выделяющие отпугивающие вещества (танины), их не привлекают. При этом повышенная пищевая активность фитофагов наблюдается летом, зимой она снижена. Такое совпадение явно неслучайно: если убрать пресс фитофагов, то вертикальные талломы выживают и в летнее время, несмотря на неблагоприятные для них высокие температуры и сильную инсоляцию. Зимой при незначительной активности моллюсков вертикальная стадия обеспечивает ряд важных популяционных свойств: быстрый рост, накопление биомассы и достижение репродуктивной зрелости. Следовательно, в тех районах, где наблюдается сезонное изменение пищевой активности фитофагов, водоросли с гетероморфной сменой генераций получают явное преимущество перед изоморфными видами. Сам механизм «переключения» с одной стадии на другую может регулироваться физическими факторами (температура, инсоляция, фотопериод, волновая активность), с изменениями которых связаны и сезонные колебания активности фитофагов.

Макрофиты выработали различные защитные механизмы от фитофагов. Виды-оппортунисты (г-стратеги) избегают полного уничтожения или за счёт короткого жизненного цикла («избегание во времени»), или за счёт пятнистого пространственного распространения («избегание в пространстве»). К-стратеги защищаются жёсткостью талломов и методами «химзащиты». Кроме того, значительная часть (42%) съдаемых фитофагами макрофитов оказалась способной противостоять перевариванию: из фекальных пеллет морского ежа *Tetrapygus niger* были выделены культуры съеденных водорослей. При этом соотношение массы г- и К-стратегов в пищеварительном тракте фитофагов было 63 и 37, а в выделенных культурах — 85,6 и 15,4%, соответственно. Фитофаги различаются по переваривающей способности, так: *Enteromorpha compressa* и *Ulva rigida* дают жизнеспособные культуры из пеллет *Siphonaria lessoni* и *Fissurella crassa*, но *Collisella zebrina* и *Littorina peruviana* переваривают эти водоросли без остатка. *Porphyra columbina* противостоит перевариванию только *S. lessoni*, но в кишечниках других моллюсков она гибнет. У более сложно организованных водорослей выживают, в основном, тетраспоры (багрянка *Gelidium linguulatum*) или кусочки базального диска (*Iridaea laminarioides*). Однако вегетативные частички таких растений, хотя и развиваются в культуре, но не продуцируют органы прикрепления. Следовательно, в природе они обречены на гибель. Таким образом, фитофаги могут разносить пропагулы (споры, зооспоры, зиготы, кусочки меристемы) своих пище-

вых объектов, способствуя их расселению, причём прежде всего это касается высокопродуктивных видов-оппортунистов, составляющих основу рациона (Santelices et al., 1983; Santelices, Ugarte, 1987).

В сбалансированных экосистемах фитофаги потребляют не более 10% продукции водорослей (Mann, 1973), определяют сукцессионную смену растительности и даже способствуют расселению своих пищевых объектов, поддерживая при этом высокое видовое разнообразие донных фитоценозов.

Следует также помнить, что в исходные сообщества умеренной Пацифики и Атлантики ещё совсем недавно входили морские коровы, пасшиеся на ламинариевых, как дюгоны ныне пасутся на лугах морских трав в тропиках. Судя по популяции морских коров на Комадорских островах в момент их обнаружения, плотность животных была весьма велика. Рост численности морских ежей кроме каланов сдерживают и другие питающиеся ежами хищники: крупные десятиногие ракообразные, гастроподы, морские звёзды и рыбы. Эти виды (за исключением морских звёзд), как и каланы, являются объектом промысла, т. е. их численность снижена по сравнению с естественным уровнем. Поэтому сбалансированность современных сообществ макрофитов, вероятно, существенно ниже их естественного состояния.

Макрофиты — вредные вселенцы

Огромную роль в расселении гидробионтов играет судоходство, а также рыболовство и экспорт морской продукции. Планктонные организмы, личинки донных животных и пропагулы водорослей распространяются с балластными водами судов. Так, в балластных водах судов, приходящих из Японии в США, обнаружено 367 видов планктонных организмов, включая медуз, а также вполне жизнеспособные крабы и моллюски (Carlton, Geller, 1993). В порту Одессы устойчиво обитает более 120 видов фитопланктона, нехарактерного для остальной акватории Черного моря. Масса видов «путешествует» в обрастании днищ, в виде обрывков талломов, запутавшихся в сетях и траловых мешках. Есть примеры освоения новых местообитаний вселенцами, невольно импортированными с маточным материалом для марикультуры устриц. Наконец, свою роль сыграли и аквариумисты — любители экзотических видов.

Наиболее известный пример получил даже специальное название: «лесепсовская миграция», по имени инженера Фердинанда Мари де Лесепса, построившего Суэцкий канал между Средиземным и Красным морями (открыт в 1869 г.). По каналу около 500 индоокеанских видов (рыбы, моллюски, ракообразные, иглокожие, планктонные организмы) проникли в Средиземное море. Мигранты так успешно освоили новую часть ареала, что теперь, по образному выражению Р.Н. Буруковского, восточное Средиземноморье представляет собой «филиал» Красного моря. Выделяют даже особую биогеографическую Лесепсовскую провинцию. Этот процесс продолжается: ежегодно регистрируют 5–10 новых Лесепсовских мигрантов (Pog, 1978, 1990; Madl, 1999). По данным А.А. Калугиной-Гутник (1971), за 100 лет через Суэцкий канал в Средиземное море из Красного моря и Индо-Пацифики проникло 183 вида макроводорослей, а в обратном направлении — 35 видов. Другие исследователи называют более скромные цифры: 16 видов (две диатомеи, одна цианобактерия, 4 зелёных, 5 бурых, 4 красных), а кроме того — морская трава *Halophila stipulaceae*, к 1971 г. добравшаяся аж до Мальты, и успешно вытесняющая в настоящее время местные морские травы (Pog, 1978; Mifsud et al., 2002).

В Чёрном море за последние три десятилетия было обнаружено 38 новых видов макроводорослей (Мильчакова, 2002, 2003).

Некоторые виды-вселенцы оказались способными вытеснять автохтонные виды. Примеров агрессивного, захватнического поведения пришельцев, активность которых

приводила к коренной перестройке местных сообществ, очень много. Но чем, казалось бы, может повредить автохтонной флоре появление нового вида водорослей, безбидных автотрофов? Тем не менее, макрофиты-вселенцы дают примеры не менее драматические, чем вселенцы-животные. Остановимся на двух наиболее ярких.

Родина зелёной сифоновой водоросли *Caulerpa taxifolia* (рис. 3.42) — Карибское море. В 1984 г. она была обнаружена в Средиземном море у побережья Монако, в непосредственной близости от знаменитого Монакского Океанографического музея. К 2001 г. в прибрежных водах Испании, Франции, Италии, Хорватии и Туниса занятая ею площадь составляла уже более 120 км². Размножаясь с огромной скоростью, в основном, вегетативно, она стала топическим конкурентом местной растительности и начала вытеснять «подводные луга» *Posidonia oceanica*, приводя к перестройке всей фитали. Так, например, на занятых каулерпой площадях число видов рыб сократилось вдвое. Водоросль получила титул «killer weed» — «водоросль-убийца». Показано, что выделяемые каулерпой метаболиты (каулерпин) подавляют фотосинтетическую активность средиземноморских макроводорослей: бурой *Cystoseira barbata* f. *aurantia* и красной *Gracilaria bursa-pastoris* (Ferrer et al., 1997).

В 2002 г. каулерпа была обнаружена у Южной Калифорнии, в лагуне Сан-Диего. Примерно тогда же она проникла и в воды Австралии. Доказано, что вселенец — аквариумный штамм *C. taxifolia*, способный обитать в более холодной воде, чем природный. В США борьбу с каулерпой ведут на государственном уровне. Правительство штата Калифорния запретило её содержание, продажу и провоз через территорию штата. Власти Сан-Диего запретили пребывание вида в черте города. Была учреждена South California Caulerpa Action Team (SCCAT), которая координирует поиски новых местообитаний вселенца и его уничтожение. SCCAT финансируется государственными органами — от муниципальных до федеральных, а также частными организациями. Подобные учреждения есть и в Австралии. Разработан целый комплекс мер борьбы с каулерпой. Например, при обнаружении её в природе следует немедленно сообщить по известным всему населению адресам и телефонам, обрывки следует собрать в полиэтиленовый пакет и сначала заморозить, а потом выбросить в контейнер для мусора. Категорически запрещено выливать содержимое аквариумов в море. Во Франции ведут экспериментальные работы по интродукции облигатного потребителя *C. taxifolia* — голожаберного моллюска *Elysia subornata*. Больше её практически никто не ест: таллом каулерпы содержит токсины, вызывающие гибель обычных фитофагов. Основная сложность борьбы с каулерпой — её вегетативное размножение: любой обрывок таллома прорастает в новое растение. Поэтому попытки выбирать её со дна тралами и драгами приносят лишь временный успех, а отчасти даже способствуют её дальнейшему распространению (<http://www.algaebase.com>; http://en.wikipedia.org/wiki/Caulerpa_taxifolia; <http://swr.nmfs.noaa.gov/hcd/caulerpa/fastsheet203.htm>).

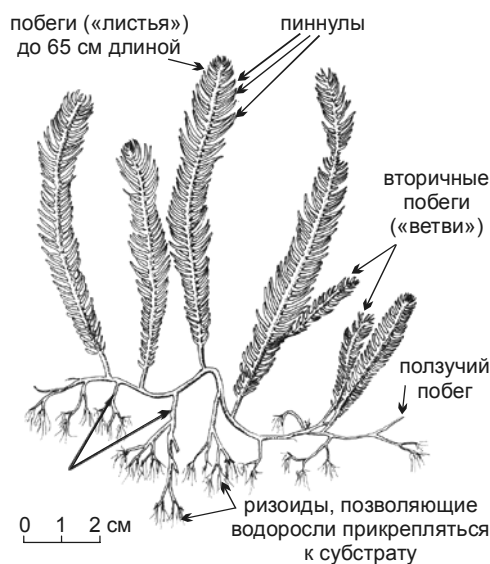


Рис. 3.42. *Caulerpa taxifolia*.

Второй пример — бурая водоросль *Sargassum muticum* (рис. 3.43) — японский вид, который в 1944 г. попал на Тихоокеанское побережье Америки с импортными устрицами: для лучшей сохранности раковины были переложены талломами этой водоросли. Далее началось победное шествие саргасса вдоль побережья Америки (1947 г. — Орегон, 1963 г. — Северная Калифорния, 1970 г. — Южная Калифорния, 1973 г. — бухта Сан-Франциско), а в начале 1970-х гг. он был впервые найден в Северной Атлантике (Британские о-ва), как и предсказывал всего за год до этого события один из исследователей. В на-



Рис. 3.43. *Sargassum muticum*. По Ruess (1998).

стоящее время распространение вида в Европе необычайно широко: Средиземное море, побережье Атлантики от Испании до Норвегии, о. Гельголанд, Балтийское море.

S. muticum толерантен к широкому спектру условий среды: он обитает при температуре от 10 до 30°C, солёности от 6,8 до 34‰, распространён от литорали до глубины 10 м. Скорость его расселения вдоль побережья в Южной Англии — до 30 км/год, на северо-западном побережье Америки — около 60 км/год. Длина сильно разветвлённого таллома, напоминающего неопрятные спутанные космы, в тёплых водах достигает 12 м, в водах Великобритании — от 1 до 4 м. Расселение вида происходит в основном дрейфом обрывков таллома. Половые продукты в рецептакулах могут сохранять жизнеспособность в течение 3 месяцев.

Растение однодомное, мужские и женские гаметы находятся в одних и тех же скафидиях, что, как уже упомянуто выше, служит дополнительным преимуществом при таком способе расселения. Более того: яйцеклетки *S. muticum* не сразу выходят из скафидий непосредственно в воду, а скапливаются на поверхности рецептакулов, где в течение 1–2 дней и происходит их оплодотворение. Здесь зиготы проходят первые стадии развития до маленьких проростков, которые отделяются от родительского растения, уже имея зачаточные ризоиды. Эксперимент с суспензией таких пропагул показал, что в течение первых 18 дней существования суспензии оседает и прикрепляется к субстрату 94–100% пропагул (размеры без ризоида 0,1–0,48 мм), через 25 дней пребывания в суспензии способность прикрепиться сохраняют 55% (0,57–0,69 мм), и лишь через 49 суток пропагулы размером около 3 мм теряют эту способность. Такой способ раннего развития способствует ещё более высокой эффективности расселения вида. В природных условиях было прослежено распространение планктонных пропагул на расстояние 1,3 км от родительских зарослей (Deysher, Norton, 1982).

Подобно *Caulerpa taxifolia*, саргасс вытесняет автохтонную донную растительность, замещая заросли *Laminaria saccharina*, фукоида *Halidrys siliquosa*, морских трав *Zostera marina* и *Posidonia oceanica*. Длинные плети быстрорастущего саргасса перекрывают свет своим топическим конкурентам, а на литорали, ложась на дно во время отлива, вызывают гибель попавшей под них растительности. Таллом *S. muticum* содержит фенолы, что может усугублять его неблагоприятное воздействие. Однако автохтонные эпифиты охотно поселяются на его талломах (<http://www.marlin.ac.uk/species/Sargassummuticum.htm>; <http://en.wikipedia.org/wiki/Sargassum>; <http://jucc.gov.uk/page-1677>).

Помимо воздействия на экосистемы, саргасс обрастает установки марикультуры (устрицы, мидии). Плети саргасса забивают рыболовные сети. Предпринимаемые меры борьбы (ручной сбор, драгировка) не имеют заметного успеха: вселенец растёт быстрее,

чем его изымают из моря. Рост ареала *S. muticum* в новых для него бассейнах продолжается, и трудно предсказать, что ждёт местные фитоценозы в ближайшие годы.

Сукцессии и взаимоотношения макрофитов

При освоении нового субстрата растительность проходит несколько сукцессионных стадий (рис. 3.44). Первыми (в течение суток) твёрдый субстрат заселяют диатомеи, при чём как бентосные, так и планктонные. Последние, однако, через неделю исчезают из сообщества. Для этой стадии характерно очень высокое видовое разнообразие. Через 9–12 дней появляются первые макрофиты. Все они — высокопродуктивные быстрорастущие оппортунисты с нитчатыми или трубчатыми талломами: зелёные *Ulothrix*, *Enteromorpha* spp., красные *Ceramium* spp., *Polysiphonia* и др. Развиваются и вертикальные колонии диатомей (*Navicula*). Эта стадия сукцессии длится 30–120 дней от начала заселения. Её называют фазой ульвовых, поскольку преобладающими в ней являются ульвовые зелёные водоросли. В переходном периоде между первой и второй фазами видовое разнообразие диатомей падает, их покров из сплошного становится пятнистым, и постепенно первые «колонизаторы» исчезают. Третья фаза (нормально структурированного сообщества) характеризуется появлением и развитием многолетних форм с меньшими скоростями роста. Она начинается примерно через 3 месяца. Изменения во флористическом составе сообщества сопровождают существенные функциональные изменения при развитии сукцессии: видовое разнообразие падает к концу каждой фазы и возрастает в начале следующей при общем тренде увеличения; коэффициент Р/В стремительно падает от первой фазы к третьей; концентрация хлорофилла а, напротив, существенно возрастает. Показано, что в переходные моменты от одной фазы к другой увеличивается поток энергии через сообщество, а рассеяние энергии последовательно уменьшается от первой фазы к третьей. При этом растительность третьей фазы зависит от степени развития растительности второй, в то время как фаза ульвовых не зависит от первой фазы, и интенсивность её развития определяется только стратегиями роста её компонентов (Niel, Valera, 1984). Таким образом, взаимовлияние макрофитов начинает сказываться на ранних стадиях сукцессии.

Структуру фитоценозов определяют биотические взаимодействия и абиотические факторы. Биотические взаимодействия могут быть как в пределах фитоценоза (конкурен-

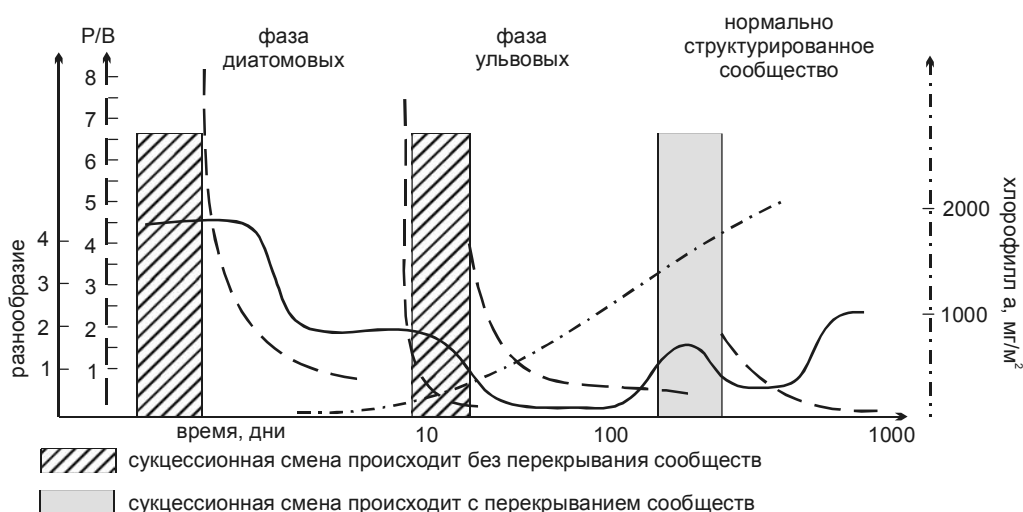


Рис. 3.44. Сукцессия водорослей на новом субстрате. По Niel, Valera (1984).



Рис. 3.45. Механизмы реализации конкуренции. По Olson, Lubchenco (1990).

ция за субстрат, свет, биогены и т. д.), так и между растениями и остальными компонентами сообщества.

Конкуренция влияет на возрастную и размерную структуру, а также на успех размножения отдельных особей. Конкурентоспособность макроводорослей определяется всем комплексом их характерных черт как морфологических (форма и степень разветвлённости таллома, его толщина и прочность), так и физиологических (чувствительность к свету, способы поглощения и запасания питательных веществ, выделение защитных химических соединений, способность к модификациям) (Olson, Lubchenco, 1990).

Можно выделить несколько механизмов реализации конкурентных способностей (рис. 3.45): способность к интенсивному потреблению питательных веществ; способность к быстрому захвату субстрата с образованием плотных зарослей-дерновин (turf); способность к непосредственной топической конкуренции — т. е. к механическому вытеснению конкурентов через нарастание на их талломы; аллелохимическое воздействие на конкурентов (через антибиотики и токсины).

Первый механизм иллюстрирует взаимоотношения зелёной ульвовой *Enteromorpha* sp. и красной *Gracilaria tikvahiae*. Если содержание питательных веществ в среде постоянно, то r-стратег энтероморфа вытесняет грацилярию за счёт существенно более высокой скорости потребления. Но грацилярия имеет более высокую запасующую способность, поэтому при значительных колебаниях концентрации питательных веществ она получает конкурентное преимущество и вытесняет энтероморфу.

Второй механизм свойственен дерновино-образующим водорослям. На рис. 3.45 представлена ситуация, при которой споры *Ulothrix* просто не имеют возможности достичь субстрата, сплошь покрытого дерновиной энтероморфы. Аналогичная картина наблюдается во взаимоотношениях энтероморфы с зиготами *Fucus vesiculosus*. Однако, при появлении фитофагов ситуация меняется: фитофаги выедают пятна в покрове энтероморфы, зиготы фукуса оседают в них, и в течение некоторого времени фукус вытесняет энтероморфу, которая полностью исчезает под его покровом, но может перейти к эпифитированию на выросших талломах фукуса. Если же удалить фитофагов после оседания зигот фукуса, то энтероморфа довольно быстро «забьёт» проростки фукуса, закрыв их от света. Т. е. при определении конкурентных отношений между видами следует учитывать различную конкурентную способность разных онтогенетических стадий.

Третий механизм представлен нарастанием таллома одной корковой багрянки поверх таллома другой. Такое прямое уничтожение топического конкурента среди макроводорослей наблюдают редко. Однако примерно тот же механизм обеспечивает успешность инвазии описанных выше *Caulerpa taxifolia* и *Sargassum muticum*.

Наконец, четвёртый механизм подразумевает химическое подавление конкурента за счёт экзометаболитов. На рисунке авторы представляют его как гипотетический, однако в

природе наблюдаются вполне реальные примеры такого воздействия. Талломы многих водорослей, особенно их молодые активно растущие части, выделяют антибиотики, препятствующие развитию эпифитов — конкурентов за свет и питательные вещества. Выше упомянуто угнетающее воздействие экзометаболитов *Caulerpa taxifolia* на другие макроводоросли. Красные кораллиновые водоросли выделяют соединения, подавляющие рост и даже убивающие гаметофиты и ювенильные спорофиты ламинариевых (Denboh et al., 1997). В Японии обширные области в прибрежье Хоккайдо после массового развития морских ежей *Strongylocentrotus nudus* лишились коммерчески важных зарослей ламинариевых и теперь представляют собой пустоши, покрытые панцирем корковых и кустистых кораллиновых (*Lithophyllum yessoense*, *Pneophyllum zostericolium*, *Corallina pilulifera*). При достаточно высоких температурах (10–18°C) они выделяют броморганические соединения, из которых самым токсичным оказался бромформ. Замещение ламинариевых кораллиновыми получило в Японии название «исояке» и вошло в международную гидробиологическую терминологию. Восстановление зарослей ламинариевых происходит лишь при понижении температуры (до 6°C) во время спороношения и развития проростков, при чём одновременно падает активность производства токсичных экзометаболитов у кораллиновых.

Долгое время считали, что верхний предел вертикального распространения растительности определяют физические факторы (инсоляция, иссушение), а нижний — биологические взаимодействия. Однако, оказалось, что биотические взаимодействия влияют и на положение верхней границы водорослевых поясов. Следует учесть, что как биотические взаимодействия, так и абиотические факторы имеют ещё и временную динамику — суточную, сезонную, межгодовую, долгопериодную. Необходимо также учитывать и особенности цикла развития самих макрофитов (Ю. Петров, 1974; Хайлов и др., 1992). Приведём несколько примеров.

В Великобритании удаление растительности выше поясов фукоидов (*Fucus vesiculosus*, *F. serratus*) и *Laminaria digitata* вызвало распространение этих видов вверх. Удаление растительности ниже поясов тех же водорослей, а также *Pelvetia canaliculata*, *Himanthalia elongata*, *F. spiralis* вызвало расширение поясов фукоидов вниз. Следовательно, верхняя и нижняя границы поясов обусловлены в норме биотическими взаимоотношениями (Hawkins, Hartnoll, 1985).

На скалистых побережьях Чили доминантом нижнелиторальной растительности является зелёный корковый *Codium dimorphum*. Его покров (проективное покрытие от 35% в январе до 62% в июле) располагается узкой полосой (50–100 см) выше пояса ламинариевых *Lessonia nigrescens* и *Durvillea antarctica*. Летом из-за высоких температур и повышенной солнечной радиации колонии кодидума обесцвечиваются и редуцируются вплоть до полной гибели. Освободившийся субстрат очень быстро колонизируют среднелиторальные водоросли (*Ulva rigida*, *Iridaea boriانا* и др.), проникая таким образом глубже обычной нижней границы своего распространения (рис. 3.46). При искусственном удалении колоний кодидума наблюдается сукцессия, соответствующая приведённой в начале этого раздела схеме: первыми появляются диатомеи и цианобактерии, их быстро сменяет ульвовая фаза (16 видов верхне- и среднелиторальных водорослей), а кодидум появляется в сообществе лишь несколько месяцев спустя. Если время его появления приходится на лето, то завоевать прежние позиции ему мешают фитофаги: они активно пожирают ослабленные обесцвеченные краевые участки колоний. Если же температурные условия не вызывают угнетения колоний кодидума, то он восстанавливает свой покров. Таким образом, на состояние пояса кодидума прежде всего влияют климатические факторы и фитофагия, а распространение вглубь более высоко растущих видов ограничивает только пояс кодидума (Santelices et al., 1981).

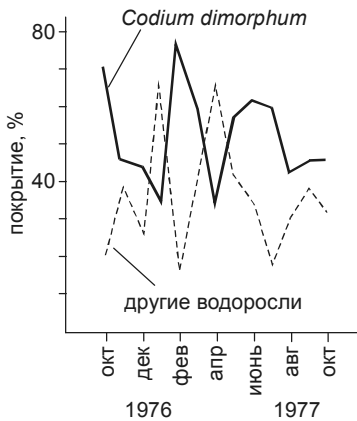


Рис. 3.46. Динамика проективного покрытия на литорали Чили. По Santelices et al. (1981).

Регуляция нижней границы распространения водорослей за счёт конкуренции была прослежена на скалистой литорали Новой Англии (США), где среднюю часть занимают заросли фукоидов (*Fucus vesiculosus*, *F. distichus* f. *edentatus*), а в нижней части расположен пояс багрянки *Chondrus crispus* («ирландский мох»). Удаление хондруса привело к распространению фукоидов в нижнюю литораль, причём их состояние (размер, скорость роста, интенсивность размножения) на новом месте оказалось много лучше, чем в привычном биотопе. Следовательно, только конкуренция со стороны хондруса мешала фукоидам распространиться глубже. Наличие хондруса препятствует оседанию и прикреплению зигот фукусов как механически, так и за счёт экзометаболитов. Проростки фукоидов, а тем более взрослые растения индифферентны к соседству с хондрусом, т. е. конкуренция проявляется только на стадии пропагул.

Интенсивность заселения освободившейся площади регулировали фитофаги (*Littorina littorea*): если при удалении хондруса их было мало, то фукоиды занимали до 100% освободившейся поверхности; если же моллюски были обильны, то образовывались разреженные заросли фукоидов. Таким образом, конкуренция определяет саму зональность литорали (наличие/отсутствие вида), а фитофагия — интенсивность развития вида внутри пояса. Что касается ограничения пояса *Chondrus*, то его верхняя граница определяется временем осушения, нормальным для фукоидов, но чрезмерным для багрянок, а нижняя — активностью морских ежей. Там, где ежей нет, хондрус способен проникать в сублитораль до глубины 10–20 м (Lubchenco, 1980).

На скалистом побережье Калифорнии на глубинах 0,3–2,3 м обитают ламинариевая *Eisenia arborea*, фукоид *Halidrys dioica* и багрянка *Pterocladia capillacea* (рис. 3.47). Крупные, до 80 см длиной, талломы эйсении образуют плотный полог (до 95% проективного

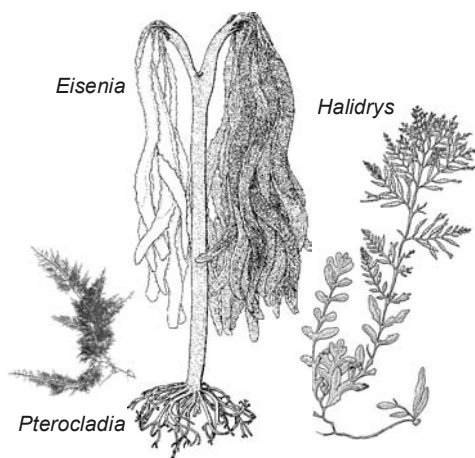


Рис. 3.47. Взаимодействующие калифорнийские водоросли. По Abbott, Hollenberg (1976).

Размеры водорослей пропорциональны природным.

покрытия), под которым выживает птерокладия, способная жить в затенении под пологом эйсении (поглощающего до 90% поверхностной солнечной радиации). Для халидриса же этого количества света недостаточно. Фукоид занимает более высокий горизонт литорали, а также небольшие пятна внутри пояса эйсении, где она отсутствует, и его проективное покрытие здесь не превышает 20%. После удаления эйсении начинается бурный рост халидриса, который полностью вытесняет птерокладию за 6 месяцев. В тех местообитаниях, где халидрис редок или вовсе отсутствует, птерокладия (и ряд других водорослей из нижнего яруса зарослей эйсении) прекрасно развивается вне зарослей эйсении, но при наличии халидриса она сосредоточена именно под спасительным пологом. Природное

разрушение зарослей эйсении сильными штормами привело к захвату освободившейся площади халидрисом, причём его проективное покрытие достигло 80%, а состояние зарослей выше и ниже разрушенного пояса эйсении не изменилось. Очевидно, что именно этот горизонт является оптимальным для халидриса. Таким образом, распространение *Halidris* определяет конкуренция с *Eisenia*, а *Pterocladia* развивается исключительно благодаря *Eisenia* (Kastendiek, 1982).

Продуктивность сообществ и жизненные стратегии водорослей. Морфо-функциональный подход к изучению сообществ макрофитов

Начиная разговор о первичной продукции, сначала коснёмся мифов, которые, как ни странно, бытуют даже среди биологов. Понятие «большая биомасса» — совсем не значит «высокая продуктивность». Фитопланктон, состоящий из множества микроскопических клеток, во много раз продуктивнее дубовой рощи. То же относится и к размерам отдельного организма: интенсивность обмена веществ у мелкого организма (например, у землеройки) гораздо выше, чем у крупного (слона)*.

Второй миф касается субъективного восприятия понятия «продукция»: автору этих строк довелось слышать доклад, в котором высочайшая продукция фитопланктона в эвтрофированной бухте преподносилась как явление благоприятное и полезное, хотя «цветущая» вода в бухте дурно пахла и напоминала несвежий суп. Так явно положительный оттенок словосочетания «высокая урожайность» искусственных экосистем (полей и огородов) переносится и на «высокую продукцию» экосистем естественных. Собственно самим экосистемам безразлично, чего в них много — дивных орхидей или токсичных цианобактерий. Не всё равно только человеку, которому предстоит жить среди тех или других. Профессор В.Н. Максимов, зав. кафедрой экологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, не устаёт повторять, что не надо охранять природу, потому что она сама прекрасно справится. Весь вопрос только в том, сможет ли человек существовать в этой новой природе, а значит — охранять надо среду обитания человека. Такая постановка вопроса, на наш взгляд, гораздо более доходчива.

Эта преамбула имеет самое непосредственное отношение к тематике данного раздела. Продукция Мирового океана играет колоссальную роль в жизни человека. И речь не только о рыбе и прочих полезных гидробионтах — хотя их «урожайность» напрямую зависит от состояния среды их обитания. Прибрежные заросли макрофитов не только поставляют массу полезного сырья для пищевой, фармацевтической, лакокрасочной и даже мебельной промышленности (лучшими считаются испокон веку матрасы, набитые сушёной морской травой). Они обеспечивают приемлемое для человека и животных качество среды, обеспечивая аэрацию и самоочищение прибрежных вод. «Здоровые», сбалансированные сообщества, состоящие из многих компонентов, функционируют именно так, как нужно человеку, даже если он этого не понимает. Сообщества с нарушенным балансом элементов могут гораздо эффективнее использовать природные ресурсы, продуцировать гораздо больше фитомассы, но вот нужна ли такая фитомасса человеку — вопрос совсем несправедливый. Мы уже упоминали «цветение» зелёной нитчатки *Cladophora* spp. в Анапской бухте, из-за чего знаменитый курорт теряет свою рекреационную привлекательность (Vershinin, Kamnev, 2001).

Очевидно, что изучение закономерностей и механизмов формирования первичной продукции имеет исключительно большое теоретическое и практическое значение осо-

* Водоросли, впрочем, дают и совершенно противоположный пример: маленькие кораллиновые родолиты медленно растут десятки и даже сотни лет, т. е. их метаболизм очень замедлен, а гигантский *Nereocystis* — однолетник, т.е. скорость его метаболизма очень высока. Но это — те самые исключения, которые подтверждают правило, как будет видно из дальнейшего.



Рис. 3.48. Сравнительная первичная продуктивность морских и наземных сообществ.

Морские — горизонтальные линии, пунктир — оценка продукции по биомассе. Наземные (вертикальные линии): 1 — средневозрастная дубрава, Нью-Йорк; сельскохозяйственные зерновые; 2 — молодые посадки сосны, Англия, поля сахарной свёклы; 3 — зрелый тропический дождевой лес, Пуэрто-Рико; 4 — люцерна, 5 — сахарный тростник. По Е.Р. Odum (1971); Mann (1973); Brinkhuis (1977) и другим источникам.

бенно в наше время, когда антропогенное загрязнение морей и океанов приобрело глобальный характер. Растительные сообщества первыми реагируют на эвтрофикацию и другие антропогенные нарушения изменением структурных и продукционных характеристик. В ряде морей, особенно в тех, где водообмен с океаном затруднён из-за узости проливов (Чёрное, Балтийское), в последние десятилетия наблюдалась катастрофическая деградация олигосапробных сообществ, которые замещались высокопродуктивными мезо- и полисапробными. В Чёрном море этот процесс в настоящее время приостановился, а в Балтике идёт полным ходом. Понимание сущности данных процессов необходимо для минимизации последствий хозяйственной деятельности, коррекции законодательства, выработки разумных мелиорационных подходов.

Теперь определимся с терминологией, которая, казалось бы, привычна и широко используется, однако часто — совершенно безграмотно. **Биомасса** — это «урожай на корню», standing crop, или standing stock в англоязычной литературе. Она имеет размерность г или кг на m^2 (или, например, т/га). Биомассу фитопланктона определяют в объёме воды, т. е. вместо m^2 используют m^3 (или литр). Термины «биомасса» и «масса» или «фитомасса» ни в коем случае не тождественны: биомасса всегда привязана к площади, поэтому выражения типа: «биомасса таких-то водорослей в таком-то водоёме составляет столько-то тонн» — безграмотны и неприемлемы. Не менее безграмотно и выражение «биомасса растения», всё чаще встречающееся в отечественной литературе: у растения, даже огромного, может быть только масса. Биомасса — статический показатель, её определяют «здесь и сейчас».

С терминами **продукция** и **продуктивность** связана самая большая путаница в определениях. Различные авторы трактуют их по-разному, часто употребляя как синонимы, тем более, что единица измерения у них одна — количество синтезированного органического вещества (в виде сухой массы или в пересчёте на углерод) на единицу площади за определённый промежуток времени (например, g C/m^2 в год). Используют и энергетический эквивалент вещества, измеряя продукцию и/или продуктивность в kcal/m^2 в год. Многие авторы, используя те же термины, включают в единицу измерения ещё и единицу массы (или поверхности) растения или популяции. Строго говоря, при этом получается удельная продукция (или продуктивность), но так почти никогда не пишут.

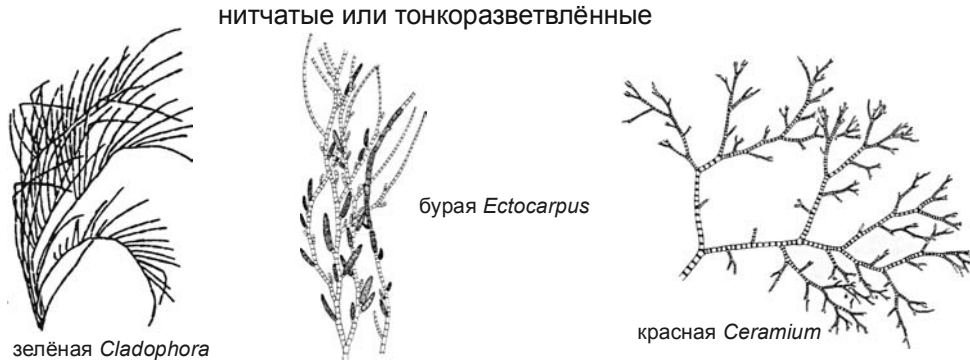
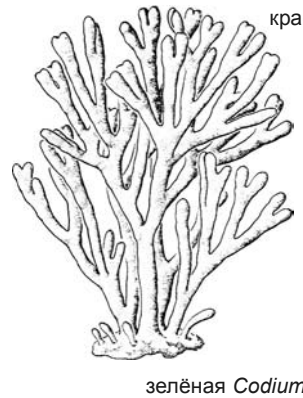
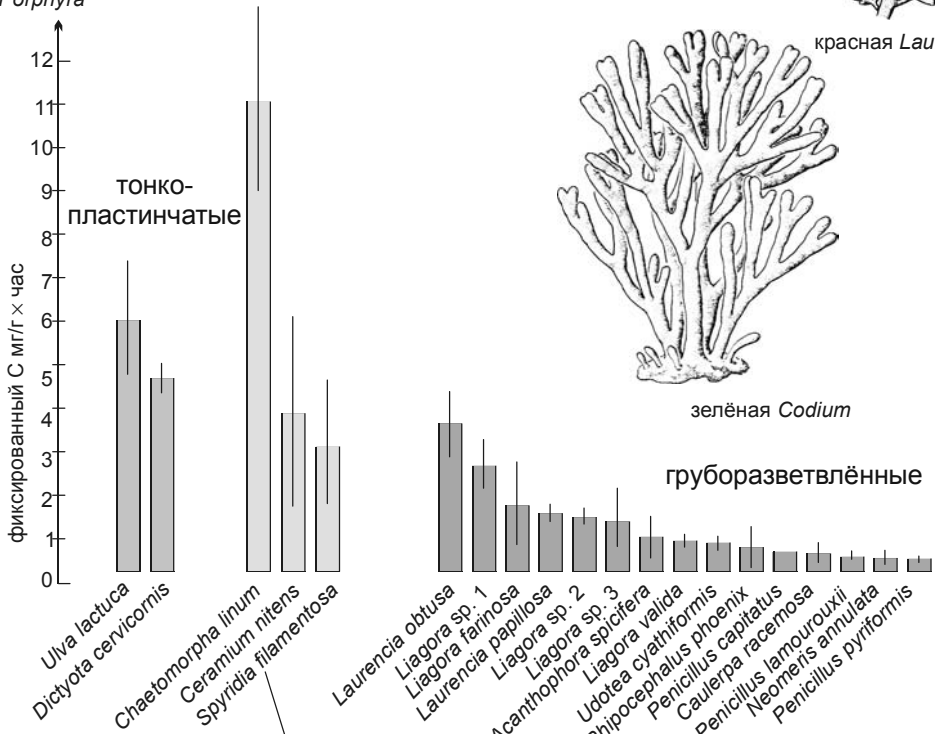
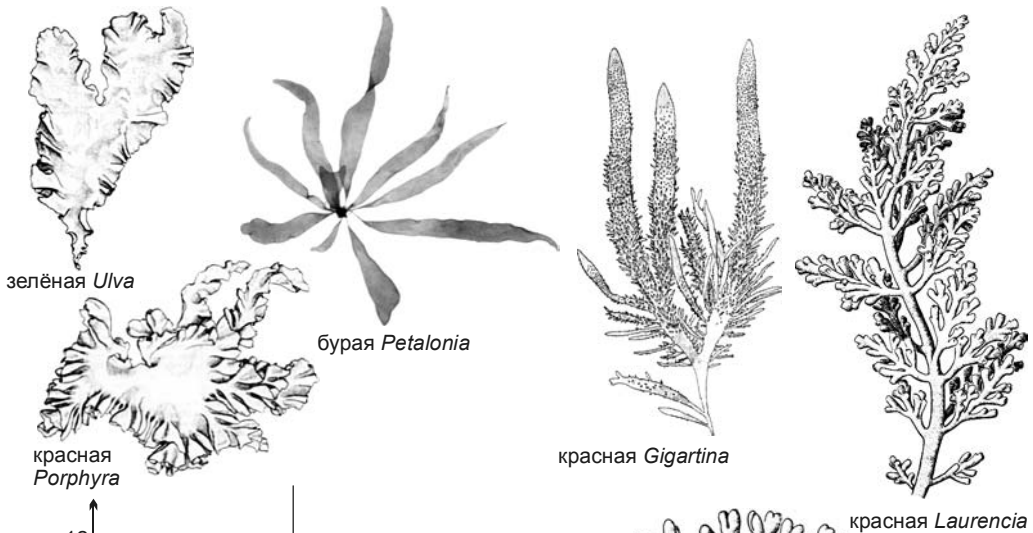
Валовая первичная продукция (total primary production) — это то количество органического вещества, которое образуется в процессе фотосинтеза на определённой площади за определённое время, или, по определению Р. Уиттекера (1980), та энергия, которая связана в этом веществе. В отличие от неё **чистая первичная продукция** (net primary production, net photosynthesis) — это то количество синтезированного органического вещества, которое пошло на строительство тела растения, за вычетом расходов на дыхание. Для популяций или посадок однолетних растений биомасса может совпадать с продукцией: что выросло из семян или спор, т. е. практически с нуля, — то и есть и продукция (с момента начала роста), и биомасса (на данный момент). Для многолетников эти понятия (вернее их численные выражения) совпадают только в первый вегетационный сезон. Далее остающиеся многолетние структуры (скелетные: стволы и ветки деревьев и кустов, стволики ламинарий, стволики и «ветви» фукоидов; или подземные — корни, корневища, ризомы и ризоиды) или совсем не вносят свой вклад в продукцию, или же он гораздо ниже, чем у ассимиляционных структур (листьев цветковых растений, листовых пластин многолетних водорослей). Чистая продукция проще всего определяется по разнице начальной и конечной биомассы популяции или массы одного растения.

В старой советской литературе термин продуктивность трактовали как синоним термина «плодородие»: продуктивность водоёма = плодородие почвы, т. е. некое свойство того или иного биотопа или сообщества. На самом деле продуктивность является показателем динамическим: он демонстрирует потенциальную способность растения, популяции или сообщества создавать продукцию на определённой площади в единицу времени. Короче говоря, авторам следует оговаривать, что они имеют в виду под тем или иным термином, тогда путаницы будет меньше.

Продуктивность донной растительности зависит от многих факторов: освещённости (вернее, фотосинтетически активной радиации — ФАР, лежащей в диапазоне 400–700 нм); наличия доступных питательных веществ; интенсивности гидродинамики, обеспечивающей приток этих веществ к талломам и т. д. Одним из наиболее важных факторов является форма самого таллома, которая определяет его способность использовать природные ресурсы, т. е. жизненную стратегию того или иного вида макрофитов. В сообществе совокупность растений строит сложную систему взаимоотношений со средой и друг с другом, при чём основную роль здесь играет взаиморасположение растений, пространственное структурирование сообщества, обеспечивающее его оптимальное функционирование. Морфо-функциональное направление, изучающее зависимость продукционных и иных характеристик от морфологии талломов отдельных видов и структурных особенностей фитоценоза и базирующееся на принципе точного соответствия структуры и функции, стало одним из основных направлений современной гидробиологии (Хайлов и др., 1992).

Мы упоминали выше ряд систем жизненных форм водорослей (den Hartog, 1959; К. Петров, 2004), но существуют и другие. Однако, почти все они, базируясь на морфологии таллома, не учитывают адаптационное значение формы. Система, основанная на морфо-функциональном подходе, была предложена М.М. Littler (1980) для исследования первичной продуктивности макрофитобентоса скалистых местообитаний тихоокеанского побережья Северной Америки. Были выделены следующие морфо-функциональные группы макроводорослей: 1) с талломом тонко-трубчатым или тонко-пластинчатым; 2) с нитчатым — тонким неразветвлённым или разветвлённым талломом; 3) с грубым разветвлённым талломом; 4) с талломом из толстых «ветвей» или пластин; 5) с членистым известковым и 6) с корковым, более или менее кальцинированным.

Наивысшие показатели первичной продукции демонстрируют почти исключительно зелёные и красные эфемероиды, а из бурых — лишь нитчатые формы, т. е. виды-оппор-



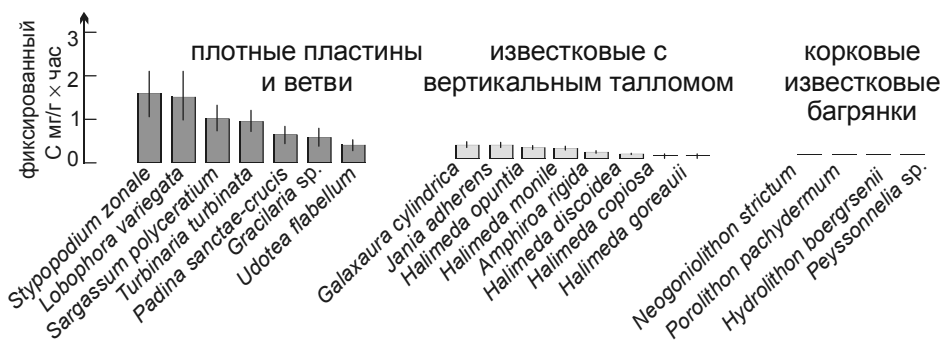
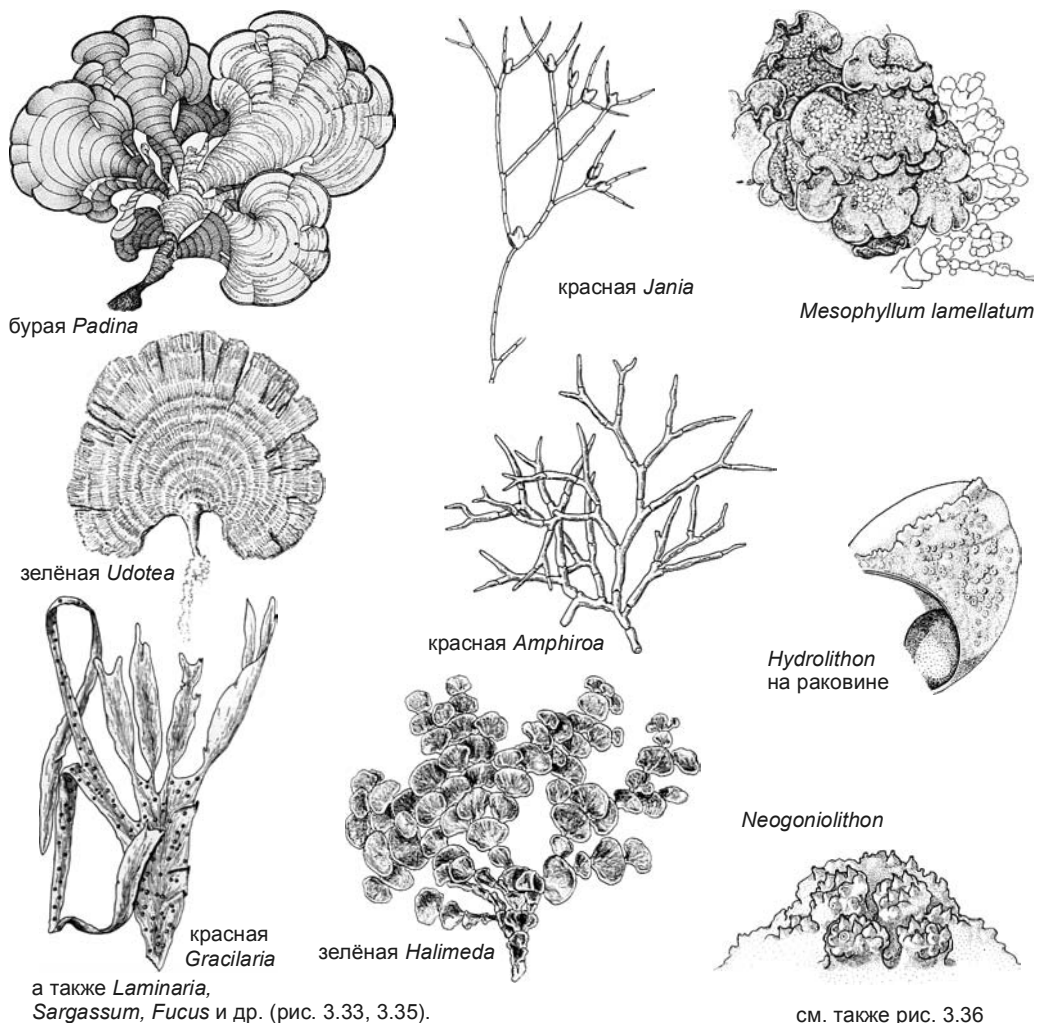


Рис. 3.49. Морфо-функциональные группы водорослей. Данные по продукции по Littler et al. (1983), рисунки водорослей по Taylor (1960); Abbot, Hollenberg (1976); Ruess (1998).

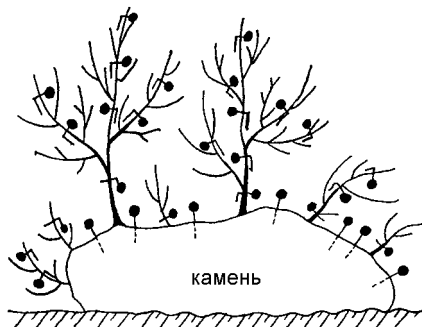


Рис. 3.50. Схема эксперимента с гипсовыми шариками на дистозире (по: Хайлов и др., 1992).

Jania, Amphiroa) — 0,45 и для шестой (*Neogoniolithon, Lithothamnion, Hydrolithon, Peyssonnelia*) — всего лишь 0,07 мг С/г в час, что в 74 раза меньше, чем у первой группы (Littler, Arnold, 1982). Аналогичное исследование, проведенное в тропических водах (на барьерном рифе у побережья Белиза), дало несколько отличающиеся результаты: для первой группы — 5,06 мг С/г в час; для второй — 5,65; для третьей — 1,09; для четвертой — 0,88; для пятой — 0,18 и для шестой — 0,02 мг С/г в час (Littler et al., 1983) (рис. 3.49). Несмотря на инверсию результатов в двух первых, самых продуктивных группах, основная тенденция осталась прежней. И даже полученные значения для групп близки, несмотря на разные океаны и климатические зоны.

Почему так получается? Дело в том, что продуктивность растений (и макроводорослей в том числе) связана с таким параметром, как удельная площадь поверхности (УПП) фотосинтезирующих органов — S/W , где S — площадь этих органов, а W — их масса. У водорослей, которые не только фотосинтезируют, но и поглощают питательные вещества поверхностью слоевища, эта зависимость еще больше, чем у высших растений. Наземные ботаники предпочитают обратный показатель W/S , называемый удельная поверхностная плотность. К.М. Хайлов (1988) на живых талломах ряда водорослей и на их гипсовых моделях показал, что параметр S/W имеет решающее влияние как на физико-химический обмен моделей, так и на углеродный обмен живых растений с окружающей их движущейся водой. При этом интенсификация обмена при постоянных условиях достигается ветвлением таллома.

Разработаны методики определения УПП, основанные на разделении слоевищ водорослей на цилиндрические и пластинчатые элементы, площадь поверхности которых определяется по известным формулам. Практически всё многообразие морфологии талломов можно свести к двум основным типам — осевому и пластинчатому, а также к разным их сочетаниям. Очевидно, что суммарная площадь поверхности сильно разветвленных талломов выше, чем у разветвленных слабо. Именно такими талломами обладает абсолютное большинство нитчаток — видов-оппортунистов. Пластинчатые талломы наращивают площадь своей поверхности за счёт рассечения пластины, образования на ней дочерних выростов — пролификаций, образования гофрировки, воланов, складчатости. Все эти структуры увеличивают площадь контакта таллома с водой и, соответственно, интенсивность обмена веществ, что подтверждено экспериментально в природных условиях (Хайлов и др., 1992).

Методика таких натуральных экспериментов не имеет аналогов в мировой практике и универсальна во всех случаях, когда нужно измерить локальное движение воды — в за-

тунисты. Ламинариевые, формирующие гигантские «морские леса», т. е. дающие колоссальную биомассу, по продуктивности сильно уступают этой мелочи. Таким образом, соотношение продукции и биомассы (P/B-коэффициент) существенно выше у видов с небольшими тонкими примитивно устроенными талломами. Чистая продукция различается у перечисленных групп на порядки: для первой (*Ulva, Petalonia, Porphyra*) — 5,16 мг С/г в час (при чём максимальные значения достигают 10–11); для второй (*Cladophora, Chaetomorpha, Ceramium*) — 2,47; для третьей (*Codium, Laurencia, Gigartina*) — 1,3; для четвертой (*Padina, Gracilaria, Sargassum, Fucus, Laminaria*) — 0,76; для пятой (*Corallina,*

рослях водорослей или вокруг единичного растения, на каких-либо конструкциях и т.д. Чтобы учесть интенсивность движения воды вокруг конкретных точек слоевища или субстрата, используют гипсовые шарики определённой массы (10–50 мг). Гипсовую смесь наносят на тонкие проволочки или синтетические нити, в два–три приёма наращивая шарики нужного размера (рис.3.50). На слоевище бурой *Desmarestia* (длиной до 60 см) удавалось разместить до 100 шариков, на слоевище красного *Ceramium* — 8–10 штук. Естественно, все шарики должны быть помечены — цветом или номерами. Скорость растворения гипса при определённых скоростях движения воды известна, поэтому по начальной (до эксперимента) и конечной (после эксперимента) массе шариков можно судить об интегральной подвижности воды во время экспозиции. Для той же цели используют и модели талломов, покрытые гипсовым слоем (Хайлов и др., 1988). Эта методика позволила выяснить, что вода гораздо активнее движется у разветвлений и неровностей талломов, а также у выступов и перегибов субстрата, образуя турбулентные потоки и обеспечивая постоянный подток питательных веществ. Именно поэтому на неровностях субстрата растительность всегда богаче и мощнее, чем на ровном дне, а разветвлённые талломы имеют более интенсивный обмен со средой и, соответственно, более продуктивны.

Площадь поверхности части таллома определяется с помощью простых геометрических и стереометрических формул: для осевых структур — по площади поверхности цилиндра, для пластинчатых — по площади поверхности той или иной геометрической фигуры или с использованием круглых высечек определённого диаметра (Миничева, 1987). Полученную величину относят к массе элемента слоевища и получают значение УПП элемента. Зная УПП отдельных элементов слоевища, можно вычислить общую площадь поверхности всего растения того или иного вида. Для этого сначала определяют общую поверхность S_k k -й группы органов (листовых пластин, стволиков, ветвей определённого порядка и т.д.):

$$S_k = (S/W)_k \times W_k ,$$

где W_k — общая масса данной группы. Суммируя полученные величины по разным группам органов, получают общую поверхность таллома. Аналогично можно вычислить площадь поверхности размерно-весовых групп растений, популяции в целом, а имея представление о видовом составе и структуре доминирования конкретного сообщества — и площадь поверхности всего фитоценоза (Хайлов и др., 2004).

Следует учитывать, что величины УПП и общей поверхности талломов конкретного вида водоросли зависят от множества факторов: глубины произрастания, трофности среды, положения на элементах микрорельефа дна, а также от возраста самого таллома. Поэтому к предложенным числовым значениям УПП популяций различных видов (Миничева и др., 2003*) надо относиться с осторожностью. Так, УПП *Phyllophora nervosa*, определённая методом высечек, для северо-западного района Чёрного моря равна 14 м²/кг (Миничева, 1990), а для района Геленджика — всего 4 м²/кг (Рыбников, 1993а). Такие существенные различия могут объясняться тем, что авторы работали с разными экологическими формами филлофоры, известной своей морфологической изменчивостью.

Тем не менее, определённые величины УПП, даже если их численное выражение не точно и не абсолютно, дают представление о диапазоне УПП видов с разной морфологией. Например, у обильно разветвлённых тонких нитчаток *Rhizoclonium implexum*, *Callithamnion corymbosum* и *Ectocarpus confervoides* УПП равна 219 м²/кг, 165 м²/кг и 173 м²/кг, соответственно; у тонко-пластинчатых *Ulva rigida* и *Porphyra leucosticta* — 36 м²/кг и 63

* Методика Г.Г. Миничевой с соавторами получила широкое распространение и её активно внедряют в практику. Следует учитывать, однако, что в её математическом аппарате есть серьёзные ошибки (Хайлов и др., 2004).

м²/кг, соответственно; у морских высших растений — 10 м²/кг (*Zostera marina*) и 6,5 м²/кг (*Potamogeton pectinatus*). Для сравнения: УПП диатомей и цианобактерий достигают 3900–5800 м²/кг (Миничева и др., 2003). Возвращаясь к данным Littler, Arnold (1982), можно объяснить, почему водоросли с нитчатыми талломами оказались менее продуктивны, чем с пластинчатыми. Для представителей исследованных родов (нитчатки *Ceramium*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*) значения УПП не так уж высоки: 25–26 м²/кг у церамииума, 21–28 м²/кг у хетоморфы, 46–113 м²/кг у разных видов кладофоры (в среднем 79 м²/кг). То есть, значения УПП у этих нитчаток меньше или вполне сопоставимы с УПП тонко-пластинчатых талломов.

Таким образом, морфология тела растения играет первостепенную роль в его продуктивности. С ней непосредственно связаны стратегии выживания видов водорослей, выработанные в процессе эволюции. Характерные для нарушенных местообитаний (stressed communities) виды отличаются от видов, характерных для «здоровых» сообществ (nonstressed communities, late successional forms) по целому ряду признаков (Littler, Littler, 1980).

Оппортунисты (Opportunistic forms)

1. Быстрая колонизация освободившегося субстрата.
2. В основном, эфемеры и однолетники.
3. Таллом примитивный, недифференцированный с небольшой индивидуальной массой, но с высокой УПП (или с высоким отношением поверхности таллома к занимаемому объёму).
4. Высокие скорость роста и чистая продукция, практически все части таллома фотосинтезируют.
5. Высокая энергия размножения, почти все клетки таллома способны продуцировать репродуктивные структуры; образуется много пропагул с минимальными энергетическими затратами на производство каждой; плодоношение практически в течение всего года.
6. Калорийность таллома высока и одинакова во всех его частях.
7. Разные стадии жизненного цикла изоморфны, имеют одинаковые жизненные стратегии. Молодые талломы отличаются от взрослых только размером.
8. Избегают фитофагов путём временной или пространственной непредсказуемости и быстро возобновляются за счёт быстрого роста.

Виды «здоровых» сообществ (Late Successional Forms).

1. Занимают субстрат медленно, появляются в поздних стадиях сукцессии.
2. Многолетники с более сложными и длительными жизненными циклами.
3. Талломы сложно организованы, разделены на функционально различающиеся органы. Индивидуальная масса высока, но соотношение площади поверхности и занимаемого объёма низкое (как и УПП).
4. Рост относительно медленный, чистая продукция невысока. Большие затраты на дыхание нефотосинтезирующих органов и тканей.
5. Относительно низкая энергия размножения, наличие специальных репродуктивных органов и тканей. Большие энергетические затраты на производство каждой пропагулы. Плодоношение сезонное.
6. Калорийность таллома различается в разных его частях. Способность запасать вещества для переживания неблагоприятных сезонов.
7. Разные стадии жизненного цикла могут иметь совершенно различные жизненные стратегии. Цикл, в основном, гетероморфный. Ювенильные талломы могут иметь стратегию выживания, аналогичную оппортунистам.
8. Сложная структурная и химическая защита от фитофагов.

Оба типа жизненных стратегий имеют свои плюсы и минусы. Так, оппортунисты с примитивными, мелкими и обычно нежными талломами больше страдают от штормового воздействия, истирания льдом или песком; более высокие водоросли закрывают им свет; большая УПП способствует быстрому иссушению при отливах; они служат основной пищей фитофагам. Их propagулы имеют очень высокую смертность. С другой стороны, большая поверхность позволяет эффективнее использовать питательные вещества, высокие скорости роста обеспечивают быстрое восстановление популяции, а отсутствие физиологической специализации обеспечивает им способность осваивать большое разнообразие биотопов.

Высоко специализированные виды ограничены в выборе подходящих биотопов. В случае масштабных нарушений штормами или антропогенным воздействием они долго не восстанавливаются. Значительные энергетические затраты требуются на поддержание многолетних частей талломов. Из-за этого снижен расход энергии на рост и размножение. Но их propagулы обычно более жизнеспособны. Они успешно конкурируют за свет в связи с наличием многолетних структур (стволики) и больших размеров. Структурная специализация разных элементов таллома и тканей обеспечивает более рациональное размещение талломов в пространстве, что позволяет им занимать лидирующие позиции в сообществе. Они устойчивее к внешним физическим воздействиям. Гетероморфная смена генераций способствует переживанию неблагоприятных сезонов и обеспечивает равновесные отношения с фитофагами (Littler, Littler, 1980).

Деление на две жизненные формы соответствует разобранным в предыдущей главе г- и К-стратегам в г-К-классификации или же видам-оппортунистам, или эксплерентам и виолентам в С-S-R классификации. Данная классификация имеет все их достоинства и недостатки (субъективность отнесения видов к той или иной группе, наличие переходных форм между двумя этими крайностями). Однако, водоросли, представляющие такие крайние точки («opposite ends of the thallus-form spectrum», *ibid.*, p.33), например, *Ulva* и *Corallina*, действительно очень сильно различаются по обозначенным параметрам и способностям. Так, на очищенном субстрате ульва образовала развитые заросли уже через 1,3 месяца, а кораллина появилась только через полгода. Интенсивность фотосинтеза ульвы была в 21 раз выше, чем у кораллины (3,78 и 0,18 мг С/г сухой массы в час). Калорийность таллома ульвы почти в полтора раза выше (5,44 и 3,86 ккал/г). При натуральных экспериментах с фитофагами ульва за 48 часов потеряла более 43% популяции, а кораллина — менее 20%. Ульва имела самый низкий процент депигментированных тканей (0,6%), в то время как кораллина — самый высокий (81,7%), что свидетельствует о «стоимости» затрат на скелетные ткани у многолетников в ущерб фотосинтетической активности. После сильного шторма популяция ульвы была практически полностью — на 95,6% — разрушена, а популяция кораллины потеряла менее 30% талломов (заметим, что самой устойчивой оказалась ламинариевая *Egregia* — её популяция утратила всего 4,5% талломов). Сила прикрепления таллома у ульвы — самая низкая: чтобы оторвать таллом от субстрата требуется приложить усилие всего 0,6 кг/см². Для кораллины эта величина составляет 4,8 кг/см², а для эгрегии — 28 кг/см². При том проростки эгрегии отрывались при приложении всего 13% от этого усилия (Littler, Littler, 1980).

Итак, морфо-функциональные особенности водорослей, проявляющиеся наиболее зримо в строении их талломов и в продуктивности, являются результатом отбора, который в разных случаях шёл различными путями. В часто нарушаемых местообитаниях преимущество получали виды-оппортунисты; в более спокойных и предсказуемых условиях К-отбор создал виды, характерные для климаксных стадий сукцессии. При этом нельзя механически переносить на водоросли схемы, предложенные для наземной растительности. Макрофиты-оппортунисты имеют черты стресс-толерантов, сохраняя вместе с тем высо-

кие скорости роста и огромную энергию размножения. Водоросли, условно относимые к К-стратегам, образуют массу спор и гамет, что характерно для оппортунистов.

Как бы то ни было, морфологическое разнообразие макроводорослей позволяет им рационально осваивать жизненное пространство и оптимально использовать ресурсы, занимая все возможные ниши. Поэтому морфологию макрофитов нельзя рассматривать в отрыве от её функциональной нагрузки, прежде всего — эволюционно выработанного адаптивного значения. Строение слоевища водоросли, по выражению К.М. Хайлова с соавторами (1992: 224), «оптимизировано по отношению к потокам воды и к использованию химических ресурсов».

Следует отметить, что макроводоросли не только приспосабливаются к данным условиям среды, но некоторые из них способны активно менять её свойства. «Чемпионами» здесь являются известковые красные и зелёные водоросли, о роли которых в создании коралловых рифов и собственно водорослевых «построек» мы упоминали выше. Корковые известковые багрянки, имеющие самые низкие показатели продуктивности и скорости роста, «расплачиваются» этими потерями за невероятную живучесть и устойчивость как к влиянию фитофагов, так и к воздействию волн. Они способны «цементировать» даже подвижные грунты (галечник) так, что постепенно образуется сплошная корка, устойчивая к штормам.

Морфо-функциональные исследования позволяют не только понять закономерности функционирования прибрежных фитоценозов, но и правильно выбрать, например, объекты для культивирования. К примеру, при исследовании 8 штаммов агароносной багрянки *Gracilaria tikvahiae* оказалось, что они составляют непрерывный ряд по соотношению «площадь поверхности/объём» и, соответственно, продуктивность. Таким образом, можно выбрать именно те штаммы, свойства которых наилучшим образом подойдут к конкретным условиям культивирования. Где-то имеет смысл выбрать наиболее продуктивный, а где-то — менее продуктивный, но более устойчивый к внешним воздействиям (Hanisak et al., 1990).

Говоря о продуктивности макрофитов, нельзя не упомянуть их способность выделять в среду и поглощать из среды растворённое органическое вещество (РОВ). По некоторым оценкам, полученным при исследовании макрофитов Чёрного и Баренцева морей, годовая экскреция РОВ зелёными водорослями достигает 23% от их годовой валовой продукции, бурыми — 39% и красными — 38%. Значения экскреции зависят от сезона (в тёплое время года она выше) и от скорости роста талломов разных видов (у быстро растущих экскреция интенсивнее). При разрушении талломов в конце вегетационного сезона в воду в виде РОВ поступает ещё до 30% их продукции, т. е. общее поступление растворённой органики за год может составлять до 70% валовой продукции макрофитов (Khailov, Burlakova, 1969). У высших растений солёных маршей (*Spartina alterniflora*) эти значения ниже: 5–10% от чистой продукции надземных частей растения (Turner, 1976). Другие исследователи приводят ещё более скромные цифры, однако в любом случае — огромная масса прибрежной растительности продуцирует весьма значительное количество РОВ. Так, беломорский *Fucus vesiculosus* выделяет в воду 0,5–1 г углеводов и простых фенолов на 1 кг сухой массы в сутки. При биомассе фукоидов на Восточном Мурмане до 20 кг/м² в воду ежесуточно выделяется до 2 г фенолов с квадратного метра (Камнев, 1989).

Макрофиты способны к органотрофии, т. е. поглощению РОВ из воды. Экспериментально показано, что, например, церамииум способен активно поглощать РОВ, меченое ¹⁴C, причём растущие апикальные части талломов поглощают его в 4 раза интенсивнее нижних частей. Возможно за счёт поглощения РОВ в некоторой степени компенсируются потери роста и продукции, возникающие из-за взаимного затенения в плотных зарослях (Хайлов и др., 1992).

Поскольку поглощающая способность оппортунистов выше, чем у других видов, то они и получают преимущество в эвтрофированной среде. Состав фитоценоза меняется по мере приближения к источнику загрязнения. Например, исследования трёхкилометрового участка в районе выхода сточных вод (Чёрное море) показали, что на наибольшем удалении от него доминирует бурая многолетняя *Cystoseira crinita* с небольшим количеством эпифитов; при приближении к источнику начинают появляться большие пятна *Ulva* и *Enteromorpha*, а на цистозире появляется всё большее количество эпифитов. У самого источника абсолютно доминирует энтероморфа. Т. е., по градиенту эвтрофикации снижается роль крупных многолетних видов, а численность мелких эфемеров и однолетников увеличивается (Празукин, 1989). В Балтийском море вытеснение сообществ *Fucus vesiculosus* сообществами нитчатых водорослей приобрело катастрофический характер в масштабах всего бассейна (Kangas et al., 1982; Kautsky et al., 1986; Eriksson et al., 2002 и многие другие). Общие закономерности процесса одинаковы везде: при эвтрофикации первыми из сообщества выпадают виды с минимальными значениями удельной площади поверхности, преимущество получают короткоживущие высокопродуктивные виды, общая площадь поверхности фитоценоза увеличивается (Миничева, 1996).

Повышенная трофность среды способна менять морфологию талломов и тех видов, которые изначально не приспособлены к высоким концентрациям биогенных элементов. Так, в конце 1980-х гг., когда эвтрофикация Чёрного моря приобрела глобальный характер, у Северокавказского побережья были обнаружены новые морфотипы прикреплённой *Phyllophora nervosa* — перистый (*morpha pennata*) и курчавый (*morpha crispa*) (рис. 3.51). От исходной *morpha nervosa* они отличались большим количеством пролификаций, за счёт которых площадь поверхности талломов сильно увеличивалась. Прролификации на «перистых» талломах были линейные, ланцетовидные или округлые. А на «курчавых» — сильно скрученные, очень тесно расположенные, из-за них таллом иногда приобретал почти цилиндрическую форму. Был прослежен полный переходный ряд от обычного таллома до курчавого через разную степень перистости, часто встречались «гибридные» талломы (рис. 3.52). В последние годы (с 1999 по 2007 г.) в этом районе не были обнаружены «курчавые» талломы, но «перистые» сохранились. Видимо, «курчавая» форма была ответом на повысившееся содержание биогенных элементов, а затем она исчезла, может

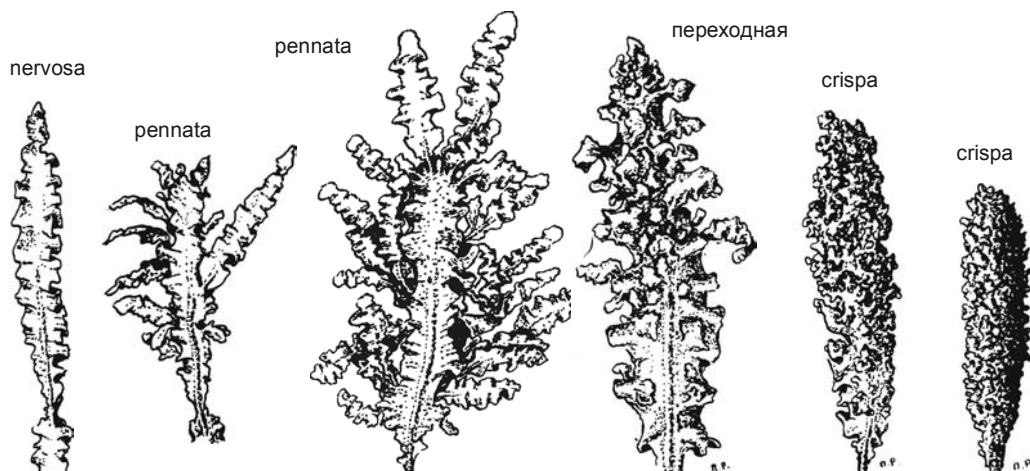


Рис. 3.51. Апикальные сегменты талломов филлофоры различных морфологических типов. Переходный ряд от *morpha nervosa* к *morpha crispa* в одном масштабе. Глубина до 1 м. По О.В. Максимовой, П.В. Рыбникову (1993).

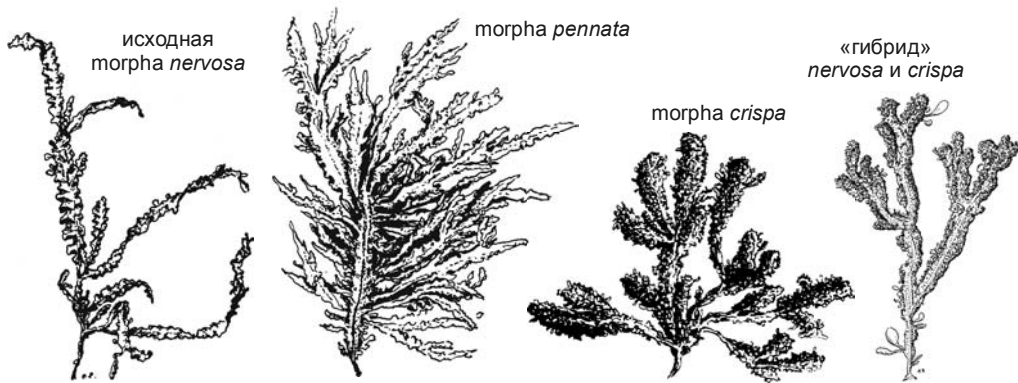


Рис. 3.52. Морфотипы прикреплённой *Phyllophora nervosa*. По О.В. Максимовой, П.В. Рыбникову (1993).

быть, из-за того, что её компактные талломы очень сильно обрастали мшанками, губками и прочим зооэпифитомом. А «перистая» филлофора оказалась более устойчивой; возможно, из-за интенсивного роста молодых пролификаций она более успешно сопротивлялась обрастанию.

Рифовые сообщества

Особенности рифовых сообществ

Слово «риф» обычно ассоциируется со словом «коралловый», хотя не все рифы — коралловые и не все кораллы образуют рифы. Коралловые рифы — одни из наиболее богатых (как в смысле числа видов, так и создаваемой продукции) сообществ Земли. Основу богатства коралловых рифов обеспечивают кораллы, имеющие симбиотические водоросли. Именно поэтому сообщества коралловых рифов рассмотрены в разделе автотрофных сообществ. С другой стороны, коралловые рифы можно рассматривать как сообщества фильтраторов эпифауны. В некоторых из них доминируют автотрофные виды, в других нет, но в их функционировании и эволюции много общих черт, поскольку рифовые сообщества эволюционно возникают из сообществ фильтраторов эпифауны. Это делает логичным рассмотрение в данном разделе всех рифовых сообществ, а не только тех, в которых высока доля фотосинтетиков.

Все виды, способные к доминированию в сообществах фильтраторов эпифауны, во взрослом состоянии мало- или вовсе неподвижны. Все фильтраторы в процессе своей жизнедеятельности продуцируют фекалии и псевдофекалии. В результате на дне накапливается ил и детрит. Накоплению мелких фракций также способствует снижение скорости движения воды в сообществах фильтраторов, особенно у грунта, подобно тому как скорость ветра падает в лесу. Это приводит к ухудшению условий существования фильтраторов, в пределе — к заносу их илом и смену сообщества фильтраторов эпифауны сообществом фильтраторов инфауны. Пример такого развития событий показан на рис. 3.53: постепенно накапливающийся ил погребает кораллы. Некоторые вершины их колоний ещё возвышаются над осадком на стадии сокращения поселений кораллов, на последней стадии накапливающийся осадок погребает и их.

Самые простые сообщества фильтраторов эпифауны — мидиевые банки. Мидии способны образовывать практически одновидовые сообщества со 100%-ным покрытием. В таких условиях оседание новых мидий возможно только на других мидий, но этому препятствует фильтрующая деятельность мидий, отфильтровывающих своих личинок и переводящих их в псевдофекалии. В результате мидиевые банки стареют. Поскольку мидии

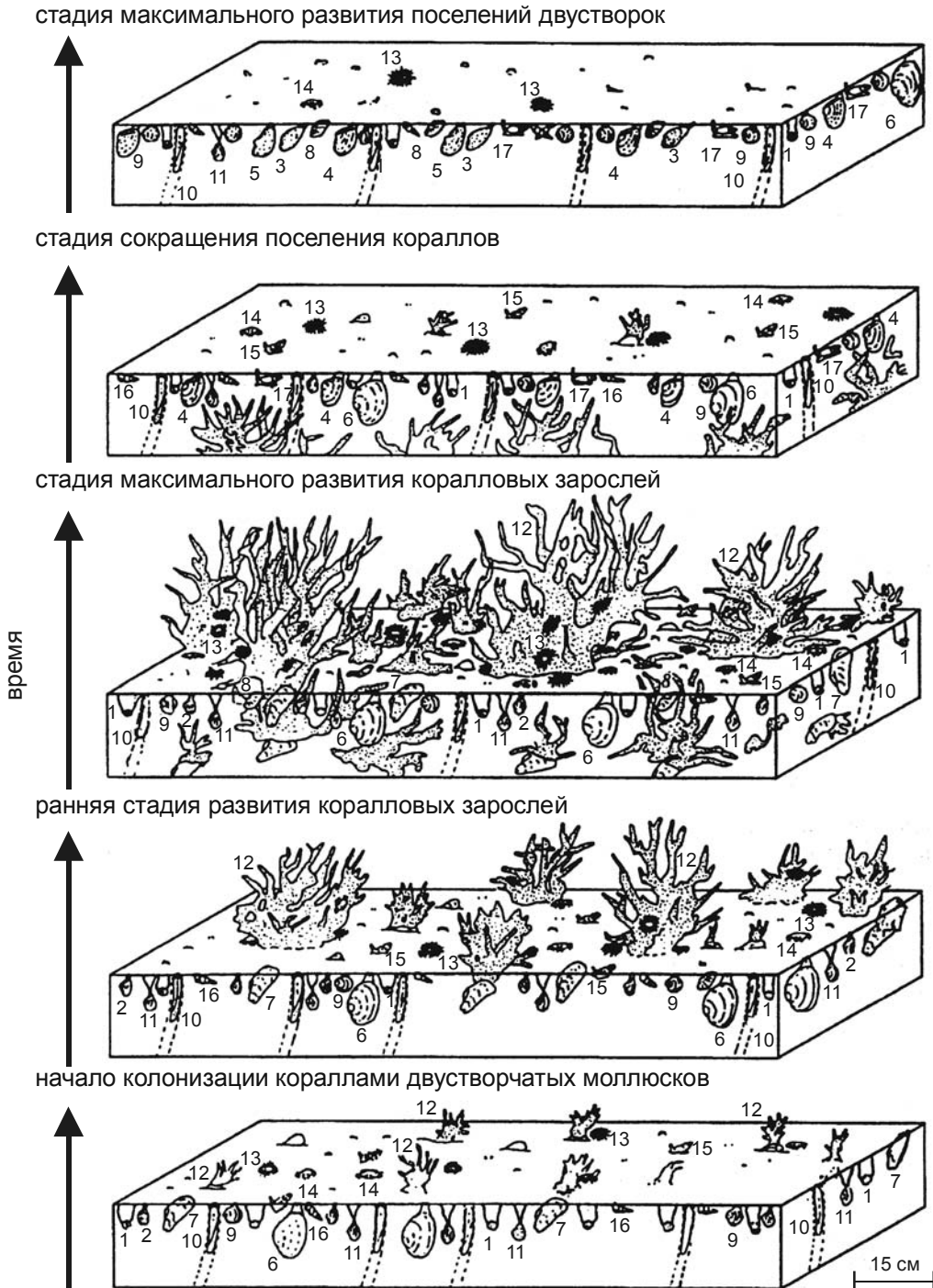


Рис. 3.53. Изменение состава сообществ при развитии поселений ветвистых кораллов на мелководье у атлантических берегов юга Северной Америки в плиоценовое время. По Bailey, Tedesco (1986) из Л.А. Невесской (1999: 330).

Таксоны: 1 — *Parvilucina*, 2 — *Caryocorbula*, 3 — *Macrocallista*, 4 — *Spisula*, 5 — *Crassatella*, 6 — *Mercenaria*, 7 — *Modiolus*, 8 — *Noetia*, 9 — *Cyclocardia*, 10 — *Ensis*, 11 — *Cumingia*, 12 — *Septastrea*, 13 — *Arbacia*, 14 — *Panopeus*, 15 — *Nassarius*, 16 — *Turritella*, 17 — *Olivella*.

прикрепляются к субстрату с помощью биссуса, после гибели моллюска створки отваливаются от субстрата. Поэтому мидии не способны к строительству трёхмерных рифов и в местах их доминирования со временем образуется заиленная ракушка, на которую прикрепляются моллюски. Примером такого сообщества является биоценоз мидиевого и фазеолинового илов Чёрного моря, но обычно мидиевые банки сменяют сообщества другого состава (Ошурков, 2000). Устрицы прирастают к субстрату нижней створкой, но верхняя, на которую прикрепляются другие фильтраторы, после смерти устрицы отваливается. Поэтому устричные банки способны только к медленному росту в высоту и фактически не превращаются в рифы.

Единственный способ уменьшить негативный эффект заиления — подъём фильтраторов над осаждающимися илом и детритом, т. е. над поверхностью грунта. Проще всего это достигается увеличением индивидуальных размеров (особей или колоний) и развитием приспособлений для подъёма организма над поверхностью грунта. По такому пути пошли фильтраторы эпифауны рыхлых грунтов, развитие сообществ которых началось ещё в кембрии. Однако такая жизненная форма чувствительна к подвижности осадков и труднозащитима от хищников. Подвижность осадков прямо пропорциональна интенсивности гидродинамики, что при прочих равных условиях равноценно скорости приноса пищи водой. Т. е. в наиболее кормных условиях фильтраторы эпифауны рыхлых грунтов оказываются в наихудших условиях в отношении размещения их на грунте.

Образование трёхмерных структур снижает чувствительность сообществ фильтраторов эпифауны к заилению — неперемому побочному эффекту фильтрации. Поэтому неудивительно, что такие сообщества появились уже в раннем кембрии. Для нерифовых сообществ в англоязычной литературе есть даже специальный термин: *level-bottom community* — сообщества, не возвышающиеся над поверхностью грунта.

Строители настоящих рифов — это или колониальные организмы, или организмы, образующие скопления. Колониальными являются многие кишечнополостные, губки, мшанки и вымершие строматопороидеи. Рифовые скопления способны образовывать известковые водоросли (см. выше), губки, брюхоногие моллюски (*Vermetidae*, *Turritellidae* (род *Vermicularia*) и *Siliquariidae*), полихеты с известковыми (*Serpulidae*) или песчаными

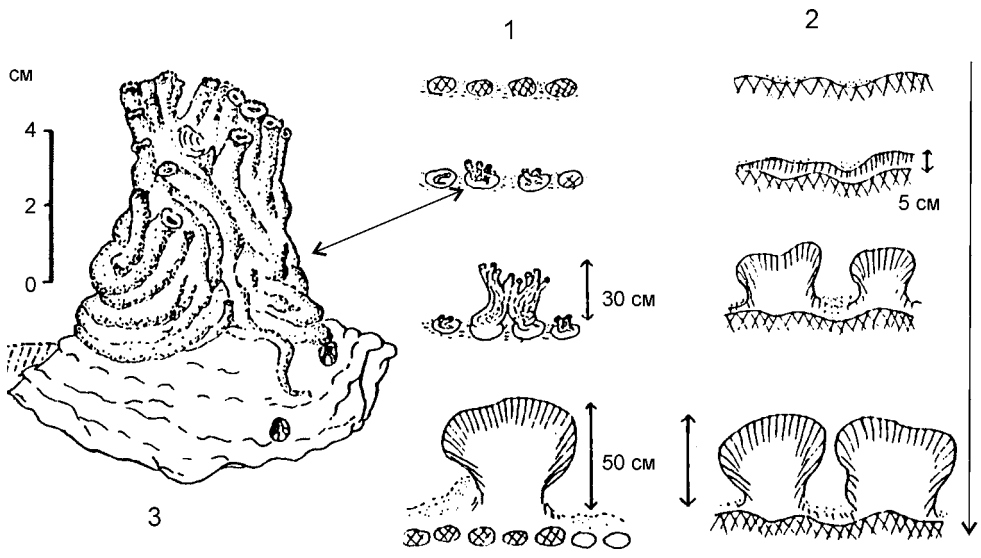


Рис. 3.54. Рост сабелляриевых рифов на разных субстратах и строение отдельных колоний. По Les recifs... (1988).

(Sabellariidae: *Sabellaria*, *Phragmatopoma*) (рис. 3.54) трубками, усонogie раки (*Chirona evermanni*). Они создают прочный каркас (обычно известковый), скорость формирования которого превышает скорость осадконакопления. Эта способность и делает возможным образование рифов.

Рифы, образованные разными организмами, распределяются закономерно. На рис. 3.55 показано распределение рифов у берегов Флориды. Риф *Oculina* образован *Oculina varicosa* и располагается на глубине 70–100 м. Этот вид кораллов — один из немногих, способных нормально

жить как с эндосимбионтами, так и без них (Curtis, Stanley, 1981). Рифы Sabellariidae образованы вдоль восточного побережья Флориды *Sabellaria vulgaris* севернее и *Phragmatopoma caudata* южнее, а вдоль западного побережья — *S. floridensis*. Длина рифа *Ph. caudata* — около 300 км, высота до 1 м. Vermetidae, образовавшие рифы у юго-западных берегов Флориды, по-видимому, вымерли в данном месте в конце XIX в., но образованный ими риф до сих пор вполне отчётлив (Perry, 1992). На Бермудских островах рифы Serpulidae и Vermetidae даже образуют атоллы.

Обычно говоря о коралловых рифах, подразумевают коралловые рифы тропических мелководий. Коралловый риф в наиболее привычном понимании представляет собой противостоящую прибою известковую конструкцию на мелководных платформах тропических морей. Толщина кораллового известняка по результатам бурения может достигать 2 км и более.

Коралловые рифы представляют собой одно из наиболее сложных и продуктивных сообществ не только Мирового океана, но и Земли в целом. При этом коралловые рифы существуют в казалось бы бесплодных местах. Мелководные коралловые рифы омывают воды с содержанием биогенов в следовых количествах: содержание PO_4-P в среднем составляет 0,1–0,4 мкг ат./л, что примерно соответствует уровню лимитирования роста для фитопланктона (0,2 мкг ат./л), а азот в значительной степени фиксируется в пределах рифа. Коралловые рифы расположены в водах с различным уровнем продуктивности и содержания биогенов. Однако концентрация биогенов внутри мелководных рифов мало зависит от их концентрации вне рифа (Smith, 1985, цит. по: Сорокин, 1990). Это свидетельствует о том, что экосистема рифа сама регулирует концентрацию биогенов в воде внутри рифа. В значительной степени биогены сообщество коралловых рифов получает из растворённого органического вещества, причём из наиболее стойких органических веществ: гуминовых кислот и лигнинов — тех, которые придают коричневую окраску воде наших болот. Имеются данные, что эти вещества разрушаются только на коралловых рифах, т. е. такие биогены недоступны для прочих сообществ. Происходит это окисление на поверхностях раздела фаз (пористый известковый субстрат и песок) (Сорокин, 1990). Способность усваивать биогены из недоступных другим сообществам источников и эффективно их удерживать внутри сообщества приводит к тому, что биологическая продукция коралловых рифов на два порядка выше, чем в окружающей пелагиали. Как минимум, на поря-

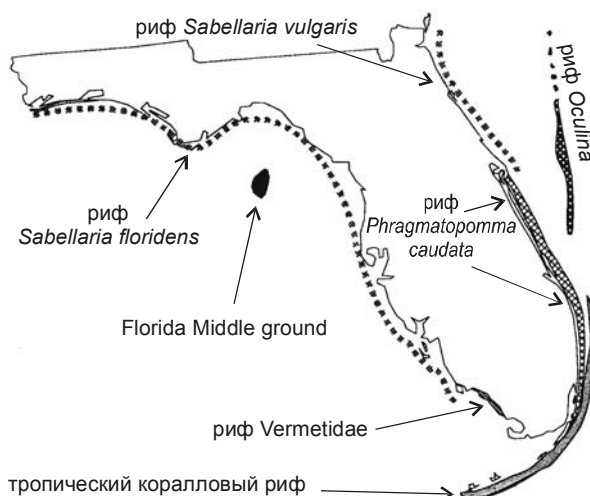


Рис. 3.55. Распределение рифов у берегов Флориды. По Perry (1992).

док активнее и бактериальная микрофлора. Общую площадь мелководных коралловых рифов оценивают в 0,2% от площади Мирового океана (Клеурас, 1997), из которых 30% к настоящему времени уже сильно повреждены, ещё 30% находятся в угрожающем состоянии.

Это тем более печально, что коралловые рифы — одни из основных сообществ Земли, связывающие углекислый газ: скорость роста рифа до 150 мм/год, в год все мелководные рифы связывают 2,5 млрд. т карбонатов (Сорокин, 1990), что в пересчёте на углекислый газ даёт 1,1 млрд. т. Именно их с полным основанием можно назвать «лёгкими планеты», а не леса, как это часто утверждают в популярной литературе и даже, как это ни грустно, в вузовских учебниках. В самом деле, функцией лёгких является газообмен, т. е. удаление углекислого газа и поставка кислорода. Данные процессы связаны простым балансовым уравнением фотосинтеза, из которого следует, что одновременно с выделением кислорода должен связываться углерод, т. е. происходить явственное накопление веществ, содержащих углерод. В лесах весь поглощённый углекислый газ сохраняется в виде тел организмов, да в виде незначительного количества гумуса (практически отсутствующего во влажных тропических лесах). Поскольку накопления связанного углерода ни в какой форме не происходит, неизбежен вывод о том, что суммарно лесные сообщества имеют нулевой баланс: сколько они углекислого газа поглощают, столько его тут же и выделяют. Следовательно: сколько они кислорода выделяют, столько его тут же и поглощают. Итак — леса ни в коей мере не являются лёгкими планеты. В коралловых же рифах ситуация иная: они связывают углекислый газ в виде карбонатов, из которых образуют многокилометровые толщи известняков и грунтов, содержащих известковый песок и гальку. Конечно, коралловые рифы остаются не единственными лёгкими планеты. Лёгкими можно считать также болота (CO_2 связывается в торфе), озёра (CO_2 связывается в сапропеле или иных озёрных отложениях), сообщества рыхлых, особенно заиленных грунтов (CO_2 связывается как органическое вещество осадков, а также в известковых скелетных элементах моллюсков, усоногих раков, фораминифер, полихет и др.), степные экосистемы (CO_2 связывается в мощном слое гумуса).

«Доля лесов в пополнении кислородного баланса планеты... более 60%» (Букштынов и др., 1981: 9–10).

«Массивы [лесов] влажных тропиков представляют собой мощный генератор кислорода. Это — лёгкие Земли» (Второв, Дроздов, 2001: 112).

Высокая продуктивность коралловых рифов влияет и на прилегающие экосистемы. Непременной особенностью коралловых (как и любых других) рифов является шлейф детрита, сносимого с рифа, обогащающего донные сообщества. Рифогенные осадки у атоллов Тихого океана прослеживаются до глубин в 3 км (Петелин, 1973). Кроме того, сезонные шторма выносят за пределы рифа много легкодоступной пищи. Это вызывает сезонные миграции nekтона, связанные с данными периодическими событиями. Например, осенние шторма у северо-западного побережья Австралии вызывают миграции к коралловым рифам этого района планктоноядных рыб (сардин, китовых акул) и питающихся ими акул, тунцов и усатых китов.

Экосистемы коралловых рифов не только высокопродуктивны, но и хорошо сбалансированы. Именно это позволяет им существовать в казалось бы бесплодных районах. Высокая сбалансированность обеспечивается большим таксономическим разнообразием экосистем коралловых рифов. Они не только одни из наиболее продуктивных сообществ Земли, но и наиболее богатые видами. Они обеспечивают существенную часть биоразнообразия морской биоты. Если бы коралловые рифы на Земле внезапно исчезли, то это бы привело к исчезновению до четверти, а, возможно, и более видов морской биоты. Чистый

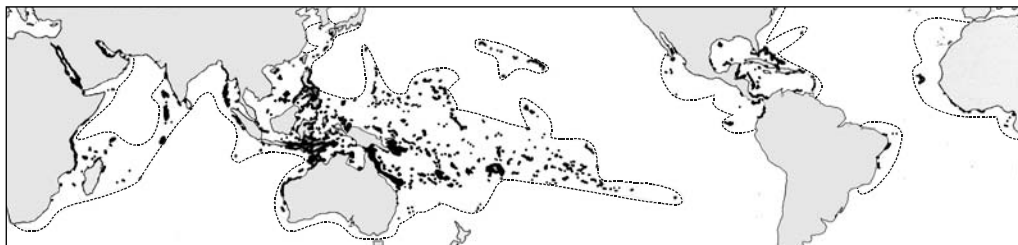


Рис. 3.56. Распространение мелководных коралловых рифов. По Vernon (2000).

доход от эксплуатации экосистем коралловых рифов оценивают в настоящее время в \$30 миллиардов в год.

Основу кораллового рифа, его скелет, образуют кораллы. Современные рифообразующие кораллы относят примерно к 800 видам 110 родов. Большая часть — мадрепоровые кораллы. Таковы колониальные формы с мелкими полипами (размер одного полипа от долей мм до 1–2 см), а колонии прирастают к твёрдому субстрату. Лишь мадрепоровые кораллы *Fungiidae* одиночные, свободнолежащие на рыхлых грунтах; размер их в поперечнике от 5 до 35 см и более, но *Fungiidae* не являются рифообразующими. Форма колоний рифообразующих кораллов видоспецифична и очень разнообразна: от массивных до весьма ажурных ветвящихся. Распределение колоний разной формы обусловлено в первую очередь гидрологией: виды с массивными колониями живут на мелководьях внешней части рифа, где колонии других форм быстро бы разрушились из-за действия прилива. Несмотря на пестроту и мозаичность распределения кораллов на рифе, основу сообщества образуют не более 10–15 видов мадрепоровых кораллов и 1–2 вида гидрокораллов. Первоначально рифообразующие кораллы называли герматипными (т. е. образующими биогермы — биогенные карбонатные постройки). Поскольку все мелководные рифообразующие кораллы содержат симбиотические зооксантеллы, данный термин стал применяться к кораллам с зооксантеллами. Это привело к некоторой путанице, поскольку такие свойства не жёстко связаны. Т. е. помимо рифообразующих кораллов с зооксантеллами, есть рифообразующие кораллы без зооксантелл, кораллы с зооксантеллами, не образующие рифы, и кораллы без зооксантелл, не образующие рифы. Ниже под герматипными кораллами будут подразумеваться, как это наиболее распространено в литературе, мелководные рифообразующие кораллы с симбиотическими зооксантеллами.

Мелководные коралловые рифы встречаются исключительно в водах, солёность которых не опускается ниже 30–31‰. В приустьевых районах, где сказывается опресняющее действие рек, коралловые рифы угнетены или вовсе отсутствуют. Так, около устья Амазонки из-за её распресняющего действия коралловые рифы отсутствуют на протяжении почти 4 тыс. км (рис. 3.56, 3.60).

До сих пор часто встречается мнение о том, что распространение герматипных кораллов в высокие широты ограничивает температура воды. Карта, на которой проведена поверхностная изотерма в 20°C и показано расположение коралловых рифов, имеется чуть ли не в каждой популярной книге о море. Наумов с соавторами (1985) даже указывает, что температура в местах образования коралловых рифов не опускается ниже 20,5°C, хотя герматипные кораллы способны существовать и при 18°C, но при этой температуре у них невозможен половой процесс (а, следовательно, и образование новых колоний), и рост сильно замедлен. В действительности, как указывает J.E.P. Veron (1995), это не совсем так. Так, из герматипных кораллов, обитающих у берегов Японии, 48% способны выносить 14,1°C, 22,5% — 10,4°C, а отдельные виды, например, *Oulastrea crispata* и 0°C. *Acropora hyacinthus* около Японии является доминирующим видом в районах с минимальной среднемесячной температурой 15,3°C, и смертность данного вида не возросла в 1980

г., когда температура упала до 13,7°C (Misaki, 1984, 1985). И, хотя распространение коралловых рифов и видов кораллов, образующих эти рифы, является не одним и тем же (последнее гораздо шире), очевидно, что температура здесь прямо не влияет. Альтернативная гипотеза, которая находится в большем соответствии с имеющимися данными, объясняет положение границы распространения мелководных коралловых рифов в высоких широтах при низкой температуре взаимодействием их сообществ с сообществами макрофитов, в первую очередь бурых водорослей.

По направлению к высоким широтам происходит снижение числа видов герматипных кораллов. Какие-либо виды, специфические для сравнительно высокоширотных рифов, замещающие тропические, отсутствуют. Высокоширотные рифы образованы малым числом видов, случайно отобранных из небольшого числа эврибионтных видов с очень широким распространением. Сравнение видового состава отдельных районов разными индексами показывает сильное отличие периферических районов, что отражает случайный характер видового состава и малое число обитающих в сравниваемых районах видов. С биогеографической точки зрения такие районы не заслуживают выделения в самостоятельные регионы.

Герматипные кораллы всегда поселяются в местах, куда падает прямой солнечный свет. Существенной особенностью приэкваториальной области (где живут герматипные кораллы) является то, что солнце круглый год движется почти по одной траектории. В результате кораллы всегда находятся практически в одинаковых условиях. Несмотря на то, что вода в тропиках очень прозрачна, герматипные кораллы не встречаются глубже 80–100 м, а наибольшее их разнообразие наблюдается до глубины 15–25 м.

После образования скелета происходит заполнение пустот, превращение кораллового рифа в монолит. На этой стадии ведущая роль переходит к известковым водорослям, преимущественно красным (*Corallinaceae*, рода *Porolithon* и *Lithotamnion*), а также зелёным (*Caulerpaceae*, род *Halimeda*). Велико значение и других организмов с известковыми образованиями: фораминифер, губок, моллюсков (*Tridacninae*, *Vermetidae*), полихет. Скорость образования известки у водорослей гораздо выше, чем у кораллов. Именно они образуют основную массу карбонатной породы рифа. Живые кораллы имеют проективное покрытие не более 30–50% даже в зоне их активного роста, а часто <5%.

На небольших глубинах ресурсов пищи и света достаточно для всех герматипных кораллов, поэтому по этим факторам специализации нет. Она идёт по доступности субстрата, устойчивости к физическому стрессу (прибойность, мутность воды и т. п.) и выеданию, а также по стадиям сукцессии.

Географическое распространение склерактиний и коралловых рифов характеризуют следующие особенности:

— По числу видов (рис. 3.57) резко выделяется Индо-Малайский центр видового разнообразия. Число обитающих здесь видов на порядок больше, чем в Карибском регионе и Атлантике вообще. Число видов в Карибском регионе примерно равно таковому в наименее разнообразных районах Индо-Пацифики.

— Разнообразие семейств (рис. 3.58) в Карибском и Индо-Пацифическом регионах одинаково, Индо-Малайский центр разнообразия не выражен. По-видимому, это объяснимо циркумтропическим распространением семейств склерактиний в эоцене и миоцене.

— На всех таксономических уровнях происходит отчётливое уменьшение разнообразия от низких к высоким широтам.

— Как число видов, так и семейств у восточных берегов Тихого и Атлантического океанов гораздо меньше, чем у западных.

Судя по отсутствию отличий на уровне семейств, атлантическая фауна склерактиний ранее могла быть столь же разнообразной, как и Индо-Пацифическая, но сейчас, по-видимому, из-за эпизодических вымираний, она стала гораздо беднее.

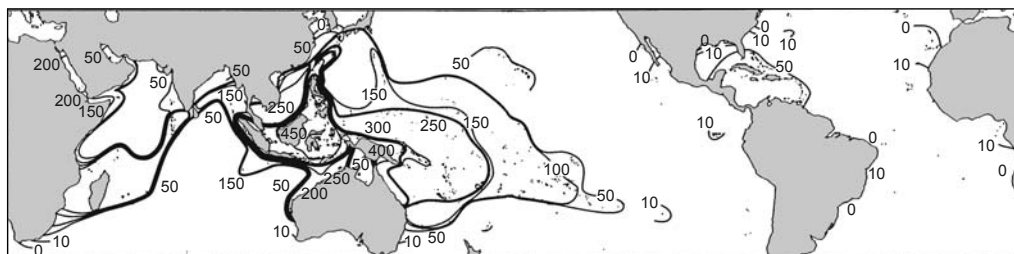


Рис. 3.57. Число видов мелководных рифообразующих кораллов в разных районах. По Vernon (2000).

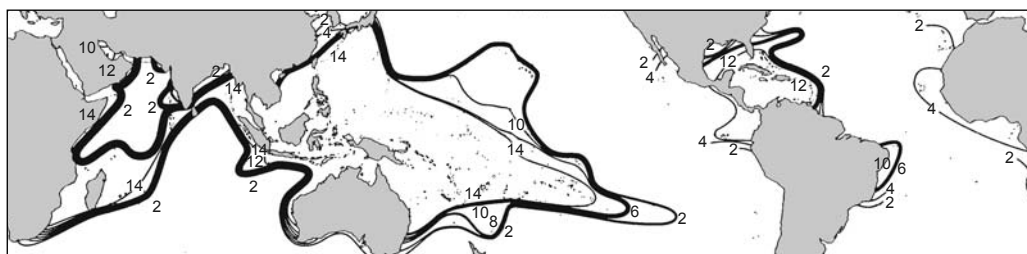


Рис. 3.58. Число семейств мелководных рифообразующих кораллов в разных районах. По Vernon (2000).

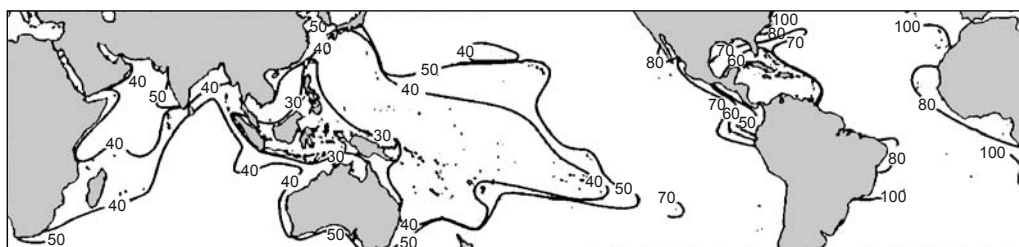


Рис. 3.59. Средний возраст ныне живущих родов мелководных рифообразующих Scleractinia (млн. лет) в разных районах.

Максимальный возраст рода был условно принят за 100 млн. лет, минимальный — 25 млн. лет. По Vernon (2000).

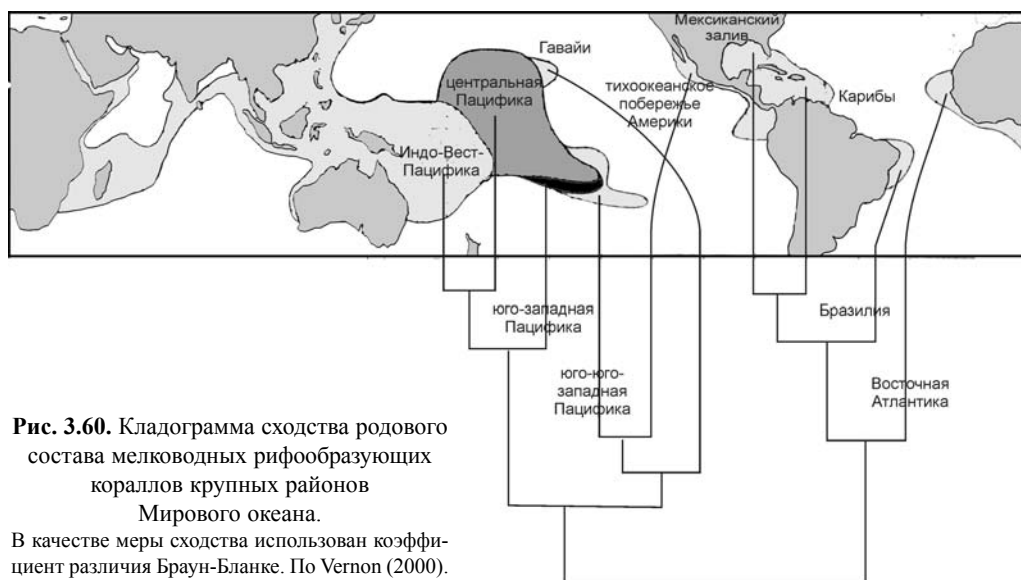


Рис. 3.60. Кладогрмма сходства родового состава мелководных рифообразующих кораллов крупных районов Мирового океана.

В качестве меры сходства использован коэффициент различия Браун-Бланке. По Vernon (2000).

Таблица 3.2. Сравнение коралловых рифов Индо-Пацифики и Атлантики. По Наумову и др. (1985).

	Индо-Пацифика	Атлантика
число видов рифообразующих кораллов	≈500	51
число родов рифообразующих кораллов	80	31
общие 6 родов и, возможно, 1 вид		
второе место по значимости из Coelenterata	Alcionaria	Gorgonaria
Tubiporida	иногда доминируют	отсутствуют
число видов коралловых рыб	2200	600
число видов моллюсков	≈5000	≈1200
общее число видов, связанных с сообществами мелководных коралловых рифов	≈125000	≈25000

Коралловые рифы Атлантики и Индо-Пацифики отличаются не только числом видов, но и таксономическим составом как самих склерактиний (рис. 3.60), так и сопутствующей биоты (табл. 3.2).

Предложено несколько объяснений высокого видового разнообразия Индо-Малайского архипелага и смежных районов:

— J. Briggs (1974, 1992, 1995) предположил, что этот район — центр современного происхождения новых видов, которые постепенно распространяются из него. Подтверждением такого предположения является увеличение среднего возраста родов кораллов по мере удаления от Индо-Вест Пацифики (рис. 3.59).

— M.E.J. Wilson, B.R. Rosen (1998) изучили палеонтологические данные по мелководным рифообразующим кораллам и не нашли свидетельств наличия массовых коралловых рифов в этом районе до раннего миоцена (примерно 21 млн. лет назад). Из чего они сделали вывод о том, что здесь нет и не было центра происхождения (Непонятно, почему они не допускают возможности возникновения центра происхождения позже, более того коралловые рифы современный облик на Земле приобрели лишь в плиоцене – миоцене. В олигоцене же рифы образовывали также кораллиновые и зелёные водоросли, мшанки и

некоторые фораминиферы, двустворки и гастроподы. Роль склерактиний в построении рифов и их видовое разнообразие были сравнительно невелики. Причиной же современного высокого таксономического разнообразия этого региона они видят в том, что после сближения Австралии и Азии в данном районе образовалось большое количество в разной степени изолированных мелководных участков, степень изоляции которых к тому же сильно менялась во время оледенений. Это привело к возникновению большого числа новых таксонов в таких изолированных участках.

— J.F. Crame (1997) считает, что большее разнообразие тропических таксонов является не специфической особенностью самих тропических таксонов, а объясняется длительностью их существования, благодаря чему они имели больше времени для образования новых таксонов.

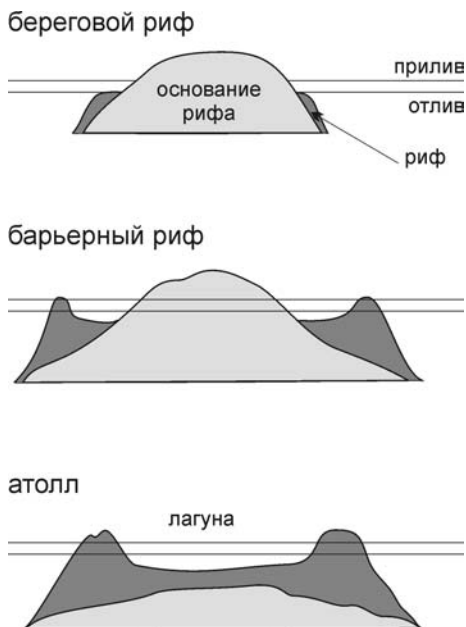
**Рис. 3.61.** Типы коралловых рифов.



Рис. 3.62. Относительные размеры атоллов.

— P. Jokiel и F.J. Martinelli (1992) построили математическую модель линий равномерно распределённых островов, помещённых в поверхностные течения, сходные с современными. Такая модель дала результат увеличения числа таксонов с востока на запад, т. е. тот же, что наблюдается сейчас.

— R.F.G. Ormond и С.М. Roberts (1997) дополнили этот метод, учтя площадь доступную для образования рифов, и нашли, что только эти два фактора объясняют до 90% наблюдаемой долготной изменчивости таксономического разнообразия.

Строение рифа определяет, в первую очередь, дифференциальный рост кораллов (рис. 3.61). Разрушение рифа в результате действия биотических (непосредственное выедание кораллов, разрушение скелета сверлильщиками) и абиотических (волновое воздействие) также вносит некоторый, но всё же неопределяющий вклад. Различают три типа коралловых рифов: береговой, барьерный и атолл.

Береговой риф формируется на скальных плато небольших островов, лишённых заметного терригенного стока и неподверженных тектоническому опусканию. Характерная черта — отсутствие лагуны. Береговые рифы обычно невелики, но самый крупный береговой риф: береговой риф Красного моря, — достигает в длину 4 тыс. км.

Атоллы развиваются на вершинах подводных гор. Кольцевая их форма обусловлена появлением в центре рифа лагуны, когда:

— размеры рифа настолько велики, что в наиболее удалённых от открытого океана местах условия обитания кораллов ухудшаются из-за снижения турбулентности воды, в этих местах и образуется лагуна.

— снижение интенсивности водообмена приводит не только к снижению турбулентности, но и к распреснению лагуны дождями, что дополнительно способствует её росту.

— в результате геологических процессов опускается основание рифа. Опускание компенсируется ростом кораллов, но растут они не везде с одинаковой скоростью, а преимущественно по наружному краю (где условия их обитания оптимальны).

Самые крупные атоллы — Сувадива (Мальдивские о-ва, Индийский океан) и Кваджалейн, или Меньшикова (Маршалловы о-ва, Тихий океан). Лагуна атолла Меньшикова имеет 120 км в длину и до 30 км в ширину (рис. 3.62).

Отличительная особенность барьерного рифа — прибрежная лагуна. Это пространство, где присутствует открытая вода между рифом и берегом. Кораллы здесь не растут. Лагуны барьерных рифов образуются в тех же случаях, что и лагуны атоллов, а также когда имеется терригенный сток, угнетающий рост кораллов.

Наиболее крупные коралловые постройки принадлежат к барьерным рифам. Крупнейший барьерный риф (Большой Барьерный) расположен вдоль восточного побережья Австралии. Его протяжённость около 2000 км, ширина — от 15 до 300 км, а площадь — более 300 тыс. км². Для сравнения: расстояние между Москвой и Чёрным морем почти в 2 раза меньше его длины, а площадь Московской области в 5 раз меньше.

Деление на перечисленные выше типы — довольно абстрактно. Реальные рифы обычно совмещают разные типы. Так Большой Барьерный риф в действительности является сложной системой из более чем 2500 отдельных рифов, лагун, каналов и островов.

Как уже говорилось, герматипные кораллы в значительной степени существуют за счёт симбиотических водорослей. Эти водоросли принадлежат к разным семействам и даже классам, более того, имеются данные о возможности замены одного вида эндосимбионтов на другой у одной и той же колонии (неопубликованные данные Rowan и Knowlton, цит. по: Veron, 1995: 95). Кораллы с крупными полипами могут существовать исключительно за счёт хищного питания. Но большая часть кораллов в тени погибает за несколько месяцев. Только единичные виды герматипных кораллов способны факультативно существовать без симбиотических водорослей. Органическое вещество, синтезируемое симбионтами кораллов, потребляют кораллы. Развитие симбиоза с водорослями позволяет герматипным кораллам (как и другим группам с аналогичным симбиозом, существующим как в прошлом, так и в настоящем) строить рифы и быть эдификаторами климаксных сообществ тропиков. Но и плата за это довольно велика:

— Герматипные кораллы способны обитать только на глубинах, где возможен достаточно эффективный фотосинтез.

— Сообщества коралловых рифов вступают в конкурентные взаимоотношения с сообществами макроводорослей, что ограничивает их распространение в высокие широты.

— В результате различных воздействий, возможно стрессового характера, герматипные кораллы способны утрачивать симбиотические водоросли. Это явление получило название «bleaching» — побеление (потерявшие симбиотические водоросли кораллы обесцвечиваются, белеют). Возможная адаптивная роль побеления — замена одного симбиотического вида водорослей на другой. Однако, поскольку без симбионтов герматипные кораллы существовать не могут, данная операция весьма рискованная. Существуют даже теории, объясняющие массовые вымирания склерактиний и других рифообразующих таксонов с симбиотическими водорослями разрушением симбиоза. Вне всяких сомнений, симбиоз с водорослями возникал и утрачивался неоднократно и независимо как у склерактиний, так и у других таксонов (рудисты, тридакны и т. п.). Однако, слишком мало известно пока и о самом симбиозе, и о том, как и почему он возникает и исчезает, о происходящих при этом перестройках биохимии животных и растений.

Сообщество кораллового рифа потребляет энергию, синтезированную не только и, может быть, не столько герматипными кораллами, сколько другими фотосинтетиками сообщества. В первую очередь — это не макрофиты и не известковые водоросли, о которых так много говорилось выше, а микрофиты, обрастающие обломки кораллов и интерстициальные формы. Количество эпифитона столь велико, что содержание органического углерода в обломках то же, что и в живых кораллах. Величина фотосинтеза также одного порядка на единицу площади. Но всё же без склерактиний существование экосистем коралловых рифов было бы невозможным, они являются эдификаторами рифовых сообществ.

Более подробно с биологией мелководных коралловых рифов можно ознакомиться по книгам Д.В. Наумова с соавт. (1985), Ю.И. Сорокина (1990) и J.E.P. Veron (1995).

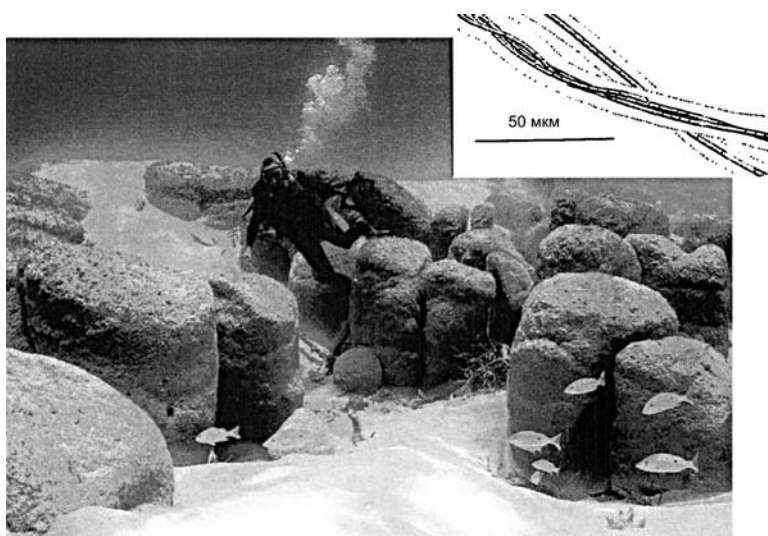


Рис. 3.63 Современные строматолиты. Общий вид и микроскопическое строение. По Littler, Littler (2001).

Возникновение и эволюция рифовых сообществ

История* рифовых сообществ весьма хорошо изучена благодаря тому, что поры рифовых построек — одно из основных местонахождений нефти. Биогенные известковые постройки, аналогичные современным коралловым рифам, известны с докембрия. В то время их образовывали прокариоты. Создаваемые ими постройки (строматолиты) имели толщину до 30 м и длину до нескольких сотен метров. В современных морях строматолиты в конце XX века были найдены у Багамских островов (рис. 3.63). В раннем кембрии (до позд-

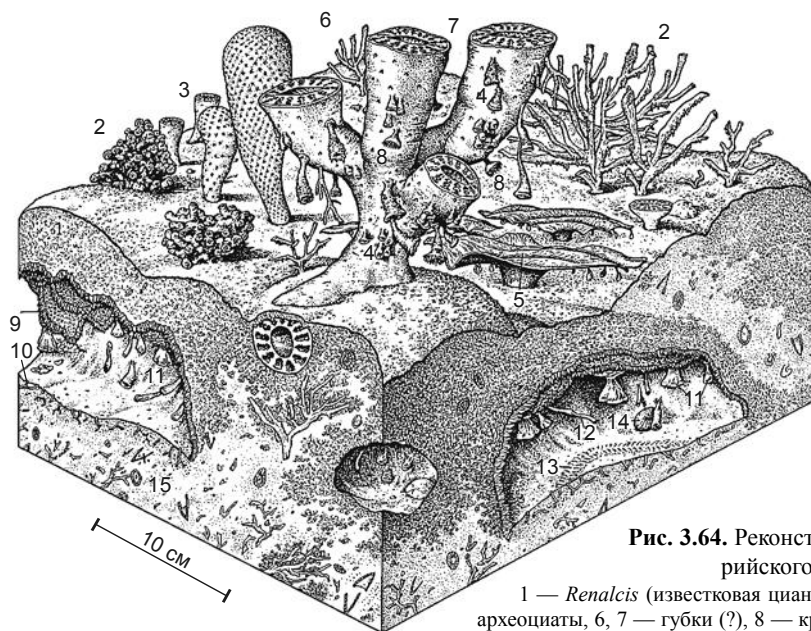


Рис. 3.64. Реконструкция нижнекембрийского рифа.

1 — *Renalcis* (известковая цианобактерия), 2, 3, 4, 5 — археоциаты, 6, 7 — губки (?), 8 — криптические кораллоподобные организмы; 9 — начинающийся формироваться волокнистый цементирующий осадок внутри пустот; 10 — ходы в грунте грунтоедов; 11 — криптические археоциаты и кораллоподобные организмы; 12 — трубки неясного происхождения; 13 — следы трилобита; 14 — ботриидиды; 15 — осадок с остатками скелетов. По Wood (1998).

* Геохронологическая шкала дана в Главе 1.

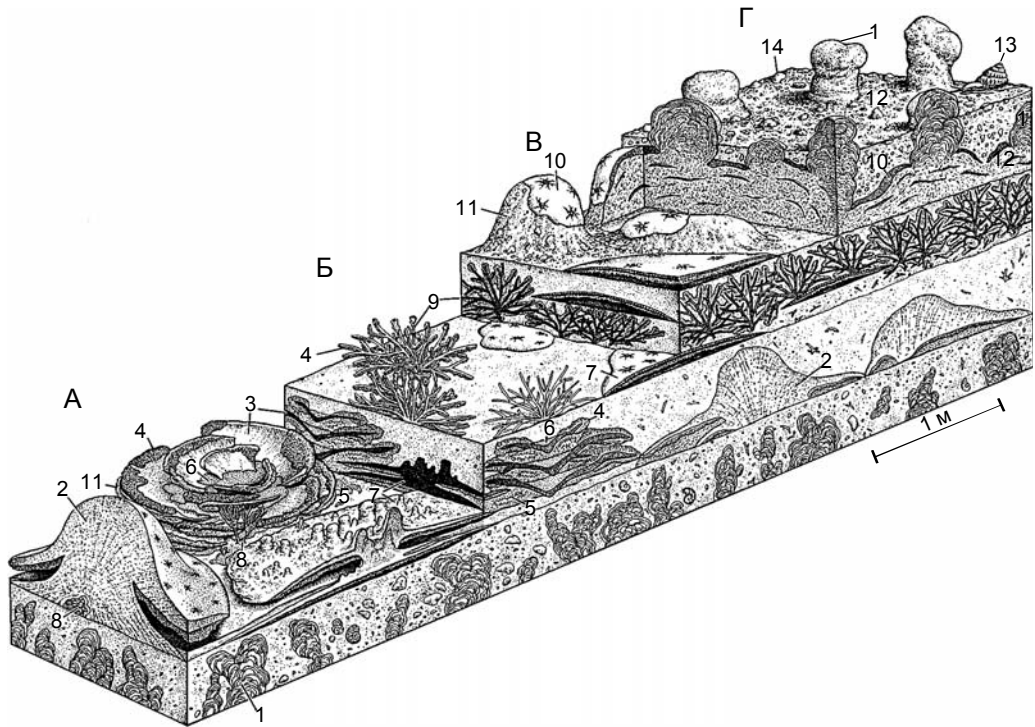


Рис. 3.65. Реконструкция позднедевонского рифа (360 млн. лет назад).

В осадках рифа можно выявить отчётливые стадии, связанные с уменьшением глубины. Эти стадии интерпретируют как четыре сообщества, сменяющих друг друга: А — начальная стадия карбонатного осадкообразования, возможно инициированная увеличением глубины; для неё характерны колонии больших строматопорид на неподвижном грубообломочном осадке: купольных (*Actinostroma* sp.), завитых листовидных (?*Actinostroma* sp.) и плоско-столбчатых. Эти строматопориды сильно изъедены *Renalcis* и мелкими организмами, особенно под поверхностью грунта. Б — следующая зона, характеризующаяся зарослями ветвистых строматопорид (*Stachyodes* sp.), и тонкими, пластинчатыми строматопоридами, возвышающимися над осадком. В — зона экстенсивного роста больших холмов микробялитов, которые источены строматопоридами (?*Clathrocoilon spissa*). Г — столбчатые головы строматолитов, развивающиеся на крупнопесчаном мелководье, с пятнами больших онколитов (вероятно образованных микробянтами) и большими гастроподами.

1 — строматолиты; 2 — купольная (domal) строматопорида (*Actinostroma*); 3 — inferred завитые листовидные строматопориды (?*Actinostroma* sp.); 4 — известковые цианобактерии (*Renalcis*); 5 — волокнистый цементирующий осадок; 6 — geopetal sediment infill; 7 — пластинчатые строматопориды; 8 — морские лилии; 9 — ветвистые строматопориды (*Stachyodes* sp.); 10 — инкрустирующие строматопориды (?*Clathrocoilon spissa*); 11 — микробялиты; 12 — грубообломочный осадок; 13 — гастроподы; 14 — онколиты. Canning Basin, западная Австралия. По Wood (1998).

него кембрия) появляются рифы, впервые образованные скелетами многоклеточных организмов — археоциатами — вымершим таксоном, сходным или принадлежащим к губкам (рис. 3.64). Затем до среднего ордовика рифы отсутствовали.

Второй раз рифовые сообщества многоклеточных возникли в середине ордовика и существовали до силура — среднего девона. В период максимального развития рифы строили губки, кораллы (представленные ныне вымершими таксонами: табулятами, ругозами и геликоидеями), мшанки, цистоидеи (вымерший таксон иглокожих) и некоторые другие, ныне вымершие таксоны (рис. 3.65). Первые кишечнополостные с известковым скелетом (Tabulata) появились в ордовике. Затем возникает вторая группа кишечнополостных с известковым скелетом — ругозы. С появлением ругоз рифовые постройки достигли современных размеров: площадь — сотен квадратных километров, толщина — 1,5 км.

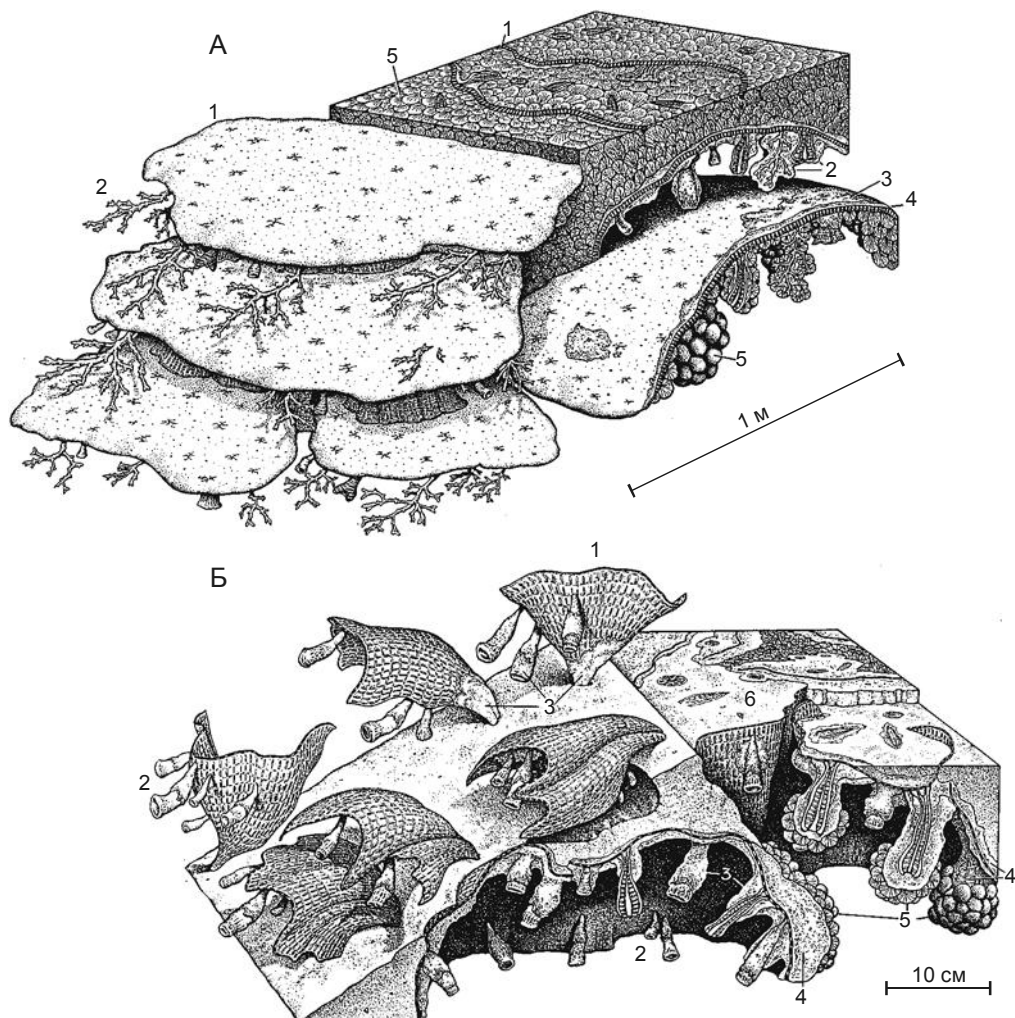


Рис. 3. 66. Реконструкция рифов поздней перми (260 млн. лет назад).

А. 1, 2 — губки (1 — *Gigantospongia discoforma*); 3 — инкрустирующая водоросль *Archaeolithoporella*; 4 — отложения микробиев; 5 — ботриодные выросты (в форме мешочков с узкой шейкой) неясного происхождения. Б. 1 — мшанки (*Polypora* sp.; *Goniopora* sp.); 2 — губки; 3 — инкрустирующая водоросль *Archaeolithoporella*; 4 — отложения микробиев; 5 — ботриодные выросты; 6 — осадок. The Capitan Reef, Техас и Нью-Мексико. По Wood (1998).

В раннем карбоне вновь возникли органогенные постройки. Однако, в целом, в позднем палеозое отсутствовали организмы с быстрым ростом, способные создать каркас рифа. Поэтому позднепалеозойские органогенные постройки являлись скорее холмами, чем рифами (рис. 3.66). В их постройке основную роль играли известковые водоросли, а роль животных была подчинённой.

Фактически третий период существования биогенных рифов начался со среднего триаса. До этого, в раннем триасе, рифовые постройки, по-видимому, отсутствовали. Сначала основную роль в образовании рифов играли водоросли и губки, реже полихеты с известковыми трубками и известковые мшанки, но в середине триаса возникли склерактинии, вероятно из ругоз, утративших ранее известковый скелет, из-за чего их остатки не сохранились. В триасе они вновь приобрели способность к его постройке (Келлер, Космы-

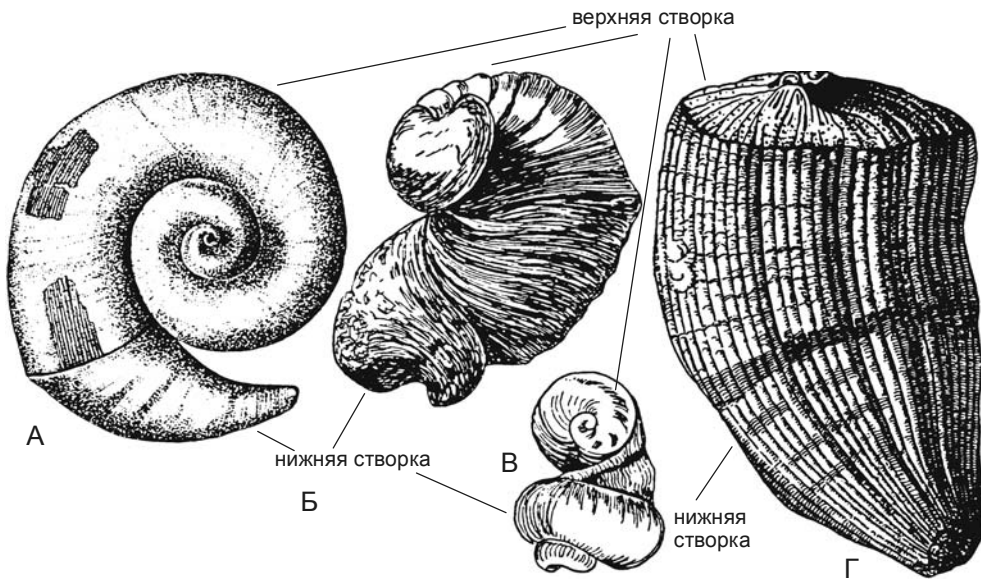


Рис. 3.67. Рудисты.

А — *Caprina adversa*; Б — *Dicerax*; В — *Requienia*; Г — *Hippurites*. По Друщичу (1974) и Бобковой, Пчелинцеву (1960).

Рудисты были одиночными постоянно прикреплёнными к субстрату двустворчатыми моллюсками с неравностворчатой раковиной, размером до 2,0 м при 0,6 м в диаметре со стенками толщиной до 10 см. Возникнув в поздней юре, в мелу они дали вспышку таксонообразования (известно около 1000 видов), но полностью вымерли к началу кайнозоя. Позднеюрские и раннемеловые рудисты имели преимущественно спирально закрученные створки, к субстрату прикреплялась маленькая створка или большая. Аналогом рудистов являются современные *Chamidae* (к прикреплённому образу жизни перешли недавно и не имеют симбионтов) и устрицы *Ostreidae*. Позднемеловые рудисты были преимущественно конические с маленькой конической створкой. Рудисты не были так чувствительны к условиям среды, как кораллы. Обитали исключительно в тропиках, где образовывали рифы, неуступавшие по масштабности рифам склерактиний.

нин, 1997). Постепенно, к позднему триасу, ведущая роль перешла к склерактиниям. В конце триаса наступает новый перерыв в рифообразовании. В этот раз он был почему-то очень краток, на порядок короче других. А восстановление рифовых сообществ произошло быстрее, чем в остальных случаях. В самом конце триаса рифы вновь получили развитие. Сначала их основными строителями были склерактинии и водоросли. В мелу на мелководье ведущая роль в строительстве каркасов рифов переходит к рудистам (рис. 3.67) — вымершей ныне группе двустворчатых моллюсков, ограниченной в своём распространении Тетисом. Рудисты обитали и на больших глубинах, но не создавали там рифов.

Поскольку рудисты являются одиночными организмами, а не колониальными, как склерактинии, то образованные ими рифы имели скорее вид зарослей, но не коралловых рифов. «В течение мелового времени разнообразие рудистов возрастало за счёт развития новых адаптивных типов (пряморастущих, планоспирально завитых, лежавших свободно на субстрате, устрицеподобных и пр.); возникали скульптурированные формы, рёбра и гребни, раковины которых способствовали прочному соединению прямостоящих форм; некоторые формы цементируются к соседним особям. У многих форм верхняя створка становится прободённой или покрывается мантийной тканью, что облегчало симбиотическое отношение с зооксантеллами» (Невесская, 1999: 207). Глубже склерактинии сохраняли свою ведущую роль. К концу мела рудисты вымерли и основными рифостроителями вновь стали склерактинии. Но это продолжалось недолго.

В конце мела: палеоцене,— происходит очередной перерыв в рифообразовании. На отмелях и мелководьях карбонатных платформ, где в меловое время были развиты рифовые структуры, в первой половине палеоцена они исчезли. Затем начали формироваться небольшие постройки в основном из кораллиновых водорослей и лишь местами — из губок и склерактиний (Вгупап, 1991). И только в олигоцене вновь возникли сложно построенные коралловые рифы, каркасостроителями которых были кораллы, кораллиновые и зелёные водоросли, мшанки и некоторые фораминиферы, двустворки и гастроподы, но постепенно ведущая роль опять переходит к склерактиниям. Современный облик коралловые рифы приобретают в плиоцене – миоцене. Тропическая флора известковых красных водорослей (и, очевидно, растительность) существенно изменилась в начале неогена (Перестенко, 1994), т. е. одновременно с началом формирования коралловых рифов. На рис. 3.22 показан средний возраст современных родов *Scleractinia*. Однако, что касается родов, рифообразующих *Scleractinia*, то они возникли не ранее олигоцена, причём обитающие в Атлантике роды отнюдь не старше Индо-Пацифических, как это может показаться из данного рисунка. По-видимому, коралловые рифы возникли в Тетисе, затем после разделения Тетиса произошло независимое образование родов и видов в Атлантике и Индо-Пацифике, приведшее к современной биогеографической картине.

Таким образом, рифовые сообщества формировались в течение фанерозоя неоднократно. Многие рифостроители являются фильтраторами эпифауны. Но наиболее крупные рифовые постройки возводили и возводят фотосинтетики: известковые водоросли (кембрийские строматолиты, позднее — красные и зелёные водоросли) или фотосимбиотрофные животные, впервые появившиеся, вероятно, уже в кембрии: археоциаты в кембрии, строматопороидеи (средний ордовик – пермь), табуляты (ордовик – девон), табуляты, некоторые брахиоподы в перми, фузулиниды в карбоне и перми, рудисты и ряд других двустворок (пермь-?силур-? поздняя юра – в настоящее время) и склерактинии (средний триас – ныне). Существенную роль в заполнении полостей в рифе играли также обладавшие симбионтами фораминиферы-фузулиниды (карбон – пермь), а в современных рифах — известковые водоросли. Т. е. основой функционирования мелководных рифовых сообществ всегда был фотосинтез.

Смена ведущих групп рифостроителей на протяжении фанерозоя носит закономерный характер. Всегда на ранних стадиях формирования и эволюции рифовых сообществ ведущую роль играли известковые водоросли. В раннем палеозое существенную роль имели сине-зелёные водоросли, но позднее их роль становилась всё меньше, и с середины мела они уже практически исчезли из морских отложений. С тех пор они образовывали органогенные постройки только в озёрах и солёных маршах аридной зоны. Их место заняли красные и в меньшей степени зелёные водоросли. С течением времени, по мере роста разнообразия ведущая роль переходит к рифообразующим животным. В кембрии таковыми были только губки (археоциаты). Они играли существенную роль и позднее, особенно в периоды становления рифовых сообществ после перерывов и на глубинах за пределами фотической зоны, где их роль важна и в настоящее время, но в мелководных рифах в процессе их эволюционного развития губок всегда сменяли другие группы. По мере роста биоразнообразия на роли рифостроителей пробуются *Brachiopoda*, мшанки и многие другие, в том числе большое число ныне вымерших таксонов. Но эффективнее всего данная роль удалась кишечнополостным, разные группы которых доминировали среди рифостроителей с середины палеозоя до настоящего времени. Таким образом, имеется достаточно чёткая и многократно повторявшаяся схема возникновения и эволюции в геологическом времени рифовых сообществ:

красные известковые водоросли → губки → кишечнополостные

Такая последовательность сообществ наблюдается в настоящее время и при восстановлении коралловых рифов после их разрушения, например, после землетрясений и цунами. Изучение современных сукцессий показывает, что стадии красных известковых водорослей предшествует стадия бурых (фукоидов). Весьма вероятно, что в геологическом прошлом в периоды, когда отсутствовали рифы, их место было занято аналогичными сообществами макроводорослей, но из-за отсутствия у них каких-либо частей, которые могли бы сохраниться в отложениях, следов их не обнаружено.

Лишь одиножды — в мелу — кишечнополостные были вытеснены с первых ролей рудистами. Но, в общем, в истории биосферы с ростом разнообразия и роли кишечнополостных падает роль других рифостроящих групп. Это наблюдается не только во времени, но и в пространстве. Так, начиная с плейстоцена и по настоящее время, велика роль водорослей в рифах Атлантики, что объясняется, возможно, тем, что склерактинии обитают преимущественно в Тихом и Индийском океанах (там их фауна по числу видов на порядок богаче). Это наблюдается и по глубине. Кишечнополостные доминировали и доминируют на малых глубинах, где интенсивность фотосинтеза достаточно велика. Глубже, на внешней кромке шельфа и верхней части склона, фотосинтез неэффективен. Здесь рифы образовывали всегда преимущественно губки. Лишь начиная с мела, существенную роль местами стали играть склерактинии (подробнее глубоководные рифы рассмотрены в данном разделе ниже).

Почему рифовые сообщества время от времени исчезали на Земле остается неизвестным. Принято считать, что в такие периоды условия жизни на Земле были для них неподходящи (Sheehan, 1985), но это не может стать объяснением, а лишь остается констатацией факта. Неоднократное исчезновение на Земле экосистем рифов не могло не влиять на общий уровень биоразнообразия биосферы. По последним оценкам, до 1 миллиона видов животных и растений (в том числе четверть всех морских рыб) связано или каким-либо образом привязано к тепловодным коралловым рифам. Если бы на Земле исчезли коралловые рифы, то существенная часть этих видов вымерла. Нет оснований полагать, что исчезновение рифов в предшествующие геологические эпохи имело менее катастрофичные последствия для морской биоты.

Основания современных рифовых построек начали формироваться в конце мезозоя — начале кайнозоя. Рост рифа компенсировал увеличение глубины вершины основания рифа из-за трансгрессий или тектонических движений. Сформировавшиеся в результате известковые массивы достигают толщины 2 км и более. В периоды регрессий и положительных тектонических движений рост рифов происходил по периметру платформы, вершина же платформы, если она возвышалась над поверхностью, то подвергалась эрозии. Последний из таких периодов был во время максимального оледенения 130–150 тыс. лет назад. В результате, все современные коралловые рифы представляют собой тонкую плёнку (толщиной 3–33 м) на поверхности плейстоценовых платформ, эродированных во время последнего ледникового периода.

Глубоководные рифы

Из современных склерактиний 47% родов (90 из 190) и 37% видов (560 из 1500) — агерматипные. Они обитают на глубинах 0–6200 м при температуре -1°C – 29°C и распространены от юго-западной части Баренцева моря (71°) на севере до $78^{\circ}24'$ ю. ш. (море Росса) на юге. Бульшая часть из них — одиночные сравнительно небольшие организмы с довольно тонким скелетом. Но среди них есть несколько видов, образующих колонии и даже рифы. Наибольшее количество рифов строят *Lophelia pertusa*, другие обычные рифостроящие виды: *Madrepora oculata*, *Enallopsammia profunda*, *Goniocorella dumosa*, *Solenosmilia variabilis* и *Oculina varicosa*. Часто рифы глубоководных склерактиний, что-

бы отличить от мелководных, называют банками. Но, фактически по таким признакам, как число рифообразующих видов и глубина, нет резких различий между мелководными и глубоководными рифами. Чётко они отличаются лишь присутствием или отсутствием симбиотических водорослей и признаками, связанными с этим, например, размером отдельного кораллита (единичной особи колонии). Поэтому нам кажется достаточно упоминания наличия или отсутствия симбиотических водорослей в необходимых случаях. Хотя большая часть видов, образующих глубоководные коралловые рифы живёт за пределами фитали, есть роды (*Oculina*), виды которых могут образовывать рифы как в симбиозе с водорослями (т. е. в фитали), так и без водорослей, на больших глубинах. Интересно, что род *Madrepora*, что и дал название основной современной группе рифообразующих кораллов — *Madreporaria*, или *Scleractinia*, или мадрепоровые кораллы, живет не в мелководных коралловых рифах, а исключительно в глубоководных. Нет подсчётов площади, занятой сообществами глубоководных коралловых рифов. Возможно, что она остается одного порядка с площадью, занятой сообществами мелководных рифов: только у берегов Норвегии глубоководными коралловыми рифами занято 2000 км² (Fossa, Mortensen, Furevik, 2000).

Глубоководные коралловые рифы, как и мелководные, образуются там, где и следовало ожидать: в местах, чьи условия оптимальны для развития фильтраторов эпифауны, т.е. в местах со сравнительно низкой скоростью осадконакопления и высокими скоростями течения. Эти условия наблюдаются в нижней части шельфа и на склоне на глубинах главного термоклина и выше. Глубоководные коралловые рифы представляют собой заросли кораллов с крупными полипами, питающихся за счёт фильтрации. Аквариальные наблюдения показывают, что кораллиты *Lophelia pertusa* способны питаться планктонными ракообразными (Mortensen, 2000). Имеются данные, что некоторую роль в питании кораллов играет потребление бактерий матов, растущих на месте сипов. Скорость роста агерматипных рифообразующих кораллов существенно меньше, чем герматипных (5–7 мм против 100 мм и более в год).

Сообщества глубоководных коралловых рифов изучены гораздо хуже сообществ мелководных коралловых рифов, поскольку стандартные гидробиологические орудия там не работают, а для акваланга слишком глубоко. Реальное их изучение можно проводить только с помощью видеокамер и подводных аппаратов, но это слишком дорого.

Глубоководные коралловые рифы встречаются преимущественно при температуре 4–13°C. В умеренных широтах (например, в Баренцевом и Норвежском морях) такие температуры характерны для подповерхностных водных масс, поэтому рифы образуются здесь на глубине 39–1000 м. В низких широтах такие температуры наблюдаются только в главном термоклине, оттого здесь рифы образуются глубже — до 4000 м. Если в строительстве мелководных кораллов принимает участие почти 1000 видов, то глубоководные коралловые рифы строят менее 10 видов. Основу сообществ глубоководных рифов в Северной Атлантике образует *Lophelia pertusa* (рис. 3.68), а кроме того существенную роль может играть *Madrepora oculata*. *Lophelia pertusa* образует шаровидные колонии диаметром до 1 м и более. *Madrepora oculata* образует веерообразные колонии максимальной высотой 30–50 см. Сообщество



Рис. 3.68. Внешний вид *Lophelia pertusa* по оригинальному описанию Gunnerius, из Brattegard, Holthe (1995).

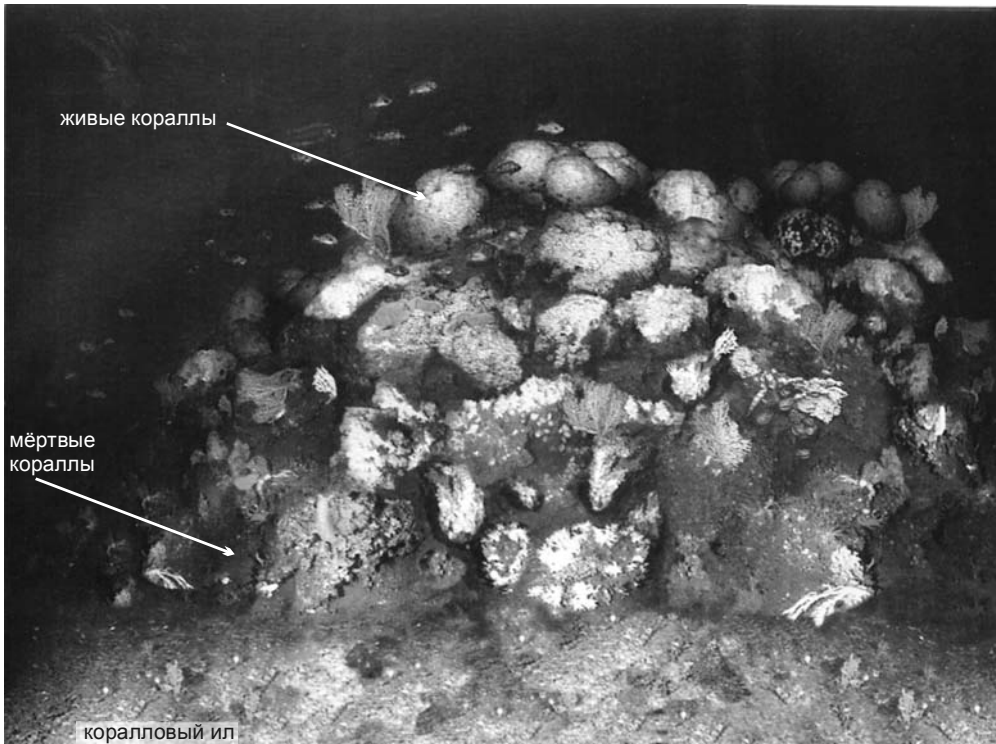
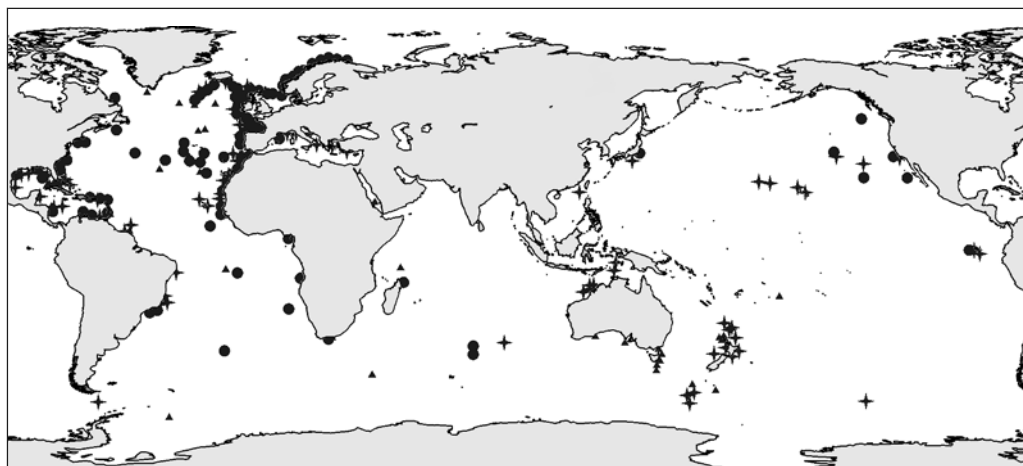


Рис. 3.69. Риф *Lophelia pertusa*. По Fossa et al. (2000).

Диаметр колоний до 1 м и более.

Lophelia pertusa (рис. 3.69) распространено, возможно, во всех океанах, за исключением Антарктики, но особенно традиционно в Северной Атлантике и обогреваемых Гольфстримом районах Северного Ледовитого океана. В Тихом и Индийском океанах глубоководные коралловые рифы гораздо менее распространены и известны по единичным находкам. Скорее всего — это артефакт малой изученности, во всяком случае в последнее время в результате специальных поисков коралловые рифы находят почти повсеместно. До настоящего времени такие рифы не найдены в наших дальневосточных морях, так что единственным местом, где в России есть коралловые рифы, остается юго-запад Баренцева моря.

В Северной Атлантике сообщество *L. pertusa* занимает все доступные ему части кромки шельфа и верхней части материкового склона от юго-запада Баренцева моря по крайней мере до западной Африки и Мексиканского залива. Дальше число сборов уменьшается и пояс коралловых рифов известен хуже, что на карте (рис. 3.70) выглядит как зона эпизодического обитания. Фактически сообществом *L. pertusa* населены все возвышенности, но его нет в понижениях дна, в которых происходит или (1) накопление тонких осадков (котловины и желоба, идущие вдоль кромки шельфа), или (2) их сброс за пределы шельфа и склона (желоба, идущие перпендикулярно кромке шельфа). Кораллы начали формировать сообщества и на нефтяных платформах Северного моря. В центре кораллового рифа резко доминирует *L. pertusa*, образующая сплошные заросли. Этот вид кораллов (как и другие, образующие глубоководные рифы) имеет крупные (несколько см длиной и около 1 см диаметром) хорошо обособленные друг от друга кораллиты. Поэтому заросли *L. pertusa* представляют собой рыхлое переплетение ветвей, между которыми поч-



● *Lophelia pertusa* + *Madrepora oculata* ▲ *Solenosmilia variabilis*

Рис. 3.70. Распространение глубоководных коралловых рифов.

По Carins, Stanley (1981); Mikelsen et al. (1982); Sumida et al. (2004); Freiwald et al. (2004). Карта отражает современный уровень знаний. Многие районы изучены ещё крайне недостаточно, особенно тропические и субтропические. Несомненно, что глубоководные коралловые рифы распространены гораздо шире.

ти по всей толще рифа имеются сообщающиеся между собой полости. Отмирающие части коралла постепенно падают вниз, что приводит к росту основания всего рифа, ещё больше увеличивающему контраст рельефа. Как эпифиты на кораллах сидят моллюски, брахиоподы, полихеты, губки; некоторые виды, например, полихеты *Eunice dubitata*, *E. norvegica* делают ходы в ветвях. В центре рифа высота зарослей над грунтом достигает в оптимальных условиях нескольких или даже 10–35 метров и более, т. е. вполне сопоставима с привычными нам лесами средней полосы. Ближе к краю рифа с ухудшением условий рост кораллов замедляется, риф становится ниже, появляются отмершие колонии. Вдоль рифа идёт зона обломков кораллов. Здесь доминируют губки, среди которых есть и губки, разрушающие мёртвые кораллы. В местах с ещё более ослабленной гидродинамикой на детритном шлейфе рифа развиваются сообщества детритофагов. Аналогичные изменения происходят при передвижении к краю ареала. Сообщества губок и брахиопод юго-западной части Баренцева моря фактически являются обеднённым сообществом глубоководных коралловых рифов без кораллов. Таксономическое разнообразие сообщества *L. pertusa* довольно высоко: только в европейских водах в нём найдено 1317 видов макробентоса (www.eu-hemes.net).

Отдельные рифы образуют рифовые комплексы, протяжённость которых достигает десятков километров. Они разрезаны понижениями дна, по которым проходит сброс терригенного материала. За время функционирования сообщества могут образоваться коралловые банки высотой до 200 м и диаметром до 5 км. Так, у берегов Флориды такая банка достигает 4,4 км длины, 400 м ширины и 150 м высоты при возрасте 20000 лет (Mortensen et al., 2000).

Все мадрепоровые кораллы (как сами, так и их скелеты) международной конвенцией СИТЕС (CITES — Convention of International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) запрещены к перевозу через границы всех государств.

Кроме склерактиний глубоководные рифы образуют губки, при этом, в отличие от склерактиний, мелководные губковые рифы ныне отсутствуют, хотя и были традиционны в отдельные периоды в прошлом.

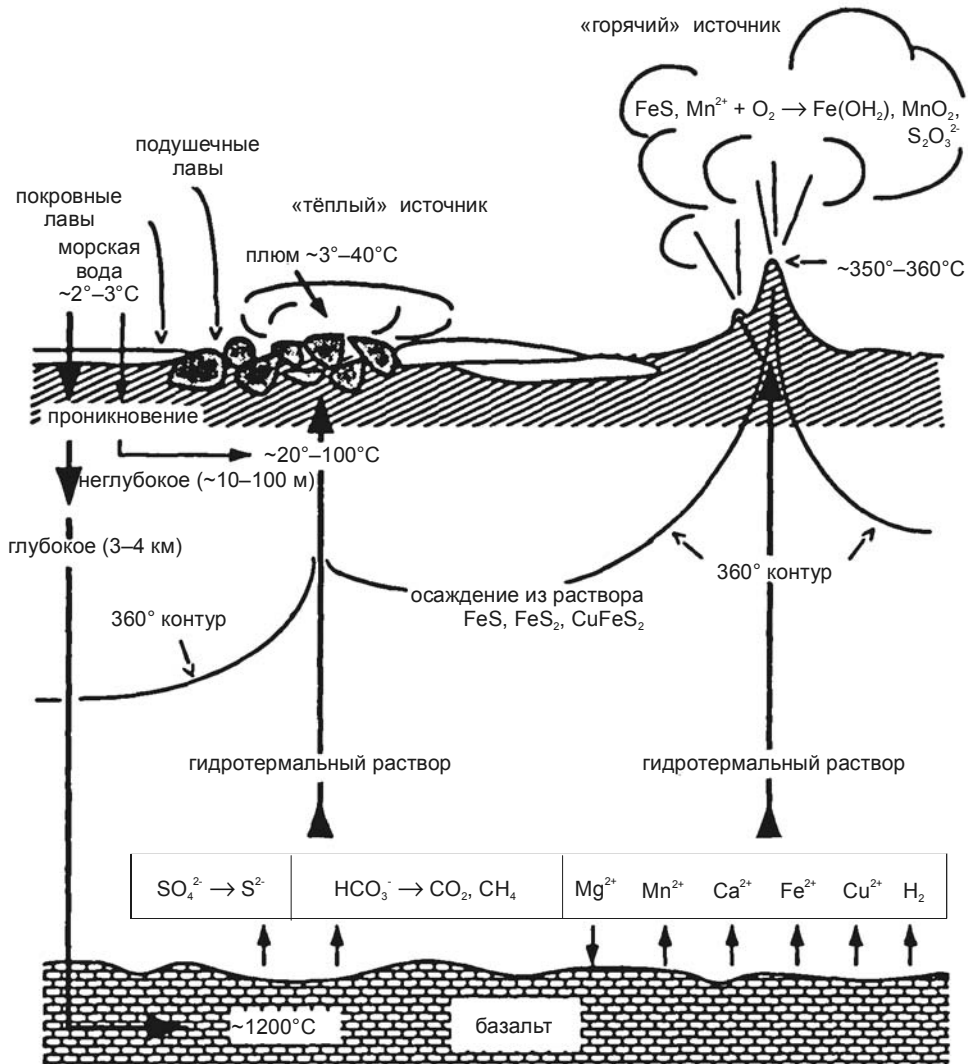


Рис. 3.71. Гидротермальная циркуляция. По А.В. Гебруку (2002).

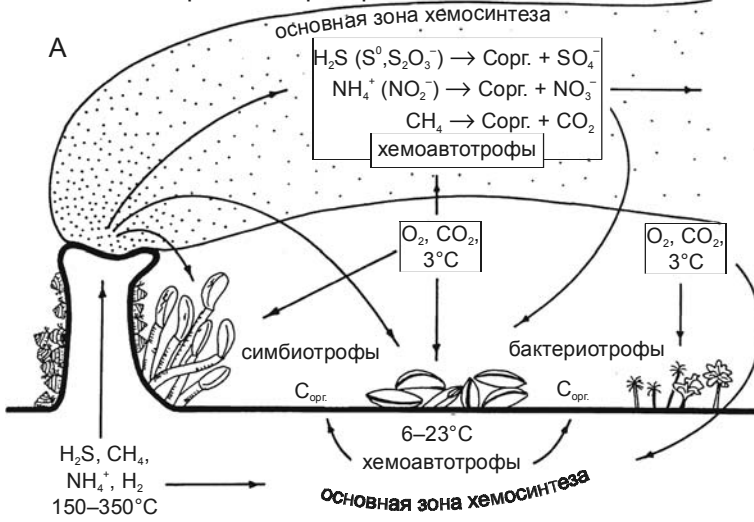
Гидротермы и другие сообщества хемобиоса

Кроме фотоавтотрофов, в создании первичного органического вещества в море местами существенную роль играют хемоавтотрофы.

Открытие сообщества гидротерм является одним из крупнейших в биологии XX века, причём, в отличие от других открытий в биологии, например, в генетике, оно было совершенно неожиданным. В недавно вышедшей монографии под редакцией А.В. Гебрука (2002) подробно рассматриваются все вопросы биологии гидротерм. Изложенное ниже базируется, в основном, на данных, приведенных в этой книге.

Впервые гидротермальные сообщества были обнаружены в мае 1976 г. на Галапагосском рифте на глубине 2500 м. Судя по первым фотографиям, снятым там, для гидротерм характерны скопления крупных (до 20 см) белых двустворок, крупные крабы и банки из-под пива. Дальнейшие исследования показали, что в гидротермах происходит выход

сообщество горячих гидротерм



сообщество тёплых гидротерм

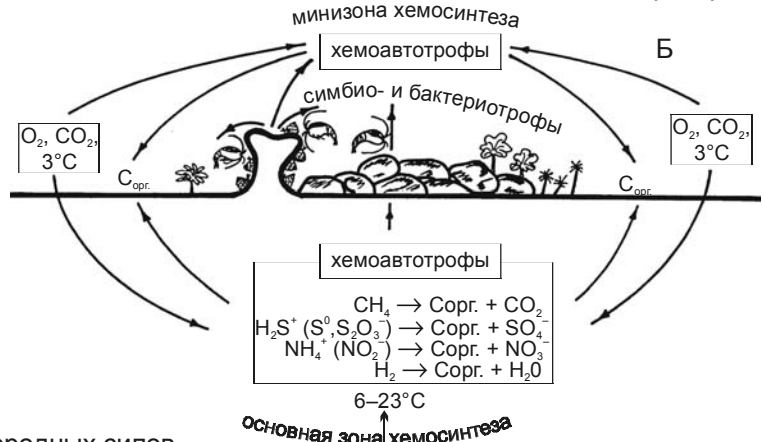
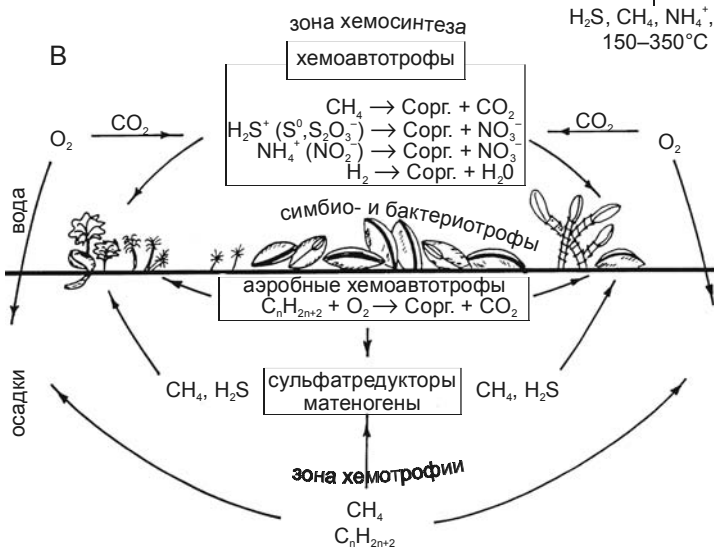


Рис. 3.72. Разные типы глубоководных хемотрофных сообществ. По Гальченко (2002).

сообщество углеводородных сипов



первичного вещества Земли. Точнее, происходит следующее (рис. 3.71, 3.72А, 3.73). По трещинам морская вода проникает в дно на глубину до нескольких сотен метров. Там она нагревается и насыщается газами, выделяющимися из магмы, в первую очередь сероводородом, а также водородом и ионами металлов (Mn, Fe и др.). Нагретая вода устремляется вверх и выходит на поверхность в виде гейзера или более спокойных высачиваний (сипов). Температура воды на выходе из гейзеров достигает 350°C, но быстро падает, часто незначительно отличаясь от фоновой (рис. 3.72Б). Содержащиеся в воде сероводород, метан и другие газы окисляются, соответственно, сульфатредуцирующими, метанооксилирующими и другими хемосинтезирующими бактериями.

Создаваемое в гидротермах органическое вещество первично, поскольку синтезировано за счет энергии, полученной при окислении неорганических соединений, выделяющихся из магмы Земли. Гидротермы найдены во всех океанах. Лишь в Северном Ледовитом океане из-за его труднодоступности они пока не обнаружены, но, судя по тому, что там найдены створки *Vesicomysidae* — это уже становится вопросом времени.

Сходные сообщества образуются в сипах по окраинам континентов (рис. 3.72В). Здесь, в зонах субдукции осадки погружаются вместе с корой. В пассивных окраинах погружение осадков происходит в результате их накопления и соответствующего прогибания коры под их тяжестью (толщи осадков могут достигать 15 км и более). В обоих случаях погружение приводит к увеличению давления и росту температуры. Это, в свою очередь, ведет к преобразованию органического вещества осадков с выделением в первую

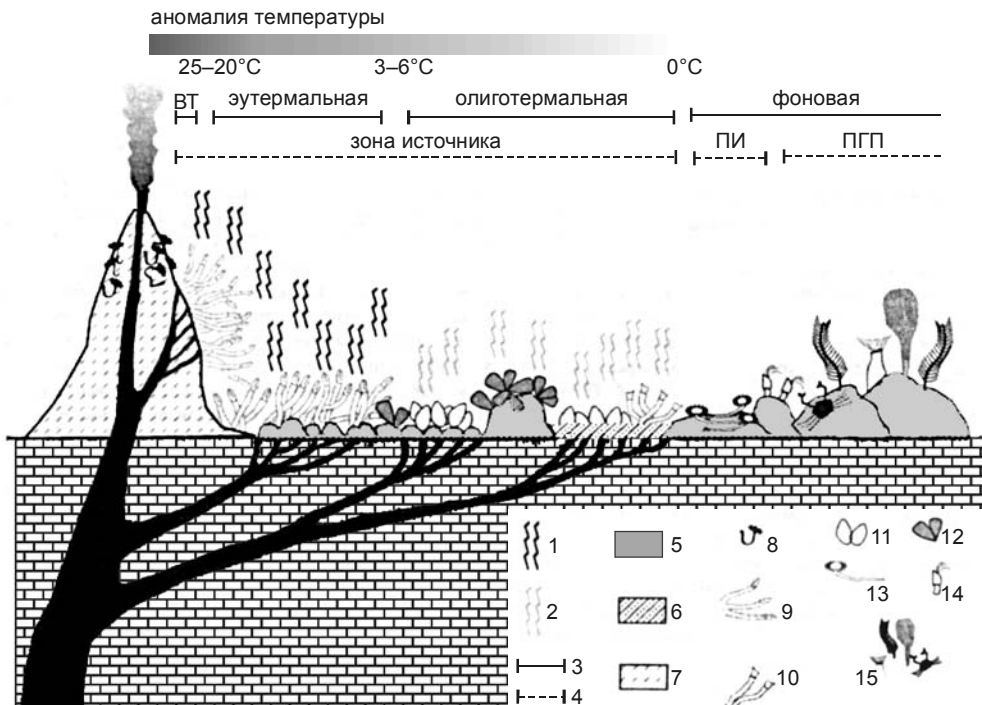


Рис. 3.73. Зональность сообществ гидротерм. По А.В. Гебруку (2002).

1 — диффузные истечения, визуально заметные по «муару»; 2 — низкотемпературные истечения, визуально не выраженные; 3 — термальные зоны (ВТ — высокотемпературная); 4 — зоны гидротермального поля (ПИ — периферия источника, ПГП — периферия гидротермального поля); 5 — базальты; 6 — рыхлые осадки; 7 — массивные сульфидные отложения; 8–15 — доминирующие фаунистические группировки: 8 — полихеты *Alvinellidae*, 9 — вестиментиферы *Tevniida* (кроме *Escarpia*), 10 — вестиментиферы *Lamellibanchia* и *Escarpia*, 11, 12 — двустворчатые моллюски *Vesicomysidae* (11) и *Mytilidae* (12), 13 — полихеты *Serpulidae*, 14 — усонogie раки, 15 — фоновая фауна.

очередь метана, а также других газов. Первичная продукция здесь создаётся преимущественно за счёт окисления метана.

Третьим типом сообществ хемобиоса являются сообщества временных биотопов: крупные разлагающиеся органические остатки такие, как трупы китов и затонувшее судно, гружёное консервированными ананасами, бобами, семенами подсолнечника и сизалем. Образующиеся здесь сообщества имеют похожий состав, включая даже отдельных представителей сообществ гидротерм, в том числе и вестиментифер.

Сообщества гидротерм, сипов и временных биотопов имеют много общих видов. Они связаны генетически. Образование этих сообществ и их распространение в океане могут быть поняты только при совместном их изучении, с биологической точки зрения между ними нет принципиальной разницы.

Сообщества гидротерм, хотя и имеют много общих видов с сообществами сипов и временных биотопов, обладают ярко выраженными специфическими чертами, включая фауну, присущую только им. Эта фауна содержит большое количество свойственных только ей таксонов высокого ранга: родов, семейств и даже подтипов. Наиболее яркими представителями сообщества гидротерм являются вестиментиферы, помпейские черви — *Alvinellidae*, двустворки *Vesicomysidae* и *Mytilidae* (*Calliptogena*). Данные организмы достигают весьма крупных размеров: наиболее крупная вестиментифера — *Riftia* — имеет 1,5 м в длину, помпейские черви достигают нескольких десятков сантиметров, *Calliptogena* — 20 см в длину и веса в 0,5 кг. Таксономический ранг специфичных таксонов — семейство — очень велик для морской биоты. Правда, ранг вестиментифер не вполне ясен. Нет сомнения в том, что это — один из таксонов погонофор. Но вот ранг погонофор остается вопросом дискуссионным. Суммарная биомасса сообщества гидротерм составляет несколько кг/м², что на 3–5 порядков превосходит биомассу соседних участков морского дна, не находящихся под влиянием гидротерм, и соотносима (одного порядка) с биомассой наиболее продуктивных районов шельфа — шельфов умеренных широт. Высокую степень и ранг эндемизма принято интерпретировать как свидетельство большого возраста сообществ гидротерм, хотя, как показано в следующей главе, такое представление не всегда обосновано. Однако, наличие у эндемичных таксонов многочисленных глубоких приспособительных морфо-экологических модификаций, связанных в первую очередь с дыханием в условиях дефицита кислорода, по-видимому, свидетельствует о древности этих таксонов, хотя малое изменение генома симбиотических бактерий свидетельствует об обратном. О сравнительно небольшом возрасте некоторых таксонов (*Alvinellidae*, вестиментиферы), на наш взгляд, свидетельствует и незначительные размеры их ареала (они ещё не успели расселиться после возникновения). В последнее время всё большее признание получает мнение о том, что современные облигатные гидротермальные таксоны имеют кайнозойский возраст, а предположения об их более древнем возрасте слабо обоснованы (Миронов и др., 2002).

Сообщества гидротерм весьма древние. Для гидротермальных и других сообществ хемобиоса, современных и ископаемых, как и для сообществ высоких широт, характерно низкое разнообразие при высокой численности особей, входящих в сообщества видов. Достоверные остатки гидротермальных сообществ, внешне сходных с современными, известны с силура. Эти сообщества также включали крупных червей в трубках (вестиментиферы?), мелких червей в трубках (*Alvinellidae*?) и крупных двустворок. Но были и другие сообщества, первичную продукцию в которых создавал микробный хемосинтез. Так, в раннем мелу существовали макробентосные сообщества фильтраторов эпифауны, которые, как и современные, находились в симбиотических отношениях с хемосинтетическими бактериями или непосредственно питались ими. Основой этих сообществ были трепостоматные мшанки, инкрустированные микробными оболочками, брахиоподы, черви в из-

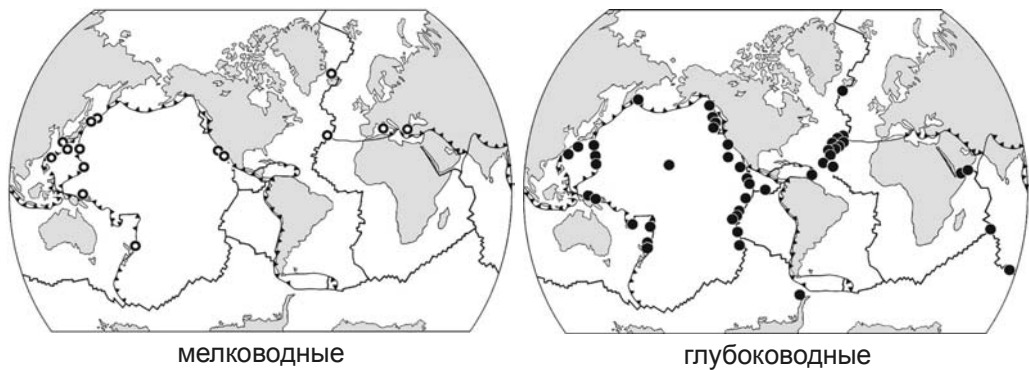


Рис. 3.74. Известные мелководные и глубоководные (только гидротермальные) сообщества хемобиоса. По В.Г. Тарасову и др. (2005).

вестковых трубках, сходные с вестиментиферами, конулярииды, серпулиды и остракоды (Невесская, 1999). В юре к организмам, связанным с бактериальным хемосинтезом, присоединились двустворки-люциниды (Gaillard, Rolin, 1986). Самые древние осадки формаций гидротермального происхождения имеют возраст 3,5–3,8 млрд. лет. Весьма вероятно, что на ранних этапах эволюции биосферы основным, а, возможно, и единственным источником энергии являлась не энергия Солнца, а энергия окисления восстановленных форм железа, марганца, серы и др.

Сообщества гидротерм довольно разнообразны. Прежде всего имеется зональность внутри отдельных гидротермальных источников в соответствии с градиентом абиотических условий, в первую очередь — концентрацией восстановленных соединений и первичной продукцией, формирующейся за их счёт (рис. 3.71). Имеются также данные об идущих в гидротермальных сообществах сукцессионных сменах. При расшифровке сукцессий большие затруднения создаёт малая продолжительность существования самих гидротерм, сопоставимая с продолжительностью прохождения сукцессии. В общем, на основе незначительного числа наблюдений создаётся впечатление, что в восточной Пацифике вновь возникшие гидротермы колонизируют *Alvinellidae*, которых довольно быстро сменяют *Riftia*. *Alvinellidae* остаются только на наиболее высокотемпературном участке, где изменчивость условий, вероятно, слишком высока. В свою очередь, *Riftia* постепенно вытесняют двустворчатые моллюски (в западной Пацифике — гастроподы). По мере продвижения сукцессии возрастает обилие и разнообразие десятиногих ракообразных. Такая общая картина в различных районах в той или иной степени варьирует. В любом месте колебания активности гидротермы способны вернуть сукцессию на любую из уже пройденных стадий.

После обнаружения сообществ гидротерм, интерес к процессам хемосинтеза резко возрос и выяснилось, что как хемосинтез сам по себе, так и организмы, обеспечивающие себя энергией в той или иной степени за счёт симбиотических хемосинтетиков, распространены довольно широко и на малых глубинах от уреза воды (рис. 3.74).

Однако, несмотря на наличие в таких местах восстановленных соединений и активной бактериальной жизни, включая бактериальные маты, там не сформировалось сообществ, основным источником энергии которых был бы хемосинтез. Отмечают только симбиотрофных *Pogonophora* и миксотрофных *Bivalvia* (*Thyasiridae*, *Solemyidae*, *Lucinidae*). Имеются также существенные различия в таксономическом составе сообществ разных глубин. В сообществах хемобиоса на глубинах менее 200 м нет специфических для них видов макробентоса, но только виды, входящие в состав «нормальных» сообществ. Для бо-

Таблица 3.3. Основные отличия мелководных и глубоководных сообществ хемобиоса. По данным В.Г. Тарасова и др. (2005).

черта	мелководные	глубоководные
глубина	<200 м	200–4100 м
специфичные виды	нет	>400 м
специфичные роды	нет	есть, начиная с 200 м
специфичные семейства	нет	есть, начиная с 386 м
доминирующие виды макробентоса	неспецифичные	специфичные
основной источник энергии для сообщества	фотосинтез	хемосинтез

лее глубоководных сообществ (200–4100 м) описано около 400 специфических видов, специфические роды также появляются в сообществах глубже 200 м, семейства — глубже 386 м (Тарасов и др., 2005).

Причина столь резких различий мелководных и глубоководных сообществ, использующих хемоавтотрофию, по-видимому, состоит в том, что переход к использованию продукции хемосинтеза связан с целым рядом адаптаций: защита от токсинов, приспособленность к дефициту кислорода, расселению и поддержанию популяций в условиях эфемерных изолированных биотопов, а в случае гидротерм — и к резким колебаниям температуры. Очевидно, что эти адаптации экологически осмысленны только при заметном преобладании потока энергии от хемосинтеза над фотосинтезом. Поэтому наиболее обоснованным можно считать мнение о том, что высокого потока энергии от хемосинтеза недостаточно для формирования хемотрофных сообществ. Необходимо также, чтобы поток энергии от фотосинтеза стал незначительным (Миронов и др., 2001, 2002). На меньших глубинах, даже в местах интенсивного поступления пригодных для хемосинтеза соединений (сульфидов, метана, восстановленных ионов металлов), продукция за счёт хемосинтеза не превышает продукции в этом же месте за счёт фотосинтеза. Поскольку площадь таких мест пренебрежимо мала по сравнению с местами, где условия «нормальные», то специализация на такие ресурсы бессмысленна. Следует также учесть, что в «нормальных» условиях хемо(симбио)трофия также вполне обычное явление, поскольку в любом грунте на той или иной глубине появляется восстановленный слой. Хемоавтотрофные и хемосимбиотрофные (обычно — миксотрофные) организмы посему являются обычным компонентом «нормальных» бентосных сообществ, так что в местах повышенного потока восстановленных соединений происходит лишь увеличение их доли, т. е. перестройка уже имеющихся сообществ, обычно даже не очень существенная.

С увеличением глубины поток энергии от фотосинтеза уменьшается и, начиная с некоей глубины, становится энергетически выгодным возникновение сообществ, основным источником энергии для которых является хемосинтез. Такая глубина, вероятно, различна в разных местах: судя по имеющимся данным — это 200–400 м. Кроме того, от давления (которое есть линейная функция глубины) зависят растворимость газов, их парциальное давление, проницаемость мембран, равновесие химических реакций и т. п., возможно, что некоторые реакции, идущие при хемосинтезе, энергетически более выгодны при повышенном давлении, т. е. на больших глубинах. Так, имеются данные (de Angelis et al., 1991) о том, что физиологически достаточные скорости окисления метана требуют повышенного давления. Чем больше поток энергии, тем дальше заходит специализация сообществ, проявляющаяся во всё возрастающей специализации входящих в сообщества видов. Рост специализации, освоение нового адаптивного пространства приводит к возникновению специфических таксонов того или иного ранга.

Это различие мелководного и глубоководного биотопов определили и различия формирующихся в них сообществ (таблица 3.3), а также отсутствие интереса к мелководным

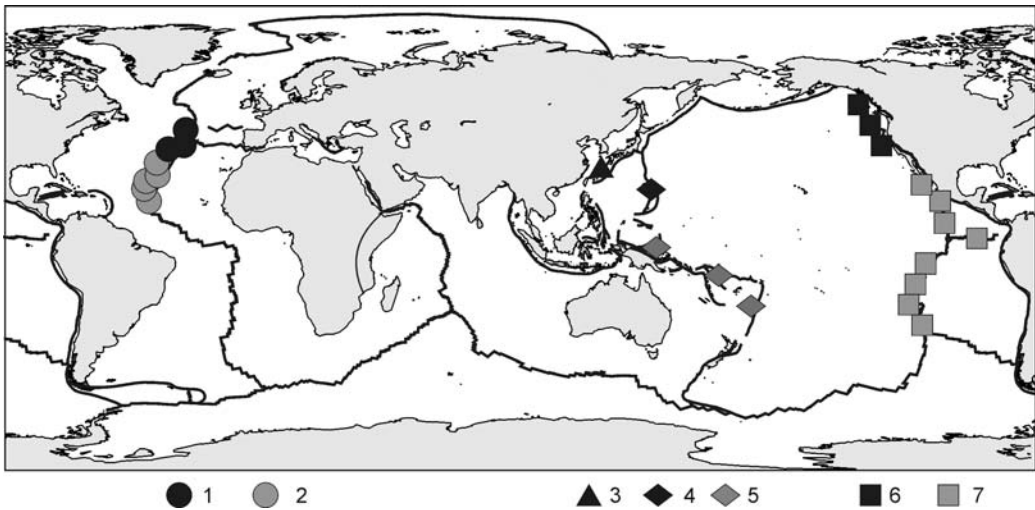


Рис. 3.75. Биogeографическое районирование гидротерм. По С.В. Галкину (2002).

Районы: 1, 2 — атлантический (доминируют креветки *Alvinocaridae* и/или двустворки *Mutillidae*): 1 — североатлантический (батиальный), 2 — южноатлантический (абиссальный), 3 — японский (доминируют вестиментиферы *Lamellibranchia* и двустворки *Mutillidae*); 4, 5 — западнотихоокеанский (доминируют гастроподы *Provannidae*): 4 — западный, 5 — юго-западный; 6, 7 — восточнотихоокеанский (доминируют вестиментиферы *Tevniida* и полихеты *Alvinellidae*): 6 — северовосточный, 7 — восточный-юговосточный.

сообществам с существенной долей хемосинтеза до тех пор, пока их изучение не потребовалось для лучшего понимания глубоководных хемоавтотрофных сообществ.

Суммарная площадь и продукция гидротерм и других сообществ, где органическое вещество создаётся хемосинтезом, на уровне Мирового океана пренебрежимо мала. Тем не менее это — древние и своеобразные ценозы, населённые специфичной биотой.

Биogeография гидротерм только начинает проясняться. Многие районы (внетропическое Южное полушарие, Северный Ледовитый и Индийский океаны) плохо или вовсе не изучены. Общая картина биogeографии гидротерм в современном представлении такова (рис. 3.75): выделяют пять биogeографических районов. Наиболее разнообразны сообщества восточной Пацифики, наименее — Атлантики, где отсутствуют многие облигатные гидротермальные группы: вестиментиферы и *Alvinellidae*, тогда как креветки, доминирующие в Атлантике, играют в Пацифике вторые роли.

4. Синэкология*

В экологии широко используют ряд терминов: биоценоз, экосистема, биогеоценоз, сообщество. Все они относятся к неким структурам надвидового уровня, на которые разделяют биосферу. Смысл этих терминов столь сильно перекрывается, что, определив любой, мы определим все остальные. И, хотя определений существует множество, все они довольно расплывчаты и очень субъективны. Каждый исследователь вкладывает в эти понятия свой смысл, поэтому они стали безразмерными и расплывчатыми. Обычно экосистемы выделяют не на основе свойств изучаемого объекта (биологических критериев), а по каким-либо произвольным признакам, например, по грунтам, ландшафтам и т. п., иногда даже вообще без каких-либо критериев, т. е. абсолютно субъективно, свободно. На практике под экосистемой понимают население произвольно выделенной в соответствии с задачами исследования части поверхности Земли, которую удастся обследовать имеющимися ресурсами (людскими и материальными). И в таком нейтральном смысле термин экосистема понимается в данной книге. Фактически единственное «конструктивное», т. е. используемое на практике, известное определение гласит: экосистема (биоценоз и т. п.) — это то, что изучает в текущий момент эколог, если он не утверждает обратного. Или, говоря более научно: «Экосистема есть отображение в сознании исследователя тех свойств объективной реальности, которые нужны ему для решения поставленной задачи» (Шитиков и др., 2003). Из-за отсутствия критериев, по которым можно опознать экосистему на местности, мы можем её не узнать, даже оказавшись перед ней.

Многие также полагают, что биогеоценоз и биоценоз являются разными понятиями: биоценоз считают чисто биологическим, поскольку в него входят только живые компоненты, а биогеоценоз — биолого-географическим, биолого-абиотическим и т. п. понятием, поскольку в него включают и неживые компоненты. С таким нельзя согласиться. С точки зрения самой точной из наук — логики, главным для выделения категории является логическое основание, а не то, что попадает в эту категорию. Поскольку биоценоз и биогеоценоз выделяют на основе биотической компоненты, то это в своей сути — синонимы. Если же в качестве логического основания использовать абиотическую компоненту, то мы получим действительно принципиально отличное небиологическое понятие, например, ландшафт (см. также Главу 5).

«Не имеет значения, как мы вычленим исследуемую часть экосистемы. Часто удобными оказываются естественные границы... или административные, например границы города,.. они могут быть и условными» (Одум, 1986: 28).

«Сообщество — «некая единица живой природы, которую можно охарактеризовать в соответствии с признаками, представляющими для нас интерес» (Бигон и др., 1989: 113).

«Под экологической системой мы будем понимать не только «экосистему» в собственном смысле этого слова, но и популяции, гильдии, сообщества, т. е. любые надорганизменные объекты, изучаемые экологией» (Гиляров, 1988: 204).

«Всем известно, что единорог — существо иного мира и предвещает счастье, — об этом говорят оды, труды историков, биографии знаменитых мужей и другие источники, чей авторитет бесспорен. Даже дети и простолюдины знают, что единорог сулит удачу. Но зверь этот... с трудом поддается описанию... И потому, оказавшись перед единорогом, мы можем его не узнать» (Борхес, 1994б: 89).

* По специфике объектов и методов синэкологии можно разделить на две части. Одна занимается экологией водных сообществ и в русскоязычной литературе получила название гидробиология. Другая часть занимается экологией наземных сообществ, она не имеет своего названия. Экологией наземных сообществ занимаются почвоведы (в широком смысле), геоботаники, зоологи позвоночных и другие. Это именно части одной науки, а не отдельные науки, поскольку функционирование водных и наземных экосистем определяют общие законы. Поэтому при рассмотрении общих законов в данной книге, посвящённой жизни на дне, приведены примеры из экологии наземных сообществ.

Причина отсутствия конструктивного формулирования терминов — в необычайном разнообразии природных экосистем, которое затрудняет выработку единой точки зрения по ряду принципиальных вопросов их организации.

Континуализм и структурализм

Среди множества таких принципиальных вопросов один является безусловно основным: есть ли вообще в природе экосистемы, или это понятие, придуманное для удобства? Немало ответов на данный вопрос можно расположить вдоль градиента, на концах которого расположены две альтернативные концепции экосистемы. Распределение точек зрения по этому градиенту неравномерно, но резко бимодально, что позволяет говорить о существовании в экологии двух парадигм: континуализма (редукционизма) и структурализма (см., например, Миркин и др., 2002). В англоязычной литературе они получили, соответственно, названия: индивидуалистическая гипотеза (*individualistic concept*) и гипотеза сообществ-единиц (*community units*).

Парадигма **континуализма** была впервые сформулирована советским геоботаником Л.Г. Раменским (1884–1953) (Раменский, 1924) и независимо от него американским геоботаником Henry Allan Gleason (1882–1975) (Gleason, 1926). В настоящий момент она является абсолютно доминирующей как в нашей стране, так и за рубежом. С позиций континуализма написаны практически все учебники экологии и биогеографии. Согласно этой парадигме, как её понимают наиболее последовательные сторонники, виды эволюционируют более или менее независимо, воздействия видов друг на друга в сообществе, как

«Виды встречаются вместе не потому, что приспособились друг к другу, а потому, что приспособились к общей среде» (Миркин, 1985: 51).

правило, неспецифичны. Виды образуют сочетания случайным образом, в зависимости от локальных абиотических условий. Такие случайные сочетания видов — экосистемы, биоценозы, биогеоценозы, сообщества и т. п. — в природе плавно переходят одно в другое, образуя континуум, заполняющий неоднородную среду, как вода в луже заполняет неровности на поверхности земли. Некоторые исследователи даже считают континуальность основным свойством биосферы*. Если всё же обнаруживают более или менее резкие границы сообществ, то их всегда считают созданными не биотой, а внешними факторами, например, резкими физико-географическим градиентами. Пример: классический объект, рассматриваемый в качестве экосистемы, — озеро. Фактически это означает признание только двух уровней организации жизни: организм (вид, популяция) и биосфера, а также отрицание существования каких-либо самоорганизующихся биологических структур уровня, промежуточного между видом и биосферой. Континуализм подразумевает, что ответ биоты всегда одинаков на одинаковые изменения абиотических условий.

«Трудно отрицать наличие полной взаимозависимости отдельных видов растений даже внутри сообщества... последней классификационной единицей растительных сообществ являются не ассоциации, а виды растений» (Вальтер, 1968: 12–13).

Альтернативная парадигма была впервые сформулирована американским геоботаником Frederic Edward Clements (1874–1945). В 1910-х гг. он работал в университете штата Миннесота, в 1917–1941 гг. руководил экологическими исследованиями в Институте Карнеги в Вашингтоне, автор терминов «сукцессия», «климакс», «биом», «эктон». В 1970–80-х гг. парадигма была существенно переработана и развита советским геоботаником С.М. Разумовским (1929–1983) и его последователями. Она не имеет общепринятого названия. Согласно этой парадигме, биосфера обладает эндогенной структурой, поэтому мне кажется наиболее правильным назвать её **структурализм****. Дискретные структуры, из которых, согласно структурализму, состоит биосфера, имеют отчётли-

вопросы

* «Континуум — фундаментальная черта организации биосферы» (Воронов и др., 2002: 96; Абдурахманов и др., 2003: 121).

вые границы, проявляют функциональную активность, направленную на поддержание своей целостности, и эволюционируют как единое целое. Виды в процессе эволюции не приспособляются к некоей «внешней среде», а становятся элементами формирующейся экосистемы. Ответ экосистемы на внешние воздействия часто зависит от видового состава и стадии сукцессии, т. е. может быть весьма различным.

Сторонники структурализма не только обосновывают свою точку зрения, но и объясняют, откуда берётся континуум в работах континуалистов. К сожалению, конструктивного диалога между сторонниками этих двух парадигм не происходит. Критика континуалистов сводится, в лучшем случае, к отрицанию отдельных фактов и положений структуралистов, всегда в самом мелком пространственно-временном масштабе, где различия между ними не столь очевидны и не всегда существенны. Обычно же о существовании противоположной точки зрения даже не вспоминают, а если и упоминают, то нередко с существенными её искажениями, приписыванием ей положений и высказываний, на ошибочность которых структуралисты сами прямо указывали. Так, например, в недавно вышедшей книге Б.М. Миркина с соавт. (2002), в таблице 13 сравнивают представления о сукцессии континуалистов и структуралистов по 6 пунктам. При этом сравнивают *современные* представления континуалистов и взгляды *основоположника* структуралистов Ф. Клементса (начало прошлого века). Если же сравнивать современные представления и тех, и других, то три из шести приписываемых в этой таблице структуралистам представлений прямо объявил неверными ещё четверть века назад С.М. Разумовский (1981).

Нечёткость понятий «экосистема», «биоценоз», «биогеоценоз», «сообщество» вполне приемлемы в рамках парадигмы континуализма, поскольку задачи исследований и не требуют такой чёткости (ибо приверженцы этих взглядов априорно отвергают возможность существования самоорганизующихся единиц биосферы). В рамках же структурализма, признающего наличие таких структур, чёткость определений существенна.

Обе концепции существуют с начала века, пользуясь переменной популярностью в зависимости от господствующей моды и научной школы, определяемых не в последнюю очередь объектом исследования и используемыми методами. И континуалисты, и структуралисты основывают свои позиции на фактических данных, полученных в результате исследования природных сообществ.

Континуализм сформирован в значительной степени западноевропейскими и североамериканскими геоботаниками преимущественно второй половины XX в. В связи с этим надо отметить, что в Европе, по-видимому, уже много веков отсутствуют ненарушенные, т. е. естественные, не изменённые вмешательством человека сообщества. В Северной Америке они почти повсеместно исчезли в XX в. О том, как они выглядели, можно строить более или менее правдоподобные гипотезы. Диапазон этих гипотез весьма широк.

На одном краю находится гипотеза, согласно которой лесные массивы, не подвергавшиеся сплошной рубке несколько сотен лет (т. е. меньше максимальной продолжительности жизни видов-эдификаторов), являются естественными ненарушенными сообществами.

На другом краю находится гипотеза, согласно которой такие леса необходимо рассматривать как антропогенные промышленные древостой, стоящие гораздо ближе по сво-

** Континуалисты часто называют её «органицизм» из-за того, что структуралисты видят много сходства в строении организма и экосистем. Мне данный термин не нравится, поскольку он подчеркивает этот, в общем-то, не основной аспект теории, но упуская главное, что отличает её от континуализма — признание наличия внутренней эндогенной пространственно-временной структуры биосферы.

Употребляемое иногда «дискретизм» вызывает обидные ассоциации, поэтому его также вряд ли стоит использовать.

Сам F. Clements говорил о социальном организме и называл свою теорию био-экология, но термин «экология» уже перестал быть биологическим век назад (об этом писал и F. Clements) и вдохнуть в него новую жизнь вряд ли удастся.

С другой стороны, мне высказывали замечание, что термин «структурализм» уже использован этнографом и психологом Клодом Леви-Стросом, но мне кажется, что путаница здесь невозможна.

им свойствам к сельскохозяйственным полям, и они уж безусловно не являются естественными ненарушенными сообществами. Тем не менее, всё большее признание получает точка зрения, что и сами пояса бореальных (тайга) и неморальных (широколиственные) лесов, а также степи, тундры и многие пустыни имеют антропогенное происхождение. Согласно этой точке зрения, такие пояса возникли на месте экосистем, эдификаторами которых были крупные травоядные (мамонты и другие хоботные, носороги, парно- и непарнокопытные). Данные экосистемы имели мозаичный характер, в них чередовались лесные и безлесные участки (Восточно-европейские леса..., 2004).

Структурализм сформирован североамериканскими, советскими и скандинавскими геоботаниками, изучавшими лесные сообщества, хотя и сильно нарушенные, но всё же в значительно меньшей степени, что и позволило им обнаружить эндогенную структуру биосферы.

В науке всегда построение моделей предшествует сбору информации. Иными словами то, какой парадигмы придерживается исследователь, в значительной степени определяет его подход к изучению проблемы, методику отбора материала, его анализ, и следовательно, результаты. Так, широко применяемая при отборе проб практика игнорирования

«Сама методика случайной выборки, основанная на убеждении об отсутствии в природе объективных границ, никогда не сможет их выявить. Эта методика по своей сути заранее предопределяет результаты исследования» (Киселева, Разумовский, Расницын, 1969: 130).

дискретности, часто заметной невооружённым глазом (закладка случайно расположенных площадок, несоотнесение размера площадок с мозаичностью, т.е. обычно слишком крупный их размер и т. д.), приводит к тому, что существенная часть площадок захватывает пространства, занятые несколькими ассоциациями видов. Математическая обработка такого неадекватно собранного материала с неизбежностью даёт картину континуума, независимо от действительной ситуации. В изучении бентоса случайный (часто нерепрезентативный) характер расположения проб остается существен-

ной проблемой, которую до некоторой степени компенсирует слабая мозаичность самих донных сообществ на больших глубинах.

Выбранная методология априорно соответствует предполагаемой природе исследуемого объекта. Неудивительно, что фактические материалы, собранные и обработанные континуалистами в соответствии с их представлением о биосфере как континууме, «объективно доказывают» существование континуума. Поразительным было бы иное. Неудивительно и то, что изучение тех же самых экосистем структуралистами даёт прямо противоположный результат.

В качестве примера рассмотрим интерпретацию данных по распределению видов континуалистами (рис. 4.1) и структуралистами (рис. 4.2). Первый рисунок (рис. 4.1) с незначительными вариациями (иногда дают только один рисунок или наоборот несколько) широко воспроизводят при обсуждении различий двух парадигм как экспериментальное подтверждение наличия континуума и отсутствия дискретных сообществ (см. например, рисунки в: Одум, 1975: 189; Уиттекер, 1980: 123 и 125; Бигон и др., 1989: 124–125; Brown, Lomolino, 1998: 105; Петров, 2001: 113; Воронов и др., 2002: 97; Сох, Moore, 2003: 52, 73; Нинбург, 2005: 6 и др.). Сравнение его с рис. 4.2 демонстрирует различия в подходах, осмыслении и интерпретации результатов. Главное отличие данных рисунков — не *распределение* кривых по оси абсцисс и их форма, как видится континуалистам, а то, что *отложено* по оси абсцисс. Континуалисты анализируют распределение видов по градиенту фактора, который они считают значимым, без какой-либо привязки к местности. Такой подход логичен при изучении экологических амплитуд отдельных видов и *уже выделенных* сообществ. Однако реальные сообщества распределены не только в *воображаемом* гиперпространстве факторов, но и в обычном вполне *реальном* географическом пространстве. Более того, сообщество (экосистема и т. п.) — это прежде всего комплекс видов, занимающий место в *реальном географическом* пространстве. Пространство факторов — виртуальное, и в нём распределены виртуальные группировки организмов, которые

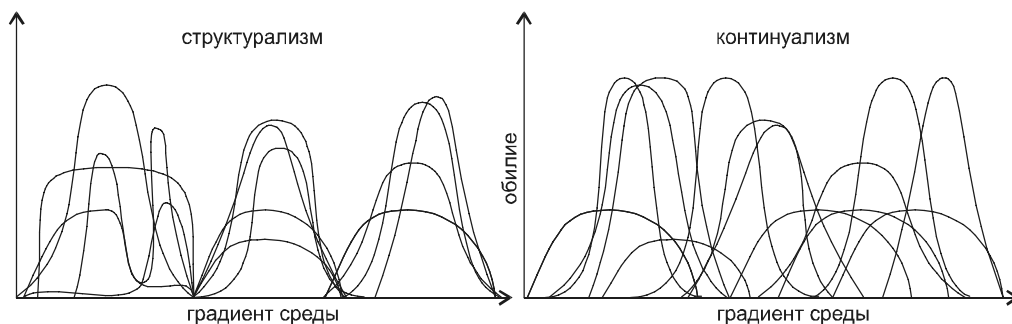


Рис. 4.1. Различия структурализма и континуализма в представлении континуалистов (каждому виду соответствует своя кривая).

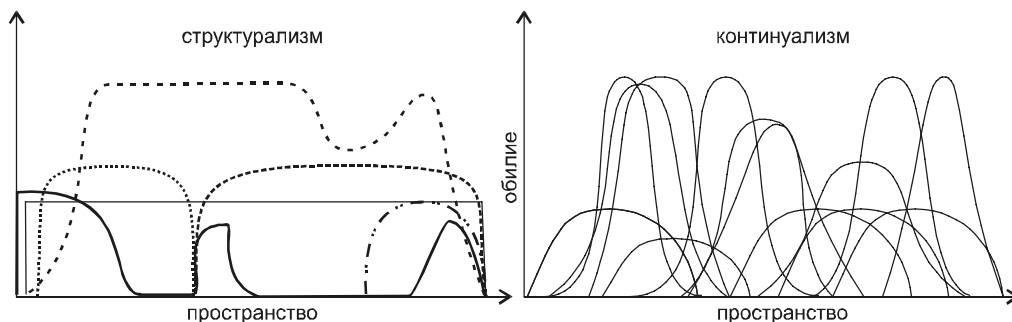


Рис. 4.2. Различия структурализма (разные кривые — разные виды) и континуализма (каждому виду соответствует своя колоколовидная кривая) в представлении структуралистов.

тоже называют сообществами. Свойства реального и виртуального пространств различны. Основная разница состоит в том, что в виртуальном пространстве факторов возможно нахождение в одной точке любого числа видов и сообществ, в географическом же — только одного. Таким образом происходит подмена понятий, и рисунок, призванный иллюстрировать различия взглядов представителей неодинаковых парадигм на распределение видов, в действительности иллюстрирует разницу в подходах к сбору и анализу данных, т. е. вовсе не относится к обсуждаемому вопросу — к фактическому распределению видов по поверхности Земли. Графики, подобные изображённому на рис. 4.1, показывают распределение видов и их групп по градиенту изучаемых факторов, т. е. их биологию (аутоэкологию), но никоим образом не проливают свет на вопрос о степени интегрированности реальных сообществ на местности. Более того, методы, используемые континуалистами для выделения сообществ (классификация и ординация), с точки зрения структуралистов в действительности вовсе не являются методами выделения экосистем, а лишь методами выявления экологических групп видов, сходно реагирующих на факторы внешней среды, поскольку выделение этих «сообществ» происходит не в географическом пространстве, а в «пространстве» факторов, что вовсе не одно и то же.

Данная идея многим покажется крамольной и абсолютно неприемлемой, поскольку общепринято считать наоборот. Поэтому давайте применим этот метод (случайных проб и анализа их в пространстве факторов) для изучения территории, несомненно разделённой в пространстве резкими границами на участки. Например, территорию Европы, поделённую на страны. На территории каждой из стран преобладают её подданные, поэтому будем считать территорию, на которой преобладают подданные одной страны, частью данной страны. Попробуем провести границы стран методами континуализма. Для этого подсчитаем число подданных разных стран в случайно расположенных квадратах, размером,

например 50×50 миль, использованных для биогеографического районирования Северной Америки (Hagmeier, Stults, 1964). Очевидно, что часть таких квадратов попадёт на границы и захватит несколько стран. Уже только это снизит резкость границ. Рассмотрим далее распределение подданных разных стран в пространстве любых факторов, например, таких несомненно важных для экономики и населения данных стран факторов, как увлажнение и температура. Даже и без проведения расчётов совершенно очевидно, что мы не сможем получить чётких границ между странами, вместо этого мы получим континуум. А между тем границы такие существуют и необычайно резки (не имеют ширины в изучаемом масштабе). Задача разграничения государств вполне аналогична задаче разграничения сообществ, поскольку и те и другие занимают какую-то часть поверхности Земли.

«Наблюдения подтверждают принцип Раменского и Глисона о существовании континуума сообществ: широкие перекрытия экологических амплитуд и рассредоточенность центров распределения популяций вдоль градиента среды приводят к тому, что большинство сообществ непрерывно переходят одно в другое, и это случается гораздо чаще, чем образование определённых ясно разграниченных друг от друга сообществ» (Уиттекер, 1980: 125).

«Факты искажают отображение действительности в нашем сознании, если идея, их группирующая, порочна» (Фёдоров, 1987, цит. по 2004: 340).

Становится ясным, что выбранные факторы не связаны с существованием дискретности. В зависимости от выбранных показателей, мы будем получать более или менее плавный континуум, но никогда не получим чётких границ. Проблема заключается в том, что исследователь, изначально считающий, что дискретности нет, после первого анализа (по увлажнению и температуре) объявит, что математический анализ данных свидетельствует об отсутствии дискретности и наличии континуума, между тем как математически доказано только отсутствие их связи. Сколь бы чёткими ни были границы, анализ несущественных факторов неизбежно даст нам в результате не чёткие границы, а плавный континуум. И проблема здесь не в выборе адекватного показателя, а в принципиальной неверности самого подхода. Выявить существенные факторы (которыми могут быть и биотические взаимоотношения) удаётся далеко не всегда. Например, один из процветающих

отрядов насекомых — перепончатокрылые — наполовину состоит из паразитов. Однако неизвестно ни одного вида перепончатокрылых, паразитирующих на позвоночных, хотя есть паразиты, паразитирующие на паразитах позвоночных. Причина такого неизвестна, но факты это не меняет. Таким образом, невыявление дискретности с помощью данных методов не может служить доказательством отсутствия чётких границ. Появление континуума в результате такого анализа вовсе не отменит реальность границ, что легко проверить на пункте паспортно-визового контроля, попытавшись вместо предьявления визы, рассказать пограничникам теорию о континууме в гиперпространстве факторов.

Надо также помнить о почти повсеместном уничтожении или существенном преобразовании естественных сообществ. Безусловно, трудно провести резкую границу между лесом и степью, особенно если степь распахали, а лес вырубил, но это не является аргументом в пользу того, что такая граница и в естественных условиях (до вмешательства человека) — неясная и расплывчатая, а лес плавно переходит в степь, образуя экотон, — лесостепь. Таким образом, мнение континуалистов о том, что виды в нормальных условиях образуют не взаимно адаптированные комплексы, а континуум, где разные виды в зависимости от факторов внешней среды образуют разнообразные случайные сочетания (см., например, Уиттекер, 1980; Миркин, 1984; Миркин, Наумова, 1997 и др.), основанное на изучении распределения видов по градиентам факторов среды, не только не выдерживает никакой критики, но выглядит крайне наивно и неожиданно. Тем не менее, представление это парадоксальным образом считается доказанным и почти общепринятым. Однако большое или малое число людей, придерживающихся какой-либо точки зрения, не является аргументом в поисках истины.

Только непосредственное изучение распределения видов по поверхности Земли (в географическом пространстве, а не в пространстве факторов) способно выявить реально

существующие сообщества, хотя и здесь есть свои сложности. В частности, необходим учёт сукцессионной динамики. Однако континуалисты и структуралисты вкладывают разный смысл в понятие «сукцессия» (см. ниже), поэтому и учитывать сукцессионную динамику они будут по-разному.

Появление понятия континуума и особенно его широкая популярность в геоботанике и, отчасти, в гидробиологии (Миркин, Розенберг, 1979; Миркин, 1987; Несис, 1977; Погребов, 1982; 1988) в значительной мере обусловлено не только недостаточным учётом сукцессионной динамики (а зачастую — и полным её игнорированием), но и широким распространением в современной экологии математических методов, неучитывающих пространственное распределение видов. Справедливости ради надо сказать, что существуют модификации широко распространённых методов, с помощью которых можно учесть реальное расположение мест отбора проб в пространстве, но они не входят в наиболее популярные пакеты статистики. Исследователи, следуя традициям (моде?), не ставят перед собой цель учесть пространственное распределение изучаемых явлений. Более того, большая часть биологов о существовании методов, учитывающих пространство, и не подозревает. Иными словами, устойчивость представлений континуалистов обусловлена в значительной степени априорным игнорированием пространственной компоненты биологических (в данном случае — экологических) взаимодействий.

В последние десятилетия не в силах отрицать очевидное, т. е. существенное влияние на распространение видов биологических факторов: конкуренции, эдификаторной роли и т. п., концепция континуализма претерпела некоторые изменения. О таких изменениях Б.М. Миркин писал: «Суть новых взглядов на континуум заключается в том, что независимость распределений видов более не абсолютизируется, произошла «фитоценологизация континуума» (Миркин, Наумова, 1998). Виды в растительных сообществах занимают не фундаментальные, а реализованные экологические ниши, объём которых регулируется конкуренцией. Влияют на распределения видов и неконкурентные средообразующие взаимоотношения, например, влияние эдификаторов (таких, как ель в бореальных лесах или сфагнум на верховых болотах). По этой причине распределения видов по градиентам среды могут быть не только симметричными колоколовидными, но и асимметричными и даже би- и полимодальными» (Миркин, 2005: 523).

Как становится ясным из приведённой цитаты, нового в действительности очень мало: по-прежнему происходит подмена понятий. Виды влияют на распределение друг друга на местности, в реальном пространстве, а не по «градиентам среды», не в воображаемом пространстве экологических факторов. Что здесь играет большую роль: непонимание сущности спора или нежелание изменить свою точку зрения?

Введение пространства в классические законы экологии меняет их нетривиальным образом.

Так, согласно одному из них — принципу конкурентного исключения — «два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать, поскольку в результате конкуренции один из видов будет вытеснен другим» (Гиляров, 1990: 159). Итальянский математик Вито Вольтерра показал это на системе дифференциальных уравнений. Выпускник кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ Г.Ф. Гаузе на опытах с инфузориями в небольших стеклянных сосудах, получил экспериментальное подтверждение расчётов Вито Вольтерра. В опыте, результаты которого приведены на рис. 4.3, один из видов вымер через 20 суток после начала опыта (что при-

«На одной из своих лекций Давид Гильберт* сказал:

— Каждый человек имеет некоторый определённый горизонт. Когда он сужается и становится бесконечно малым, то превращается в точку. Тогда человек говорит: «Это моя точка зрения» (Физики шутят, 1993: 44).

* Немецкий математик (1862–1943), член Российской Академии наук (1922) и почётный иностранный член АН СССР (1934).

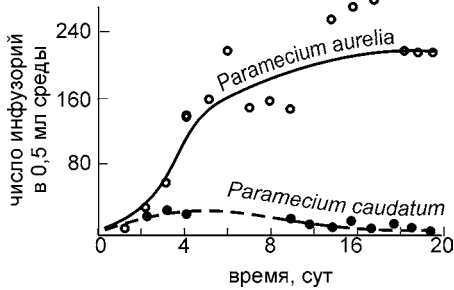


Рис. 4.3. Динамика популяций инфузорий *Paramecium aurelia* и *P. caudatum* в совместной культуре По G.F. Gause, 1934 из: Гилярова (1990).

друг друга не вытеснили. Данный факт никак не соответствует теории Вольтерра-Гаузе, но тем не менее до сих пор не получил общепринятого объяснения, а лишь название: «планктонный парадокс» (Hutchinson, 1961). Аналогично: число видов деревьев, совместно произрастающих в тропическом лесу, очень велико, но в то же время различия их ниш показать не удаётся. Подобные расхождения между теорией и фактами пытаются объяснить двумя способами.

1. Предположением о неполноте фактов:

— поскольку согласно дифференциальным уравнениям Вито Вольтерра достаточно различия в одном измерении ниши, а число измеряемых исследователем в природе параметров всегда конечно, предполагают, что на самом деле виды имеют неодинаковые ниши, просто исследователи эти различия не обнаруживают.

2. Введением дополнительных условий, при соблюдении которых виды с идентичными потребностями всё-таки могут сосуществовать, например:

— неоднородности среды: в опытах Г.Ф. Гаузе, в которых в среду вводили неоднородности (например укрытия), виды с близкой биологией сосуществовали на протяжении всего эксперимента;

— наличие плотно-зависимых эффектов: ограничение численности разных видов не межвидовыми (конкуренцией за ресурсы, например), а внутривидовыми взаимодействиями. Анализ уравнений (Chesson, 2000; Adler et al., 2007) показывает, что имеются значения коэффициентов, при которых возможно сосуществование видов с идентичными требованиями (нишами).

В приведённых выше моделях события развиваются во времени. Предложенные для их объяснения теории также растолковывают развитие процесса во времени, хотя реальные события движутся не только во времени, но и в пространстве. Экспериментальные сосуды Г.Ф. Гаузе с точки зрения инфузорий (т. е. учитывая их способность к перемещению в пространстве) равноценны одной точке.

Между тем, существует множество работ, в которых показано, что учёт пространства может существенно изменить результаты. Проиллюстрируем это наглядной моделью, основанной на идеологии клеточных автоматов* (Грабовский, 2005). В ней особи двух или нескольких видов (число видов можно задать от двух до десяти) взаимодействуют на совершенно однородном моделируемом поле. Целиком особи всех видов имеют равную конкурентоспособность и занимают одну нишу (имеют идентичные потребности). С помощью модели можно изучить динамику во времени: (1) суммарной по полю относитель-

мерно соответствует 40 генерациям). Позднее аналогичные результаты были получены на многочисленных опытах, и этот закон стали считать одним из основных законов экологии, названным по имени первооткрывателей законом (принципом) Вольтерра-Гаузе. Изучение же ситуации в природе показывает, что сосуществование видов с идентичными потребностями (нишами) — явление достаточно обычное. Например, фитопланктон по всему Мировому океану и в пресных водах состоит из большого числа видов одноклеточных водорослей с очень сходными нишами, причём виды эти встречаются вместе и, по видимому, сосуществуют многие тысячелетия (если не миллионы лет), но до сих пор

* Её суть в том, что пространство и время на моделируемом поле дискретно. Состояние элемента в последующем такте времени полностью определяет его окружение (принцип локальности взаимодействий) и, возможно, его самого в текущем такте времени.

ной численности видов и (2) распределение отдельных видов в пространстве. Пространство измеряют в размерах особей, время — в генерациях. Измерения этих параметров в относительных, а не абсолютных величинах (метры, сутки и т. п.) биологически более правильно (Азовский, 2003). При размножении каждая особь делится на несколько эквивалентных ей потомков (можно задать разное число потомков). Каждый потомок расселяется в пределах некоторого задаваемого радиуса. Если выбранный участок оказывается свободным — занимает его. Если участок занят другим видом, то расселяющаяся особь с вероятностью 0,5 (виды имеют равную конкурентоспособность!) либо вытесняет его, либо вымирает. При половом размножении добавляется ещё один задаваемый параметр: радиус поиска полового партнёра (разноса гамет, пыльцы, спермиев, неоплодотворённых яйцеклеток и т. п.). Модель показывает, что виды с одинаковой конкурентоспособностью, занимающие одну нишу в однородном пространстве, могут сосуществовать весьма долго, если это пространство достаточно велико. Изменение параметров модели (радиуса расселения, радиуса поиска полового партнёра, размера поля, числа потомков) влияет на результат. На модели получено, что продолжительность сосуществования видов уменьшается при:

— уменьшении отношения размера экспериментального поля к радиусу перемещения особей (т. е. по мере приближения поля к точке), предельный вариант (поле равно точке) с максимальной неустойчивостью сосуществования видов и рассматривает теория Гаузе-Вольтерра;

— увеличении плодовитости.

При низкой способности к расселению и большом радиусе поиска полового партнёра (ситуация типичная для, например, деревьев тропических лесов, имеющих крупные плоды, которые разносятся на расстояние гораздо меньшее, чем пыльца), немалое число видов (в данной модели максимальное число — 10) с идентичными нишами способны существовать весьма долго. Прогон модели с параметрами фитопланктона (радиус расселения мал, размножение бесполое) даёт ещё более устойчивую ситуацию сосуществования 10 видов с полностью идентичными экологическими нишами. Виды образуют пятна, форма пятен довольно изменчива, положение пятен более постоянно. Получаемые на моделируемом поле пятна разных видов весьма напоминают наблюдения в природе. Такая картина получается и при изучении распределения сообществ (примерно соответствующему распределению наиболее массовых видов) инфузорий на литорали Белого моря (Бурковский, 1992, 2006: 154) (рис. 4.5). По результатам съёмки с интервалом в 2 недели (примерно 30 поколений) форма пятен сильно изменилась, но многие пятна остались примерно в тех же местах. Таким образом, учёт пространства существенно изменяет результаты. Более того, клеточные автоматы позволяют смоделировать ситуации, для которых не удаётся подобрать систему уравнений и коэффициенты. При этом получаемые результаты вполне соответствуют наблюдениям в природе не только по моделируемым свойствам, но даже и по тем, какие вовсе никак не учитывали при построении модели. Кроме уже разобранных свойств одновидовых пятен, вполне соответствует наблюдениям в природе и распределение относительных частот видов по результатам модели (рис. 4.4а). Таким образом, оказывается, что противоречие между фактическими данными и обычно используемыми математическими моделями, в частности системой дифференциальных уравнений Вольтерра,

«Условия экспериментов, породившие «принцип Гаузе», не имитируют природную ситуацию, а наоборот, исследуют поведение и судьбу популяций, в экстремальных... ситуациях, которых нет в природе» (Фёдоров, 1987, цит. по 2004: 362).

«Формулировку закона Ома необходимо уточнить следующим образом: «Если использовать тщательно отобранные и безупречно подготовленные исходные материалы, то при наличии некоторого навыка из них можно сконструировать электрическую цепь, для которой измерения отношения тока к напряжению, даже если они производятся в течение ограниченного времени, дают значения, которые после введения соответствующих поправок оказываются равными постоянной величине» (Физики шутят, 1993: 144).

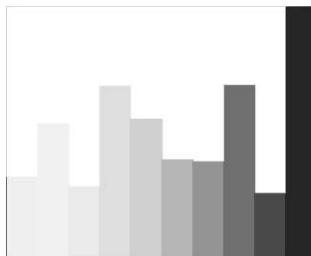


Рис. 4.4а. Относительная численность десяти видов с идентичными нишами в однородном пространстве через 100 поколений. Результаты одного из прогонов модели при следующих параметрах: размер экспериментального поля 75×75 , радиус расселения особей 1, радиус поиска полового партнёра 10, плодовитость 4 потомка, разные оттенки серого соответствуют разным видам). Время эксперимента (100 поколений) примерно в 2,5 раза больше, чем в опыте Г.Ф. Гаузе на рис. 4.3.



Рис. 4.4б. Распределение видов в пространстве в том же опыте.

Начальное распределение видов случайное, на рисунке приведено распределение через 100 поколений. Оттенки серого соответствуют тем же видам, что и на рис. 4.4а.

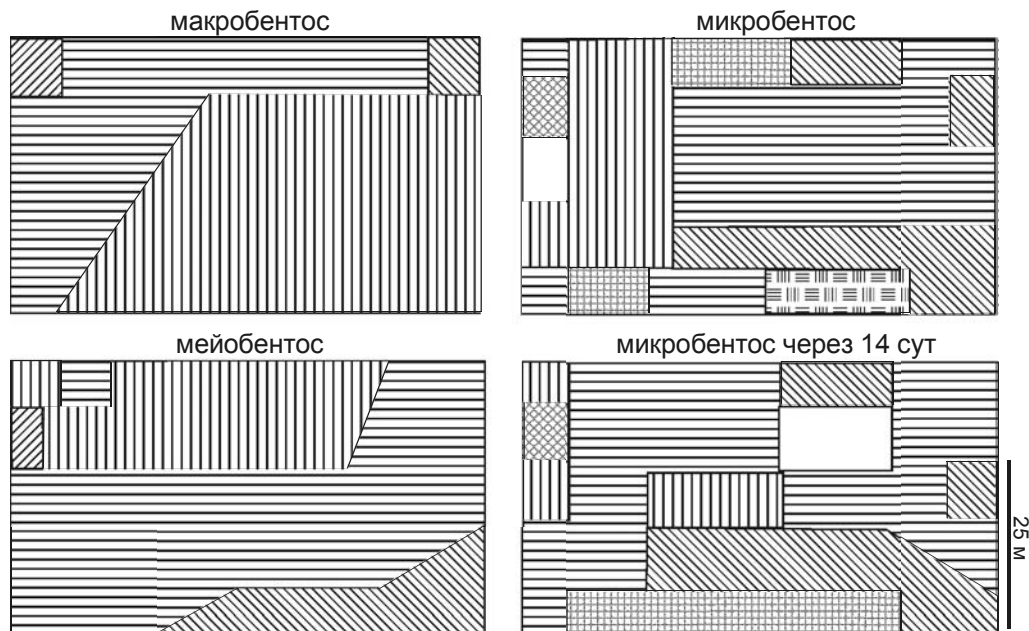


Рис. 4.5. Структурная гетерогенность сообщества на уровне макро-, мейо- и микробентоса. Тип штриховки соответствует определенной структуре доминирования в микро-, мейо- и макробентосе, выявленной кластерным анализом. Исследованная площадь — 3200 м^2 , 25 станций (по: Бурковский, 1992). С увеличением размеров организмов возрастает и абсолютный радиус их расселения (в метрах), возрастание абсолютных размеров и радиуса расселения приводит к уменьшению абсолютной мозаичности одновидовых пятен. Динамика положения пятен микробентоса хорошо соответствует прогнозируемому моделью В.И. Грабовского.

объясняется, вероятно, непригодностью выбранного математического аппарата для моделирования таких процессов. Аналогично результаты эксперимента Г.Ф. Гаузе можно экстраполировать на природную ситуацию только в тех условиях, когда соблюдаются сделанные при его постановке допущения (особи способны расселяться на расстояние, сопоставимое с размерами однородного участка, в котором происходит взаимодействие видов). Построенная же на основании этих моделей и экспериментов общая теория нуждается в существенной уточнении, поскольку в основе её лежат артефакты. В частности, закон Гаузе-Вольтерра — «два вида с одинаковой биологией не могут сосуществовать в однородной среде» — следует дополнить словами «в одной точке», поскольку в пространстве, а тем более в природе, они сосуществовать вполне могут, о чём свидетельствуют и наблюдения.

Моделирование континуальности и дискретности

Обитающие совместно виды взаимодействуют друг с другом. Взаимодействия эти могут быть как связанными с переносом энергии (трофическими), так и не связанными. Последние весьма разнообразны и могут быть не менее важными для популяций, чем трофические, хотя на современной стадии своего развития экология изучает прежде всего пути переноса вещества и энергии (цепи питания, конкуренция за ресурс, динамику биогенов и т. д.). Предложено большое число классификаций взаимодействий видов по самым разным логическим основаниям или вовсе без них. Ещё больше классификаций может быть представлено. Если же начать систематизировать не только парные, но и множественные взаимодействия, число возможных классификаций возрастет почти до бесконечности. Для дальнейшего изложения достаточно констатации факта сложности и многообразия взаимодействий отдельных видов.

Существенный вопрос, который даст весомые аргументы в пользу континуализма или структурализма, следующий: достаточно ли слабых позитивных взаимодействий видов для образования устойчивых в пространстве и времени ассоциаций? Положительный ответ на данный вопрос будет означать, что для объяснения наблюдаемого распределения видов в пространстве отнюдь не всегда нужно привлекать абиотические факторы, как это делают континуалисты. Отрицательный же — наоборот, будет свидетельствовать о том, что учитывать влияние среды необходимо для объяснения случаев совпадения пространственного распределения видов. В природе трудно найти убедительные примеры, поскольку неоднородности биоты наблюдаются на фоне неоднородностей абиоты.

Но неоднородную абиотическую среду легко создать в модели. Рассмотрим другую модель (тоже клеточный автомат), которая позволит ответить на поставленный вопрос.

Представим простейшую систему:

— состоящую всего из двух пар видов А-а и В-в;

— совместно могут быть встречены только виды разных регистров (вид, обозначенный большой буквой с видом, обозначенным маленькой и наоборот);

— пусть между видами А-а и В-в существует позитивная связь, а между видами А-в и В-а — негативная.

Табл. 4.1. Матрица перспектив вида а.

Исходное население	Вероятность события	Результат
А	1	А/а
-/	0,5+Ass/2	-/а
А/в	0,5+Ass/2	А/а
-/в	0,5	-/а
В-/	0,5-Ass/2	В/а
В/в	0,5-Ass/2	В/а

Всё многообразие взаимодействий видов формально выразим в изменении вероятности совместного обнаружения: виды, взаимодействующие позитивно, имеют повышенную вероятность совместного нахождения, взаимодействующие негативно — отрицательную. В модели этот параметр (Ass) варьирует от -1 до $+1$. При значении $Ass = 0$ связь между видами отсутствует, при $Ass = -1$ или 1 связь функциональна.

В каждом поколении модели каждая особь размножается (простым делением), продуцируя подобных себе потомков (число потомков задаётся). Каждая дочерняя особь рас-

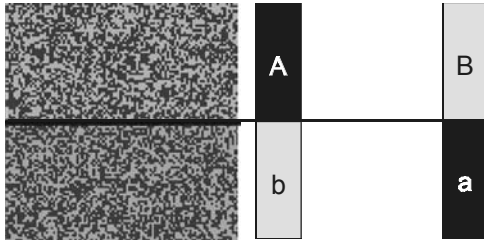


Рис. 4.6. Два варианта исходных распределений видов.

Ass/2. С такой же вероятностью a вытеснит b , если b занимает место совместно с A . В случае, если b является единственным хозяином участка, a вытеснит его с вероятностью 0,5. Если участок занят B , либо B в паре с b , то a становится совладельцем участка с B с вероятностью $0,5 - Ass/2$. Судьба вытесненных особей для конечного результата несущественна. Для простоты представим, что все вытесненные особи погибают. В каждом поколении модель сканирует особи в случайном порядке.

Распределение видов показывается в модели в окне, поделённом на две части. В верхней дано распределение видов A и B , в нижней — a и b .

Модель позволяет задавать два возможных начальных типа распределения (рис. 4.6) на поверхности тора (тор выбран для простоты моделирования, форма поверхности не важна). При одном (слева) получается случайное расположение. При втором (справа) распределение — максимально неслучайное и антагонистичное (совместно обитающие в исходном распределении виды взаимодействуют негативно): одна часть моделируемого пространства заселена видами A и b , другая — B и a , заселённые участки разделены незаселённым пространством. Случай, когда совместно обитают позитивно взаимодействующие виды, не рассматривается. Впрочем, как выяснилось при прогоне модели, влияние начального распределения видов быстро становится несущественным.

На рис. 4.7 показано, как меняется через 50 поколений исходно случайное (в центре) распределение в зависимости от разных значений (цифры) связи видов. Вверху представлено расположение видов A и B , внизу — a и b . Как и следует ожидать, в отсутствии связи между видами их распределение остается свободным друг от друга. Распределение пар видов A - a и B - b независимо. Однако уже при значении параметра связи 0,1 совпадение распределения положительно взаимодействующих видов становится очевидным. Напомним, что такая сила связи свидетельствует, что лишь одна из 10 особей при занятии участка руководствуется предпочтениями в выборе партнера. Дальнейшее увеличение силы связи сначала увеличивает скорость, с которой устанавливаются резкие границы, а затем приводит к возрастанию мозаичности. В пределе (при связи = 1) мозаичность столь высока, что производит впечатление случайного распределения. В действительности же все ячейки заняты либо Aa , либо Bb , но скорость, с которой образуется комплементарное распределение при изначально заданном случайном расположении, столь высока, что обширные однородные участки просто не успевают образоваться. Таким образом, результат не зависит от силы связи видов: при любой образуются участки, занятые той или иной парой видов.

Большее число потомков и меньший радиус расселения ускоряет формирование однородных участков, меньшее число потомков и больший радиус расселения — замедляют. Т. е. эти особенности биологии влияют лишь на скорость, но не на результат: рано или поздно ассоциации, образованные положительно взаимодействующими видами, занимают сплошные области.

Образующиеся между областями границы не просто устойчивы во времени, но более того их чёткость в ряду поколений только возрастает, при этом граница становится менее извилистой (рис. 4.8).

селяется в случайно выбранном направлении на случайную дистанцию (радиус расселения задаётся) и производит попытку занять выбранное место. В зависимости от населения последнего, расселяющаяся особь занимает участок или вымирает согласно следующей матрице вероятностей (как пример в табл. 4.1 рассмотрен вид a). Если место занято видом A , то особь a займёт его и разделит впоследствии с особью A . Если место пусто, то a займёт его с вероятностью $0,5 +$

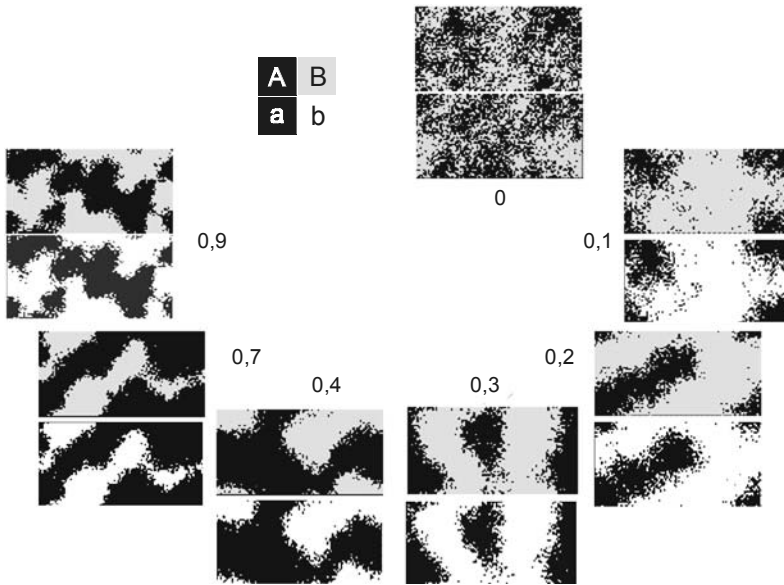


Рис. 4.7. Влияние силы связи видов на их распределение.

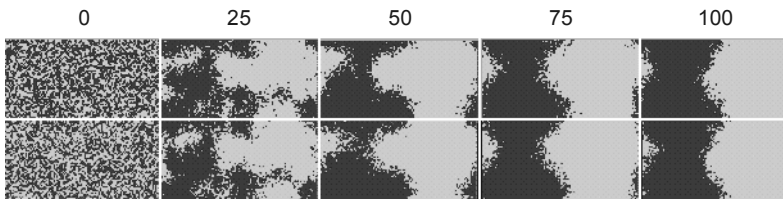


Рис. 4.8. Устойчивость границ во времени.

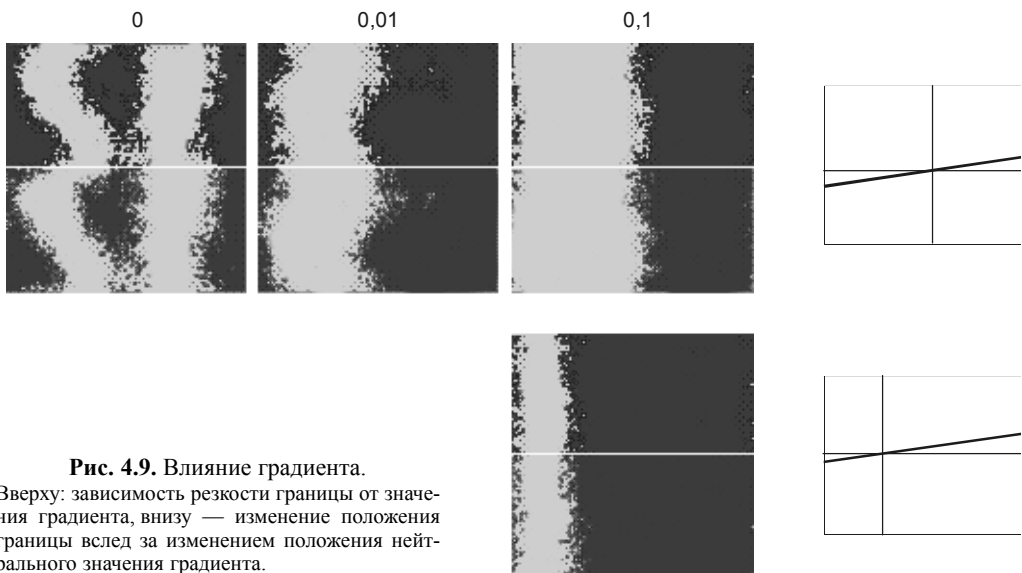


Рис. 4.9. Влияние градиента. Вверху: зависимость резкости границы от значения градиента, внизу — изменение положения границы вслед за изменением положения нейтрального значения градиента.

Таким образом, для возникновения неоднородности в распределении видов совершенно не нужна неоднородность среды, а достаточно лишь того, чтобы виды взаимодействовали друг с другом (вливали на распределение друг друга), т. е. происходило то, что в природе наблюдается довольно часто и является обычным. Эта неоднородность образуется в результате самоорганизации и устойчива во времени.

Остаётся неясным, с чем же связано то, что при более или менее тщательных поисках обычно удаётся обнаружить, что границы неоднородности биоты часто соответствуют тем или иным неоднородностям среды. Для этого введём в модель неоднородность среды в простейшем виде — как градиент фактора среды, причём при значениях фактора >1 одна из пар имеет конкурентное преимущество, <1 — другая, а при $= 0$ ни одна, ни другая пара не имеют конкурентного преимущества. При значениях фактора $= 0,01$ конкурентное преимущество реализуется в 1 случае из 100 при максимальном значении фактора. На графике (рис. 4.9) это выражено в угле наклона линии фактора: при 0 она параллельна оси X (градиент отсутствует), при 1 — перпендикулярна ей. Сразу же становится очевидным, что даже незначительный градиент существенно влияет на распределение комплексов видов: граница между комплексами становится перпендикулярной градиенту среды. При смещении равновесного положения в ту или иную сторону, граница между комплексами движется вслед за ним. Стоит отметить также, что даже при плавном градиенте граница между комплексами весьма резка, совпадая со значением фактора $= 0$, при котором обе пары имеют одинаковые конкурентные возможности (на графике соответствует оси X).

Таким образом, хотя градиент среды не является необходимым для возникновения границы между комплексами видов, *положение* границы зависит от градиента: равновесное значение (при котором конкурентоспособность пар равна) является аттрактором. Поскольку абсолютно однородная среда возможна только в компьютерной модели, но не в природе, соответствие градиентов среды границам между комплексами видов должно быть весьма обычным. При рассмотрении работ, в которых показывают возможность объяснить распределение видов факторами внешней среды, следует помнить, что любой самый совершенный математический аппарат ищет связи только среди переменных, кото-

рые введены в анализ. Первым же этапом любого исследования является ограничение набора рассматриваемых переменных теми, которые исследователь считает значимыми. Поэтому дальнейший анализ устанавливает только то, какие из них наиболее связаны с рассматриваемыми характеристиками и не более.

«Ежели у тебя спрошено будет: что полезнее солнце или месяц, ответствуй: месяц, ибо солнце светит днём, когда и без того светло» (Козьма Прутков. Плоды раздумья. Мысли и афоризмы. 51).

Причины и скорость образования новых видов и экосистем

Итак, моделирование показывает, что для возникновения дискретности достаточно существования биотических взаимоотношений. Детальное изучение биологии отдельных видов всегда выявляет многочисленные и существенные примеры взаимодействия изучаемого вида с другими, обитающими вместе с ним. Кажется совершенно невероятным, что все эти взаимодействия никак не влияют на эволюцию длительно сосуществующих видов. На признании данного положения и построена парадигма структурализма. Согласно этой теории в геологическом эволюционном масштабе времени живущие совместно виды в процессе эволюции адаптируются друг к другу, образуя целостные комплексы, которые мы пока будем называть экосистемами.

Однако процессы эволюции традиционно не рассматривают в экологических исследованиях, поскольку довольно широко распространено мнение об эволюции как медленном плавном процессе накопления морфологических изменений. Имеется в той или иной степени бессознательная тенденция связывать степень морфологических отличий со временем, за которое они происходят: род считают более древним, нежели вид; семейство —

Таблица 4.2. Темпы эволюции или адаптации. По Глазовскому (2004).

Уровень	Время
Семейство	1×10^6 лет
Род	$n \times 10^5$ лет
Вид	$n \times 10^4$ лет
Морфологические изменения в популяции	$n \times 10^2$ лет
Функциональные изменения в популяции	$n \times 10$ лет
Индивидуальная адаптация	минуты – годы

более древним, нежели род и т. д. В качестве примера такой точки зрения можно представить таблицу 4.2.

Цифры, приводимые в подобных таблицах, сильно зависят от анализируемых данных. Так, средний возраст современного вида насекомых — не менее 10^7 поколений (Жерихин, Расницын, 1980), т. е. соответствует возрасту семейства в приведённой таблице. Известны многочисленные примеры длительного бытования видов в неизменном состоянии (латимерия, гаттерия и т. д.). Хрестоматиен пример щитня *Triops canacriformis*, существующего с позднего триаса до настоящего времени, т. е. около 180 млн. лет. Есть и противоположные примеры.

После вселения из Северной Америки для борьбы с амброзией амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* в течение 5–7 поколений образовался новый подвид *Z. suturalis volatus* Kovalev, 2002, отличающийся как морфологией, так и способностью к полёту, которой лишены оба американских подвида (Ковалев, 2004).

Пять эндемичных видов гавайских бабочек *Hedylepta* встречаются исключительно на бананах, что завезли полинезийцы на Гавайские острова около 1000 лет назад (Zimmermann, 1960).

Пять видов рыб рода *Haplochromis*, эндемичных для африканского оз. Набугабо, образовались не ранее 3720 лет назад (Greenwood, 1965).

Число примеров можно значительно увеличить, но совершенно ясно, что имеется весьма существенный (не менее 6 порядков) разброс скорости видообразования. Поэтому в целом можно утверждать, что представление о чёткой функциональной связи между рангом таксона и временем, за которое этот ранг был достигнут (настолько чёткой, что определяется возраст таксонов и время изоляции биот по рангу таксонов), фактические данные не только не подтверждают, но, наоборот, позволяют однозначно утверждать, что данное представление совершенно неверно. И в первую очередь неверно представление о том, что для видообразования нужно продолжительное время

Также весьма широко распространено представление об изоляции как ведущем факторе эволюции. Классическая схема того, как возникают виды и экосистемы приведена на рис. 4.10. Согласно этим представлениям, новые виды и экосистемы образуются преимущественно после разделения единого ареала (вида, экосистемы) непреодолимым барьером. Под барьером следует понимать любую преграду, исключаящую обмен генами между популяциями по разные стороны барьера. На схеме исходной биотой является биота А. Возникшие барьеры (барьеры 1 и 2) разделяют ареал этой биоты. В каждом из ареалов возникают самостоятельные биоты, которые постепенно дивергируют. В случае исчезновения барьера (барьер 1) биоты сливаются в одну. Аналогично развиваются события после проникновения биоты через обычно непроницаемый для неё барьер (барьер 3). Выдающийся американский эволюционист Эрнст Майр (1905–2005) вообще отрицал возможность симпатрического (без изоляции) видообразования за исключением особых случаев, вроде полиплоидного видообразования. Поскольку на его трудах (в русском переводе опубликованы: Майр, 1947, 1968, 1971, 1974) выросло не одно поколение биологов как за

«Чем выше таксономический ранг, тем более длительный промежуток требуется для его появления» (Зенкевич, 1971, цит. по 1977: 227).

«Обособление таксонов разного ранга... требует тем больше времени, чем выше ранг таксона» (Беляев, 1977: 211).

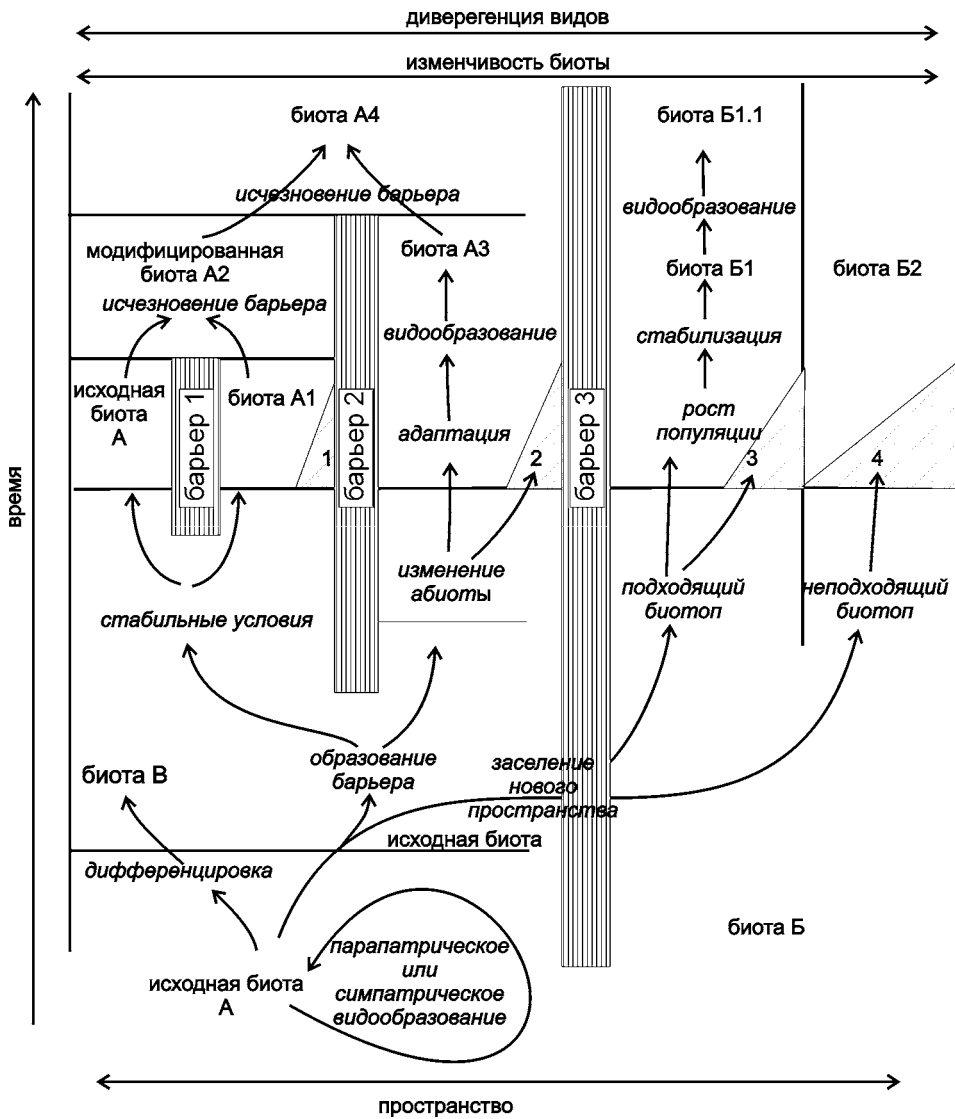


Рис. 4.10. Распространённое представление об образовании видов и биот. По Myers, Giller (1988). Объяснения в тексте.

рубежом, так и у нас в стране (да и я в том числе), представление о главенствующей роли изоляции в видообразовании получило широчайшее распространение, и его считают уже одной из прописных истин.

Тем не менее, изучение реальных событий показывает, что представление о необходимости изоляции для образования новых видов, биот и экосистем отнюдь не всегда, а, возможно, и редко соответствуют действительности.

Даже беглый взгляд на распределение видов по Земле показывает, что различные районы населены разным набором видов. Несомненно, что одни виды произошли от других, но при этом часто совершенно невозможно представить себе физические преграды, разделившие гипотетический ареал предкового вида. Особенно сложно такое сделать в случае морских видов, в особенности учитывая их широчайшие возможности для распространения благодаря долгоживущим пелагическим личинкам, которые имеет подавляю-

щее большинство видов бентоса. Так, одни виды образовались в высоких широтах, после произошедшего в олигоцене – миоцене увеличения температурного градиента между экватором и полюсом: в конце палеоцена поверхностная температура воды в Антарктике достигала 18°C. Другие виды сформировались в приэкваториальных районах, после произошедшего в то же время повышения температуры выше экологической амплитуды существовавших ранее в этих местах экосистем. Третьи виды характерны для больших глубин Мирового океана. Ни в одном из данных примеров (а число их можно значительно увеличить: таковы и ультраабиссальные желоба посреди абиссальных равнин, и глубоководные котловины посреди шельфа — Ледовитый океан, Японское море, и некоторые крупные озёра — Байкал, Ньяса и т. п.) не возникла преграда. Ареал новых видов всегда оставался связанным с ареалом предковых. Их ареалы в некоторых случаях граничили на протяжении тысяч километров! И, если в отношении тропических лесов имеются данные о том, что в некоторые периоды их площадь резко сокращалась и сплошные массивы распались на отдельные части, то современная фрагментация бореальных районов моря близка к максимальной за всё время их существования. Представить же барьер, отделяющий малые глубины от больших, ультраабиссальные желоба от абиссальных равнин, вершины гор от их подножий, не стоит и пытаться.

Изучение геологической истории показывает, что генезис путём изоляции, хотя и имеет место, но встречается редко. Образование видов в результате возникновения барьеров, разделяющих исходную популяцию на две разные — способ гораздо менее распространённый, чем это принято считать. Он просто удобен с педагогической точки зрения для объяснения эволюции и видообразования. В действительности географическая изоляция не только не является необходимой для эволюции, но даже не стимулирует её.

Конечно, обособление может приводить к постепенной дивергенции разделённых частей ранее единой экосистемы и возникновению из неё дочерних. При этом из одного предкового вида произойдут два, по одному в каждой из таких частей. Пример тому мы имеем в превращении изначально единой биоты моря Тетис, распавшейся на ряд тепловодных биот. Другой хорошо документированный пример — сравнительно недавнее разделение единой тропической морской центральноамериканской биоты после образования Панамского перешейка примерно 3,5 млн. лет назад. В данном случае по разные стороны перешейка сформировались неодинаковые экосистемы и виды, их образующие.

Но даже в таких, казалось бы, хрестоматийных примерах видообразования в результате географической изоляции при детальном анализе оказывается не всё так очевидно. Прежде всего, нет оснований считать, что все различия обусловлены только и исключительно самим фактом изоляции. Каждая из ставших обособленными частей имеет свою дальнейшую историю. В них независимо менялись климат и структура биотопа. После разделения Панамским перешейком части ранее единой биоты взаимодействовали с разными биотами. Распространённость различных сочетаний абиотических условий в изолированных биотопах может отличаться, что приводит к изменению площади, которую должны занять разные сообщества. Следствием чего является сокращение разнообразия одних и рост разнообразия других. Эти и другие причины не могли не повлиять на их современный облик и таксономический состав в частности. Так, хотя видовой состав мно-

«Наличие физических преград, хоть в какой-то мере ограничивающих обмен биотой между территориями со специфическими условиями жизни, становится обязательным условием формирования региональной флоры и фауны» (Мордкович, 2005: 138).

«Для образования эндемичных видов требуется не только географическая изоляция, но и продолжительное время» (Абдурахманов и др., 2001: 355).

«Close relatives (sister species) have initially vicariant ranges, sympatry is secondary, resulting from later dispersal» (Banarescu, 1992: 823). Э. Майр написал предисловие к этой монографии.

«Опишите процесс видообразования у видов с облигатным бесполом размножением» (Вопрос экзаменатора «на засыпку»).

гих таксонов по обе стороны Панамского перешейка весьма сходен, фауны рифообразующих мелководных кораллов Восточной Пацифики и Карибского бассейна совершенно различны (см. Главу 3 и рис. 3.60). Фауна кораллов Восточной Пацифики несомненно является производной фауны Западной Пацифики, а вовсе не карибской, как можно было бы ожидать, учитывая недавнее возникновение Панамского перешейка. Это свидетельствует о том, что после образования Панамского перешейка мелководные рифообразующие кораллы в Восточной Пацифике вымерли. А ведь с коралловыми рифами связано большое число видов других групп. Поэтому вымирание кораллов неизбежно должно было привести к вымиранию видов и существенному изменению и перестройке не только экосистем самих коралловых рифов, но и рыхлых грунтов.

А.М. Дьяконов (1955) указывает на наличие тропических видов, обитающих как у тихоокеанского побережья Америки, так и в Индо-Малайском архипелаге, но отсутствующих в Вест-Индии. Скорее всего причина такого — расселение видов после образования Панамского перешейка.

К.Н. Несис (1985), сравнивая тропические фауны головоногих моллюсков по обе стороны Панамского перешейка, отмечает, что число бентосных и океанических видов в обоих районах примерно одинаково, тогда как нектобентосных и неритоокеанических гораздо меньше в восточнотихоокеанском районе (5 против 28). Он объясняет это резким интенсифицированием и слиянием Перуанского и Калифорнийского апвеллингов в плейстоцене, приведшим к уничтожению биотопа тропической нижнесублиторальной биоты (внешний шельф — верхняя часть склона, очень узкий в данном районе) из-за постоянно-го снижения температуры и концентрации кислорода, характерного для апвеллингов.

Луга морских трав весьма обычны в Карибском районе, но отсутствуют в тропической восточной Пацифике, как и в тропической восточной Атлантике (Phillips, Menez, 1988). Поскольку морские травы известны с мела, то нет сомнений, что они обитали в районе Панамского перешейка до его образования и вымерли в тропической восточной Пацифике лишь в самое последнее время. Многие обитатели сообществ морских трав Карибского бассейна имеют близкие виды по другую сторону Панамского перешейка, где они обитают в сообществах рыхлых грунтов. Всё же способности видов менять свою биологию конечны, поэтому часть видов, населявших сообщества морских трав до образования Панамского перешейка, вымерли с его тихоокеанской стороны, как и сами эти травы, а сохранившиеся виды изменились.

Нет в тропических восточных районах Пацифики (как и Атлантики и Индийского океана) и брахиопод — типа, известного с палеозоя, т.е. времени, когда ещё не было не только Панамского перешейка, но и разделения Мирового океана на Тихий, Атлантический и Индийский (Зезина, 1973).

С другой стороны, число вымерших в Вест-Индии родов моллюсков больше, чем в Восточной Пацифике (Vermeij, 1978), что свидетельствует о том, что и в Вест-Индии условия существования морской биоты претерпевали значительные изменения. Факт массового вымирания тропической фауны Западной Атлантики в это время показан для моллюсков (Stanley, Campbell, 1981).

Итак, таксоны неритоокеанических и нектобентосных головоногих моллюсков, иглокожих и брахиопод и сообщества морских трав и коралловых рифов (совершенно между собой не связанные) показывают, что после возникновения Панамского перешейка в тропиках восточной части Тихого океана и западной Атлантики произошли существенные изменения условий существования бентоса на шельфе, приведшие к крупномасштабным вымираниям. И климатические колебания, и крупномасштабные вымирания не могли не оказать влияния на эволюцию сохранившихся видов.

G.J. Vermeij (1978), сравнивая тропические восточнотихоокеанскую и западноатлантическую биоты, обнаружил, что степень морфологического расхождения гастропод, декапод

* Единственное исключение — Lucinidae. Это легко объяснимо с экологических позиций: для видов данного семейства характерна специализация к хемосимбиотрофии (см. Главу 2), т.е. они входят в другие ассоциации видов, меньше реагирующие на изменение абиотических условий.

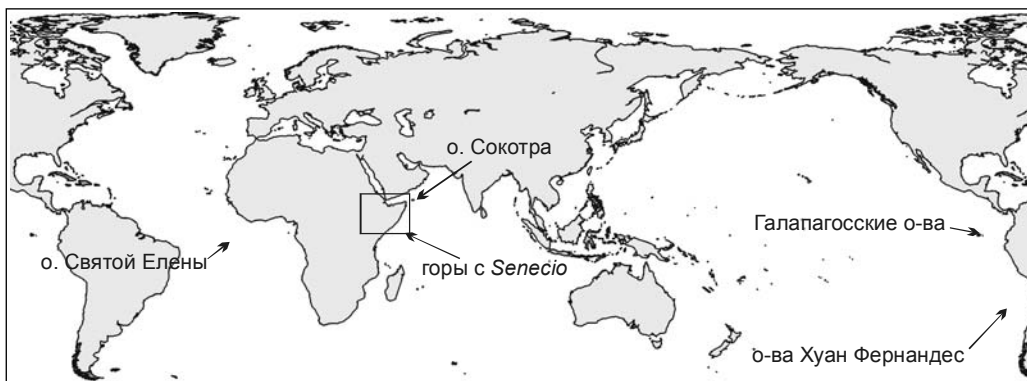


Рис. 4.11. Районы с дефицитом деревьев.

и стоматопод по разные стороны Панамского перешейка ниже у видов, населяющих рыхлые грунты мелководий, нежели у видов, населяющих каменные грунты. Все виды тропических американских двусторчатых моллюсков с большим зиянием сзади (т. е. глубоко закапывающихся) имеют пары близких видов по обе стороны Панамского перешейка*. Этот и другие разобранные G.J. Vermeij примеры привели его к заключению, что скорость расхождения таксонов после разделения единого ареала выше в более гетерогенных биотопах.

Поэтому таксономическое различие биот по разные стороны Панамского перешейка лишь частично можно объяснить самим фактом их географической изоляции. Очевидно, что и в других случаях роль географической изоляции трудно отделить от роли различной истории участков, ставших изолированными.

В то же время имеются многочисленные примеры того, что виды образовывались без изоляции.

Рассмотрим некоторые примеры районов, в которых образовывались специфичные для них виды (рис. 4.11), а затем попытаемся понять, почему в данных районах шёл интенсивный процесс видообразования, тогда как в других — нет.

Деревья в семействах с преобладанием трав

Семейство сложноцветные (*Compositae*, или *Asteraceae*) — одно из крупнейших семейств покрытосеменных, насчитывающее более 1000 родов и более 20000 видов. Встре-

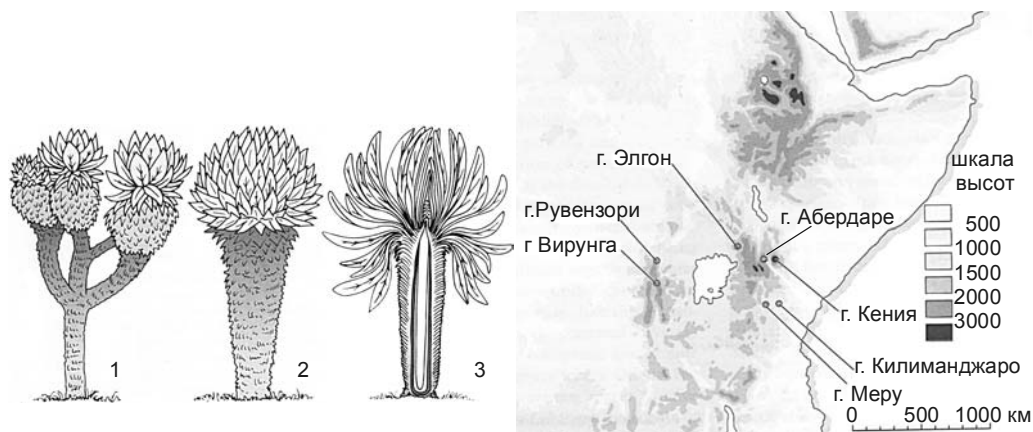


Рис. 4.12. Сложноцветные деревья вершин центральноафриканских гор.

1, 2 — общий вид ветвящейся и неветвящейся формы *Senecio*, 3 — дерево в разрезе, видны основания старых листьев, создающие «шубу», предохраняющую ствол от заморозков. По Cox, Mooge (2000). На карте — центральноафриканские горы со сложноцветными деревьями рода *Senecio*.

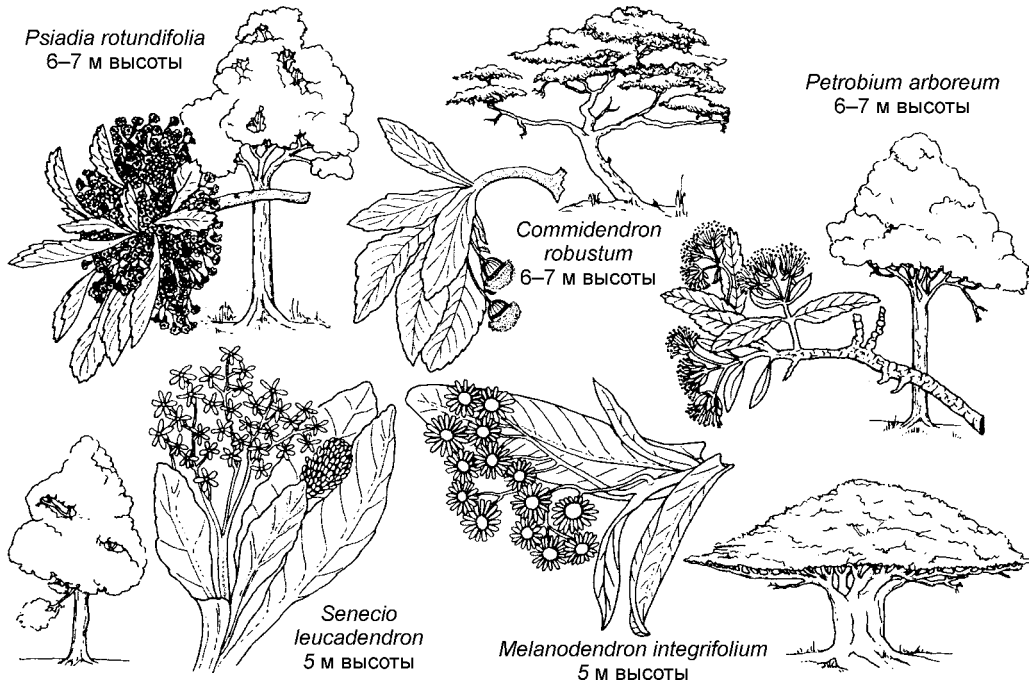


Рис. 4.13. Сложноцветные деревья о-ва Святой Елены. По Сох, Moore (2000).

чаются они везде: от арктических пустынь до тропических лесов, от морских побережий до альпийских снегов. Большинство сложноцветных — травы, реже кустарники, и лишь иногда — деревья. Независимое и неоднократное образование жизненной формы «дерево»

возможно у сложноцветных, вероятно, благодаря тому, что у многих видов стебель частично одревесневает, что хорошо знают те, кто пробовал скосить лопух (*Arctium* sp.): его ствол гораздо прочнее ствола одноразмерной ели — т. е. семейство преадаптировано к образованию деревьев. Но образование жизненной формы «дерево» происходит лишь при отсутствии в экосистеме деревьев других таксонов, для которых эта жизненная форма обычна. Такие условия возникли на вершинах центральноафриканских гор, возраст которых не превышает 1 млн. лет (рис. 4.12). Местная весьма богатая тропическая флора по каким-то причинам не смогла создать деревья, способные выносить временные заморозки. Дефицит деревьев был заполнен сложноцветными в результате образования видов рода *Senecio* (к нему принадлежат обычные в средней полосе России крестовники) 11 видами подрода *Senecio* (*Dendrosenecio*), на некоторых вершинах до трёх эндемичных видов. Молекулярный анализ показал, что внешнее сходство деревьев разных гор конвергентно. Каждый из видов образовался из местных (Knox, Palmer, 1995), т. е. симпатрично.

На острове Святой Елены (место ссылки Наполеона), возникшем в раннем третичном периоде, местная флора была почти полностью самобытной и своеобразной, дефицит деревьев был заполнен сразу пятью видами (рис. 4.13) сложноцветных. В лесах преобладал *Commidendron robustum*, было здесь и дерево рода *Senecio*.

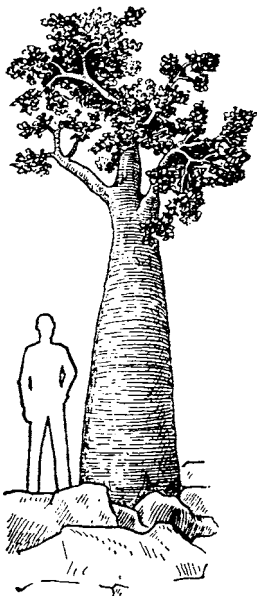


Рис. 4.14. *Dendrosicyos socotranus*. По Денисовой (1981).

На Галапагосских островах представители эндемичного рода сложноцветных *Scalrsia* — деревья высотой более 20 м при диаметре ствола 25–30 см.

На близлежащих островах Хуан Фернандес имеется целых три древесных рода сложноцветных: *Robinsonia*, *Rhetinodendron* и *Dendroseris*, а также три древесных вида рода марь *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*), к которому принадлежат обычные в средней полосе огородные сорняки.

На о. Сокотра, расположенном в Аденском заливе, дефицит деревьев заполнен огуречным деревом *Dendrosicyos socotranus* — представителем семейства тыквенных, близким к дыне (рис. 4.14).

Е.С. Pielou считает такие деревья «живыми ископаемыми» «почти несомненно старше, чем острова, которыми ныне ограничен их ареал» (Pielou, 1979: 200). Из текста неясно, на чём основано такое утверждение. Возможно на том, что она просто считает жизненную форму «дерево» древнее жизненной формы «трава» (мнение широко распространённое), но несомненно, что в данном случае это не так. Ареал данных видов ограничен островами не «ныне», а наоборот, из приведённых примеров ясно, что жизненная форма «дерево» образуется из местных видов каждый раз, когда экосистема в ней испытывает дефицит.

Капская флора

Пожалуй, один из наиболее ярких примеров эндемизма таксонов разного ранга, вплоть до очень высокого, даёт Капская флора юга Африки. В этой флоре только покрытосеменные представлены 6 эндемичными семействами. 19,5% обитающих там родов — эндемы. Необычайно высоко и видовое богатство флоры — 8500 видов, из которых 90% — эндемы (Dyer, 1975; Goldbaltt, 1978). До недавнего времени такое считали достаточным для выделения её в отдельное царство (Алёхин, 1944; Алёхин и др., 1961; Вальтер, 1968; Тахтаджян, 1970 и мн. др.). Однако новые данные по биогеографии и экологии заставляют иначе взглянуть на этот феномен. Согласно современным представлениям, капская флора сформировалась в условиях средиземноморского климата (сухое тёплое лето и влажная холодная зима). Другими такими же регионами являются само Средиземноморье (здесь специфические сообщества имеют местные названия: маквис, маки, махчия, гаррига, фригана, шибляк), Калифорния (чаппараль), побережье Чили (маттораль), юго-запад Австралии (малли-скрэб) (рис. 4.15). В самой Южной Африке сообщества получи-

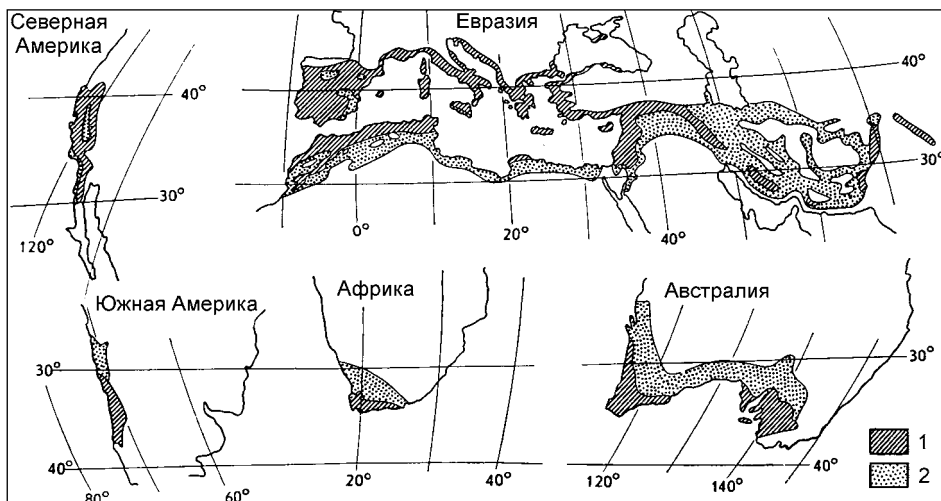


Рис. 4.15. Области средиземноморского климата.

1 — средиземноморский тип климата; 2 — аридные области, преимущественно с зимними дождями. По Г. Вальтер (1968).

«Своеобразие флоры Капской провинции обусловлено распространением следующих семейств и таксонов, встречающихся только на полуострове Кейп или имеющих здесь свой основной ареал.

Семейства: *Proteaceae*, *Restionaceae*, *Penaecaceae*, *Bruniaceae*, *Geissolomaceae*, *Stilbaceae*, *Retziaceae*, *Grubiaceae*.

Трибы: *Diosmeae* среди *Rutaceae*.

Роды: *Erica* (почти 600 видов), *Cliffortia* (розоцветные, со 108 видами), *Muraltia* (истодовые, 115 видов), *Metalasia* и *Stoebe* (сложноцветные), *Roridula* (2 вида, семейство *Byblidaceae*, к которому относятся еще только 2 австралийских вида *Byblis*). Все протейные, помимо вида *Brabejum stellatifolium*, относятся к подсемейству *Persoonioideae*. Семейство богато представлено и в Австралии, но другими родами. В Африке широко распространен самый примитивный род *Faurea*. Из 100 видов *Protea* только немногие встречаются за пределами Капской провинции.

Из семейства *Restionaceae* один только род *Restio* представлен в Южной Африке 117 видами (1 на Мадагаскаре, 27 в Австралии)» (Вальтер, 1968, цит. по: 1972: 157).

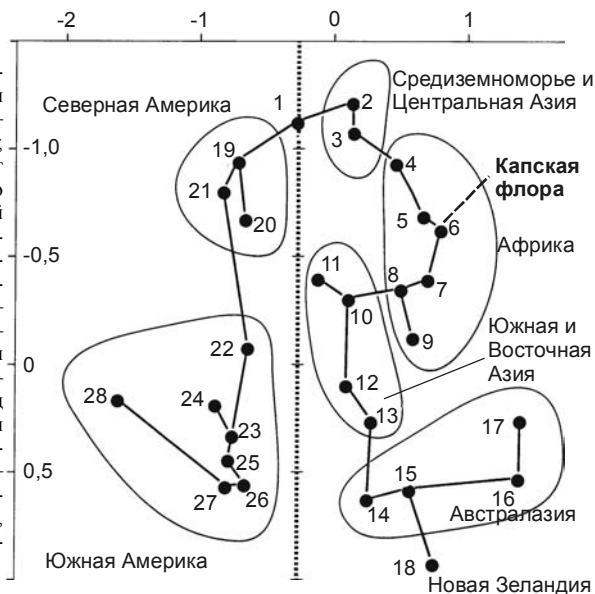
ли название финбош. Вместе данные пять регионов занимают менее 5% поверхности суши, но их флора включает 48250 видов покрытосеменных (20% земной флоры)*. Конечно, до некоторой степени, — это артефакт того, что благодаря прекрасному климату именно здесь размещаются многие научно-исследовательские организации: описана достоверная зависимость между числом видов, известных лишь по гербарным образцам, от расстояния до ближайшего музея с гербарием (Wohlgemuth, 1993). Но это только до некоторой степени объясняет наблюдаемый феномен. Основную причину столь высокого видового богатства следует искать в условиях существования экосистем данных районов и в процессах их формирования.

В олигоцене все эти регионы были покрыты влажными субтропическими лесами. В миоцене их климат изменился с влажного субтропического на средиземноморский. В первую очередь такое привело к существенному уменьшению суммарного количества осадков и их перераспределению в течение года. Старые экосистемы не могли существовать в новых условиях, поэтому возникли совершенно новые, способные существовать в условиях дефицита влаги в наиболее жаркий период года. В настоящее время экосистемы районов со средиземноморским климатом образованы жестколистной, в значительной степени ксерофильной кустарниковой растительностью с большим количеством суккулентов. Эти черты выражены в неодинаковой степени в разных местах: в Австралии и Средиземноморье велика роль деревьев, в Южной Африке много суккулентов и т. д. Кроме сходства климатических условий и повышенного видового разнообразия данные сообщества объединяет то, что для них характерны частые пожары. Поэтому растения этих флор имеют специальные адаптации к пожарам и, до некоторой степени, их провоцируют (среди них увеличена доля видов, имеющих повышенное содержание легко воспламеняющихся соединений типа эфирных масел) (Жерихин, 1995). Очевидно, что образование таких экосистем из влажных субтропических лесов потребовало резких перестроек, в результате которых сформировались совершенно новые сообщества с сильно отличающимся набором ниш. В Европе, Америке и Австралии новообразующиеся экосистемы граничили с районами (например, горными), где обитало много видов, преадаптированных к новым условиям. Эти виды послужили основой формирувавшихся экосистем, что привело к значительному сходству их флор с соседними. Капская же флора была вынуждена образовываться заново. Своеобразная часть биоты была образована лишь немногими исходными формами, что привело к созданию большого количества эндемичных видов и родов, относящихся к немногим семействам, тогда как остальная биота сравнительно мало отличается от соседних. Так, зоологи никогда не придавали капскому региону ранга выше подобласти, хотя образование специфических экосистем привело к образованию эндемиков и среди животных: эндемичные роды есть среди позвоночных (земляной волк *Proteles*), но особенно много их среди насекомых (жужелица *Axinidium*, большинство родов трибы жуже-

* Что гораздо меньше разнообразия тропического дождевого леса, который покрывает ныне только 3% поверхности Земли, но там всё ещё живёт более половины видов животных и растений Земли.

Рис. 4.16. Сходство *Liliiflorae* разных регионов.

1 — север Голарктики; 2 — Средиземноморье; 3 — Средний Восток и Центральная Азия; 4 — Сахаро-арабский регион; 5 — Намиби-Кару; 6 — мыс Доброй Надежды; 7 — присахарский регион, восток и юг Центральной Африки (преимущественно безлесные ландшафты); 8 — тропический дождевой лес Западной Африки; 9 — Мадагаскар; 10 — Индия; 11 — восточный Китай; 12 — Юго-Восточная Азия; 13 — Малайзия; 14 — Папуа (Новая Гвинея); 15 — Северная и Центральная Австралия; 16 — юго-запад Австралия; 17 — Центральная Австралия; 19 — Скалистые горы; 20 — восток Северной Америки; 21 — юго-запад Северной Америки; 22 — Центральная Америка; 23 — восток Бразилии; 24 — аргентинская пампа; 25 — Амазония; 26 — Гвианское нагорье на севере Южной Америки; 27 — Патагония. По осям значения, полученные методом многомерного шкалирования. По Conran (1995).



лиц *Creoidosterini*, многие чернотелки, долгоносики и др.) (Крыжановский, 1976, 2002). Весьма специфична и пресноводная биота региона, в которой есть даже эндемичные семейства (Vanagescu, 1992). Более того, даже среди покрытосеменных в группах, недавших вспышки эндемизма, отличие капской флоры от соседних весьма невелико. Это показало, например, сравнение лилейных разных районов Земли (рис. 4.16).

Помимо прочего, из вышесказанного следует, что нет веских биологических причин рассматривать Капскую флору как самостоятельное царство. Она лишь интересная провинция. Самостоятельным царством капский регион можно считать только при чисто формальном подходе, который опирается на арифметический подсчёт эндемичных таксонов и игнорирует биологический смысл выделяемых биогеографических регионов. Стремление придать биологическое содержание биогеографическим выделам и их рангу получает в последнее время всё большее распространение. В частности, понизить ранг Капского фитогеографического региона до провинции предлагают уже многие (Cowiling et al., 1996; Разумовский, 1999; Сох, Moore, 2000).

Паратетис

Для Каспийской и Аральской биот и биот распреснённых районов Азово-Черноморского бассейна (и некоторых пресных и солоноватых водоёмов Европы и Северной Африки) характерен высокий эндемизм. Данные биоты — остатки биоты Паратетиса (см. Главу 1).

Современное население этого района образует три биоты, описанные в Главе 1: пресноводную, солоноватоводную и «морскую». Пресноводная биота сильно обогатила фауну рек бассейна в первую очередь Волги, а также рек Азово-Черноморского бассейна: *Dreissena*, *Ampharetidae*, *Corophiidae* и др. Солоноватоводная биота населяет Северный Каспий и существует в виде рефугиумов в устьях рек Азово-Черноморского бассейна, отдельные представители обитают в рефугиумах в других солоноватоводных водоёмах от Марокко до Балтийского моря. «Морская» фауна вместе с несколькими недавними сред-

«По мнению К.А. Киселевича (1923), многочисленные виды и подвиды каспийских сельдей произошли от одного вида, а G.O. Sars (1927) и А.Н. Державин (1951) пришли к выводу, что все каспийские *Сума* (только в Каспии 7 родов и 17 видов — ИЖ) произошли от одной прародительской формы» (Карпинский, 2002: 36). По моему мнению все каспийские полихеты-*Ampharetidae* произошли от одного вида.

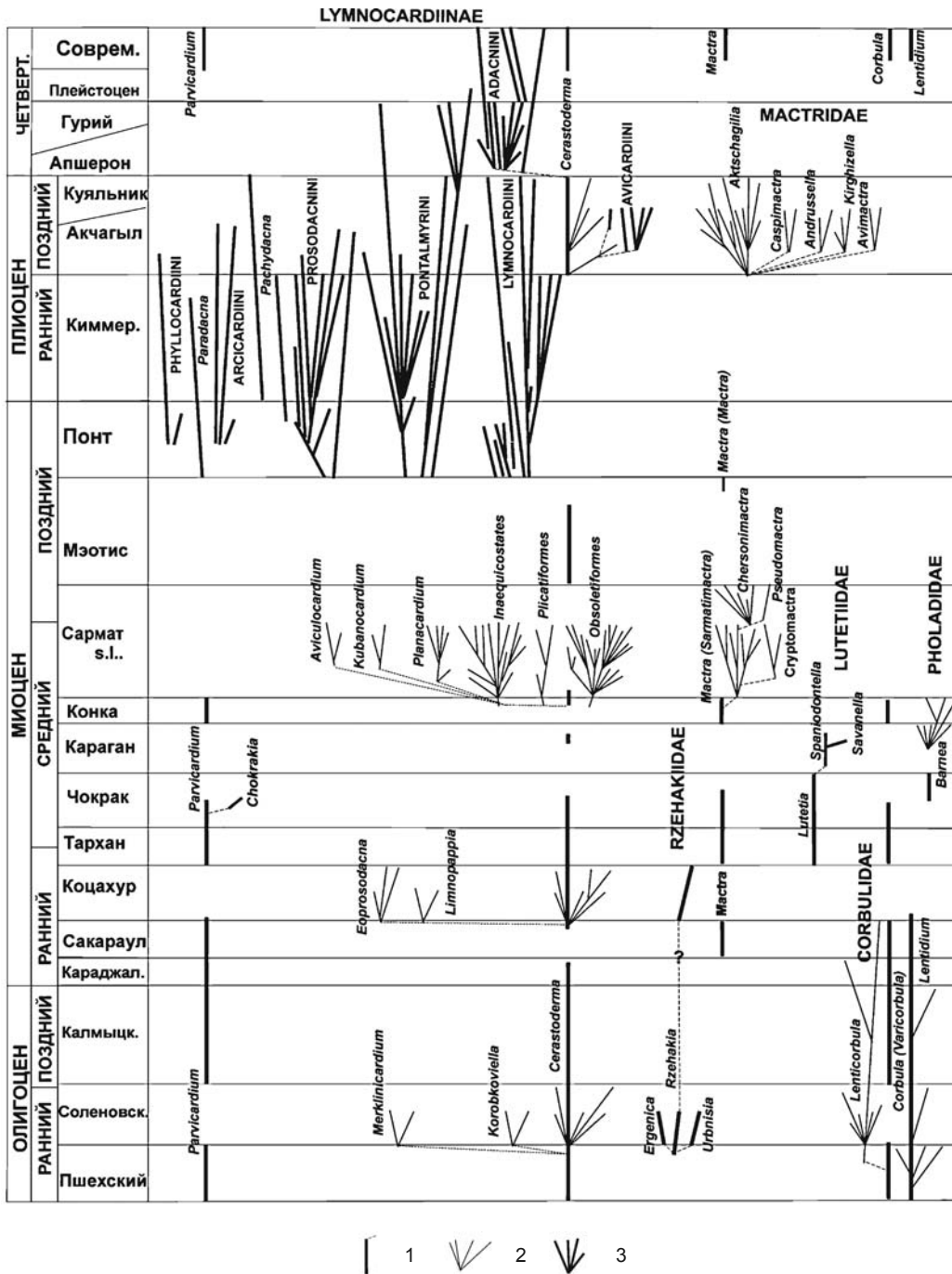


Рис. 4.17. Схема филогении и стратиграфического распространения основных семейств и родов двустворчатых моллюсков, давших вспышки видообразования в бассейнах Восточного Паратетиса По Л.А. Невесской и др. (2006).

1 — исходный морской род; 2 — появление эндемичных видов; 3 — появление эндемичных родов.

изменноморскими вселенцами (*Cerastoderma*, *Mylaster*, *Abra*, *Nereis* и др.) образовала «морскую» экосистему Среднего и Южного Каспия и Арала.

Л.А. Невеская с соавт. (2006) проанализировали развитие фаун моллюсков в Паратетисе с раннего олигоцена до настоящего времени (за последние 35 млн. лет) (рис. 4.17). Каждый раз при повышении солёности (что всегда было связано с установлением связи с океаном) биота Паратетиса становилась сходной с биотой районов, с которыми устанавливалась связь. При снижении солёности, вызванной частичной или полной изоляцией, происходила вспышка видообразования. За анализируемый период зарегистрировано 7 таких вспышек, в каждой из которых за короткий период времени возникало большое число видов (десятки и сотни) и родов (десятки). Среди двустворчатых моллюсков это особенно было характерно для *Limnocardiiinae*, куда относится и *Cerastoderma* — исходный для подсемейства род. Только в данном подсемействе за проанализированный период образовалось более 700 видов 68 родов. Видообразование во время вспышек происходило гораздо интенсивнее: только в *Didacna* в плейстоценовом Понто-Каспии за 600 тыс. лет образовалось 70 видов. В других частях Паратетиса вспышки давали другие таксоны: в Паннонском озере (западная часть Паратетиса) в миоцене–плиоцене только *Dreissenidae* обитало 130 видов (Geary et al., 2000). Во всех случаях видовой состав перед вспышками видообразования был очень беден, что с экологических позиций означает наличие неиспользуемых ресурсов.

В периоды интенсивного видообразования появлялись роды, сильно уклонявшиеся от исходных форм *Limnocardiiinae*. В том числе некоторые становились эпибентосными фильтраторами, одни из них лежали на грунте вниз макушкой, сильно сдвинутой вперёд, а другие прикреплялись биссусом к рифам. Отдельные *Limnocardiiinae* переходили к жизни на жидких илах, их раковины становились тонкими, на раковинах снаружи могли возникать шипы, помогавшие держаться на поверхности грунта. Дрейссены — ныне исключительно эпибентические фильтраторы — образовывали инфаунных детритофагов (рис. 6.19). Даже такая узкоспециализированная группа как камнеточцы фоласы (рис. 2.11) в Конкский век дали виды, живущие свободно на мягких грунтах (Давиташвили, 1933). Появление адаптаций, не очень характерных для остальных видов данного таксона, G.S. Myers (1960) назвал «supralimital specialization», А.И. Кафанов (1991) — «запредельной специализацией». Очевидно, что в таких случаях происходит попытка освоения нового адаптивного пространства, т. е. ароморфоза.

Представление о том, как и с какой скоростью происходило видообразование в водоёмах Паратетиса даёт изучение современных изменений биоты Аральского моря.

Двустворчатые моллюски Арала

На Аральском море человек в конце прошлого века поставил крупномасштабный эксперимент по образованию новой экосистемы. С резким сокращением, а временами и полным прекращением пресного стока в море, произошло стремительное нарастание солёности и общее уменьшение площади водоёма (рис. 4.18). До зарегулирования стока рек основными первичными продуцентами являлись макрофиты (Карпевич, 1975), но к 1990-м гг. большинство видов макрофитов вымерло: из 37 сохранилось только 4 (Доброхотова,

Палеонтолог Л.Ш. Давиташвили, характеризуя фауну моллюсков Сарматского века Понто-Каспия, пишет: «Здесь мы видим множество... разнообразнейших форм, многие из них нам пришлось бы выделить в особые роды, если бы мы следовали примеру зоологов, изучающих современную фауну моллюсков» (1933: 158).

«Эволюционные преобразования фаун замыкавшихся и полностью замкнутых полуморских и солонатоводных бассейнов могут служить примером преобразования экосистем островного типа, в которых интенсивный формо- и видообразовательный процесс происходил в основном симпатрическим путем и шёл главным образом за счет освоения освобождавшихся экологических ниш. Этот переход в новые, несвойственные для исходной группы ниши, приводил к образованию кроме многочисленных видов таксонов достаточно высокого ранга — родового и семейственного» (Невеская и др., 1987).



Рис. 4.18. Аральское море в 2000 г., видна береговая линия середины прошлого века. По Аладину и др., 2004).

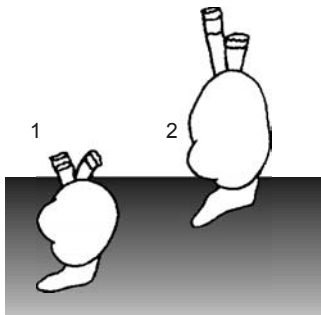


Рис. 4.19. Разные экотипы *Cerastoderma* Аральского моря. По С.И. Андреевой (2001).

1971; Orlova et al., 1998). Это привело к резкому возрастанию содержания биогенов в воде, несмотря на прекращение их поступления с речным стоком. В результате, к началу 1990-х гг. произошло резкое возрастание концентрации фитопланктона, и он стал, как и в остальных морях, основным продуцентом. Случившиеся изменения биотопа и продукционного блока вызвали соответствующие перестройки трофической структуры и таксономического состава зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны: из 49 видов зоопланктона сохранилось только 7, из 61 видов зообентоса — 27, из 33 видов рыб — 9 (Андреева, 1989; Андреев, 1999). Фактически за период менее 30 лет сформировалась совершенно новая экосистема. Детально были проанализированы изменения, произошедшие с *Bivalvia* (Андреева, 2001; Андреева, Андреев, 2001,

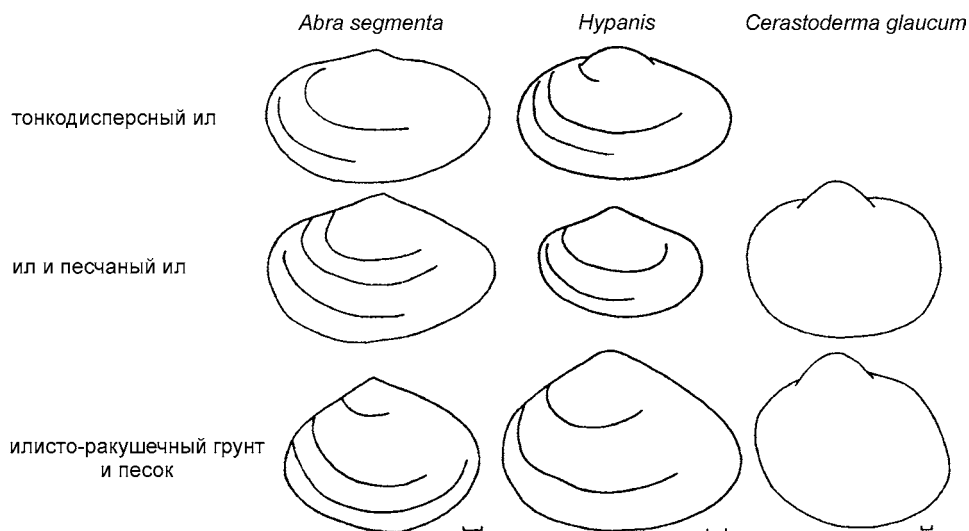


Рис. 4.20. Жизненные формы инфунальных двустворчатых моллюсков Арала. По С.И. Андреевой (2001).

2003). Массовое вымирание привело к появлению и накоплению в Арале неиспользуемых ресурсов: к первой половине 1980-х гг. уцелел случайный набор видов, некоторые трофические группировки были полностью утрачены. В зоопланктоне, зообентосе и нектоне исчезли практически все хищники. В зообентосе сохранились только собирающие детритофаги и один фильтратор инфауны. Несмотря на резкое увеличение концентрации фитопланктона, потреблявшие его фильтраторы эпифауны вымерли. Для потребления неиспользуемых ресурсов симпатрически возникли новые таксоны, в первую очередь из предкового вида *Cerastoderma glaucum* (= *C. umbonatum*, *C. lamarcki*, *C. isthmicum*), перешедшего от фильтрации из прилежащего к грунту слоя воды (фильтратор эпифауны) — тип питания большинства *Cardiidae* — к фильтрации из толщи воды (фильтратор эпифауны рыхлых грунтов) — тип питания, вообще не свойственный современным *Cardiidae* (в Паратетисе таксоны *Cardiidae* с таким типом питания возникали неоднократно). Освоение новой адаптивной зоны сопровождалось «рядом ароморфных преобразований... из наиболее существенных изменений морфологии раковины следует отметить новые варианты конфигурации створок с удлинением заднего края раковины и сильным смещением вперёд макушек, уплощение раковины, резкое уменьшение числа рёбер, изменение строения лигамента и замка. В начале 1990-х гг. сформировалось несколько групп, изменчивость между некоторыми из них превышает межвидовую изменчивость современных и ископаемых *Cerastoderma*, а по отдельным морфологическим признакам (замок, лигамент) выходит за пределы рода и даже семейства» (Андреев, Андреева, 2001: 42) (рис. 4.19). Материнская форма также сохранилась. В другой из переживших перестройку групп *Bivalvia* — *Abra* — из одного материнского вида *A. segmenta* (= *Syndosmia segmentum*), также недавнего вселенца из Средиземного моря, образовалось три формы. Эти формы поразительно соответствуют видам *Hypanis*, вымершим в Арале в результате перестройки (рис. 4.20). В обоих случаях (с *Cerastoderma* и с *Abra*) новые формы длительно и устойчиво сосуществуют, что позволяет говорить об их таксономической самостоятельности. Таким образом, за 10–15 поколений образовалось несколько видов моллюсков, с разным типом питания и столь сильно различающихся морфологически, что их (в случае с *Cerastoderma*) можно отнести, как минимум, к разным родам, а через пару десятков лет, при сохранении той же скорости эволюции, возможно, и к разным семействам. Ни о каком аллопатрическом видообразовании не может идти и речи: все возникшие за это десятилетие виды симпатричны. Нет оснований предполагать наличие каких-либо прекопуляционных механизмов изоляции: все они имеют наружное оплодотворение и пелагическую личинку.

Абиссальная фауна Средиземного моря

Средиземное море (площадь — 2510 млн. км², объём — 3771 млн. куб. км) соединено с Атлантическим океаном узким Гибралтарским проливом глубиной 350 м и разделено на две части Сицилийским проливом глубиной 400 м. Максимальная глубина восточной части — 5093 м, западной — 3730 м. В настоящее время менее плотная атлантическая вода поступает в Средиземное море по поверхности, тогда как глубины заняты более плотной и солёной водой местного происхождения. Она изливается в придонных слоях через Гибралтарский пролив в Атлантику. Температура воды в самых глубоких частях Средиземного моря гораздо выше, чем где бы то ни было в Мировом океане на таких глубинах — более 13°C (в Красном море температура на глубинах также высока, но на абиссальных глубинах там нет макрозообентоса, они заполнены бескислородным рассолом). В результате климатических колебаний, начиная с конца миоцена (подробнее — см. раздел «История Мирового океана»), в Средиземном море периодически устанавливалась вертикальная стратификация, приводящая к появлению сероводорода на больших глубинах моря, по типу современного Чёрного моря. Последний такой период был между 25000–23000 и 9000–6800 лет назад. В это время в восточной части моря образовался слой сапропеля толщиной 2,5–70 см (Buckley, Johnson, 1988). Во время указанных периодов глубоководная биота, по-видимому, полностью вымирала. Тем не менее, в глубоководной части Средиземного моря известно 20–30 эндемичных видов, принадлежащих частично к родам, обитающим и на малых глубинах, а частично — к глубоководным родам (Пастернак, 1982; Bianchi, Morri, 2000). Формирование эндемичной глубоководной фауны, пускай и немногочисленной, показывает, что даже на больших глубинах скорость видообразования может быть весьма высокой.

Крупные озёра

Байкал остается классическим в отечественной биогеографической литературе примером региона с высоким эндемизмом. Причины этого эндемизма и обособленности бай-

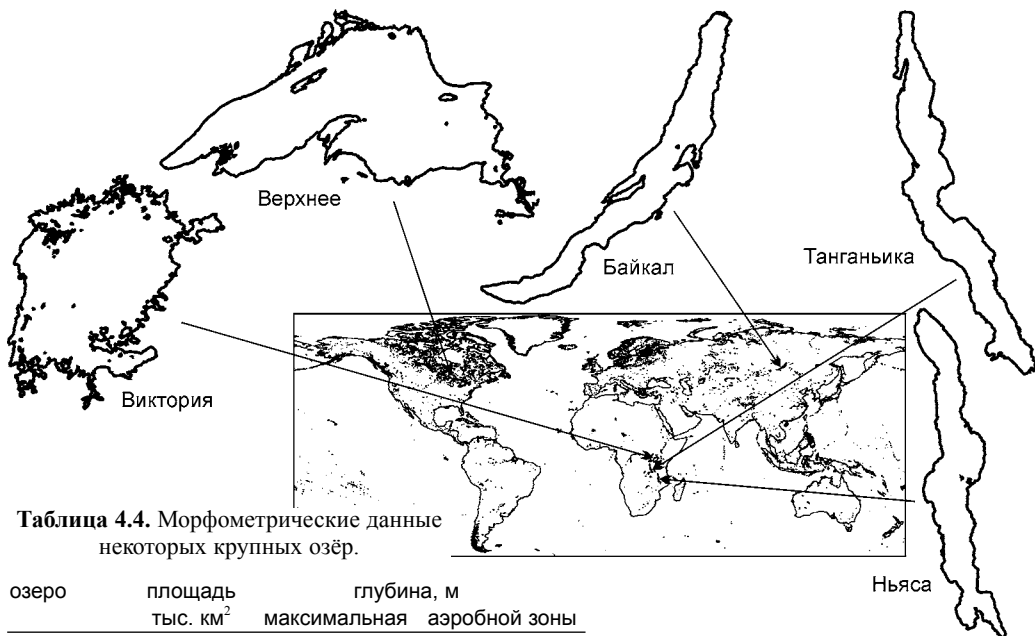


Таблица 4.4. Морфометрические данные некоторых крупных озёр.

озеро	площадь тыс. км ²	глубина, м	
		максимальная	аэробной зоны
Верхнее	82,4	393	393
Виктория	68	80	80
Танганьика	34	1470	70–240
Байкал	31,5	1620	1620
Ньяса	30,8	706	35–50

Рис. 4.21. Некоторые крупные озёра в одном масштабе.

кальской фауны разные авторы объясняют, казалось бы, неодинаково. Одни (например, Верещагин, 1940) истолковывают отличия байкальской фауны, её обособленность происхождением от фауны мезозойских морских бассейнов Азии. Другие (например, Берг, 1948) находят, что обособленность фауны Байкала от окружающей связана с вымиранием последней, т. е. считают байкальскую фауну реликтовой. Общим для этих точек зрения является то, что их сторонники убеждены, что фауна Байкала богата эндемиками потому, что она остается реликтом какой-то ещё более богатой фауны, т. е. сам Байкал рассматривают как рефугиум. Поэтому их можно объединить в одну гипотезу реликтов.

Данная гипотеза в действительности объясняет отнюдь не все факты; остаётся неясным:

— почему существующие отличия Байкала и окружающих водоёмов столь резки, т. е. почему реликты сохранились почти исключительно в Байкале (а также водоёмах с условиями, сходными с байкальскими, в которые они могли попасть из Байкала)? Для объяснения этого выдвигали совсем уж фантастические теории.

— почему высокий эндемизм обеспечен на основе очень небольшого числа предковых форм (табл. 4.3)?

Если рассматривать проблему шире, не замыкаясь на Байкале, а анализируя сходные биоты, то оказывается, что обе данные особенности свойственны и другим крупным озёрам с высоким эндемизмом, но совершенно другой историей. В отношении этих озёр также выдвигали теории о происхождении их биоты из морской (примеры см.: Старобогатов, 1970). Объяснить озёрный эндемизм морским происхождением пытались даже для Иссык-Куля, расположенного на высоте 1608 м над уровнем моря! Одни из таких озёр с высоким эндемизмом, как и Байкал, представляют собой трещины в коре, а другие имеют большую площадь, но сравнительно мелководны (табл. 4.4, рис. 4.21). В качестве примера можно привести озеро Ньяса (Малави). Это озеро возникло примерно 500 тыс. лет назад (современный глубоководный режим установился там гораздо позднее — примерно 50 тыс. лет назад). Из примерно 250 видов обитающих тут рыб более 90% — эндемы: около 100 эндемичных видов широко распространённого рода цихлид *Haplochromis*, 70 других видов цихлид, принадлежащих к 20 эндемичным родам (Banagescu, 1995) (рис. 4.22) и несколько эндемичных видов рыб других семейств. По другим данным в нём обитает более 200 видов цихлид, из которых — эндемичны 180 (Махлин, 1983) или 178 видов, из которых 174 — эндемы (Дарлингтон, 1966). Эндемичные цихлиды образовались из двух исходных видов (Roberts, 1975). Впадина озера Танганьика в три раза старше (1,5–2 млн. лет), но в последние 50–60 тыс. лет уровень озера неоднократно снижался на сотни метров (до 600 м). Специфичность ихтиофауны озера примерно та же на видовом уровне и выше на родовом: из общего числа примерно 200 видов (примерно 40 родов) 95% — эндемы. Несомненно, что условия и имеющие ресурсы в этих огромных озёрах существенно отличны от таковых в окружающих мелких водоёмах и реках. Поэтому в данных озёрах не могли функционировать экосистемы окружающих водоёмов. В полном соответствии с теорией структурализма при образовании значительной территории, не могущей быть населённой ни одной из существующих экосистем, в них сформировались самосто-

Таблица 4.3. Число предполагаемых исходных видов и число развившихся из них таксонов в фауне Байкала. По Кожову (1962), Семерному (2004), Камалтинов (2002); Камалтинов (2002); Strong et al. (2008).

таксон	число исходных видов	эндемичных		
		видов	родов	семейств (подсемейств)
губки	1–2	6	3	1
турбеллярии	3–4	до 40	?	–
олигохеты	?	164	11	–
остракоды	1–2	19	–	–
изоподы (<i>Asellus</i>)	2	5	–	–
Gammaridae	4–5	363	72	7
ручейники	2–3	10–12	2	–
гастроподы	5–6	114	6	3
рыбы	2–3	23	7	3

«Предполагается, что причиной несмешиваемости фаун Байкала и окружающих водоёмов служит особое строение байкальской воды, содержащей примесь изотопических молекул, увеличивающих её плотность» (Бирштейн, 1946: 244).

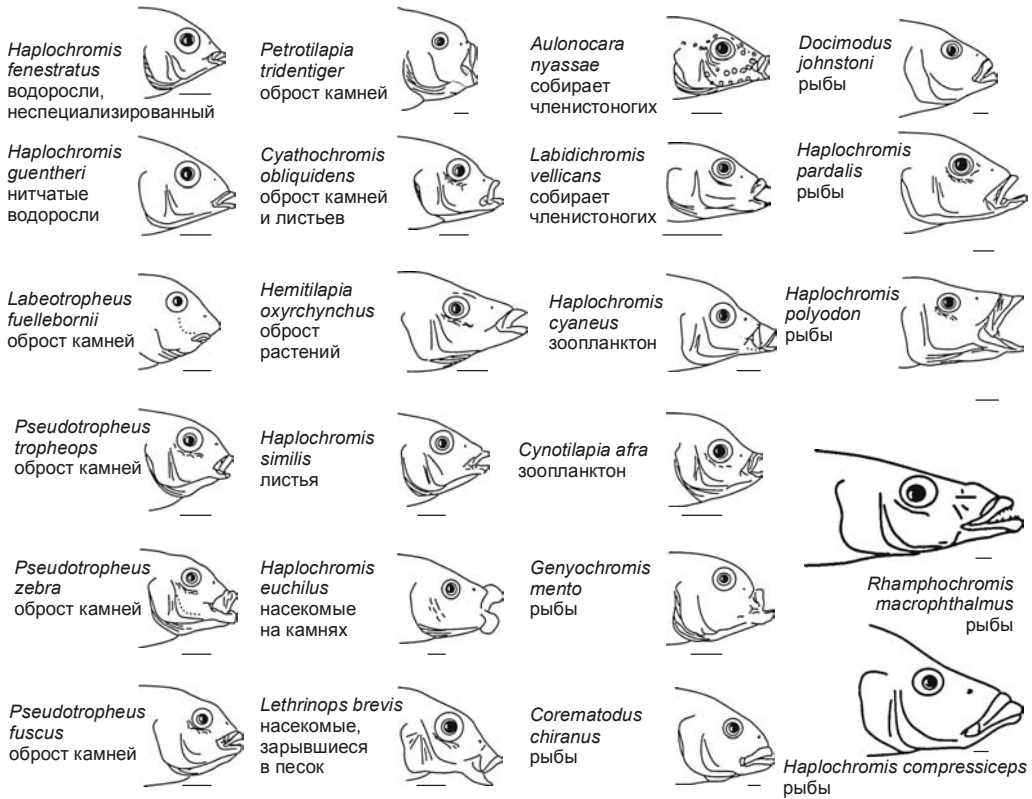


Рис. 4.22. Цихлиды оз. Ньяса. Все шкалы — 1 см. По Fryer, Pes (1972). Указан объект питания.

ятельные экосистемы, о чём и свидетельствует образование эндемичных для них видов. Принять участие в формировании новых биот в силу разных причин смогли немногие виды, именно поэтому многочисленные эндемичные виды образовались из немногих исходных, как, например, в Байкале (табл. 4.3). Новые виды образовывались для потребления специфических для данного озера ресурсов, в различных озёрах эти ресурсы неодинаковые, различны и донорские биоты, поэтому в каждом озере в одних группах наблюдается высокое разнообразие, тогда как другие или малоразнообразны, или вовсе отсутствуют. Группы, дающие вспышки видообразования в разных озёрах системах, различны. Так, в частности для тропических африканских озёр характерен высокий эндемизм рыб и наяд (группы двустворчатых моллюсков, куда входят беззубки и перловицы), тогда как фауна бокоплавов и изопод (таксонов разнообразие которых в тропиках гораздо ниже, чем в умеренных широтах) крайне бедна; в Байкале же, расположенном в умеренных широтах, исключительно велико разнообразие бокоплавов и изопод, эндемичных рыб немного, а эндемичных наяд в нём вовсе нет.

Скорость образования видов (эндемов) при формировании новой экосистемы поистине сказочно велика, что находится в резком противоречии с общепринятыми представлениями о скоростях видообразования и вообще об эволюции как плавном и неторопливом процессе. Так, согласно современным данным, оз. Виктория полностью высохло в позднем плейстоцене, примерно 12 тысяч лет назад (Johnson et al., 1996). Очевидно, что как минимум большая часть видов биоты существовавшего до того озера вымерла. Тем не менее, современная биота озера насчитывает только много видов цихлид, большинство эндемичных, хотя оценки их числа различны: 160–170 видов цихлид, из них лишь три — неэндемичные (Махлин, 1983); около 200 видов, из которых 169 — эндемы (Banarescu, 1995); более 300 эндемичных видов (Brown, Lomolino, 1998). По-видимому, для образования

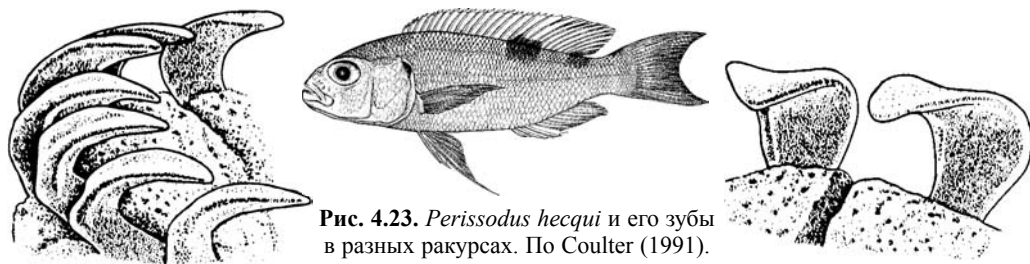


Рис. 4.23. *Perissodus hecqui* и его зубы в разных ракурсах. По Coulter (1991).

бульшей части эндемичных видов оказалось достаточно этих 12 тысяч лет. Вероятно также, что видообразование происходило несомненно симпатрически без какой-либо изоляции, для происхождения видов аллопатрическим путём не было ни условий, ни времени.

Озеро Ланао (Lanao) на Филиппинах почти в 200 раз меньше озера Виктория (375 км²) и имеет примерно тот же возраст (10 тыс. лет). Неге в 1924 и 1932 гг. описал 13 эндемичных видов (но не цихлид, а карповых Cypripinidae), относящихся к 1 широко распространённому и 4 эндемичным родам, три из которых монотипичны, а один включает два вида. Данные виды несомненно произошли также от одного современного вида *Puntius binotatus* (= *Barbus binotatus*), широко бытующего на Филиппинах. При этом у *Mandibularca* и *Spratlicypris* строение нижней челюсти выходит за пределы варибельности во всем семействе карповых (275 родов и более 1700 видов). Их валидность одними была признана (Myers, 1960), другими — нет (Banagescu, 1992). Основной аргумент P. Banagescu, в принципе отрицающего возможность симпатрического видообразования, звучит так: «evidently not consistent with principles of the strictly phyletical (hennigian) classification». Также он указывает, что три из пяти видов эндемичных родов были описаны по одному экземпляру, а голотипы утрачены во время войны. В дальнейшем, несмотря на интенсивные попытки, не удалось их поймать, правда озеро с тех пор подверглось сильному антропогенному воздействию, и они могли вымереть (Leveque et al., 2008). В то же время P. Banagescu признаёт, что краб *Archipelothelphusa wolterecki* действительно эндемичен для Ланао. Относительно малакофауны озера Я.И. Старобогатов отмечает, что «почти все виды, отмеченные здесь, эндемичны для озера» (1970: 210).

У обитающих в Танганьике цихлид строение зубов также выходит за пределы варибельности, но даже не семейства, а всего класса: у видов эндемичного *Perissodus* зубы двувёршинные или листовидные (рис. 4.23), приспособленные для скусывания чешуи рыб — основной пищи взрослых рыб этого рода. Характеризуя данное явление, G.S. Mayers и ввёл понятие «запредельная специализация».

Известны многочисленные примеры быстрого образования рас рыб в крупных водоёмах для освоения новых ресурсов (отсутствовавших ранее или потреблявшихся другими, специализированными ранее видами). В наиболее распространённом случае из планктофага или эврифага образуется две морфы: крупная хищная и мелкая, обычно более тёмно окрашенная, питающаяся планктоном.

Балтийское море. Салака *Clupea harengus membrans* существует в двух формах: типичной и гигантской (гигантские стремлинги). Типичная салака питается преимущественно мелким зоопланктоном, реже зообентосом и в возрасте 5–6 лет достигает длины 16–20 см. Стремлинги питаются преимущественно рыбой (в том числе и салакой). Длина стремлингов в 1,5–2 раза превышает длину типичной салаки того же возраста (Световидов, 1952). Время вселения салаки в Балтийское море — примерно 4000 лет назад (после осолонения Анцилового моря-озера).

Байкал. Эндемичные для Байкала голомянки (Comephoridae) включают два пелагических вида: малую (*Comephorus dybowskii*) и большую (*C. baicalensis*) голомянку. Малая — планктофаг, большая — хищник.

Дополнительные примеры можно найти у Б.М. Медникова (1963, 2005), М. Barluenga et al. (2006).

Таблица 4.5. Число предполагаемых исходных видов и число развившихся из них таксонов на Гавайях. По Shohmer, Gustafson (1993).

таксон	число исходных видов	число аборигенных видов	% эндемичных видов
<i>Pteridiophytes</i>	114	145	70
мхи	225	233	46
покрытосеменные	272	ок. 1000	91
наземные моллюски	24–34	ок. 1000	30–45
насекомые	230–255	5000	99
птицы	ок. 25	ок. 135	81

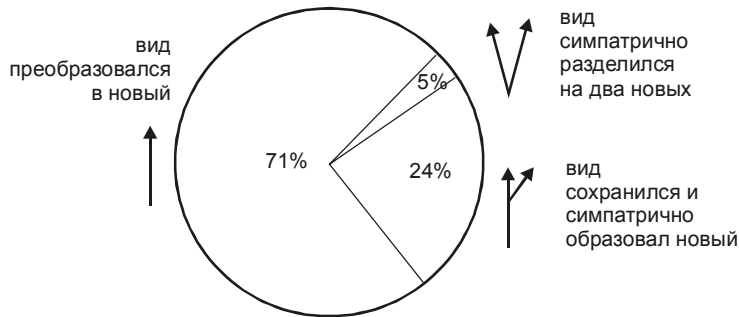


Рис. 4.24. Доля видов, образовавшихся разными способами, среди сосудистых наземных растений на о-вах Хуан Фернандес. По Whittaker (1998).

Таким образом, одновременно с образованием крупных озёр (или других больших по размеру водоёмов), условия в которых резко отличаются от условий в окружающих водоёмах, в них формируются экосистемы из имеющихся в данной местности. В результате некоторые таксоны преобразуются в эндемичные. К аналогичным выводам пришёл и Я.И. Старобогатов (1970), анализируя пути формирования фауны моллюсков озера Танганьика. Время, необходимое для формирования новой экосистемы озера, в геологическом масштабе может быть ничтожно малым, небольшим даже по человеческим меркам. Из этого, в частности, следует, что эндемичная фауна Байкала — автохтонная, и образовалась она в самом Байкале, а большой возраст её видов, возможно, сильно преувеличен.

Островной эндемизм

У тихоокеанских берегов Южной Америки расположены острова Галапагосские и Хуан Фернандес. Источником биоты для обеих групп островов является Южная Америка, откуда виды приносит Перуанское течение. В наземной флоре Галапагосских островов много эндемичных видов, но большинство из них весьма близки к произрастающим на материке, число же эндемичных родов очень невелико. Острова Хуан Фернандес имеют множество эндемичных родов и даже эндемичное семейство. T.F. Stuessy с соавторами (1990), анализируя флору сосудистых растений этих островов, обнаружил, что адаптивная радиация произошла лишь в 1/4 случаев успешного вхождения вида-иммигранта в экосистему островов, в большинстве случаев вид-иммигрант просто преобразовался в новый (рис. 4.24).

Около 50% из примерно 1000 аборигенных видов цветковых на Гавайях произошло от менее чем 12% из 280 колонистов. Большинство остальных колонистов дало в аборигенной флоре по одному виду (табл. 4.5).

Немного учебников по биогеографии не упоминают дивергенцию лемуров острова Мадагаскар в отсутствие их конкурентов — обезьян. Многочисленные другие группы, гораздо более широко распространённые, дают вспышку видообразования на Мадагаскаре, вероятно, по той же причине. Например, отряд пальм *Principes* включает более 200 родов (более 3000 видов) и казалось бы крайне широко распространён в тропиках и процветает. В действительности же в Африке растёт только несколько видов из трёх родов. В то

же время на Мадагаскаре обитает более 100 видов из 18 родов (Moore, 1972). Сходным образом в большом тропическо-субтропическом семействе бамбуков *Vambusaceae* известно свыше 500 видов из 50 родов, 90% обитает в Азии и Америке, в Африке известно 14 видов 6 родов, а на Мадагаскаре — 30 видов 9 родов (Good, 1974).

Выводы

Приведённые выше примеры показывают, что для образования очага эндемизма во все не обязательны ни физические преграды, ни продолжительное время: он возникает тогда, когда возникают новые экосистемы на новых площадях, которые не могли быть населены другими экосистемами. Причины этой невозможности самые разные: как непосредственная изоляция новой территории (острова), так и возникновение иных условий, далеко выходящих за те пределы, в которых исходные экосистемы могут нормально функционировать (вершины африканских гор, крупные озёра, Паратетис, Арал, капская флора). Во всех показанных случаях на некоей площади появляются неиспользуемые ресурсы (часто неправильно называемые пустыми нишами). Для использования таких ресурсов и образуются эндемичные для данной площади виды (симпатрично или аллопатрично). Это именно тот процесс, который M.L. Rosenzweig (1978, 1995) назвал «competitive speciation».

T.F. Stuessy и др. (1990) предложили процесс симпатрического видообразования называть «cladogenesis» в том случае, когда исходный вид, дав пару (или более) симпатричных видов, вымер, и «anacladogenesis», если исходный вид сохранился вместе с производным(и) от него; преобразование исходного вида в новом для него месте в другой (без изменения числа видов) они назвали «anagenesis». Cladogenesis и anacladogenesis Е.Ф. Гурьянова называла «букетным видообразованием». Доля видов, образовавшихся в результате этих процессов, различна в разных районах, но в общем имеющиеся данные позволяют сформулировать гипотезу о том, что (1) ранг и доля эндемов тем выше, чем больше отличаются условия в ареале новой экосистемы от условий в ареале экосистемы-донора; (2) доля эндемов тем выше, чем большие затруднения виды испытывают в проникновении в ареал формирующейся экосистемы.

В процессе формирования новых экосистем в условиях малого начального таксономического разнообразия многие таксоны получают возможность освоить ресурсы, обычно им недоступные. При этом часто возникают таксоны, имитирующие таксоны, обычно потребляющие эти ресурсы (параллелизм в развитии), примеры которых имеются во всех учебниках по эволюции. Сходство таких таксонов тем больше, чем на более сходной генетической основе они возникают. Строго говоря, сама возможность имитации обусловлена наличием сходных генотипов. Когда такой возможности нет, сходные функции в экосистеме выполняют совсем неродственные таксоны. Например, в Новой Зеландии сформировалась разнообразная фауна гигантских нелетающих кузнечиков (*weta*) — специализированных распространителей семян растений с сочными плодами (эту нишу обычно занимают млекопитающие, отсутствующие в Новой Зеландии). Кузнечики охотно поедают различные плоды, и часть семян при этом проходит через пищеварительный тракт неповреждёнными, их всхожесть даже немного улучшается (Duthie et al., 2006). В отдельных случаях для потребления новых для таксона ресурсов возникают весьма отклоняющиеся морфологически формы («запредельная специализация»). Некоторые примеры запредельной специализации приведены выше, дополнительные примеры можно найти у С.С. Шварца (1980). Запредельную специализацию, по-видимому, можно рассматривать как ароморфозы в понимании А.Н. Северцова.

Исследуя неравномерность эволюции в палеонтологической летописи, надо объяснять не только и даже не столько причины быстрой эволюции в отдельные периоды, сколько причину того, что обычно скорость эволюции гораздо меньше той, которая возможна. Поскольку большой разброс в скоростях видообразования характерен для самых различных таксономических групп, его невозможно объяснить неодинаковыми филогенетическими возможностями разных таксонов, причину столь сильно отличающихся скоро-

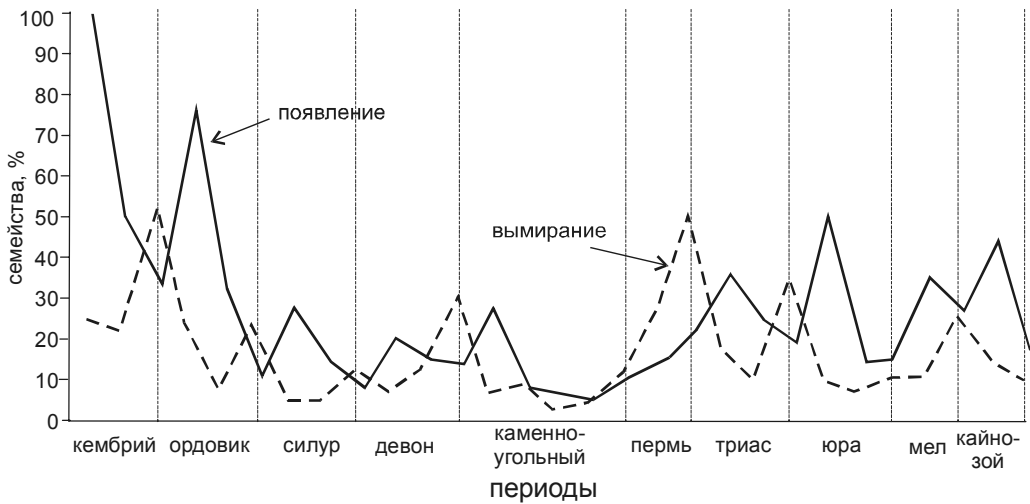


Рис. 4.25. Вымирание и появление новых семейств у животных. По Newell (1967) из Грант (1980).

стей эволюции следует искать вне эволюционирующего объекта, в его окружении. Наиболее правдоподобным кажется объяснение, что скорость эволюции регулирует биотическое окружение, т. е. экосистема. Вид, входящий в экосистему, потребляет в ней некоторые ресурсы (занимает в ней определённую нишу) и, следовательно, находится под действием стабилизирующего отбора. Стабильность свойств вида, в свою очередь, повышает стабильность сообщества, в которое он входит — т. е. процесс имеет положительную обратную связь. Примеры же быстрой эволюции относятся к случаям ослабления или отсутствия такой регуляции, во всех разобранных случаях это происходило при формировании новых экосистем. По-видимому, в таких условиях скорость эволюции приближается к максимально возможной. В.А. Красилов (1969, 1986) предложил назвать биотически регулируемую эволюцию **когерентной** (согласованной), а проходящую вне влияния окружающих экосистем — **некогерентной**.

Известно, что в истории Земли одни группы сменяют другие: двустворчатые моллюски сменили брахиопод, рептилии сменили земноводных, млекопитающие и птицы — динозавров. Часто подобные смены интерпретируют как конкурентное вытеснение одной группы другой. Однако детальный анализ показывает, что в большинстве случаев происходит не вытеснение одной группы другой, а сначала одна группа вымирает, освобождая место (т. е. ресурсы) другой, которая только после этого даёт вспышку таксонообразования. По-видимому, в результате вымирания некоторых таксонов снижается общая эффективность использования доступных ресурсов экосистемой, т. е. в ней появляются неиспользуемые ресурсы. Эволюция сохранившихся таксонов и происходит для более эффективного использования данных ресурсов (рис. 4.25). При этом, согласно данным палеонтологии, после периодов вымирания не только восстанавливалось прежнее разнообразие, но оно оказывалось значительно выше. Ускорение эволюции на ранних этапах истории таксона конкретно демонстрирует факт приблизительного совпадения возраста рода и многих его видов (Шварц, 1980). Почти на всех филогенетических схемах, построенных на основе богатого палеонтологического материала, от основания отходит много коротких ветвей. Виды и роды в это время могут различаться по признакам, позже характеризующим семейства и отряды (Мамкаев, 1968). Данный период сменяет другой, когда происходит гораздо более медленная эволюция немногих таксонов. Практически все ныне существующие типы животных возникли в кембрии и ранее. Тогда же возникло большое количество таксонов неясного положения, многие из которых, существуя они сегодня, рассматривали бы в качестве самостоятельных типов.

Ценотическая система

Ценотическая система — что это такое?

Итак, многочисленные примеры показывают, что в некоторых случаях быстро (иногда практически мгновенно) образуются эндемичные виды и экосистемы. Поскольку образование новых видов может происходить весьма быстро, кажется вероятным, что развитие взаимодействий между видами может происходить по крайней мере столь же стремительно, а, вероятно, и ещё быстрее. Закономерности этого процесса, т. е. эволюция, возникновение и развитие экосистем, и составляют основное содержание концепции структурализма. Парадигма структурализма сравнительно малоизвестна. Её изложения нет ни в одном учебнике или монографии как в отечественных (если не считать фрагменты положений, встречающиеся в трудах континуалистов), так и, насколько нам известно, в иностранных. В то же время, по нашему мнению, она адекватнее описывает структуру биосферы (и бентали как её составной части). Поэтому, прежде чем рассмотреть структуру бентали, необходимо обсудить общие вопросы экологии. Желающие более углублённо ознакомиться с теорией структурализма могут обратиться к сборникам трудов, изданных издательством КМК (Разумовский, 1999, 2010; Жерихин, 2003).

Размеры экосистем, возникающих в представленных выше примерах, гораздо больше размеров отдельных биоценозов и сообществ. Фактически многие из таких экосистем очевидно образованы целым комплексом сообществ. Поэтому для таких крупномасштабных экосистем С.М. Разумовским был использован термин **ценотическая система*** (Разумовский, 1969; Киселева, Разумовский Расницын, 1969; Киселева, Разумовский, 1971; и др.), в дальнейшем — ЦС. Новая ЦС может сформироваться лишь там, где возникает пространство, удовлетворяющее трём условиям:

— На данной площади не может существовать никакая из имеющихся ЦС, могущих попасть на неё.

— Размер площади должен быть достаточно велик для существования ЦС, а условия на ней предсказуемы.

— Оба предыдущих условия должны соблюдаться на протяжении времени, достаточного для формирования ЦС.

Относительно последнего условия — времени — можно отметить, что время, необходимое для формирования ЦС, вероятно, уменьшается с: (1) увеличением отличий условий, в которых формируется ЦС, от условий системы-донора и (2) уменьшением числа видов, участвующих в её образовании.

Данные условия кажутся неконкретными и слишком строгими, а соответствующие им площади — редко встречающимися в природе. В действительности это не так: подобные площади возникают постоянно. Во всех таких случаях мы наблюдаем возникновение ЦС и обычно сопровождающий их очаг эндемизма (видов, ареалы которых ограничены только данным районом). Очевидно, что примерами подобных площадей являются:

— ультраабиссальные желоба посреди абиссальных равнин;

— изолированные глубоководные котловины (Северный Ледовитый океан, Японское и Средиземное моря);

— некоторые крупные и не очень крупные озёра (Байкал, Ньяса и т. п.), а также острова;

— достаточно крупные горы или горные системы посреди равнин.

Сложнее заметить, что этим условиям полностью удовлетворяют:

— высокие широты, после произошедшего в олигоцене – миоцене увеличения температурного градиента между экватором и полюсом (относится в равной степени к территориям и акваториям): в конце палеоцена поверхностная температура воды в Антарктике достигала 18°C.

* Более известный термин С.М. Разумовского, который он широко использовал в своих работах — сукцессионная система — частный случай ЦС.

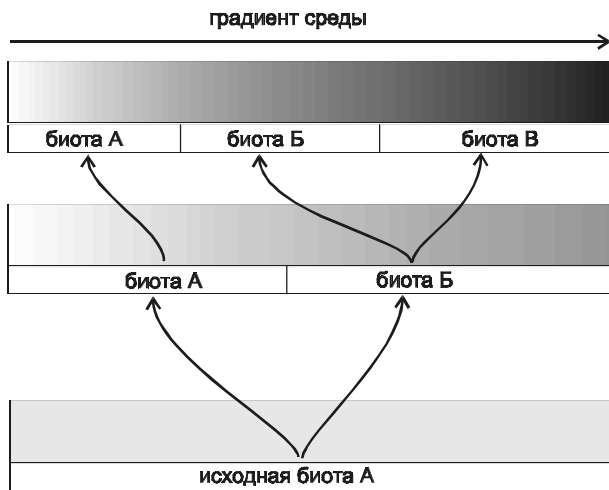


Рис. 4.26. Возникновение видов и биот с позиции структурализма.

Обратите внимание на то, что биоты формируются на отрезках плавного градиента. В отличие от рис. 4.10, на схеме полностью отсутствуют какие-либо преграды между формирующимися биотами. Нет даже областей увеличенных градиентов. Границы между биотами тем не менее резкие. Дополнительные пояснения в тексте.

ная причина, имеющая гораздо большее значение и распространение, — возникновение на обширных площадях условий, выходящих за пределы, в которых существующие ЦС способны нормально функционировать, — на нём никак не отражена. Вследствие чего, по-видимому, более правильной следует считать совершенно другую схему возникновения биот (видов) — изображённую на рис. 4.26.

Итак, ЦС возникают на достаточно однородных площадях, где условия выходят за пределы экологических амплитуд ЦС, которые могут на эту площадь попасть. Существование какого-либо барьера при этом вовсе необязательно, вероятно, его обычно и нет — ареал формирующейся ЦС остаётся широко сообщающимся с ареалами старых ЦС. Но, поскольку условия в ареале формирующейся ЦС существенно отличаются от условий в ареалах старых, между их ареалами существует градиент условий. Граница ЦС устанавливается в области таких значений внешних факторов, при которых конкурентоспособность (способность занять и удерживать территорию) контактирующих ЦС равна.

Рассмотрим в эволюционном масштабе времени процесс возникновения ЦС на ранее безжизненной площади. Еще раз можно вспомнить случай Арала, показывающий, что «эволюционный масштаб времени» может быть всего лишь парой десятилетий. Для рассмотрения действительно общих экологических закономерностей неважно, что это — акватория или территория. Разберем крайний случай: виды, заселяющие обозреваемую площадь не имеют никаких адаптаций ни друг к другу, ни к специфическим условиям новой площади. Очевидно, что при первом же взаимодействии видов выявятся их макрониши (одни — автотрофы, другие — консументы первого порядка, третьи — хищники и т. п.). В пределах макрониш одни виды станут более обильными и обычными просто случайно, либо из-за того, что они окажутся конкурентоспособнее, чем другие. Такие виды будут в той или иной степени формировать окружающую среду, снижая её изменчивость (хотя бы лишь фактом своего наличия). Это приведет к возникновению ассоциаций видов. Чем более сильным эдификатором окажется вид (или группа видов), тем больше такая ассоциация будет приближаться к консорции. При достаточно вы-

— приэкваториальные районы, после произошедшего в то же время повышения температуры выше экологической амплитуды существовавших в этих местах ранее субтропических ЦС.

Ни в одном из приведённых выше примеров (а число их можно значительно увеличить) не возникала преграда. Ареал формирования новой ЦС всегда оставался связанным с ареалом материнских ЦС. В последних двух случаях формирующиеся ЦС имели общие границы с ЦС-донорами на протяжении тысяч километров! Поэтому рис. 4.10 не то чтобы не верен, но подчёркивает второстепенную, совершенно не обязательную причину видообразования — фрагментацию ранее единой биоты. При этом действительно важ-

«По мере образования биоценозов с устойчивой структурой, растения более чётко распределяются по различным местообитаниям» (Толмачев, 1974: 212).

ной или иной степени формировать окружающую среду, снижая её изменчивость (хотя бы лишь фактом своего наличия). Это приведет к возникновению ассоциаций видов. Чем более сильным эдификатором окажется вид (или группа видов), тем больше такая ассоциация будет приближаться к консорции. При достаточно вы-

соком разнообразия условий на рассматриваемой площади в других её частях будут иные условия, где доступные ресурсы станут более подходящими для прочих видов. Они тоже будут формировать свои ассоциации. Например, одни ассоциации станут возникать на рыхлых грунтах, другие — на скалах. Одни на переувлажнённых почвах, другие — на песке или сухих известняках. Т. е. первоначально бесструктурная в биотическом отношении площадь будет становиться всё более структурированной по мере формирования ассоциаций.

В силу чисто случайных причин (большая распространённость на данной площади одних условий и меньшая — других) одни из ассоциаций окажутся распространённые других. Они, с одной стороны, окажут сильнейшее влияние на окружающие, просто в силу того, что более распространены, т. е. являются предсказуемым элементом окружения. С другой стороны, самые распространённые ассоциации имеют больше возможностей для более тонкой и совершенной коадаптации входящих в него видов. Такие ассоциации оказывают очень сильное влияние на остальные как всё более предсказуемый компонент среды. Процесс происходит, таким образом, с положительной обратной связью. В результате интеграция ЦС быстро растёт.

Ассоциации формирующейся ЦС, весьма вероятно, имеют несбалансированный обмен, поскольку для тонкой подгонки биологии отдельных видов просто не было времени. Это изменяет место, где находится сообщество (его **биотоп**): происходит накопление продуктов жизнедеятельности и/или перепотребление имевшихся изначально в данном месте ресурсов и т. д. Мидиевые банки заиляются из-за отложения фекалий и псевдофекалий. Озера мелеют из-за отложения ила и торфа. На бесплодных песках откладывается гумус. В результате ассоциация изменяет свой биотоп таким образом, что в данном месте более конкурентоспособным оказывается другая ассоциация, которая её сменяет. Эту смену ассоциаций под действием причин внутренних, появившихся в результате их функционирования, называют **экогенетической сукцессией**. Движущей силой экогенетической сукцессии, как и любой другой сукцессии, является некомпенсированность воздействия популяций друг на друга. Необходимо отметить, что такие изменённые биотой биотопы могут существенно отличаться от имевшихся изначально на данной территории биотопов, т. е. функционирование биоты приводит к росту разнообразия условий в такой конкретной местности. Это обеспечивает возможность роста биоразнообразия и тем больше, чем больше ассоциаций формируется.

Каждая ассоциация меняет свой биотоп одним единственным определённым образом (мидиевая банка заиляет грунт, а не откладывает гумус и не способствует зарастанию озера). Новому состоянию биотопа соответствует другая ассоциация. Такую последовательность сменяющих друг друга во времени ассоциаций называют **сукцессионный ряд** (*serge*), а ассоциации, входящие в этот ряд, — **сериальными ассоциациями**, или сообществами. Каждому достаточно отличному и распространённому исходному состоянию абиоты соответствует своя пионерная ассоциация и идущий от неё сукцессионный ряд. Сериальные ассоциации, подобно стадиям онтогенеза, неустойчивы во времени.

Примером сукцессионного ряда является зарастание водоёмов (старич, низовых болот, мелких речушек и т. п.) на территории Московского геоботанического района (рис. 4.27).

Ассоциации, входящие в ЦС, образуются не сразу и не одновременно. Анализ структуры изученных ЦС и их сукцессий показывает, что ранние стадии сукцессий часто образованы более древними эволюционно таксонами или же более древними ассоциациями. Так, в гидросериях (сукцессион-

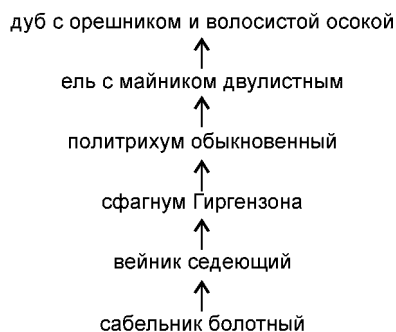


Рис. 4.27. Сукцессия зарастания водоёма в Московском ботанико-географическом районе. Ассоциации видов названы по доминанту. По С.М. Разумовскому (1981).

ных рядах наземных ЦС, образованных на переувлажнённых субстратах) первые или одни из первых стадий образуют мхи. Ранние стадии восстановления современных рифов герматипных кораллов образованы водорослями — бурыми и красными известковыми. Развитие миоценовых коралловых рифов северо-восточной Атлантики, описанное в данной главе ниже, начинается с красных известковых водорослей, а, как отмечено в Главе 3, всегда (в палеозое, мезозое и кайнозое) при формировании сообществ мелководных рифов кишечнополостных геологически им предшествовали рифы красных известковых водорослей. Возможно, мы имеем дело с неким аналогом известного принципа «онтогенез повторяет филогенез».

Сукцессионные ряды формируются только для достаточно распространённых стартовых условий абиоты. Редко встречающиеся сочетания факторов не имеют своих сукцессионных рядов, и такие местообитания осваивают ассоциации, сформировавшиеся в биотопах со сходными условиями. Если в ареале ЦС возникает достаточно обширная площадь с условиями ранее не встречавшимися или редкими, то вполне может возникнуть новый сукцессионный ряд или модифицироваться существующий. Иными словами, несмотря на существование жёсткой сукцессионной последовательности, ЦС не следует понимать как окостеневшую структуру, она способна меняться вслед за изменением условий её существования.

Выше рассмотрена идеализированная ситуация, в которой ЦС формируется из видов, не имеющих никаких адаптаций ни друг к другу, ни к специфическим условиям новой площади в отсутствие преемственности с ЦС, существовавшей в этом месте ранее. В действительности такая ситуация невероятна. В формирующейся биоте обычно существуют виды, преадаптированные к биотопам новой площади, они выступают «ядрами конденсации» образующихся сообществ. Ещё эффективнее роль таких ядер будут выполнять группы коадаптированных видов. Весьма вероятно, что эффективность роли ядер растёт нелинейно с увеличением числа входящих в них видов. Поскольку, обычно одна ЦС образуется из другой, число таких ядер во вновь формирующихся ЦС должно быть велико.

Основное отличие формирования новой ЦС на основе уже существовавших (одной или нескольких) — наличие большого числа уже сложившихся и коадаптированных комплексов видов. Часто в состав формирующейся ЦС могут даже входить в почти неизменном виде ассоциации материнских ЦС. Эти «ядра конденсации» должны существенно ускорять формирование новых ЦС. В принципе, новая ЦС может целиком состоять из «старых» видов, но обычно часть видов специфична для неё, ей присуща та или иная степень эндемизма, впрочем обычно виды эндемичны не отдельной ЦС, а для группы близких.

В ходе сукцессии несбалансированность обмена ассоциаций уменьшается. Это связано с тем, что сменяющие друг друга в ходе сукцессии ассоциации занимают одно и то же место в пространстве, а количество поступающей на данное место энергии постоянно. Всякая несбалансированность — это потери. Ассоциация, меньше теряющая энергию, оказывается в выигрыше. Также в результате сукцессии биотоп конкретной ассоциации видоизменяется таким образом, что отличия его от других уменьшаются. В результате сукцессионные ряды, начавшиеся в разных условиях с различных пионерных ассоциаций, сливаются друг с другом, постепенно приходя к ассоциации, которая в данных абиотических условиях (климат, глубина, обеспеченность пищей, освещённость и т. д. и т. п.) практически сбалансирована. Такую ассоциацию называют **климаксной ассоциацией**, или просто **климаксом**. В климаксе воздействие каждой популяции компенсирует воздействие остальных популяций. Климаксная ассоциация находится в состоянии динамического равновесия со своим биотопом. В результате изменение биотопа если и происходит, то несущественно с точки зрения самой климаксной ассоциации. Например, климаксовый коралловый риф может сколь угодно расти в размерах, но как был климаксом, так климаксом и останется. Единственный признак климакса, по которому его можно отличить от других ассоциаций — отсутствие у него внутренних причин для изменения. Итак, ЦС — это совокупность сукцессионных рядов (серийных ассоциаций и климакса).

В принципе нет ничего невероятного в том, что на территории одной сукцессионной системы сформируется сколько угодно климаксов. Весьма возможно, что при создании

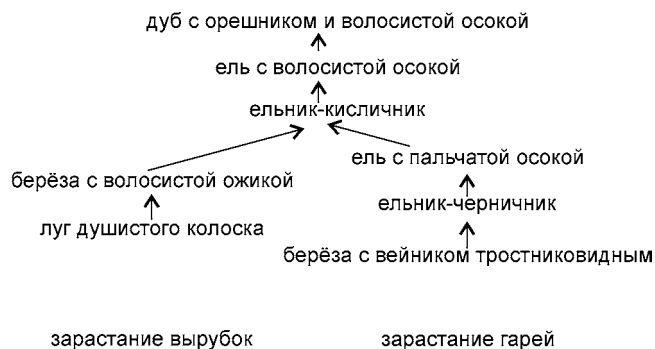


Рис. 4.28. Демутационные сукцессии климакса в Московском ботанико-географическом районе.
По С.М. Разумовскому (1981).

ЦС и начинает формироваться несколько климаксов. Несколько климаксов сосуществуют и при превращении субклимакса в климакс, и при удлинении сукцессионных рядов. Однако, поскольку каждый климакс и ведущие к нему сукцессионные ряды занимают определённую площадь, то между разными климаксами будет происходить конкурентная борьба за занимаемую площадь. Поэтому, если сосуществующие климаксы требуют примерно одинаковых условий, то рано или поздно останется один. Иная ситуация будет наблюдаться, если сосуществующие климаксы требуют совершенно различных условий, завершают разные сукцессионные ряды. Например, климакс на рыхлых грунтах является климаксом в совершенно иных условиях, нежели климакс рифов. Такие климаксы могут сосуществовать неограниченно долго.

При нарушении ассоциации внешними факторами возможны два варианта. Если вместе с ней нарушается и её биотоп, то сукцессия начинается с ассоциации, соответствующей новому состоянию биотопа.

Если нарушение затрагивает только ассоциацию, оставляя её биотоп (в том виде, в который его модифицировали существовавшие в данном месте ассоциации) нетронутым, происходит **демутационная** сукцессия — сравнительно быстрая последовательная смена нескольких недолговечных ассоциаций. Каждой достаточно продвинутой **коренной ассоциации** экогенетической сукцессии может соответствовать один или несколько демутационных сукцессионных рядов, состоящих из **производных ассоциаций**. Совокупность демутационных сукцессионных рядов и коренной ассоциации называют **демутационный комплекс**. Таким образом, экогенетическая сукцессия в действительности состоит из последовательности не ассоциаций, а демутационных комплексов. В качестве примера на рис. 4.28 приведены демутационные сукцессии климакса Московского ботанико-географического района. Обратите внимание на то, что имеются две начальные стадии сукцессионных рядов. Один сукцессионный ряд начинается в том случае, если почвенный покров не поврежден (после верховых пожаров, вырубок, ветровалов и т. п.). Другой сукцессионный ряд начинается после повреждения почвенного покрова (после низовых пожаров, хищнических рубок с использованием тяжелой техники и трелёвки бревен, в процессе которых почва часто сдирается до материнской породы). После прохождения нескольких стадий эти два сукцессионных ряда сливаются в один.

Коренная ассоциация одинаково хорошо возобновляется как на собственном фоне, так и на фоне одного или нескольких производных ассоциаций. Ассоциации же демутационного ряда не способны возобновляться на собственном фоне: после естественного от возраста умирания их видов-эдификаторов одна ассоциация сменяет другую, а потому их существование ограничено продолжительностью жизни одного поколения видов-эдификаторов. Например, в демутационных ассоциациях с древесным ярусом отсутствует подрост соответствующих видов деревьев. Данное явление достоверно показано для всех изученных в этом отношении демутационных ассоциаций (Разумовский, 1981, 1999, 2010).

Широко известен феномен тропических лесов, в значительной степени обуславливающий их высокую мозаичность: под деревьями обычно отсутствует подрост того же

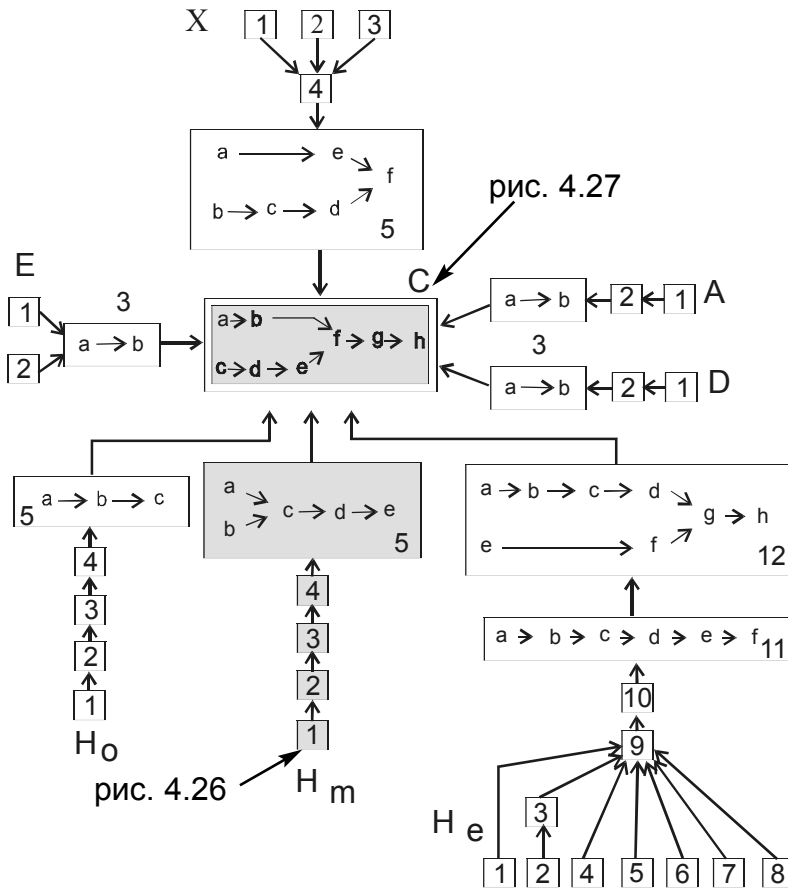


Рис. 4.29. Сукцессионная система Московского ботанико-географического района. По С.М. Разумовскому (1981)

Серым залиты части сукцессионной системы, рассмотренные на двух предыдущих схемах. С — климакс, сукцессионные ряды обозначены прописными латинскими буквами, стадии этих рядов — арабскими цифрами и прямоугольными рамками, а стадии демулационных рядов — строчными латинскими буквами. В случае двух демулационных рядов в одном демулационном комплексе верхний из них — вырубки, ветровалы, верховые пожары и другие воздействия, уничтожающие верхний ярус сообщества, но не затрагивающие подстилку, а нижний — с нарушением подстилки. Он часто возникает после низовых пожаров, но может быть вызван и любым другим воздействием, уничтожающим не только древесной, но и подстилку (трелевка с кронами, сбор подстилки населением, выпас в лесах, на крутых склонах и т. п.).

вида. Для его объяснения было предложено несколько теорий, но ни одна из них не объясняет удовлетворительно все факты. Вполне вероятно, что тут имеет место демулационная сукцессия.

Это различие одновременно позволяет естественным образом разделить биоценоз и его биотоп. Под биоценозом следует понимать не только саму биоту, но и сумму всех отклоняющих воздействий, оказываемых ею на абиоту и бесследно исчезающих после устранения биоты. Например, пониженная гидродинамика в глубине зарослей макрофитов является свойством сообщества, а не его биотопа, поскольку обусловлена исключительно действием талломов макрофитов.

В сообществах наземных растений сукцессии были детально рассмотрены С.М. Разумовским (1981). Он показал, что сукцессионные ряды различаются в зависимости от начальных условий, но все сукцессии приводят к климаксу, обычно одному в ЦС. Быстрее всего проходит демулационная сукцессия, но и её продолжительность не может быть

меньше суммарной продолжительности жизни эдификаторов каждой стадии. Поскольку на суше эдификаторы всех сериальных ассоциаций, ведущих к лесному климаксу, за исключением нескольких пионерных, — деревья, то очевидно, что минимальное время даже демулационной сукцессии порядка 1000 лет. Время прохождения экогенетических сукцессий вероятно гораздо больше (тысячелетия, часто много тысячелетий), поскольку при их прохождении происходит не только смена доминантов, но и видоизменение биотопа. Как пример приведена сукцессионная система Московского геоботанического района (рис. 4.29). Очевидно, что время, прошедшее после разрушения человеком сообществ тундростепи, во многих случаях явно недостаточно для завершения экогенетических сукцессий. Интересующиеся детальным разбором приведённой схемы и аналогичных схем других районов могут обратиться к уже цитированному «Полному собранию сочинений...» С.М. Разумовского (2010).

Ассоциация и сообщество

Выше использовались два термина «ассоциация» и «сообщество». В начале главы уже была показана неопределённость терминов «сообщество», «экосистема», «биоценоз», «биогеоценоз». Пытаться определить их более строго бессмысленно из-за прочно укоренившейся практики. Вместе с тем, существует вполне реальное объединение видов, которое можно называть, используя геоботанический термин **«ассоциация»**. Хотя разные геоботанические школы трактуют это понятие неодинаково, ассоциацию можно определить как элементарную (т. е. не допускающую дальнейшего деления) (син)экологическую (сукцессионную) единицу. В таком значении этот термин использован и здесь. Виды, входящие в ассоциацию взаимно адаптированы. В природе это проявляется как увеличение вероятности совместного нахождения. Выше на модели клеточных автоматов было показано, что только такого достаточно для образования участков с однородным населением даже в абсолютно однородной среде. На местности ассоциации занимают отдельные участки — **парцеллы**. Парцеллу можно определить как элементарную территориальную единицу. Ассоциации могут различаться предпочитаемыми условиями: в одних — конкурентное преимущество получает одна ассоциация, в других — иная. На градиенте условий будут и такие точки, где конкурентоспособность ассоциаций равна. На этой же модели было показано, что границы между участками разных ассоциаций «притягиваются» к таким точкам (в двумерном пространстве — линиям).

Сообщество (экосистему, биоценоз, биогеоценоз) на практике выделяют как некую статистическую единицу. Сообщество может совпадать, а может и не совпадать с ассоциациями. Степень этого совпадения часто зависит от соотношения величины учётной площадки и парцеллы. Если площади, занятые отдельными парцеллами меньше учётной площадки, то при обработке собранного материала в сообщество неизбежно будут объединены разные ассоциации. Такое сообщество нельзя считать элементарной единицей, поскольку оно состоит из различных ассоциаций. Поэтому, используя или встречая термины «сообщество», «экосистема» и т. п., необходимо понимать, к чему они относятся: к эволюционно сложившейся группе видов или к мозаике ассоциаций, объединённых в сообщество только в результате несовершенства использованных методик сбора и обработки проб. В море такие комплексные сообщества, по-видимому, свойственны в первую очередь жёстким грунтам с их высокой мозаичностью. Как мозаику следует рассматривать заросли водорослей-макрофитов на жёстких грунтах и расположенные между ними на рыхлых грунтах ассоциации.

«Ассоциация объединяет участки растительного покрова с одними и теми же господствующими видами каждого яруса и одной и той же сукцессионной тенденцией... все её участки при отсутствии нарушений или существенных изменений внешней среды сменяются участками одной и той же другой ассоциации (в ходе демулации) или одного и того же демулационного комплекса (в экогенезе)... Окончательное установление ассоциаций — последняя стадия исследования района, к которой следует переходить, лишь выяснив его сукцессионные ряды» (Разумовский, 1981: 84).

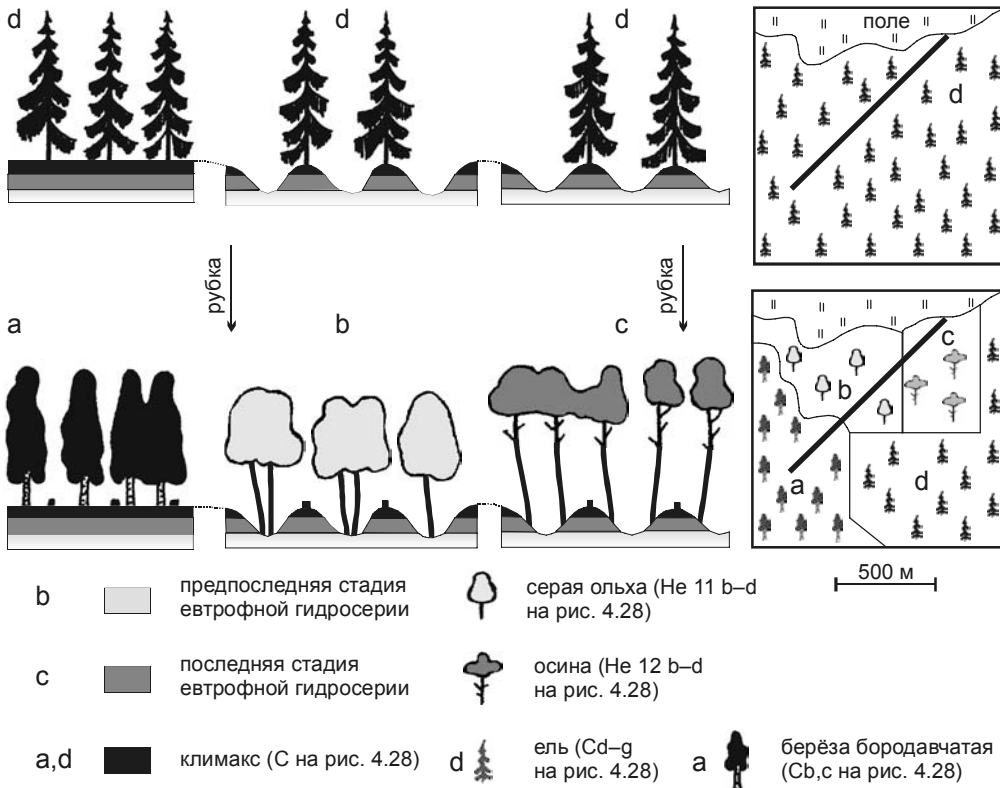


Рис. 4.30. Возникновение разных сообществ из одних и тех же парцелл. По Разумовскому (2010). Сообщества обозначены разными буквенными индексами и силуэтами соответствующего цвета деревьев, парцеллы — различной заливкой на почвенных разрезах. Линией на правых рисунках показано положение разреза, изображённого на левых.

Комплексы, образованные одними и теми же ассоциациями, могут выглядеть как совершенно разные сообщества. Пример такой ситуации приводит С.М. Разумовский (рис. 4.30). Под Звенигородом «В сплошном массиве ельника... на повышениях располагались парцеллы ельника, а в понижениях — парцеллы двух стадий последней и предпоследней евтрофной гидросерии, лишённые древостоя из-за блокирующего действия ели. После первой вырубki... на парцеллах последней стадии гидросерии возобновилась осина, а парцеллы климакса и предпоследней стадии гидросерии оказались заблокированными. После второй вырубki..., напротив, предпоследняя стадия приобрела свойственный ей древостой из серой ольхи, заблокировавший климакс и последнюю стадию гидросерии» (Разумовский, 1981: 125).

Поскольку сукцессионная смена одной ассоциации другой происходит мгновенно, возможны случаи, когда учётная площадка будет расположена там, где эта смена происходит. Выделенное сообщество будет включать виды обеих сменяющих друг друга ассоциаций. Степень доминирования видов будет отражать стадии сукцессии. Математическая обработка такого материала даст континуум.

Описанные выше смены (сукцессии) со всеми их особенностями происходят только в ассоциациях. В сообществах они наблюдаются только в том случае, когда выделенное сообщество состоит из одной ассоциации.

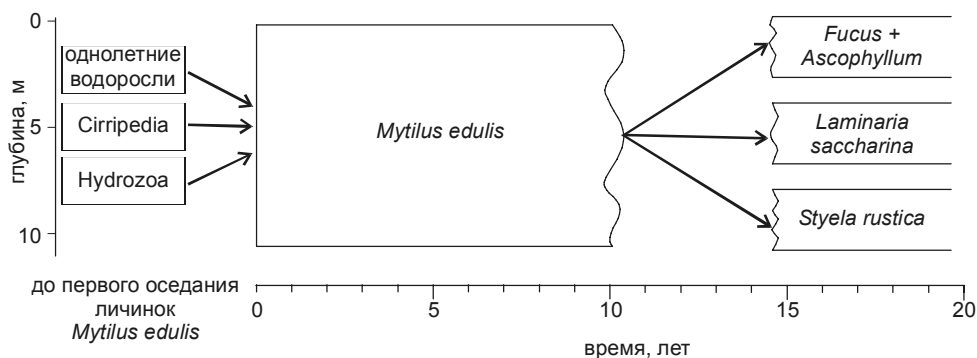


Рис. 4.31. Сукцессии эпифауны верхней сублиторали Белого моря. По данным В.В. Ошуркова (2000).

Сукцессии в бентосе

Работ, где представлены сам процесс и результаты изучения сукцессионных систем и даже самих сукцессий в бентосе, немного*, хотя ещё в монографии F.E. Clements и V.E. Shelford (1939) две главы из десяти посвящены сукцессиями и климаксу в водных сообществах. Это, однако, не мешало другим отрицать само существование сукцессий в водных экосистемах. В качестве примера можно привести учебник А.С. Константинова «Общая гидробиология». В первом (1967) и втором (1972) издании сукцессии не рассмотрены. В третьем (1979) появляется соответствующий раздел, где написано: «для Мирового океана из-за сильной перемешиваемости воды, сукцессии не характерны, хотя часто имеют место процессы, напоминающие их. Так, при сильном заилении жёстких грунтов их биоценоз из кустистых и приподнимающихся форм заменяется сообществом роющих видов. Но в данном случае заиление — результат не жизнедеятельности биоценоза, а изменений условий аккумуляции осадков, т. е. не является экосистемным процессом» (Константинов, 1979: 366). Там же высказаны сомнения в наличии сукцессий в планктоне и реках. Данный текст повторён и в четвёртом издании (1986: 363). Совершенно очевидно, что мнение А.С. Константинова не соответствует действительности: «изменения условий аккумуляции осадков» в сообществах эпифауны твёрдых грунтов и зарослей макрофитов рыхлых грунтов являются именно результатом наличия в этом месте поселений фильтраторов, «кустистые и приподнимающиеся формы» своими телами непосредственно снижают скорость течения воды, подобно тому как лес снижает скорость ветра. «Условия аккумуляции осадков» резко меняются также и оттого, что фильтраторы производят большое количество фекалий и псевдофекалий, т. е. фактически продуцируют самые мелкие фракции, меня условия аккумуляции осадков. Это неизбежно приводит к заилению.

Одним из лучших исследований сукцессий в море являются работы В.В. Ошуркова (2000). В результате экспериментального исследования обрастания пластин им установлено, что на пластинах довольно быстро формируется ассоциация двустворчатого моллюска мидии *Mytilus edulis*. Если субстрат помещают в воду до или во время массового оседания спата (личинок мидий), на нём сразу формируется ассоциация мидий. Если позже, когда в планктоне нет личинок мидий, то образуются группировки гидроидов, усоногих раков или однолетних макрофитов (в зависимости от времени помещения субстрата, т. е. наличия в планктоне личинок соответствующих видов, и глубины), которые сменяет сообщество мидий, как только личинки мидий начинают оседать из планктона. Это именно группировки, а не ассоциации, поскольку их наличие для начала сукцессии необязательно. Исход сукцессии не зависит от того, были ли они на начальной стадии или нет. Стадия мидиевого сообщества длится много лет и заканчивается постепенным отмиранием

*При этом отнюдь не все работы, в которых рассматривают смены, можно отнести к ним, безотносительно от того, называют смены сукцессиями или нет.

мидий, достигших предельного возраста (в Белом море — 16 и более лет). На смену ассоциации мидий на глубинах 0–1 м приходят ассоциации фукоидов, 1–4 м — бурой водоросли *Laminaria saccharina*, через 2–3 года начинают появляться проростки *L. digitata*, но доминантом ассоциации она становится лишь через 10–15 лет, когда большая часть её талломов достигнет размеров, сопоставимых с таковыми *L. saccharina*. Климатической стадией сукцессии можно считать бидоминантную ассоциацию *L. saccharina* – *L. digitata*. Трёхъярусная структура фитоценоза и характерный флористический состав сопутствующих видов формируются в течение 3–4 лет (Михайлова, 2006). Глубже 4 м климатической является ассоциация асцидии *Styela rustica* (рис. 4.31).

Аналогичные данные были получены и при изучении обрастаний прикамчатских вод Тихого океана (Ошурков, 2000). Сравнение данных по обрастаниям с наблюдениями в природе позволило В.В. Ошуркову (2000) сделать вывод о принципиальном сходстве сукцессий обрастания и сукцессий эпифаунных сообществ твёрдых грунтов. Везде в высокобореальных и субарктических водах экогенетические сукцессии приводят к смене ассоциации мидий ассоциациями бурых водорослей. В свою очередь, морские ежи *Srongylocentrotus* эффективно снижают плотность бурых водорослей, временами они способны полностью их уничтожить. Это приводит к замене ассоциаций бурых водорослей ассоциациями инкрустирующих багрянок. Для развития полноценных ассоциаций инкрустирующих багрянок, судя по зарастанию лав от извержений известного возраста, требуется не менее нескольких десятков лет. Пресс хищников способен эффективно снизить плотность популяций морских ежей и эндогенно стабилизировать ассоциацию бурых водорослей. Каланы способны регулировать плотность ежей на глубинах до 15–20 м. Аналогичные данные получены и для калифорнийских келпов (Halpern et al., 2006), где ассоциацию бурых водорослей стабилизируют лангуст *Panulirus interruptus* и брюхоногий моллюск *Kelletia kelletii* (Buccinidae). Возможно, впрочем, что такая стабилизация не абсолютна:

густые заросли бурых водорослей существенно снижают гидродинамику, что приводит к росту площадей дна, покрытых илом и песком. Это в свою очередь препятствует эффективно возобновлению зарослей, поскольку для прикрепления бурых водорослям необходимы твёрдые грунты (валуны, скалы). После исчезновения зарослей гидродинамика усиливается, и рыхлые грунты сменяют твёрдые.

Описана экогенетическая сукцессия миоценовых рифов северо-восточной Атлантики (рис. 4.32). Ранние стадии аналогичной сукцессии описаны выше (раздел «Сообщества кораллиновых водорослей»): «На мобильном субстрате мелководий (до 35–40 м глубины) ядра из детрита обрастали *Lithophyllum*, создавая мелкие родолиты, на которых затем селились ветвистые *Lithothamnion*, а крупные родолиты могли покры-

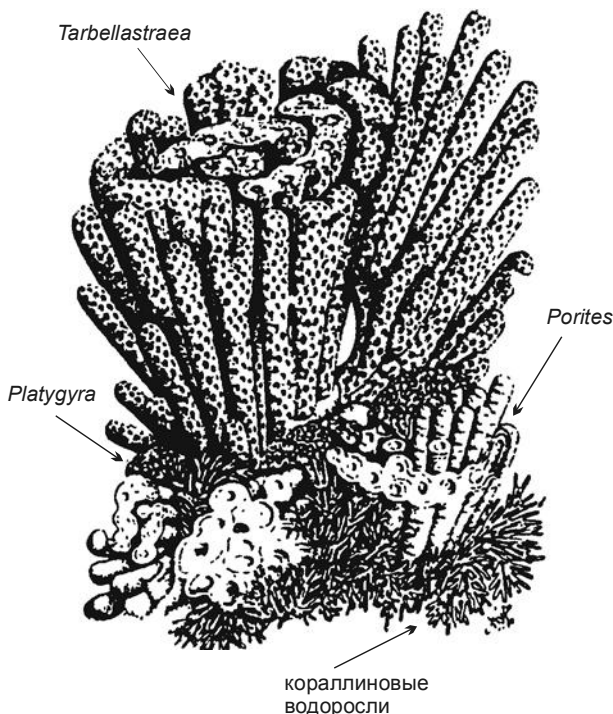


Рис. 4.32. Схема стадий роста рифа в торгонском море миоцена юго-восточной Испании. По Braga, Martin (1988).

ваться листоватыми корками *Mesophyllum*» (Невесская, 1999: 292). Отдельные участки этой ассоциации могли разрастаться, образуя родолитовые мостовые. На таком известковом основании развивались рифы герматипных кораллов: сначала «возникали изолированные рифы, построенные *Porites*, на которых местами нарастали колонии *Platygyra*, а затем вся постройка покрывалась колониями *Tarbellastraea*. Кораллиновые водоросли, среди которых преобладали ветвистые *Lithophyllum*, росли вместе с кораллами только на первых стадиях формирования рифов, а во время господства *Tarbellastraea* исчезали. Эта сукцессия: кораллиновые водоросли → *Porites* → (*Platygyra*) → *Tarbellastraea* могла повторяться несколько раз... *Tarbellastraea* могли селиться только на субстрате, уже занятом *Porites*. За гибелью *Tarbellastraea* из-за заноса осадком могло начаться вновь заселение субстрата представителями *Porites*. Каждый цикл длился несколько сотен лет» (Невесская, 1999: 292–293). Какие внешние нарушения иногда приводили к заносу осадками рифа *Tarbellastraea*, возвращая сукцессию на уже прошедшие стадии, теперь уже вряд ли удастся установить. Сходная сукцессия была приведена в предыдущей главе при рассмотрении рифовых сообществ.

Сукцессии макрофитов были также рассмотрены в Главе 3 в соответствующем разделе.

Таким образом, на дне, как и на суше наблюдаемая мозаика сообществ есть отражение сукцессионной динамики, проходящей в гетерогенной среде при постоянных нарушениях. Как и в наземных ЦС, конечным результатом сукцессии в бентосе является формирование климаксового сообщества.

Дискретность смены отдельных ассоциаций в процессе сукцессии может создать обманчивое впечатление о её дискретно-прерывистом характере. В действительности же ассоциации обычно маркируют по крупным долгоживущим видам, которые часто являются эдификаторами. Смена одного вида другим может происходить только после смерти особей. Это создаёт впечатление дискретности процесса. Но другие компоненты сообщества, обладающие более короткой продолжительностью жизни, сменяются без резких переходов, плавно. Так, изменение характеристик почвы и почвенной фауны гораздо более плавно, нежели смена доминирующего древостоя. Поэтому в реальности дискретность сукцессий не столь резка, как может показаться.

Климакс — это ассоциация, наиболее приспособленная к существующим в конкретном месте условиям. На суше климакс обусловлен климатически (климатический климакс). Основным фактором, определяющим распределение наземных ЦС (климаксов) — температура (Разумовский, 1999). Основным фактором, по градиенту которого формируются ассоциации в пределах одной ЦС — влажность, причём влажность в значительной степени контролирует сама ЦС и тем в большей степени, чем ближе ассоциация в сукцессионном ряду к климаксу. Оба фактора варьируют на большей части поверхности суши сравнительно плавно, исключение составляют лишь крупные горные системы.

В море мы имеем гораздо большее число экологически существенных факторов в пределах одной ЦС: свет, гидродинамика и определяемые ею грунты, трофность, глубина. Преобладающая часть существующих ассоциаций не контролирует данные факторы.

Обычно все эти факторы связаны друг с другом, давая общий градиент по глубине. Вместе с тем мозаичность отдельных факторов очень велика: на любой глубине мы находим районы с разной гидродинамикой, трофность зависит не столько от глубины, сколько от продуктивности ассоциаций. Одни факторы могут резко различаться на расстояниях в метры и даже сантиметры (гидродинамика, грунты), другие — (свет, глубина, температура) изменяются гораздо более плавно. Первые факторы определяют мелкомасштабную мозаичность. Вторые — ответственны за крупномасштабные, биогеографические неоднородности, они, как правило, образуют градиенты, простирающиеся от одной биогеографической границы до другой.

Как уже отмечено в Главе 3, в бентосе на шельфе основными являются четыре типа ассоциаций: с преобладанием фильтраторов эпифауны, фильтраторов инфауны, собирателей и грунтоедов.

Ассоциации фильтраторов эпифауны можно разделить на две группы: рифообразующие и нерифообразующие. Рифообразующие в значительной степени контролируют свой биотоп, поскольку сами создают субстрат, на котором обитают. Среди сообществ этой группы многие — климаксные. Несомненно климаксными являются рифы кораллов, и, возможно, климаксными являются и рифы *Vermetidae*. Не относятся к климаксным мидевые и устричные банки, поскольку в процессе жизнедеятельности в них происходит заиливание из-за накопления псевдофекалий и фекалий; в результате биотоп становится непригодным для видов-эдификаторов.

Нерифовые сообщества фильтраторов эпифауны не оказывают такого влияния на свой биотоп. Это сообщества скал, валунов и других твёрдых грунтов. В их состав входят виды-эпибионты и виды нижнего яруса рифовых сообществ. Сюда относятся также виды, широко распространённые на валунах среди сообществ рыхлых грунтов. В процессе своей жизнедеятельности они изменяют дно таким образом, что оно становится пригодным для существования сообществ детритофагов. В некоторых случаях накопление псевдофекалий приводит даже к угнетению фильтраторов эпифауны.

Сообщества фильтраторов инфауны, собирателей и грунтоедов соответствуют клине «пески – глина», определяемой гидрологией. Сообщества фильтраторов инфауны развиваются на грунтах, постоянно перемещающихся под действием токов воды, т. е. на непрерывно вновь образующихся поверхностях. Поэтому их скорее можно считать субклимаксом в условиях постоянных нарушений. Снижение гидродинамики ведёт сначала к доминированию собирателей, а затем грунтоедов. Сообщества грунтоедов явно вторичны: грунтоеды преобладают не потому, что их становится больше по сравнению с сообществами детритофагов. Наоборот, количественные показатели (биомасса, плотность поселений) грунтоедов падают. Но количественные показатели детритофагов со снижением гидродинамики падают еще быстрее, поэтому грунтоеды и выходят на первое место. Т. е. данные сообщества можно определить как угнетённые из-за недостатка пищи для собирателей. Таким образом в этом направлении клины можно считать, что климаксные сообщества скорее всего — сообщества детритофагов.

Фактических данных по наблюдению за сукцессиями сообществ рыхлых грунтов гораздо меньше, чем по наземным сообществам. Основной вид информации — данные бентосных съёмок, выполненных в одном районе в разное время.

В.А. Надточий и В.Н. Кобликов (2001), анализируя изменения, произошедшие в бентосе южной части западно-камчатского шельфа, обнаружили, что биомасса фильтраторов эпифауны (губки, асцидии) снизилась в десятки раз, зато существенно повысилась биомасса детритофагов. Одновременно они констатировали прогрессирующее заиливание.

По данным М. Glemarec (1979) после штормов, разрушающих сообщества верхней сублиторали, пионерные сообщества образуют моллюски фильтраторы-инфауны. Их сменяют сообщества детритофагов — сначала моллюсков, а затем — полихет.

Изменения бентоса Чёрного моря (Заика, Киселёва и др., 1992) в прошлом веке происходили сходным образом, хотя из-за низкого видового разнообразия биоты Чёрного моря возможности для формирования различных сообществ здесь гораздо меньше, поэтому сукцессионные ряды здесь выражены хуже, чем в полносолёных морях. Прогрессирующее заиливание Чёрного моря отражается в поднятии на меньшие глубины нижней границы обитания макробентоса. Особенно отчётливо выражено заиливание в заливах. Так, в наиболее изученном Каркинитском заливе исчезли устричники, место поселений фильтраторов эпифауны — мидий — заняло сообщество собирающей детрит полихеты *Melinna palmeta*. Возможно, эти изменения являются следствием сукцессий, хотя несомненно есть и другие причины, которые действуют в том же направлении. В частности, исключительно велико влияние антропогенной эвтрофикации акватории Чёрного моря. Существенную роль сыграли и инвазии.

Исчезновение устричных банок и рифов *Sabellaria* и замена их мидевыми банками (выносящими булыжное заиливание) или сообществами с доминированием инфаунных поли-

хет-детритофагов отмечено и в Wadden Sea (Северное море) при сравнении данных 1923–1926 и 1980 гг. (Riesen, Reise, 1982).

Таким образом, в море, в отличие от суши, на территории одной ЦС, кажется, имеется как минимум два климакса: среди рифообразующих ассоциаций и в ассоциациях рыхлых грунтов. G.J. Vermeij (1978) подчёркивает, что различие сообществ рыхлых и твёрдых грунтов гораздо больше, нежели просто различие биотопов. На многочисленном материале он показывает, что в сообществах твёрдых грунтов биотические связи, по-видимому, напряжённее, что приводит к большей скорости видообразования в них.

В верхней сублиторали к данной картине надо добавить, вероятно, климаксные ассоциации макрофитов, причём, по-видимому, существует несколько климаксных ассоциаций макрофитов на разных глубинах и субстратах: твёрдых (скалы, валуны) и рыхлых (песок, ил).

Хотя климакс — состояние ЦС, к которому она стремится, в реальных условиях из-за постоянно происходящих нарушений сукцессии никогда не приведут к климаксу на всей территории ЦС. Нормальным состоянием ЦС является мозаика ассоциаций разных сукцессионных рядов, находящихся на неодинаковых стадиях сукцессии. Более того, вообразим ситуацию, где климакс был бы достигнут на всей территории ЦС. Это означало бы не только установление климакса, но и исчезновение всех сериальных ассоциаций со всеми видами, входящими в их состав. И когда, рано или поздно, неизбежно произойдёт экзогенное нарушение климакса, восстанавливающие его сукцессии не смогут пойти, поскольку необходимые для этого виды вымерли. В результате климакс не сможет восстановиться. Поэтому установление климакса на всей территории ЦС неизбежно приведёт к её гибели.

Мозаичность ЦС создаётся не только экзогенными нарушениями, но и внутренними причинами. Особенно это выражено в ЦС с крупными и малоподвижными особями видов-эдификаторов. Например, в лесных ЦС смерть каждого дерева приводит к существенному локальному изменению светового режима*, часто нарушается и почвенный покров, появляется источник мёртвой органики и т. п. и т. д. Поэтому даже климаксная ассоциация на местности представляет собой динамически меняющуюся мозаику сукцессий восстановления.

Экзогенная стабилизация ассоциаций, субклимаксы

Любая ассоциация может быть экзогенно стабилизирована. Например, в Белом море ассоциации бурых водорослей стабильны, поскольку морские ежи обитают только глубже. Однако отсутствие морских ежей здесь обусловлено не эндогенно (прессом хищников), а экзогенно (низкой солёностью Белого моря).

По механизмам возникновения С.М. Разумовский (1981) различал три типа субклимаксов: рецидивный, ретардационный и диаспорический.

Рецидивный субклимакс возникает при частом повторении одних и тех же нарушений, возвращающих ЦС в данном месте на уже пройденную сукцессионную стадию. При этом ни последовательность сериальных стадий, ни скорость протекания сукцессии не отличаются от нормальных, иными словами, рецидивный субклимакс лишен какой-либо качественной специфики. Таков частный случай обычного явления «нарушение – восстановление», отличающийся лишь значительной частотой нарушений. Частые нарушения создают лишь видимость стабильности, тогда как в действительности не происходит не только остановки, но даже замедления сукцессии.

* Впрочем, Г. Вальтер справедливо указывает, что окна в пологе леса, на которых построена популяционная ныне гар-парадигма, образуются только в результате падения перестойных деревьев «если же они разрушаются изнутри термитами или грибами, то они разваливаются, не задевая окружающих деревьев» (1968: 104). Возможно, что роль окон вывала в поддержании мозаики высока лишь в одновозрастных промышленных древостоях, в которые превращены почти все леса. В девственных же лесах деревья первого яруса разваливаются и в вертикальном положении, что я сам наблюдал в одном из наиболее нетронутых лесов Европы — Кологривском заповеднике.

Если понятие «нарушения» трактовать шире — как резкое изменение внешних условий, то рецидивным субклимаксом можно считать циклические (сезонные) сукцессии микробентоса (с периодическим зимним возвратом к начальной весенней стадии)

Ретардационный субклимакс «возникает при крайнем замедлении смены под влиянием постоянно действующих факторов, не вызывающих нарушения ассоциации. Этот тип субклимакса известен лишь для экогенетических сукцессий. Наиболее известный и очевидный его случай связан с действием внешнего фактора, противоположного по отношению к экогенезу. Тростниковые плавни в устьях наших рек неопределенно долго остаются на пионерной стадии евтрофной гидросерии, поскольку при достаточной скорости течения вода непрерывно уносит отлагаемый ими органический материал. При меньшей скорости течения торфообразование всё-таки происходит, но скорость смены в той или иной мере замедлена. В миниатюре эту же картину постепенного перехода от нормальной скорости смены до полной её остановки легко видеть на любой мелководной реке» (Разумовский, 1999: 281). Аналогичные процессы, по-видимому, имеют место в условиях повышенной гидродинамики в сообществах рыхлых грунтов. «Подобно рецидивному субклимаксу, ретардационный субклимакс не имеет качественной специфики, представляя собой доведённое до крайности весьма обычное явление замедления экогенетической сукцессии. Последовательность смены при этом остается нормальной, а уменьшение её скорости может иметь самую разнообразную величину» (Разумовский, 1999: 281).

Сходную картину могут дать и постоянные селективные внешние воздействия. Например, в березняках, выросших в результате демулационной сукцессии (рис. 4.28) возобновлению ели могут препятствовать рекреационная нагрузка или выпас скота, уничтожающих подрост ели. Такую ситуацию скорее следует считать рецидивным субклимаксом.

Диаспорический субклимакс. В отличие от рецидивного и ретардационного субклимаксов здесь нет внешнего воздействия, препятствующего прохождению сукцессии. Этот тип субклимакса возникает, если виды следующей сериальной ассоциации по какой-либо причине не могут попасть в данное место, а, следовательно, не может сформироваться следующая сериальная ассоциация. Данный тип субклимаксов, по-видимому, обычный в наземных ЦС, в морских, если и наблюдают, то крайне редко из-за гораздо большей способности морских организмов к расселению.

К трём вышеперечисленным типам следует добавить ещё один, который наблюдают в тех случаях, когда условия на данной площади выходят за пределы экологической амплитуды данной ЦС, но нет других ЦС, что смогли бы заселить данный участок. Такого типа субклимаксные ассоциации существуют сейчас в Чёрном море. Биота Чёрного моря произошла от средиземноморской, но лишь немногие виды смогли проникнуть в Чёрное море. Поэтому нормальный для этой биоты ход сукцессий в Чёрном море невозможен (в первую очередь из-за отсутствия многих видов). Поскольку климакс в данном случае не достигается из-за отличий биотопа, которые не могут быть устранены действием ЦС, я предлагаю назвать такой субклимакс **биотопическим**.

Если причины, по которым возникают субклимаксы, обычны в течение столь длительного времени, что их можно рассматривать как фактор внешней среды, субклимаксные ассоциации постепенно эволюируют в климаксные, т. е. происходит формирование новой ЦС. Если же условия меняются непрерывно, то столь же непрерывно происходит и изменение сообществ, как это можно наблюдать в Аральском и Чёрном морях.

Ценофильные и ценофобные виды

Детальное изучение ЦС показало, что не все виды, встречающиеся в ареале ЦС, входят в состав её ассоциаций. С.М. Разумовский (1981, 1999) назвал виды, входящие в состав ассоциаций данной ЦС, **ценофильными видами**, или **ценофилами**, не входящие — **ценофобными видами**, или **ценофобами**.

Основные черты ценофилов и ценофобов

Описанные выше смены (сукцессии) со всеми их особенностями происходят только в ассоциациях, которые по определению состоят из ценофильных видов. Кроме сообществ в местах экзогенных нарушений могут формироваться **группировки**, которые вполне соответствуют представлениям континуалистов о сообществах. Группировки довольно сходны с ассоциациями пионерных стадий сукцессии, которые тоже формируются в местах экзогенных нарушений. Сходны и аутоэкологические особенности ценофобов и видов пионерных стадий: и те, и другие ярко выраженные г-стратеги. Главное же отличие группировок и образующих их ценофобных видов от пионерных ассоциаций то, что группировки не являются необходимой стадией сукцессии, тогда как виды пионерных сообществ необходимы для запуска сукцессии. Например, в описанной выше сукцессии эпифауны верхней сублиторали Белого моря (рис. 4.31) сообщества, предшествующие мидийному (гидроидов, баянусов и однолетних водорослей), существуют до первого массового оседания спата мидии, их присутствие для начала сукцессии необязательно. Поэтому такие сообщества следует считать группировками, а входящие в их состав виды — ценофобами. Ассоциации других стадий сукцессии легко отличимы от группировок ценофобных видов тем, что они приходят на смену определённым сериальным ассоциациям, а не поселяются на нарушенных площадях.

Так, *Laminaria saccharina* размножается осенью, поэтому, если субстрат внесли весной, то на нём быстро развивается и потом в течение одного–двух лет доминирует *Alaria esculenta*, осенью к ней присоединяется *Laminaria saccharina*, которая становится доминантом на третий–четвёртый год. Если же субстрат внесён осенью, то стадия алярии из сукцессии выпадает, а фаза *Laminaria saccharina* длится несколько лет (Михайлова, 2006). По-видимому, *Alaria esculenta* следует считать ценофобным видом.

Поскольку пионерная стадия сукцессии входит в сукцессионный ряд, она обычно сменяется одним строго определённым сообществом. В группировках ценофобных видов также могут происходить смены, но движущими силами этих смен, вероятно, являются изменения интенсивности экзогенных воздействий. В таких сменах нет климакса, и они всегда прекращаются при появлении **пионерных видов** (ценофильных видов первых, пионерных стадий сукцессии), после чего начинаются сукцессии, свойственные данной ЦС. Например, по наблюдениям С.М. Разумовского на своём огороде, на заброшенных участках (т. е. там, где естественная растительность была полностью уничтожена) происходит следующая смена ценофобов: лебеда → кипрей железистостебельный → мокрица → пырей → сныть. Далее уже могут восстанавливаться ассоциации сукцессионной системы. При этом на покрытой однородной растительностью площади (везде лебеда, везде сныть и т. д.) могут возникнуть разные ассоциации: где-то возникнет участок климакса, где-то последняя или предпоследняя стадии эвтрофной гидросерии и т. п. (Разумовский, 1999). Такая неоднозначная смена обусловлена изначальной неоднородностью обрабатываемого участка. В данном примере до уничтожения аборигенной растительности на различных его частях сукцессии дошли не до одной и той же стадии, т. е. на отдельных его частях была одна ассоциация, на других — иная. Эти ассоциации и восстанавливаются после устранения экзогенного воздействия.

Станут виды ценофилами или нет определяется в процессе формирования и развития ЦС.

Часто в ассоциации имеется целый комплекс **дублирующих*** друг друга ценофилов. В зависимости от условий более массовым становится то один, то другой. Иногда замена цено-

«*Geum rivale*, чётко отличающийся от остальных трёх наших видов, — ценофил, тогда как связанные нередко рядом переходов *G. urbanum*, *G. aleppicum* и *G. intermedium* — ценофобы: лесной сорняк, опушечный и сорняк открытых мест» (Разумовский, 1999: 541).

* С.М. Разумовский (1981, 1999: 365) называл такие виды эксплерентами, используя термин Л.Г. Раменского (1938), в который сам Л.Г. Раменский вкладывал совсем другой смысл (см. выше, Главу 2).

фила на дублирующий происходит при отсутствии в данном месте одного из них (и его личинок, семян).

Другим критерием, позволяющим отличить ценофобов от ценофилов, является то, что ценофобы обладают малой **верностью**, т. е. они не приурочены к какой-либо ассоциации. Ценофилы, напротив, в пределах данной ЦС приурочены к одной, реже нескольким ассоциациям.

Третья интересная особенность, очень важная для таксономистов-практиков: все ценофилы — «хорошие» (т. е. легко распознаваемые) виды. Среди ценофобов же много «плохих» видов: видов-двойников, полувидов и т. п. По-видимому, это связано с тем, что ценофилы занимают строго определённое место в ЦС. Как следствие, они находятся под жёстким прессом нормализующего отбора. Ценофобы же свободны от такого пресса и поэтому могут обладать гораздо большей изменчивостью, а также могут образовывать в той или иной степени специализированные популяции, как бы «пробуя» себя на разные специальности. Пример наземных таксонов, почти сплошь состоящих из ценофобных видов — манжетки (*Alchemilla*) и ястребинки (*Hieracium*). Gottschlich (1985) и Gottschlich, Raabe (1991) выделяют 52 основных и 531 промежуточных видов и более 5300 подвидов ястребинок только для части Европы. Многие помнят с летних полевых практик, что определить манжетки и ястребинки практически невозможно. Чётко отграниченные виды этих родов всегда входят в ЦС (т. е. являются ценофилами). Среди морского бентоса выделение ценофилов и ценофобов только начинается. Но уже можно привести несколько примеров. Так, несомненными ценофобами являются многие полихеты Capitellidae, особенно так называемый комплекс видов *Capitella capitata*. Виды этого комплекса обитают почти исключительно в сильно нарушенных местообитаниях, особенно они характерны для сильно загрязнённых акваторий, где могут быть чуть ли не единственным видом макробентоса. В полном соответствии с вышеперечисленными свойствами ценофобов, виды такого комплекса практически неразличимы. Для их идентификации используют биохимические методы, но и они показывают слабую обособленность видов. Вероятно, многие виды, свойственные загрязнённым местообитаниям, — ценофобы.

По-видимому, ценофобом является обладающая очень широкой изменчивостью («плохой» вид) полихета *Terebellides stroemi*. О её ценофобности говорит также то, что видовой ареал даже после проведённых таксономических исследований остаётся очень большим (крайние точки проверенного нами ареала: океаническое ложе Северного Ледовитого океана, шельф Северной Пацифики, Чёрное море), а также то, что в Чёрном море вид доминирует в бентосе у нижней границы аэробной жизни.

В Московском геоботаническом районе *Festuca rubra* и *Succisa praemorsa* — доминанты сообществ эвтрофной гидросерии He 12a и 12b, соответственно (см. рис. 4.25). В Полесском районе «и *Festuca rubra*, и *Succisa praemorsa* присутствуют во флоре района лишь в качестве ценофобных видов и встречаются по обочинам дорог, на выбитых скотом местах и т. п.» (Разумовский, 1999: 476).

Деление видов на ценофобов и ценофилов абсолютно только для данной ЦС. В другой ЦС ценофил может быть ценофобом. Теория предсказывает, что в этом случае должна резко возрастать его изменчивость, т. е. «хорошие» виды должны превращаться в «плохие». К сожалению, научных работ по изучению изменчивости видов в зависимости от роли, которую играет вид в сообществах, почти нет.

ЦС влияет не только на степень таксономической чёткости вида. Широко известен случай с каучуконосом гевеи. В пределах её естественно-

го ареала в Амазонии все попытки создать плантации монокультуры оказались безуспешными, тогда как в Малайзии такие плантации многочисленны. По-видимому, это связано с тем, что гевея в принципе может существовать в монокультуре, но только как ценофоб. В пределах же её естественного ареала, где она, по-видимому, ценофил, ЦС не даёт реализоваться этому потенциалу.

Число ценофобных видов в разных таксонах наземных растений варьирует в широких пределах: от 0 до 100% (Разумовский, 1981, 2010). Доля ценофобов в ареалах конкрет-

ных ЦС варьирует в широких пределах: среди наземных растений их от 10–15% в Ханты-Мансийской и Северно-Зауральской ЦС, до более половины в Московской ЦС, а в южных аридных (Крым, Средняя Азия) к ценофобам относится подавляющее большинство обитающих там видов (Разумовский, 1981, 2010).

Из вышесказанного не следует делать вывод о том, что ценофобы — элемент чуждый ЦС. Напротив, они её обязательный компонент. Ценофобы — резерв, из которого ЦС черпает материал для своей эволюции (см. раздел «Эволюция ценоценозов»). В конечном счёте они делают ЦС более устойчивой, временно замещая ценофилов в тех случаях, когда они не могут выполнять свои функции в системе по каким-либо причинам. Поэтому ценофобов следует специально изучать, но, естественно, другими методами, нежели ценофилов. Возможно, здесь будут полезны некоторые из методов, разработанные континуалистами.

Деление всех видов, обитающих на территории, занятой ЦС, на две группы сразу же вызывает ассоциации с другими, гораздо более известными классификациями, делящими виды на две группы, в первую очередь классификациями г-К и эдификаторов–ассектаторов. Для того, чтобы лучше понять суть деления видов на ценофильные и ценофобные, целесообразно рассмотреть сходство и различие этих трёх классификаций.

Р-К-стратеги и ценофобные–ценофильные виды

Смысл деления видов на г- и К-стратегов рассмотрен в Главе 2. Основное различие эти двух классификаций — логическое основание деления. На г- и К-стратегов виды делят на основе их биологических (аутоэкологических = систематических) особенностей, это — классификация жизненных стратегий *видов*. Аналогичные классификации видов: классификация жизненных форм, морфологические и таксономические классификации. Деление же на ценофобы и ценофилы проводят по их положению в ЦС (т. е. логическое основание классификации — синэкологическое): ценофилы включены в ЦС, ценофобы — нет.

Виды, невходящие в состав ЦС, могут поселяться только в местах, где эти системы были разрушены в силу каких-либо причин. На практике такое означает, что данные виды должны быть ярко выраженными г-стратегами. Виды поздних стадий сукцессионных рядов и климакса некоторых (преимущественно — наземных) ЦС обычно обладают качествами К-стратегов. Поэтому может создаться впечатление, что г-стратеги — это ценофобы, а К-стратеги — это ценофилы. Однако такое соответствие вовсе необязательно. Виды ранних сукцессионных стадий также являются г-стратегами. В сообществах, где происходит изъятие существенной части биомассы и особей доминирующих видов, даже виды климакса обладают свойствами г-стратегов. Примерами таких сообществ являются сообщества степей (Мордкович, 1982) и бентоса южного и среднего Каспия (Карпинский, 2001). Для многих беспозвоночных и рыб, а также для древесных растений характерным является увеличение плодовитости с ростом размеров особи. Размер же особей этих групп увеличивается с возрастом, поэтому в данных группах долгоживущие виды (свойство К-стратегов) обладают высокой плодовитостью (свойство г-стратегов) и тем большей, чем больше продолжительность жизни, т. е. имеет место конфликт характеристик. Вообще, такие свойства г-стратегов, как высокая плодовитость и высокая способность к расселению, присущи большей части организмов бентоса независимо от их конкурентоспособности и жизненной стратегии. Эти черты присущи практически всем видам, доминирующим в донных сообществах, в том числе таким видам-эдификаторам, которые по остальным показателям являются вроде бы типичными К-стратегами, как многолетние макрофиты и герматипные кораллы.

Эдификаторы–ассектаторы и ценофильные–ценофобные виды

В отличие от аутоэкологической классификации г-К, деление видов на эдификаторов и ассектаторов основано на их месте в сообществах, т. е. эта классификация — синэкологическая. Различие классификаций «эдификаторы–ассектаторы» и «ценофильные–цено-

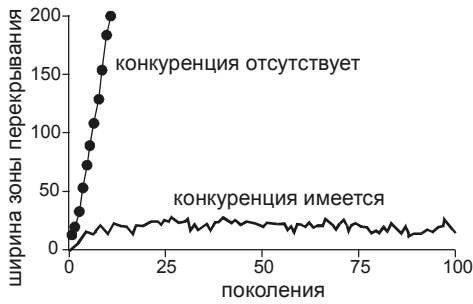


Рис. 4.33. Динамика ширины зоны перекрывания ареалов в отсутствие гибридной зоны.

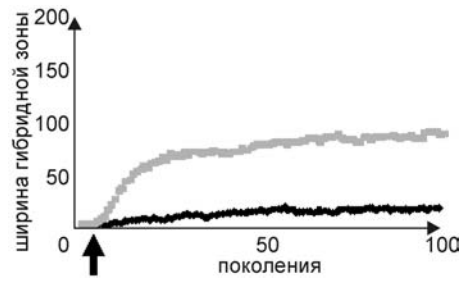


Рис. 4.34. Динамика ширины гибридной зоны при беспрепятственной гибридной и конкурентной исключении в зависимости от радиуса расселения. Стрелкой отмечен момент контакта, серая линия — больший радиус, черная — меньший.

фобные» виды состоит в их логических основаниях. Деление видов на эдификаторы и ассектаторы, предложенное В.Н. Сукачевым, основано на степени их воздействия на окружающую среду: эдификаторы, в отличие от ассектаторов, модифицируют окружающую среду, создавая в изменённых ими биотопах специфические сообщества. Деление же на ценофилов и ценофобов основано на простой констатации факта вхождения вида в ассоциацию. Ясно, что это — перекрывающиеся, но совсем не идентичные понятия, в противоположность мнению А.И. Кафанова (2004). Другое различие классификаций связано с разным пониманием сообщества. С позиций парадигмы структурализма (деление видов на ценофилов и ценофобов является её составной частью) сообщество — это пространственно-временная стадия существования ЦС. При делении видов на эдификаторов и ассектаторов смысл понятия «сообщество» специально не анализируют, обычно он вполне соответствует общепринятому (рассмотренному выше). Таким образом, несмотря на то, что классификация «эдификаторы–ассектаторы» тоже была предложена как синэкологическая, это принципиально неодинаковые классификации, различны и их результаты. Да, многие из ценофилов — эдификаторы, иные ценофилы того же сообщества могут быть ассектаторами. Но эдификаторами могут быть и ценофобы: в густых зарослях борщевика Сосновского или гидроидов почти нет других видов, так что формально это — эдификаторы, хотя никаких ассоциаций и не возникает, есть лишь группировки. Другие ценофобные виды могут быть ассектаторами.

Центотическая система и географическая изменчивость ценофильных видов

Может показаться маловероятным, что при отсутствии барьеров ЦС способны сохранить свою целостность. Рассмотрим эту проблему на примере анализа географического распространения близких таксонов (внутривидовых форм или близких видов).

Итак, в ЦС ценофильный вид находится под мощным прессом стабилизирующего отбора в соответствии со своей нишей. Один и тот же вид *может* входить в состав нескольких ЦС, более того, он обычно *входит*. Но в иной ЦС вид имеет другую нишу (поскольку ассоциации, в которые он входит, другие). Это объясняет широко известный феномен географической изменчивости. Часто географическая изменчивость носит не плавный (клинальный) характер, а вид можно разбить на некоторое число подвидовых таксонов с узкой зоной интерградации. Клинальный, а не дискретный характер изменчивости может быть артефактом из-за того, что при отборе и анализе изменчивости изначально предполагают клинальный её характер. Границы же ЦС во внимание не берут, и клину получают как результат формальной интерполяции. Часто один вид сменяет в пространстве близкий к нему (**викарирующий**). Обычно дискретность того или иного таксономического ранга интерпретируют как результат следующих событий: — превращение единого ареала вида в несколько изолированных участков (причиной этого в средних широтах по-

лагают оледенение);

вид А

вид Б

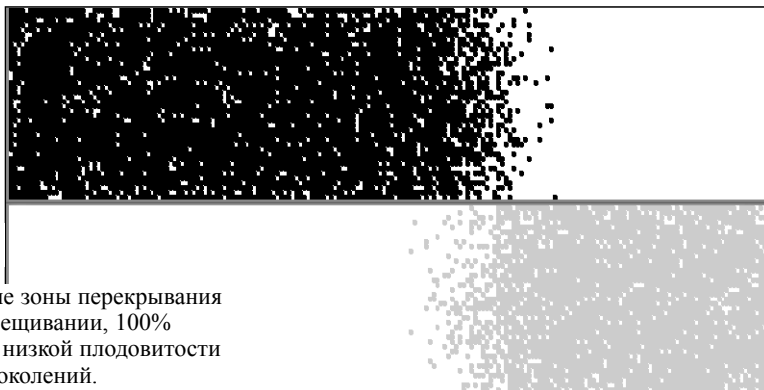


Рис. 4.35. Формирование зоны перекрытия при свободном скрещивании, 100% смертности гибридов и низкой плодовитости через 200 поколений.

— аллопатрическое возникновение в изолятах в той или иной степени обособленных таксонов (вид, подвид);

— восстановление непрерывности ареала после устранения причины фрагментации;

— гибридизация (в случае подвидов) или конкурентное исключение (в случае видов) в зоне контакта.

Ширину зоны гибридизации рассматривают как функцию незавершённости процессов видообразования, её отсутствие (конкурентное исключение) — завершённым видообразованием.

Такую последовательность событий предполагают из-за широко распространённого представления о том, что при свободном генетическом обмене в зоне контакта должен установиться плавный градиент характеристик вида. Это представление кажется настолько очевидным, что его обоснование полагают излишним. Проанализируем данное представление на простейшей модели (Грабовский, 1995). В модели можно устанавливать размер поля, радиус расселения, радиус поиска полового партнёра, плодовитость и влияние на спаривание «процента крови» одного или другого таксона, жизнеспособность гибридов. Модель можно запустить в двух вариантах: (1) один вид полностью конкурентно исключает другой (в каждой клетке поля может быть только один вид) и (2) виды не конкурируют друг с другом (в каждой клетке поля может быть как один вид, так и оба сразу).

При отсутствии спаривания в случае полного конкурентного исключения между видами устанавливается узкая зона перекрытия (ширина положительно зависит от радиуса расселения). В отсутствии конкуренции ширина зоны перекрытия линейно увеличивается, пока каждый вид не займёт всё поле (рис. 4.33). И тот, и другой результаты ожидаемы.

Если особи разных таксонов свободно спариваются, и их потомство сохраняет полностью жизнеспособность, то в случае конкурентного исключения между ними устанавливается узкая зона перекрытия, ширина которой зависит от радиуса расселения (рис. 4.34). Даже в случае отсутствия конкурентного исключения между таксонами устанавливается узкая зона гибридизации, ни о каком плавном градиенте не может идти и речи.

Снижение жизнеспособности гибридов приводит к сужению зоны перекрытия, т. е. посткопуляционные механизмы эффективно препятствуют генетическому обмену. С уменьшением случайности спаривания (особи вида предпочитительно выбирают особей того же вида) ширина зоны перекрытия ареалов, наоборот, возрастает, что приводит к *увеличению* генетического обмена, если предпочтение в спаривании не абсолютно. Выше были рассмотрены случаи, в которых эффективные прекопуляционные механизмы отсутствовали. Эффективные же посткопуляционные механизмы имеются у всех ценофильных видов — таков мощный пресс стабилизирующего отбора: гибридам места в ЦС нет. Это объясняет, как при отсутствии механизмов, предотвращающих гибридизацию, один и тот же вид может занимать различные экологические ниши в разных ЦС, как может вообще сформироваться новая ЦС в отсутствии изоляции.

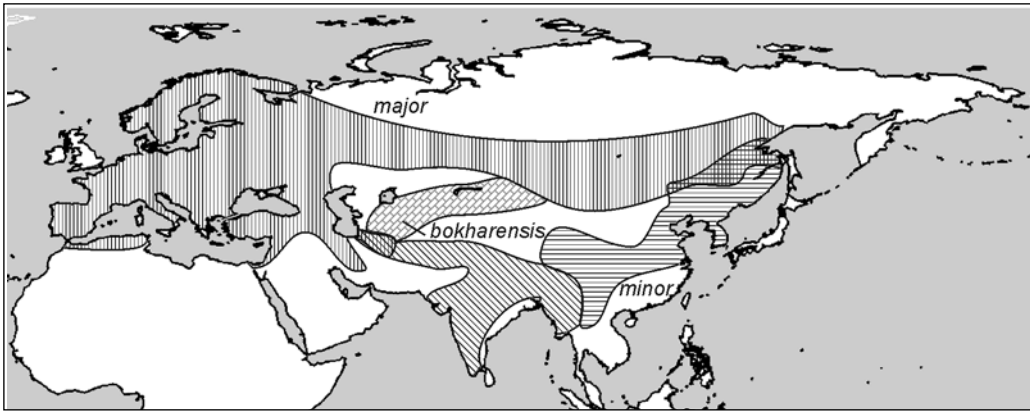


Рис. 4.36. Кольцевой ареал большой синицы. По Кейн (1968), из А.С. Северцова (2005, упрощено). Надписаны названия подвидов.

При разрушении ЦС (например, в антропогенных биотопах) посткопуляционные механизмы не действуют, что увеличивает зону перекрытия.

Рассмотрим также случай отсутствия конкуренции и прекопуляционных механизмов (свободного скрещивания), но низкой жизнеспособности гибридов. При низкой плодовитости между таксонами устанавливается узкая зона, ширина которой пропорциональна радиусу поиска полового партнёра. Появление этой зоны, по-видимому, связано с высокой смертностью гибридов. С увеличением плодовитости и/или радиуса поиска полового партнёра зона перекрытия быстро расширяется, и при достаточно высокой плодовитости, даже при 100% смертности гибридов, ареалы видов быстро полностью перекрываются (при тех же параметрах, что и на рис. 4.35, но плодовитости не 4, а 100 — за 12 поколений).

Перейдём к примерам из природы. Ограничимся наиболее широко известными, хрестоматийными случаями: кольцевой ареал большой синицы *Parus major* (рис. 4.36) и серой *Corvus cornix* и чёрной *C. corone* ворон (рис. 4.37). Оба случая рассматривают авторы практически всех учебников по теории эволюции как примеры аллопатрического видообразования и зон вторичного контакта.

Парадигма структурализма позволяет иначе трактовать эти случаи. *Parus major major* — европейский подвид, естественный ареал которого ограничен преимущественно буковыми лесами. Экспансия подвида на восток связана с освоением им антропогенных

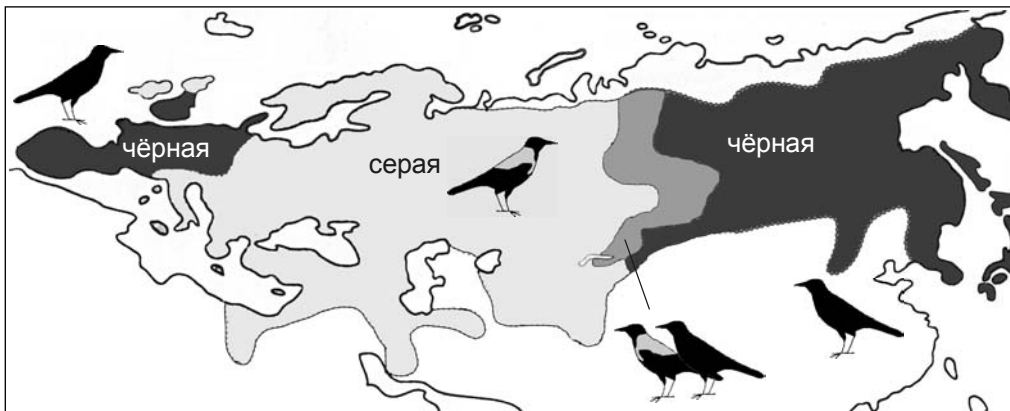


Рис. 4.37. Гнездовые ареалы и зоны гибридизации чёрной и серой ворон. По Блинову (1998), из А.С. Северцова (2005).

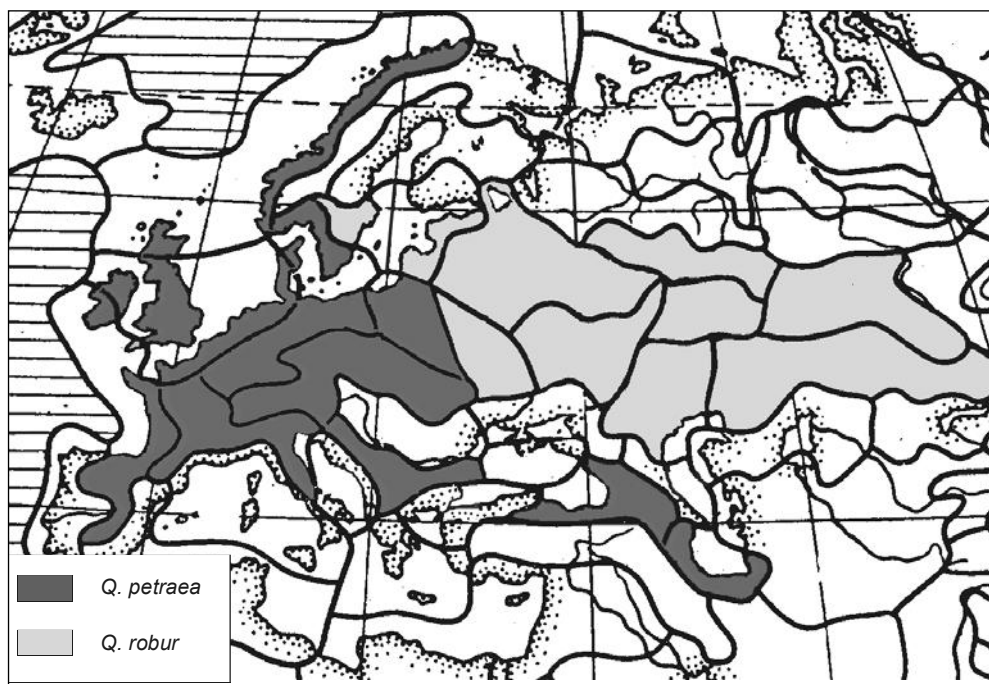


Рис. 4.38. ЦС, в которых эдификаторами климакса являются *Quercus petraea* и *Q. robur*. По С.М. Разумовскому (1999).

ландшафтов, в первую очередь населённых пунктов. *Parus major minor* — восточноазиатский подвид, экспансия которого на север также связана с освоением им тех же антропогенных ландшафтов. Очевидно, что в обоих случаях при расширении естественного ареала подвида и вселении в антропогенные ландшафты и тот и другой виды вышли из-под контроля родных для них ЦС и вошли в состав формирующихся синантропных ЦС, сохраняющих ещё многие свойства группировок. Как чистым подвидам, так и их гибридам есть в них место, поэтому между подвидами в узкой полосе происходит гибридизация.

Серая ворона в естественных сообществах — вид свойственный преимущественно приречным районам, чёрная — вид, более свойственный лесам. Оба вида давно стали (каждый в пределах своего естественного ареала) одними из обыкновенных синантропных видов. Как и в случае с большой синицей, гибридизация происходит вне природных ЦС. Ширина зоны гибридизации в полном соответствии с моделью определяет подвижность особей: в Западной Европе виды более осёдлы, и зона гибридизации существенно уже.

В обоих вышеописанных случаях таксоны аллопатричны, т.е. замещают друг друга в пространстве (викарируют). Рассмотрим теперь случай симпатричных видов. Все представители семейства *Fagaceae* (буковые) являются ценофилами. Многие виды — эдификаторы различных ассоциаций, в том числе и климаксных, как в Северном, так и в Южном полушарии, как в Старом Свете, так и в Новом. В Северном полушарии широко распространён род дуб — *Quercus*. Дуб обыкновенный, или черешчатый *Q. robur* является эдификатором климакса Восточно-Европейской ботанико-географической провинции (север Восточной Европы, на восток почти до Урала). В Западно-Европейской ботанико-географической провинции (территория Западной Европы, а также на юге Восточной Европы и Кавказа до Ленкорани включительно) эдификатором климакса является скальный дуб *Q. petraea*, отличающийся почти сидячими желудями (рис. 4.38). Эти два вида близки друг к другу, их ареалы в значительной степени перекрываются: у обоих видов они, например, включают Британские острова, так что в Шервудском лесу Робина Гуда были оба

вида. Там, где их ареалы перекрываются, данные два вида не просто симпатричны, а сменяют друг друга в ходе сукцессии: *Q. robur* становится эдификатором предшествующих климаксу сериальных ассоциаций, где эдификатором является *Q. petraea*. На всём протяжении их ареалов это — «хорошие» виды. Согласно палеонтологическим данным, оба вида существуют, как минимум, на протяжении последних 10 млн. лет (с миоцена), и всё время их ареалы перекрывались на площадях в сотни тысяч квадратных километров, и никаких сомнений в их самостоятельности не возникало. Но выяснилось, что в искусственных насаждениях (т. е. вне природных ЦС, ценофилами которых они являются) эти два вида неограниченно скрещиваются, давая вполне плодовитое потомство (White, 1981). После обнаружения данного факта начали говорить о том, что они — «полувиды». Смена названий ничего в действительности не объясняет, т. е. не разъясняет того, почему данные виды сосуществовали миллионы лет на одной территории и сохранили свою самостоятельность. С позиций структурализма ситуация с этими двумя видами настолько классически ясная и понятная, что так и просится в учебник: виды были разделены в естественных сообществах, пока (и поскольку) были ценофилами. В искусственных посадках обычно ни о каких естественных ассоциациях говорить не приходится, это типичные группировки, поэтому оба вида дуба в них следует считать ценофобами, т. е. они выходят из-под контроля ценозов. Скрещивание, по-видимому, имеет место и в природе, но там нет ниши для гибридов, а есть лишь ниши *Q. petraea* и *Q. robur*, поэтому гибридные особи не выживают. В группировках же чётко очерченных ниш нет, что позволяет существовать как *Q. petraea* и *Q. robur*, так и их гибридам. Данный пример также показывает, что «хорошие» виды (а это — всегда ценофилы) могут существовать симпатрично, не обладая репродуктивной изоляцией. Их самостоятельность поддерживает их ценофильность.

Аналогичная ситуация описана и для австралийских *Eucalyptus*, для многих из которых известны межвидовые гибриды, что «как правило отсутствуют в старых насаждениях. Чаще они наблюдаются на площадях, изменённых деятельностью человека» (Вальтер, 1975: 179).

Потомство многих видов в искусственных условиях (т. е. вне ЦС) вполне жизнеспособно, что показывает отсутствие у них действенной репродуктивной изоляции на уровне видов. Например, гибриды соболя (*Martes zibellina*) и куницы (*M. martes*) — кидусы — вполне плодовиты, что многократно проверено в пушном разведении. Ареалы соболя и куницы широко перекрываются (куница доходит на восток до Оби, а соболь на запад до Печоры), но самостоятельность их несомненна. Примеров видов, свободно скрещивающихся в неволе (т. е. вне ЦС), но длительно сосуществующих в природе (т. е. в ЦС), очень много: все утки (Anatidae) и полорогие Bovidae, многие олени способны к свободному скрещиванию, их потомство вполне жизнеспособно, в случае уток это даже создаёт определённую проблему в зоопарках. Дополнительные примеры по позвоночным можно найти у С.С. Шварца (1980) и Е.Н. Панова (1989).

Таким образом, самостоятельность видов поддерживает функционирование ЦС. В необходимых случаях к этому может быть добавлена репродуктивная изоляция. Репродуктивная изоляция не является сама по себе критерием самостоятельности видов, а её отсутствие — несамостоятельности. Обособленность видов в некоторых (многих?) случаях является как свойством видов, так и ЦС, в которые они входят. При разрушении ЦС обособленность видов может исчезать, и примеры тому известны в хорошо изученных группах таких, как птицы (примеры см. Майр, 1971). Подобные случаи принято интерпретировать как случаи незавершённого видообразования, хотя до тех пор, пока ЦС не были разрушены, виды были вполне самостоятельными. Поэтому правильнее их интерпретировать, как разрушение видов в результате разрушения ЦС, в которые они входили.

Концепция ценофильных и ценофобных видов позволяет понять возникновение морфологически отдельных групп особей (видов), для которых неизвестно половое размножение, где критерий вида, что считают необходимым и достаточным — общность генофонда — не применим.

Вид, таким образом, не генетическое, а экологическое понятие, поскольку причина образования видов кроется в наличии достаточного количества свободных ресурсов. В большинстве случаев при этом происходят и определённые изменения генофонда популяции, изучением которых занимается генетика. Однако при образовании видов с облигатным бесполом размножением о генофонде говорить не приходится. Генетика, таким образом, объясняет механизмы видообразования в одном особом, хотя и весьма распространённом случае — у видов, имеющих механизмы обмена генетической информацией.

У видов, входящих в разные ЦС, эволюция видов в каждой из них происходит в своём направлении, определяемом как биологией вида, так и свойствами ЦС. При дроблении ареала вида дробятся также и ареалы ЦС, в который он входит. Видообразование в этом случае происходит не только, а, вероятно, не столько из-за генетико-автоматических процессов, сколько из-за разной направленности вектора эволюции в различных ЦС.

Ценотические системы пастбищного и консортного типов

Всё многообразие ЦС можно расположить на оси. Крайние варианты получают название ЦС консортного типа и пастбищного типа.

В сообществах ЦС **консортного типа** (например, леса, коралловые рифы), есть структурообразующие виды-эдификаторы. Продолжительность их жизни существенно превышает кратковременные колебания внешних условий. Они имеют крупные размеры, создавая явный запас биомассы (в лесах — деревья). Отношение продукции к биомассе (P/B-коэффициент) гораздо меньше единицы. Эдификаторное действие доминантов обеспечивает постоянство ассоциаций. Смена доминирующих видов приводит к смене ассоциаций, поэтому для ЦС консортного типа характерны развитые экогенетические и демультипликативные сукцессионные ряды. Устранение видов, определяющих структуру ассоциаций, приводит к их принципиальной перестройке и существенной смене видового состава, сопровождающейся более или менее массовым вымиранием. Для ассоциаций таких ЦС характерно наличие большого числа специализированных консументов первого порядка, особенно для ассоциаций, близких климаксовой.

ЦС **пастбищного** типа (степи, средний и южный Каспий, районы со средиземноморским климатом) организованы по блочному типу, блоки сравнительно независимы друг от друга. В каждый блок входят виды со сходными нишами, например, блок фильтраторов эпифауны, собирающих детритофагов, наземных травоядных позвоночных и т. п., Они фактически являются гильдиями. Блоки-гильдии могут быть объединены в блоки более высоких порядков. Например, блоки фильтраторов эпифауны и инфауны — в блок фильтраторов. Блоки фильтраторов, собирающих детритофагов и грунтоедов — в блок бентосных консументов низшего трофического уровня. Блоки травоядных насекомых и травоядных позвоночных — в блок травоядных и т. п.

Блоки притираются друг к другу. Эта притирка обычно происходит на уровне притирки межвидовых взаимоотношений внутри блока. Развитие специализированных взаимоотношений видов, входящих в разные блоки, наблюдается редко. В частности, специализированные консументы первого порядка для таких ассоциаций не являются характерными, если же специализация и наблюдается, то гораздо менее жёсткая. Травоядные легко переключаются с потребления одного вида растений на потребление другого, в зависимости от того, какой сейчас более доступен. Фильтраторы потребляют фитопланктон, ориентируясь больше на его размеры и наличие твёрдой наружной оболочки, нежели на видовой состав. Детритофаги собирают детрит независимо от видовой принадлежности его источника. Бентосоядные рыбы переключаются, например, с потребления полихет на потребление ракообразных и т. д. Поэтому возможна замена блоков целиком без существенных изменений в остальных блоках. Так, для существования ЦС травяных биомов (степи, саванны и др.) необходимо наличие блока крупных травоядных животных. В южнорусских степях это были лошади, зубры, антилопы и др. В настоящее время степной биом может поддерживаться выпасом скота. Однако, такое «протезирование» несовершенно, о чём говорит широкое распространение эффектов опустынивания.

Другой пример несовершенства «протезирования» даёт Австралия (Кабаков, 2006). В сформировавшихся там безлесных ЦС блок крупных травоядных был представлен сумчатыми, самые крупные представители которых были уничтожены ещё аборигенами. Европейцы ввезли в Австралию плацентарных травоядных млекопитающих, в первую очередь овец, а также крупный рогатый скот, лошадей, верблюдов и кроликов. Как всякие травоядные, они продуцировали большое количество навоза. Австралийские навозники, адаптированные к питанию навозом сумчатых, оказались не в состоянии справиться с навозом плацентарных. Он скапливался и засыхал в виде сплошной корки на поверхности почв, что привело к ухудшению травостоя и в то же время массовому размножению пастбищных мух, нападающих на человека и животных. С 1967 г. в Австралию начали интродуцировать 55 видов Scarabaeinae из Африки и Южной Азии. Из них наиболее успешно акклиматизировались *Digitonthophagus gazella*, *Onthophagus binodis*, *Euoniticellus intermedius* и *Onitis alexis*. Эти жуки стали интенсивно размножаться, и таким образом проблема утилизации навоза на пастбищах Австралии постепенно решается. Любопытно, что некоторые из акклиматизированных родов (например, *Onthophagus*, обитающий и в средней полосе России) — обитали в Австралии и ранее, и имели в составе её фауны эндемов.

В районах со средиземноморским климатом ЦС регулируется частыми пожарами. Предотвращение пожаров при этом парадоксальным образом ведёт не к сохранению ЦС, а, наоборот, к её разрушению, что в первую очередь выражается в падении биоразнообразия.

Для ЦС пастбищного типа в целом характерен очень высокий Р/В коэффициент первого трофического уровня (фототрофов в степях, консументов первого порядка в зообентосе). Выраженного запаса биомассы нет, она может потребляться почти целиком (или сгорать, как в районах со средиземноморским климатом). Продукция надземной массы в травяных сообществах превышает её максимальную биомассу в 1,5–2,7 раза (Базилевич, Титлянова, 1978). В степях потребляется до 30–60% первичной продукции (Абатуров, 1980): учитывая то, что большая часть растений степи не имеет многолетних надземных частей, это составляет до половины биомассы. В Северном и Южном Каспии осетровые могут выесть бентос полностью: в пробах после прохождения нагульных стад осетровых бентос иногда вовсе не удаётся обнаружить, сообщество в данном месте восстанавливается за счёт приноса личинок из соседних районов (Карпинский, 2002). Колебания биомассы и численности бентосных сообществ широко распространены в сообществах рыхлых грунтов, т. е. являются для них обычными, нормальными. Стабильность сообществ пастбищного типа обеспечивает меняющееся относительное обилие видов в зависимости от существующих в данный момент (в данном конкретном месте) условий, в целом же видовой состав постоянен, демулационные сукцессии не выражены.

С.М. Разумовский полагал такие биомы, как биом степей, экзогенно (зоогенно) стабилизированными ретардационными субклимаксами. С моей точки зрения, рассматривать воздействие блока фитофагов на блок первичных продуцентов той же ЦС как экзогенное воздействие неправильно, поскольку травоядные являются такой же неотъемлемой частью ЦС, как и растения. Ассоциации степей Среднего и Южного Каспия не имеют внутренних причин для изменений и поэтому являются климаксными. В противоположность мнению С.М. Разумовского, зарастание степей лесом происходит только в результате экзогенного воздействия на ЦС.

Другое существенное отличие ЦС пастбищного и консортного типа — длина сукцессионных рядов, приводящих к климаксу. В ЦС консортного типа экогенетические сукцессионные ряды состоят из многих сериальных ассоциаций, из них близкие к климаксу коренные ассоциации имеют свои демулационные сукцессионные ряды, один или даже несколько. В ЦС пастбищного типа сукцессионные ряды могут вовсе отсутствовать, как это наблюдается, например, в Среднем и Южном Каспии, где бентосообразные рыбы местами выедают бентос ежегодно практически полностью, и сообщество сразу восстанавливается в климаксное. Формирование климакса в геологическом масштабе времени здесь происходит в результате коэволюции блоков, включая подбор и коэволюцию видов внутри каждого блока и всей ЦС в целом. Каждый блок внутри себя сравнительно слабо инте-

грирован. Иными словами, хотя связи внутри блока развиты слабо, но сам набор видов является продуктом эволюции ЦС: виды взаимно дополняют друг друга, обеспечивая достаточно эффективное потребление поступающей в ассоциацию энергии (света, пищи и т. д.) в любых достаточно часто встречающихся условиях, независимо от амплитуды их колебаний, в пределах условий, к которым адаптирована данная ЦС.

ЦС консортного типа до некоторой степени контролируют состояние своего биотопа. Например, заросли макрофитов или рифы достаточно эффективно контролируют скорость течения воды. Благодаря этому ассоциация способна в определённой степени компенсировать неизбежные временные колебания (межгодовые, сезонные и т. п.) разных факторов (поток энергии, климат и т. п.). Эффектным примером такой стабилизации является наращивание мелководного рифа в высоту, компенсирующее увеличение глубины над его основанием. В результате такой компенсации образуются постройки высотой до 2 км и более (при том, что сам риф может существовать на глубинах не более первых десятков метров). Стабилизацию ЦС консортного типа обеспечивает создание запаса биомассы, поэтому в их ассоциациях доминируют виды, имеющие многие признаки К-стратегов (большая продолжительность жизни, высокая конкурентоспособность и т. п.). В случае ЦС пастбищного типа и то, и другое невозможно, поскольку большая часть продукции и биомассы изымается. Поэтому сукцессионные ряды в них развиты слабо или даже вовсе отсутствуют. Неизбежные колебания абиотических условий от места к месту и во времени компенсирует изменение состава сообщества (доминируют то одни, то другие виды). В результате, несмотря на изменяющиеся в пространстве и времени численные соотношения видов и, до некоторой степени, видовой состав, ЦС в целом весьма стабильны. Такой характер изменений обеспечивает создание примерно одинаковой продукции самым низшим трофическим уровнем экосистем* на фоне флуктуаций внешней среды. Надо подчеркнуть, что о видовом составе сообществ мы судим по нашим сборам, поэтому виды с низкой в *данный* момент численностью легко могут быть пропущены.

Выше описаны идеализированные ситуации. В реальных ЦС наблюдается сочетание свойств обоих типов ассоциаций. Так, в наиболее изученных лесных ЦС блок продуцентов устроен по консортному типу. Блок консументов первого порядка сочетает черты обоих. На более высоких уровнях усиливаются черты пастбищных сообществ. По консортному типу организованы те трофические уровни, которые не способны повлиять на свой источник энергии, но только в том случае, если виды-эдификаторы принадлежат к данному трофическому уровню. Сколько бы растений не выросло, они не способны повлиять на величину солнечной радиации, поступающей на единицу площади сообщества. Количество навозников не способно повлиять на продукцию навоза. Плотность детритофагов и фильтраторов не влияет на величину поступления в сообщество детрита и планктона. Поэтому внутри таких уровней и гильдий преобладает конкуренция за поступающую энергию (в виде света или детрита).

Принципиально иная ситуация наблюдается на более высоких трофических уровнях и во всех случаях, когда плотность организмов этих уровней способна повлиять на поток поступающей на него энергии. Размножаясь неограниченно, они способны подорвать свой пищевой ресурс. Фитофаги могут съесть все растения, хищники — всех своих жертв. Данные блоки функционируют по пастбищному типу. Если виды этих трофических уровней являются видами-эдификаторами (степи, Средний и Южный Каспий), то и вся ЦС самоорганизуется по пастбищному типу.

Один блок высших трофических уровней может входить сразу в несколько ЦС. Возможно, вероятность перехода блока к внутриценотическим взаимоотношениям пастбищного типа растёт с ростом абсолютной индивидуальной подвижности особей видов, входящих в блок. Абсолютная подвижность в каждом конкретном таксоне животных крупного ранга обычно растёт с увеличением размеров особей. Виды — компоненты ЦС паст-

* В экосистеме степей — это травянистые растения, в экосистеме рыхлых грунтов — консументы первого порядка (фильтраторы, детритофаги).

бищного типа обеспечивают себе более стабильное поступление ресурсов на фоне колебаний абиотических условий и продуктивности связанных с ним видов. По-видимому, этим до некоторой степени можно объяснить наблюдаемую (или наблюдавшуюся ранее) внутри практически всех классов позвоночных, моллюсков, членистоногих тенденцию к увеличению размеров. Следует подчеркнуть, что все выгоды пастбищных связей реализуются только при неизменности блоков консортного типа, входящих в данную ЦС. При их перестройке связанные с ними пастбищные блоки претерпевают кардинальные изменения. Так, смена таксонов фитопланктона в море привела к замене брахиопод двусторчатыми моллюсками. Верно и обратное — изменения среди пастбищных блоков мало влияют на блоки, организованные по консортному типу. Даже в тех случаях, когда пастбищный блок является эдификатором, его полное устранение приводит к перестройке ЦС, но вовсе не к глобальному вымиранию входивших в прежние ЦС видов, хотя некоторое вымирание и может иметь место. Примером такого является исчезновение тундростеи: кроме крупных травоядных, истреблённых человеком, вымерли почти исключительно виды, тесно связанные с ними (их консорты): хищники, стервятники, навозники и паразиты.

Сравнительно слабая связь блоков, организованных по пастбищному типу, с остальной ЦС делает их эволюцию менее когерентной. Именно этим объясняется высокая скорость эволюции наземных позвоночных, которые из общих соображений, казалось бы, должны были эволюционировать медленнее остальных: они обладают малым числом потомков, большой продолжительностью жизни, поздним половым созреванием, высокой способностью к расселению.

Формирование ЦС пастбищного типа проходит, по-видимому, несколько иначе, чем консортного. В этом случае происходит подбор и коадаптация видов, способных обеспечить максимальное потребление поступающей энергии в изменяющемся предсказуемым образом окружении. Одновременно происходит подгонка блоков друг к другу. В качестве примера формирования таких сообществ (вероятно, весьма широко распространённых в морском бентосе) ниже будет рассмотрено формирование травяных биомов.

Разрушение ЦС пастбищного и консортного типов также происходит по-разному и имеет различные последствия. Разрушение консортных ЦС, как это видно из примеров рифов и тропических лесов, приводит к вымиранию существенной части входящих в них видов. Разрушение пастбищных ЦС, как видно из примера разрушения тундростеи, приводит к вымиранию только видов-эдификаторов и их ближайших консортов.

Деление ЦС на пастбищные и консортные сходно с известным делением сообществ на регулируемые сверху (up-down) и снизу (down-up) (см. обзор: Бизина, 1997). Разница этих классификаций в том, что они относятся к разным уровням: первая — к уровню ЦС, вторая — к уровню составляющих их сообществ.

Эволюция ценотических систем

Причины эндогенного развития ценотических систем

Выше мы рассмотрели процесс образования новой ЦС. Её целостность во времени поддерживается постоянством набора ниш и постоянством видового состава. И то, и другое достаточно эффективно регулирует ЦС. Таким образом, ЦС сама по себе, казалось бы, не имеет внутренних причин для развития после того, как она сформировалась. С.М. Разумовский даже считал, что ЦС «или исчезает, или остаётся в неизменном виде. О плавном эволюционировании... не может быть и речи» (Разумовский, 1999: 156). Тем не менее, на протяжении истории Земли одни ЦС сменяли другие, на их смену, в свою очередь, приходили третьи... Основная причина этого, конечно, не в непрерывной бомбардировке поверхности Земли метеоритами. Однако, ни в учебниках экологии, ни в учебниках теории эволюции *причины* эволюции экосистем обычно вовсе не рассматривают, или ограничиваются общими словами о росте приспособленности видов.

Достаточно ясна лишь стадия формирования ЦС. ЦС формируется для более эффективного использования имеющихся ресурсов. Пока находятся неиспользуемые ресурсы,

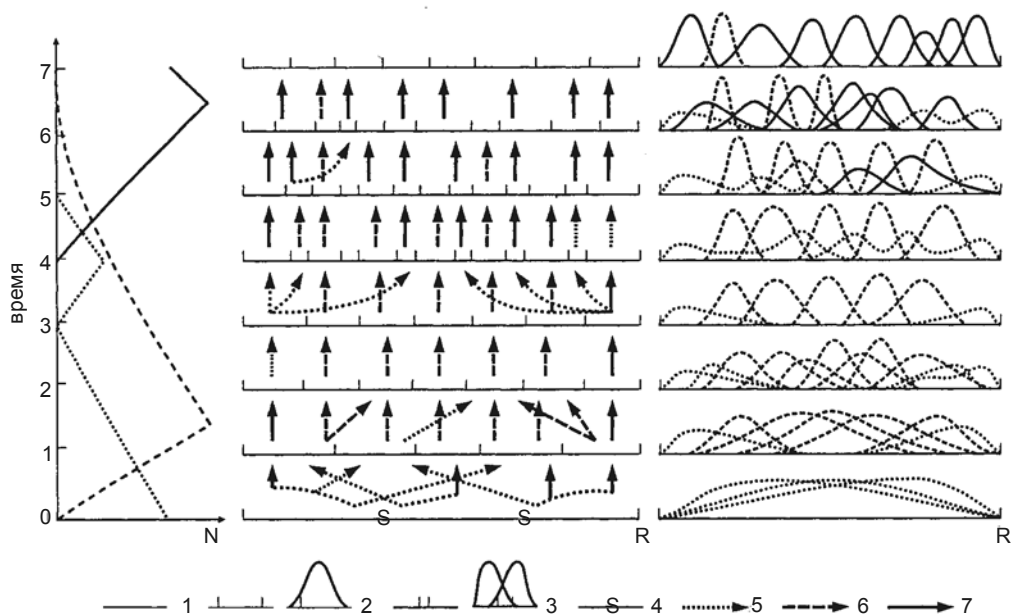


Рис. 4.39. Схема сопряжённой эволюции сообщества и биоты, её таксономического и экологического разнообразия.

Типичная последовательность фаз филогенеза показана на схеме тремя разными способами в виде: динамики таксономического разнообразия (левая часть схемы); разделения лицензионного пространства и характера преемственности (стрелки) между адаптивными зонами (средняя часть схемы); плотности их упаковки (правая часть схемы). Лицензионное пространство сообщества (1); адаптивные зоны показаны двумя способами: отрезками (средняя часть схемы) или в виде распределений (правая часть схемы) в лицензионном пространстве (2); интерзональные экологические лакуны показаны промежутками между адаптивными зонами (3), нечётко выраженная граница адаптивных зон (4), слабо специализированные таксоны показаны пунктирными линиями и стрелками (5); специализированные таксоны 1-й формации — прерывистыми линиями и стрелками (6), 2-й формации — сплошными линиями и стрелками (7); мера таксономического разнообразия (N); последовательность моментов (T_1 – T_8) геологического времени (7). По Каландадзе, Раутиану (1993а).

происходит видообразование. Основное направление эволюции — прогрессивная специализация ассоциаций, сукцессионных рядов и т. д. Для ЦС это означает рост числа ниш (видов, ассоциаций, сукцессионных рядов и т. п.), плотности их упаковки и уровня коадаптации. Соответственно, при формировании ЦС уменьшается объём ниш видов и сообществ и степень их перекрытия. Однако, данный процесс не может продолжаться бесконечно: ни объём используемого ресурса, ни численность популяции, ни площадь, занимаемая ассоциациями, не могут стать сколь угодно малыми. Это объясняет причину резкого замедления темпов эволюции, но не помогает понять причину последующих изменений ЦС.

Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиан (1993а,б), анализируя юрский экологический кризис блока наземных тетрапод, выдвинули гипотезу (рис. 4.39), согласно которой причина эндогенного развития ЦС заключается в следующем. Пока ЦС формируется, направление эволюции видов, входящих в её состав (филогенез), и самой системы (филогенез) совпадают. Направление филогенеза — прогрессивная специализация видов. Рост специализации приводит не только к увеличению эффективности потребления видом ресурса, но и к уменьшению потока энергии через популяцию данного вида и к уменьшению его численности, накоплению в системе неиспользуемых ресурсов, а также к росту чувствительности к колебаниям условий его жизни. Поскольку вероятность вымирания любого вида отлична от нуля, рост специализации приводит к увеличению этой вероятности. По достижении некоторого порога степени дробления для сообщества становится невыгод-

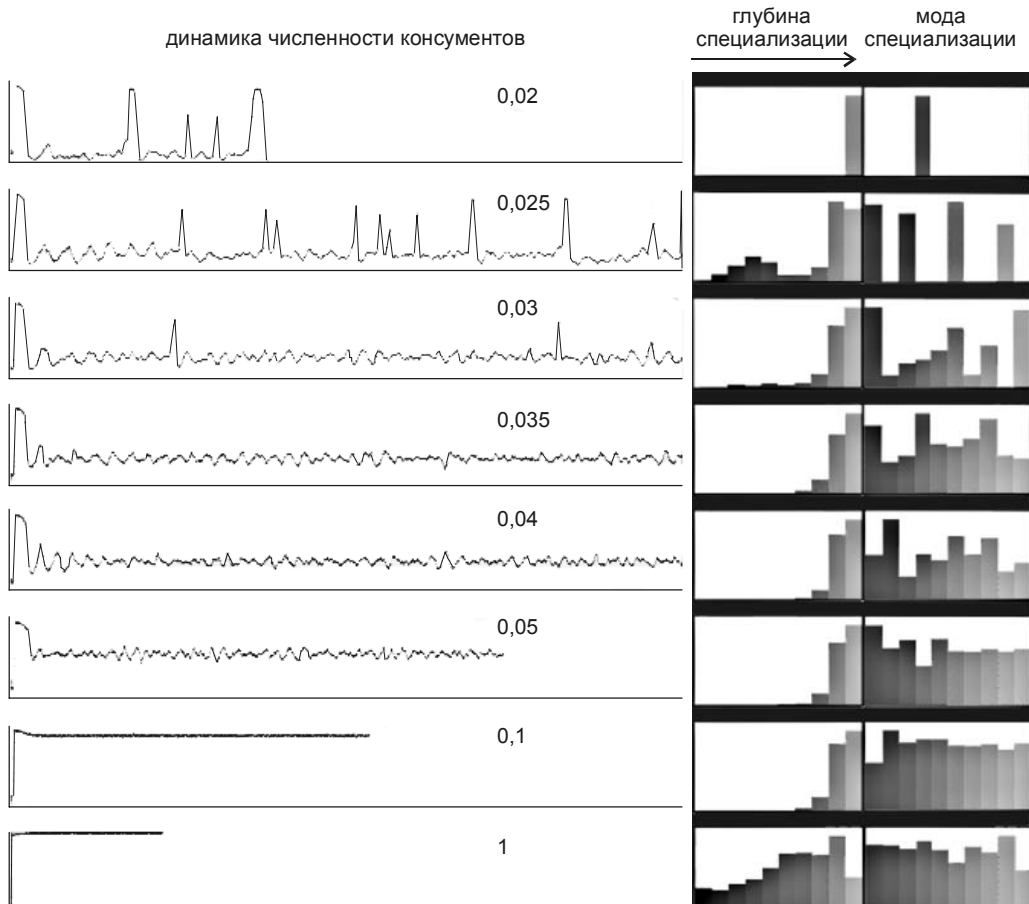


Рис. 4.40. Динамика численности консументов в зависимости от продуктивности. Цифры — поток энергии через сообщество. Справа: типичные «портреты сообществ». Глубина специализации имеет 10 градаций; мода специализации отражает потребление 10 различных ресурсов. По Грабовскому (2005).

ным дальнейшая специализация его членов. Вид же в силу особенностей процесса эволюции стремится к дальнейшей специализации и не может деспециализироваться. В результате дальнейшей специализации видов появляются неиспользуемые ресурсы, которые авторы теории называли «межнишевые лакуны». Отдельных ресурсов недостаточно для поддержания популяции специалиста, но суммарно разные ресурсы достаточны для поддержания популяции генералиста (неспециализированного вида). Источником генералистов выступают экотоны. Появление в сообществе таких генералистов представляет определённую опасность для сохранения прежней структуры системы. Если структурирующие возможности системы достаточно велики, то на базе этих генералистов возникает новая формация специалистов, в общих чертах воспроизводящая организацию прежней, и устойчивость системы восстанавливается. По мере роста числа специалистов второй формации насыщенность сообщества нишами увеличивается, со временем вновь переходит оптимальный уровень, и цикл повторяется. Модель описывает сообщество, состоящее исключительно из специалистов, причём уровень их специализации примерно одинаков и постоянно растёт. Такое сообщество, если и возможно, отнюдь не является типичным. В сообществах в норме сосуществуют специалисты и генералисты, а уровень специализации видов различен и не может расти бесконечно.

Эту же проблему изучал В.И. Грабовский (2005) на модели, построенной на основе идеологии клеточных автоматов (рис. 4.40). В отличие от *объяснения post factum*, на моде-

ли легче выделить *необходимые и достаточные* причины, поскольку в модели условия можно контролировать, а эксперименты — повторять. Такая модель должна:

1. Включать минимум допущений (правило «бритвы Оккама»*), которые не противоречили бы имеющимся данным (как палеонтологическим, так и неонтологическим).
2. Демонстрировать поведение системы, которое находится в фокусе наших объяснений: длительные периоды когерентной эволюции, сменяющиеся короткими периодами перестроек (некогерентной эволюции).

В модели рассмотрен простейший случай сообщества, состоящего из одного трофического уровня, виды которого могут специализироваться, и десяти видов ресурсов, пополняемых с постоянной скоростью, т. е. моделировалось сообщество, аналогичное рассмотренному Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутианом (1992, 1993). Изучение модели показало, что с увеличением потока энергии через сообщество (роста продуктивности и/или площади, занятой сообществом), стабильность сообщества растёт. При снижении потока энергии в системе постепенно накапливаются неиспользованные ресурсы. В модели Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана неиспользуемые ресурсы появлялись в результате сужения ниш видов из-за прогрессивно увеличивающейся их специализации. Согласно их модели, специализация является как бы самоцелью (направление филогенеза — прогрессивная специализация видов). В результате роста специализации входящих в сообщество видов, эффективность использования всем сообществом имеющихся ресурсов снижается, что эквивалентно утверждению о снижении эффективности (полноты) использования имеющихся ресурсов (т. е., в конечном счете, приспособленности) каждым из видов сообщества. Существование такого процесса специализации, который имел бы результатом снижение эффективности использования видом имеющихся ресурсов представляется весьма сомнительным. В модели же В.И. Грабовского накопление ресурсов происходит в результате недостаточно эффективной специализации. Специализация при этом, в противоположность модели Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана (1992, 1993) растёт не безгранично, а только до тех пор, пока растёт эффективность использования ресурсов. Базовые условия модели В.И. Грабовского гораздо больше походят на правду, поскольку специализация, с одной стороны, не может расти неограниченно (как предполагают Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиан), а с другой — всегда недостаточно эффективна. Это происходит из-за того, что (1) непрерывно меняющиеся условия изменяют вектор эволюции и (2) ни одна из ЦС не состоит на 100% из эндемов, какая-то часть видов, зачастую существенная, входит в состав других ЦС. Направление специализации в разных ЦС неизбежно различается, что снижает эффективность использования ресурсов в каждой из ЦС, в которую входит такой вид.

Как только объём неиспользованных ресурсов превысит некоторый порог, сообщество, моделируемое В.И. Грабовским, становится неустойчивым. В нём происходит деспециализация видов на протяжении времени, незначительного по сравнению с периодом стабильного развития. На стадии максимальной деспециализации происходит изменение моды специализации и возникают потребители неиспользованного ресурса. Последние быстро специализируются на потребление неиспользованных ресурсов. Их неограниченное размножение на данном этапе приводит к взрывообразной вспышке численности (этот феномен трудно, если вообще возможно, проследить на палеонтологическом материале). Восстановление баланса производства – потребления приводит в крайних случаях либо к вымиранию новых специалистов, потреблявших ранее непотребляемые ресурсы, и восстановлению старой структуры, либо к установлению нового сообщества со своим характерным заполнением ниш, своеобразным «портретом сообщества». Обычно, по-видимому, наблюдается промежуточная ситуация. В периоды перестройки эволюция некогерентна, в периоды между перестройками — когерентна. Источником новых специалистов, согласно модели В.И. Грабовского, могут являться деспециализировавшиеся специалисты (в отличие от модели Н.Н. Каландадзе и С.А. Раутиана, где деспециализация считается не-

* Вильям Оккам — английский логик XIV в., его считают автором изречения «*entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem*» (не следует умножать сущности сверх необходимости). Ученику Оккама, Жану Буридану приписывают дилемму «буриданова ослы».

возможной). Поэтому перестройка сообщества может происходить только за счёт внутренних ресурсов, использование обитателей экотон и других сообществ также возможно, но не обязательно даже их наличие. Вероятность деспециализации вовсе не противоречит известному положению о необратимости эволюции, поскольку обратимость эволюции и деспециализация — «две большие разницы». В возможности деспециализации и последующей специализации к новой нише каждый может легко убедиться, выглянув в окно: большинство синантропных видов прошли именно этот путь.

В модели В.И. Грабовского также представлено, что в устойчивом сообществе одновременно могут существовать и специалисты, и генералисты (на рис. 4.40 при продуктивности 0,025 и 1) — ситуация, свойственная и природным сообществам.

Данная модель показывает, что причины видообразования — экологические.

Пути преобразования ценотических систем

Ценотическая система в стабильном окружении

В таком простейшем случае соблюдаются следующие условия:

- поток энергии, усваиваемый ЦС, неизменен;
- колебания абиотических факторов малы, т. е. не влияют на функционирование ЦС;
- не происходит обмена видами с другими ЦС;
- положение и площадь аква(терри)тории, занятой ЦС, неизменны;
- не происходят катастрофы столь сильные, что затрудняют и нарушают прохождение сукцессий (охватывающие огромные площади, большое количество видов и т. п.);
- антропогенное воздействие не влияет на функционирование ЦС.

Иными словами, все изменения, происходящие с ЦС, вызваны только и исключительно внутренними причинами. Эти изменения и их движущие силы были рассмотрены выше на примере сообщества наземных тетрапод и модели клеточных автоматов. В обоих случаях показано, что находящаяся в стабильных условиях ЦС может время от времени проходить через периоды перестроек, причины которых исключительно внутренние. Необходимо подчеркнуть, что нишевая структура, судя по результатам модели клеточных автоматов и наблюдениям в природе, обладает определённым консерватизмом. Это означает, что после таких перестроек таксономический состав может измениться незначительно, например: виды сменяют другие виды того же рода, поскольку в общем виды одного рода имеют более близкую биологию, чем виды разных родов.

Ценотическая система в изменчивом окружении — происходит изменение климата и сопряжённая миграция ценотической системы

В простейшем и весьма распространённом случае изменение климата приводит к изменению положения ЦС. Во время оледенений бореальные ЦС сдвигались на юг, в межледниковые периоды — на север. Скорость миграции ЦС лимитирует скорость экогенетических сукцессий. Если эта скорость недостаточна, а также, если виды и их ассоциации обитают только в редко встречающихся условиях, часть видов и их ассоциаций может оказаться не в состоянии заселить новые участки ареала ЦС, и соответствующие ниши опустеют. Данное явление редко наблюдается в море, но, вероятно, достаточно широко распространено в пресноводных и наземных ЦС. Опустевшие ниши заполняют виды, образовавшиеся от видов, обитающих в ареале данной ЦС (ценофильных или ценофобных), или инвазионные, при этом общая структура ЦС остаётся неизменной.

Направление передвижения ЦС часто можно определить по тому, что из-за неоднородности абиоты за задним фронтомдвигающейся ЦС остаются эксклавы-рефугиумы в местах, где она по-прежнему более конкурентоспособна, чем следующая за ней. Аналогично у переднего фронта остаются эксклавы-рефугиумы предшествующей ЦС.

Ценотическая система в изменчивом окружении — происходит изменение климата и вызванное им изменение ценотической системы

Если ЦС не может мигрировать, чтобы сохранить неизменными условия своего существования, она вынуждена меняться. Изменения эти выражаются прежде всего в выпадении видов. Выпавшие виды могут различаться своей ролью в ЦС. Очевидно, что выпадение эдификатора имеет более существенные последствия, чем другого ценофила, выпадение же ценофобов для ЦС безразлично. Последствия зависят также от распространённости ассоциаций, в которые входят выпавшие виды. Поэтому виды могут выпадать из-за изменения не абиоты, а биотического окружения. Чем более существенна перестройка, тем большее количество видов исчезает в её ходе, тем более существенно меняется структура ЦС в целом.

Совокупность уцелевших в результате перестройки немногочисленных видов потребляет доступные ресурсы менее эффективно, чем существовавшая здесь ранее ЦС. Происходит накопление неиспользуемых ресурсов. Для их более эффективного потребления образуются новые виды, специализирующиеся на потреблении разных ресурсов, т. е. происходит вспышка видообразования. Этот феномен Е.Ф. Гурьянова и называла «букетное видообразование».

Совершенно тот же эффект даст и образование новых ЦС из ограниченного числа исходных видов. Число исходных видов может быть снижено как в результате изоляции (формирования ЦС в изолированных водоёмах или на островах), так и существенного различия в экологических амплитудах донорской и новой ЦС.

Степень дивергенции исходных форм (число новообразовавшихся таксонов) зависит, в первую очередь, от потока энергии через новую ЦС (см. ниже).

Простое сравнение списков видов разных ЦС может отражать их генетические взаимоотношения только в случае плавных и постепенных изменений. В случае же ЦС, образованных в результате существенных перестроек (слабой преемственности), чем бы они ни были вызваны, степень различия ЦС будет пропорциональна различию условий и числу исходных видов. В общем же случае простое сравнение списков может отражать, а может и не отражать действительные генетические взаимоотношения ЦС. Следовательно, результаты такого сравнения невозможно интерпретировать без дополнительного фило(цено)генетического анализа, а полученные численные значения коэффициентов общности/различия сами по себе не могут являться критерием для установления генетической связи ЦС.

Ценотическая система в изменчивом окружении — меняется поток энергии через ценотическую систему

Движущая сила сукцессий — несбалансированность обмена ассоциаций. Но эта несбалансированность приводит к потерям, она становится платой за достижение климакса. Длину сукцессионного ряда определяет количество ресурсов, которые ЦС может потерять без особых последствий. Количество энергии через ЦС есть функция среднего потока энергии через единицу площади, площади ареала ЦС и эффективности усвоения этой энергии самой ЦС.

В простейшем случае уменьшение потока энергии происходит в результате снижения интенсивности её усвоения. Это может произойти из-за:

- уменьшения потока энергии (детрита, света) через ареал ЦС;
- снижения эффективности усвоения энергии, например, уменьшения поступления биогенов, или из-за того, что биогены будут поступать в периоды низкой освещённости и температуры (водоёмы умеренных и высоких широт), или благоприятная высокая температура и освещённость будут приходиться на периоды недостаточного увлажнения (степи, пустыни, ЦС районов со средиземноморским климатом);
- общего уменьшения площади, занятой ЦС.

С уменьшением потока энергии и ростом дефицита ресурсов плата за достижение климакса может оказаться слишком высокой. Это приведет к замедлению хода сукцессии

«Доминирующие в тундре сообщества сходны с пустошами и торфяными болотами лесной зоны, таёжные леса напоминают сериальные хвойные леса более южных регионов, зональные степи смотрятся как сухие луга, а пустыни выглядят как ранние сериальные сообщества менее аридных регионов» (Жерихин, 1997, 2003: 173).

и всё большему распространению предшествующих климаксу ассоциаций. Нарушения, происходящие часто, способны стабилизировать эндогенно неустойчивые ассоциации (т. е. будет наблюдаться ретардационный субклимакс). В силу своей распространённости эти ассоциации неизбежно станут всё более предсказуемым элементом ЦС. С течением времени такие ассоциации будут приобретать эндогенную устойчивость. Результатом данного процесса станет превращение одной

из сериальных ассоциаций в климакс. В конечном счете всё решает баланс между скоростью нарушений и скоростью сукцессий.

При достаточно сильном уменьшении потока энергии, её не хватит для прохождения всей сукцессии и произойдёт её усечение: климаксной станет одна из предшествующих ассоциаций.

Возможно также, что некоторые или многие (в зависимости от степени уменьшения потока энергии) ассоциации и сукцессионные ряды не смогут получить количество энергии, достаточное для их поддержания, и они прекратят своё существование. Это снизит общее разнообразие ЦС и может привести к приобретению ЦС пастбищных черт и даже пастбищной структуры. Что произошло, например, при формировании безлесных ЦС.

В случае увеличения потока энергии через ЦС станут вероятными противоположные явления:

— могут возникнуть дополнительные ассоциации и дополнительные сукцессионные ряды; — остаточной несбалансированности климакса может оказаться достаточно для продолжения сукцессии, произойдёт удлинение сукцессионного ряда, климаксом станет новая ассоциация.

Всё вышеперечисленное приведёт к росту биоразнообразия, т.е. эффекту хорошо известному и многократно описанному.

По-видимому, тропические дождевые леса возникли именно таким образом — надстраиванием сукцессионных рядов субтропических ЦС в улучшившихся для растений условиях (увеличение температуры при достаточном увлажнении).

Возможно, что и неоднократное возникновение рифовых сообществ в истории Земли связано со становлением симбиотрофных взаимоотношений рифообразователей (специфичных в каждый период) и водорослей, а исчезновение рифов — с разрушением этого симбиоза по неясной причине. Возникшие симбиотрофные взаимоотношения имели следствием резкое возрастание потока энергии через формирующуюся ЦС: процесс развивается таким образом с положительной обратной связью. Ограничение распространения симбиотрофных рифов тропическими районами, вероятно, связано с особенностями самого симбиоза, о которых мы пока знаем очень мало.

Очень большой поток энергии, доступной для ЦС, может превысить её адаптационные способности, в результате чего эту энергию она усвоить будет не в состоянии, что приведёт к падению разнообразия. Обычно такое состояние сопровождается накоплением переработанной органики. Примерами таких ситуаций могут служить эвтрофные водоёмы и апвеллинги.

Весьма существенным представляется то, что время существования ЦС само по себе не является значимым фактором, определяющим её сложность. Важна лишь величина потока энергии через ЦС. Впечатление о значимости времени бытования создаётся при изучении тропических ЦС, которым приписывают длительное время существования. В действительности же их большое разнообразие объясняется высоким потоком энергии через ЦС и редкостью кризисов. Как показано выше, весьма разнообразные и специфичные ЦС могут возникать в геологическом времени практически мгновенно. С другой стороны, длительно существующие ассоциации имеют больше возможностей для роста их разнообразия, но только при огромном потоке энергии через них.

Увеличение потока энергии через площадь, занятую ЦС, приводит к тому, что она может тратить часть её на усложнение, обеспечивающее относительную независимость ЦС. Например, на накопление, удержание и ускорение круговорота биогенов в её пределах. Наиболее продуктивные и очень богатые видами ЦС существуют в, казалось бы, весьма малопродуктивных местах. Как уже рассматривалось выше, фотосинтез на коралловых рифах происходит при концентрации азота и фосфора в воде на уровне лимитирования роста фитопланктона. Богатые тропические леса также развиваются на крайне бедных почвах. Меньшая зависимость функционирования ассоциации от уровня лимитирующих факторов, в свою очередь, увеличивает усвояемость солнечной радиации ЦС, т. е. увеличивает поток энергии через неё, что позволяет ЦС ещё больше увеличить своё разнообразие. Процесс развивается с положительной обратной связью, что в значительной степени объясняет видовое богатство таких ЦС.

Примеры формирования ценотических систем

Выше, в разделе «Причины и скорость образования новых видов и экосистем» уже были разобраны некоторые примеры формирования ЦС: островных ЦС, где дефицит деревьев заполняли таксоны семейств с преобладанием трав; Капской и других флор районов со средиземноморским климатом; в Арале после резкого увеличения там солёности; в крупных озёрах; в водоёмах Паратетиса, проходивших периоды распреснения и осолонения (некоторые другие аспекты этой биоты будут рассмотрены ниже в разделе «Биогеография моря») и т. д. Но во всех перечисленных случаях мы отслеживали образование каких-либо отдельных частей ЦС, лишь ЦС Арала была рассмотрена сравнительно полно. Разберем ещё один пример: образование ЦС пастбищного типа из ЦС консортного типа, одновременно пытаюсь проследить судьбу нескольких блоков.

Формирование травяного биома

В качестве примера возникновения ЦС путём преобразования рассмотрим возникновение травяных ЦС (ТЦС) — степей, прерий, пампасов, саванн и др. Их формирование обычно связывают с дефицитом влаги (Мордкович, 1982). С.М. Разумовский (1999), проанализировав данные по связи распределения растительности с температурой и влажностью в 531 точках Земного шара, обнаружил, что распределение климаксных фитоценозов не связано с влажностью, что объяснил способностью сукцессионных систем эффективно регулировать влажность своих биотопов.

С другой стороны, палеонтологические данные свидетельствуют об отсутствии безлесных ЦС в раннем палеогене (палеоцене и начале эоцена). В то время климаксными ассоциациями повсеместно являлись лесные несмотря на то, что на Земле, несомненно, и тогда были районы с теми же условиями, в которых ныне существуют травяные ЦС.

Эти и другие факты заставляют искать иные причины возникновения и широкого распространения безлесных ЦС. Наиболее аргументированной является теория В.В. Жерихина (1993, 1994, 2003), основные положения которой изложены ниже.

Имеющиеся палеонтологические данные свидетельствуют о том, что ТЦС формировались неоднократно и независимо, но всегда сходным образом. Сначала появлялись крупные листоватые позвоночные, которые замедляли прохождение сукцессий в местах, где появление лесных сукцессионных стадий тормозилось климатически, в первую очередь, из-за снижения количества осадков. В результате площадь, занятая травяными сообществами, увеличивалась, что в свою очередь вызывало появление разнообразной травоядной фауны, ещё более тормозившей прохождение сукцессий. Процесс, таким образом, развивался с положительной обратной связью. В конечном итоге формировались эндогенно стабилизированные травяные сообщества с высоким уровнем диффузных коадаптационных связей, весьма лабильных и обеспечивающих гибкое регулирование функционирования ассоциаций в целом в условиях изменчивой среды (т. е. ЦС пастбищного типа). В этих сообществах развивались специфичные для них блоки копрофагов, травоядных насекомых (прямокрылых, термитов), сапрофагов, некрофагов и др. Доминирующими проду-

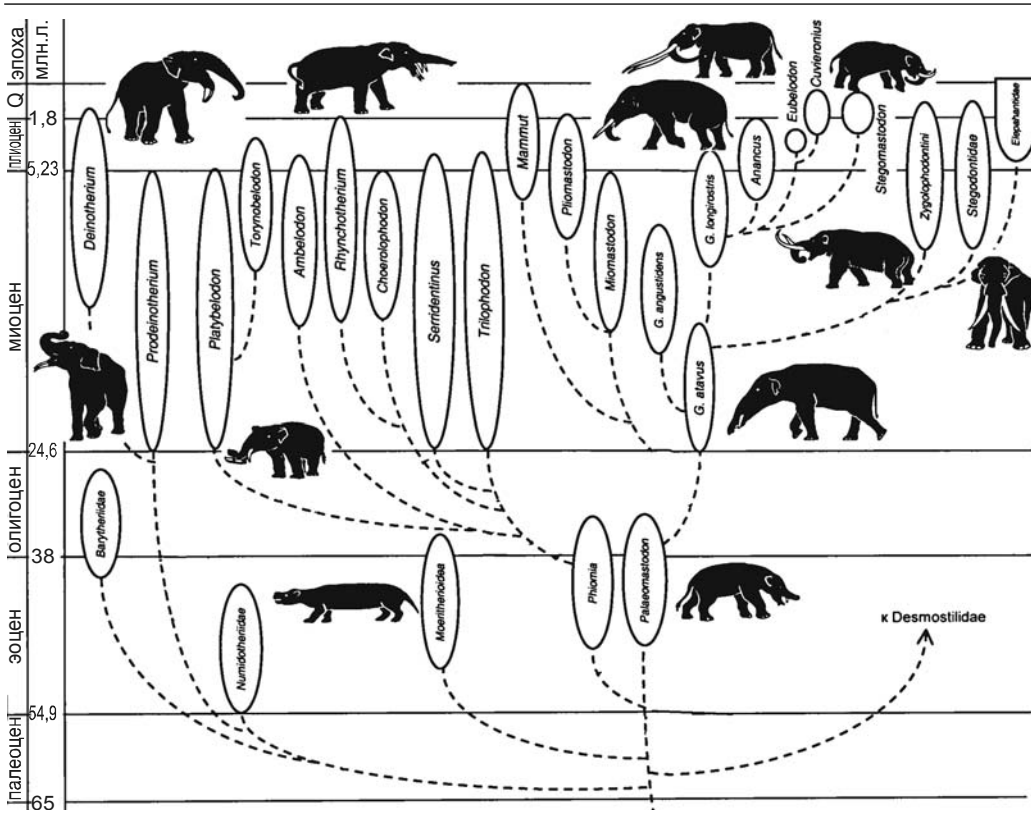


Рис. 4.41 Филогенетическое древо хоботных. По А.К. Агаджяну (2004).

центрами стали травянистые растения, адаптированные к быстрому росту после стравливания. Везде для ТЦС характерны очень высокая продуктивность и гораздо более плодородные почвы, чем в соседних лесных ЦС.

Когда впервые возникли ТЦС неизвестно. Вполне можно допустить их формирование на основе папоротникообразных. Первые достоверно известные ТЦС отмечены в позднем мелу. Их эдификаторами стали растительоядные динозавры (в первую очередь цератопсиды). Травяной блок был образован не злаками, как ныне, поэтому их нельзя рассматривать как предшественников современных. По неустановленным причинам меловые ТЦС бесследно исчезли.

В кайнозое ТЦС сформировались на основе злаков, причём независимо, как минимум в трёх местах. Первые по времени (в эоцене) ТЦС сформировались в Южной Америке. Их эдификаторами были неполнозубые и вымершие отряды южноамериканских копытных — ксенунгуляты (*Xenungulata*) и нотунгуляты (*Notoungulata*), а позднее — и крупные грызуны, парнокопытные, мозолоногие и хоботные. В Северной Америке ТЦС начинают формироваться в олигоцене, а в миоцене этот процесс захватывает и Евразию с Африкой. Эдификаторами этих ТЦС являлись и остались хоботные и парно- и непарнокопытные. И, наконец, в неогене ТЦС начали формироваться в Австралии. Их эдификаторами были травоядные сумчатые и крупные птицы. В Африке, Азии и Австралии существенную роль в ТЦС играли и разные неродственные таксоны гигантских (до 3 м длины) черепах, в Южной Америке их, по-видимому, заменяли сходные внешне гигантские броненосцы. Даже в Европе до начала периода оледенений жила черепаха *Cheirogaster perpiniana*, достигавшая более 2 м длины. В Новой Зеландии туссоковые злаковники, вероятно, поддерживали страусы моа и иные крупные бескрылые птицы. Возможно, ТЦС формировались и в других местах: на Мадагаскаре (эдификаторы — страусы эпиорнисы).

Процесс формирования травяных биомов и эволюции таксонов-эдификаторов шёл параллельно. Так, хоботные дали вспышки таксономического разнообразия в начале олигоцена, в миоцене, в первой половине плиоцена (рис. 4.41) — когда травяные биомы начали образовываться. После их становления разнообразие хоботных снизилось. Хоботные не просто осваивали новую адаптивную зону, они её формировали.

О ведущей роли крупных травоядных в возникновении ТЦС свидетельствует также то, что после их уничтожения исчезают и ТЦС. Весьма показательным, что голоценовое вымирание крупных травоядных, являвшихся эдификаторами тундростепи, не сопровождалось столь же масштабными вымираниями в других блоках, за исключением непосредственно связанных с крупными травоядными. Большинство видов, входивших в ТЦС, существует и поныне. Кое-где в Северной Америке и Сибири сохранились даже остатки этих ЦС в виде реликтовых островков холодных степей.

Внедрение видов

Проблема инвазий в последнее время приобретает всё возрастающее значение из-за антропогенного воздействия на биосферу. Данной теме посвящено большое число работ (см. обзор: Биологические инвазии..., 2004). В рассмотренных выше случаях распад сообществ был вызван внедрением в ареал ЦС инвазионных видов. Однако внедрение обычно происходит не так успешно.

Согласно континуалистской концепции: (1) вид заселяет все доступные ему местообитания (подходящие ему по абиотическим факторам), (2) более конкурентоспособные виды вытесняют менее конкурентоспособные и занимают их ниши. Однако изучение реальных событий в природе показывает, что всё не так просто.

Биота Новой Зеландии длительное время развивалась в условиях изоляции. Оледенение плейстоцена привело к вымиранию большого числа видов (Mildenhall, 1980). Казалось бы, эти факторы должны были привести к малой конкурентоспособности новозеландской наземной биоты. Поэтому, следуя континуалистской концепции, следовало ожидать значительного проникновения интродуцентов в естественные новозеландские сообщества и вытеснения аборигенных видов. Такой эффект должен быть хорошо выражен, поскольку число ввезённых видов исключительно велико: иммигранты старались создать среду, напомиравшую им о старой доброй Англии. Однако в действительности этих случаев совсем немного, гораздо меньше, чем можно было бы ожидать. Так из примерно 130 видов ввезённых птиц прижилось только 24, и лишь европейский чёрный дрозд и зяблик встречаются в естественных лесах (Лэк, 1957). В.В. Жерихин (1987, 2003: 310) пишет, что из «190 новозеландских видов дождевых червей почти каждый десятый вид завозной, но все интродуценты обитают исключительно в культурных ландшафтах, не проникая в естественные (Stout, 1973). Сходная ситуация наблюдается среди насекомых (Watt, 1977), мокриц (Stout, 1973), пауков (Forster, 1975), слизней (Barker, 1979). Из сотен интродуцированных видов насекомых, многие из которых растительноядны, только один серьёзно повреждает местный вид растений — австралийский червец *Eriococcus orariensis* на аборигенном новозеландском кустарнике *Leptospermum scoparium*. Это невозможно связывать с какими-то особыми свойствами местной флоры, поскольку в других районах ввезённые из Новой Зеландии растения подвергаются нападению местных фитофагов. Так, южный бук [эдификатор климакса в Новой Зеландии — И.Ж.] при выращивании в Англии охотно заселяется многими видами местных цикадок и в этом отношении заметно превосходит многие местные виды деревьев (Claridge, Wilson, 1981)».

Из 53 видов птиц, завезённых на Гавайи, почти все обитают в антропогенно модифицированных сообществах (Fisher, 1948).

«В Австралии в пригородах Мельбурна из восьми видов мух рода *Drosophila* пять — завезённые в Австралию космополиты, а ещё два в природе встречаются только в других районах Австралии и, по-видимому, также завезены в Мельбурн; в число доминантов входят только космополитные виды. В то же время в естественных лесах окрестностей Мельбурна обитает 11 местных видов и ни одного интродуцированного (Parsons, 1978). Завоз-

ные виды дождевых червей в Австралии также заселяют лишь нарушенные участки (Wood, 1974)» (Жерихин, 1987, 2003: 310).

Число видов птиц, завезённых в Северную Америку за последние несколько веков, должно существенно превышать сотню, но широко распространились почти исключительно виды, приспособившиеся к антропогенно модифицированным сообществам (Peterson, 1948).

Надо также отметить, что отнюдь не все виды островных ЦС малоконкурентоспособны. Так, завезённая в середине прошлого века на север Ирландии новозеландская турбеллярия *Artioposthia triangulata*, длиной до 15 см, в отдельных районах опустошительно сократила популяции дождевых червей, которыми она в основном питается.

Всё же изучение естественных наземных ЦС и ЦС морского и пресноводного бентоса показывает, что во многих случаях происходят инвазии. Чем беднее ЦС, тем с большей лёгкостью в неё внедряются виды из ЦС с большим видовым богатством. Такие виды могут становиться руководящими или характерными видами сообществ, что делает необходимым вывод о том, что они становятся ценофильными. Даже весьма разнообразная ЦС в отдельных своих изолированных частях (на которые и разбиты в настоящее время ЦС большей части поверхности суши) может не содержать необходимый для прохождения сукцессии набор видов. Пустые ниши в этом случае заполняют не дериваты местных, а пришельцы.

Ещё легче внедрение видов в местные ЦС будет происходить в районах, где ЦС функционирует за пределами своей экологической амплитуды, т. е. там, где состав сообществ сильно обеднён и не только отсутствуют некоторые или многие виды, но и целиком ассоциации. Примером такого внедрения является вселение индо-малайских тропических (*Anadara inequivalvis* = *Cunearca cornea*), бореальных атлантических (*Mya arenaria*) и тихоокеанских (*Rapana thomasi* = *R. venosa* и *Crassostrea gigas*) видов в Чёрное море. Весьма примечательно, что данные виды не вошли в состав ЦС самого Средиземного моря. Большая часть их там вовсе не обнаружена, остальные найдены в таких маргинальных биотопах, как распреснённые лагуны северной Адриатики.

Другой возможный случай — внедрение видов в ЦС с редуцированным набором ассоциаций, т. е. неэффективным потреблением имеющихся ресурсов. Причины малого числа ассоциаций в ЦС связаны с тем, что виды, которые могли бы образовать эти ассоциации, или не смогли попасть в ареал ЦС (острова, озёра), или вымерли там в процессе формирования ЦС (Каспийская биота — подробнее см. Главу 6).

В бентосе преобладающая часть успешно внедрившихся видов относится к эпифаннным обрастателям, т. е. это виды ранних стадий сукцессий или ценофобы. В общем, препятствий для внедрения в ареал ЦС ценофобных видов гораздо меньше, чем для ценофильных. Хороший пример — огромный (до 3 и более метров высотой) борщевик Соосновского *Heraclеum sosnowskyi* (сок его разрушает меланин кожи, что приводит к сильным солнечным ожогам), ареал которого в настоящее время быстро растёт, но встречается он только в нарушенных местообитаниях (вдоль дорог, на заброшенных сельскохозяйственных угодьях и т. п.).

В случае диаспорического субклимакса ценофобы могут даже временно входить в состав ЦС.

К районам с разной степенью антропогенно нарушенными ЦС следует отнести почти все наземные ценозы.

К районам с обеднённым видовым составом относятся островные и другие длительно развивавшиеся в условиях изоляции ЦС (например, каспийская), участки ЦС, функционирующие в условиях, далёких от оптимальных (например, черноморские), а также пресноводные, формирующиеся в условиях высоко- и малопредсказуемо изменчивой среды.

Что касается пастбищных ЦС и блоков, то их изучение показало, что уменьшение роли внутриблочных коадаптаций, неизбежное при очень сильном изъятии продукции и биомассы, приводит к увеличению проницаемости биоты для других видов. Возможно это

происходит из-за сравнительно меньшей специализации видов, входящих в такие ЦС. Хорошей иллюстрацией является судьба вселенцев в Каспийском море: двустворчатых моллюсков *Mytilaster lineatus* и *Abra segmenta* и полихет *Nereis succinea* и *N. diversicolor*. Как уже говорилось, ЦС макробентоса Южного и Среднего Каспия адаптирована к существенному, а местами — почти полному ежегодному выеданию. Поэтому ни обеспеченность пищей, ни наличие достаточного места обычно не являются лимитирующими факторами для развития популяций бентоса. По-видимому, межвидовая конкуренция и вообще специализированные межвидовые взаимоотношения внутри блока макрозообентоса в Каспии выражены слабо. Это позволяет поселиться на дне любым видам, которых устраивает данный биотоп, т. е. предопределяет лёгкость вхождения в сообщество инвазионного вида. Дальнейшую судьбу видов определяют не столько межвидовые взаимоотношения внутри блока, сколько взаимодействия с другими блоками, в данном случае — способность вынести пресс хищников. *Mytilaster lineatus* длительное время практически не входил в рацион рыб-бентофагов, что позволило ему быстро увеличить численность и биомассу. Других фильтраторов эпифауны — двустворчатых моллюсков рода *Dreissena* и, в первую очередь, *D. caspia*, по-прежнему в значительной степени выедали. Такое положение довольно быстро привело к их вымиранию.

Местные бентосоядные рыбы стали потреблять *Abra segmenta* и *Nereis diversicolor* в значительных количествах только через несколько лет после акклиматизации последних, что позволило вселенцам быстро увеличить численность популяций. В дальнейшем они оказались способными вынести пресс бентофагов. В донных сообществах они не конкурировали с аборигенами, поэтому их внедрение в блок макрозообентоса произошло без отрицательных последствий для эндемичной биоты.

Nereis succinea занимает сходную с *N. diversicolor* нишу. На дне они, по-видимому, испытывают одинаковой пресс бентофагов. Но эти два вида, сходные во многих отношениях, различаются биологией размножения. Половозрелые *N. succinea* превращаются в плавающую в толще воды гетеронеридную стадию, тогда как у *N. diversicolor* гетеронеридной стадии нет. Он выбрасывает половые продукты, не вылезая из норки. По-видимому, данное отличие и предопределило их судьбу: *N. succinea* — вид, который специально переселяли — не смог вынести двойной пресс хищников (на дне и в толще воды) и вымер, хотя абиотические условия Каспия вполне для него подходили (гетеронеридные стадии *N. succinea* отмечали в Каспии в первые годы). *N. diversicolor*, которого завезли в Каспий случайно и даже не замечали этого десятилетиями, после акклиматизации испытывал меньший пресс хищников, смог успешно акклиматизироваться и широко распространиться в Каспии, где играет существенную роль в донных сообществах.

Особим многих успешно внедрившихся видов имеют сравнительно крупные размеры. Например, из млекопитающих внедряются виды отряда хищных (американская норка). Нет сомнений, что с эпохи Великих Географических открытий мышевидных грызунов неоднократно завозили с других материков в Евразию, Северную Америку и Австралию, но случаи успешной акклиматизации относятся только к антропогенно модифицированным биотопам. Единственное исключение — ондатра, что существенно превосходит по размерам остальных мышевидных грызунов и к тому же внедрилась в ассоциации ранних стадий гидросерий, где она стала использовать недоиспользуемые ресурсы. Среди бентоса также известны примеры успешных акклиматизаций крупных беспозвоночных и рыб. По-видимому, такие виды входят в блоки, организованные по пастбищному типу. Возможно, что индивидуальный участок особей некоторых из таких видов захватывает несколько сообществ и даже ЦС, что делает данные виды менее связанными с одной ЦС.

Таким образом, анализ успешных и безуспешных инвазий показывает, что результаты интродукции зависят не столько от систематических особенностей видов (жизненной стратегии, конкурентоспособности, особенностей биологии и т. п.), сколько от особенностей существующей в данном месте ЦС: наличия недоиспользуемых ресурсов и её типа (консортная или пастбищная). Аборигенные ЦС способны весьма эффективно препятствовать проникновению в них инвазионных видов, по крайней мере в той её части, которая

организована по консортному типу. Это убедительно свидетельствует о высокой целостности ЦС. С.М. Разумовский (1982, 1999) вообще полагал, что ЦС в нормальном состоянии непроницаема для внедрения в неё чуждых видов. Существуют три источника внедрения видов в существующие ассоциации: (1) постоянно существующий в данном месте пул ценофобов, (2) виды соседних биот и (3) ценофильные виды других ассоциаций данной ЦС.

Смена одной ценотической системы другой

ЦС обычно состоит из сукцессионных рядов. Сукцессионные ряды состоят из демутационных комплексов. Демутационные комплексы состоят из сообществ-стадий демутационной сукцессии (ассоциации — в понимании С.М. Разумовского). Т. е. ЦС имеют иерархическую (или, как сейчас модно говорить, — фрактальную) структуру*.

Связи внутри единицы каждого уровня, естественно, более скоординированы, чем связи между ними (например, между видами одной ассоциации связи более скоординированы, чем между видами разных ассоциаций). Поэтому развитие каждой из единиц на каждом из иерархических уровней происходит сравнительно независимо (ассоциация мидиевой банки до некоторой степени эволюирует независимо от ассоциации ламинарий несмотря на то, что это последовательные стадии одного сукцессионного ряда). Описанные выше циклы происходят внутри каждой единицы также сравнительно независимо. Судьба остальных ассоциаций данного сукцессионного ряда зависит от степени изменения данной ассоциации: ЦС способна компенсировать изменения только, если они не превышают некую величину. При этом компенсация происходит в пределах единицы более высокого уровня. Так, если распадается ассоциация, то дальнейший распад может быть остановлен только структурирующим действием демутационного комплекса, в который такая ассоциация входит. Если происходит распад демутационного комплекса — то структурирующим действием сукцессионного ряда и т. д. Сам распад ведёт к образованию сравнительно независимых консорций и группировок, которые стремятся стать центрами формирования новых ассоциаций.

Таким образом, в геологическом масштабе времени не только отдельные ассоциации, но и ЦС в целом время от времени проходят стадии распада (обычно частичного) и последующего восстановления. Внешне это проявляется в колебании многих показателей ЦС, прежде всего видового состава. В результате таких колебаний происходит изменение числа и состава ценофильных видов.

Если в результате распада ассоциации или иной причине на её месте образуется существенно новая, то все последующие сериальные ассоциации данного сукцессионного ряда, как бы они ни были внутренне устойчивы, с высокой вероятностью исчезнут. Это произойдет потому, что любая ассоциация, за исключением пионерной, может занять только биотоп, подготовленный предшествующим. Если таких биотопов не будет, то не возникнут и новые участки ассоциации, а старые части ассоциации сменяются другими, следующими за ними в сукцессионном ряду. Участки климакса рано или поздно будут нарушены, но восстановиться уже не смогут. Рассмотрим примеры таких событий.

Гавайские острова

В конце XIX в. на Гавайи с Канарских, Азорских островов и острова Мадейра португальцами был интродуцирован кустарник *Myrica faya* Att. Он поселяется на открытых местах на бедных вулканических почвах, занимая поврежденные при извержениях участки сезонно-влажных горных и дождевых лесов, но не проникает в ненарушенные сообще-

* Это замечание следует понимать не как утверждение, что иерархическая и фрактальная структуры идентичны, а как замечание о моде на интерпретацию фактических данных. Как говорится в русской поговорке: «Если у тебя есть новый молоток, то всё выглядит похожим на гвоздь». Вчера везде находили иерархию, сегодня — фракталы, завтра — ещё что-нибудь: меняется интерпретация, но не суть явления. Для дальнейшего неважно, что это иерархия или фракталы, а может что-то иное.

ства. Кустарник быстро образует участки одновидового сообщества, под пологом которого не происходит возобновление местного дерева *Metrosideros*, поскольку, помимо прочего, опад *M. faya* подавляет прорастание семян *Metrosideros*. Более того, уничтожение *M. faya* не приводит к возобновлению местной растительности, ибо на почве, преобразованной *M. faya*, более конкурентоспособными являются интродуцированные злаки (Vitousek, Walker, 1989 и др., цит. по: Шварц, 2004).

Этот пример показывает, что наименее устойчивыми, а, следовательно, самыми уязвимыми, являются пионерные ассоциации.

Захват суши покрытосеменными*

В среднем мелу на первые роли в наземных экосистемах начали выходить покрытосеменные. Причина среднемеловой биоценологической реорганизации является предметом спекуляций. Не существует свидетельств каких-либо необычных климатических или иных абиотических изменений в это время. В.В. Жерихин в 1976 г. выдвинул гипотезу, согласно которой среднемеловые события можно интерпретировать как эндогенную перестройку сообществ. Doyle, Nickey (1976) доказывали, что ранние цветковые обитали в естественно нарушенных местообитаниях, позже в пользу этой точки зрения были приведены дополнительные аргументы (Жерихин, 1978). В таких местообитаниях сейчас поселяются два экологически отличных типа растений: (1) пионерные ценофильные и (2) ценофобные виды. Логично предположить, что те же типы существовали и ранее. Пионерные виды детерминируют дальнейший ход растительной сукцессии. Они в норме вытесняют ценофобные. Древнейшие покрытосеменные возникли, по-видимому, в начале мела или в самом конце юры в Центральной Азии. Возможно, предки цветковых возникли как ценофобные растения, поселявшиеся на береговых оползнях, речных наносах и тому подобных участках, на которых отсутствовала ценофильная растительность. Как ценофобы они были распространены пятнисто: места с обильным их развитием разделяли гораздо более обширные площади, где их не было. Выживание покрытосеменных обеспечивала, главным образом, их способность к быстрому распространению. Следовательно, существовал сильный отбор в пользу развития репродуктивных адаптаций. На беннеттитах (и, возможно, иных мезозойских голосеменных) тогда уже существовала богатая фауна опылителей, поскольку некоторые высокоспециализированные антофильные насекомые найдены в юре. Однако действенность насекомоопыления у энтомофильных мезозойских голосеменных кажется довольно низкой. Появление более эффективной энтомофилии у покрытосеменных должно было радикально изменить сравнительную конкурентоспособность различных таксонов растений.

Внедрение покрытосеменных вначале происходило медленно, изменения накапливались постепенно, но затем приобрели огромный размах и резко ускорились. По-видимому, это произошло как только их конкурентоспособность стала сравнимой с пионерными видами древних ЦС. Возможно, на относительную конкурентоспособность повлияло то, что покрытосеменные могут образовывать травянистые формы (своеобразная неотения), тогда как у голосеменных они неизвестны. Трава, судя по современным видам, способна к размножению на первом, реже втором году жизни, часто образует плотные дерновины, мешающие прорастанию каких-либо других растений. В изученных современных ЦС первые стадии всегда образованы травой, лишь на переувлажнённых субстратах трава уступает первенство мохообразным, также способным образовывать плотные дерновины, но всё же не голосеменным. Из-за лучшей способности к расселению покрытосеменные быстрее захватывали нарушенные участки и, благодаря возросшей конкурентоспособности, не уступали их пионерным видам мезофитных ЦС. Тем самым последующие стадии прежних сукцессий были блокированы. Их восстановление на участках с экзогенно нарушенной растительностью стало невозможным, что привело к постепенному необратимому сокращению занимаемых ими площадей.

* Преимущественно по В.А. Красилову (1989) и В.В. Жерихину (2003).

Палеонтологические данные подтверждают подобный ход событий. Первые несоменные остатки покрытосеменных (однообразные мелкие простые листья с неправильным жилкованием и столь же однообразная пыльца) относятся к раннему мелу (130–112 млн. лет назад). В аптском веке (112–106 млн. лет назад) покрытосеменные становятся более многочисленными и разнообразными. В альбе (106–100 млн. лет назад) разнообразие морфологических типов листьев и пыльцы быстро растёт. В частности, появляются листья со сложным жилкованием, несомненно принадлежащие крупным деревьям. В связи с этим хочется напомнить, что все ранние стадии экогенетических сукцессий в изученных современных сукцессионных системах никогда не содержат деревьев, которые появляются лишь на более поздних стадиях. В течение раннего мела содержание пыльцы (отражающее усреднённый состав растительности довольно обширных территорий) покрытосеменных растёт, но остаётся невысоким. Напротив, в листовых захоронениях (отражающих почти исключительно состав приводных сообществ) покрытосеменные то редки или отсутствуют, то доминируют или субдоминируют. В конце среднего – начале позднего альба остатки покрытосеменных находят уже во всех регионах, включая Австралию и арктические области. В сеномане (начало позднего мела, 100–94 млн. лет назад) покрытосеменные почти постоянно присутствуют в захоронениях, а их разнообразие ещё больше увеличивается. И позднее их разнообразие и доминирование продолжает прогрессивно расти. В связи с этим, в палеонтологии растений границу мезофита и кайнофита (аналогичную границе мезозоя и кайнозоя в палеонтологии животных) проводят по границе между альбом и сеноманом (100 млн. лет назад, т. е. на 35 млн. лет раньше) — времени наиболее резкого качественного скачка в таксономическом составе флоры и характере наземной растительности.

Таким образом, конкурентно вытеснив пионерные стадии характерных для мезофита ЦС, покрытосеменные тем самым вытеснили сами эти ЦС. Взамен они создали свои сукцессионные ряды, сначала в долинах рек и связанных с ними местообитаниях (которые в основном и отражаются в палеонтологической летописи). В состав новых ЦС входили покрытосеменные, новые группы хвойных и потомки части флоры мезофита. Какое-то время на одной территории сосуществовали две ЦС, сходные по требованиям к абиоте. Данные В.А. Самылиной (1974) свидетельствуют о существовании мозаики мезофитных и кайнофитных, а не смешанных мезо-кайнофитных сообществ. Сравнительно длительное их сосуществование было возможным, вероятно, из-за того, что в сухих местообитаниях сукцессионные ряды ещё долго принадлежали мезофитным ЦС. Такая неустойчивая ситуация не могла продолжаться бесконечно: и самые сухие нарушенные местообитания из-за изменений гидрологии и рельефа могли стать увлажнёнными. Да и сами покрытосеменные со временем должны были создать менее требовательные к влаге виды, неуступавшие захваченных площадей пионерным видам мезофитных ЦС и в сухих нарушенных обитаниях. В результате, по мере расселения покрытосеменных и освоения ими всё более разнообразных местообитаний, мезофитные ЦС были вытеснены повсеместно. Процесс, судя по палеонтологическим данным, занял по меньшей мере значительную часть позднего мела.

Смена растительности неизбежно повлекла за собой кризис всей ЦС. Вымерли многие группы животных, прямо или косвенно связанные со старыми ЦС. Покрытосеменные создали основу новых сообществ, первоначально ненасыщенных и потому нестабильных. Основные преобразования экосистем происходили в конце раннего – начале позднего мела. Их сопровождало быстрое вымирание многих групп (этот процесс наиболее детально прослежен на насекомых). Первоначально вымирание не компенсировало формирование новых таксонов, однако в течение позднего мела создавшийся «вакуум» заполняли вновь возникающие таксоны в начале быстро, затем, по мере формирования ЦС, всё медленнее, пока не восстановился «нормальный» когерентный ход эволюции. Сложившиеся в результате новые ЦС сохранили свои основные черты до сих пор, хотя медленные изменения, связанные с более совершенной «подгонкой» друг к другу их членов и описанными выше изменениями ЦС, происходили и позже.

Таблица 4.5. Типология водоёмов по содержанию общего фосфора, хлорофилла «а» и средней биомассе фитопланктона. По В.Д. Фёдорову, В.И. Капкову (2006).

тип водоёма	фосфор общий, мкг/л	хлорофилла «а», мг/м ³	биомасса фитопланктона, мг/м ³
олиготрофный	<10	1,5	<1
мезотрофный	10–35	1,5–10	2–10
эвтрофный	35–100	10–30	10–20
гипертрофный	>100	>30	20–50

Последствия установления господства на суше покрытосеменных не ограничились прямым вытеснением значительной части прежних растений и сопряжённым вымиранием связанных с ними животных. Обладая отличным от доминировавших ранее групп метаболизмом, покрытосеменные должны были изменить химический состав среды своего обитания и сделать её непригодной для жизни многих организмов, с которыми они прямо не взаимодействовали. Рост поступления быстро разлагающихся мягких тканей покрытосеменных повлиял также на водные экосистемы, вызвав эвтрофикацию водоёмов. Это привело к существенной перестройке пресноводных экосистем и связанному с ней массовому вымиранию озёрной фауны.

В настоящее время широко используют классификацию пресноводных экосистем, созданную А. Thienemann (1925) и Е. Naumann (1921) применительно преимущественно к условиям умеренного климата. Согласно этой классификации среди современных озёрных экосистем выделяют дистрофные, олиготрофные, эвтрофные и мезотрофные озёра (Лепнёва, 1950; Константинов, 1972). Часто данную классификацию используют и для характеристики стоячих водоёмов, созданных человеком (прудов, водохранилищ).

Дистрофные озёра. Мелководные (глубиной в несколько метров), часто хорошо прогреваемые озёра, берега которых образованы сфагновыми сплавидами, а дно — торфом. Продуктивность таких озёр невелика, вода их насыщена кислородом до максимальных глубин. В воде высокая концентрация гуминовых кислот, из-за чего она имеет характерную коричневую окраску и кислый рН (опускается до 4–3). Население дистрофных озёр малоразнообразное и довольно специфическое. Из-за низкого рН в них отсутствуют моллюски, чьи раковины растворяются в кислоте. Дистрофные озёра характерны для юга тундры, бореальных (тайги) и неморальных (широколиственных листопадных) лесов, северной степи, иногда встречаются в горах, т. е. везде, где имеются торфяные болота, ранней стадией развития которых они являются.

Олиготрофные озёра. Глубоководные (глубиной до нескольких сот метров) сравнительно холодные озёра Севера Евразии и Северной Америки и высокогорные, занимающие тектонические или эрозионные котловины, а также образующиеся в результате запруживания горных ущелий. Их скалистые берега сложены преимущественно кристаллическими породами. Продуктивность этих озёр сравнительно невелика, цветение воды для них нехарактерно. Основной первичный продуцент — фитопланктон, роль макрофитов невелика. Крупные олиготрофные озёра (Онежское, Ладожское, Севан, Иссык-Куль, Телецкое и др.) из-за своих больших размеров обладают достаточно большой рыбопродукцией. Рыбный промысел на них имеет экономическое значение. Вода данных озёр до самого дна насыщена кислородом и имеет рН, близкий к нейтральному. Олиготрофные озёра имеют сравнительно разнообразное население, а крупные — обладают и эндемичными таксонами, обычно подвидового ранга.

Эвтрофные озёра. Мелководные (глубиной в несколько метров, крупные — первые десятки метров) хорошо прогреваемые озёра, расположенные в равнинных или слабохолмистых районах, сложенных осадочными породами. Для эвтрофных озёр характерна высокая первичная продукция, часто сопровождающаяся цветением. Существенную долю первичной продукции создают макрофиты, образующие густые прибрежные заросли. Нередки заморы. Их дно покрыто толстым слоем ила, обычно с запахом сероводорода. Вода с рН, близкой к нейтральной. К эвтрофным озёрам относятся пойменные озёра и старицы рек, а также такие сравнительно крупные озёра как Ильмень, Чудское, Переяславское, Не-

ро. Эвтрофные водоёмы с очень высокой первичной продукцией (обычно связанной с антропогенным воздействием) выделяют в особый тип **гипертрофных озёр**.

Мезотрофные озёра. Как явствует из названия, они занимают во всех отношениях промежуточное положение.

Разные части многих крупных озёр, особенно с изрезанной береговой линией, могут относиться к неодинаковым типам. Так, мелководные полузамкнутые заливы олиготрофных озёр могут иметь все свойства мезотрофных и даже эвтрофных.

В целом эта классификация верно отражает основные типы ныне существующих озёр. При том различия в продуктивности озёр связывают в первую очередь с различием содержания в их воде биогенов (табл. 4.5). Однако изучение палеонтологических данных (Жерихин, 2003) заставляет иначе взглянуть на причины, обуславливающие специфические особенности озёр подобных типов. В мезофите существовали озёра, которые обладали невозможными в настоящее время сочетанием свойств: гипотрофные и псевдоолиготрофные.

Гипотрофные озёра. Мелководные (глубиной до нескольких метров) хорошо прогреваемые пойменные озёра (старицы) с нейтральной реакцией среды и большим количеством аллохтонного детрита, представляющего собой остатки растительности окружающих лесов. В настоящее время в таких условиях формируются эвтрофные озёра с жидкими илами с сероводородом. Бентос в них практически отсутствует и появляется лишь с увеличением проточности, улучшающей водообмен и снабжение кислородом придонных слоёв воды. В мезофите же в этих условиях существовали высокопродуктивные (т. е. эвтрофные) озёра с обильным оксифильным бентосом, в котором доминировали детритофаги: пелофильные личинки веснянок (ныне вымершая жизненная форма) и подёнок. Парадоксальным образом увеличение проточности угнетало оксифильный бентос, что однозначно свидетельствует об ухудшении снабжения придонных слоёв кислородом. В современных водоёмах, напротив, увеличение проточности приводит к увеличению содержания кислорода в придонных слоях. Следовательно, наличие обильных растительных остатков само по себе не приводит к исчезновению кислорода. По-видимому, дело в том, что в современных старицах кислород расходуется на окисление этих остатков бактериями. В мезофите же растительные остатки образовывали голосеменные, ткани которых обладают сильной антибактериальной активностью: листья современного *Ginkgo biloba* не начинают разлагаться в воде даже спустя год. Поэтому разложение растительных остатков проводили не бактерии, а детритофаги. При усилении проточности кислородный режим ухудшался из-за снижения концентрации антибиотиков и соответственного роста бактериальной активности. Бактериальная активность подавляется и в дистрофных водоемах, но там это происходит из-за низкого значения рН. Регулярное наличие тонкостенных раковин моллюсков однозначно свидетельствует о близком к нейтральному или даже слегка щелочному рН гипотрофных озёр. В случае гипотрофных озёр мы имеем дело с «горизонтальным» взаимодействием между сообществами. Если интерпретировать озёра как первую стадию гидросерии наземной ЦС, то взаимодействующие сообщества принадлежат к одной ЦС. Если же интерпретировать озёра как дискретные участки пресноводных ЦС, то перенос осуществляется между разными ЦС.

Псевдоолиготрофные озёра. Крупные (длиной до нескольких десятков километров) тектонического происхождения глубоководные (несколько десятков метров) озёра с нейтральным или слегка щелочным рН и очень высокой первичной продукцией. В мезофите отсутствовали сосудистые водные макрофиты, поэтому вся первичная продукция производилась водорослями, преимущественно планктонными, отчасти — бентосными. Следующий трофический уровень был представлен обильным зоопланктоном, а в бентосе — потребителями донных водорослей: личинками подёнок и ручейников, и фильтраторами: крупными *Conchostraca* (близкий к щитням подотряд ракообразных, немногочисленные представители которого ныне обитают преимущественно в горных и эфемерных водоёмах), мелкими *Bivalvia*, клопами-гребляками *Coixidae*. Зоопланктоном питались личинки *Chaoboridae* (к этому семейству принадлежит коретра), весьма многочисленные: ко-

личество их остатков (головных капсул) достигает сотен на 1 дм². Хищники были представлены рыбами, крупными нектонными личинками стрекоз (ныне вымершая жизненная форма), клопами-гладышами, водяными жуками, личинки которых не обладали внекишечным пищеварением (ныне вымершая жизненная форма). Заморов в эпилимнионе, несмотря на высокую продукцию, не было, хотя отмечены бескислородные условия в гиполимнионе, расположенном гораздо глубже зоны ветрового перемешивания (озёра расположились в тёплом климате, и поверхностный слой воды, вероятно, не остывал достаточно для развития сезонной вертикальной циркуляции).

После экспансии покрытосеменных исчезли условия, обеспечивающие существование гипо- и псевдоолиготрофных озёр и их биоты. Как сами покрытосеменные, так и продукты их распада биохимически отличаются от голосеменных и продуктов их распада, причём распад этот происходит гораздо быстрее и с участием бактерий, поскольку ткани покрытосеменных не обладают бактерицидной активностью. Результатом смены покрытосеменными голосеменных в позднем мелу – раннем палеогене было сильное экзогенное эвтрофирование водоёмов, резкое падение в них концентрации кислорода, особенно в придонных слоях, появление нередких заморов. Оксифильная фауна мезофита большей частью вымерла, частью отступила в реки. Озёрные отложения верхнего мела содержат много органики при практически полном отсутствии остатков пресноводных животных.

Лишь во второй половине палеогена произошло формирование сообществ погруженных макрофитов, по-видимому стабилизировавших кислородные условия в озёрах. В это время в озёра возвращаются из рек оксифильные формы. Параллельно возникают новые пресноводные группы, среди которых значительно большую роль играют насекомые, получающие кислород из воздуха, а не из воды: жуки-водолубы и плавунцы, комары, клопы, разнокрылые стрекозы. В кайнозойских озёрах основную продукцию создают макрофиты-покрытосеменные, а не фитопланктон, как в морях и в мезофитных озёрах.

Интересно, что в море сообщества макрофитов-покрытосеменных сформировались уже в мелу (Phillips, Menez, 1988).

Гипотеза В.В. Жерихина позволяет понять, почему ограниченное число ранних таксонов цветковых смогло вытеснить по существу всю флору мезофита — ситуация, на первый взгляд кажущаяся невозможной.

Дополнительные замечания

О сукцессиях

Существование термина оправданно только в том случае, когда он становится ярлыком для какого-либо явления. Термин «сукцессия» в последнее время начали использовать применительно к любым изменениям: от изменения размерной структуры популяции до изменений, происходящих в геологическом времени, например, при превращении рифтовых озёр в океаны (Старобогатов, 2007). При таком расширенном понимании термина «сукцессия» он становится синонимом слов «изменение» и «смена» для придания тексту наукообразности, т. е. само существование термина теряет какой-либо смысл. Поэтому необходимо кратко рассмотреть разнообразие явления, к которым применяли этот термин, и попытаться понять, какие из них достаточно специфичны, чтобы имело смысл использовать данный термин. Т. е. в каком случае термин «сукцессия» не может быть заменён более широко распространённым словом без ущерба для смысла. В том числе попытаться разобраться и в значениях различных прилагательных, используемых в сочетании с этим термином.

Очевидно, что при описании изменений размерной структуры популяции или изменений, происходящих в геологическом времени, вполне можно обойтись словом «изменение». Вряд ли следует называть сукцессией и циклические сезонные процессы. Например, ранней весной в лесах до распускания листвы и в степях появляются многочисленные растения-эфмероиды, быстро заканчивающие жизненный цикл, после чего их надземные

части отмирают и остаются лишь подземные покоящиеся стадии (клубни, луковицы и т. п.). Примером таких эфемероидов являются тюльпаны и нарциссы. Говорить о сукцессии здесь нельзя, поскольку из года в год наблюдаются одни и те же события, и каких-либо изменений в действительности не происходит. В ботанике для таких явлений есть хороший термин — **сезонный аспект**.

Особый случай представляют смены сообществ, образованных видами с жизненным циклом существенно меньше года. При этом происходят закономерные, повторяющиеся из года в год смены ассоциаций в результате их жизнедеятельности. Такие смены происходят в микробентосе (Бурковский, 2006) и фитопланктоне (Ильяш, Житина, Фёдоров, 2003). В масштабе данных ассоциаций подобные смены логично также считать сукцессиями. Но если рассматривать всю ЦС в целом, т. е. сменить масштаб рассмотрения и учитывать не только микробентос, а весь бентос, не только фитопланктон, а весь планктон и нектон, то такие смены следует интерпретировать как смены сезонных аспектов одного и того же не меняющегося, а лишь «колеблющегося» в эволюционно заданных пределах набора ассоциаций. Т. е. целесообразность применения термина «сукцессия» в данном случае зависит от масштаба рассмотрения.

Наиболее часто термин «сукцессия» используют для смен, происходящих в сообществах. Чтобы разобраться в многообразии возможных смен предложено много классификаций на разных логических основаниях (см., например, Миркин и др., 2002): по масштабу времени (быстрые, средние, медленные, очень медленные), по обратимости (обратимые и необратимые), по степени постоянства процесса (постоянные и непостоянные), по происхождению (первичные и вторичные), по тенденциям изменения продуктивности (прогрессивные и регрессивные), по тенденции изменения видового богатства (прогрессивные и регрессивные), по антропогенности (антропогенные и природные), по характеру происходящих во время сукцессии изменений (автотрофные и гетеротрофные). По мнению А.П. Шенникова (1964: 319), подобные классификации — это «классификации смен по их причинам». В действительности, как указывает С.М. Разумовский (1999: 345), одни из данных классификаций — это классификации «причин, но не смен», поскольку одно дело причина, вызвавшая процесс, а совсем другое — сам процесс. Связь тут далека от однозначной функциональной. Нередко такие классификации делают на основе произвольно выбранных показателей, которые могут меняться во время сукцессии.

Рассмотрим в качестве примера подразделение сукцессий на первичные и вторичные, введённое Ф. Clements (1916). Под первичными понимают сукцессии, начинающиеся с момента образования биотопа (например, после выкапывания пруда), под вторичными — сукцессии в местах, где уже было сообщество (например, после заливания ранее осушённого пруда или на вырубках). Первичные сукцессии — это всегда сукцессии экогенетические. Что же касается вторичных сукцессий, то тут возможны два варианта:

— если в результате воздействия были разрушены и сообщество, и его биотоп, то вторичная сукцессия — это экогенетическая сукцессия, начинающаяся с той точки, которой соответствует степень разрушения биотопа (лес может быть только вырублен или на его месте выкопан пруд), т. е. отличаться от первичной только точкой начала, положение которой определяет степень внешнего воздействия.

— если внешнее воздействие привело к разрушению только сообщества, оставив нетронутыми сделанные ими преобразования биотопа (лес вырублен без нарушения почвенного покрова), то в таком случае вторичная сукцессия — это демутационная сукцессия.

Очевидно, что вторичные сукцессии в представленных двух вариантах будут разными, и тем более, чем более развиты демутационные сукцессионные ряды в ареале данной ЦС. С другой стороны, в первом варианте первичные и вторичные сукцессии — синонимы. Иными словами, процессы, отнесённые по данной классификации к различным категориям (первичные или вторичные сукцессии), в действительности могут быть как разными, так и идентичными, что говорит о том, что деление сукцессий на первичные и вторичные не выявляет их биологической специфики, является биологически неинформативным. Это, впрочем, и неудивительно, поскольку логическим основанием для деления здесь яв-

ляется не свойства изучаемого процесса, а интенсивность внешнего воздействия, причём такая интенсивность оценивается не по реакции изучаемого объекта на воздействие, а из априорно заданных представлений о том, что такое хорошо, а что такое плохо.

Другой пример: подразделение сукцессий на автотрофные и гетеротрофные. Подобное подразделение имеет в своём основании идею о том, что отношение первичной продукции (P) к дыханию (R) в ходе сукцессии «приближается к единице (равновесию)» (Одум, 1986: 167). Автотрофные сукцессии — это сукцессии, начинающиеся с сообществ, у которых $P/R > 1$, гетеротрофные — $P/R < 1$, при том в гетеротрофной сукцессии «стационарного состояния достичь невозможно» (Одум, 1986: 167).

Представление о том, что $P/R = 1$ — это состояние равновесия, является экстраполяцией представлений экологов, изучавших некоторые наземные экосистемы, на всю биосферу. Каждое сообщество при этом отождествляют с закрытой системой, основным, если не единственным, источником энергии в котором является фотосинтез входящих в состав сообщества растений. Между тем любое сообщество — открытое, что особенно относится к водным сообществам, где доля аллохтонного органического вещества, энергию которого использует сообщество, достигает 100%. У водных сообществ за пределами фитали (за исключением сообществ хемобиоса) вообще нет первичной продукции. Нередко и в пределах фитали первичная продукция очень незначительна, например, во многих сообществах рыхлых грунтов. Такие сообщества находятся в состоянии равновесия миллионы лет. Поэтому соотношение первичной продукции и дыхания как показатель устойчивости применительно к ним оказывается совершенно неинформативным. Теория, применимая лишь к ограниченному числу объектов, не может претендовать на роль общей. Чтобы не менять теорию, такие сообщества часто объявляют неполноценными. С моей точки зрения, странно считать сообщества, населяющие больше половины поверхности Земли, неполноценными. Если уж придерживаться представлений, описанных Одумом, то придётся отнести к первичным продуцентам любой низший трофический уровень, поставляющий энергию в сообщество, в том числе и потребителей детрита, хотя это и кажется непривычным. Более того, если начать копать глубже, то принятая в настоящее время практика не вполне последовательна. Сейчас к первичным продуцентам относят «автотрофные организмы, в основном зелёные растения, которые могут производить пищу из простых неорганических веществ» (Одум, 1986: 29), т. е. получающие энергию для жизнедеятельности и синтеза нового органического вещества за счёт любых источников, кроме окисления другого органического вещества. При таком определении вестиментиферы чёрных курильщиков, использующие энергию окисления восстановленных соединений металлов, являются автотрофами (хемоавтотрофами). Тот же вид, живущий на трупе кита или затопленном сухогрузе, использующий энергию окисления органического вещества, становится уже гетеротрофом. В любом случае отношение P/R и деление сукцессий на автотрофные и гетеротрофные имеют ограниченное применение. Классический пример гетеротрофной сукцессии — динамика простейших в сенном настое (Woodroff, 1912) — в действительности является нормальным процессом потребления органики редуцентами, который можно отождествлять с сукцессиями в природных сообществах разве что в программе средней школы.

Некоторые из предложенных классификаций основаны на изменении свойств сообществ (продуктивности, видового богатства и др.), действительно наблюдавшихся в ходе отдельных сукцессий. Эти изменения безосновательно сочли универсальными несмотря на то, что в ходе других сукцессий те же свойства менялись иначе, порой диаметрально противоположным образом.

Поэтому множественность классификаций сукцессий, проводимых практически по любому из мыслимых логических оснований, оправдана только с точки зрения континуалистов, считающих сукцессии стохастическим процессом конкурентного взаимодействия отдельных случайно обитающих вместе видов, происходящим под действием разнообразных внешних факторов. Очевидно, что, в зависимости от целей исследователя, подобные классификации можно строить на любом основании, а число их можно увеличивать до

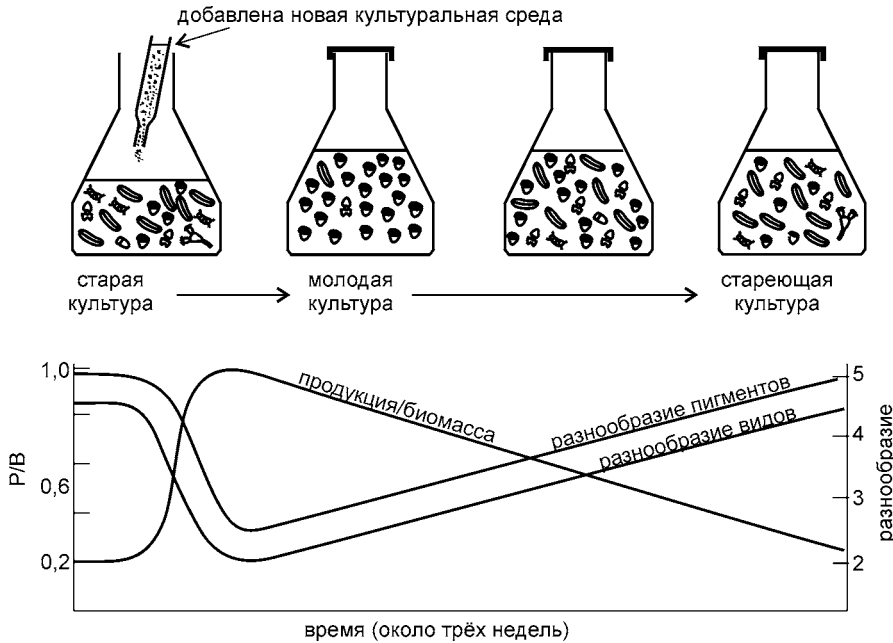


Рис. 4.42. Модель сукцессии. По Одуму (1969) из Нинбурга (2005).

бесконечности. Так, П.Д. Ярошенко (1950: 57) вполне логично указывал на необходимость разделения антропогенных смен на:

- смены в социалистических странах;
- смены в капиталистических странах.

В то же время очевидно, что подобные классификации мало дают для понимания эндогенной динамики сообществ.

С точки зрения изучения динамики естественных сообществ, имеет смысл разделить смены на **экзогенные** и **эндогенные**. Движущей силой эндогенных смен является функционирование ассоциаций. Движущей силой экзогенных смен может быть что угодно, кроме функционирования ассоциаций. Термин «сукцессия» целесообразно применять только к эндогенным сменам, экзогенные же смены следует называть просто «сменами». Необходимо подчеркнуть, что большая часть внешних воздействий своим результатом имеет ситуацию сходную с той, что встречается или уже встречалась в пределах ареала ЦС. Т. е. экзогенные воздействия искусственно приводят к смене существовавшего в данном месте сообщества другим сообществом этой же ЦС. После прекращения внешнего воздействия начинается эндогенная сукцессия, ничем не отличающаяся от обычной. Так, рубка леса с точки зрения ЦС (судя по её реакции) эквивалентна верховому пожару или ветровалу; хищническая рубка, проводимая с применением тяжелой техники, с разрушением почвенного покрова — низовому пожару. Экзогенное воздействие может даже совпадать с сукцессией. Так, в сукцессии березняк → ельник выборочная рубка берёзы только ускорит прохождение сукцессии.

Следует также разделять сукцессии в ЦС и смены в группировках видов, в том числе — антропогенных. В ЦС сукцессии — исторически сложившийся жёстко детерминированный процесс. Смены же в группировках — стохастический процесс преобразования одной случайной группировки в другую. Одна из основных ошибок континуалистов состоит в смешивании этих двух принципиально разных процессов и перенесение закономерностей, выявленных на случайных группировках (которые легко воспроизвести в лабораторных условиях), на ЦС (рис. 4.42). Впрочем, некоторые, а иногда и многие процессы сукцессий в ЦС и группировках могут совпадать. В то же время между ними имеются

и большие принципиальные различия. Возможно, правильнее было бы признать существование двух разделов экологии: экологии природных естественных ЦС и экологии антропогенно модифицированных, созданных или поддерживаемых человеком группировок видов. Необходимо, конечно, помнить, что идеальная ЦС — это предел, к которому стремится биота. Реальные ЦС обладают в той или иной степени чертами группировок и могут возникать в результате эволюционного преобразования группировок и входящих в них ценофобных видов.

Об экологической нише

Выше много раз был использован термин «ниша» («экологическая ниша»), но не было дано его определение. Термин этот столь широко и давно используют в экологии, да и биологии в целом, что в большинстве случаев смысл его интуитивно ясен. К тому же данное понятие обсуждают во всех учебниках экологии, есть даже посвященные этому книги, например, обзор П. Джиллера (1988) «Структура сообществ и экологическая ниша». И всё же, в связи с изложением основ парадигмы структурализма, необходимо подчеркнуть некоторые аспекты этого понятия и обсудить его различия у континуалистов и структуралистов.

Существуют две альтернативных точки зрения на сущность экологической ниши. Согласно одной, ниша является *свойством вида* (нишу создаёт вид, её занимающий) и не зависит от того, в какое сообщество вид входит; более того, вид может вовсе не входить ни в какое сообщество, но его ниша остаётся неизменной, т. е. ниша — понятие аутоэкологическое. Такое представление о нише вполне соответствует концепции континуализма. Поскольку в реальной природе вид занимает не всю нишу, были предложены термины «**фундаментальная**» и «**реализованная**» ниши (Hutchinson, 1957). Фундаментальную нишу называют также «**потенциальная**», или «**виртуальная**».

Согласно альтернативной точке зрения ниша есть *свойство ассоциации* и вне её не имеет смысла, т. е. ниша — понятие синэкологическое. Такое представление о нише не согласуется с концепцией континуализма (отрицающей реальность ассоциаций), поскольку получается, что ниша есть свойство того, что не существует. В то же время оно соответствует концепции структурализма. Согласно последней, ниши образуются в момент формирования ассоциаций и ЦС. Один и тот же вид в различных ассоциациях занимает разные ниши. Поэтому в любом сообществе всякая ниша остается реализованной и другой быть не может. В пределах ЦС один вид может входить в состав разных сообществ, т. е. занимать несколько ниш. Например, сосна, багульник и голубика на северном Зауралье обитают на песках и на олиготрофных болотах (Разумовский, 1968, 2010). Один из обычных видов на литорали северных морей, половину жизни (во время приливов) проводящий под водой — солерос (*Salicornia europaea*, сем. маревые). Тот же самый вид солероса обитает и в пустынях Средней Азии*. Хотя в обоих случаях местообитания объединяет их сухость (физическая в случае песков и физиологическая в случае олиготрофных болот и литорали), считать, что в этих столь разных биотопах данные виды занимают одну нишу было бы весьма большой натяжкой.

С точки зрения структурализма, деление ниши на фундаментальную, или потенциальную, и реализованную относится к аутоэкологии и описывает спектр условий, в которых мог бы обитать вид вне ассоциаций (фундаментальная ниша), и те, в которых он действительно обитает (реализованная ниша). С другой стороны, в случае ценофобных видов и реализованная, и потенциальная ниша — понятия аутоэкологические, поскольку и та и другая есть свойство вида, а не ассоциации, ибо ценофобный вид не входит в ассоциации. Разница потенциальной и реализованной ниш в этом случае лишь в том, что реализоваться потенциальная ниша может только в нарушенных местообитаниях. То есть, смысл понятия «фундаментальная ниша» фактически является синонимом понятия «биология вида», возможно, более правильно им и ограничиться. Смысл же понятия «реализо-

* На этот пример указала мне О.В. Максимова.

ванная ниша» весьма близок к смыслу, который вкладывают в понятие «ниша» те, кто считает нишу свойством ассоциации. То, как виды распределяться по нишам, определяется в процессе формирования ЦС и её развития.

Широко используют также термины «**вакантная ниша**» «**пустая ниша**», «**лицензия**» (Левченко, 1984; Старобогатов, 1984; Левченко, Старобогатов, 1986а,б, 1990). С точки зрения структурализма, о вакантных, пустых нишах можно говорить только при исчезновении одного или несколько видов из уже существующей ассоциации в силу каких-либо причин, поэтому, если уж предлагать для такой ниши специальный термин, то её правильнее называть не «пустой», а «опустевшей». Ниш же пустых изначально быть не может, поскольку распределение доступных ресурсов по нишам производится в процессе формирования ЦС и невозможно представить, что при формировании сообщества, когда происходит специализация видов (разделение ниш), в ЦС будут резервироваться «пустые ниши» под неизвестные виды. В то же время, поскольку полное использование доступных ресурсов теоретически нереально, в ЦС всегда есть неиспользуемые (неполностью используемые) ресурсы. Будет ли этих ресурсов достаточно для формирования ниши — дело случая.

Коль скоро ЦС занимает определённое место на поверхности Земли, пространственная (географическая) составляющая есть такое же измерение ниши, как и, например, отношение вида к температуре или место в пищевой цепи. Вне пространства, занимаемого данной ЦС, ниша или отсутствует, или качественно меняется. Это необходимо учитывать.

О свойствах климакса

С позиций структурализма для того, чтобы сообщество счесть климаксным, единственным и достаточным является отсутствие в нём внутренних причин для изменения. Разные авторы называют ряд дополнительных свойств и признаков климаксного сообщества. Набор их варьирует, а критерии отбора этих признаков неясны. Создаётся впечатление, что их подбирают в соответствии с осознанной или неосознанной идеей о том, что в процессе сукцессии возрастает совершенство ассоциации. Под совершенством же сообщества обычно понимают усложнение его структуры. Эти признаки часто считают столь же неотъемлемыми признаками климаксной ассоциации как и единственный действительно существенный. Более того, об отсутствии внутренних причин для изменения нередко не вспоминают, а соответствие изучаемого сообщества климаксу проверяют не единственно возможным способом — на основе изучения динамики развития сообществ, а по соответствию свойств изучаемого сообщества умозрительному набору необязательных свойств климакса. Их набор варьирует от автора к автору, возьмём как пример список Ю. Одума (1975: 325) (табл. 4.6). Приведённые в таблице свойства до некоторой степени дублируют друг друга. Большая часть свойств, приписываемых развивающимся стадиям, характерны и для климаксных сообществ пастбищных ЦС. Можно сделать некоторые замечания об отдельных рассмотренных Ю. Одумом признаках экосистемы.

2. Отношение Р/В (отношение валовой продукции к урожаю на корню). В климаксных ассоциациях пастбищного типа оно весьма высоко (Каспий, степи). Да и в сообществах консортного типа — лесах — «нет оснований считать, что производительность растёт в ходе сукцессии» (Разумовский, 1999: 304–305).

5. Пищевые цепи. Форма пищевых цепей определяется не стадией сукцессии, а типом ассоциаций. В море за пределами фитали и сообществ хемобиоса, а в значительной степени и в них, пищевые цепи детритные во всех сообществах. Но это не причина и даже не повод считать все их зрелыми (климаксными).

6. Общее органическое вещество. Запас органического вещества в сообществе определяется его типом, а не стадией сукцессии.

8. Видовое разнообразие — компонент многообразия. «Во всех известных нам районах крупные участки коренной ассоциации климакса производят странное и, пожалуй, удручающее впечатление своей флористической бедностью и монотонностью» (Разумовский, 1999: 303), т. е. факты говорят, по крайней мере, о существовании и обратного

Таблица 4.6. Модель экологической сукцессии. Тенденции, которых следует ожидать в развитии экосистем. По Одуму (1975: 325).

Признаки экосистемы	Развивающиеся стадии	Зрелые стадии
Энергетика сообщества		
1 Отношение P/R (отношение валовой продукции к дыханию)	>1<	~1
2 Отношение P/B (отношение валовой продукции к урожаю на корню)	Высокое	Низкое
3 Отношение В/Е (биомасса, поддерживаемая единицей потока энергии)	Низкое	Высокое
4 Урожай (чистая продукция сообщества)	Высокий	Низкий
5 Пищевые цепи	Линейные, преимущественно пастбищные	Ветвящиеся, (пищевые сети) преимущественно детритные
Структура сообщества		
6 Общее органическое вещество	Мало	Много
7 Неорганические биогенные вещества	Экстрабиотические	Интрабиотические
8 Видовое разнообразие — компонент многообразия	Мало	Велико
9 Видовое разнообразие — компонент выравненности	Мало	Велико
10 Биохимическое разнообразие	Мало	Велико
11 Ярусность и пространственная гетерогенность (структурное разнообразие)	Слабо организованы	Хорошо организованы
Жизненный цикл		
12 Специализация по нишам	Широкая	Узкая
13 Размеры организма	Небольшие	Крупные
14 Жизненные циклы	Короткие и простые	Длинные и сложные
Круговороты биогенных веществ		
15 Круговороты минеральных веществ	Открытые	Замкнутые
16 Скорость обмена биогенных веществ между организмами и средой	Высокая	Низкая
17 Роль детрита в регенерации биогенных веществ	Незначительная	Значительная
Давление отбора		
18 Характер роста	На быстрый рост («г-отбор»)	На регуляцию обратной связью («К-отбор»)
19 Продукция	Количество	Качество
Всеобщий гомеостаз		
20 Внутренний симбиоз	Не развит	Развит
21 Сохранение биогенных веществ	С потерями	Полное
22 Стабильность (устойчивость к внешним возмущениям)	Низкая	Высокая
23 Энтропия	Высокая	Низкая
24 Информация	Мало	Много

явления — падении видового разнообразия в ходе сукцессии и малом видовом разнообразии климакса.

11. Ярусность и пространственная гетерогенность (структурное разнообразие). В пределах ЦС пространственная гетерогенность обусловлена только существованием разных сукцессионных стадий, т. е. является не свойством данной стадии, а отражением завершённости сукцессионного процесса. Что касается ярусности, то в климаксовой ассоциации она может полностью отсутствовать. С.М. Разумовский, анализируя ярусность сообществ Подмосковья, заключает, что «усложнение структуры... нельзя считать обязательным правилом» (Разумовский, 1999: 303).

13. Размеры организма. Как и пункты 5 и 6, зависит скорее от типа ассоциации. Попробуйте с позиций теории структурализма проанализировать остальные признаки.

О поликлимаксе и климакс-континууме

Как уже говорилось, ассоциация является климаксовой не потому, что она существует длительное время, как об этом часто пишут. Единственным признаком климакса явля-

ется отсутствие внутренних причин для его изменения. Об этом писал ещё F. Clements в своих обширных трудах. С.М. Разумовский (1981: 59) указывал на «четыре основных момента, красной нитью проходящих через них.

1. Климакс знаменует собой состояние равновесия между сообществом и средой.
2. Длительность существования никоим образом не может служить признаком, отличающим климакс от прочих сообществ.
3. Установить, что данное сообщество является климаксом, можно лишь одним путём: многократно прослеживая весь ход сукцессий не только в данной местности, но и на более обширных территориях, где вообще встречаются это сообщество и составляющие его виды.
4. Климакс стабилен лишь в стабильных условиях среды: он может быть разрушен любыми внешними агентами (что снова вызовет восстанавливающую его сукцессию); при достаточном изменении климата он вообще уступит место иному климаксу».

Конечно, сообщество, не имеющее внутренних причин для изменений, может существовать очень длительное время, но время существования — лишь необязательное следствие его свойств. Продолжительность существования сообщества вообще не является сколько-нибудь значимой в данном вопросе. Ассоциации Среднего и Южного Каспия местами существуют не более года, и всё же они — климаксные. Тем не менее, многие авторы по непонятным причинам стали считать время существования сообщества основным критерием для отнесения его к климаксу. В результате, содержание понятия климакс было принципиально изменено и применено к сообществам, которые структуралисты никогда не назвали бы климаксом. Сначала к климаксу отнесли сообщества, предшествующие ему, просто на том основании, что они существуют достаточно долго (например 100–200 лет), но всё же гораздо меньше, чем продолжительность жизни видов-эдификаторов этих сообществ. Такие сообщества называли эдафические климаксы. Удивительно, но на таком основании концепция климакса модифицировалась в концепцию поликлимакса (Tansley, 1935; Одум, 1986). Одновременно было выдвинуто предположение, что и климатический климакс «может содержать зародыши собственной гибели». Затем климаксами стали считать всё расширяющийся круг сообществ, вплоть до пионерных стадий и антропогенных группировок. Изучение таких сообществ, по определению не являющихся климаксами, показало, как и следовало ожидать, что они изменяются. В результате возникла новая концепция — климакс-континуума (Whittaker, 1953). Очевидно, что гипотезы поликлимакса и климакс-континуума никоим образом не являются развитием теории климакса, как её понимают структуралисты. Их возникновение связано с принципиально иным взглядом на сущность теории климакса. В результате в один и тот же термин сторонники разных парадигм вкладывают совершенно различные смыслы, что не способствует ясности дискуссии. Сторонникам парадигмы континуализма следовало бы не запутывать дискуссию, до неузнаваемости меняя смысл предложенного структуралистами термина, а предложить свой.

Границы и экотоны

Экотоны

Термин «экотон» был предложен для участков, в пределах которых одно сообщество переходит в другое (Clements, Shelford, 1939), и так его понимают и последующие авторы (Реймерс, Яблоков, 1982; Миркин, Розенберг, 1983; Миркин и др., 1989 и др.). Вместе с тем, поскольку континуалисты и структуралисты подразумевают под сообществами разные явления, и экотон они неизбежно трактуют неодинаково.

С позиций континуализма, считающего сообщества лишь артефактом, фактически экотон — это область более резких градиентов смены биоты. Иными словами, различия между экотонами и сообществами лишь количественные, но не качественные. Нет принципиальных различий и между экотонами, разделяющими сообщества и биогеографические регионы.

С позиций структурализма экотон — это граница между ассоциациями. Хрестоматийный пример экотона — опушка. В естественных условиях опушка обычно является подвижной линией между лесными и безлесными сериальными ассоциациями одного сукцессионного ряда. Вполне применимо понятие экотон и для смешанных лесов, поскольку они фактически предстают переходной стадией между разными ассоциациями с листовенными и хвойными доминантами верхнего яруса. Границы между сообществами разных сукцессионных рядов вряд ли могут быть названы экотоном, поскольку перехода между сообществами тут нет, а есть лишь граница. Примеры таких границ рассмотрены К.В. Киселёвой и др. (1969) и С.М. Разумовским (1981, 2010). Термин экотон используют и в зоогеографии для характеристики границы между ЦС (биогеографической границы) (Бобров, Неронов, 1993) и даже для границ между более крупными регионами. Так, К.В. Беклемишев (1969) считает что «с экологической точки зрения, неритические зоны представляют собой экотоны между пелагическими и донными биоценозами». Использование во всех случаях одного термина «экотон» создаёт обманчивое впечатление идентичности этих явлений. Рассмотрим различные границы более подробно.

Границы между сообществами и ценотическими системами

Выше было показано, что ЦС состоит из отдельных ассоциаций. Вопрос о степени резкости границ между этими ассоциациями (обособленности отдельных ассоциаций), о выраженности экотона важен как теоретически, так и практически. В связи с чем необходимо отметить, что границы между ассоциациями одной ЦС могут быть трёх типов:

- границы между ассоциациями одного демулационного комплекса,
- границы между разными демулационными комплексами, принадлежащими к одному сукцессионному ряду,
- границы между разными сукцессионными рядами.

Очевидно, что резкость подобных границ различна. Демулационная сукцессия происходит очень быстро, время существования отдельного сообщества не превышает продолжительность жизни особей видов-эдификаторов. Поэтому на местности мы будем наблюдать разные стадии происходящих смен одного сообщества другим, а границы между ассоциациями будут очень размыты.

Экогенетическая сукцессия протекает гораздо медленнее, поэтому на местности будут существовать достаточно большие площади, занятые отдельными сериальными ассоциациями (вернее — демулационными комплексами). Тем не менее, поскольку сериальные ассоциации одного сукцессионного ряда всё-таки рано или поздно сменяют друг друга, всегда будут существовать площади (и довольно большие), на которых этот переход происходит в настоящее время, хотя доля таких площадей существенно меньше, чем в случае демулационных сукцессий.

Разные сукцессионные ряды сходятся только в климаксе, поэтому границы между ассоциациями различных сукцессионных рядов будут ещё более резкими. Не могут быть резкими лишь границы между последними сериальными ассоциациями разных сукцессионных рядов и климаксом.

Резкость границы между одними и теми же сериальными ассоциациями одной ЦС может варьировать во времени: из резкой она превращается в плавную в момент смены ассоциаций. Доля площадей, где в настоящее время происходит смена ассоциаций (= резкость границ), различна в трёх рассмотренных случаях, но во всех имеются такие, где резкие границы отсутствуют. Выделение сообществ, производимое без учёта сукцессионной динамики, обычно даёт довольно пёструю более или менее континуальную картину. Поэтому, кстати сказать, ассоциации следует выделять только после изучения сукцессий как итог, а не как начальную стадию изучения ЦС, как это обычно принято. Итак, в норме между ассоциациями одной ЦС могут и обычно бывают переходы, поскольку эти ассоциации — стадии развития одной ЦС, то есть, границы между данными ассоциациями во времени эндогенно исчезают.

Кроме границ между ассоциациями одной ЦС, существуют границы принципиально иного характера: границы между различными ЦС. Границы между ассоциациями одной ЦС можно назвать экологическими, а между различными ЦС — биогеографическими.

В простейшем и наиболее распространённом случае ЦС обладают уникальными экологическими амплитудами. Поэтому граница между ЦС устанавливается как линия, по обе стороны которой конкурентным преимуществом обладает одна из этих ЦС. Положение данной линии определяет градиент абиотических факторов. При отсутствии барьеров в большинстве случаев положение границы ЦС обуславливает то, что условия за этой границей (1) делают данную ЦС менее конкурентоспособной, нежели граничащую с ней, или же (2) выходят за экологическую амплитуду ЦС, т. е. в любом случае имеется существенное с точки зрения системы изменение абиоты. Обычно (но отнюдь не всегда) изменение это происходит не плавно, а сравнительно однородные области чередуются с областями, где абиотические условия меняются гораздо быстрее. Именно поэтому биогеографическая граница обычно приурочена к барьерами или областям явственных градиентов, настолько обычно, что наличие барьера или градиента стали считать необходимым и достаточным условием существования биогеографической границы. Но действительно ли это так? Действительно ли распространение видов по поверхности Земли непосредственно определяет абиота или же абиота определяет распространение ЦС, а они, в свою очередь, — распространение видов, входящих в их состав (ценофильных видов)? Сам факт совпадения биогеографических границ с областями повышенных градиентов не может являться подтверждением этого.

Существует широко распространённое мнение о том, что биогеографические границы весьма резки. В связи с этим необходимо подчеркнуть, что зону контакта разных ЦС (биогеографическую границу) непосредственно на местности почти никогда не изучали. Многочисленные высказывания, встречающиеся в литературе по данной теме, не подкреплены фактическим материалом и представляют собой исключительно мнения авторов, а не факты. Мне известна только одна работа, в которой исследовалась граница между биогеографическими регионами (Дыбская, Разумовский, 1978). Приведённые в ней полевые наблюдения показывают, что ширина границы между ЦС может измеряться метрами. Как будет показано в следующей главе при рассмотрении методов выделения ЦС (методов биогеографии), чёткость границы очень сильно зависит от применяемых методов. При использовании адекватных методов выявляемые границы между ЦС весьма резки. Возможно, резкость границы больше у ЦС консортного типа. Наши данные по бентосу рыхлых грунтов нижней сублиторали Баренцева моря, сообщества которого являются в значительной степени пастбищными, показывают, что и в этом случае они могут быть очень резкими (Жирков, 2004).

Широко распространено мнение о невозможности существования биогеографических границ, обусловленных только биотическими взаимодействиями (в отсутствие градиента абиоты). Действительно, анализ положения биогеографических границ показывает, что большая их часть проходит в местах резких градиентов абиотических факторов. Примерами таких мест на шельфе являются юго-западная часть Баренцева моря, Фареро-Исландский порог, Ньюфаундленская банка. По вертикали фаунистические границы обычно приурочены к кромке шельфа, подножию материкового склона и верхней части глубоководных желобов. Такое совпадение границ ареалов и градиентов абиотических факторов создало устойчивое и общераспространённое мнение о том, что распространение видов определяется исключительно абиотическими факторами.

На самом деле, хотя такие границы действительно есть (например, между морем и сушей, морем и пресными водами, фиталью и расположенными глубже районами моря), положение подавляющего большинства границ обусловлено биотическими взаимоотно-

«Не известно ни одного примера, когда современная биотическая граница существовала бы «по инерции», после исчезновения небиологических причин её появления» (Миронов, 2004: 94).

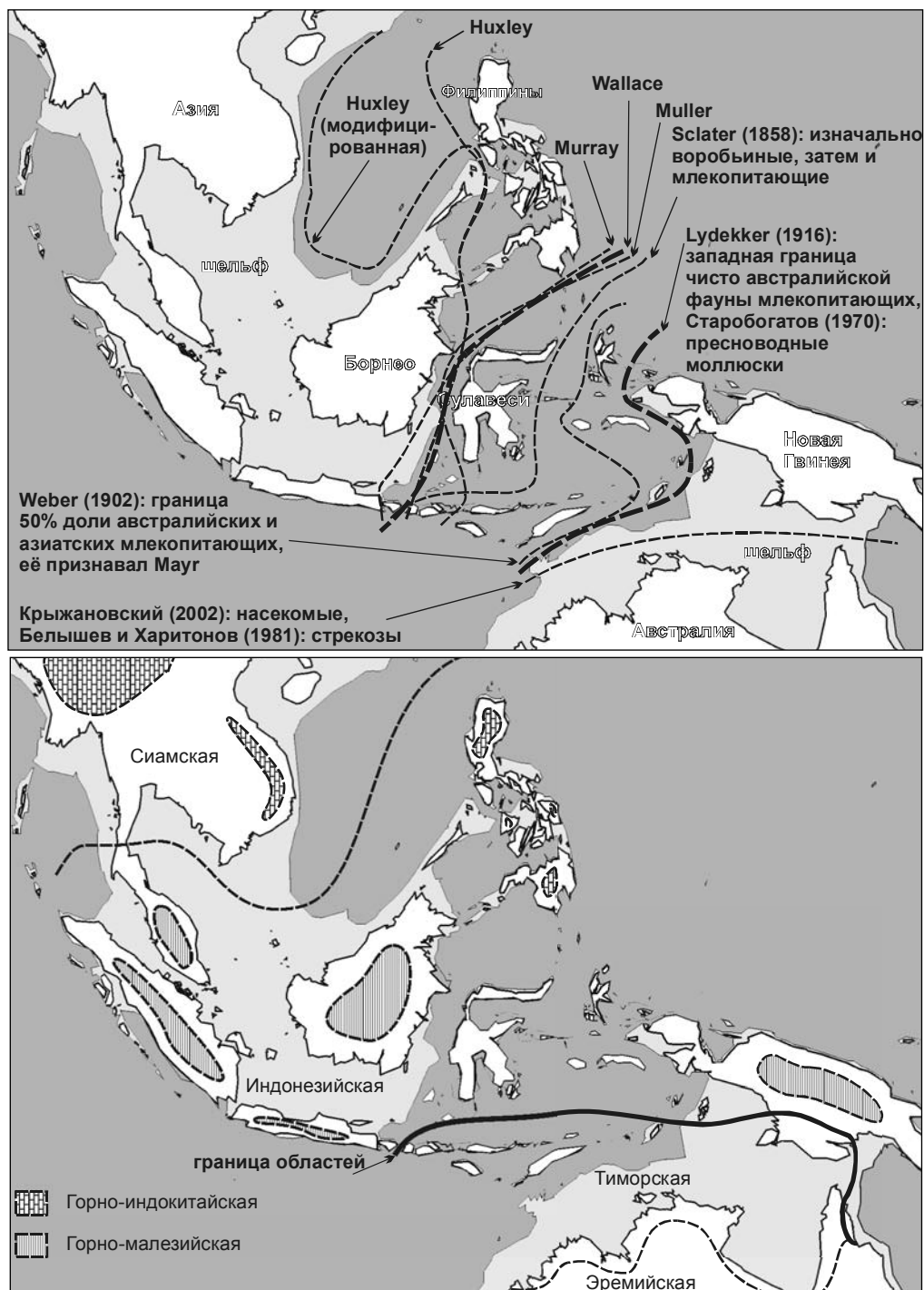


Рис. 4.43. Положение границы между австралийской и азиатской биотой по разным авторам. Верхняя карта — по разным группам животных (авторы указаны на карте), нижняя — по сосудистым растениям (скомпилеровано мной по оригинальным картам из архива С.М. Разумовского), подписаны названия провинций, их границы даны пунктиром; Тиморская и Эремийская провинции принадлежат австралийским областям, остальные — Малайской области; горные и эремийская — провинции субтропических лесов, остальные — тропических. Горные провинции показаны схематично.

шениями. В.В. Станчинский (1922) назвал такие границы **ривалитатными**. Ривалитатные границы проходят не только там, где отсутствуют какие-либо градиенты абиотических факторов, как, например, граница между глубоководными норвежско-морским и высокоарктическим районами (см. Главу 6). Даже совпадение границы с областью резких градиентов не служит доказательством того, что вид не может пересечь её из-за неподходящих абиотических условий. Обычно в таких случаях детальный анализ показывает, что в других частях ареала этого же вида, такие значения подобных факторов не являются препятствием для его распространения. С.М. Разумовский указывает еще на одно свойство ривалитатных границ: «Если по обе стороны такой границы целиком уничтожен растительный покров, то при последующем восстановлении его (заселении с краев территории) положение границы может измениться. Оно будет определяться скоростью заселения, к которой окажутся способными обе конкурирующие флоры» (Разумовский, 1971: 45).

Ривалитатные границы между ЦС возникают в тех случаях, когда в контакт вступают ЦС, сформировавшиеся в сходных условиях (= имеющие сходные экологические амплитуды), но до того развивавшиеся в изоляции. Ниже разобраны некоторые случаи таких контактов. Надо отметить, что отнюдь не любая граница между ЦС является одновременно и зоной их контакта. Так, например, широко известная граница между наземными биотами Азии и Австралии в районе Зондского архипелага не является зоной контакта этих биот, поскольку нет и не было их непосредственного контакта: в районе границы расположен архипелаг, некоторые морские проливы никогда не исчезали. Большая часть границ, проводимых биогеографами в данном районе совпадают с линиями Wallace и Lydekker (на рис. 4.43А они более жирные). Линия Wallace совпадает с восточной границей азиатского шельфа. Линия Lydekker — с западной границей австралийского шельфа. Шельфы, по-видимому, полностью осушались в период плейстоценовых регрессий, так геологическая обусловленность положения этих линий очевидна. Острова, расположенные между этими границами, никогда не соединялись с материками и были заселены биотами Азии и Австралии. Состав биот отдельных островов определяли возможности разных таксонов попасть на конкретный остров (расселительные способности видов и время появления таксонов). Кроме того, состав биот отдельных островов отражает и особенности формирования островных биот (подробнее в следующей главе). Поэтому распределение видов и ЦС в данном районе остается результатом самых разных процессов. Поскольку не очень понятно, как отделить эффект непосредственного взаимодействия видов разных биот от других, этот район мало что даёт для изучения процессов, происходящих в результате *контакта* различных биот. Так как источники биот архипелага (Австралия и Азия) расположены на его разных концах, в нём установилась клина, постепенный переход между биотами этих двух материков. Неудивительно, что различные авторы проводят границу в неодинаковых местах (рис. 4.43) в зависимости от использованных критериев (своих у каждого автора) и изучаемой группы. Р. Vanarescu (1992), автор наиболее полной современной сводки по зоогеографии пресных вод, сделал ещё проще: он провёл две границы: западную азиатской и восточную австралийской биот, совпадающие с линиями Wallace и Lydekker, соответственно. Необходимо подчеркнуть, что общепринятое объяснение положения границы на месте морского пролива, восходящее к идеям А. Wallace, и которое считают несомненным авторы современных учебников биогеографии (см., например, Brown, Lomolino, 1998; Лебедева, Дроздов, Криволицкий, 2004), удовлетворительно соответствует наблюдаемой картине только в случае млекопитающих, птиц, наземных моллюсков и облигатно пресноводных таксонов с низкими расселительными способностями. В то же время, положение границы по насекомым (Белышев, Харитонов, 1981; Крыжановский, 2002; Moog, Ivanov, 2008) невозможно связать с этим проливом. Фитогеографическая граница ещё менее соответствует данной теории, фрагмент индомалайской флоры имеется даже в самой Австралии (Вальтер, 1968; Разумовский, 1999).

Примеры контакта различных биот

Взаимодействие морских бореальных биот Атлантики и Пацифики

Российским морским биологам наиболее известен контакт аркто-атлантической и тихоокеанской умеренных биот. На протяжении длительного периода Северный Ледовитый океан был связан с Атлантикой сначала через Тургайский пролив, а затем, после соединения Европы с Азией и отделения Европы от Америки, через пролив между Гренландией и Европой. Шельфы Северной Атлантики и Северного Ледовитого океана, с одной стороны, и Северной Пацифики, с другой, располагались в примерно одних климатических условиях. Площадь их была одного порядка, поэтому логично предположить, что в этих двух акваториях сформировался сходный по экологическим амплитудам набор ЦС.

Поскольку атлантико-арктическая и северо-тихоокеанская биоты произошли от разных биот, они были образованы каждая своими эндемичными таксонами, несмотря на сходные абиотические условия.

Берингов пролив открылся 5,32 млн. лет назад (Gladenkov et. al., 2002), впервые за 60 млн. лет, и аркто-атлантическая и северо-тихоокеанская биоты вступили в контакт. Тогда пролив был узким и мелководным и возможно, что широкого обмена биотами в то время и не произошло. Вскоре пролив закрылся и вторично открылся примерно 3,5 млн. лет назад. Условия в Северном Ледовитом океане тогда были сходны с существующими сейчас в Северной Атлантике, т. е. такими же, как в Северной Пацифике. Тем не менее, в результате контакта не образовалась единая северная биота (как произошло бы, если согласиться с идеями континуалистов), напротив, каждая из биот сохранила свою самостоятельность.

Всё же некоторый обмен видами между двумя биотами произошёл, хотя и неравноценный. Практически среди всех таксонов крупного ранга, по которым имеются данные, преобладала миграция из Тихого океана. Так, по данным G.J. Vermeji (1991), из 295 видов моллюсков, участвовавших в обмене или непосредственно произошедших от таких видов, 261 вид имел тихоокеанское происхождение, аркто-атлантическое — только 34. Доля тихоокеанских видов в Атлантической биоте явно завышена, поскольку к видам, мигрировавшим в Атлантику из Пацифики через Арктику (или произошедшим от таких видов) G.J. Vermeji отнёс и большое количество видов, в действительности не выходящих за пределы Арктики. Тем не менее тенденция им подмечена верно. Другие группы дают сходные результаты: миграция преимущественно со стороны Пацифики наблюдалась среди десятиногих ракообразных (*Spirontocaris* и *Crangon* — рода безусловно тихоокеанского происхождения в Северной Пацифике 71 вид *Spirontocaris* и 14 видов *Crangon*, в Северной Атлантике соответственно — 4 и 2, общих обоим регионам — 9 и 1) и иглокожих (Дьяконов, 1945). Из рыб морские окуни несомненно вселились в Атлантику из Пацифики, тресковые же наоборот — из Атлантики в Пацифику. Из водных млекопитающих тихоокеанское происхождение имеют отряд сирен, ушастые морские тюлени, моржи и морские выдры, но настоящие тюлени — атлантического происхождения. Среди красных водорослей (Перестенко, 1994) из 9 арктическо-бореальных родов 8 — тихоокеанского происхождения и лишь один — атлантического, морские травы (*Zostera* и *Phyllospadix*) — тихоокеанского происхождения.

Наиболее вероятной главной причиной этой асимметрии является различие в видовом богатстве фаун, участвовавших в обмене. И в настоящее время (т. е. после совершившегося обмена) тихоокеанская шельфовая фауна вдвое богаче атлантической. Весьма вероятно, что это различие было ещё больше до начала обмена. Часто видовое богатство связывают с площадью, на которой оно существует (т. е. с потоком энергии через её ареал), или со временем существования биоты. Однако, в данном случае такие объяснения, по-видимому, не подходят. Северо-пацифическая и аркто-атлантическая биоты имеют скорее всего одинаковый возраст. В конце палеоцена (57 млн. лет назад) произошло быстрое глобальное потепление. Поверхностная температура воды в Антарктике достигала 18°C, что привело к исчезновению всех умеренно-теплолюбивых морских биот. Вновь условия



Рис.4.44. Ареал полихеты *Pectinaria auricoma*.

Чёрные кружки — наши данные, светлые — распространение по сводке Т. Holthe (1986).

для их возникновения сформировались 25 млн. лет назад с установлением существенно-го температурного градиента между экватором и полюсом, поэтому северо-пацифическая и северо-атлантическая биоты не могут быть древнее 25 млн. лет. Площади, занимаемые этими биотами, как указывалось выше, сходны. Логично предположить, что различия в видовом богатстве северо-атлантической и северо-тихоокеанской биот в значительной степени обусловлены различиями в видовом богатстве донорских биот. Атлантико-арктическая фауна с юга граничила с центрально-американской и восточно-атлантической тепловодными фаунами, тогда как северо-тихоокеанская — с той же центрально-американской (Панамского перешейка тогда не было) и индо-малайской. Восточно-атлантическая биота уже тогда была гораздо беднее индо-малайской.

Другая причина — миграции нотальных биот. Поскольку охлаждение умеренных широт в Южном полушарии произошло, как минимум, на 10 млн. лет раньше, чем в Северном, нотальные биоты сформировались гораздо раньше. При наличии подходящих условий (а они были особенно благоприятны в периоды оледенений) происходил обмен бореальных и нотальных биот. Выше в этой главе (раздел «Причины и скорость образования новых видов и экосистем») было показано, что наиболее подходящий путь такого обмена — вдоль тихоокеанских берегов Америки. Дополнительные аргументы приведены также в разделе о биполярных ареалах (Глава 6).

Теоретически существует два возможных пути миграции тихоокеанской шельфовой биоты в Атлантику: вдоль Евразии и вдоль Северной Америки. Последний путь, начиная с работ S. Ekman (1935), Е.Ф. Гурьянова (1957) и, особенно, после работы К.Н. Несиса (1961), часто считают главным или даже единственным. Эту точку зрения подкрепляют двумя основными аргументами: (1) путь в Атлантику через Канадский арктический архипелаг короче, чем вдоль Евразии; к тому же — поверхностные течения в период миграции бореальных видов скорее всего были теми же, что и ныне, т. е. шли из Атлантики вдоль Евразии, а от Чукотского моря вдоль Америки; Е.Ф. Гурьянова даже предполагает, что хребт Ломоносова выступал над поверхностью моря, делая невозможным евразийский миграционный путь; (2) существуют виды, обитающие в Пацифике и только в западной Атлантике, например, краб *Chionoecetes opilio* и плоский ёж *Echinarachnius parma*. Относительно первого аргумента можно отметить, что некоторые виды, проникшие в Атлантику из Пацифики не имеют пелагических личинок, поэтому направление течений для них несущественно. Относительно второго аргумента сам К.Н. Несис пишет, что в конце плицена «нынешние тихоокеанские-западноатлантические виды моллюсков обитали в Англии и Исландии» (1961: 895). Также имеются виды с тихоокеанско-восточноатлантическим ареалом, причём не только мелководные, как утверждает К.Н. Несис, но и преимущественно батимальные (например, полихета *Pectinaria auricoma*, рис. 4.44). Л.П. Перестенко (1994), исследовав современное распространение красных водорослей (т. е. видов верхне-



Рис.4.45. Ареал краба *Chionoecetes opilio*.

Звёздочкой отмечено место поимки экспедицией на «Polarstern». По: В.А. Павлову (2000); В.В. Петряшову и др. (1993); Jadamec et al., 1999; Squires, 1968 и лич. сообщ. А.Н. Карасева

сублиторальных, на которых постулируемые К.Н. Нессом факторы должны были сказываться в наибольшей степени), пришла к прямо противоположному выводу: о преимущественно евразийском пути обмена. Среди видов исследованной ею флоры нет видов, обитающих только в западной Атлантике и западной Пацифике, хотя есть виды, обитающие только в западной Пацифике и восточной Атлантике. Л.П. Перестенко указывает, что вселение западнотихоокеанских видов происходит в европейские, а не американские воды.

«С уверенностью нельзя назвать ни одного рода, выселившегося в Атлантику через север Канады» (Перестенко, 1994: 233).

G.J. Vermeij (1991) объясняет тихоокеанско-западноатлантические ареалы относительной бедностью западноатлантической биоты по сравнению с восточноатлантической. Это привело к появлению в западной Атлантике сравнительно больших свободных ресурсов, которые и стали потреблять вселившиеся из Тихого океана виды. Поэтому, вероятно, более правильно другое объяснение: тихоокеанских видов в западной Атлантике больше не потому, что им было туда легче попасть, а потому, что им там было легче закрепиться. В частности, оказалось, что краб-стригун *Chionoecetes opilio* способен пройти пешком из Чукотского моря в Баренцево: в 1993 г. он был пойман на полпути (в море Лаптевых) на расстоянии в тысячи км от границы ближайшей части его современного ареала (рис. 4.45). Совершенно очевидно, что этот путь взрослая особь краба прошла пешком, причём по евразийскому пути. Каких-либо палеонтологических следов таких миграций, естественно, остаться не могло. Что касается западно- и восточноарктических ареалов, то ниже, при рассмотрении биогеографии Северного Ледовитого океана (Глава 6), показано, что таких видов, вероятно, в реальности нет.

Контакт тихоокеанской и атлантической шельфовых биот на юге Южной Америки

В плейстоцене ледники выходили на шельф юга Южной Америки на расстояние как минимум 150 км от современной береговой линии (Heusser, 2003). По-видимому, они лежали на дне подобно тому, как это сейчас наблюдается в Антарктиде. Учитывая узость шельфа в данном районе, ледники неизбежно стали барьером, разделившим единую ранее умеренную южноамериканскую шельфовую биоту на тихоокеанскую и атлантическую, по крайней мере те её компоненты, которые не были способны обходить этот барьер по материковому склону. Разделение привело к формированию двух комплексов умеренных ЦС подобно тому, как это было в разобранный выше примере флоры Северной Америки. Разрушение ледника устранило разделявший эти биоты барьер. Поскольку вступившие в контакт наиболее южные атлантическая и тихоокеанская шельфовые биоты сформировались в весьма сходных условиях, по континуалистской парадигме следовало бы ожидать широ-



Рис. 4.46. Районирование южноамериканского шельфа по степени значимости зоогеографических границ. По В.Н. Семёнову (1982). Подобласти: 1 — Перуано-Чилийская; 2 — Южночилийская; 3 — Южнобразильско-Уругвайская; 4 — Аргентинская. Пунктиром показаны границы провинций, тонкая линия — изобата 200 м.

Районирование вдоль тихоокеанского берега подтверждено данными по распространению 504 видов полихет (Hernandez et al., 2005), причём работы В.Н. Семёнова (1982) в списке литературы к статье нет. В.Н. Семёнов (1982) использовал данные по распространению 333 видов полихет, его данные были гораздо менее полными.

кого их обмена, результатом которого было бы образование единой южной умеренной биоты. Вероятно поэтому все авторы, занимавшиеся биогеографией данного района (Ekman, 1935, 1953; Гурьянова, 1964; Briggs, 1995 и многие другие, обзор см. Семёнов, 1982), на своих схемах показывают единую южноамериканскую умеренную (нотальную) область. В.Н. Семёнов (1982), детально изучив распространение свыше полутора тысяч видов южноамериканского бентоса, показал, что такое представление весьма далеко от реальности. В действительности, несмотря на то, что ледниковый барьер исчез, атлантическая и тихоокеанская биоты по-прежнему весьма различны, что заставляет рассматривать их ареалы как отдельные области (рис. 4.46). Этот необъяснимый и неожиданный с позиций континуализма эффект вполне тривиален с позиций структурализма.

Взаимодействие восточной и западной североамериканских флор

В верхнем мелу на территории Северной Америки было два материка: Кордильерский и Лаврентийский. И тот, и другой имели, естественно, свою флору. На каждом материке сформировались собственные ЦС, сменяющие друг друга в широтном направлении. Т. е. образовались парные ЦС: субтропические, летнезелёные широколиственные и тёмнохвойные ЦС. Это свидетельствует о сходстве абиоты западной и восточной частей Северной Америки с точки зрения самих ЦС. В начале кайнозоя материк соединился и ЦС пришли в соприкосновение*. По мере осушения занятых ранее морем территорий их захватывали существующие наземные ЦС. В силу разных причин (слабой расселительной способности, отсутствия подходящих стадий) при этом продвижении из состава движу-

* следует иметь в виду, что время существования видов растений значительно больше, чем видов позвоночных животных. Так, если с начала кайнозоя фауна млекопитающих и птиц изменилась практически на 100%, то некоторые роды растений существуют с тех пор без изменений.

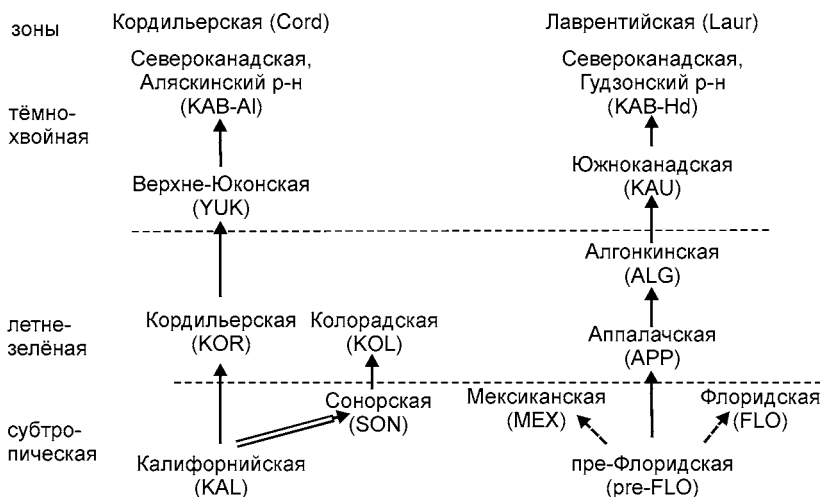
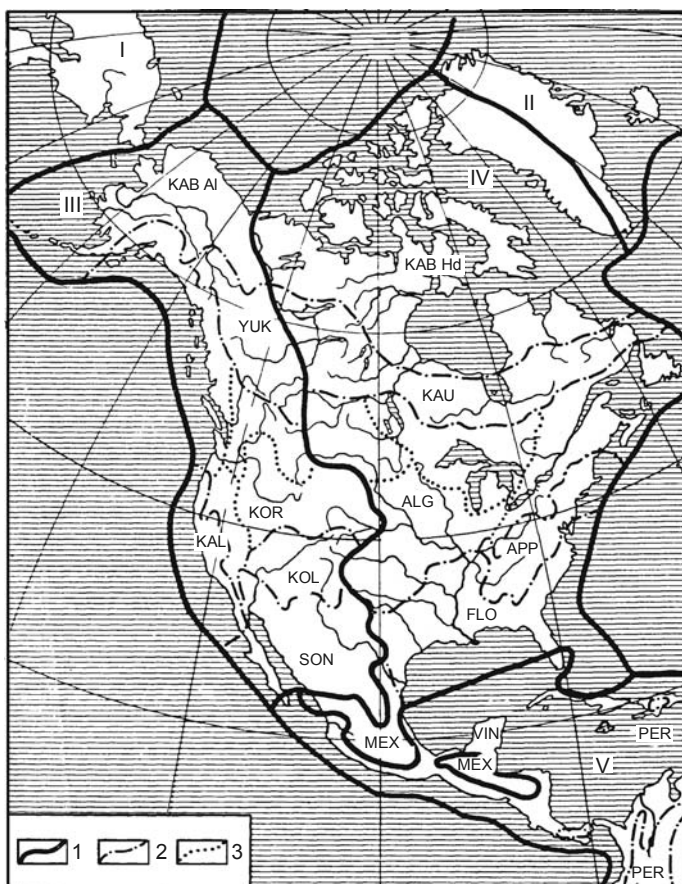


Рис. 4.47. Ботанико-географическое деление Северной Америки и прилежащих районов, схема флорогенеза.

Границы: 1 — флорогенетических областей (I — Анадырская, II — Европейская, III — Кордильерская, IV — Лаврентийская, V — Карибская); 2 — ботанико-географических провинций (расшифровка названий дана на схеме); 3 — ботанико-географических районов (AI — Аляскинский, Hd — Гудзонский, St — Ситхинский, Sr — Снейкriverский, Sn — Сьерра-Невадский, Gb — Большого бассейна, Ss — Саскачеванский, GI — Великих озер, Lv — Лаврентийский, Ms — Миссурийский). По С.М. Разумовскому (1977).

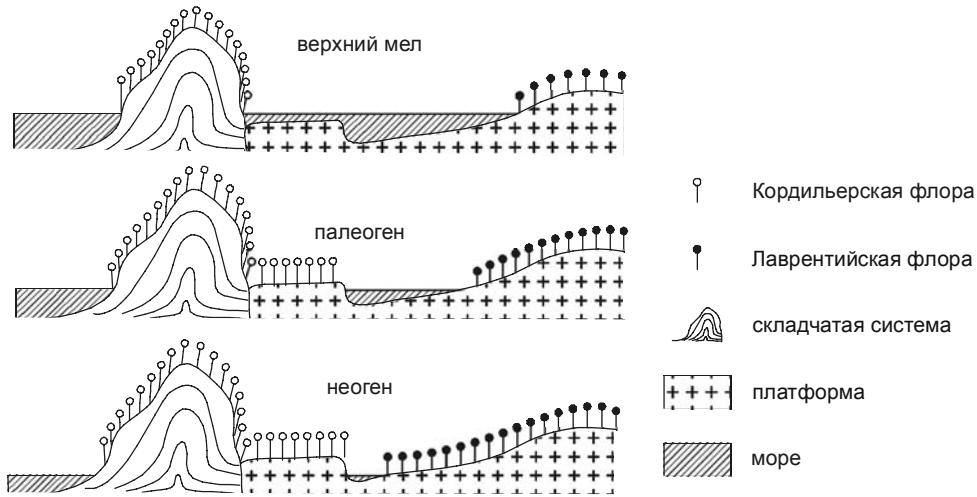


Рис. 4.48. Контакт Кордильерской (западной) и Лаврентийской (восточной) северо-американских флор при регрессии моря на 40° с.ш.. По С.М. Разумовскому (1977).

щихся ЦС выпадали отдельные виды. Опустевшие ниши были заполнены видами другой флоры после того, как движущиеся навстречу друг другу ЦС пришли в соприкосновение. Это произошло на высохшем дне разделявшего материки пролива. В результате контакта не произошло полного смешения флор, а между ними установилась отчётливая граница (рис. 4.47, 4.48), хотя заполнение опустевших ниш и привело к некоторому их смешению. Причём это была не просто граница двух ЦС, а двух флорогенетических областей — Кордильерской и Лаврентийской. И та, и другая включают тёмнохвойные, летнезелёные и субтропические провинции. Каждый участок этой границы разделяет провинции, принадлежащие к одной зоне, но к разным областям, т.е. сходные по экологическим амплитудам и физиономически, но резко различающиеся своей флорой. Это субтропические Флоридская и Сонорская, провинции летнезелёных лесов Алгонкинская, Кордильерская и Колорадская, тёмнохвойные Южноканадская и Верхне-Юконская.

Очень интересным моментом является то, что соединение материков происходило одновременно с похолоданием их северных частей, приведших к образованию тайги из летнезелёных лесов. В южнотаёжной зоне сформировались две самостоятельные провинции: Южноканадская с эдификатором климакса бальзамической пихтой *Abies balsamea* и Верхне-Юконская с эдификатором климакса пихтой *Abies lasiocarpa*. Иная ситуация наблюдается севернее: в обеих областях эдификатором коренной ассоциации северотаёжного климакса стала лаврентийская ель *Picea glauca*. В результате образовалась единая Северо-Канадская провинция, состоящая из двух флорогенетически неродственных частей — Аляскинского района, принадлежащего к Кордильерской флорогенетической области, и Гудзонского, относящегося к Лаврентийской области. При образовании Аляскинского района в его состав вошли и другие виды Лаврентийской области, а также виды Анадырской области (Берингов пролив в это время отсутствовал) (Разумовский, 1977).

Взаимодействие неморских биот Северной и Южной Америк

Южная Америка отделилась от Гондваны примерно 160 млн. лет назад (что соответствует концу юры, закончившейся 144 млн. лет назад) и с тех пор оставалась островом, более изолированным, чем сейчас Австралия. Эта изоляция была нарушена лишь примерно 3,5 млн. лет назад образованием Панамского перешейка. В зависимости от способности группы к распространению, степень такой изоляции для разных групп оставалась различной. Наиболее сильной изоляция была для пресноводных рыб, амфибий и млекопита-

ющих (кроме рукокрылых), хотя время от времени через барьер прорывались представители отдельных групп мелких млекопитающих (грызуны, приматы), по-видимому, в результате миграций с одного острова на другой*. Гораздо слабее изоляция, казалось бы, должна была иметь место для таких хорошо летающих групп, как птицы и рукокрылые, тем не менее до начала обмена 99% североамериканских и 97% южноамериканских родов птиц было эндемиами. Несомненно, что ЦС Америк развивались в значительной степени независимо друг от друга. Южноамериканские биоты обладали многими весьма специфичными особенностями. В частности, здесь гораздо раньше, чем в остальном мире, сформировались беслесные ЦС, а у эндемичных копытных редукция пальцев зашла дальше, чем у современных лошадей — у них остался только один палец, а не три. Другой интересной особенностью южноамериканских биот был дефицит хищных, сумчатые смогли создать лишь одно хищное семейство — *Vorgienidae*, представители которого имели сходство с австралийским сумчатым волком. Дефицит был

заполнен крупными сухопутными крокодилами и птицами (рис. 4.49). Подобные хищные птицы существовали и в Европе, но только до возникновения отряда хищных млекопитающих. Северная Америка, в отличие от Южной, не была островом, а соединялась сухопутным мостом с Азией через Берингов пролив. Мост этот разрушился примерно в то же время, когда возник Панамский перешеек. По числу крупных таксонов (ранга отряда) фауна млекопитающих Северной Америки была значительно разнообразнее фауны Южной Америки. В неё входили отсутствовавшие в Южной Америке парнокопытные (включая верблюдов) и непарнокопытные, хоботные, хищники, насекомоядные. Для Южной Америки специфичными были сумчатые, неполнозубые и несколько вымерших отрядов копытных (*Cordylarthra*, *Xeningulata*, *Lepidopterna*, *Astrapotheria*). В результате адаптивной радиации эти группы дали на обоих материках примерно одинаковое число семейств (без учёта летучих мышей и водных млекопитающих): 32 в Северной Америке и 30 в Южной (Дарлингтон, 1966).

На границе плейстоцена и плиоцена (3,5 млн. лет назад) в результате образования Панамского перешейка началась эпоха миграций. В результате обмена из Северной Америки в Южную переселилось 16 семейств, в обратном направлении — 8, причём некоторые, например, *Notoungulata*, проникли даже в Азию. Половина (257) видов современной фауны млекопитающих Южной Америки принадлежит к таксонам, отсутствовавшим в Южной Америке до начала обмена (Дарлингтон, 1966), при этом часть таких таксонов (саблезубые кошки, хоботные и лошади) были истреблены человеком и в Северной, и в Южной Америке, т. е. их действительное число больше. Число ныне живущих видов фа-

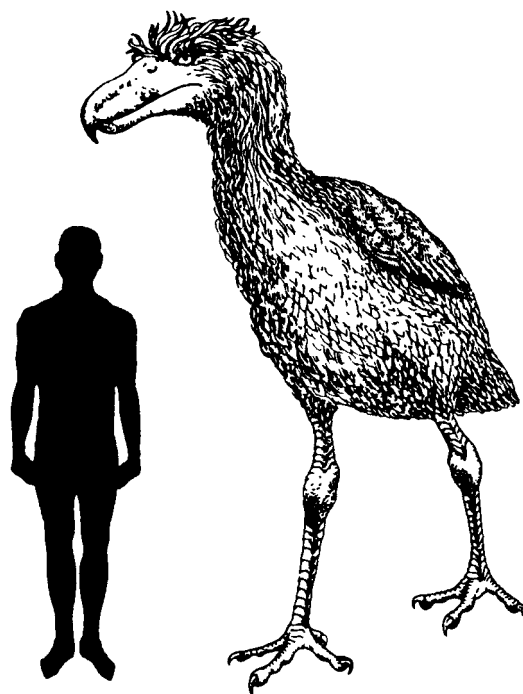


Рис. 4.49. Бескрылая нелетающая южноамериканская птица *Titanis*.

Рядом для масштаба дан силуэт человека, *Titanis* широко распространился в Северной Америке, где, по-видимому, был истреблен уже человеком. По Marshall (1988) из Briggs (1995).

* Мелкие млекопитающие способны пересекать на плавающих деревьях даже Атлантический океан.

уны Северной Америки, происходящих от южноамериканских предков значительно меньше — всего 2 (дикообраз и виргинский опоссум *Didelphis virginiana*, эндемичный для Северной Америки), до истребления человеком здесь обитали и другие виды южноамериканского происхождения: две ветви глиптонтонов, две ветви броненосцев и три семейства гигантских ленивцев (по меньшей мере, четыре разные ветви), различные таксоны южноамериканских копытных. Проникновение ленивцев в Северную Америку вовсе не ограничивалось её южной частью: гигантские наземные ленивцы обитали даже на Аляске, где были истреблены уже человеком. Вместе с тем, каждая из фаун сохранила своеобразие.

Так, для Южной Америки характерно большое видовое разнообразие кавиморфных грызунов (к ним относятся дикообраз, морская свинка и др.), неполнозубых, сумчатых и отсутствие насекомоядных (Дарлингтон, 1966; Симпсон, 1983). Это часто объясняют тем, что, например, насекомоядные не смогли проникнуть в Южную Америку (только один вид землеройки дошёл до Гватемалы), поскольку местные сумчатые оказались более конкурентоспособными. Неясно при том, почему южноамериканские сумчатые не вытеснили насекомоядных в Северной Америке, раз уж они более конкурентоспособны. Гораздо логичнее другое объяснение: насекомоядные не смогли проникнуть в Южную Америку, поскольку их адаптивная зона в южноамериканских ЦС была занята сумчатыми. И наоборот. Иными словами, конкурентоспособность — не такое же свойство вида, как размер или цвет. Понятие конкурентоспособности имеет мало смысла за пределами той ЦС, в которой её определяют. В этом понятие конкурентоспособности сходно с понятием экологической ниши. Необходимо также подчеркнуть, что степень проникновения североамериканских видов в разные ЦС Южной Америки разная: инвазия шла преимущественно в ЦС, сходных с североамериканскими, тогда как в такую специфическую южноамериканскую ЦС, как тропический дождевой лес, проникло мало североамериканских видов, потреблявших недоиспользуемые южноамериканской биотой ресурсы (не имевшие экологических аналогов): хищные, слоны, олени. При этом быки *Bovidae*, которых по интенсивности современного видообразования превосходят только мыши *Muridae*, в Южную Америку проникнуть так и не смогли.

Что же касается других групп, то результаты обмена были иными, в некоторых случаях прямо противоположными. Обмен в авиафауне был примерно эквивалентным, и это при том, что орнитофауна Южной Америки оставалась гораздо разнообразнее, нежели Северной, даже сейчас там живёт около трети всех известных на Земле видов птиц. Объяснение такому примерно то же, что и в случае с млекопитающими — южноамериканские таксоны принадлежат к более примитивным отрядам, причём наиболее разнообразные птицы ЦС, аналогов которых нет в Северной Америке. К тому же разнообразие птиц Южной Америки в значительной степени связано с тропическими дождевыми лесами, отсутствующими в Северной Америке. Обмен амфибиями наоборот шёл преимущественно с юга: саламандры, изначально отсутствовавшие в Южной Америке, проникнуть туда так и не смогли. Среди бесхвостых амфибий Южной Америки только один вид, возможно, имеет североамериканское происхождение, тогда как в североамериканской фауне три семейства (*Ascaphidae*, *Pelobatidae* и *Ranidae*) имеют северное происхождение (Северная Америка или Старый Свет), а четыре (*Bufo* и *Hyla* spp., *Leptodactylidae* и *Microhylidae*) — южноамериканское.

Аналогично среди рептилий два крупных семейства ящериц (*Iguanidae* и *Teiidae*) и большинство змей имеют южноамериканское происхождение (Дарлингтон, 1966). Среди веснянок только один род смог проникнуть в Южную Америку, тогда как из Южной в Северную проникло не менее 21 рода, причём 6 дошло до Канады. Сходная картина и среди клопов (Кириченко, 1951): фауна полужесткокрылых большей части Северной Америки значительно ближе к южноамериканской, нежели к Азиатской, даже в умеренной зоне Канады

«Это действительно заманчиво — найти в природе такую ячейку, в которой были бы слиты, очерчивались бы единой границей самые разнообразные формы организации растительного или вообще органического мира — типологические, регионально-индивидуальные, динамические, функциональные, флористические, синэкологические и т. д.» (Чернов 1984: 746).

южноамериканские роды представлены в значительном количестве. Роды клопов, общие с Азией, преобладают только в холодной зоне: в Канаде и на Аляске. Что касается Южной Америки, то для неё эндемичны или представлены большинством родов и видов многие семейства, подсемейства и трибы, наряду с полным или почти полным отсутствием характерных палеотропических семейств.

Обмена пресноводными рыбами почти не было: южноамериканские рыбы на севере достигли лишь центральной Мексики, североамериканские не продвинулись на юг дальше Коста-Рики (Дарлингтон, 1966).

Резюме

В стабильных (или предсказуемо меняющихся) условиях, существующих на достаточно больших площадях, часть обитающих здесь видов самоорганизуется в ценогические системы (ЦС). ЦС — минимальная структурно-функциональная самовоспроизводящаяся единица биосферы.

ЦС — не просто структура, а *динамическая* структура, способная изменяться во времени и передвигаться в пространстве. Каждая ЦС состоит из ассоциаций, образующих сукцессионные ряды. Последовательность сериальных ассоциаций в сукцессионном ряду (сукцессия) однонаправлена и жёстко детерминирована. Начальной стадией сукцессии являются пионерные ассоциации, специфичные для каждого достаточно распространённого в ареале ЦС сочетания абиотических факторов, а конечной — один (или немного) климаксов. Единственное отличие климаксовых ассоциаций от других — отсутствие у них внутренних причин для изменений. Свойства ЦС не сводимы к сумме свойств составляющих её ассоциаций. Только ЦС обладает своей собственной историей, судьбой, эволюцией.

Ассоциация очень редко соответствует сообществу. Образующие ЦС отдельные ассоциации есть лишь разные пространственно-временные стадии одной ЦС. Ассоциации реальны не более, чем сантиметровые отметки на линейке. И точно также как эти отметки позволяют охарактеризовать размеры, ассоциации дают нам реперные отметки хода сукцессий, позволяя делать научный прогноз. Поэтому выделение ассоциаций возможно только на заключительной стадии исследования ЦС. Наблюдающаяся в каждый конкретный момент на территории ЦС мозаика сообществ обусловлена (1) асинхронностью в разных местах сукцессий восстановления после разнообразных экзогенных нарушений и (2) изначальной гетерогенностью среды, которая приводит к тому, что в различных местах ареала ЦС идут сукцессии разных сукцессионных рядов.

В масштабах геологического времени ЦС устойчивее, чем образующие их ассоциации: в процессе эволюции ЦС может происходить замена одних ассоциаций на другие и смена видового состава при сохранении ЦС.

При сравнении ассоциаций разных ЦС следует иметь в виду, что они всего лишь пространственно-временные состояния разных ЦС. В принципе нет никаких препятствий для вхождения неразличимых физиономически ассоциаций в разные ЦС, но, поскольку они входят в различные ЦС — это разные ассоциации, сколь сходны бы они не были. Для выявления глобальных закономерностей в большинстве случаев гораздо информативнее сравнение ЦС в целом.

Ассоциации устанавливаются выявлением пространственно сопряжённых групп видов после длительной предварительной работы по определению адекватных размеров пробных площадок, методик сбора и обработки материала с обязательным изучением хода сукцессий. То есть установление ассоциаций — это заключительный, а не начальный этап исследования. Методы изучения распределения отдельных видов и их групп в пространстве факторов принципиально непригодны для выявления ассоциаций.

Стандартные методы (использование площадок априорно заданного размера, несоотносящегося с наблюдаемой в природе мозаичностью) позволяют выявлять сообщества (экосистемы, биоценозы и т. п.) — участки, выделяемые по тем или иным показателям биологическим (обычно видам, доминирующим по биомассе, численности, потоку энергии)

или нет (грунтам, почвам, межеванию). Такие сообщества могут состоять из одной ассоциации, но обычно включают в себя несколько или ни одной (образованы группировками). Использование неадекватных изучаемому объекту методов, игнорирование временной динамики ассоциаций, изучение сильно экзогенно нарушенных площадей — всё это привело к появлению теории континуализма.

Континуализм фактически признаёт существование только двух уровней организации жизни: организм (вид, популяция) и биосфера, — и отрицает наличие каких-либо самоорганизующихся биологических структур уровня, промежуточного между видом и биосферой. Континуализм также подразумевает, что ответ биоты всегда одинаков на одинаковые изменения абиотических условий. В реальности же этот ответ часто зависит от видового состава и сукцессионных процессов, различных в разных ЦС, т. е. может быть весьма неодинаковым.

У меня сложилось впечатление, что экологи, изучающие взаимодействие видов, особенно комплексы видов в зрелых ЦС, анализируя свой материал, приходят к выводу о неслучайном подборе совместно встречающихся видов. Те же, кто, используя парадигму континуализма, пытается выделить сообщества в материале, собранном методами континуализма, или же изучает взаимодействие видов в ЦС, по той или иной причине незрелых (например, существенно антропогенно изменённых или пресноводных), имеющих многие черты группировок, приходят к выводу о наличии континуума.

За время своего существования ассоциации, образующие ЦС, проходят через короткие периоды нестабильности и гораздо более длительные периоды стабильности. Частота возникновения периодов нестабильности пропорциональна потоку энергии, проходящему через ассоциацию: с увеличением этого потока периоды нестабильности становятся всё реже. Причиной возникновения периодов нестабильности является накопление на площади, занятой ассоциацией, неиспользованных ресурсов. В периоды нестабильности происходит освоение этих ресурсов вновь возникшими видами, старыми видами, изменившими специализацию, или видами-иммигрантами. Скорость эволюции ценофильных видов в периоды нестабильности очень велика, и её ограничивают только биологические особенности таксонов (некогерентная эволюция), а в периоды стабильности эволюция практически прекращается из-за стабилизирующего действия ЦС (когерентная эволюция). Аналогом ДНК в ЦС, обеспечивающим их постоянство во времени, является набор видов, входящих в ЦС.

ЦС различаются по сложности сукцессионных рядов и числу входящих в них ассоциаций — от единиц до нескольких десятков. Степень сложности ЦС определяют многие причины. Одна из основных — положение видов-эдификаторов в трофической цепи или, что то же самое, степень конкуренции за ресурс на первом трофическом уровне. Если виды-эдификаторы принадлежат к низшему трофическому уровню, свойства этого уровня определяют конкуренция за доступ к внешнему по отношению к сообществу источнику энергии (свету, потоку детрита, неокисленных органических или неорганических соединений и т. п.), в таком случае ЦС организуется по консортному типу. Число входящих в неё ассоциаций сравнительно велико, они образуют сукцессионные экогенетические и демутационные ряды. Колебания абиотических факторов и количества поступающей в ЦС энергии компенсирует создание запаса биомассы доминирующих долгоживущих видов-эдификаторов. Если виды-эдификаторы принадлежат к более высокому трофическому уровню или ассоциации стабилизируются экзогенно (например, частыми пожарами или штормами на рыхлых грунтах), то ЦС организуется по пастбищному типу. Число входящих в неё ассоциаций (но не видов!) невелико, сукцессионные ряды не развиты. Колебания абиотических факторов и количество поступающей в ЦС энергии компенсирует изменение численных соотношений видов и высокая по отношению к биомассе продуктивность в благоприятные периоды.

Консортный и пастбищный типы организации ЦС не альтернативны. У большей части ЦС в той или иной степени сочетаются признаки обоих. В границах всей ЦС и отдельных ассоциаций черты пастбищного типа организации усиливаются на более высоких

трофических уровнях. Пастбищные черты усиливаются и с увеличением индивидуальной подвижности видов. Блоки, состоящие из высокоподвижных видов (в море — нектон, на суше — крупные рептилии, млекопитающие и птицы), способны одновременно входить в состав нескольких ассоциаций и даже ЦС.

Степень уникальности видового состава ЦС (эндемизма) и таксономический ранг эндемичных таксонов свидетельствуют не о возрасте данной ЦС, а о том, как и в каких условиях она формировалась, о её типе (консортная или пастбищная) и степени разобщённости её ареала. Для образования таксонов ранга вида, рода и даже семейства вполне достаточно нескольких тысяч лет, а, возможно, и менее — сотен или даже десятков.

Отличие/сходство таксономического состава ЦС свидетельствует не только об их генетическом родстве, но и о степени отличия экологических амплитуд ЦС-доноров и реципиентов, а в случае формирования ЦС на изолированных площадях (озёра, острова) — и о количестве видов, сумевших попасть на площадь, где формируется новая ЦС.

На площадях, которые не могут быть заняты существующими ЦС и на которых невозможно формирование собственной ЦС из-за постоянно происходящих разнотипных непредсказуемых нарушений, образуются стохастические группировки видов, чьи свойства соответствуют представлениям континуалистов о сообществах. Изучение антропогенно модифицированных сообществ (а в некоторых случаях — таких антропогенно поддерживаемых, как, например, пойменные луга), обильно засорённых видами, чуждыми естественным сообществам, т. е. сообществ в разной степени далёких (очень вероятно, что по большей части — весьма далёких) от своего естественного состояния, повсеместно распространённых на поверхности суши, и привело к возникновению идеи континуума.

В реальной природе наблюдается более или менее непрерывный ряд между случайными континуальными группировками видов и полностью коадаптированными ассоциациями видов, образующими ЦС. В достаточно стабильных условиях любой самый случайный набор видов эволюирует в сторону формирования ЦС. Самые ранние стадии формирования ЦС мы можем наблюдать в антропогенных биотопах, например, в городах, на сельскохозяйственных землях и т. п. Их изучение показывает, что в них быстро начинают формироваться ЦС: развиваются разнообразные межвидовые отношения, виды меняют особенности своей биологии и т. п. Таким образом, можно утверждать, что в отсутствие нарушений, «по умолчанию», формируются дискретные ЦС и в этом смысле **ценотические системы следует считать нормальным состоянием биоты**. Парадигма структурализма описывает состояние, к которому стремятся все экосистемы и которого они достигают тем полнее, чем более предсказуемо их окружение.

Кроме ценофильных видов, образующих ЦС, на занятой ею территории обитают ценофобные виды, не входящие ни в одно из сообществ данной ЦС. Хотя их наличие необязательно для функционирования ЦС, они являются неизменным компонентом биоты. Ценофильные виды занимают фиксированные ниши, они находятся под действием мощного нормализующего отбора, поэтому эти виды обычно обладают набором чётких диагностических признаков и хорошо отличимы от других, имеют короткий список синонимов, их таксономический объём постоянен («хорошие» виды). Роль ценофобных видов в ЦС не детерминирована, поэтому для них часто характерна повышенная изменчивость, наличие большого количества с трудом диагностируемых видов-двойников, запутанная синонимия и неопределённый объём, меняющийся от ревизии к ревизии («плохие» виды). Скорость эволюции ценофобных видов может быть на много порядков выше скорости эволюции ценофильных в период стабильности ЦС.

«Абсурд. Утверждение или мнение, явно противоречащее тому, что думаем на этот счёт мы сами» (Бирс, 1966: 275).

«Все наши споры и есть, в сущности, вопрос о точке зрения на очевидные факты — в этом залог полной бессмысленности всякой полемики, но только бессмысленное и интересно. Любопытно, что выводы, к которым приходят спорящие, часто одинаковы, но это почему-то их не примиряет» (Быков, 2003: 660).

Ширина границ между ЦС пренебрежимо мала по сравнению с размерами самих ЦС. Границы достаточно стабильны во времени и устанавливаются как линии, по разные стороны которых конкурентное преимущество имеют различные ЦС. Градиенты абиотических факторов не являются причиной появления границ, но при их возникновении границы сдвигаются в места, где конкурентоспособность контактирующих ЦС равна.

Контакты биот приводят к их взаимному обогащению. Интенсивность миграции через биогеографическую границу пропорциональна таксономическому разнообразию биот: основной путь миграции — из более богатой видами биоты в менее богатую. Из менее таксономически разнообразной ЦС также происходит миграция, но в меньших масштабах. По-видимому, в результате миграций происходит уплотнение упаковки ниш для более эффективного потребления доступных ресурсов. Возможно, что наиболее проницаемы для инвазий сообщества в периоды перестроек. По крайней мере, нормально функционирующая зрелая ЦС практически непроницаема для инвазионных видов. Инвазии характерны для участков поверхности Земли, населённых (1) экзогенно разрушенными ЦС; (2) ЦС, функционирующими за пределами их экологических амплитуд; (3) слаборазвитыми ЦС, имеющими многие черты случайных группировок; (4) ЦС, образованными немногими исходными видами, давшими впоследствии адаптивную радиацию. Несмотря на происходящий обмен, каждая из биот сохраняет свою самостоятельность. Разрушение одной из ЦС происходит, вероятно, только в случаях сильного антропогенного стресса. Даже в случае установления контакта ЦС, имеющих сходные или даже идентичные экологические амплитуды, не происходит их объединения. Отчётливая граница между ними продолжает существовать исключительно из-за биотических взаимодействий при отсутствии каких-либо различий в абиоте. Об интеграции биот в единое целое, как должно было бы быть при справедливости концепции континуалистов, не может быть и речи.

Концепция структурализма позволяет нам понять, в каких случаях, на какой площади и как могут быть экстраполированы результаты экспериментов и наблюдений в природе.

5. Биogeография — общие вопросы

Две биогеографии: биологическая и географическая

Американский писатель Амброс Бирс определил барометр как «остроумный прибор, показывающий какая сейчас стоит погода» (Бирс, 1966: 275). Аналогично, многие полагают, что биогеография — это наука, рассказывающая нам о том, что в Африке живут жирафы, а в Австралии — кенгуру. Справедливости ради надо признать, что в широком распространении подобного мнения повинны и авторы многих учебников по биогеографии, основное содержание которых — описание разнообразных биогеографических царств и биомов, без объяснения того, как рассматриваемые выделы получены и, тем более, даже без попыток обсудить биологический смысл данных выделов. В таком понимании не было бы большой беды, если бы в разных учебниках и монографиях рассматривали бы одни и те же выделы. К сожалению, это совсем не так.

Характеризуя предмет биогеографии, часто говорят о её пограничном положении между биологией и географией (см., например, Беклемишев, 1982; Лопатин, 1989; Абдурахманов и др., 2001; Петров, 2004б). Обосновывают это тем, что биогеографические объекты имеют географические свойства — площадь и пространство. Следуя такой странной логике, морфологию животных и растений следует считать пограничной областью знаний между скульптурой, живописью и биологией, поскольку животные и растения имеют цвет и объём. Но проблема действительно существует. Аналогично тому, как один и тот же зоологический или ботанический объект может быть изучен как серия гистологических срезов или как скульптура, один и тот же биогеографический объект может быть изучен с позиций географии или биологии. И признание существования двух различных подходов кажется мне гораздо более разумным, чем попытки их объединения в некую синтетическую, интегрирующую науку, имеющую комплексный подход к биогеографическим объектам.

«Простой констатацией факта, что биогеография — наука, находящаяся на стыке географии и биологии, уже не обойтись, тем более, что согласно всем отечественным классификаторам научных направлений, биогеография относится к наукам о Земле, с чем биологи, успешно оперирующие собственными биогеографическими методами исследования, вряд ли согласятся» (Кафанов, 2004: 6).

Намерение, конечно, благое, но давайте посмотрим, к чему оно приводит, как его реализуют на практике. И географ, и биолог разделяют поверхность Земли на однородные участки. Различия в их работе заключаются в том, как именно они определяют эту однородность. В чём же состоит различие географического и биологического подходов?

Биология — это наука о жизни во всех её проявлениях, поэтому естественно, что биолога в первую очередь интересует именно биота, изучение неоднородности в распространении биоты, выявление более или менее однородных с биологических позиций участков. Иными словами, выделы биологической биогеографии должны быть населены однородной биотой, остальные факторы в пределах этого выдела могут быть сколь угодно неоднородными, такую неоднородность в дальнейшем просто учитывают в характеристике биотопа. Критерии однородности могут варьировать в зависимости от задач и представлений исследователя (например, разные у континуалистов и структуралистов), но у биолога они как минимум в первую очередь или даже исключительно являются характеристиками биоты.

География — это наука о поверхности Земли. С точки зрения географа, задача биогеографии состоит в том, чтобы описать отличие населения одного участка поверхности Земли от другого. Задача географической биогеографии — выделение ландшафтов, биомов, геосистем, природных комплексов. Ключевое место в биогеографии, с точки зрения географа, занимает понятие ландшафта: «Ландшафт действительно занимает узловое положение в системе территориальных физико-географических единиц» (Исаченко, Шляп-

ников, 1989: 6). «В сложной системе природных комплексов Мирового океана ключевое положение занимают подводные ландшафты» (Петров, 2004б: 53).

«Ландшафт понимается как геосистема с единым происхождением, общей историей развития, формирующаяся в условиях однородного геологического фундамента, одного преобладающего типа рельефа (например, холмисто-моренного, пластового эрозионного, высокогорного древнеледникового и др.), одинакового климата, с характерным сочетанием почв, растительных сообществ и геосистем локального уровня. Следовательно, ландшафт — это территориальная интеграция локальных геосистем, создающих его характерный внутренний узор, или морфологию» (Исаченко, Шляпников, 1989: 6). Обратите внимание, что из всей биоты в данном определении ландшафта (сделанном крупнейшими нашими ландшафтоведами) использована только часть экосистемы — растительное сообщество, причём отнюдь не в первую очередь. Поскольку растительность полностью отсутствует на более чем половине поверхности Земли (на морском дне за пределами фотической зоны), становится очевидным, что биотическая компонента для географии не очень существенна.

Это подтверждает другое определение ландшафта, данное учёным, всю жизнь изучавшим именно морские ландшафты, автором трёх учебников по биогеографии (Петров, 1999, 2001, 2004б): «Ландшафт морского дна обособляется на участке земной коры, имеющем одинаковое геологическое строение: как правило, он связан с развитием одной морфоструктуры, переход на участок другой морфоструктуры знаменует переход в другой ландшафт» (Петров, 2004а: 53). Обратите внимание, что автор данного определения ландшафта биоту вовсе никак не учитывает.

Локальную специфику биот он считает следствием принадлежности разных площадей к различным ландшафтам: «Своеобразие каждого природного комплекса соответствует своеобразие его биоты и биома» (Петров, 2004а: 49).

Широкое использование в подобных определениях возвратных форм глаголов («ландшафт понимается», «ландшафт.. обособляется») подсознательно создаёт у читателя впечатление объективного (т. е. независимого от субъекта-исследователя) процесса самопроизвольного разделения земной поверхности на ландшафты. Между тем, это не так: понятие «ландшафт», с точки зрения биолога, — весьма расплывчатое

«Значительный рост числа публикаций по теоретическим проблемам биогеографии сопровождается не уменьшением, а увеличением разночтений в понимании сущности биогеографии и её роли в географическом и биологическом циклах наук. Приходится заключить, что методология морской и общей биогеографии нуждается в серьёзной методологической разработке» (Кафанов, 2004: 6).

(чтобы не говорили ландшафтоведы), не имеющее чётких конструктивных критериев, позволяющих провести его границы. Неудивительно, что разные исследователи (в том числе и ландшафтоведы!) в одном и том же месте выделяют различные ландшафты (подробнее этот вопрос рассмотрен ниже в этой главе, в разделе «Методы биогеографии»).

Таким образом, с точки зрения биолога, вместо интегрального подхода, получается эклектичность, при которой подбор существенных для биогеографического районирования признаков задают априорно на основе представлений авторов о том, какие признаки существенные, а какие — нет, т. е. субъективен в высшей степени. А, с точки зрения географа, набор классификационных признаков, возможно, сделан вполне объективно. При этом наиболее интересующий биолога предмет — гетерогенность биосферы — географы при районировании учитывают лишь как весьма второстепенный фактор, а то и вовсе игнорируют. В результате районирование географа и биолога не только *может* быть различно, но *должно* быть различно: в некоторых случаях различия, которые географ посчитает существенными, окажутся несущественными для биоты. В этом случае географ разделит данный участок поверхности Земли на несколько районов, биолог же посчитает его за один. И наоборот, биота может оказаться более чувствительной, чем географ, и однородный, с точки зрения географа, участок биолог, следуя различиям в биоте, разделит на несколько. При выделении ландшафтов о сукцессиях даже и не вспоминают, считая населе-

ние данного конкретного участка неизменным, между тем любой биолог (даже континуалист) с этим согласиться не может.

Результатом этих стараний объединить необъединяемое является то состояние кризиса, в котором находится современная биогеография. Поэтому прав С.М. Разумовский (1982), считавший идею объединения биологической и географической биогеографий в одну, не только не продуктивной, но и вредной. Следует признать, что под одним термином «биогеография» искусственно объединены две совершенно разные по предмету исследования и методическим подходам науки. Одна из них биологическая, другая, более известная в настоящее время — географическая. Подразделение биогеографии на биологическую и географическую, как указывает А.И. Кафанов (2006), можно проследить, начиная с Georges-Louis Leclerc Comte de Buffon (1707–1788) и Eberhard August Wilhelm von Zimmermann (1743–1815), т. е. примерно с третьей четверти XVIII в., и продолжая в трудах таких классиков биогеографии, как Edward Forbes (1815–1854) и Alfred Russel Wallace (1823–1913), где оно чётко выражено.

Надо отметить, что некоторые географы не только не призывают к интегральному подходу, а наоборот утверждают, что только географические характеристики и следует принимать во внимание. Так, географ В.Г. Мордкович в своих «Основах биогеографии» пишет: «сгущения ареалов большого числа таксонов в каком-либо месте имеет значение лишь при условии их встроенности в какую-либо геоэкографическую структуру» (2005: 138). Говоря более понятным языком, биогеографической является только граница какой-нибудь «геоэкографической структуры», а вовсе не место резких изменений биоты. Если фактическая дискретность биосферы не совпадает с «геоэкографическими структурами», выделенными по критериям, не имеющим никакого отношения к биологии, тем хуже для неё. Неудивительно, что подобная позиция вызывает весьма резкую критику биологов (Кривохатский, 2006; Кафанов, 2007б). Но и географов можно понять — у них совсем другие задачи.

Географ изучает аква(терри)тории, а биолог — экосистемы. Экосистемы интересуют и географа, но лишь как один из многих, причём, как явствует даже из приведённых выше определений ландшафта, — не самый существенный и даже необязательный компонент ландшафта. Ландшафты выделяют и на Луне, где жизнь отсутствует. Территория интересует и биолога, но лишь как биотоп экосистемы. Это различие — не просто различие в акцентах, а принципиальное различие в подходе к изучению принципиально разных систем: экосистем и ландшафтов.

Итак, географическая и биологическая биогеографии имеют разные объекты, которые они изучают различными методами. Тем не менее данные науки, а, следовательно, и результаты ими полученные, обычно не различают. Экосистема — понятие биологическое. Ландшафт — географическое. Но многие биологи не различают и их. Возможно это связано с тем, что они отрицают сам факт существования экосистемы как явления. Но тем не менее, они нуждаются в какой-то структуре размером больше особи (популяции), но меньше биосферы. Ландшафт вполне для этого подходит. Масштаб структур, выявляемых

«Это типичное зонально-климатическое деление. Неясно, почему оно названо орнитогеографическим» (Чернов, 1975: 187).

«Не следует подразделять биогеографию на биологический и географический разделы...» (Воронов, 1976: 9–10).

«В связи с температурой поверхностных слоёв воды в мировом океане отмечают пять основных областей: одна тропическая... две прилегающие к полюсам — арктическая на севере и антарктическая на юге и две переходных» (Зёрнов, 1949: 276).

«Деления на зоогеографические области должно основываться на физико-географических данных» (Шмидт, 1904: 372). «Гюнтер исходил... однако, более из состава фауны, чем из физико-географических условий, и поэтому во многих случаях установленные им области искусственны» (там же, стр. 374).

«Ландшафтоведение — географическая наука. Но она изучает в принципе те же явления, что и биоценология — наука биологическая» (Несис, 1980: 92).

Таблица 5.1. Сравнение основных биологических и географических единиц расчленения поверхности Земли.

основная единица площадь основной единицы число на Земле	географическая	биологическая
	ландшафт $n \times 10^2 - 10^3$ км ² $n \times 10^4$	провинция $n \times 10^3 - 10^6$ км ² $n \times 10$

биологической и географической биогеографиями, часто сходен (табл. 5.1). К тому же, те и другие часто их называют одинаково. Всё это дополнительно путает и без того не очень ясный предмет.

Ландшафтный подход к изучению поверхности Земли незаменим при изучении экосистем, связанных с деятельностью человека, т. е. фактически на всей поверхности суши. Многое он даёт и при изучении морского дна. Но если мы хотим изучать особенности биоты, то и надо изучать биоту. А лишь затем — условия, в которых она существует. Только так возможно отделить факторы внешней среды на самом деле значимые, действительно влияющие на распределение экосистем и видов, от факторов, которые только кажутся нам таковыми. Ибо единственный объективный критерий для выявления таких факторов — значимость их для биоты. Если при разных условиях мы наблюдаем одну биоту, это означает, что с точки зрения биоты условия одинаковые, что различия факторов внешней среды, которые кому-то кажутся существенными, влияющими на биоту, на самом деле таковыми не являются. Если расчленяют поверхность Земли на логическом основании, ином, нежели свойства биоты, трудно выявить закономерности, определяющие различие биот разных участков. Какое логическое основание для классификации используют, такую классификацию и получают.

В настоящее время биогеографией занимаются, в основном, географы. Кафедра биогеографии МГУ находится на географическом факультете. Почти все книги по биогеографии написаны для географов, о чём честно говорят надписи на их титульных листах, большая часть их авторов — географы по образованию. Так, на русском языке издано лишь два учебника, в которых детально рассмотрена биогеография моря (Бобринский, Зенкевич, Бирштейн, 1946; Кафанов, Кудряшов, 2000), и на их титульных листах прямо сказано, что они предназначены для географов. Направленность учебников для географов довольно чётко отражена в названии учебника А.Г. Воронова (1911–1995), первого заведующего кафедрой биогеографии географического факультета МГУ (1950–1987). Он выдержал много переизданий и стал образцом для учебников по биогеографии, написанных сотрудниками данной кафедры и их коллегами. Его название звучит так: «Биогеография с элементами биологии». Учебников же, написанных биологами для биологов, очень мало. То, что написано в этом и последующем разделе можно назвать «биогеография с элементами географии».

В дальнейшем мы рассмотрим только **биологическую биогеографию — биологическую науку, изучающую крупномасштабную гетерогенность биосферы**. Интересующимся географическим подходом к биогеографии следует обратиться к соответствующим

Экологи «используют дедуктивный, обычно экспериментальный подход к отдельно взятым маленьким, хорошо отграниченным экосистемам и пытаются понять, как они функционируют... Биогеографы используют индуктивные, не экспериментальные методы для изучения отдельных эволюционных линий или групп видов, распространённых в масштабах континентов или Земли и в эволюционном масштабе времени» (Briggs, 2007: 193).

руководствам для географов (Бобринский, 1951; Бобринский, Зенкевич, Бирштейн, 1946; Воронов, 1963; Воронов, Дроздов, Криволицкий, Мяло, 2002; Воронов, Дроздов, Мяло, 1985; Второв, Дроздов, 2001; Кафанов, Кудряшов, 2000; Лебедева, Дроздов, Криволицкий, 2004; Мордкович, 2001, 2005; Петров, 1999, 2001, 2004) и многие, многие другие). Основные задачи биологической биогеографии:

1. Описание того, как и почему отдельные таксоны распределены по поверхности Земли.

2. Выделение участков, в пределах которых от- вет биоты на одинаковые изменения (обычно — абиотические) был бы одинаков, анализ особенностей

функционирования биоты таких участков, а также выявление закономерностей в их распределении.

Биологическая биогеография имеет много общего с экологией. На родство экологии и биогеографии указывал ещё в 1866 г. Ernst Heinrich Philipp August Haeckel (1834–1919), считавший экологию разделом биогеографии (Зенкевич, 1951; Кафанов, 2006). С точки зрения структурализма, экология и биогеография — науки, занимающиеся одним объектом в разных пространственных и временных масштабах. Грань между ними довольно субъективна, а поэтому — искусственна, хотя на практике часто удобна. Границу между ними можно провести по уровню ЦС: объекты ранга ЦС и ниже — предмет

экологии; распределение ЦС, их взаимодействие и эволюция, а также сравнение ЦС и их частей по разным показателям (т. е. изучение явлений в масштабе большем, чем ЦС) — предмет биогеографии. Различие экологии и биогеографии наглядно иллюстрирует мысль Ч. Дарвина: «в Южной Африке, Южной Америке и Австралии млекопитающие объедают молодые побеги кустарников, но и млекопитающие, и кустарники на каждом из этих материков различны, и экология не может объяснить эти различия» (цит. по: Дарлингтон, 1966: 9). Объяснение данного различия и есть предмет биогеографии. Мы в дальнейшем будем затрагивать вопросы, которые принято считать экологическими, только в тех случаях, когда это существенно для понимания крупномасштабной структуры биосферы.

В 1989 г. J.H. Brown и В.А. Maurer предложили термин «макроэкология» как неэкспериментальный подход к изучению обилия, распределения и разнообразия видов и любых других частей ЦС (сообществ, ассоциаций и др.) в масштабе времени и пространства гораздо большем, чем в традиционных экологических работах. Предмет макроэкологии целиком и полностью входит в биогеографию. Появление и популярность этого термина может оправдывать только то, что проблема разделения биогеографии на две науки действительно существует. На западе есть ещё одна причина — многие биогеографы понимают биогеографию очень узко, часто как перемещение в пространстве отдельных эволюционных линий, практически полностью игнорируя их экологическое окружение. Есть ещё одна чисто психологическая причина: последователям «новой» науки можно игнорировать результаты более чем двухвекового развития старой (биогеографии).

Непосредственная цель биогеографии — описание крупномасштабной неоднородности биосферы, но её конечная цель состоит в понимании того, как эта неоднородность образовалась, что фактически эквивалентно пониманию эволюции биосферы. В этом биогеография сливается с теорией эволюции. Часто даже говорят о существовании особого раздела биогеографии — исторической биогеографии. Такое разделение кажется мне искусственным: без анализа истории мы не можем понять закономерностей современной биогеографии. Это всё равно, что противопоставлять таксономию филогении: любой таксономист всегда учитывает возможные пути возникновения одного таксона из другого, оценивая сходство и родство, независимо от того, упоминает ли он где-нибудь о таком или нет.

Сущность биогеографического региона

Наблюдаемая биогеографическая картина может быть понята и объяснена только через выяснение того, какие процессы привели к её возникновению. Между тем, взгляды континуалистов и структуралистов на природу биогеографической дискретности существенно различаются.

С точки зрения континуалистов, весь живой покров Земли представляет собой континуум. Континуалисты ищут области резких смен биот. Некоторые даже предпочитают говорить не о биогеографических регионах, а о биотах (фаунах, флорах), полагая, что они связаны в пространстве плавными переходами — эоклинами (эквивалент экотона в биогеографическом масштабе). Биогеографическую дискретность континуалисты интерпре-

«Провести вполне определённую черту между явлениями, изучаемыми экологией и зоогеографией, нельзя» (Бобринский, Зенкевич, Бириштейн, 1946: 10).

«А.Г. Наумов считает, что биогеография и экология разграничиваются в первую очередь различием масштабов изучаемых явлений» (примечание редакции к статье А.Г. Наумова, 1983: 148).

«Было сформулировано много биогеографических гипотез, но имеется очень немного данных по непосредственной их проверке. Биогеографы часто особенно не заинтересованы в проведении такого рода работ, оставляя их на экологов» (Hengeveld, 1992: 2).

тируют как артефакт или как задаваемую влиянием абиоты непосредственно на распространение отдельных видов. Границы между биогеографическими регионами, с точки зрения континуалистов, являются результатом условного, договорного разделения биосферы. Фактически это означает, что континуалисты признают только две основные структурно-функциональные категории биосферы: особь (вид, популяция) и биосфера. Поскольку континуа-

листы отрицают наличие самоорганизующихся структур, они разделяют биогеографию на биогеографию, изучающую распространение видов (фаунистическую, флористическую, биотическую), и биоценологическую, изучающую распространение экосистем (биоценозов, сообществ и т. п.).

С точки зрения структуралистов, биосферу можно разделить на конечное число ЦС. Структуралисты выявляют ЦС и затем изучают их распространение по поверхности Земли. Каждая ЦС занимает некое пространство — биотоп ЦС, или, что то же самое, — биогеографический район, который и является минимальным биогеографическим выделом. В рамках структурализма не только противопоставление, но даже и разделение биогеографии видов и экосистем бессмысленно, поскольку они — синонимы, ибо виды распространяются не сами по себе, а как компоненты ЦС (ценофильные виды), или, по крайней мере, на их распространение существенно влияют ЦС (ценофобные виды).

Континуализм способен объяснить наблюдаемую картину, но у него нет объединяющей концепции, которая обладала бы прогностическими свойствами. Поэтому биогеография континуалистов фактически представляет собой слабо связанные ветви: не дерево познания, а куст. Это отражается и в структуре руководств по биогеографии, хотя их авторы признают такое редко: общие вопросы в них занимают весьма незначительную часть и часто сведены к простому перечислению различных положений и многочисленным примерам. Пожалуй, лишь Е.С. Pielou честно написала, что её книгу «можно рассматривать как серию эссе» (Pielou, 1979: VI). Наличие стержневой идеи у структуралистов — признание способности видов к самоорганизации в ЦС — не только создаёт стройное дерево концепции структуралистской биогеографии, но и позволяет предсказать динамику и состояние биосферы на необследованных участках в условиях, отличных от изученных.

С точки зрения структуралистов, зоны повышенных градиентов абиотических факторов не являются причиной появления границ, но при их возникновении они обычно служат аттракторами для границ. Если граничат ЦС со сходными экологическими амплитудами и примерно равной конкурентоспособностью, то положение границы между ними после того, как они вступили в контакт, вообще не зависит от абиоты, а соответствует линии, на которой эти ЦС встретились. Такие ЦС могут возникнуть только в изолированных районах со сходными абиотическими условиями. Примеры таких контактов рассмотрены в предыдущей главе. При уничтожении ЦС на каком-либо участке у такой границы он будет занят ЦС с большей скоростью расселения.

В том редком случае, когда условия на каком-нибудь участке выходят за пределы экологической амплитуды данной ЦС, но нет другой ЦС, более конкурентоспособной в этих условиях (или она не может туда попасть), то такой участок заселяет данная ЦС. Если участок существует достаточно долго и достаточно велик, а факторы среды постоянны или меняются предсказуемо, то в нём формируется собственная ЦС. Если же нет, то формируются отличающиеся ассоциации. Их отличия тем больше, чем больше условия этого участка выходят за пределы экологической амплитуды ЦС. Такие отличия легче всего обнаружить по видовому составу, но они захватывают и другие аспекты (структуру ассоциаций, сукцессии и т. д.). Примером ассоциаций, сформированных за пределами экологических амплитуд ЦС, являются сообщества мористых районов эстуариев, сообщества таких морей как Балтийское, Чёрное и Азовское, глубоководных котловин шельфовых морей, например, наибольших глубин Норвежского желоба Северного моря.

Изменение абиотических условий в конкретной точке может привести к перемещению границы между ЦС. Короткопериодические (продолжительностью меньше продолжительности жизни видов-эдификаторов) колебания абиотических условий не приводят к каким-либо изменениям. К ним приводят лишь изменения климата, т. е. долговременные изменения абиотических условий.

Флористический состав наземных биогеографических районов в точности соответствует предложенному А.И. Толмачевым (1931, 1986) понятию **конкретная**, или **элементарная флора**. Он определил их как «весьма реальную совокупность видов, действительно обитающих в одном определённом районе, в пределах которого эти виды комбинируются лишь в зависимости от внешних условий, причём совместное (или почти совместное) нахождение любых из этих видов не является в принципе исключённым. Такие совокупности видов, представляющие конкретные, действительно существующие комплексы их, а не умозрительные объединения, мы обозначаем, в противовес сводным флорам, как конкретные, или элементарные флоры» (Толмачев, 1986: 8)*. С.М. Разумовский (1999: 446) предложил разграничить термины «конкретная» и «элементарная» флора. Термин «элементарная» флора он предложил применять к флоре наименьшего биогеографического выдела, конкретная — любого. Если биогеографический регион естественный, то конкретная флора является суммой элементарных флор, входящих в него.

Биоту биогеографических регионов логично назвать по аналогии **конкретной (элементарной) биотой**. В литературе также используют термин **биотический комплекс** (Миронов, 1990, 1999, 2004).

Ю.И. Чернов ввёл термин «конкретная фауна». Однако он считал «конкретной фауной» «список видов относительно небольшого района, включающего наиболее характерные элементы ландшафта данной зоны» (1975: 42), т. е. «конкретная фауна» в его понимании это вовсе не аналог «конкретной» флоры А.И. Толмачева, что может привести к недопониманию. Поэтому лучше или не применять данный термин, или использовать его скорее в понимании А.И. Толмачева, как это делает А.И. Кафанов (1991: 24), предложивший использовать данный термин независимо от Ю.И. Чернова.

Линии резкой смены видового состава разделяют биогеографические регионы. Сам факт совпадения границ ареалов разных видов из совершенно различных неродственных таксонов, без очевидных биотических связей и с неодинаковой биологией свидетельствует о наличии интегрированной системы. Этой интегрированной системой, ограничивающей распространение входящих в неё видов, и является рассмотренная в предыдущем разделе ЦС. Иными словами, минимальный биогеографический выдел — это ареал ЦС. Если рассматривать биогеографические регионы именно так, мы получаем не только объективный критерий для их выделения, но становится ясной ещё одна причина возникно-

«Территорию (акваторию), занимаемую конкретной флорой (фауной, биотой), можно принимать за наименьшую единицу биотического районирования (элементарный биотический комплекс)» (Кафанов, 2005: 64).

Миронов (1987, 1990, 1999) предполагает «существование крупных экосистем (биогеокомплексов), территориально соответствующих биотическим комплексам» (Миронов, 2004: 77).

«Фаунистические области *не* (курсив Ф. Дарлингтона — *И.Ж.*) соответствуют точно материкам... Единой системы преград нет» (Дарлингтон, 1966: 351).

* Приведя последнее предложение этого определения, один из активных сторонников континуализма — Б.М. Миркин — непостижимым образом делает вывод: «Таким образом, конкретная флора — это совокупность видов экологически однородного физико-географического района (один тип климата, один тип геоморфологического строения поверхности, один тип преобладающей растительности)» (Миркин и др., 2002: 184). На самом деле А.И. Толмачев не только ничего подобного не утверждал, наоборот, и в указанной работе, и в других сводными называл именно флоры районов, выделенных по физико-географическим критериям, перечисленным Б.М. Миркиным с соавторами. Именно их, вместе с флорами административных районов, он противопоставлял как искусственные «умозрительные объединения» естественным, выделенным только по признакам растительности.

вения континуализма. Очевидно, что большинство изученных до сих пор сообществ являлось только частью реальных ЦС и обычно весьма небольшой частью. Распределение видов внутри биогеографического региона гомогенно настолько, насколько это позволяют абиота и распределение ассоциаций, находящихся на разных стадиях сукцессий. Разновременность прохождения различных сукцессионных стадий в разных местах и действительно существующие переходы между последовательными сукцессионными стадиями ведут к тому, что обычно существуют места, где одна ассоциация переходит в другую, т. е. на местности можно обнаружить пространственный континуум, являющийся отражением континуума временного (сукцессии) (подробнее см. предыдущую главу).

Иными словами, в пределах биогеографического региона с точки зрения ЦС (= конкретной биоты) среда однородна, поскольку весь регион занимает одна ЦС. Любые наблюдаемые в пределах биогеографического региона (= ареала ЦС) неоднородности биоты с точки зрения биогеографии (т. е. в биогеографическом масштабе) несущественны, поскольку являются лишь следствием того, что в разных местах ЦС находится на неодинаковых стадиях своего развития.

В тех случаях, когда изучаемая экосистема была достаточно чёткой консорцией, или же можно было легко выделить виды-эдификаторы, или же изучаемая часть была ограничена уж очень резким градиентом абиоты (например, озеро от окружающего леса), исследователи приходили к выводу о том, что изучаемое ими сообщество — функциональное единство (биотически контролируемое сообщество). Именно лёгкостью проведения границ в значительной степени можно объяснить большую популярность изучения таких нетипичных фрагментов ЦС, как острова или маленькие озёра. Если же консортные связи, виды-эдификаторы или границы выявить было не столь легко, неизбежно следовал вывод о том, что изучаемое сообщество — математический артефакт (физически контролируемое сообщество) (обзор применительно к бентосу см. Несис, 1977).

«Все эти классификации, из которых многие так удачно придуманы натуралистами, как и их отделы и подотделы, — чисто искусственные способы. Ничего подобного, повторяю, нет в природе, несмотря на то, что некоторые с виду обособленные участки в ряду живых тел как бы дают основание для таких делений. Равным образом можно утверждать, что в действительности природа не образывала среди своих произведений ни конкретных классов, ни отрядов, ни семейств, ни родов, ни видов, но отдельных особей, последовательно сменяющих друг друга и сходных с породившими их» (Ж.Б. Ламарк, «Философия зоологии», цит. по: Северцов, 1987: 156).

«Природа производит особей и ничего более... виды в природе реально не существуют. Они являются умозрительными понятиями и ничем более... виды были изобретены, чтобы мы могли рассматривать совокупно большие количества особей» (Bessey, 1908, цит. по: Майр, 1971: 39).

«Трудно отрицать наличие полной взаимонезависимости отдельных видов... последней основной классификационной единицей растительных сообществ являются не ассоциации, а виды» (Вальтер, 1968: 12–13).

Две парадигмы биогеографии до деталей сходны с двумя парадигмами таксономии: одни авторы считают вид реальным, другие считают его абстракцией, придуманной для удобства, и признают лишь реальность особей. В биогеографии тоже есть исследователи, отрицающие реальность ЦС и признающие лишь реальность видов. Судя по длительной истории сосуществования двух концепций в таксономии, биогеографию также ждёт весьма длительный период сосуществования двух парадигм. Эти концепции являются принципиально несовместимыми, как несовместимы ламаркизм и дарвинизм. Виды или существуют, или нет. ЦС или существуют, или нет. В данном споре, возможно, окажется полезной идея Н.И. Вавилова (1931) о том, что доказательством реальности вида должна служить не его элементарность, а участие в процессах, протекающих в биосфере. Парадигма континуализма достаточно адекватно описывает распределение биоты в антропогенно созданных сообществах. В настоящее время такие сообщества занимают большую часть поверхности суши. Леса повсеместно уже превращены в промышленные древостои или вырублены, безлесные

Таблица 5.2. Основные черты парадигм биогеографии

характеристика	парадигмы	
	структурализм	континуализм
Сущность биогеографического региона (БР)	БР — объективно существующая структурно-функциональная ячейка биосферы — биотоп ЦС	БР — субъективно выделенная более или менее однородная часть биосферы.
Наименьшая единица классификации	Объективна — ареал ЦС	Субъективна, определяется масштабом рассмотрения. Число БР зависит от избранного масштаба
Классификация БР отражает	Внутреннюю структурную иерархию биосферы	Существующую в данный момент случайную мозаику биосферы и использованные методы
Основной фактор организации БР	Взаимодействие видов	Абиотические условия, определяющие мозаику дифференцированных по нишам видов.
Связь ЦС и её биотопа	Жёсткая. Биотоп каждой ЦС уникален и соответствует условиям, при которых она имеет конкурентные преимущества перед соседними	Стохастическая. Биотопы разных ЦС могут перекрываться в разной степени
Сущность биогеографических границ	Границы БР = границы ЦС. Чёткие (ширина границы по сравнению с площадью БР пренебрежимо мала). Места увеличенных градиентов абиотических факторов — аттракторы границ, а не причина их появления	Границы нечёткие — области более резких смен биоты в местах увеличенных градиентов абиотических факторов. Ширина границы меньше, равна или больше площади БР, это зависит от резкости градиентов абиоты
Сукцессия	Жёстко детерминированный однонаправленный процесс смены ассоциаций, соответствующих дискретным фазам сукцессии. Движущая сила сукцессий — некомпенсированность взаимодействия видов. Каждый сукцессионный ряд ведёт к климаксу, в котором воздействие видов друг на друга компенсировано	Стохастический (вплоть до марковской цепи) процесс смены случайных сочетаний видов с возможными инверсиями последовательности. Движущий фактор сукцессий — различия стратегий видов. Отношения видов в сукцессионных последовательностях могут носить характер благоприятствования, ингибирования (часто компенсируемого толерантностью) или нейтральности
Климакс	В каждом БР один или немного	Климаксы связаны переходами в климакс-континуум, число климаксов зависит от масштаба рассмотрения
Возникновение ЦС	Происходит геологически мгновенно при появлении пространства, которое не может быть населено другими ЦС	Сеткообразный процесс дифференциации и упаковки экологических ниш в гиперпространстве ресурсов, ценотических отношений и физического пространства
Разделение видов с точки зрения выделения биогеографических регионов	Виды, входящие в ЦС (ценофилы) информативны, ценофобы — шум	Все виды равноценны
Ареал вида в момент возникновения и его динамика	Ценофильных — сразу на всей площади БР, затем может распространяться на другие БР, но тоже на всю их площадь. Ценофобных — определяется их биологией, а не ареалом ЦС, постепенно растёт	В маленькой области, откуда происходит постепенное распространение — $age \& area$
Скорость эволюции	В процессе формирования ЦС при возникновении БР — мгновенная коадаптация ценофильных видов, затем в значительной степени блокируется. Ценофобных — идёт постоянно	Идёт постоянно с неизменной скоростью

ЦС превращены в сельхозугодья (пашни, выпасы) или пустыни. Но и в этом случае имеется тенденция формирования ЦС. По мере формирования ЦС континуализм всё менее адекватно описывает пространственное распределение биоты и её функционирование.

Впрочем, надо подчеркнуть, что многие экологи в силу привычки к небольшим объектам и масштабам не рассматривают экосистемы размера ЦС. Да и трудно ожидать от человека, десятилетиями занимавшегося, например, изучением популяций планктонных ракообразных небольшого лесного озера, понимания того, что всё изучавшееся озеро в целом есть лишь очень незначительная часть ЦС, подобно тому как особь — незначительная часть вида, ведь, изучая физиологию особи, трудно догадаться о существовании эволюции. Критика структуралистов континуалистами никогда не рассматривает биогеографический масштаб. Не то, чтобы работ по такому масштабу не было, но задачу определения структуры биосферы в таком масштабе континуалисты не ставят. Они просто экстраполируют данные, полученные ими в масштабе мелких сообществ и их интерпретацию, на биогеографический масштаб. И даже когда они изучают, например, изменение биоразнообразия в масштабах всей Земли, делают это так же, как и при изучении мелкомасштабных изменений. В частности, используют чисто умозрительную идею о плавности изменений. Между тем, это принципиально разные масштабы изучения биосферы, на которых протекают различные биологические процессы. Именно в биогеографическом масштабе проявляются основные различия континуализма и структурализма. Реальность и чёткость биогеографических границ многократно и независимо подтверждались и подтверждаются исследователями, выделяющими одни и те же границы на основе изучения распространения самых разных таксонов и с использованием неодинаковых методик проведения границ.

Основные отличия парадигм суммированы в табл. 5.2. Часть приведённых в таблице отличий уже рассмотрены выше, остальные разобраны ниже. Черты парадигмы континуализма взяты преимущественно из работ Б.М. Миркина (Миркин, 1984; Миркин, Наумова, 1998, 2000) по возможности с сохранением языка и стиля.

«Ареал — это площадь (область) обитания вида» (Алёхин и др., 1961).

«Ареал. Определённая территория, населённая группой животных» (Дарлингтон, 1966: 30).

«Ареал — часть земной поверхности (акватории или территории), на которой распространён данный таксон... или какой-либо тип сообщества» (Кафанов, Кудряшов, 2000: 12–14).

«Ареал — это часть земной поверхности или акватории, в пределах которой встречается данный вид организма» (Петров, 2001: 45).

«Географические ареалы — как тени в китайском театре теней, образуемые разными таксонами на экранах континентов: так же можно измерять, взвешивать и изучать поведение привидений» (Rapport, 1982, цит. по: Gaston, Blackburn, 2000: 99).

Ареал

Любая ЦС образована видами. Область распространения таксонов (преимущественно видов) и их комплексов (экосистем, биомов, ЦС и т. п.) по поверхности Земли называют **ареал** (от лат. *area* — площадь, пространство). Понятие ареала остается одним из основных понятий биогеографии. Со времён ботаника Alphonse Louis Pierre Ruyam de Candolle (1806–1893), после выхода в 1855 г. его классического труда «География растений» (русский перевод 1856) тщательное вычерчивание и изучение ареалов видов является первой стадией биогеографического исследования. Для части биогеографии, занимающейся изучением ареалов (не только видов и других таксонов, но и экосистем и т. п.), даже предложен особый термин — **хорология**. Рисование карт ареалов такой же инструмент для биогеографа, как микроскоп для морфолога. Только детально изучив и сравнив ареалы отдельных видов, можно приступать к установлению биогеографических выделов, и тем более к решению сложных проблем генезиса конкретных и элементарных биот. Важность карт обусловлена тем, что теоретически карта — это важнейшее обобщение, объективно отражающее накопленный массив данных по распространению на поверхности Земли тех или иных явлений и лишённое субъективных интерпретаций. В рамках биогеографии основной объект, изображаемый на картах — ареалы.

ментарных биот. Важность карт обусловлена тем, что теоретически карта — это важнейшее обобщение, объективно отражающее накопленный массив данных по распространению на поверхности Земли тех или иных явлений и лишённое субъективных интерпретаций. В рамках биогеографии основной объект, изображаемый на картах — ареалы.

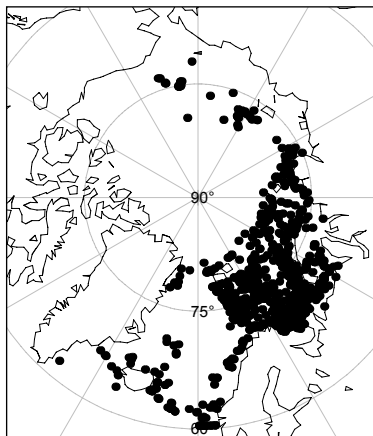


Рис. 5.1. Распространение полихеты *Nothria hyperborea* в Северном Ледовитом океане. По И.А. Жиркову (2001).

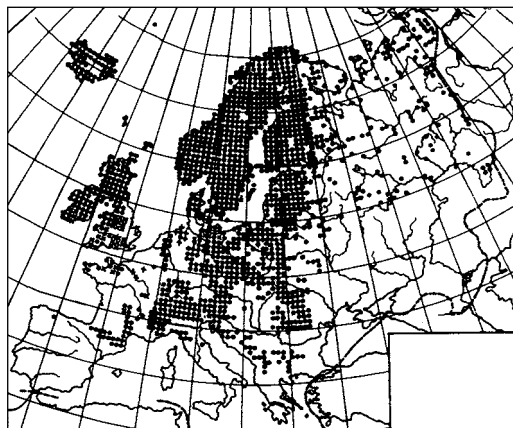


Рис. 5.2. Ареал плауна баранца *Lycopodium selago*. По А.И. Толмачеву (1974).

Методы изображения ареалов и проведения их границ

Многие определители, монографии по отдельным таксонам или обзоры, равно как и книги и учебники по биогеографии содержат карты ареалов (range maps). Эти карты выглядят столь наглядно и понятно, что кажется странным желание остановиться на методике их построения. Попробуем всё же разобраться в том, как строят карты ареалов, и что в действительности на них изображено. Попутно будет дано несколько советов по методике построения карт, но желающие строить действительно понятные и наглядные карты должны обратиться к руководствам по картографии.

Самое беглое сравнение карт показывает, что они бывают разных типов, которые целесообразно рассмотреть отдельно. Для простоты изложения речь пойдет о картах видовых ареалов: черты карт ареалов таксонов более высокого ранга сходны, поэтому отдельно о них будет говориться только в особых случаях.

Точечные карты (рис. 5.1, 5.2, 5.9, 3.70 и другие). Самый простой тип карты — это карты, содержащие только сведения об отдельных находениях видов. Для достаточно массовых видов в районах, откуда имеется много материала, условные значки сливаются. Поэтому целесообразно использовать на картах в качестве значков самые простые геометрические фигуры (круг, хуже квадрат, ромб или треугольник). Для лучшей читаемости карты следует использовать залитые значки. Часто данные, проверенные и непроверенные авторами карт, показывают разными значками. Нагляднее всего использовать значки одной формы, но различной заливки: залитые для просмотренных данных и незалитые для непросмотренных (залитые лучше видны и нагляднее показывают весомый вклад автора). Легче всего читаются карты, на которые нанесены данные только по одному виду. Плохо читаются карты, где авторы стремятся на одной карте дать слишком много информации, например по распространению слишком большого числа видов (рис. 5.3).

Казалось бы, точечный метод идеален для картирования ареала даже несмотря на то, что многие виды могут быть встречены далеко за пределами области их нормального обитания. Вероятно, это делается просто для того, чтобы, как заметил А. Longhurst (1998), запутать биогеографов. Но он имеет существенные недостатки, которые суть продолжение его достоинств. Точечные карты дают наглядное представление о действительном ареале вида только при большом количестве данных, равномерно распределённых по анализируемой площади, чего на практике никогда не бывает. В реальности, поскольку каждая точка соответствует находке вида, густота точек на карте отражает различия интенсивности исследований в разных частях ареала вида, а не действительное распределение вида, как это кажется. На рис. 5.1 Баренцево море практически залито, тогда как в сибирских морях точки расположены редко, что связано с малочисленностью данных, а не редкостью вида.

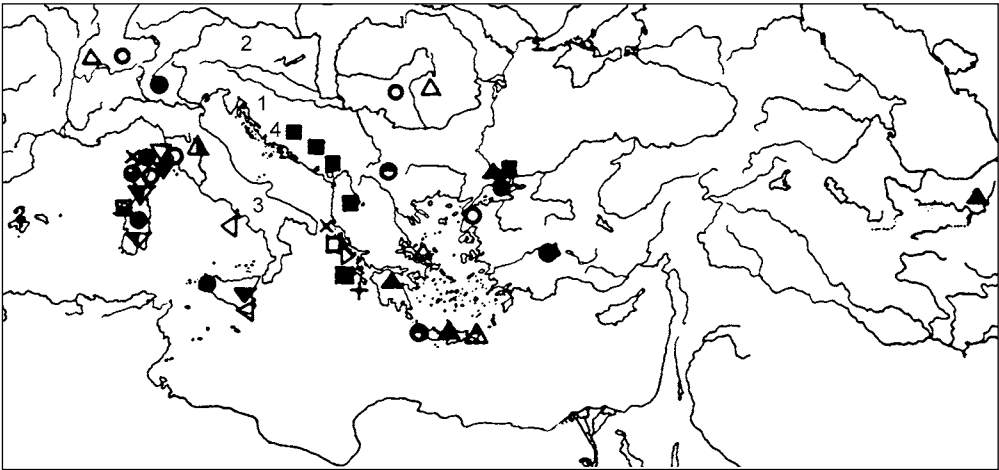


Рис. 5.3. Пример плохо читающейся карты ареалов.

На карте использовано 16 различных знаков, четыре цифры и знак вопроса. В результате понять что-либо практически невозможно. По Codreanu (1961) из Udvardy (1969).

На рис. 3.70 кроме ареалов глубоководных рифообразующих кораллов также видна различная интенсивность исследования разных районов: гуще всего точки расположены в Северной Атлантике, т.е. районе Мирового океана, изучаемого наиболее интенсивно. Аналогично, на рис. 5.2 показаны не только распространение вида, но и граница СССР, поскольку данных по территории СССР гораздо меньше. Такой недостаток, казалось бы, можно было бы исправить, нанеся другими значками на карту данные по тем местам, где вид не обнаружен. На самом деле этого делать нельзя, поскольку, если обнаружение вида достоверно свидетельствует о том, что он встречается в данном месте, то необнаружение не свидетельствует о том, что вида там нет, а лишь о том, что его не нашли.

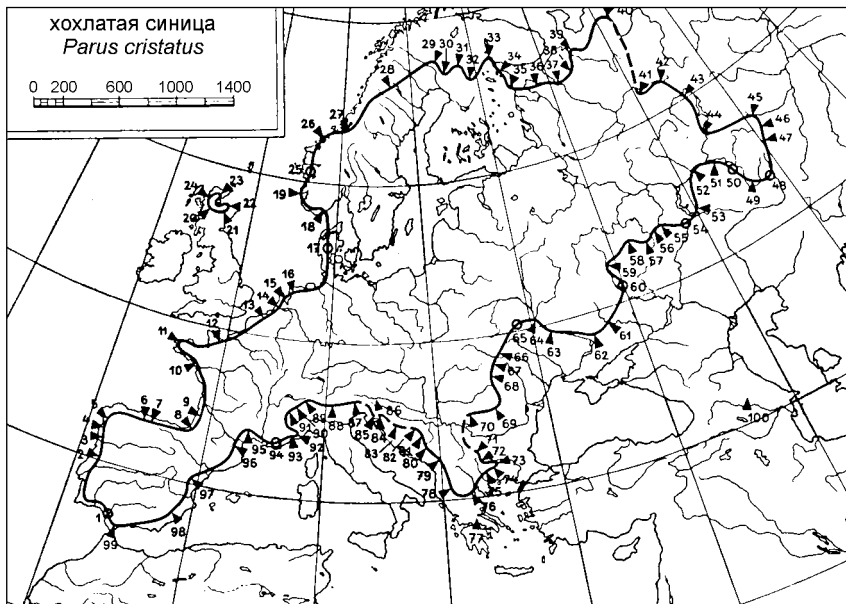


Рис. 5.4. Пример прекрасно документированной карты границы ареала.

Каждая обозначенная цифрой точка на границе ареала является документированной и критически оцененной. Кружками обозначены большие участки на границе с документированным размножением. По Stresemann et al. (1967) из Udvardy (1969).

Контурные карты (outline maps). На карте проводят границу ареала, включающую все известные находки. На более корректном варианте контурных карт наносят хотя бы точки, на основе которых проведены границы ареала (рис. 5.4), но обычно этого не делают. Контурные карты лишены недостатков точечных карт, связанных с неравномерным распределением данных по ареалу вида, но они имеют свои. Основной их недостаток обусловлен тем, что карта утверждает, что вид встречается на оконтуренной площади и отсутствует за её пределами. Однако точное положение границы определяют на местности лишь в исключительных случаях. Ареал, граница которого проведена путём соединения крайних точек нахождения, всегда меньше действительного. Кроме того, обычно вид находят также в отдельных более или менее изолированных местах. Практически всегда положение границы на карте основано на экстра- и интерполяциях, и контурные карты ареалов в сущности представляют собой по образному выражению А.И. Толмачева «произвольные картинки» (Толмачев, 1962: 20, 1974: 30). Степень такого произвола ограничивают только представления автора, поскольку не существует никаких методов проведения границ ареалов. Между правомочными и правдоподобными экстраполяциями лежит дистанция огромного размера. Экстраполяция требует предварительного выявления индикаторов, по которым больше данных и с которыми однозначно связано распространение данного вида. В одних случаях такие индикаторы обнаружить легко, тогда как в других случаях (большинстве) их не удаётся найти и после самых тщательных исследований. Кроме того, необходимо помнить, что на картах достаточно точно нанесены только горизонтали. Все остальные показатели, в том числе и используемые как индикаторы для экстра- и интерполяций при проведении границ ареалов (например, данные по температурам и течениям), тоже наносят с той или иной долей экстра- и интерполяции, иногда очень значительной, а также генерализации. Это существенно увеличивает погрешность в проведении границ ареалов таким способом даже в том весьма редком случае, когда выявлены действительные факторы, определяющие распространение вида (ЦС).

При проведении границы ареала на контурных картах очень редко упоминают о существовании стерильных областей выселения, в пределах которых вид, хотя и обнаруживают, но которые не следует включать в ареал вида (см. ниже). Карта на рис. 5.4 — редкое исключение. Отдельную проблему представляет кружево ареала и рефугии (см. ниже).

Следует различать фактический ареал вида и потенциальный. Это различие соответствует понятиям фундаментальной и реализованной ниши. Фактический ареал вида обычно значительно меньше потенциального. Здесь опять надо отдельно рассмотреть взгляды континуалистов и структуралистов, поскольку их представления о формировании и структуре ареала сильно различаются.

Кроме точечных и контурных карт (и их комбинаций), на которых изображают только ареал вида, существуют ещё разные виды карт, где показывают размещение различных характеристик вида внутри ареала. Для качественного построения таких карт советую обратиться к любому учебнику или пособию по картографии. Необходимо лишь помнить, что большинство таких показателей при картировании требуют экстра- и интерполяций, результаты которых зависят от представлений исследователя об ареале вида и неодинаковы у континуалистов и структуралистов. Рассмотрим эти различия.

«Специальных научных или технических приёмов проведения границ ареалов нет. Делается это или формально соединением крайних точек... или проводится экстраполяция» (Тупикова, Комарова, 1979: 154).

«Проведение экстраполяции очень редко опирается на объективные критерии и в значительной степени остаётся интуитивной, если не сказать произвольной» (Тупикова, Комарова, 1979: 142).

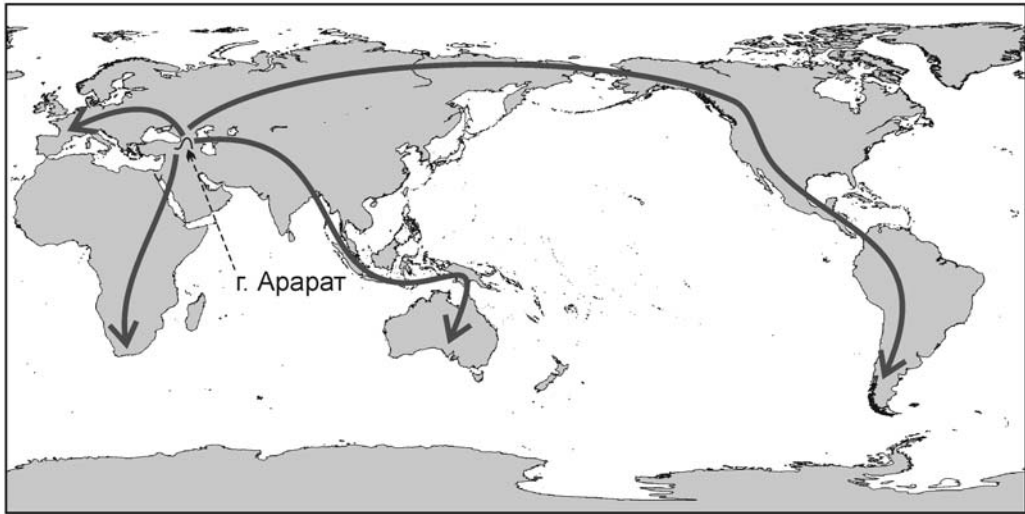


Рис. 5.5. Динамика ареала с точки зрения континуализма (первоначальный вариант).

Представления континуалистов и структуралистов об ареале

Представления континуалистов об ареале

«Возникновение вида происходит в одном месте, откуда он начинает завоевывать пространство... Это положение является ключевым для понимания истории формирования ареала» (Петров, 2001: 47).

Согласно континуалистам, ареал вида определяют только аутоэкологические свойства самого вида. Вид возникает в каком-либо месте, откуда со временем распространяется на всю площадь, где абиотические условия позволяют ему существовать, или пока не встретит непреодолимую для него физическую преграду, т. е. в момент возникновения вид имеет очень маленький ареал. Сторонники христианской традиции сначала считали, что все виды животных и растений (по крайней мере наземных) распространились из одной точки — г. Арарат, поэтому эту концепцию по приоритету следует называть араратской. По мере накопления фактов, одна точка расселения для всей наземной биоты была заменена на несколько (но для каждого конкретного вида точка возникновения-расселения по-прежнему предполагалась одна). Такое представление о динамике ареала нашло своё выражение в формуле *age&agea*: «чем старше таксон, тем шире его ареал» (Willis, 1922). Исходя из этих представлений, если ареал какого-то вида мал, то он или ещё не успел расселиться (неоэндем), или ещё не успел вымереть (палеоэндем). Я.И. Старобогатов (1970) даже пытался использовать дисперсионный и корреляционный анализ для оценки роли исторических факторов в размерах площади ареалов видов. Такая попытка является малообоснованной и наивной.

Наилучшим подтверждением этой теории были бы палеонтологические данные, но их по отдельным видам практически нет. Поэтому, несмотря на большую популярность араратской теории, весьма трудно, если вообще возможно, привести пример нового вида, только что возникшего и увеличивающего площадь своего ареала. Многочисленные примеры увеличения ареала относятся к (1) видам, которым человек помог преодолеть существующие барьеры или к (2) ценофобам, расселяющимся по сообществам, модифицированным человеком в той или иной степени. Часто вид относится к обеим группам одновременно.

Сведения же по более крупным таксонам весьма противоречивы. Наряду с большим количеством данных, подтверждающих араратскую теорию, имеются и данные, противосто-

ящие ей. Сведения же по более крупным таксонам весьма противоречивы. Наряду с большим количеством данных, подтверждающих араратскую теорию, имеются и данные, противосто-

речащие ей. Так, А.Н. Миронов, исследуя распространение морских ежей в Мировом океане, обнаружил, что «в семействах Pourtalesiidae и Urechinidae чем позднее возник род, тем более широким географическим и вертикальным распространением он характеризуется» (Миронов, 1982: 489).

Но всё же сведения по надвидовым таксонам не вполне подходят для изучения динамики ареала отдельных видов, поэтому были предприняты усилия по сбору информации, подтверждающей временную динамику видовых ареалов. Одним из типов данных, вроде бы подтверждающих араратскую теорию на видовых ареалах, являются многочисленные случаи, показывающие уменьшение плотности вида по направлению к краям его ареала. Их интерпретируют как свидетельство существования оптимума ареала вида, где он заселяет наибольший спектр местообитаний, где постоянно или периодически наблюдают максимальную для вида плотность поселений. По направлению от оптимума к периферии ареала его обилие падает, что интерпретируют как непрерывно происходящий процесс расселения вида из оптимума его ареала до достижения видом условий, выходящих за рамки его экологической амплитуды, где он перестаёт размножаться и образует стерильные или зависимые поселения.

Такие данные обычно получают на основе континуалистской парадигмы: путём подсчёта некоего показателя (например, частоты встречаемости) на каких-либо априорно выделенных площадях (например, квадратах фиксированного размера) без учёта подходящих для вида сообществ и тем более без учёта границ ЦС. Такой подход в значительной степени предопределяет и результат. Иными словами: изменение обилия вида от центра его ареала к периферии в значительной степени может быть артефактом применённых методов сбора и обработки материала, а не отражением реальной ситуации. И в первую очередь это касается ценофильных видов.

Любой ценофильный вид является компонентом ассоциации и не встречается за её пределами. Невозможно обнаружить дуб посреди озера, а душистый колосок в дубраве, хотя при продолжительности наблюдений, равной продолжительности протекания сукцессии, мы зарегистрируем дубы на месте ранее существовавшего озера, а луг из душистого колоска возникнет на месте дубравы после вырубki. Обычно в силу чисто случайных по отношению к ЦС причин (неоднородность рельефа, гидрологии и т. п.) одни сообщества занимают большую долю площадей в одной части ареала ЦС, другие — в противоположной. При должном усердии, как правило удаётся подобрать фактор, дающий нужный градиент в нужном направлении.

Кроме того, на границе ареала вида в анализируемые площади неизбежно попадут участки за пределами ареала вида. Усреднение таких данных даст снижение всех показателей по краям ареала.

Таким образом, изначальный выбор подхода, как это часто бывает, предопределяет ответ, не выявляя действительную картину распределения вида по ареалу.

Проверка представлений об уменьшении плотности поселений вида к границам ареала на некоторых массовых видах полихет Северного Ледовитого океана показала, что ни в одном из случаев справедливость такого мнения достоверно не подтверждается. Более того, в некоторых случаях это мнение совершенно несправедливо. Так, один из наиболее обычных и массовых видов полихет Северного Ледовитого океана, широко распространённый также и в Пацифике (от Берингова пролива до Фолклендов и Японии) — *Nothria hyperborea* — является массовым видом в Норвежском море вплоть до самых границ своего ареала (рис. 5.1), где резко исчезает на очень короткой дистанции (судя по имеющейся довольно редкой сетке станций — не более первых десятков километров).

Аналогичные примеры известны и из других таксонов. Так, ель *Picea abies* у самой южной границы своего ареала в Московской области около устья Лопасни образует обширные ельники (Алехин, 1947), в чём каждый легко может убедиться. О

«На крайнем северном пределе своего распространения полёвка-экономка нередко достигает плотности поселения, которая характерна для лесостепных популяций (экологический оптимум вида) в период пика численности» (Шварц, 1980: 219).

каком-либо угнетении отдельных деревьев, как должно бы быть по араратской теории, не может быть и речи.

Далее континуалисты полагают, что в пределе вид увеличивает свой ареал до тех пор, пока не встретит условия, при которых он существовать не может. Сторонники такой весьма популярной точки зрения даже не допускают ситуации, в которой вид не встречается в данном регионе, хотя и может туда попасть, и имел достаточно для этого времени, а абиотические условия являются для него подходящими. Так А.Г. Воронов (1963) и А.Ф. Алимов с соавторами (2004), упрощая классификацию границ В.В. Станчинского (1922) с 4 типов до 2, отбрасывают ривалитатные (зависящие от биотических причин) границы, которые сам В.В. Станчинский считал столь же значимыми, как и границы, обусловленные действием абиотических факторов (с точки зрения структурализма неривалитатных границ вовсе нет), с чем были согласны даже географы (например, Л.С. Берг).

Значения абиотических условий, ограничивающих распространение вида, естественно, различны для разных видов, поэтому границы потенциальных ареалов отдельных видов могут совпадать только случайно. Если бы градиент абиотических условий на поверхности Земли был бы постоянен, то границы ареалов видов распределялись бы случайно. В действительности наблюдается чередование областей с резкими и слабыми градиентами. Области резких градиентов являются аттракторами границ (см. предыдущую главу), поэтому на поверхности Земли чередуются области сгущения и разрежения границ ареалов. Это чередование можно обнаружить статистическими методами. Континуалистская биогеография считает, что причиной появления областей сгущения границ ареалов является наличие областей с резкими градиентами абиотических факторов, и свою основную задачу видит в выявлении таких областей.

Я.И. Старобогатов (1970: 91) писал: «Фактические ареалы будут тем меньше потенциальных, чем большее значение в распространении данного вида играют исторические факторы», — под которыми он понимает процесс расселения вида из места его возникновения. «Районирование, построенное на легко расселяющихся организмах, будет менее дробным, чем построенное на организмах, обладающих малыми способностями к расселению» (Старобогатов, 1982: 16). Разбирая эту умозрительную гипотезу, прежде всего надо отметить, что предположение о прямой связи размера ареала с лёгкостью расселения отнюдь не всегда подтверждается фактическими данными.

Представление о влиянии малых способностей к расселению на размер ареала основано на смешении двух совершенно разных явлений: способности к расселению самой по себе и способности к преодолению преград. В качестве примера рассмотрим распространение полихеты *Anobothrus patersoni* (рис. 5.6). Хотя биология размножения этого вида неизвестна, но он принадлежит к семейству, все изученные виды которого не имеют пелаги-

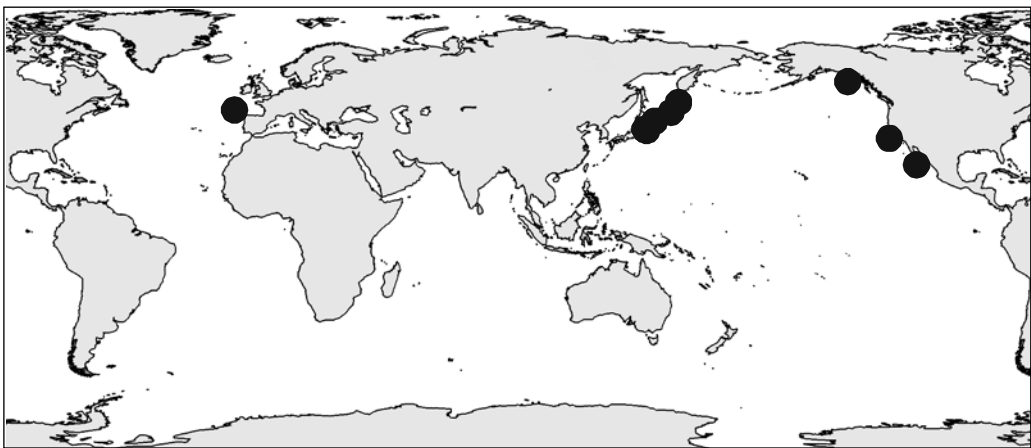


Рис. 5.6. Ареал *Anobothrus patersoni* по И.А. Жирков (2009).

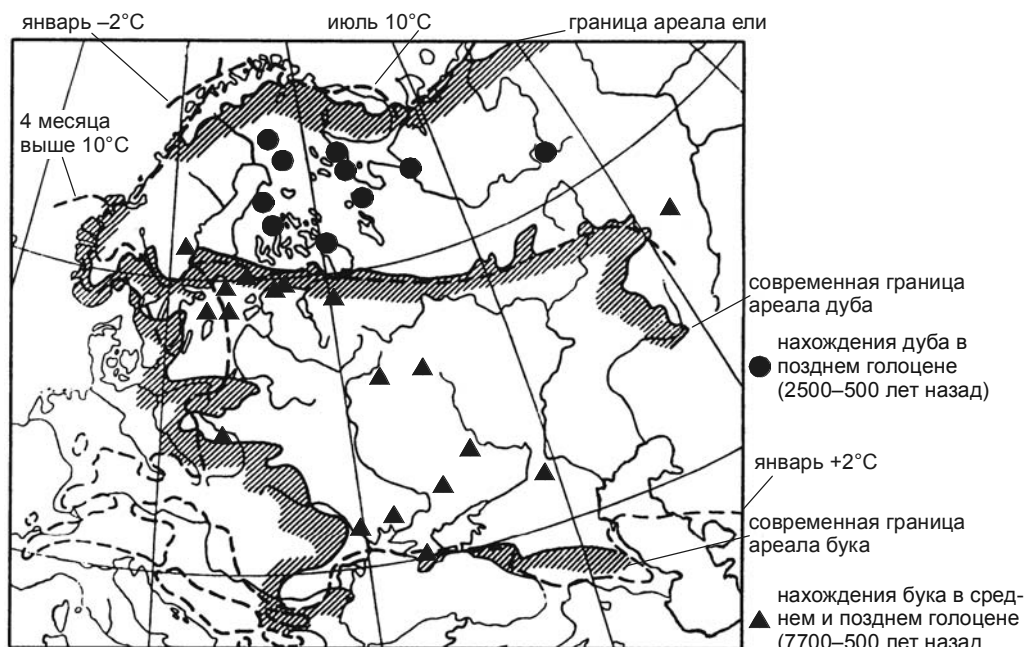


Рис. 5.7. Северные границы ареалов ели *Picea abies* и дуба *Quercus robur* и восточная — бука *Fagus sylvatica* в сопоставлении с климатическими линиями (прерывистые линии). По Г. Вальтеру (1982). Нахождения дуба и бука. По С.А. Турубановой (2000) и О.В. Смирновой и С.А. Турубановой (2004).

ческих личинок, поэтому с высокой вероятностью можно считать, что пелагической личинки нет и у него. Данный вид — стенобатный абиссальный, известен с глубин 3460–8050 м, и потому проникновение его в Северную Атлантику из Северной Пацифики через Северный Ледовитый океан исключено. Этот ареал и многочисленные аналогичные примеры однозначно свидетельствуют об отсутствии связи размера ареала вида с его способностью к расселению в пределах ЦС, в которые он входит. Вероятно, это можно объяснить тем, что за время существования ЦС любой вид со сколь угодно малыми способностями к расселению способен расселиться по всей её площади. Другое дело, если вид в своём распространении встречает преграды. В подобном случае способность к их преодолению действительно зависит от способности вида к расселению. Многочисленные примеры данной связи можно найти в ареалах пресноводных беспозвоночных и биогеографии островов.

Для подтверждения того, что границы ареалов видов определяют абиотические факторы, континуалисты приводят карты ареалов, на которые нанесены изолинии абиотических факторов (климатические), более или менее совпадающие с границей ареалов. Это совпадение трактуют как причинно-следственные отношения. Примером такой карты является карта из книги Г. Вальтера (1982, воспроизведена также: Абдурахманов и др., 2003: 151) (рис. 5.7).

На мой же взгляд, самое поразительное на ней то, что даже столь квалифицированный учёный, как Г. Вальтер, не смог подобрать и трёх видов, распространение которых подтверждало бы справедливость его мнения. В самом деле, если совпадение границ ареалов дуба и ели с климатическими линиями можно считать хорошим (по крайней мере на изображённых на карте отрезках границ), то совпадение границы бука — весьма сомнитель-

«О Я.И. Френкеле рассказывают, что якобы в ФТИ в 30-е годы его изловил в коридоре некий экспериментатор и показал полученную на опыте кривую. Подумав минуту, Я.И. дал объяснение ходу этой кривой. Однако выяснилось, что кривая случайно была перевернута вверх ногами. Кривую водворили на место и, немного поразмыслив, Я.И. объяснил и это поведение кривой» (Березинский, 1993: 16).

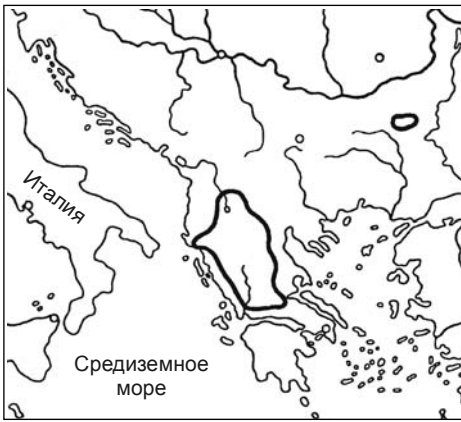


Рис. 5.8. Современный ареал конского каштана *Aesculus hippocastanum*. По Шаферу (1956).

рого совпадут с границами его естественного ареала. Однако, достаточно выглянуть в окно Биологического факультета МГУ, или пройтись по улицам украинских или южнорусских городов, чтобы убедиться, что этот вид прекрасно себя чувствует и возобновляется и в совершенно других условиях (я сам видел у Биофака подрост конского каштана, имеющего возраст не менее 7 лет, но его регулярно скашивают и постоянно вытаптывают). У меня на участке в северо-восточной части Костромской области выращенные из семян конские каштаны перенесли мороз в -43°C . Многочисленные аналогичные примеры даёт практика ботанических садов мира. Невозможно с позиций континуализма объяснить и многие из примеров, приведённых в разделе «Внедрение видов».

Число подобных примеров легко можно увеличить. Приведу ещё один: распространение уже упоминавшейся полихеты *Nothria hyperborea* (рис. 5.9). Этот вид в массе встречается на шельфе и склоне Тихого и Северного Ледовитого океанов и северо-западной Атлантики (местами он даже является руководящим видом сообществ), но далее на юг в Атлантике не идёт. Легко можно подобрать изолинию какого-либо абиотического фактора, которая объясняла бы такое положение южной границы его ареала, например, температу-

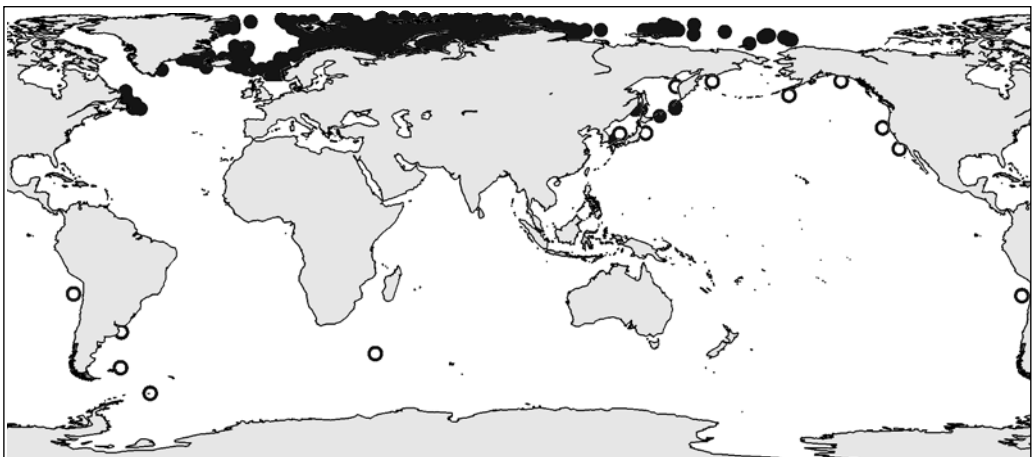


Рис. 5.9. Ареал полихеты *Nothria hyperborea*.

Светлые кружки по Н.В. Кучеруку (1985, в оригинале на рисунке вид по вине редакторов ошибочно назван *Nothria solenotecton*), тёмные кружки — по нашим данным.

но. Реально с климатической линией совпадают только незначительные участки в Крыму и Румынии, а расхождение на Украине достигает нескольких сотен километров. При этом нахождения бука и дуба в среднем и позднем голоцене в сходных климатических условиях вообще никак с климатическими не согласуются (границы ареалов этих видов, по-видимому, имеют антропогенную, а не климатическую природу).

Неудивительно, что легко можно подобрать и противоположные примеры, когда вид прекрасно себя чувствует далеко за пределами своего ареала. С позиции континуализма совершенно необъяснимо, почему он там не встречался ранее. На рис. 5.8 приведён современный ареал конского каштана. Вполне вероятно, что можно подобрать какой-либо показатель абиоты, изолинии кото-

ры. Но только в Атлантике. Распространение же вида в Пацифике никак не будет соотноситься с аналогичной изолинией, что свидетельствует о том, что и в Атлантике это совпадение случайно.

Представления структуралистов об ареале

Согласно точке зрения структуралистов, ареал вида определяют свойства ЦС, в которые он входит. В момент возникновения вид уже может иметь ареал, существенно отличный от точки. Дальнейшую динамику ареала определяют разные факторы, если принимать во внимание или ценофильные, или ценофобные виды.

Ценофильные виды. Потенциальные ареалы ценофильных видов с одинаковыми ареалами могут совпадать, а могут не только не совпадать, но даже весьма сильно отличаться от границ их фактических ареалов. Ареал вида в момент возникновения совпадает с ареалом формирующейся ЦС = биогеографическому региону. Расширение ареала ценофильного вида происходит следующим образом:

1. В норме расселение ценофильных видов происходит несамостоятельно, а постольку, поскольку расселяется вся ЦС. К совершенно аналогичному выводу пришел на основании изучения ареалов А.И. Толмачев, полагавший, что происходит «сопряжённое расселение целых серий таких ценотически взаимосвязанных видов, образующих на новом субстрате «привычные» биоценоотические сочетания» (Толмачев, 1974: 211).

2. При включении ценофильного вида в другую ЦС он увеличивает свой ареал на ареал этой ЦС.

Таким образом ареал ценофильного вида равен сумме ареалов ЦС, в которые он входит. Говоря об ограничении распространения ценофильных видов границами ЦС, куда они входят, я не имею в виду невозможность расширения ареала ценофильного вида. Расселение вида возможно, более того часто происходит, но вероятность того, что он закрепится за пределами ареала, низка, об этом свидетельствует сам факт совпадения границ ареалов ценофильных видов друг с другом и с границей ЦС, куда они входят.

Фактически парадигма структурализма даёт биогеографу очень мощный способ экстра- и интерполяции при установлении ареала вида. Поскольку распространение любого ценофильного вида определяется распространением ЦС, частью которой он является, то индикатором при экстраполяции может служить любой другой ценофильный вид. Ещё лучшим индикатором является вся совокупность ценофильных видов, поскольку её распространение известно лучше, чем любого из них в отдельности. На практике можно использовать не всю совокупность, а достаточно большую выборку.

«Рассматривая современное распространение серии близкородственных клёнов ряда *Picta*, в частности встречающихся и в СССР: *Acer laetum* (Кавказ, горы северного Ирана и северо-востока Малой Азии), *A. turkestanicum* (горы Средней Азии), *A. mono* (Приамурье, Северо-Восточный Китай, Корея) и *A. pictum* (Сахалин, Япония), мы едва ли можем себе представить эти виды иначе, как занимающими весь современный ареал каждого из них с самого начала географической дифференциации когда-то широко распространённого исходного типа «*laetum-pictum*». Более того, принимая во внимание дизъюнктивный характер современного распространения этой группы видов, скорее можно предполагать, что ареал каждого из них во время их становления мог быть даже несколько шире современного» (Толмачев, 1974: 47).

«В природных условиях лишь немногие виды можно рассматривать как изолированные популяции, потому что отдельные виды в большинстве случаев представляют собой взаимодействующие части многовидовых систем» (Джиллер, 1988: 9).

«Экология может в принципе ответить на вопрос, что обусловило то или иное географическое распространение вида. Но она обычно не может ответить на вопрос, почему вида нет там, где для этого действительно имеются все необходимые условия» (Беклемишев, 1982: 10).

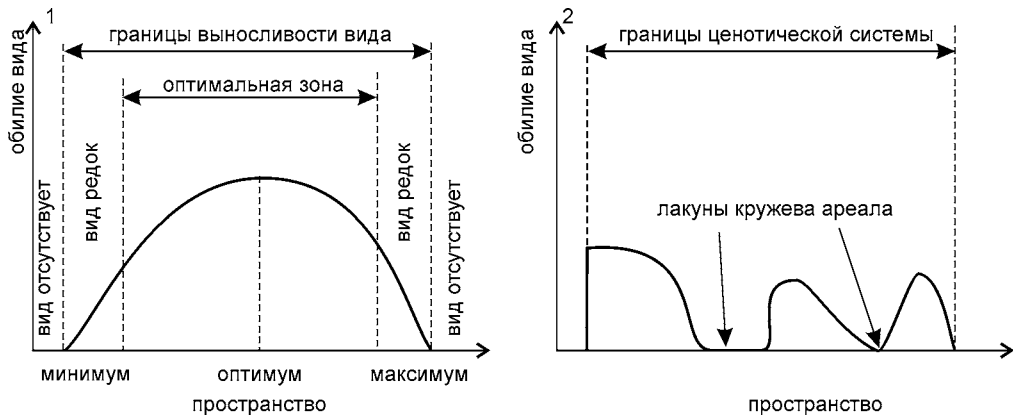


Рис. 5.10. Распределение обилия вида в пределах его ареала.

1 — с точки зрения континуалистов; 2 — ценофильного вида с точки зрения структуралистов (для простоты рассмотрен вид, эндемичный для одной ЦС).

Ценофобные виды. Их ареал точно соотносится с представлениями о том континуалистов, поскольку его определяет только фундаментальная ниша вида. Однако, это соответствие касается только границ ареала, а не распределения вида внутри ареала. Оно может соответствовать, а может и резко отличаться от представлений континуалистов. Примером такого принципиально иного распределения является расположение некоторых пограничных видов (Семёнов, 1982), которые обитают только вблизи границ ЦС.

Вид остается ценофобным или ценофильным только в пределах конкретной ЦС. Известны случаи, когда вид является ценофильным в одной ЦС и ценофобным — в другой. Ареалы таких видов совмещают свойства ценофильных и ценофобных (в разных своих частях).

При вселении ценофильного вида в ареал другой ЦС как ценофобного, вид постепенно увеличивает свой ареал до достижения пределов его потенциального ареала, т. е. границы ареала определяет фундаментальная ниша вида или, проще говоря, его биология.

Схематически точки зрения континуалистов и структуралистов изображены на рис. 5.10. Обратите внимание на то, что, в отличие от предыдущей главы (рис. 4.1 и 4.2), по оси абсцисс в обоих случаях отложено пространство.

Безусловно, в каждом конкретном случае можно подобрать «объясняющую» *post factum* причину — экологический фактор, значения которого ограничивают распространение вида, но прогностическая ценность такого объяснения невелика: такой фактор и его значения обычно приходится подбирать не только для каждого вида, но и для разных отрезков границы ареала одного и того же вида. С другой стороны, факт весьма точного совпадения в пространстве границ ареалов видов с самой разной биологией и несвязанных явными биотическими взаимоотношениями свидетельствует о наличии структуры, организующей распределение видов по поверхности Земли — ЦС, которая в первую очередь и контролирует распространение видов в географическом пространстве. Выявив границы ЦС, мы с высокой точностью сможем провести границы ареалов ценофильных видов, входящих в эти ЦС.

Некоторые примеры распределения видов в пространстве, соответствующие представлениям структуралистов, приведены ранее. Дополнительные примеры любой может получить, глядя в окно поезда дальнего следования.

Структура ареала вида

Изменение биологии видов в разных частях ареала

Возможно О. Drude (1876) первый заметил, что, хотя экологические потребности вида примерно постоянны по всему ареалу, положение стадий с подходящими условиями меняется. Данная закономерность была затем описана в виде многочисленных правил, или законов: правило предварения (Буш, 1917/1918; Алёхин, 1926, 1936), Raplaceability of Ecological Valence (Warnecke, 1936), Relative Habitata Constancy (Walter, Walter, 1953), правило смены ярусов (Гиляров, 1959), правило смены местообитаний (Бей-Биенко, 1966, 1971). Все эти закономерности, законы и правила описывают происходящее изменение распределения видов и сообществ по стадиям с изменением абиотических условий в биогеографическом масштабе. Некоторые из подобных закономерностей стали предметом изучения макроэкологии. С точки зрения структурализма, в этом нет ничего удивительного, поскольку в данных случаях один и тот же вид или сходные физиономически ассоциации и сообщества входят в разные ЦС, и поэтому занимают разные ниши.

В гидробиологии также были предложены частные варианты этой закономерности. Один из них касается размножения гидробионтов. Размножение вида происходит при примерно одинаковой температуре воды. У широко распространённых видов, обитающих в местах с большой амплитудой температуры (литораль и верхняя сублитораль) необходимая температура бывает в разные периоды года.

Поэтому у видов, нерест которых происходит в период прогрева водоёма, в более тёплых частях ареала размножение происходит в более холодное время и наоборот. Было даже предложено правило — правило Уртона (J.H. Orton), согласно которому минимальная температура размножения определяет северную границу ареала, а максимальная температура размножения — южную границу ареала. Для красоты данное правило было дополнено также температурой выживания — правило Хатчинса (L.W. Hutchins): минимальная температура выживания определяет северную границу ареала, максимальная температура выживания — южную границу ареала (рис. 5.11). Необходимо отметить, что сезонные колебания температуры характерны почти исключительно для поверхностной водной массы. И потому неудивительно, что данные по распространению в североευропейских морях нижнесублиторальных видов полихет (наши данные), ракообразных и иглокожих (Blaker, 1984) не подтверждают правило Хатчинса.

Частое отсутствие связи распространения видов с температурой обусловлено, по-видимому, тем, что температура влияет опосредованно. При значениях температуры, выходящих за рамки экологической амплитуды ЦС, в которую входит вид, одну ЦС обычно сменяет другая. Если вид не входит в эту другую ЦС, то скорее всего он не будет найден в её ареале, хотя температурные условия для него могут быть вполне приемлемыми. Например, условия в глубоководной части Северного моря соответствуют условиям склона Северной Атлантики, однако обитающая там ЦС не может попасть в глубоководную часть Северного моря, поскольку они разделены обширными мелководьями. Две ЦС могли бы заселить глубоководную часть Северного моря: шельфа Северного моря, но для неё глубина слишком велика, и глубоководная арктическая, но для неё слишком высока температура. В результате глубоководная часть Северного моря заселена модифицированной ЦС шельфа Северного моря, в которую вошли некоторые виды глубоководной арктической (*Maldane arctica*, *Amage auricula*), обитающие здесь при температуре, постоянно гораздо более высокой, чем в других частях ареала этих видов.

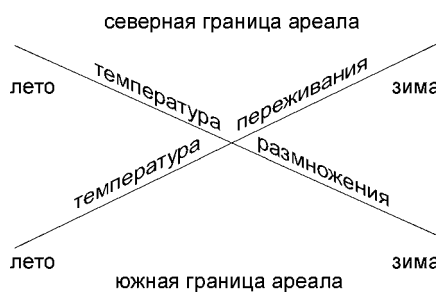


Рис. 5.11. Правила Ортона и Хатчинса. По А.Н. Голикову, О.А. Скарлато (1972).

Относительно же первой части правила данных очень мало, и сказать, действительно ли это правило или отдельные факты, нельзя, тем более, что есть и прямо противоположные факты. Так, имеются виды, размножающиеся в период охлаждения воды, у них зависимость сроков размножения от времени года является обратной: в более тёплых районах нерест начинается позже, в более холодных — раньше. Среди рыб к первой группе относятся весенненерестующая сельдь, треска, сардины, анчоус, ставриды, камбала Атлантики и Пацифики, скумбрия, мерлина, золотистый окунь Атлантики. Ко второй группе — салака, осенненерестующая сельдь, треска Атлантики (Беренбойм, 1980; Марти, 1980). Существуют также виды, у которых есть оба типа размножения. У таких видов на тепловодной и холодноводной границах ареалов наблюдается смыкание сроков нереста двух рас. У промысловых рыб это было показано у сельдей в Ла-Манше (южная граница), салаки Ботнического залива и трески залива Св. Лаврентия (северная граница) (Беренбойм, 1980).

Изменение температуры воды может происходить не только по оси север – юг, но и запад – восток, а также по глубине. Поэтому в более тёплых районах виды часто обитают глубже, это явление получило название **субмергенция**.

Структура ареала обсуждалась во многих работах (см., например, Беклемишев, 1969; Udvardy, 1969; Городков, 1986), однако в них не различали ценофильные и ценофобные виды. Между тем структура их ареалов принципиально разная.

Кружево ареала

В каждом конкретном месте исследователь никогда не находит все виды, которые там должны были обитать, судя по картам их ареалов. Ни один вид не обитает во всех биотопах и станциях. Потому существует очевидное различие между ареалом (*species range, area of occurrence*) и местами, где вид действительно обитает (*area of occupancy*). Континуалисты объясняют распределение вида внутри ареала через его биологию, обычно не обращая внимание на его роль в ассоциациях. С позиций структурализма, фактическое распределение вида в пределах ЦС определяет существующая мозаика ассоциаций. Мозаика ассоциаций, в свою очередь, зависит от (1) исходной мозаики абиоты, определяющей размещение сукцессионных рядов и (2) стадии сукцессии в каждом конкретном месте. Поскольку различные ценофильные виды входят в разные ассоциации, в пределах ЦС местами вид отсутствует, местами редок, а местами обилен. Поэтому размещение на местности разных видов, входящих в одну ЦС, неодинаково. Виды пионерных стадий сукцессий обычно не входят в климаксные ассоциации (если и входят, то изменив нишу; например, нитчатка становятся эпифитами макрофитов). В различных ЦС вид занимает разные ниши. Это ещё больше увеличивает неоднородность его распределения в ареале. Мозаичность расположения ценофобных видов обусловлена тем, что они встречаются исключительно в местах, где естественные ассоциации были разрушены внешними воздействиями. На количественном уровне неоднородность распределения вида в его ареале выражена в том, что в одних местах вид обычен, в других — редок, в третьих — вовсе отсутствует (рис. 5.10). В результате вид в момент сбора проб в одних местах обнаруживают, а в других — нет. Такое явление называют «кружево ареала» (Промптов, 1934), «топография ареала» (Гептнер, 1936), «сеть ареала» (Городков, 1986). Термины «фактический и потенциальный ареалы» и «кружево ареала» применяют к явлениям разного масштаба. Термин «кружево ареала» применяют к описанию распределения вида по ассоциациям внутри ЦС, лагуны соответствуют ассоциациям, в которые данный вид не входит (иные стадии сукцессий или другие сукцессионные ряды). Однако, поскольку теоретически в результате прохождения сукцессий и экзогенных нарушений вид может быть встречен в любом месте в пределах данной ЦС, лагуны кружева ареала вида включают в фактический ареал вида, а не в потенциальный, хотя и в настоящее время вида в лагунах не найти и, казалось бы, лагуны, согласно обычным определениям, не следует включать в ареал.

Термины «фактический и потенциальный ареалы» используют, когда хотят подчеркнуть, что, хотя по своей аутоэкологии вид мог бы обитать за пределами фактического аре-

ала, он там не обитает. Следует напомнить, что за пределы фактического ареала ценофильный вид за редкими исключениями может распространяться только как ценофобный.

Вместе с тем не очень ясны критерии, с помощью которых можно различить границы кружева ареала и границы самого ареала до того, как будут выяснены ареалы ЦС. В рамках теории континуализма предполагают, что мозаичность, обусловленная кружевом ареала, гораздо мельче сложного рисунка границ самого ареала, которые, вполне естественно, вовсе не обязаны быть прямыми и плавными, а скорее причудливо извиваются в пространстве. Однако, на самом деле можно представить случаи, когда занимаемая сообществом площадь будет того же порядка или даже больше площади другой ЦС в целом. Следует иметь также в виду, что совершенно необязательно, чтобы все лакуны кружева ареала находились *внутри* него. Несомненно, что часть из них находится на его краю и, таким образом, граница лакуны кружева становится как бы границей ареала. Более того, вполне вероятна ситуация, когда лакуны кружева ареала сливаются, и ареал с учётом кружева становится состоящим из разрозненных участков. Хотя такая ситуация, по-видимому, редка у морских видов, но весьма обычна у наземных, а у пресноводных ареалы только такими и бывают. В подобных случаях ареал можно считать сплошным только, если включать лакуны в ареал. Поэтому вопрос о различении границ кружева ареала и границ ареала — практический, но в рамках континуализма не имеет решения. Дело в том, что континуалисты, отрицая реальность ЦС, лишаются тем самым логического обоснования, почему кружево ареала — *принципиально* иное явление, нежели форма ареала, почему лакуны кружева ареала не следует учитывать при работе с ареалами (их типизации и т. п.). Этим в частности объясняется популярное мнение об изменении *ареалов* бентосных организмов в Баренцевом море в зависимости от изменения климата, тогда как на самом деле происходит изменение *кружева* ареалов. Возможно, именно из-за широкого распространения идей континуализма за рубежом, в иностранной литературе, по крайней мере в англоязычной, нет даже термина, соответствующего кружеву ареала, тогда как в отечественной их предложено несколько.

Те же соображения справедливы и для рефугиумов.

Возможные способы разрешения дилеммы «граница ареала – граница кружева ареала» с позиций структурализма на практике рассмотрены в разделе «Методы биогеографии».

Подразделения ареала

Выше уже была рассмотрена целесообразность выделения частей ареала с различной плотностью вида. Но область, где был зарегистрирован вид, можно подразделить и на других логических основаниях:

1. **Основа ареала** — скорость размножения вида компенсирует его естественную убыль.

2. **Область размножения** (термин S. Ekman (1953)). Часть ареала, где вид способен нормально размножаться, но скорость размножения не компенсирует его естественную убыль. Это происходит из-за выноса части популяции течениями и/или недостаточной скорости размножения. Популяции области размножения называют **зависимыми популяциями**.

3. **Стерильная область выселения** (термин S. Ekman (1953)). Область, где вид не способен нормально размножаться. Наличие вида в этой области обеспечивает непрерывный занос из других районов. В стерильной области выселения вид встречается, хотя часто или даже регулярно, но не по собственной инициативе, из неё особи этого вида самостоятельно не способны возвратиться в область размножения. Примеры областей стерильного выселения: зоны оседания личинок, где из них не вырастают размножающиеся особи, области, в которые мигрируют лемминги и саранча при вспышках плотности. Часто в качестве основной характерной черты таких участков называют неспособность вида достигнуть половозрелости или осуществить полноценное размножение. Необходимо подчеркнуть, что эта неспособность может быть обусловлена и биотическим окружением. Так, личинки полихеты *Micronephthys minuta* в Белом море оседают и на глубине несколь-

С.М. Разумовский, сравнивая биологию почвенных жуков-стафилинид двух смежных биогеографических районов, обнаружил, что «для ряда видов характерно сужение или, напротив, расширение экологического спектра... Весьма характерно изменение относительной численности, так что фоновые в одном районе виды вообще не встречаются при учётах в другом. Это не связано с различием ареалов, которые для всех перечисленных видов охватывают оба района» (Разумовский и др., 1984: 119).

ких метров, где абиотические условия вполне подходящи для этого вида, по крайней мере в примерно таких же условиях существуют его популяции в приустьевых районах сибирских рек (Обь, Енисей) (Днестровская, Жирков, в печати). Тем не менее взрослые особи на мелководьях Белого моря отсутствуют. Хотя теоретически стерильную область не следует включать в ареал вида, на практике отличить стерильную область выселения от собственно ареала вида можно только после проведения специальных исследований. Такие исследования для подавляющего большинства видов никогда не будут сделаны, поэтому требование не включать стерильную об-

ласть выселения в ареал вида даёт широкие возможности для разнообразных спекуляций.

4. Области, где вид регулярно встречается, хотя и никогда не размножается. Примеры таких областей: места нагула рыб и беспозвоночных, места зимовок птиц и т. п. Эти области отличаются от стерильных областей выселения тем, что особи вида перемещаются в них по собственной инициативе и по собственной же инициативе могут их покидать, возвращаясь в область размножения. Очевидно, что ареалы с такими частями могут быть только у видов, способных к самостоятельным передвижениям на большое расстояние. Вероятно также, что по крайней мере большая часть таких видов во всех частях своего ареала является компонентом местных ЦС. Несомненно, эти области следует включать в ареал.

5. Области, где особи высокоподвижного вида встречаются эпизодически: места залёта птиц (например, колибри на Чукотку) или миграций крупных организмов (например, рассмотренный в предыдущей главе случай с крабом-стригуном *Chionoecets opilio*). Такие области не следует включать в ареал вида, но следует учитывать при оценке расселительных способностей вида и при составлении региональных определителей.

6. Области, где вид никогда не обитал даже спорадически, но где можно найти остатки его особей. Например, у подножия материкового склона можно найти створки моллюсков, снесённые туда с шельфа. Такие области не следует включать в ареал вида.

Необходимо отметить, что реальная картина распределения вида в пределах его ареала часто гораздо сложнее описанной выше схемы.

Методы биогеографии

«The biogeographic method does not exist, or there are as many methods as biogeographers» (Dunbar, 1979, цит. по: Longhurst, 1998: 31).

Значение методологии биогеографических исследований едва ли кем-либо недооценивается, но к её освещению и разработке проявляется очевидное пренебрежение. Результатом такого отношения является отсутствие в настоящее время общепринятой методики проведения биогеографического членения Земли. Разные авторы делают свои биогеографические построения по-разному, иногда —

принципиально различно. К сожалению, при этом по большей части совершенно невозможно понять, как получены предлагаемые схемы, поскольку авторы обычно обходят данный вопрос в статьях, монографиях и учебниках. Такой естественный для научных публикаций раздел как «методы» в них обычно отсутствует или изложен неконструктивно (т. е. недостаточно подробно для повторения другим исследователем). Не так уж редко автор пишет, что он использует один метод, тогда как из дальнейшего текста явствует, что в действительности декларируемым методом он не пользовался или пользовался, но не во всех случаях. Иногда с удивлением понимаешь, что разные части карты построены неодинаковыми методами, иногда в одной книге приведены две совершенно разные схемы без каких-либо разъяснений (рис. 5.12 б и 7). Предлагаемые различными авторами схемы био-

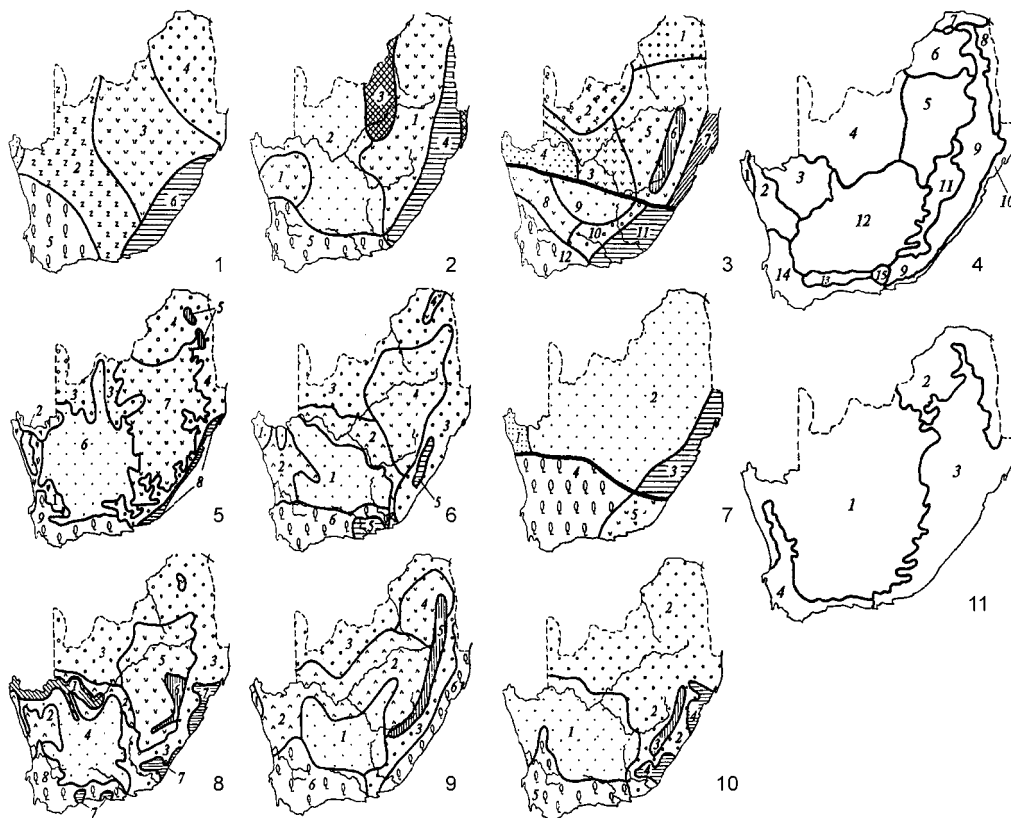


Рис. 5.12. Районирование Южной Африки по растительности.

1 — классы формаций в Южной Африке (Dansereau, 1957), 2 — растительные зоны Южной Африки, по И. Гофману (Lesnicky..., 1955), 3 — географические зоны Южной Африки (Страны..., 1973), 4 — растительность Южной Африки, по В.В. Алехину, Л. В. Кудряшову и В. С. Говорухину (1957), 5 — растительность Южной Африки, по В.С. Говорухину (1950), 6 — природные зоны Южной Африки, по карте «Природные зоны мира» (1976), 7 — растительность Южной Африки, по А.И. Зубкову (Страны..., 1973), 8 — растительность Южной Африки, по Т.В. Власовой (Физическая..., 1966), 9 — основные зональные типы растительности Южной Африки, по Т.В. Власовой (Физическая..., 1966), 10 — флористические районы Южной Африки, по Эвансу. По Hutchinson, (1946), 11 — по С.М. Разумовскому методу выделения ЦС. По С.М. Разумовскому (1999, 2010). Обратите внимание, что рис. 6 и 7 взяты из одной книги. Расшифровку районов приведённых схем можно найти в указанных трудах С.М. Разумовского.

географического районирования существенно отличаются. Понятно, что продуктивное сопоставление многочисленных карт, построенных плохо или вовсе никак не описанными методами, по крайней мере, весьма затруднено. Разделы по истории биогеографии содержат много информации о том, кто какие регионы выделял и очень мало о том, какие критерии для этого использовали.

Рис. 5.12 – 5.15 иллюстрируют, насколько картина удручающая. Два первых иллюстрируют ситуацию в региональном масштабе. На первом изображено районирование наземной растительности Южной Африки, на втором — районирование Баренцева моря.

Примерно та же ситуация и с биогеографическим районированием Земли в целом. На рис. 5.14 и 5.15 приведены разные схемы биогеографического районирования суши. На картах на рис. 5.14 изображены две схемы флористического районирования суши. Верхняя карта остается хрестоматийной в отечественной биогеографии (Тахтаджян, 1970, 1974, 1978). Её автор уверяет нас, что при её построении учитывал степень эндемизма флор, но, как он проводил границы и выделял районы, не описано. Вторая карта, построенная С.М. Разумовским, разительно от первой отличается.

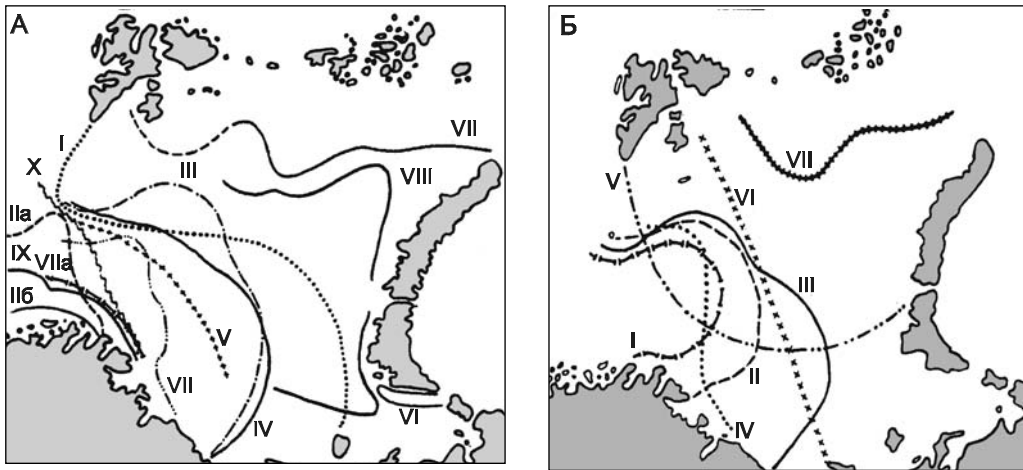


Рис. 5.13. Районирование Баренцева моря по бентосу по разным авторам. По В.Н. Семёнову (1986).
 А: I — границы Арктического и Атлантического бореального субрегионов (подобластей) А. Ortmann (1896); IIa — граница арктической подобласти по Г. Броху, для планктона, IIб — для бентоса, III — граница между арктическим и субарктическим бентосом по К.М. Дерюгину, IV — граница между Арктической областью (Region) и Бореоарктическим переходным районом (Übergangsgebiete) по Hofsten (1915), V — граница между Арктической и переходной Атлантической областями по Е. Hentschel, VI — граница между высоко- и низкоарктической подобластями по В.А. Брочкой и Л.А. Зенкевичу (1939), совпадает с границей А.А. Шорыгина (1928), VII — граница между арктическим и бореальным бентосом по З.А. Филатовой (почти совпадает с соответствующими границами А. Шорыгина, В.А. Брочки и Л.А. Зенкевича, З. Щедриной), VIIa — средняя граница распространения первой группы бореальных элементов по З.А. Филатовой (1938), VIII — граница между высоко- и низкоарктической подобластями по донным фораминиферам, IX — граница между Арктической и Бореальной областями (VIII и IX — по донным фораминиферам по Л.А. Дигас (1969), X — граница между Арктической и Бореальной областями по В. Брязгину (1973).
 Б: I — граница максимального и II — граница минимального продвижения арктических видов на запад по А.А. Шорыгину, III — граница арктического и субарктического бентоса по К. Дерюгину (1924), IV — граница арктического и субарктического бентоса по данным 1945–1946 гг. (Черемисина, 1948), V — граница между Атлантической бореальной и Арктической областями по А.Н. Голикову (1980), VI — граница между Арктической и Атлантической бореальной подобластями по О.Г. Кусакину (1971), VII — граница района преобладания арктических видов над остальными группами по А.А. Шорыгину (1928).

«В сущности, А.Л. Тахтаджян первоначально произвольно выделил свои фитохории, основываясь на традиции и интуитивных представлениях, а затем как мог сообщил число эндемичных таксонов, попавших на территории этих субъективных единиц. Это избавляет нас от необходимости подробно рассматривать фактические ошибки его схемы» (Разумовский, 1999: 31).

На картах на рис. 5.15 приведены две схемы зоогеографического районирования суши. И здесь, несмотря на значительные расхождения в прорисовке предлагаемых схем, причины этих различий не обсуждают.

В целом для биогеографической литературы характерно отсутствие продуктивного сравнительного анализа раз-

ных биогеографических схем, недаром P.J. Darlington (1957) считает биогеографические схемы результатом не исследований, не уточнения методов, которыми строят эти схемы, а консенсуса, т. е. постепенного сближения субъективных позиций разных биогеографов. Поскольку различные схемы обычно строят на основе изучения распространения разных таксонов, все обнаруживаемые при сравнении различия, в конечном итоге, объясняют спецификой таксонов (возрастом, местом возникновения и т. п.), а не различиями в методах районирования. Высказывания с крайне высокой степенью субъективности встречаются даже в работах весьма квалифицированных биогеографов. Так, при обсуждении фаунистических областей P.J. Darlington, один из крупнейших современных биогеографов, пишет: «Heilprin (1887) объединил две северные области, Палеарктику и Неарктику, в Голарктическую область. Здесь они не объединены» (Darlington, 1957, цит. по русскому переводу 1966: 354). Больше к этому вопросу в 518-страничной монографии (в русском пе-

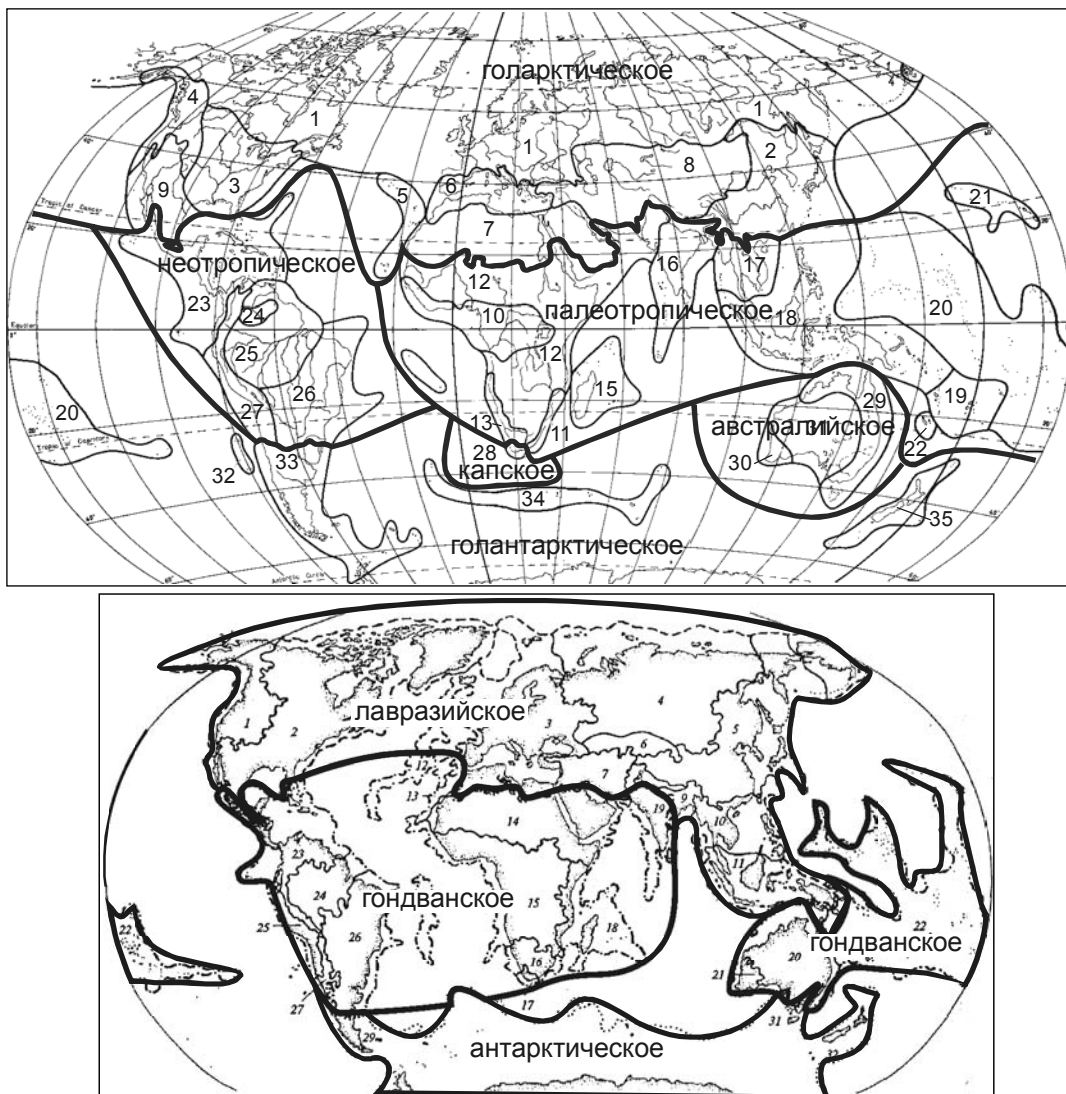


Рис. 5.14. Различные схемы фитогеографического районирования суши: сверху — А.Л. Тахтаджяна (1986, мало отличающиеся схемы опубликованы в 1974 и 1978), внизу — С.М. Разумовского (1999).

Надписаны самые крупные выделы (царства), сплошные линии — их границы, пунктирные — границы их подразделений.

реводе) P.J. Darlington не возвращается и свою точку зрения никак не обосновывает. Как результат, подобное приводит к росту субъективности общепринятых схем, появлению их огромного количества (фактически каждый автор предлагает свою схему, более того, часто даже один и тот же автор предлагает отличающиеся между собой схемы в разных публикациях), при этом обсуждение их отличий в лучшем случае сводится к высказыванию мнений, а то и вовсе отсутствует.

Ниже подробно обсуждены методы биогеографического районирования (или, что то же самое: выделения на местности ЦС и анализ их взаимоотношений). Я надеюсь, что это обсуждение, с одной стороны, поможет разобраться в множестве опубликованных биогеографических схем, а с другой — облегчит выбор адекватного метода исследования.

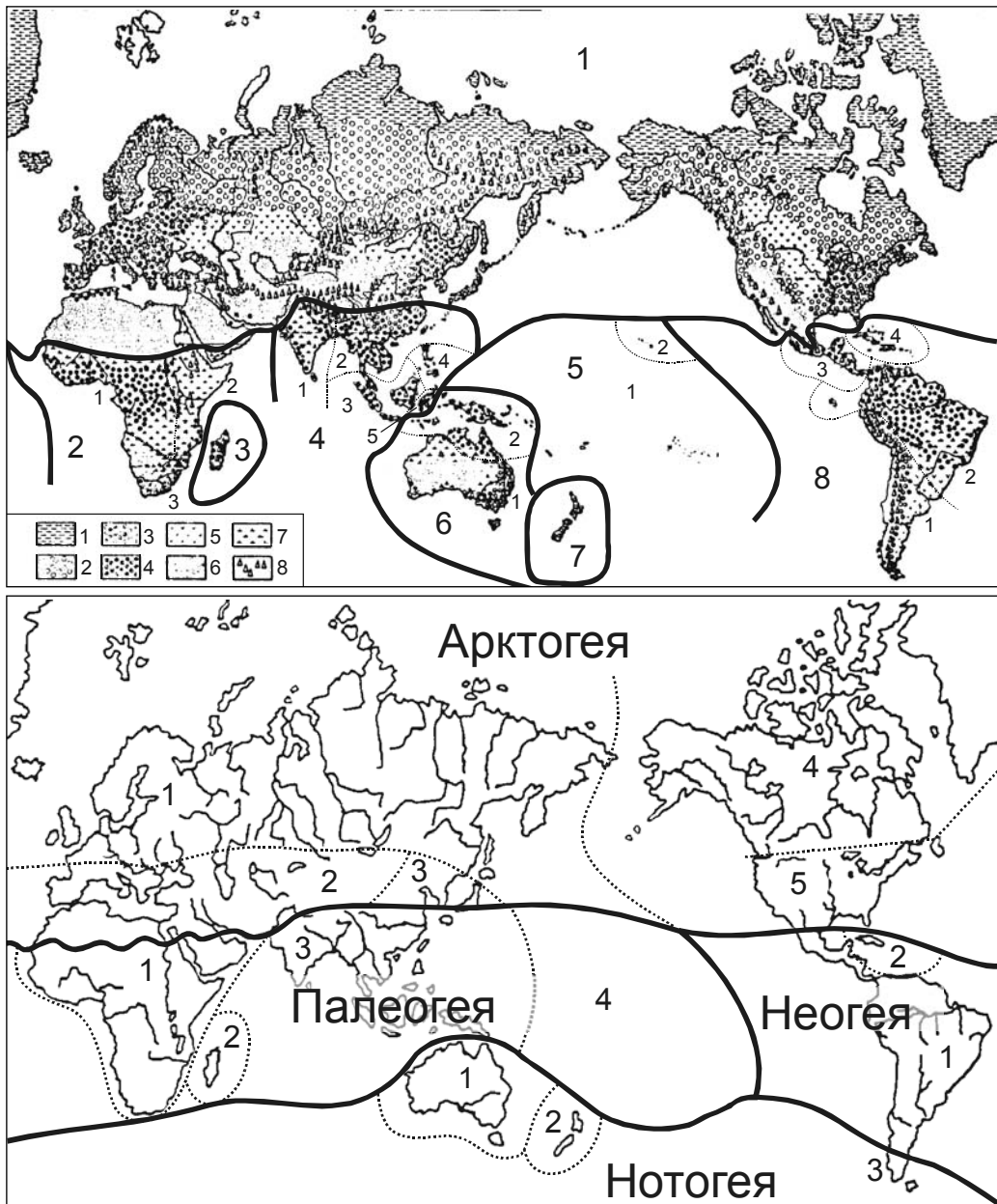


Рис. 5.15. Различные схемы зоогеографического районирования суши.

Сплошные линии — границы самых крупных подразделений (областей или царств), пунктирные — границы их подразделений.

А — по Н.А. Бобринскому (1946). Области (и подобласти): Голарктическая, Эфиопская (1 — Западноафриканская, 2 — Восточноафриканская, 3 — Южноафриканская), Мадагаскарская, Индо-Малайская (1 — Индийская, 2 — Бирманско-Китайская, 3 — Зондская, 4 — Филиппинская, 5 — Целебесская), Полинезийская (1 — Полинезийская, 2 — Гавайская), Австралийская (1 — Австралийская, 2 — Папуасская), Новозеландская, Неотропическая (1 — Патагонско-Чилийская, 2 — Бразильская, 3 — Центральноамериканская, 4 — Антильская). Ландшафты: 1 — тундра, 2 — тайга, леса (широколиственные и субтропические), 3 — влаголюбивый тропический лес, 4 — степь, 5 — пустыня, 6 — саванна, 7 — горы.

Б — по Г.М. Абдурахманов и др. (2003). Царства (и области): Арктогея (1 — Европейско-Сибирская, 2 — Древнего Средиземья, 3 — Восточно-Азиатская, 4 — Канадская, 5 — Сонорская), Палеогея (1 — Эфиопская, 2 — Мадагаскарская, 3 — Индо-Малайская, 4 — Полинезийская), Неогея (1 — Неотропическая, 2 — Карибская), Нотогея (1 — Австралийская, 2 — Новозеландская, 3 — Патагонская).

Любое биогеографическое исследование состоит из двух основных этапов. На первом выделяют сравниваемые объекты, а на втором — проводят их сравнение, по результатам которого строят классификацию, обычно иерархическую. Каждый из этих этапов важен. Очевидно, что некорректная группировка корректно выделенных объектов может загубить любые данные. Возможно, поэтому большая часть работ, рассматривающих методологию биогеографических исследований, посвящена методам группировки районов. С другой стороны, можно с уверенностью сказать, что сколь бы корректно мы не проводили сравнение некорректно выделенных районов, получить адекватные результаты можно только случайно. Поэтому влияние методов выделения районов на конечный результат значительно больше, чем методов их группировки. Но именно выделение районов слишком часто проводят с высокой степенью субъективности. Это приводит к субъективности схем, т. е. их множественности. На практике различия схем биогеографического районирования пытаются объяснить спецификой группы, на основе которой строили районирование, о различии же в методах их построения обычно даже и не упоминают. Потому ниже сначала рассмотрены методы выделения биогеографических регионов, а затем — их группировки, но предварительно необходимо сделать ряд замечаний общего характера.

В биогеографии довольно широко используют разнообразный математический аппарат. Особенно это свойственно биогеографическим исследованиям континуалистов. С их точки зрения, биогеографические регионы — условные, договорные, искусственные, т. е. полностью субъективные единицы, удобные для описания континуума биосферы. Математика даёт континуалистам формальные критерии объективного группирования субъективно выделенных участков. В итоге создаётся видимость объективности. Именно видимость, поскольку районы выделяют субъективно, и эта субъективная база биогеографического районирования никуда исчезнуть не может.

Для структуралистов же биогеографическая схема отражает эндогенную дискретность биосферы, а математический аппарат может использоваться, а может и не использоваться для группировки уже выделенных регионов. В связи с этим надо подчеркнуть два момента.

— Математический аппарат для изучения распределения объектов в географическом пространстве разработан очень слабо. Часто довольно сложно понять, в какой степени результаты математических расчётов отражают объективную ситуацию в природе, а в какой — являются следствием особенностей использованного математического аппарата. Сам факт применения математического аппарата часто используют в качестве аргумента, подтверждающего ту или иную точку зрения («математически доказано»). Не следует, однако, забывать об ограничениях, накладываемых разными математическими метода-

«Использование алгебраических уравнений не даёт новых идей или информации» (Hengeveld, 1992: 153).

«Великий физик Гилберт был очень замкнутым человеком и обычно молчал на заседаниях учёного совета университета, в котором он преподавал. На одном из заседаний, когда решался вопрос о том, чему уделять в новых учебных программах больше времени — математике или иностранным языкам, он не выдержал и произнес речь: «Математика — это язык» — сказал он. (Физики шутят, 1993: 142).

«— Взгляни на этого математика, — сказал логик. — Он замечает, что первые девяносто девять чисел меньше сотни, и отсюда с помощью того, что он называет индукцией, заключает, что любые числа — меньше сотни.

— Физик верит, — сказал математик, что 60 делится на все числа. Он замечает, что 60 делится на 1, 2, 3, 4, 5 и 6. Он проверяет несколько других чисел, например, 10, 20 и 30, взятых, как он говорит, наугад. Так как 60 делится на них, то он считает экспериментальные данные достаточными.

— Да, но взгляни на инженера, — возразил физик. — Инженер подозревает, что все нечётные числа — простые. Во всяком случае, 1 можно рассматривать как простое число, — доказывает он. — Затем идут 3, 5 и 7, все, несомненно, простые. Затем идет 9 — досадный случай; по-видимому, 9 не является простым числом, но 11 и 13, конечно, простые. Возвратимся к 9, — говорит он, — я заключаю, что 9 должно быть ошибкой эксперимента» (Пой, 1957).

ми на анализируемые данные и о возможностях этих методов. Так, методами ординации нельзя показать: имеются или нет в природе дискретные сообщества. Они для решения этого вопроса просто не пригодны. И наоборот, как отмечает А.И. Кафанов, «иерархические методы кластеризации всегда «подгоняют» структуру любого набора данных под иерархию, независимо от того, каковы реальные отношения между объектами» (Кафанов, 2006: 40).

«Самоочевидный. Очевидный для тебя самого и ни для кого другого» (Бирс, 1966: 282).

— Использование математики — не самоцель. Если качественные изменения биосферы в пространстве очевидны на качественном уровне, нет смысла обосновывать это математически. Точность науки определяет не степень использования математического аппарата, а точность теорий, лежащих в её основе. Вопрос лишь в том, как оценить точность теории, т. е.

непротиворечивость ее исходных посылок, точность и достоверность следствий из них. Математика здесь обычно помочь не в состоянии. Как правило, критерием служит «очевидность на качественном уровне» для автора теории и его последователей.

В литературе также встречаются требования учитывать при биогеографическом районировании *все* встреченные на исследуемой территории виды. Вместе с тем известно, что многие виды встречаются далеко за пределами их естественных ареалов. Учёт таких видов может исказить биогеографическую картину, и поэтому обычно эти требования сопровождаются оговорками о стерильных зонах выселения. Однако, биология подавляющего большинства обитающих на Земле видов изучена плохо, не всегда бывает очевидно, что данный вид найден здесь случайно, как, например, в случае хомячка, сбегавшего из жилого уголка и пойманного в подмосковном лесу. Учёт же только ценофильных видов даёт мощный и объективный критерий по отсеиванию таких видов.

Отдельно следует сказать об учёте видов, появившихся в данной местности в результате деятельности человека. Не так уж редки работы, где сравнивают списки биот, в которые включены как исконно обитающие на сравниваемых площадях виды, так и синантропные, обитающие только в жилищах человека, в непосредственной связи с ним или в таких антропогенно созданных станциях, как помойки, свалки, обочины дорог и т. д. Меня всегда удивляло, почему при подобном подходе в список не включают и другие, связанные исключительно с этими же станциями виды, как *Homo sapiens*, *Canis familiaris*, *Felis catus*; почему учитывают несомненно завезённые рудеральные растения, растущие только по свалкам и обочинам, но не учитывают растущие на клумбах, хотя и то и другое — созданные человеком станции. Несомненно, для целей правильного определения надо включать в определители как местные виды, так и виды, появившиеся в данном месте в результате деятельности человека. И с этой точки зрения включение в список млекопитающих Европы красношеюго валлаби (*Macropus rufogresius*), как это сделано в «The Atlas of the European Mammals» (Mitchell-Jones et al., 1999), вполне оправдано. Но вряд ли целесообразно учитывать этого кенгуру в составе европейских млекопитающих при биогеографическом районировании.

Несколько особняком стоят случаи, когда инвазионные виды вошли в состав изучаемых ЦС, например, *Rapana venosa* в Чёрном море. Но сложность здесь только кажущаяся. Очевидно, что при изучении истории ЦС и построения их иерархии, основанной на генетических связях, эти виды следует игнорировать. При проведении же биогеографического районирования, наоборот, следует учитывать.

Возможно, с точки зрения географии и не имеет значения, входит ли вид в естественные ассоциации или нет. Но для целей изучения истории становления и эволюции природных сообществ и их распространения по поверхности Земли подобные виды не только не информативны, но являются «шумом», затушёвывающим картину естественной дискретности. Поэтому при выделении регионов случайно встреченные на исследуемой территории или синантропные виды учитывать нельзя (с позиций структурализма это — ценофобные виды). И наоборот, виды, истреблённые человеком, учитывать следует.

Поскольку границы биогеографических регионов являются границами ЦС, совпадают границы ареалов не всех видов, а только ценофильных. Границы же ареалов ценофоб-

ных видов могут совпадать друг с другом и с биогеографическими границами только случайно, поэтому при проведении биогеографических границ (выделении ЦС) ценофобные виды являются «шумом». Так как в одну ЦС входят виды разных таксонов, то биогеографические схемы, построенные на основе различных таксонов, в общем совпадают, однако доля ценофобных видов в разных группах неодинакова. И поэтому схемы, построенные на основе разных таксонов без разделения ценофилов и ценофобов, редко совпадают в деталях. Учёт ценофобов размывает картину. Вспомните приведённый выше пример ястребинок. Учёт 52 основных и 531 промежуточных видов и более 5300 подвидов ястребинок (и это цифры только для части Европы!) способен существенно исказить любые самые очевидные закономерности. Положение ухудшает то, что именно среди ценофобов есть большое число плохо (и не всеми специалистами) различимых видов, что может по-разному исказить картину, в зависимости от того, какую систему использовали: таксономиста-дробителя или объединителя.

Отделить ценофильные виды от ценофобных мы можем, только анализируя ЦС. В то же время очевидно, что ценофильные виды по определению должны составлять основу ассоциаций (ненарушенных), т. е. встречаться часто. Это приводит к тому, что их ареалы известны лучше, т. е. фактически хорологический анализ обычно опирается на ареалы ценофильных видов, независимо от желания автора, но только если ненарушенные ассоциации занимают площадь, существенно большую, чем нарушенные. Такое наблюдается в море и пресной воде, но, по-видимому, уже очень мало где на суше.

Возможно, неосознанной попыткой проводить районирование только по ценофильным видам является стремление отечественных классиков гидробиологии (Е.Ф. Гурьянова, В.И. Зацепин, Л.А. Зенкевич, З.А. Филатова и др.) использовать при проведении районирования данные по количественному обилию видов.

Но не всё так просто. Ценофобные виды — непременный компонент всякой ЦС, поэтому при выяснении истории формирования ЦС ценофобные виды следует учитывать, хотя и особым образом.

Очевидно, что при проведении *биологического* биогеографического анализа абиотические факторы должны быть исключены из рассмотрения. «При установлении и описании биогеографической принадлежности следует опираться только на форму ареала, а не на экологические признаки, хотя именно они обусловили эту форму» (Беклемишев, 1969: 105). В действительности же абиотические факторы (температура, солёность, влажность, глубина, высота, геоморфология и т. д.) в явном или неявном виде используют почти во всех биогеографических работах. Ниже мы рассмотрим методы, делящие поверхность Земли на основе особенностей биоты, и не будем рассматривать методы, основанные на подразделении поверхности Земли по гетерогенности абиоты, как неотносящиеся к предмету биологической биогеографии.

Существует два подхода к выделению сравнимых биогеографических объектов. При одном подходе выделяют территории, для каждой из которых составляют списки их биот. При другом, на мой взгляд единственно биологическом подходе, сначала выделяют биоты, а затем изучают их распространение. Ключевым вопросом является: «что первично» — разграничение районов или разграничение биот?

С позиций структурализма нет противопоставления биотической (по распространению видов) и биоценотической (по распространению ЦС) биогеографий. Результаты и того и другого районирова-

«Районирование, исходящее из анализа распределения абиотических факторов среды, хотя бы и существенно влияющих на распределение жизни и живого, не может считаться собственно биогеографическим районированием» (Кафанов, Кусакин, Несис, Скарлато, Старобогатов, 1980: 49).

«Зоогеографические царства не представляют ничего, кроме больших массивов суши с границами, которые соответствуют физико-географическим барьерам. Между такими понятиями, как «голарктическая фауна» и «голарктическая область», если подходить с точки зрения философии, существует огромная разница. В первом случае мы говорим о зоологических проблемах, исходя из зоологии, во втором — о географических проблемах, исходя из мифологии» (Dana, 1922, цит. по Дарлингтон, 1966: 351).

ния должны быть не просто сходны, а полностью идентичны, поскольку оба фактически выявляют одну и ту же дискретность, ибо элементарная биота есть население ЦС, которая существует как динамически меняющийся в пространстве и времени комплекс ассоциаций с резкой и чёткой географической границей.

С позиций же континуализма результаты анализа биотической и биоценотической биогеографий могут совпасть только случайно.

Фактически вопросы интегрированности и границ ЦС — суть две стороны одной медали: чем более интегрирована система, тем чётче её границы.

Далее методы рассмотрены в порядке возрастания их точности. Для каждого мето-

да кратко описаны его суть, рассказано как использовать его на практике и обсуждены недостатки. Я попытался также проиллюстрировать различные методы конкретными примерами. К сожалению, биогеографических работ, в которых подробно описывали метод получения результатов, очень мало. Часто об использованных методах и подходах не говорят вовсе. Многие авторы применяют ранее предложенные схемы. В действительности, ссылки на используемые ранее схемы не являются их обоснованием. В результате нередко получается

«Если зоогеограф опирается на авторитет мнений, это означает, что у него не хватает фактов или что он ошибается» (Дарлингтон, 1966: 32).

абсурдная ситуация: ответственность за решение принципиальных вопросов перекладывается на автора, работавшего столь давно, что подобные вопросы тогда и не ставили. Т. е. в современных работах могут использоваться районы, выделенные чисто интуитивно и предварительно в начале XIX в. Часто эти древние и провизорные схемы в дальнейшем корректировали, и авторы попадали в порочный круг: после интуитивного или следующего традициям выделения районов, таксонам давали биогеографическую характеристику, а затем по соотношению таксонов с той или иной характеристикой «уточняли» границы между регионами (замечание Б.Г. Иванова, опубликованное В.Н. Семёновым, 1982). Иногда положение ухудшают тем, что такие улучшения предложенных ранее схем делают методами плохо или вовсе несовместимыми с теми, которыми строились улучшаемые схемы.

Фактически в большинстве случаев я пытался понять, какой метод использовали, при том по косвенным указаниям. И, конечно, зачастую ошибался. Часть ответственности за эти ошибки я готов разделить с авторами работ.

И последнее замечание. Если автор практически не описывал используемый метод, то возможность критического разбора сводилась к минимуму, если была вообще вероятна. Поэтому часто при разборе методов я мог только сослаться на работы, где данный метод использовали (по моему мнению) и не мог иллюстрировать общие особенности метода конкретными примерами. И наоборот, чем лучше и полнее был описан использованный метод, тем больше было возможностей для анализа, нередко критического. Может быть, это создаёт впечатление предвзятости. Реальность же полностью противоположна: добросовестность авторов позволяет сказать много, излишняя лаконичность, доходящая до скрытности, такой возможности не даёт. Часто при прочтении биогеографических разделов превосходных в остальных отношениях монографий только и остаётся, что недоумённо пожать плечами.

Отнюдь не все описанные ниже методы следует применять. Некоторые из них использовать не удаётся даже авторам этих методов. Поэтому каждый из разделов (методы выделения и методы группировки) завершают сравнительный анализ разных методов и рекомендации по целесообразности их использования в конкретных случаях.

Методы выделения регионов

Метод сравнения списков биот

Основан на сравнении списков биот ограниченных территорий, выделенных произвольным образом.

Использование метода. Степень сходства и различия списков таксонов разных территорий тем или иным путем оценивается количественно, а затем по методам проведения изолиний проводят биогеографические границы. Применение метода всегда ограничивалось не слишком обширными территориями.

Недостатки метода:

1. Сравнивают списки территорий, биогеографическая однородность которых постулируется, но не доказывается (часто над таким даже и не задумываются). Обычно сравнивают более или менее обширные территории, очерченные (с точки зрения биогеографа) искусственно и случайно: государства и их части, территории, очерченные градусной сеткой, физико-географические регионы, ландшафты. Прежде всего, это накладывает существенное ограничение на разрешающую способность метода: нельзя ни выделить, ни даже заметить биогеографические регионы, меньшие по площади территорий, для которых составлены списки. Необходимость рассмотрения достаточно крупных выделов, например, 50×50 миль (Hagmeier, Stults, 1964) или 1° долготы \times 1° широты (Кафанов, 2005) обосновывают существованием биогеографического и экологического масштабов. Некоторые идут ещё дальше. Так, К.М. Петров (2001, 2004) предлагает различать «пять иерархических уровней биохор и отвечающих им подразделений географической оболочки — геохор:

— микрохоры и мезохоры топологического уровня — биоценозы, входящие в состав морфологических единиц ландшафта размером 10^{-1} – 10^{-2} км²;

— макрохоры — биогеографические (геоботанические) районы, охватывающие территорию конкретных ландшафтов размером 10^1 – 10^2 км²;

— мегахоры — единицы биогеографического (фитогеографического) районирования размером 10^3 – 10^5 км²;

— гигахоры — главнейшие элементы биосферы и географической оболочки: океаны и материки, зональные типы размером более 10^6 км²» (Петров, 2001: 99–100).

При этом не сделано даже попытки объяснить, откуда взялись вышеназванные цифры, не предложены критерии для деления масштабов, основанных на свойствах изучаемых объектов. Вопрос о естественности и гомогенности этих выделов с биологической точки зрения даже и не ставят. Субъективность подобного подхода несомненна. Возможно, в географии такое допустимо, но с биологической точки зрения такой подход не оставляет возможности для получения выделов, соответствующих каким-либо реально существующим биологическим структурам.

Действительно, масштаб — это основное различие экологии и биогеографии, однако размер биогеографических структур может варьировать в весьма широких пределах, и задание каких-либо конкретных значений является принципиально неверным путем. Например, А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов (2000) выделяют гидротермальную биогеографическую область, хотя размеры отдельных гидротерм в любом направлении куда как меньше 1° долготы \times 1° широты. При рассмотрении их в таком же масштабе, как и биот умеренных широт Северного полушария, гидротермы будут просто незаметными. Иными словами, исследователь задаёт масштаб априори, и, таким образом, деление исследуемой территории этим методом на участки становится довольно субъективным.

Часто говорят также (особенно в ботанике) о «площади выявления», изучение которой позволяет получить достаточно полное представление о составе биоты, приводят даже конкретные цифры, затем предполагают, что сравнение списков территорий, равных «площади выявления», даст объективную биогеографическую картину. Подобный подход в неявном виде основан на двух допущениях: (1) о случайном характере распределения

«Важным недостатком метода... является его формальность... районы характеризуются на основании фаунистических списков, часто без согласования с ... особенностями данной местности. Так, например, вопрос о принадлежности восточного Тибета к тому или иному району решается... на основании преобладания тех или иных элементов в общем списке. Между тем... мы можем расчлнить общий список на элементы двух совершенно различных районов: высокогорные участки населены тибетской фауной, между тем как в глубоких долинах господствует совсем на неё не похожая китайская фауна» (Штегман, 1938: 2).

видов в пределах биогеографического выдела и (2) о том, что форма биогеографического выдела близка по форме к анализируемому участку. Очевидно, что вероятность обоих допущений невелика.

Сам по себе метод фактически является очень грубым. Но главное состоит в том, что почти всегда используемые в методе выделы биогеографически неоднородны (относятся к нескольким биогеографическим регионам), и их анализ неизбежно сглаживает биогеографические контрасты, часто создавая обманчивое впечатление наличия континуума. Подобный подход критиковал ещё А.И. Толмачев (1931, 1986), противопоставлявший методу выделения биогеографических районов по физико-географическим или административным критериям метод выделения районов по признакам растительности: «следует ли рассматривать как флору *всякую*... совокупность видов... должны ли мы смотреть на флору как на нечто реальное, т. е. некоторый закономерно сложившийся комплекс видов, или же флора представляет лишь некоторое условное, умозрительное объединение их» (Толмачев, 1931: 113).

Е.И. Матюшкин (1972), например, отмечает, что «трактовка фауны Уссурийского края... прежде всего как фауны смешанной давно стала тривиальной» (цит. по: Матюшкин, 2005), несмотря на отчётливую разобщённость в пространстве различных фаунистических и флористических элементов. Смена эта весьма резка и происходит в интервале не более 1–2 км. Резкая смена биоты делает неизбежным разделение данного региона на два. «Здесь отнюдь нет того хаотического конгломерата животных разного происхождения, который часто предстаёт перед читателем со страниц популярных очерков о природе Дальнего Востока» (там же, стр. 175). Но именно такой «хаотический конгломерат» мы получим (из-за очень извилистых границ между регионами) при составлении списка любого региона, выделенного не по признакам биоты.

Нередко для увеличения разрешающей способности метода уменьшают площадь рассматриваемого региона, в пределе — до пробы. Уменьшение размеров участков для сохранения целостности общей картины требует пропорционального увеличения числа рассматриваемых участков, что практически достижимо только на небольших территориях, обычно целиком расположенных внутри одного биогеографического региона. Сравнение таксономических списков разных частей одного биогеографического региона не является биогеографическим исследованием. Тем не менее, работы такого типа часто используют для доказательства наличия биогеографического континуума. Если же анализируют большой район, охватывающий несколько биогеографических регионов, то фактически при уменьшении площади рассматриваемых участков анализируемый район распадается на ряд сравнительно хорошо изученных участков, между которыми расположены гораздо большие площади, а по ним данных мало. В результате, для получения непрерывной карты приходится в значительной степени прибегать к интерполяциям, результаты которых определяются принадлежностью биогеографа к структуралистам или континуалистам — т. е. во многом субъективны.

2. Все виды обычно считают равноценными, т. е. не учитывают их ценотическую роль. Между тем, значительную часть каждой биоты составляют ценофобные виды, распространение которых определяют другие законы, нежели ценофильных. Эти виды, совершенно непригодные для биогеографического районирования, сильно «зашумляют» дискретность биосферы.

С.М. Разумовский указывает (1999: 33): «Все эти обстоятельства (1 и 2 — *И.Ж.*) направлены на одно и то же — на сглаживание флористических различий и на создание смутного представления о флористической непрерывности растительного покрова. Представление же это, раз возникнув, делает психологически излишними любые попытки усовершенствовать породившую его несовершенную методику. Другими словами, мы видим знакомую каждому биологу картину возникновения искусственного континуума при применении точных количественных методов к неточно собранному материалу».

3. Не позволяет отличить границы ареала от границ кружева ареала. Априорно предполагают, что лакуны, дающие кружево ареала, гораздо мельче самих ареалов, но есть

многочисленные примеры лакун ареала одного вида, существенно превышающие целый ареал другого вида.

4. Результаты зависят от полноты списков сравниваемых регионов.

5. Весьма субъективным моментом является критерий, по которому различие регионов считается достаточным, чтобы их считать отдельными. Для придания кажущейся формализации часто используют пороговые значения, заданные априорно. Ещё S.P. Woodward (1856) считал два региона разными, если по крайней мере 50% их видов различны. Почему 50%, а не 49% или 51%? Подобные рубежные значения нуждаются в обосновании, но его, за редчайшим исключением, даже и не пытаются делать, вероятно, из-за очевидного отсутствия в нём какого-либо биологического смысла. Несомненно, что разделение биосферы на биогеографические регионы должно производиться на основе биологических особенностей. Для преодоления этого недостатка разработаны способы формализации (Семёнов, 1982), позволяющие избежать субъективизма и проводить границы по выявляемой дискретности значений показателей сравнения. Надо отметить, что данные способы работают при небольшом числе сравниваемых районов. С увеличением этого числа, исходя из общих соображений, дискретность значений должна пропасть.

Примеры использования метода. Один из наиболее широко используемых методов особенно в школе морских биогеографов ЗИН РАН (Голиков, 1963, 1980; Кафанов, 1991; Скарлато, 1981 и мн. др.).

Метод типизации ареалов

По этому методу ареалы видов группируют в зависимости от их сходства. Границами биогеографических регионов считают области сгущения границ ареалов. «Типизация заключается в замене реального «кружевного» ареала идеализированным сплошным и в заполнении пробелов в наших знаниях об ареале данного вида сведениями о распространении локально лучше изученных видов с максимально сходным распространением... В итоге такого анализа мы получаем участки, внутри которых не проходит ни одна существенная (с точки зрения исследователя) зоогеографическая граница» (Несис, 1985: 53).

Использование метода:

1. «На глаз» группируют ареалы видов, очерченные достаточно хорошо, т. е. те виды, площадь ареалов которых покрыта сравнительно густо точками находок.

2. К выделенным группам добавляют по сходству «на глаз» виды, распространение которых известно менее точно.

3. Границы ареалов видов наносят на карту и определяют положение областей их сгущения.

Недостатки метода:

1. Как показано выше (раздел «Методы определения и изображения ареалов»), отсутствуют не только формализованные методы сравнения ареалов, но даже формализованные общепринятые методы проведения самих границ ареалов. При проведении границ ареалов отдельных видов всегда наличествует избыток экстра- и интерполяции, а иногда и фантазии. Неудивительно, что границы ареалов отдельных видов, проведённые таким образом, после нанесения их на одну карту образуют причудливый с трудом интерпретируемый рисунок, в лучшем случае дающий так называемые «области сгущения границ ареалов». На практике подобные области сгущения границ ареалов обычно выражены плохо, но с помощью специальных способов и ухищрений их удаётся обнаружить. Для этого обычно используют метод биологических разрезов (что делает метод типизации ареалов для выделения биогеографических регионов излишним) или метод А.А. Шорыгина (оба названных метода описаны ниже). В случае больших регионов, особенно при построении биогеографических схем в рамках всей планеты, границы между биогеографическими регионами обычно проводят, сославшись на предшественников (используя предложенные ранее схемы) или «на глаз» (тактично забывая об этом упомянуть, опуская весь раздел методики, относящийся к данному вопросу). Всё это приводит к высокой степени субъективизма и, как следствие, снижению воспроизводимости результатов. Области сгу-

щения границ ареалов часто почему-то именуют синператами, хотя синператы по определению, данному автором термина (Кузнецов, 1936), — линии, а не области.

2. Не позволяет отличить границы ареала от границ кружева ареала, это накладывает ограничения (предел) на разрешающую способность метода.

3. Не различает ценофильные и ценофобные виды.

Примеры использования метода. Этот метод широко использует школа морских биологов ЗИН: с его помощью типизировали ареалы брюхоногих моллюсков: рода *Neptunea* (Голиков, 1963), *Vuccininae* (Голиков, 1980), *Oenopotinae* морей СССР (Богданов, 1990), *Isopoda* шельфовых зон холодных и умеренных вод Северного полушария (Кусакин, 1979). Его использовали для районирования пелагиали и бентали Мирового океана по головоногим моллюскам (Несис, 1982, 1985), территории СССР по слепням (Олсуфьев, 1980), районирования Северного Ледовитого океана по полихетам (Жирков, Миронов, 1985).

Метод биотических разрезов

Данный метод — улучшенный метод сравнения списков биот. Как и в последнем с его помощью сравнивают произвольно выделенные участки. Число этих участков обычно гораздо больше, чем в методе сравнения списков биот, поэтому и разрешающая способность метода выше. Этим методом анализируют распределение вдоль выбранных осей границ ареалов, общего числа видов или числа центров ареалов. Поведение кривой даёт объективную информацию для проведения границ, в отличие от произвольно выбираемых пороговых значений в методе сравнения списков биот.

Использование метода. Анализируемую ось разбивают произвольно на некоторое количество отрезков (равных или нет), значения остальных пространственных координат при этом ограничивают. Например, изучают распределение границ ареалов: (1) по глубине в заданном районе, (2) вдоль берега в пределах заданного диапазона глубин. Затем подсчитывают число границ ареалов. Кроме того, можно просто сосчитать общее число по-

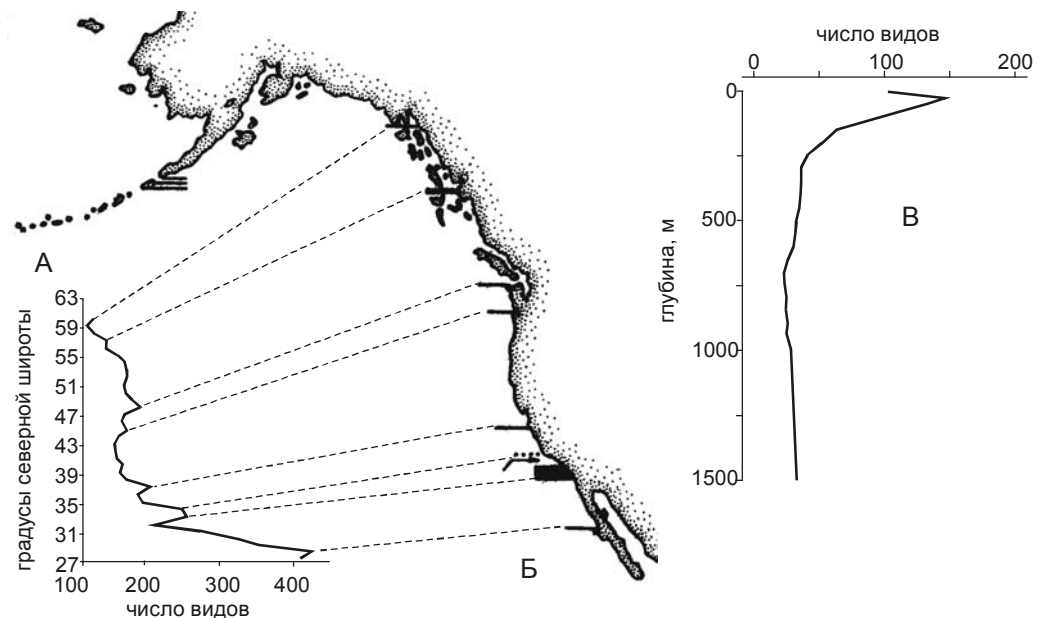


Рис. 5.16. Биотические разрезы.

А — биотический разрез вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки; Б — предлагаемое районирование тихоокеанского побережья Северной Америки (линиями соединены пики на кривой суммарного числа видов и проводимые на их основе биогеографические границы); В — биотический разрез у побережья Калифорнии. Скомпоновано из нескольких рисунков. По А.И. Кафанову (1991).

J.C. Briggs (1995) проводит только одну границу по 54–55°N, Peden, Wilson (1977) считают, что сгущение границ ареалов приурочено к 50–57°N.

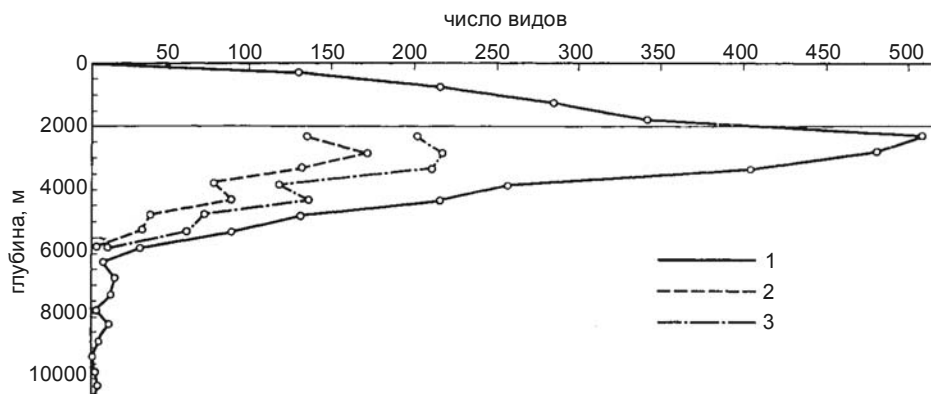


Рис. 5.17. Вертикальное распространение глубоководных донных видов, встречающихся на глубине более 2000 м. По Н.Г. Виноградовой (1958).

1 — общее число видов, 2 — число видов, имеющих верхнюю границу вертикального распространения в данном диапазоне глубин, 3 — число видов, имеющих нижнюю границу вертикального распространения в данном диапазоне глубин.

являющихся и исчезающих видов (т. е. имеющих границу в данном месте). Границы проводят по пикам на кривых.

Недостатки метода:

1. Сильная зависимость результатов от степени изученности распространения отдельных видов.

2. Малопригоден для районирования сравнительно небольших территорий со сложной топографией.

3. Не позволяет отличить границы ареала от границ кружева ареала. Априорно, как и в предыдущем случае, предполагают, что лакуны гораздо мельче ареалов. Для исключения из рассмотрения границ, обуславливающих кружево ареала, разрезы проводят на значительных территориях, что накладывает предел на разрешающую способность метода. То же справедливо и для рефугиумов. В данном методе их считают отсутствующими.

4. Критерий, по которому пик считают достаточным, чтобы быть границей, субъективен. Например, А.И. Кафанов (1991) считает значимыми одни пики и незначимыми — другие, на мой взгляд не меньшие (рис. 5.16А). Незначимым он считает и пик на рис. 5.16В, гораздо более резкий, чем любой из пиков на рис. 5.16А.

На рис. 5.17 показан график распределения числа видов по глубине, причём не всех, а только тех, которые обитают преимущественно или исключительно на больших глубинах, т. е. это — очень сильно смещённая выборка, причём в направлении увеличения резкости пиков. Этот и аналогичные графики являются обоснованием общепринятой в нашей стране схемы вертикальной зональности (Виноградова, 1958).

Формализованные подходы к данному методу разрабатывал В.Н. Семёнов (1982).

Примеры использования метода. Метод использовали при изучении вертикальной зональности бентоса (Виноградова, 1958, 1962, 1977), распределения морских ежей (Миронов, 1986 и др.; Парин, Миронов, Несис, 1997), двустворчатых моллюсков Северной Пацифики (Кафанов, 1991), бентоса Южной Америки (Семёнов, 1982).

Метод А.А. Шорыгина (структуры биоты)

Основан на определении различий в биогеографической (не таксономической!) структуре списков видов, найденных на произвольно выбранных участках или в отдельных пробах (рис. 5.18). Биогеографическую принадлежность анализируемых участков (станций, проб) определяют по соотношению числа видов с различными типами распространения. Следовательно, для применения метода необходимо провести предварительную типизацию распространения видов, а сам метод фактически является формализованным способом проведения биогеографических границ, гораздо более точным, чем метод био-

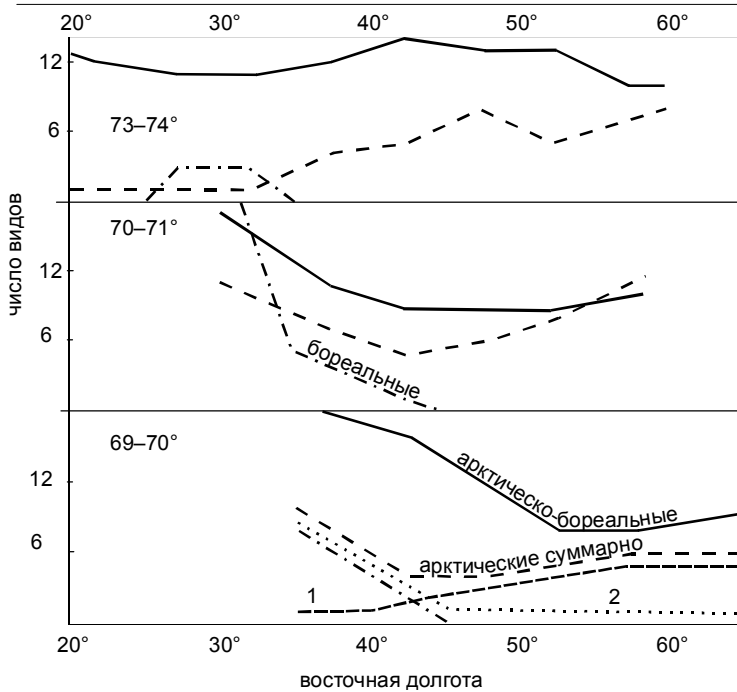


Рис. 5.18. Использование метода А.А. Шорыгина. 1 — арктические мелководные; 2 — арктические глубоководные виды. По А.А. Шорыгину (1928).

тических разрезов. А.А. Шорыгин считал достаточным сам факт преобладания видов с каким-либо типом распространения. В случае контакта двух биот это означает, что участок относят к одной из них, если его фауна более, чем на 50% состоит из видов данной биоты. Более корректно установить достоверность преобладания путём оценки достоверности отклонения наблюдаемого на участке соотношения числа видов с различными зоогеографическими характеристиками от такового во всем анализируемом районе. Для этого можно использовать метод выборочных долей по Фишеру (Зайцев, 1984).

Использование метода.

1. Проводят типизацию ареалов.
2. Вычисляют долю видов с ареалами каждого типа во всем регионе и в пределах каждого из выделенных участков (например, ограниченных градусной сеткой). При проведении границ учитывают только виды, замечающие эту границу. Например, при определении положения границы между бореальным и арктическим регионами не учитывают арктическо-бореальные виды, поскольку они распространены по всему району, и их учёт ничего не даст для определения положения данной границы.

Недостатки метода:

1. Недостаточно ясно соотношение границы, получаемой с помощью данного метода, и границ ареалов. Проверка путём проведения районирования этим и другими методами одного и того же района по одним и тем же данным (Жирков, Миронов, 1985) показала хорошее совпадение. В то же время очевидно, что результаты этого метода сильно зависят от того, правильно ли были выделены типы ареалов.
2. Не различает ценофильные и ценофобные виды.

Примеры использования метода. Иглокожие Баренцева моря (Шорыгин, 1928), полихеты Северного Ледовитого океана (Жирков, Миронов, 1985).

Рассмотренные выше методы выделения биогеографических регионов оперируют с данными на видовом уровне, анализируя распространение отдельных видов (реже более крупных таксонов). Результатом их применения является разбивка территории на биогеографические регионы, для которых позднее составляют биотические (фаунистические, флористические) списки. Методы выделения биот изучают распространение комплексов видов (смысл, вкладываемый в данное понятие, различен в разных методах). Следова-

но, основа методов этой группы — выделение этих самых комплексов. Несмотря на столь существенные различия, в практике использования методов много общего.

Метод выделения типов биот

Б.К. Штегман (1938) справедливо критикует метод сравнения списков биот (см. врезку на стр. 324) и предлагает метод, который кажется весьма похожим на метод выделения конкретных биот, описание которого дано ниже, хотя он и не использовал понятия, аналогичные ЦС: «При выборе и обосновании тех или иных типов фауны не только возможно, но и необходимо будет учитывать данные экологической и исторической географии» (там же, стр. 4). Приводя пример, он пишет: «Китай и Япония составляют область восточно-азиатских широколиственных лесов, между тем как Тибет представляет собой величайшее в мире альпийское нагорье, а Монголия занята степями и пустынями. И действительно, орнитофауны этих трёх районов совершенно различна ((Штегман, 1938: 5).

А.И. Кафанов (2006: 23) пишет: «Повторяя Б.К. Штегмана (1936, 1938), ряд авторов (Reinig, 1937, 1950; Voous, 1960; Матвеев, 1971; Jong, 1972, 1974; Варга, 1976) в качестве основных структур зоогеографии рассматривают не региональные единицы зоогеографического районирования, а динамически изменяющиеся во времени и пространстве «типы фауны» или «фаунистические круги» [Faunenkreise] (Lattin, 1957, 1967). Разработанный Г. Де-Латтином метод фаунистических центров (кругов) заключается в разделении исследуемой территории на участки, к которым приурочены локусы возникновения видов, составляющих единый «фаунистический элемент». З. Варга (Varga, 1977) предлагает метод выделения «ядер ареалов» [«Aree-nuclei»], заключающийся в сравнительном анализе ареалов локально распространённых монотипических («моноцентрических») видов, политических видов, состоящих из ряда моноцентрических подвидов, и групп близкородственных видов, образованных моноцентрическими видами. Сгущения «ядер ареалов», отвечающие центрам разнообразия крупных родов, рассматриваются как центры распространения или сохранения и дифференциации фаун. Все виды и подвиды, имеющие совпадающие центры распространения, объединяются в «фаунистический тип» или «фаунистический круг». Этот метод применяли только в зоогеографии, но в самом методе нет каких-либо ограничений, из-за которых его невозможно использовать в ботанике, поэтому здесь он назван «метод типов биот», а не «фаун».

Использование метода:

1. Картируют ареалы видов и родов изучаемой группы.
2. Таксоны, центры разнообразия которых совпадают, относят к одному типу биоты.
3. «Каждый фаунистический комплекс (в данном случае = тип биоты — ИЖ) следует рассматривать как элементарную единицу фаунистического районирования; преобладание числа комплексов, свойственных тому или иному типу фауны, над остальными комплексами определяет принадлежность данной территории к той или иной зоогеографической области» (Мекаев, 1987: 73).
4. Ю.А. Мекаев сверх того считает, что «сами фаунистические комплексы не являются равноценными; они подразделяются по рангам» (Мекаев, 1987: 73) в зависимости от ширины распространения таксонов данного типа биоты. «Комплексы высшего (0) ранга в своем распространении охватывают всю территорию той или иной зоогеографической области, которой свойствен определенный тип фауны. Комплексы низшего (IV) ранга в своем распространении охватывают лишь территорию той или иной провинции» (Мекаев, 1987: 73). Определение ранга комплекса, судя по тексту монографии, остается процессом субъективным.

Недостатки метода:

1. В методе не обоснован нижний порог дробности, но сам Б.К. Штегман, по-видимому, видел этот недостаток и выделил только регионы очень высокого ранга: «Эти элементы имеют значимость подобластей Палеарктики, представляя собой первичное деление области» (стр. 6). В таком виде метод, как первое грубое приближение, не вызывает возражений.

2. Б.К. Штегман предлагал обозначить на карте «условно каждый из характерных фаунистических элементов особым цветом... комбинацию этих элементов... отметить комбинацией мазков соответствующих цветов» (стр. 4). Получаемые зоны перекрывания ареалов разных фаунистических элементов занимают весьма большие площади.

Ю.А. Мекаев (1987) предложил выделять гораздо более дробные фаунистические комплексы. Не вдаваясь в неуместный здесь детальный анализ, следует отметить, что развитие им метода привнесло большое количество умозрительных предположений. В одних ситуациях эти предположения справедливы, в других те же самые предположения неверны. Так, из всех возможных причин локального увеличения числа видов какого-либо таксона он признаёт только одну: симпатрическое видообразование в каком-либо месте. Данное место бездоказательно объявляют центром происхождения таксона. Далее чисто умозрительно было предположено, что все таксоны, произошедшие в одном центре имеют «одинаковый характер распространения в силу одинаковой приспособляемости к особенностям природной среды» (Мекаев, 1987: 73), хотя, как показано выше, возможны и совершенно другие объяснения этого феномена. В частности, ценофильные виды могут иметь «одинаковый характер распространения» не из-за сходства их биологии, а из-за того, что границы ЦС, в которые они входят, определяют границы их ареалов. Из-за умозрительности и частой неверности основных постулатов результаты, полученные этим методом, сами по себе представляют лишь весьма ограниченный интерес, ибо нуждаются в проверке и подтверждении более обоснованными методами. Применение более обоснованных методов делает использование данного метода излишним. В таком виде метод не может быть рекомендован к использованию.

2. Не различает ценофильные и ценофобные виды.

Примеры использования метода. Зоогеографический анализ птиц Палеарктики (Штегман, 1936), насекомоядных и грызунов Евразии (Мекаев, 1987).

Метод выделения конкретных биот

Предложен А.И. Толмачевым (1931) и С.М. Разумовским (1969, 1999) и, на первый взгляд, является вариантом метода типизации ареалов. Однако, различно как применение этих методов, так и интерпретация полученных результатов. Различие заключается в том, что при типизации ареалов работают непосредственно с ареалами видов, границы которых или проводят произвольно, и/или из-за неполноты данных анализируемые ареалы

«Изменения в условиях и фаунистическом составе всегда постепенны, поэтому границы... есть скорее области более быстрых смен, нежели области резких смен» (Сох, Мооге, 2003: 249).

Б.А. Кузнецов (1936: 97) так определил синперату: «Совпадение границ ареалов различных видов... позволяет провести... ряд линий общих границ распространения... Подобные линии мы предлагаем назвать синператами».

обычно заведомо меньше реального, причём различия эти неодинаковые у разных видов. В результате границу между регионами получают как область сгущения границ ареалов, в пределах которой одна биота плавно сменяет другую. С точки зрения структуралистов плавная смена биот в данном случае — скорее артефакт использованных методик, нежели действительно существующее реальное природное явление. Иными словами, область сгущения границ ареалов как область (а не линия) возникает из-за ошибок в проведении границ ареалов отдельных видов и фактически представляет собой область возможного положения границы. Действительная граница между биогеографическими выделами представляет собой линию пренебрежимо малой ширины* — **синперату**. Различия

* Мне известна только одна работа по изучению на местности ширины биогеографической границы (Дыбская, Разумовский, 1978). Результаты этой работы полностью подтвердили теоретические представления структуралистов. Ширина границы на местности не превышала десятков метров. Между пастбищами ЦС, например, в морском бентосе граница может иметь и большую ширину, которая возрастает из-за непостоянства гидрологических условий, но всё же она не имеет характера широкой полосы. Зона контакта азиатской и австралийской биот, которую часто рассматривают как типич-

между этими подходами иллюстрирует рис. 5.24. Идея рисунка заимствована у R. Hengeveld (1992). При выделении конкретных биот виды относят к той или иной ЦС (= конкретной биоте), границу которой и считают границей биогеографического региона. Если в методе типизации ареалов на карту наносят ареалы отдельных видов, то в данном методе на одну карту наносят совокупный ареал видов одной ЦС, имеющих границу ареала в исследуемом районе. Помимо просто количественного увеличения точек на такой карте из-за суммирования данных по нескольким видам, происходит неизбежное автоматическое устранение кружева ареала. Причина подобной в том, что при достаточном числе видов в это число неизбежно войдут виды разных ассоциаций и сукцессионных рядов, т. е. виды с разным кружевом ареала, но с общей границей ареала. Как уже говорилось ранее, границу ареалов отдельных видов проводят на основе экстра- и интерполяции, используя для этого карты физико-географических параметров, которые считают значимыми для данного вида (глубина, высота, температура и т. п.). Для ценофильных видов для такой же цели можно использовать ареалы других видов, входящих в ту же ЦС. Поэтому метод выделения конкретных биот можно также рассматривать как вариант метода типизации ареалов, в котором экстра- и интерполяцию проводят не по одному или немногим произвольно выбранным физико-географическим факторам, а по биотическому окружению вида. Использовать данные по биоте предлагает и К.Н. Несис в приведённой выше характеристике метода типизации ареалов.

Принципиально важно, что, поскольку ЦС сменяют одна другую в пространстве, ареалы соседних ЦС комплементарны друг другу. Аналогичного требования нет в методе типизации ареалов. Поскольку границы типов ареалов видов (ЦС) проводят этим методом независимо друг от друга, их комплементарность является независимым подтверждением правильности их проведения.

Метод мало чувствителен к слабой изученности распространения отдельных видов и не требует генерализации данных до проведения типизации ареалов.

Использование метода:

1–2. Стадии идентичны соответствующим стадиям метода типизации ареалов.

3. Виды, распространение которых сильно отличается от остальных, считают кандидатами в ценофобные, окончательное** их отнесение к ценофобным производят после того, как удаётся убедиться в том, что нет видов с ареалами, комплементарным к их ареалу.

4. После типизации ареалов строят карты каждого типа ареала, на которые наносят полностью находки всех видов с данным типом ареала.

5. Границу такого обобщённого ареала и считают границей ареала видов с данным типом распространения.

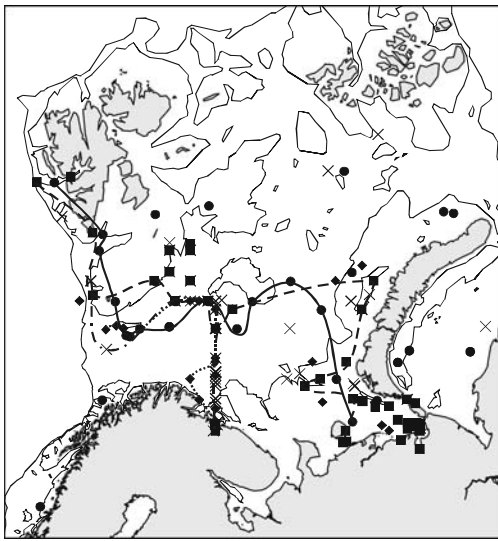
6. Биогеографическими считают только границы комплементарных ареалов. Фактически это означает, что их проводят как общие границы ареалов взаимоисключающих видов. Прочие границы считают лишь границами кружева ареала, но таких границ получается немного, или они вовсе отсутствуют, поскольку большая часть границ кружева ареала отсеивается автоматически, ибо они различны у видов разных ассоциаций.

7. При правильно проведённом районировании выделы должны покрывать всю рассматриваемую акваторию.

Поясню различие методов типизации ареалов и выделения конкретных биот на примере анализа наших данных по распространению в Баренцевом море полихет. Пусть нас интересует положение границ ареалов бореальных и арктических шельфовых видов. При получении этих данных были полностью переопределены все коллекционные материалы ЗИН РАН, кафедры гидробиологии МГУ, Зоомузея МГУ и некоторые другие. Литератур-

ную биогеографическую границу, в действительности является не зоной контакта ЦС, а зоной островов со специфическими биотами, расположенной между азиатским и австралийским регионами. Непосредственного контакта этих биот, по-видимому, никогда не было (см. Главу 4).

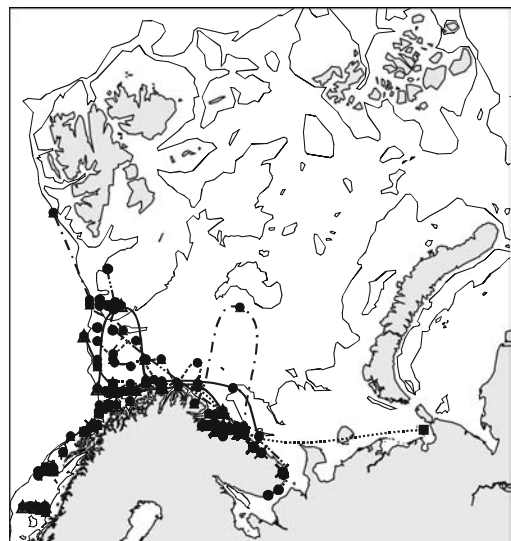
** В рамках этого метода, в идеале вид можно считать ценофобным только после изучения полного набора сукцессионных серий данной ЦС, составив полный список ценофилов, см. также недостатки метода.



◆.....◆ *Owenia polaris* (28) ●.....● *Branchiomma arctica* (32)
 ■.....■ *Ampharete borealis* (47) ×.....× *Euchone papillosa* (49)

Рис. 5.19. Находки арктических шельфовых видов и границы их ареалов.

В скобках — число использованных точек. Показаны изобаты 200 м и 500 м.



▲.....▲ *Goniada maculata* (4) ◆.....◆ *Clymenura borealis* (23)
 △.....△ *Goniada norvegica* (14) ○.....○ *Owenia borealis* (16)
 ▲.....▲ *Eunice pennata* (97) ×.....× *Pomatoceros triquiter* (169)
 ■.....■ *Hydroides norvegica* (19) ●.....● *Filograna implexa* (14)

Рис. 5.20. То же, что и на рис. 5.19, но бореальных шельфовых видов.

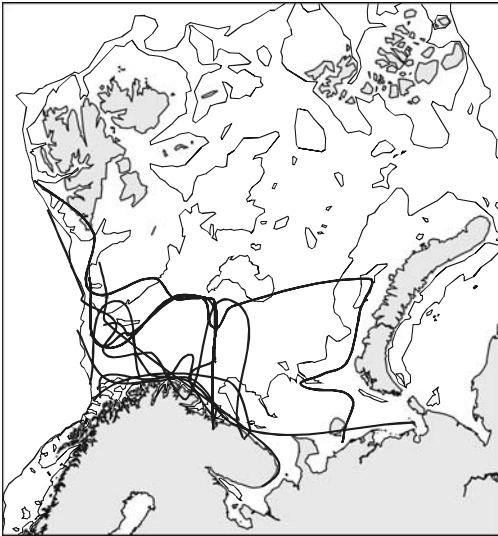


Рис. 5.21. Ступение границ ареалов.

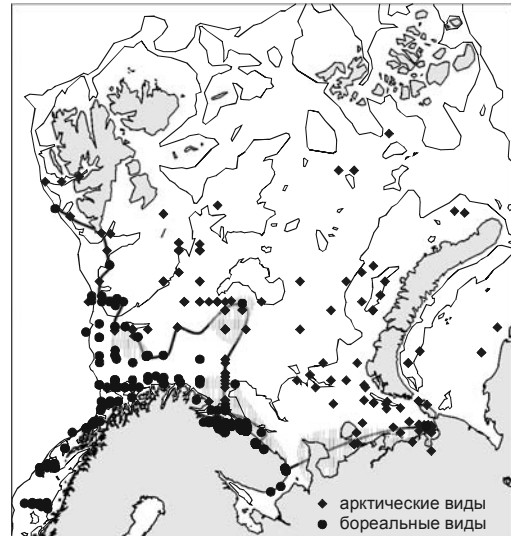


Рис. 5.22. Синперата.

Заштрихованы области перекрывания ареалов.

ные данные не использованы из-за слишком частых неверных определений, но и без того в анализе использованы сотни точек (см. рис. 5.19 и 5.20). На рис. 5.19. приведены границы ареалов арктических шельфовых видов, проведённые соединением крайних точек находок видов. На рис. 5.20 приведены аналогичные границы ареалов бореальных шельфовых видов. На обоих картах границы образуют сложную картину причудливо извивающихся и пересекающихся линий. На рис. 5.21 границы ареалов обеих групп наложены: картина ещё более усложнилась. С помощью некоторого воображения или специальных приёмов (методами разрезов или А.А. Шорыгина) на ней можно выделить область, где

Рис. 5.23. Границы бореальных и арктических шельфовых видов иглокожих и синперата (серым залит район частичного перекрытия ареалов).

Бореальные виды: 1 — *Brisaster fragilis*, 2 — *Hyppasteria phrygiana*, 3 — *Pentagonaster granularis*, 4 — *Leptychaster arcticus*, 5 — *Psilaster andromeda*, 6 — *Plutonaster parelli*, 7 — *Poraniomorpha hispida*;

арктические виды: 1 — *Chiridota laevis*, 2 — *Eupyrgus scaber*, 3 — *Icasterias panopla*, 4 — *Myriotrochus rincki*, 5 — *Poraniomorpha tumida*, 6 — *Solaster glacialis*. По И.А. Жиркову (2004), по данным А.А. Шорыгина (1928).



границ ареалов больше. Эту область и называют «областью сгущения границ ареалов» в методе типизации ареалов.

Проведём ту же операцию методом выделения конкретных биот. Для этого на карты нанесём все находки арктических и бореальных шельфовых видов. На рис. 5.22 совмещены все данные и показана граница ареалов арктических и бореальных шельфовых видов.

Та же самая граница была нами получена на основе анализа распространения иглокожих по данным А.А. Шорыгина (рис. 5.23; Жирков, 2004). И здесь получена чёткая граница между арктическими и бореальными шельфовыми видами.

Сравнение карт на рис. 5.19–5.22 показывает, что область сгущения границ ареалов на самом деле, по-видимому, является областью допустимых положений синператы. Зона вместо линии получается из-за неточностей проведения границ ареалов отдельных видов. В частности, если по методу А.А. Шорыгина (рис. 5.18) создаётся впечатление о наличии широкой зоны перекрытия ареалов арктических и бореальных видов, то анализ *тех же данных* методом выделения конкретных биот (рис. 5.23) ясно показывает, что на большей части Баренцева моря такого перекрытия нет. Более того, создается впечатление, что местами ареалы арктических и бореальных видов даже не соприкасаются (по-видимому, из-за недостатка данных).

Имеющиеся области перекрытия ареалов, вероятнее всего связаны с тем, что этот метод выявляет в первую очередь границы провинций, т. е. групп ЦС. В частности, районы прибрежных мелководий несомненно заняты другими ЦС, нежели районы открытого моря. В состав этих прибрежных ЦС входят отдельные арктические виды (подробнее см. следующую главу). Зоны перекрытия в открытом море имеют сложный рельеф: возможно и здесь на самом деле нет перекрытия ареалов, а лишь сложная мозаика. К сожалению данных немного, а у тех, что есть координаты определены с большой погрешностью (по моему опыту в рейсах — до 15' или даже 30'), поскольку в то время их определяли счислением.

Важно отметить, что синперата выявляется в результате анализа видов, предпочитающих самые разные грунты (от ила до камней) и обладающих самыми разными типами питания (от фильтраторов до грунтоедов и хищников), т. е. она ни в коем случае не является границей каких-либо ассоциаций, а именно границей ЦС.

Дополнительным и неожиданным результатом оказалась необычайная устойчивость положения биогеографической границы во времени. На приведённых картах суммированы данные, начиная с конца XIX в. За этот период, как хорошо известно, наблюдались периоды потепления и похолодания. Согласно парадигме континуализма, в периоды потепления ареал бореальных видов должен был уменьшаться, а арктических — увеличиваться, и наоборот. И действительно, имеется довольно много работ, где это, казалось бы, показано (Книпович, 1921; Дерюгин, 1924; Несис, 1960; Галкин, 1964, 1976, 1986, 1991 и др.). Однако, разное положение границ ареалов арктических и бореальных видов в различные периоды (потепления, похолодания) на карте неизбежно дало бы более или менее широкую зону перекрытия ареалов. На самом деле ничего подобного нет. По-видимо-

му, это связано с неправильной интерпретацией данных. Как показано выше, не существует точных методов проведения границ ареалов. В работах, где анализировали распространение видов в Баренцевом море, границы ареалов проводили по крайним точкам нахождения видов. Этот способ, за редким исключением, даёт уменьшенные ареалы видов. Поскольку вероятность обнаружения вида зависит от его обилия, то при снижении обилия в данном месте, вид уже практически невозможно обнаружить, но это вовсе не означает, что его тут нет. На изменение абиотических условий в пределах экологической амплитуды ЦС (в данном случае — температуры) донные ЦС, имеющие многие черты пастбищных, реагируют изменением относительного обилия их членов. Поэтому обнаруживаемые «пульсации» ареалов, судя по нашему анализу, вероятно, являются лишь отражением изменения частоты встречаемости этих видов в пределах их ареала, а не самих границ ареалов. Границы между ЦС (т. е. биогеографические границы), как показывают наши данные, весьма устойчивы. По-видимому, для изменения их положения необходимы гораздо более продолжительные климатические изменения, по крайней мере существенно превосходящие по продолжительности время жизни видов-доминантов, которое у видов макробентоса часто составляет многие годы, а у некоторых видов и десятки лет. Незначительные изменения абиоты, по всей вероятности, не столь существенны, поскольку ЦС, а не экологические амплитуды изучаемых видов, обычно определяют границы ареалов видов.

Недостатки метода:

1. Отнесение видов к ценофильным и ценофобным в рамках метода субъективно, объективное разделение этих групп видов требует изучения сукцессионных рядов. Такое изучение не может быть включено в данный метод как его составная часть, ибо если ЦС будут изучены, мы уже будем иметь полную картину районирования и необходимость в использовании других методов отпадёт.

То есть исследование проводят методом последовательных итераций. Данный метод — это первая итерация, поэтому отсеиваемые виды не ценофобы, а только «кандидаты» в них. Хотя, конечно, это может произвести впечатление подгонки результатов путём отсеивания ненравящихся данных. В какой-то мере от субъективности предохраняет использование двух независимых критериев: (1) распространение отлично от других и (2) нет видов с комплементарным ареалом. Из теории структурализма следует, что ценофобы обычно удовлетворяют обоим критериям, а ценофилы — нет.

Как дополнительный критерий ценофобности вида можно использовать данные о его распределении. Мозаичность распределения свойственна и ценофильным, и ценофобным видам. Но ценофильные виды обильны в определённых ассоциациях = имеют высокую верность (встречаются обычно совместно в определённых ассоциациях, входящих в ту же ассоциацию), а сама ассоциация приурочена к определённым абиотическим условиям. Ценофобные виды имеют малую верность и массовы в местах недавних нарушений. Поскольку нет оснований полагать, что различные ассоциации и сочетания абиотических факторов отличаются частотой нарушений, связь ценофобных видов с абиотическими факторами и другими видами должна быть существенно ниже.

2. В тех случаях, когда разные части биогеографического региона имеют сильно различающиеся абиотические условия, существует вероятность разделения одного биогеографического региона на два (примеры см. Разумовский, 1999: 417–419, 446–448).

3. Проведение границы возможно только в районе, где встречаются специфические для контактирующих ЦС виды.

4. Легче всего этим методом можно выделить регионы ранга провинции и выше. Для выделения более мелких подразделений, в том числе непосредственно ЦС, необходим анализ распространения большого числа видов, но и в этом случае окончательное решение может быть сделано только после изучения сукцессий (методом выделения ЦС — см. ниже).

Примеры использования метода. Метод широко использовал С.М. Разумовский и его последователи (Разумовский, 1969, 1977, 1999; Разумовский, Лабунцова, 1969; Разумовский, Тихомирова, Богач, Карасёва, 1984; Лабунцова, 1969). В районировании бентоса он использован нами впервые на разобранном выше примере распространения иглокожих и полихет Баренцева моря (Жирков, 2004), при проведении районирования Северного Ле-

довитого океана на основе распространения полихет (Жирков, 2001), впрочем ранняя работа К.Н. Несиса (1958) сделана скорее этим методом, нежели методом типизации ареала. Практически идентичный метод использовал К.В. Беклемишев (1969) при районировании пелагиали Мирового океана по распространению зоопланктона: «для биогеографического деления послужили не ареалы непосредственно, а обобщённые карты основных типов ареалов... все ареалы каждой группы были нанесены на одну карту» (Беклемишев, 1969: 111). Отличие его метода состоит лишь в том, что он проводил не одну общую границу, а три: «а) за пределами которой нет ни одного нахождения видов, обладающих ареалом данного типа («0%»); б) по обе стороны от которой проходит равное число границ ареалов («50%»); в) в пределах которой встречаются все виды с данным типом ареала («100%», или «ядро» данной группы видов)» (Беклемишев, 1969: 111). Причиной того, что биогеографические границы в пелагиали приходится определять статистически, является то, что поперёк границы происходит проникновение не только населения соседних регионов (как это идет на суше и в бентали), но и самого биотопа, а также то, что картина распределения течений меняется настолько быстро, что имеющиеся данные не позволяют получить одномоментную картину распределения видов. Приходится обрабатывать данные за сравнительно длительный период времени, когда перемещение биогеографических границ в пространстве становится заметным.

Метод выделения ценотических систем

Основан на непосредственном выделении ЦС. Метод весьма трудоёмкий и требует очень хорошего знания биоты и ассоциаций района. Конкретные приёмы выделения ЦС на основе наземной растительности описаны С.М. Разумовским (1999, 2006), в морской биогеографии метод не применяли и, вероятно, применяют ещё нескоро, поскольку он требует достаточно хорошего знания сукцессионной динамики, которую ещё только начали изучать в морских водоёмах.

Выделение сообществ в бентосе проводили во многих местах и на сравнительно больших площадях. Эти работы ставили своей целью описать распределение сообществ по поверхности дна, биогеографические вопросы никогда не были в числе главных, поэтому если они и затрагивались, то поверхностно. Тем не менее, такие работы, казалось, можно было бы использовать для целей биогеографии. Однако, выделение сообществ в простейшей своей форме основано на их облике (и структуре, что то же самое) сообществ, господствующих в настоящее время. Оценка значения сообществ (господствующее, интэрзональное и т. п.) основано на оценке занимаемой ими площади на определенных участках и, в сущности, сводится лишь к констатации фактов преобладания тех или иных ассоциаций, без анализа причин. Между тем, как показывает практика фитогеографического районирования, внешне совершенно одинаковые ассоциации могут быть частью разных ЦС (например, бор-брусничник, распространение которого описано ниже). Поэтому первой стадией данного метода обязательно должно быть проведение биогеографического районирования на основе анализа видовых ареалов (метод выделения конкретных биот).

Примеры использования метода. Метод широко использовался при фитогеографическом районировании как всей наземной флоры, так и отдельных частей суши (Разумовский, 1999, 2008).

Сравнение разных методов выделения биогеографических регионов

Как методы выделения регионов, так и методы выделения биот имеют своей целью выделение биогеографических регионов, которые впоследствии анализируют. Разница в последовательности действий:

— при выделении регионов сначала разными способами разбивают анализируемую территорию, затем составляют списки обитающих там видов;

— при выделении биот сначала разными способами выделяют биоты, затем на основе анализа распространения выделенных биот проводят границы на местности.

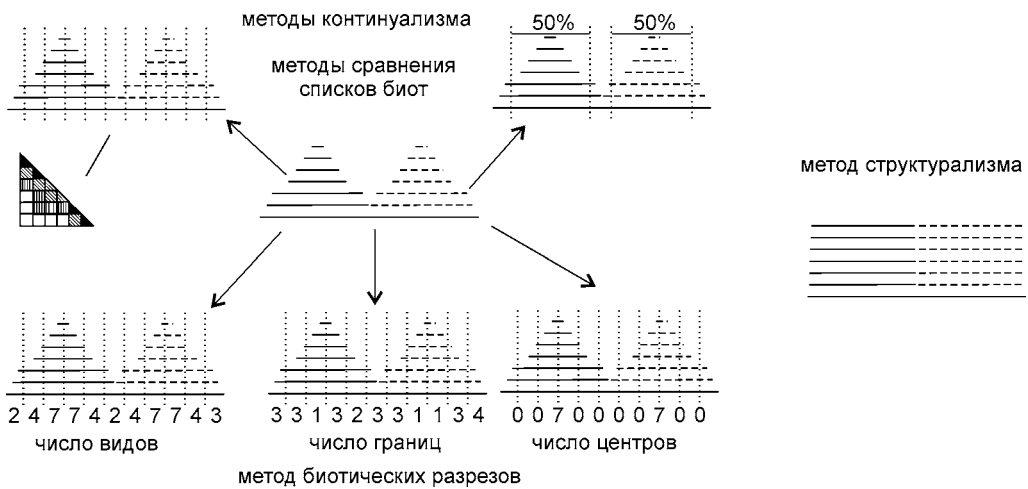


Рис. 5.24. Схемы разных методов выделения биогеографических регионов.

Горизонтальные линии — ареалы видов, сплошные линии — один тип, пунктир — другой (объяснения в тексте).

Применение того или иного метода — первая стадия любой биогеографической работы.

Все методы, в которых рассматривают виды как отдельные объекты:

— чувствительны к полноте списков сравниваемых регионов и изученности распространения отдельных видов; необходимо помнить, что положенные в их основу границы ареалов видов есть лишь более или менее «произвольные картинки», а отнюдь не действительные ареалы, то же касается и диапазонов вертикального или горизонтального распространения;

— не только не отделяют ценофильные виды от ценофобных, но даже не ставят задачу это сделать;

— не позволяют отличить кружево ареала от границ ареала;

— обладают низкой разрешающей способностью;

— не выявляют действительного положения границы биогеографического региона, а лишь определяют более или менее широкую область её допустимого положения;

— трудоёмки.

Методы, которые рассматривают не виды по отдельности, а выделяют непосредственно биоты, позволяют установить несравненно более точно положение границы при гораздо меньших затратах сил и времени. В частности, нарисовать пару ареалов ЦС гораздо проще, чем скрупулёзно подсчитывать число границ ареалов видов в различных интервалах, точность же результата обратно пропорциональна затраченным усилиям.

Методы группирования регионов

Естественная классификация должна исходить из свойств классифицируемых объектов. Географическая и биологическая биогеографии изучают свойства разных объектов, поэтому результаты географического и биологического биогеографического районирования различны. Хотя методы географической биогеографии в этом разделе (как и в прочих) не рассмотрены, широкое распространение в биологической литературе результатов, полученных с их помощью, вынуждает сказать несколько слов об их биологическом содержании.

Изучение конкретного распределения сообществ по поверхности Земли выявляет сходные, а порой и совершенно идентичные сообщества в весьма удалённых районах. В географической биогеографии используют это физиономическое сходство территорий и сообществ. Но не всем сообществам удаётся подобрать сходные. Кроме того, как следует из теории структурализма, отдельные ассоциации, из которых состоят сообщества, есть лишь пространственно-временная форма существования ЦС. Ассоциации связаны дина-

мически, плавно или не очень переходят одна в другую в ареале ЦС. Наличие стадий, переходных между ассоциациями, а также мелкая мозаичность, ведущая к тому, что в одно сообщество часто включают разные ассоциации, заставляет выделять при физиономическом подходе весьма широкие переходные зоны. Сообщества, которые и после этого не удаётся уложить в прокрустово ложе заготовленной схемы, относят к интра- и экстразональным.

Например, в географической биогеографии по физиономическому сходству сообществ выделяют зону хвойных лесов (= тайга, бореальные леса) и зону широколиственных лесов (= неморальные леса), между которыми выделяют зону или подзону смешанных лесов (см., например, рис. 5.25). Структуралисты же выделяют зону широколиственных лесов, где эдификаторы климакса — разные виды дуба *Quercus* и зону тайги, где эдификаторы климакса — ели, пихты или тёмнохвойные сосны. В ходе сукцессий этих ЦС существуют стадии, когда имеется только травянистая растительность, стадии с доминированием мелколиственных деревьев, хвойных деревьев и широколиственных деревьев (рис. 5.26). Поскольку смена стадий сукцессий происходит немгновенно, имеются и переходы между ними. В одних случаях мелколиственный древостой ещё не выпал, а хвойный

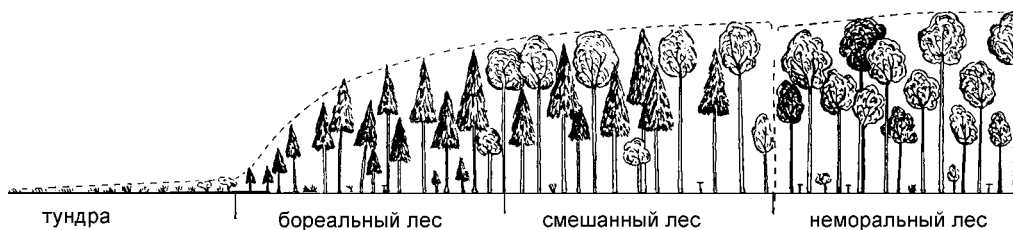


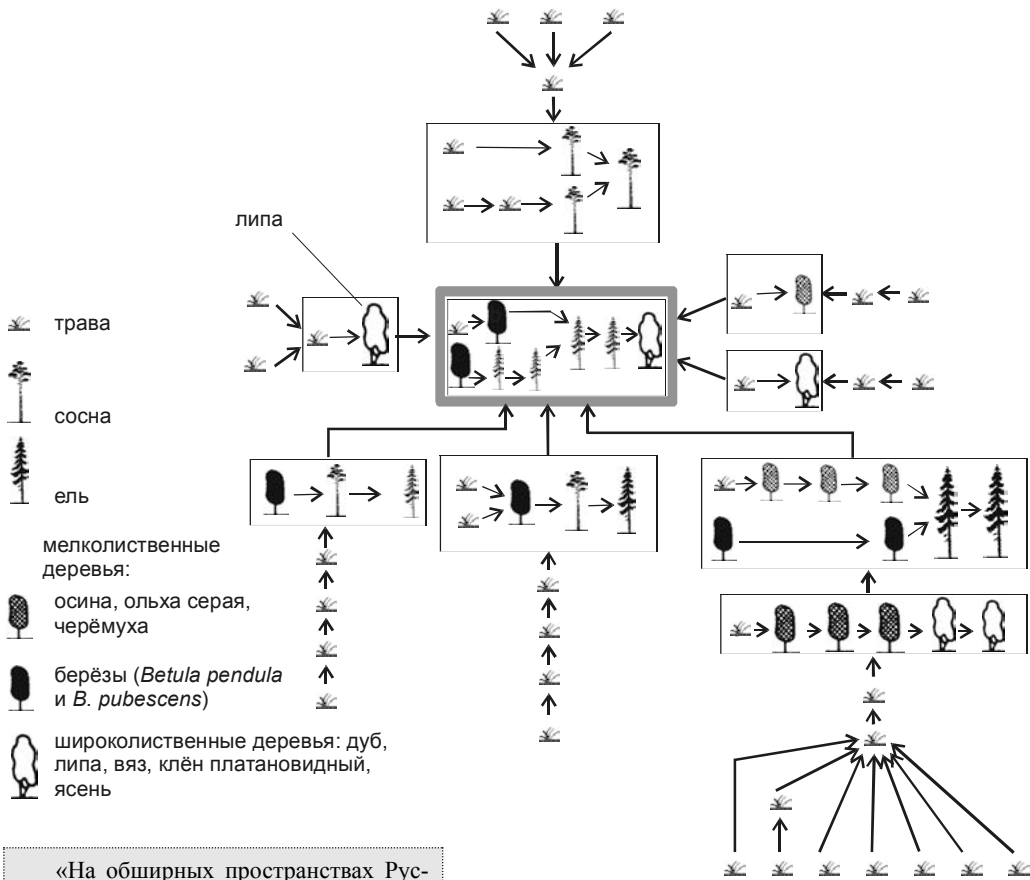
Рис. 5.25. Часть градиента экоклины тундра – тропики. По Уиттекеру (1980).

уже подрост, в других — хвойный древостой ещё не выпал, а широколиственный уже подрост. Поэтому, с точки зрения структуралистов, «смешанные» леса являют собой хороший пример экотон ЦС с широколиственными или хвойными доминантами климакса, где переход происходит между ассоциациями с хвойными и лиственными доминантами древесного яруса. Факт преобладания в отдельных районах этих ЦС мелколиственных лесов или заметная примесь хвойных в лиственных лесах является не особенностью данных ЦС, а результатом частых нарушений, большей частью антропогенных (рубок, пожаров и т. п.). В частности, климаксовой ассоциацией в нечернозёмной России на север до Карелии (рис. 4.33) является ассоциация с доминированием дуба че-

«Окончательное разделение лесного пояса Европейской России и сопредельных территорий на зоны лесостепи и широколиственных лесов, южной, средней и северной тайги происходило в течение позднего голоцена, в основном в 1–2 последних тысячелетий» (Турубанова, 2002:15).

«Судя по археологической и исторической литературе, <это разделение> в значительной степени было обусловлено всё усиливающейся хозяйственной деятельностью» (Турубанова, 2000).

«Миф белой берёзы — это искусственный, поэтический миф, причём сравнительно недавний... До конца девятнадцатого века о берёзах никто и не думал, их даже официально не считали белыми. У Рыльева стволы берёз мрачно чернеют, а у Мережковского даже «чернеют как уголь». Поклонение Белой Берёзе идёт главным образом от Есенина» (Метелица, 2004: 8). Такая смена представлений о берёзе — следствие возрастания интенсивности рубок и других антропогенных воздействий, а также сокращения площади пашен и других сельхозугодий (Сушков, 1974). И то, и другое привело в конце XIX в. к резкому увеличению лесов на ранних стадиях сукцессий, т. е. возросло и число берёз (эдификатора ранних стадий сукцессий после рубок и пожаров) вообще, и молодых берёз с белой корой в особенности.



«На обширных пространствах Русской равнины самые северные местонахождения дуба – в долинах рек; по ним он нередко проникает на 200–300 км севернее, чем по междуречьям. Г.Ф. Морозов (1914) объяснял это лучшим прогреванием пойменных почв и их меньшей оподзоленностью; по мнению А.К. Денисова (1980) причины — в более быстром разморзании и более высокой температуре зимой пойменных почв, а также в большей влажности и близости грунтовых вод» (Восточно-Европейские леса..., 2004: 119–120).

Рис. 5.26. Сукцессионная система Московского ботанико-географического района.

Схема та же, что и на рис. 4.25, но условными знаками показаны эдификаторы верхнего яруса (по данным С.М. Разумовского (1981)).

решчатого (*Quercus robur*), однако к настоящему времени дуб почти повсеместно вырублен. Особенного размаха вырубка достигла в конце XIX в., и места, ранее занятые дубравами, теперь заняты ельниками, сосняками, березняками и т. п., но особенно полями, поскольку почвы и режим увлажнения на территориях, ранее занятых климаксом, наиболее благоприятны для пашен (Советов, 1867). Отдельные дубы остались лишь в местах, откуда не-

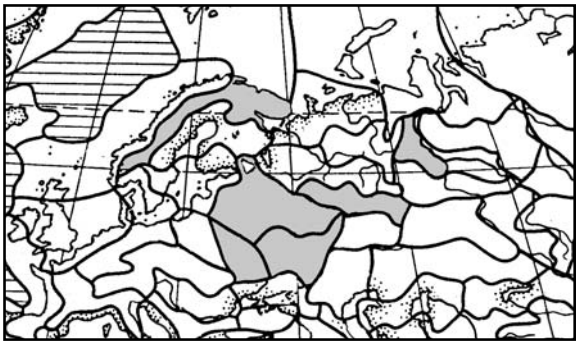


Рис. 5.27. Карта некоторых ботанико-географических районов Евразии, в состав ЦС которых входит сосновый бор-брусничник с напочвенным покровом из мха Шребера плеврозия *Pleurozium schreberi* (залиты серым, по данным С.М. Разумовского (1999, 2008)).

«Боры из обыкновенной сосны *Pinus sylvestris* с подлеском из брусники *Vaccinium vitis-idaea* и напочвенным покровом из Шреберова плеврозия *Pleurozium schreberi* встречаются от Кольского полуострова до Среднего Дона. По облику и видовому составу это сообщество из группы формаций бореальных хвойных лесов. Поэтому боры-брусничники Среднего Дона следовало бы трактовать как экстразональную растительность, как далёкий южный эксклав светлохвойной тайги, существование которого вблизи южной границы летнезелёных лесов умеренной зоны должно вызывать глубокое изумление. Однако на Кольском полуострове, в подзоне северной тайги, бор-брусничник представляет собой заключительную стадию ксеросерии, которая сменяет стадию вересковой пустоши из обыкновенного вереска *Calluna vulgaris* и преобразуется в ходе последующей сукцессии в климаксный ельник-брусничник с 2 ярусами: древесным ярусом из европейской ели *Picea abies* и кустарничковый ярус из брусники *Vaccinium vitis-idaea*. На Среднем Дону такой же бор оказывается тоже стадией ксеросерии, но не последней, а предпоследней. Он возникает на месте бора из обыкновенной сосны *Pinus sylvestris* без подлеска, но с травяным ярусом из поникшего перловника *Melica nutans* и, в свою очередь, сменяется бором, имеющим также только древесный и травяной ярусы. Однако последний сложен майским ландышем *Convallaria majalis*» (Тимонин, Озерова, 2002: 110) (рис. 5.27).

удобно вывозить срубленные деревья (долины рек, особенно крутые склоны) (личн. наблюдения И.Ю. Попова). Поэтому, несмотря на интенсивное возобновление дуба, дубравы отсутствуют. Эта деятельность человека и создаёт обманчивое впечатление интразональности, широко обсуждаемое в литературе. Аналогичные изменения произошли и в Северной Америке. Поэтому, если уж выделять зоны смешанных и мелколиственных лесов, то правильнее их назвать, например, «зона широколиственных лесов с интенсивными антропогенными нарушениями» и не пытаться искать биологического смысла этих зон. Антропогенные нарушения хотя и сильно варьируют во времени и пространстве, происходят сравнительно плавно (даже в настоящее время скорость их протекания сопоставима с продолжительностью жизни поколения *Homo sapiens*) и охватывают огромные площади, создавая обманчивое впечатление естественности.

Справедливости ради надо отметить, что зону смешанных лесов выделяют отнюдь не все биогеографы. Нет её, например, в оригинальном учебнике И.И. Пузанова (1938).

Другой пример: В.Б. Сочава, Т.И. Исаченко и А.Н. Лукичева (1953) выделяют на территории Западной Сибири «западный меридиональный сектор», характеризующийся преобладанием сосняков. Авторы объясняют это климатом (близость Уральского хребта снижает количество осадков) и преобладанием песчаных почв. На самом деле в этом районе песчаные ледниковые (в данном случае — единственно возможная песчаная материнская порода) отложения практически отсутствуют, а резкое преобладание сосняков, действительно почти сплошь покрывающих водоразделы, связано с постоянным выжиганием лесов местными оленеводами (для увеличения площади ягельников) (Разумовский, 2010). Очевидно, что естественный с точки зрения географов выдел, с точки зрения биолога представляет собой лишь временную стадию развития тайги и вовсе не заслуживает какого-либо выделения на биогеографической карте (но вполне может быть показана на карте хозяйственной деятельности человека, наряду с полями и сенокосами).

В биологической литературе из-за неразработанности биологических методов классификации и выделения ЦС и сообществ есть тенденция использовать географические подходы. В начале главы уже обсуждена принципиальная неприемлемость такого подхода для целей биологии. Но такой подход неприемлем и по другим причинам. Желание биологов использовать географические методы и их результаты основано на ошибочном представлении о том, что в географии всё давно разработано, устоялось и можно взять готовую схему и использовать её в биологических целях. К сожалению, это не так. Критерии

«Хотя понятия «саванна» и «степь» были введены для обозначения определённых типов растительности, в последнее время они применяются географами скорее для обозначения соответствующих климатических зон... В этом случае, по мнению автора, следовало бы пользоваться чисто климатической терминологией... ботанические термины... должны применяться для характеристики какой-то определённой категории растительного покрова» (Вальтер, 1968: 276).

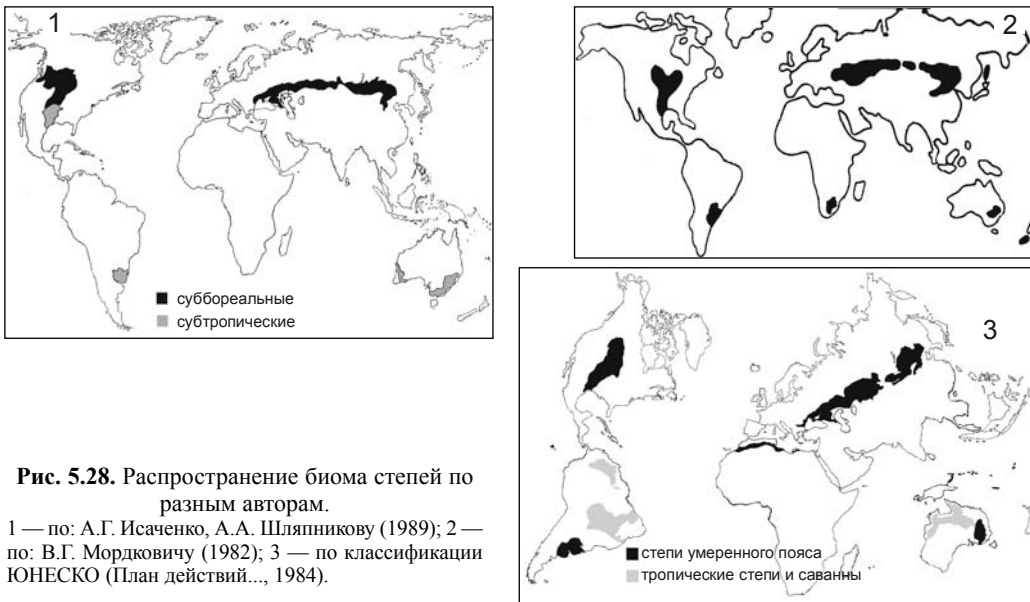


Рис. 5.28. Распространение биома степей по разным авторам. 1 — по: А.Г. Исаченко, А.А. Шляпникову (1989); 2 — по: В.Г. Мордковичу (1982); 3 — по классификации ЮНЕСКО (План действий..., 1984).

выделения регионов и в географии весьма субъективны. Это следует хотя бы из того, что один и тот же биом разные авторы понимают весьма различно, хотя и называют одинаково. В качестве примера на рис. 5.28 дано распространение биома степей по разным авторам. Из сравнения данных схем становится очевидной высокая степень их субъективности, неоднозначности применения этого подхода в самой географии.

Та же картина наблюдается и в любом более мелком масштабе, в том числе и в масштабе ландшафтов. Например, болото — вполне ясный и хорошо очерченный, казалось бы, тип ландшафта. Однако, даже по официальным данным разных ведомств площадь болот в России различается на 20%: в начале 1998 г. в лесном фонде было 128,3 млн. га (Лесной фонд России, 1999), но по данным государственного учёта земель болота в лесном фонде России занимают всего 101,2 млн. га (Думнов и др., 2001). Неофициальные данные дают ещё больший разброс: до 273,0 млн. га (Ефремов и др., 1994) и даже 361,1 млн. га (Вомперский и др., 1999). Достойно удивления, что при общем разбросе размеров площадей (в три раза) все источники считают возможным приводить свои цифры с точностью до четырёх значащих цифр.

Из сказанного выше вовсе не следует, что зональная биогеография не нужна и бессмысленна. Однако, для получения осмысленных с биологической точки зрения зон объединять следует биогеографические регионы, выделенные на основе тех свойств, которые изучают. В биологических исследованиях это означает, что следует использовать биологические критерии тем более, что имеются образцы такого районирования с получением биологически значимой информации.

В качестве примера можно привести выделение зон наземной растительности С.М. Разумовским (1999). Начав с установления ботанико-географических провинций, он выявил коренные ассоциации их климаксов, затем сравнил облик древесных эдификаторов климаксовых ассоциаций, общее число которых (для всей Земли) составляет лишь несколько десятков, и обнаружил, что «эти виды очень легко и естественно распадаются на четыре различных между собой и очень монолитных морфологических типа:

1. Вечнозеленые перистолистные деревья с почками, лишёнными почечных чешуй.
2. Вечнозеленые широколистные деревья с почками, защищёнными почечными чешуями.
3. Летнезелёные широколистные деревья с почечными чешуями.
4. Вечнозелёные деревья с игольчатыми листьями ксероморфной структуры и с почечными чешуями» (Разумовский, 1999: 73).

Эти зоны и являются естественными биологическими зонами растительности Земли: тропическими, субтропическими и широколиственными лесами и тайгой.

ЦС, входящие в одну зону, могут приобрести своё сходство чисто конвергентно и вообще не иметь ничего общего ни в своём составе, ни в происхождении. Сходная ситуация имеется и в таксономии: в воде активно плавающие животные приобретают форму рыбы, но гораздо информативнее классификация не на основе жизненных форм, а филогенетическая, учитывающая то, что одни из этих «рыб» — рыбы, другие — рептилии, третьи — млекопитающие, четвёртые — птицы, пятые — головоногие моллюски и т. д. Из того факта, что в воде они приобрели сходную форму, мало что можно сказать об их внутреннем строении, биохимии, происхождении и т. п. Но все эти данные вполне доступны из филогенетической классификации, построенной на основе их генетического родства. Аналогично, объединение биогеографических регионов по их происхождению гораздо более информативно для понимания их биологических свойств, тогда как зональные классификации лишь показывают многообразие ЦС, образовавшихся на разной биотической основе, но в сходных абиотических условиях.

Для других целей (например, для оптимального размещения санаториев) более информативными являются иные логические основания для объединения регионов, разные для различных задач. В некоторых случаях более информативными будут и чисто физиономические основания.

В биологической биогеографии методы группирования регионов можно подразделить на две группы: методы, основанные на простом сравнении списков, и методы, когда делается попытка оценить генетическое родство биот. Эту оценку производят как на основе изучения их таксономического состава, так и сравнения самих ЦС или их компонентов.

В основу группировки регионов следует положить анализ ценофильных видов. Разделение видов на ценофильные и ценофобные требует проведения в каждом биогеографическом регионе серьёзных исследований. В данный момент эти исследования только начинаются и на практике в морской, да и пресноводной и даже наземной биогеографии приходится считать все виды ценофильными, что, без сомнений, неверно. Как уже говорилось, доля ценофобных видов в разных таксонах наземных растений варьирует от 0 до 100%. Это говорит о том, что одни таксоны более пригодны для целей биогеографического районирования, нежели другие, а некоторые — и вовсе неинформативны. Использование ценофобных видов при сравнении биогеографических регионов приводит в первую очередь к сглаживанию различий. Также теоретически возможно, но представляется маловероятным для антропогенно слабонарушенных регионов, что учёт ценофобных видов существенно исказит картину: заставит объединить районы, различающиеся ценофильной биотой и наоборот. В сильнонарушенных регионах, к которым относится большая часть суши, ценофобные виды составляют существенную долю био-

«Все опубликованные до сих пор (т. е. за последние два века) схемы территориального расчленения растительного покрова при всех их различиях объединяются одним общим признаком — все они строились дедуктивно, т. е. «сверху вниз», от крупных единиц к более мелким. Этот, формально логичный, но биологически ненаучный способ состоит в том, что изучаемое множество (в данном случае совокупность растительных сообществ планеты) произвольно делится на логические классы по субъективно выбранным признакам. При этом степень дробности деления также вполне субъективна и в принципе почти неограниченна, а границы получаемых единиц в сущности не являются вообще границами, т. е. не совпадают с реально существующими в природе изолиниями качественных скачков» (Разумовский, 1980: 11).

Авторы китайской энциклопедии «Небесная империя благодетельных знаний» делят животных «на: а) принадлежащих Императору, б) набальзамированных, в) прирученных, г) сосунков, д) сирен, е) сказочных, ж) отдельных собак, з) включённых в эту классификацию, и) бегающих как сумасшедшие, к) бесчисленных, л) нарисованных тончайшей кистью из верблюжьей шерсти, м) других, н) разбивших цветочную вазу, о) похожих издали на мух» (Борхес, 1994а: 87).

ты, часто гораздо больше половины. Многие из этих ценофобных видов переселены умышленно или случайно человеком из других биогеографических регионов. Сам факт такого переселения не всегда очевиден, иногда его устанавливают только после тщательных исследований. Можно с уверенностью сказать, что использование при сравнении полных списков биот в данном случае даст картину очень сильно отличающуюся от той, которая будет получена при сравнении списков конкретных биот, т. е. тех, которые были до прихода человека и которую только и следует считать естественной.

На практике, при проведении районирования необходимо соблюдение правил логики. В первую очередь это значит, что классификацию следует делать на одном логическом

основании. Это означает также необходимость соответствия идеологий, положенных в основу методов, использованных для выделения районов и их группировке.

«Голарктическое царство» характеризуется [А.Л. Тахтаджяном] 39 эндемичными семействами. В Московской области из этого числа имеются лишь три семейства: *Adoxaceae*, *Butomaceae* и *Scheuchzeriaceae**. При этом *Butomaceae* отсутствует в Северной Америке... Таким образом, даже такая естественная, реально существующая и хорошо известная флористическая единица, как Голарктис, не может быть ни выделена, ни охарактеризована по предлагаемому А.Л. Тахтаджяном принципу» (Разумовский, 1999: 30).

Метод соответствия ранга биогеографического региона рангу эндемичных таксонов

Многие авторы (Тахтаджян, 1970; Старобогатов, 1970; Гурьянова, 1972; Василенко, 1974; Несис, 1982а; Хржановский и др., 1986; Кафанов, Кудряшов, 2000; Абдурахманов и др., 2003; и многие другие) предлагают присваивать ранг биотическому региону в зависимости от ранга его эндемов или, по крайней мере, учитывать ранг эндемов при определении ранга биогеографического региона. Посмотрим, как на практике применяют

это требование. Проводя биогеографический анализ шельфа Северного полушария, Е.Ф. Гурьянова пишет: «Самая высокая категория — царство; важнейшими критериями для её выделения служит очень высокий ранг эндемизма — наличие эндемичных классов и подклассов, хотя бы и немногих, и большого числа эндемичных отрядов» (Гурьянова, 1972: 11). Далее она сама выделяет два царства. Первое — тропическое — в полной мере удовлетворяет предложенным ею критериям для царства. Второе объединяет обе бореальные и арктическую области. Это царство ни в коей мере не удовлетворяет её же собственным критериям. Аналогичные выводы сделал С.М. Разумовский (1999), разбирая самую популярную в отечественной биогеографической литературе схему фитогеографического районирования Земли А.Л. Тахтаджяна (1970) (рис. 5.8). Очевидная невозможность применить данный метод на практике даже его энтузиастами однозначно свидетельствует о его несостоятельности.

С другой стороны, показано, что число родов является простой математической функцией числа видов: чем больше видов, тем больше родов (Кафанов, 1991). Иными словами, более богатая видами биота будет содержать и большее число высших таксонов (родов, семейств, отрядов и т. д.), что мы, собственно говоря, и имеем: в тропической биоте больше таксонов высокого ранга, эта разница и есть эндемичные таксоны. Искать в этом какой-либо биологический смысл вряд ли стоит, скорее, такая закономерность «описывает, по-видимому не реальные биологические закономерности, а эффекты, порождаемые конечной «пропускной способностью» человеческого мозга и неосознанным стремлением исследователей компенсировать это ограничение» (Кафанов, 1991: 41–42).

Метод доли эндемичных таксонов

При использовании этого метода ранг биогеографического региона ставят в зависимость от степени эндемизма его биоты.

* *Adoxaceae* и *Scheuchzeriaceae* включают по одному широко распространённому болотному виду (некоторые считают, что в Северной Америке и Евразии обитают разные, хотя и близкие виды) *Butomaceae*, или сусаковые интродуцированы в Северной Америке.

Использование метода. Вычисляют процент эндемиков каждого района: чем он больше, тем выше биогеографический ранг региона.

Недостатки метода:

1. Сильная зависимость результатов от степени изученности распространения отдельных видов и от размещения по регионам таксономистов-дробителей и объединителей. Важность данного недостатка резко усиливается в тех случаях, когда в качестве биогеографических регионов берут разные страны. Часто в одних странах преобладают дробители, в других — объединители. Сверх того, некоторые исследователи, исходя из чувства патриотизма, стараются подчеркнуть уникальность своей страны. Так, после распада СССР эндемизм биот некоторых, ранее входивших в него стран, резко возрос. Иногда полноту списков биоты прямо определяют политика и экономика. Так, пресноводная биота южной Флориды существенно отлична от биоты северной и обнаруживает сходство с центральноамериканской и даже южноамериканской; многие, особенно наземные биогеографы, даже относят её к Неотропической области. Неудивительно, что в пресных водах южной Флориды обитают многие южноамериканские рыбы (многие попали сюда, благодаря аквариумистам). В частности, в коллекции живущего там выпускника нашей кафедры С. Якоби (личн. сообщ.) есть пойманные там пираньи. Однако, ни в одном списке рыб этого курортного района их не найти.

2. Ценофобные виды рассматривают наравне с ценофильными.

3. Пороговые значения степени различия регионов для разных рангов регионов задают априорно: 10% или 15% эндемизм и т. п. Почему 10%, а не 9% или 11%? Отсутствие биологического обоснования рубежных значений приводит к субъективности получаемых результатов. Мнение о постоянстве этого рубежного значения является необоснованным. Возможно, оно опирается на очевидно неверное допущение линейной формы связи числа эндемиков с общим числом видов.

4. Вполне можно представить формирование ЦС вовсе без образования эндемичных таксонов. Например, олиготрофные океанические районы абиссали полностью лишены эндемиков, тем не менее А.Н. Миронов (1981) считает возможным рассматривать их как самостоятельные фаунистические регионы. Очень немного (если вообще есть) эндемиков в Скандинавской шельфовой провинции (см. следующую главу).

5. С другой стороны, как показано выше: в разделе «Скорость образования новых видов...» Главы 4, — степень таксономического сходства/различия биот свидетельствует не только и, может быть, не столько об их генетических связях, сколько о различиях в условиях, где формировались сравниваемые биоты, а в случае изолированных ЦС — о числе исходных видов, из которых формировалась данная ЦС.

6. В случае ЦС, состоящих из дискретных участков — вершины подводных гор или хребтов (талассобатияль), пресноводные во-

«Мы придем к совершенно различным выводам о степени близости флор субтропических частей Китая и Японии в зависимости от того, какой объём вида мы примем. При широком понимании вида (которого придерживается и автор этой книги) обе флоры почти идентичны; с точки же зрения современных японских ботаников, большинство японских видов эндемично и, следовательно, обе флоры весьма далеки друг от друга» (Разумовский, 1999: 32).

«К этой группе относится множество безреальных, в сущности, форм, возникающих в результате генетико-автоматических процессов (дрейфа генов) в местностях, способствующих временному расчленению видовых популяций на изолированные небольшие участки. Эти формы очень часто получают в литературе видовой статус. Таково, например, большинство видов родов *Erica*, *Gasteria* и *Haworthia* и многих родов *Aizoaceae* в Южной Африке, *Ceanothus* и *Arctostaphylos* в Калифорнии, *Hebe* и *Coprosma* в Новой Зеландии, дуб *Quercus* и виды многих родов кактусов *Cactaceae* на Мексиканском нагорье и т. п. Все подобные центры видообразования приурочены к гористым местностям, подвергающимся с давних времен антропогенной эрозии и усиленно посещавшимся флористами» (Разумовский, 1999: 41).

Из 30 видов подрода жуелиц *Carabus* (*Archiplectes*), обитающего лишь на западе Большого Кавказа «большинство локализовано в очень ограниченных участках... часто лишь на одном горном массиве или отроге» (Крыжановский, 2002: 10).

доёмы, архипелаг, группа горных вершин или долин и т. п. — группы с малыми расселительными способностями могут образовывать эндемы в каждом участке (дарвиновские выюрки, гавайские цветочницы, жужелицы), тогда как большая часть видов, образующих эту ЦС, общие. Экологическая роль эндемиков отдельных участков ЦС может быть полностью идентичной. Такие узлокальные эндемы, замещающие друг друга в разных изолированных частях одной ЦС, следует учитывать при сравнении различных ЦС особым образом, возможно, как один таксон. Простой арифметический подсчет даёт искажённое представление о специфичности ЦС, свидетельствуя больше о том, что её ареал состоит из изолированных участков, нежели о её отличии как целого от других ЦС.

Примеры использования метода. Наличие или отсутствие эндемиков очень часто так или иначе учитывают на качественном или количественном уровне. В некоторых случаях процент эндемиков используют как основной критерий. Это делали при районировании бентоса Мирового океана (Briggs, 1995), Мирового океана по головоногим моллюскам (Несис, 1982а, б), суши по стрекозам (Бельшев, Харитонов, 1981, 1983).

Метод значимости биогеографических границ

При использовании этого метода ранг биогеографического региона ставят в зависимость от степени смены таксономического состава его биоты на границах.

Использование метода. Сравнивают списки биот разных районов. Чем больше меняется состав биоты на границе данного региона, тем выше его ранг.

Недостатки метода:

1. Сильная зависимость результатов от степени изученности распространения отдельных видов.

2. Ценофобные виды рассматривают наравне с ценофильными.

3. Часто конкретную зависимость степени различия регионов от степени смены биоты на границе задают априорно, например, 50% смена видов. Почему не 49% или 51%? Отсутствие биологического и математического обоснования рубежных значений приводит к высокой субъективности получаемых результатов и зависимости от степени полноты изученности биот.

В более совершенных модификациях метода рубежные значения степени смены таксономического состава на границе не задают а priori, а определяют а posteriori (см. Семёнов, 1982). Это полностью устраняет последний недостаток метода и делает его вполне объективным и адекватным. К сожалению, остальные недостатки метода неискоренимы.

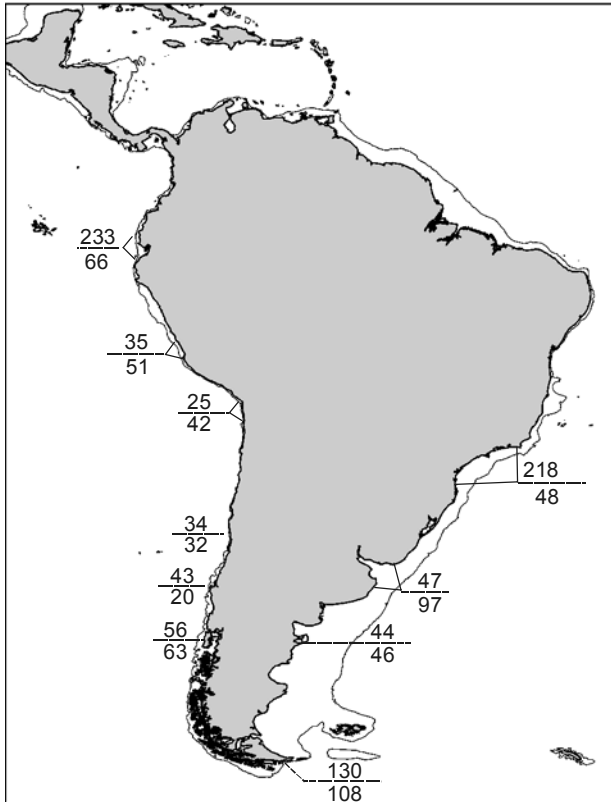


Рис. 5.29. Пример использования метода значимости биогеографических границ. По В.Н. Семёнову (1982). В числителе — число видов, имеющих в данном месте южную границу ареала, в знаменателе — северную.

Примеры использования метода. Планктон Мирового океана (Беклемишев, 1982), бентос шельфа Южной Америки (Семёнов, 1982), млекопитающие юго-восточной Азии (Бобров, Неронов, 1995).

Метод оценки сходства списков выделенных регионов

Близок к методу доли эндемичных таксонов. Регионы объединяют по степени их сходства.

Использование метода. Степень сходства оценивают с помощью индексов, использующих только факты находки или отсутствия видов (Жаккара, Чекановского-Сьеренсена и др.). Индексы, использующие данные по обилию, биомассе, частоте встречаемости и т. п., для этой цели непригодны.

Особо следует сказать о незаслуженно популярном в биогеографии индексе Престона z , величину которого определяют из следующего соотношения:

$$(S_{1+2})^{1/z} = (S_1)^{1/z} + (S_2)^{1/z} \quad (1)$$

где S_1 и S_2 — число видов в сравниваемых выборках (видовых списках), а S_{1+2} — общее число видов в объединенном списке. Значение z может быть вычислено как корень уравнения (1) (или взято из соответствующей таблицы). Популярность индекса Престона, по видимому, связана с тем, что он обладает критическим значением (0,27), превышение которого якобы указывает на достоверность различий между видовыми списками. Это, по распространённому мнению, даёт «объективную основу» для сравнения локальных биот, определения их ранга и проведения биогеографического районирования (Старобогатов, 1970; Кусакин, 1979; Скарлато, 1981; Богданов, 1990 и др.). Более того, индекс Престона начинают использовать даже для сравнения списков родов (Попов и др., 2007). Ранее (Жирков, 2001) я уже писал о недопустимости использования индекса Престона в биогеографии. Попробуем более аргументировано разобраться в обоснованности использования индекса Престона*.

Индекс предложен Preston (1948, 1962) на основе известного уравнения Arrhenius (1921), описывающего связь числа *видов* (a не родов или таксонов ещё более высокого ранга) S с площадью однородной территории A :

$$S = c A^z \quad (2)$$

где z — показатель степени, c — среднее число видов на единичной площади.

Индекс основан на предположении (назовём его *первое допущение Престона*), что число видов, представленных в выборке разным числом особей в координатах x — логарифм числа особей данного вида, y — число видов даёт нормальную кривую (гауссиану). Такую кривую называют логарифмически нормальной, или логнормальной.

Как показал Престон, общее число видов S в случайной выборке из сообщества с логнормальным распределением связано с объёмом выборки (числом особей N) степенной зависимостью:

$$S = k N^z \quad (3)$$

Престон предположил (*второе допущение*), что наибольшее суммарное число особей дают самые обильные виды (a не виды со средним обилием, например). Такое распределение называют каноническим логнормальным.

В случае канонического логнормального распределения показатель степени z в уравнении (3) равен 0,27 (точнее — 0,263; Bullock, 1971).

Предположим теперь, вслед за Престоном, что суммарная плотность (общее число особей всех видов) N на всей изучаемой территории одинакова (*третье допущение*), а «усилие сбора» (sampling effort) равномерно, т. е. число особей, собранных с единичной площади, всюду одинаково (*четвёртое допущение*). Тогда и только тогда общее число особей, собранных с некоторой площади A , будет пропорционально этой площади, и уравнения (2) и (3) окажутся эквивалентны.

Если население всей территории однородно (то есть население любой её части можно рассматривать как выборку из одной и той же биоты), то число видов в такой выборке

* Анализ применимости индекса Престона в биогеографии сделал А.И. Азовский.

зависит только от её объема N (или пропорциональной ей площади A). Уравнения 2 и 3 должны в этом случае выполняться как для любых участков с площадями A_1 и A_2 , так и для объединенной выборки с площадью $A_1 + A_2$, причём с одними и теми же значениями параметров. Тогда и только тогда число видов на этих участках будет равно соответственно $S_1 = c \times A_1^z$ и $S_2 = c \times A_2^z$, а общее число видов на обоих участках — $S_{1+2} = c \times (A_1 + A_2)^z$. Отсюда и получаем уравнение Престона (1).

Согласно интерпретации Престона, если величина z не превышает «канонического» значения 0,263, сравниваемые выборки можно считать взятыми из одной «генеральной совокупности» (т. е. из одной биоты), в противном случае биоты следует считать разными. Однако, такое заключение корректно только при строгом выполнении перечисленных выше допущений. Разберем их более подробно.

1. Логнормальное распределение действительно весьма часто (но не всегда) наблюдаются в больших выборках организмов, содержащих большое число видов (более 100). В таких выборках часто выполняется и второе допущение Престона — гипотеза о каноническом логнормальном распределении. Более того, согласно ряду авторов, каноничность — просто статистический артефакт любых больших выборок из логнормально распределённых совокупностей (May, 1975; Uglund, Gray, 1982; Мэггаран, 1992). Тем не менее, прежде чем использовать пороговое значение z , необходимо убедиться в соответствии исходных данных этому распределению. Такая проверка требует данных о численностях видов, которые в большинстве биогеографических работ отсутствуют.

2. Далее, «нулевая гипотеза» (биоты сравниваемых регионов идентичны), которой соответствует престоновское «критическое значение», предполагает, что сравниваемые выборки берут не просто из одной генеральной совокупности, а из совершенно гомогенной, однородной генеральной совокупности. Иными словами, регионы, сравниваемые по составу биоты, должны иметь в любой точке не только одинаковый видовой состав, но и одинаковые соотношения численностей видов. Все различия между выборочными списками возникают лишь из-за их неполноты (недостаточного числа исследованных особей). Понятно, что такое допущение не только непроверяемо — оно совершенно неправдоподобно.

3. Допущения об эквивалентности площадей сопоставляемых районов числу исследованных особей (третье и четвёртое), вообще говоря, предполагают: (1) однородность местообитания, (2) постоянство плотности особей в пределах каждого участка, (3) равномерность и регулярность усилия сбора. Из этих предположений 1 и 2 в реальности никогда не бывает, тем более в случае сравнения больших территорий, 3 также не выполняется в большинстве случаев. Неудивительно поэтому, что показана зависимость наблюдаемой величины z от целого ряда трудно учитываемых факторов. В результате z может варьировать в довольно широких пределах (Connor, McCoу, 1979; Пианка, 1981). Т. е. конкретное значение z определяет не только различие полных видовых списков сравниваемых регионов, которое пытаются численно выразить, используя индекс Престона.

Если перечисленные выше допущения не соблюдаются (что, очевидно, всегда и происходит), то ни о каком «критическом» (теоретически выводимом) значении z говорить нельзя. Более того, в зависимости, например, от объёма выборок индекс Престона может принимать *любое* значение от 0 до 1, даже если эти выборки взяты из одной и той же совокупности видов. На такое обращал внимание ещё В.Н. Семёнов: «В действительности достоверность различия двух совокупностей таксонов... не имеет никакого отношения к достоверности результатов измерения сходства или различия, полученных с использованием мер Престона. Достоверность этих результатов, как и при использовании других мер, зависит от объёма и репрезентативности выборки...» (Семёнов, 1982: 221).

Поясним это на простом, достаточно условном примере. Пусть у нас имеется совокупность из S_{tot} видов, из которой мы дважды случайным образом выбираем выборки равного объёма, по S видов каждая. Далее, пусть каждый вид имеет равную вероятность попасть в выборку*. Тогда ожидаемое число общих видов будет равно S^2/S_{tot} , а ожидаемое общее число видов в двух выборках $S_{1+2} = (2S - S^2/S_{tot})$. Отсюда ожидаемое значение ин-

декса Престона по уравнению (1) будет равно $\log_2(2 - S^2/S_{\text{tot}})$, т.е. z прямо зависит от полноты изучения фауны: будет близким к 1 в случае плохо изученных биот и уменьшаться по мере увеличения полноты списка, в пределе стремясь к 0. При этом «каноническое» значение $z = 0,263$ достигается лишь при $S_{1+2} = 0,96 S_{\text{tot}}$, т.е. при условии, что наш сводный список содержит 96% от полной фауны региона. Многие ли данные могут похвастаться такой степенью полноты?

Подведём итог. По своим свойствам z — показатель различия: его значение стремится к нулю при полном сходстве обеих коллекций (видовых списков) и равно единице, если в списках нет общих видов. В этом качестве его в принципе можно использовать, хотя трудность вычисления и некоторые статистические свойства делают сомнительными его преимущества перед другими аналогичными показателями (Bullock, 1971; Песенко, 1982).

Вывод «критического значения» индекса общности Престона основан на целом ряде допущений, часть из которых труднопроверяема, часть — малореалистична, а часть в реальности вовсе невероятна, т.е. никогда, даже теоретически, не может наблюдаться в природе. В силу этого некритическое использование данного показателя для биогеографических построений необоснованно.

В реальности же неинформативно не только критическое, но и любое значение индекса Престона, поскольку его значение отражает не только, и, пожалуй, даже не столько различия сравниваемых биот, сколько полноту списков, численные соотношения видов, вероятность поимки разных видов (зависит от биологии видов, используемых методов сбора, обилия видов), различий в усилиях сбора и т.д. и т.п. Поэтому нельзя использовать некие, наперёд произвольно заданные значения индекса Престона для определения ранга биогеографического выдела, как это, к сожалению, иногда делают (Старобогатов, 1970; Виноградова, 1969; Зезина, 1971; и др.). А.И. Кафанов (2004) указывает также на связь параметров уравнения Аррениуса с таксономическим богатством территории, которое, в свою очередь, связано с шириной, температурой и т.д. Эта связь ещё более обесценивает значения индекса.

Более того, существует точка зрения, согласно которой обилие видов не должно приниматься в расчёт при сравнении таксономического состава биот (Беклемишев, 1982; Миронов, 1999). Если согласиться с ней, то индекс Престона *нельзя использовать в принципе*, поскольку сама идея индекса Престона основана на распределении *обилия* видов.

Классификацию регионов наглядно проводить методами кластер-анализа, возможны и другие методы. Вопрос об информативном содержании результатов, полученных с помощью разного математического аппарата, рассматривают в нескольких работах (Неронов, 1980; Песенко, 1982; Кафанов, 2006). Анализ дискретности распределения формальных показателей для определения ранга биогеографических выделов на конкретном, собранном в природе материале проведён Е.М. Hagmeier и С.Д. Stults (1964) и В.Н. Семёновым (1982).

Недостатки метода:

1. Метод основан на предполагаемой прямой зависимости таксономического сходства биогеографических регионов от их генетического родства. На самом деле, такое не всегда, а, возможно, и обычно не так. Если наличие общих таксонов указывает на источники таксонов для формирования биоты данного региона, то эндемичные таксоны свидетельствуют не только и даже может быть не столько о длительности существования биоты как самостоятельной биогеографической единицы, сколько о степени отличия условий, в которых она формировалась, от условий существования донорских биот (см. раздел «Скорость образования новых видов»). В то же время при сравнительно плавном изменении условий в пределах анализируемого района (например, при группировке шельфовых рай-

* Это предполагает либо *очень* большие объёмы выборок (по числу особей), либо равную численность всех видов. Несмотря на явную нереалистичность такой гипотезы, её широко используют при выводе различных индексов сходства (см., например, Василевич, 1969; Песенко, 1982).

онов, последовательно сменяющих друг друга вдоль берега), этот недостаток, вероятно, несильно искажает действительные генетические взаимоотношения регионов.

2. Ценофобные виды рассматривают наравне с ценофильными. Хорошо известно, что многие виды иногда встречаются за пределами их ареалов. Учёт таких видов приводит к сглаживанию различий биот. Положение сильно осложняется при сравнении биот, резко различающихся по таксономическому богатству: в этом случае существует реальная возможность включения малоразнообразной биоты в состав более разнообразной.

Примеры использования метода. Этим методом проводилось группировка районов на основе распределения бентоса у Южной Америки (Семёнов, 1982), полихет Северного Ледовитого океана (Жирков, 2001), млекопитающих Северной Америки (Hagmeier, Stults, 1964). Это стандартный метод, который использовали авторы для «Фауны России» («Фауны СССР») и «Определителей по фауне России» («Определителей по фауне СССР»).

Биотагенетический метод

Метод структуралистов, основанный на анализе ЦС и их биот в целях выявления их генетических связей, т. е. того, какая ЦС от какой произошла. Как было показано выше, минимальным биогеографическим выделом является ареал ЦС — биогеографический район.

«Провинция — основная единица ботанико-географического районирования. Её флористическая монолитность чрезвычайно велика. Если районы и округа различаются между собой десятками видов, то на границе провинций исчезают и появляются многие сотни видов. В то же время общая схема сукцессий на всей территории провинции довольно сходна, различаясь лишь в деталях. Сравнивая же схемы для разных провинций, мы вообще не находим в них ничего общего. Даже если в двух провинциях и есть одноимённые сообщества, то их экологические ниши и положение в сукцессионной системе резко различны» (Разумовский, 1999: 63).

В фитогеографии районы с одной и той же коренной ассоциацией климакса, но различающиеся другими сообществами, объединяют в ботанико-географический округ. Округа с одним и тем же эдификатором коренной ассоциацией климакса объединяют в провинцию. Объединение провинций одновременно по ценогенетическим и по флористическим свойствам невозможно. Объединение провинций с эдификаторами коренных ассоциаций климакса, принадлежащих к одной жизненной форме, даёт растительную зону. Провинции одной растительной зоны могут вообще не иметь ничего общего ни по флористическому составу, ни по происхождению. Провинции одной области чрезвычайно разнородны с ценогенетической точки зрения, но объединены единством происхождения: они образованы из одной верхнемеловой ботанико-географической провинции.

В пределах области одни провинции могут иметь значительное число общих видов, другие — викарирующие виды общих родов, третьи — сходны по составу родов, представленных далёкими видами и т. д.. Всё это отражает историю формирования биот провинций. Области по систематическому сходству объединяют в царства. Деление на царства отражает более древние, чем меловые, флорогенетические связи.

В гидробиологии аналогичных работ проведено не было. Фактически даже проблемы сукцессии и климакса только начинают разрабатывать. Поэтому при проведении биогеографического районирования Океана мы вынуждены в лучшем случае останавливаться на наиболее ярко выраженном уровне — провинциях, оставляя вопросы выделения округов и районов, как и проблему их наличия в бентали, для дальнейших исследований. Анализ предложенных схем биогеографического районирования океана и собственный опыт изучения биогеографии Северного Ледовитого океана, Северной Атлантики и Северной Пацифики создали у меня впечатление, что в отношении эндемичных таксонов морской бентос даёт весьма сходную картину с описанной выше фитогеографической картиной суши: ярко выраженный эндемизм свойственен выделам ранга не ниже провинции, более мелкие выделы отличаются преимущественно разным сочетанием в их составе разных биогеографических элементов и разными ассоциациями.

Использование метода:

Производят филогенетический анализ списков ценофильных видов сравниваемых регионов. При анализе следует выявлять причины образования эндемиков (см. выше). Часто высокий эндемизм обусловлен сравнительно малым количеством исходных таксонов, из которых формируется ЦС.

Наличие близкородственных эндемиков низкого ранга (близких видов одного рода, близких родов) свидетельствует о молодости таких ЦС. Обычно это наблюдается в случае изолированных биот, формирующихся в условиях, очень сильно отличных от окружения (острова в океане, горные вершины и т. п.), поскольку преодолеть изоляцию способно малое число таксонов. Но изоляция необязательна, совершенно тот же эффект — образование близкородственных эндемиков — наблюдается и когда условия в ареале формирующихся ЦС сильно отличаются от условий в ареале ЦС-доноров (крупные озёра и Каспийская биота).

Если эндемики неродственные и принадлежат к монотипичным или олиготипичным таксонам, это свидетельствует в пользу реликтового характера данной ЦС. Такой же эффект даёт и образование новой ЦС на площади, имеющей низкий поток энергии (например, арктических шельфовых и глубоководной ЦС — см. Главу 6).

Недостатки метода:

Метод не поддаётся автоматизации. Вместо нажатия на несколько клавиш компьютера, как, например, в методе оценки сходства списков, необходимы тщательные сравнения и анализ филогенетических взаимоотношений видов, входящих в разные биогеографические районы и учёты их роли в ЦС.

Примеры использования метода. Фитогеографическое районирование суши (Разумовский, Дыбская, 1969; Разумовский, 1977, 1980, 1999, 2008).

Островная биогеография и экология

Острова с давних пор являются излюбленным объектом экологов, поскольку их считают удобной моделью для изучения экосистем и эволюции. Во всех учебниках, так или иначе затрагивающих теорию эволюции, пишут о наблюдениях Чарльза Дарвина за выюрами на Галапагосских островах. Причина такой популярности островов в первую очередь в чётких границах этих объектов. Наличие чётких границ позволяет абстрагироваться от дискуссии континуалистов и структуралистов, избавляет от тяжёлого и субъективно неприятного труда по проведению границ изучаемых объектов, поэтому кроме островов широкой популярностью пользуются столь же изолированные объекты: озёра, куртины деревьев или кустарников и т. д., причём, чем менее чёткие границы имеет объект, тем менее он популярен. Дополнительными причинами популярности островов являются их постоянные во времени (размер объекта не меняется) и часто малые размеры (легко изучить имеющимися силами), варьирование их размеров и географического положения (имеются легко измеряемые переменные, вдоль градиента которых можно располагать получаемые данные) и некоторые другие. Не последнюю роль, как обычно, играет и мода.

Объекты, которые можно рассматривать как острова, широко распространены в природе. На суше это изолированные горы и горные системы и озёра. Много таких объектов и в море:

- окружающие острова мелководья и их подножия;
- изолированные подводные горы и горные цепи;
- районы гидротерм;
- ультраабиссальные желоба;
- изолированные глубоководные котловины и т. д.

Существенной причиной популярности островной биогеографии является и надежда на практическое применение закономерностей динамики биоты островов в охране природы. Дело в том, что современные охраняемые территории можно рассматривать как острова дикой природы среди антропогенных ландшафтов. Островная биогеография, особенно вначале, казалось, поможет точно определить необходимый размер охраняемых

территорий, их размещение и вообще стратегию и тактику охраны природы. Простые закономерности, положенные в основу островной биогеографии, были понятны как политикам, так и их избирателям, что обусловило выделение больших средств на исследования и появление большого количества статей.

Столь большая популярность островной экологии и биогеографии привела к тому, что во многих учебниках и монографиях по общей биогеографии имеются специальные главы, посвящённые ей, и даже публикуются отдельные учебники только по островной биогеографии, например, R.J. Whittaker «Island biogeography», вышедшая в 1998 г., переизданная в 2001 (дважды), 2002, 2003 гг.

Начало всплеска исследований островной биогеографии было положено Robert H. MacArthur и Edward O. Wilson в 1963 г., когда они опубликовали в журнале «Evolution» статьи «An equilibrium theory of insular zoogeography». Немного позднее, в 1967 г., они опубликовали знаменитую «The theory of island biogeography».

Теория островной биогеографии в классическом виде — типичная теория континуализма. С позиций континуализма, биоразнообразие есть результат перекрывания независимых индивидуальных ареалов видов, отсюда следует, что чем больше площадь, тем более разнообразной должна быть её биота. Поэтому основной задачей островной биогеографии становится выяснение характера связи площадь — число видов.

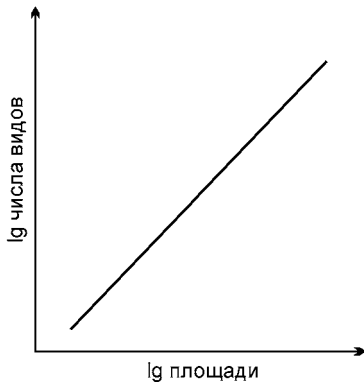


Рис. 5.30. Связь числа видов с площадью острова согласно теории островной биогеографии.

Классическая теория островной биогеографии считает, что эту связь можно описать простой функцией (той же, что использована Престоном — см. разбор выше), предложенной ещё Arrhenius (1921):

$$S = cAz,$$

где: S — число видов данного таксона на острове,

A — площадь острова,

c — среднее число видов на единичной площади — параметр, зависящий от таксона и региона,

z — параметр, показывающий наклон кривой суммарного числа видов; в островной биогеографии его связывают с трудностями преодоления преграды между донорской биотой и островом.

В графическом виде эта функция в логарифмическом масштабе представляет собой прямую, угол наклона которой к оси x пропорционален z , а c — точка пересечения с осью x (рис. 5.30).

Предложены и другие объяснения связи числа видов с площадью:

Гипотеза разнообразия условий. Условия на большей площади более разнообразны, поэтому большее число видов находит подходящие для них условия.

Гипотеза маленьких островов. Маленькие острова из-за своих размеров имеют местообитания, отличающиеся от схожих на крупных.

Гипотеза больших островов. Некоторые виды не могут жить на островах меньше определённого размера из-за недостатка ресурсов на них.

Гипотеза соответствия вида и площади острова. Некоторые виды не могут жить на островах меньше определённого размера, другие — на островах больше определённого размера. Фактически является объединением гипотез 3 и 4.

Гипотеза нарушений. Маленькие острова имеют более неустойчивые местообитания, более подверженные разнообразным нарушениям, элиминирующим большее число видов.

Все перечисленные выше гипотезы предполагают случайное распределение видов. Diamond (1975), изучая распределение видов птиц на островах у Новой Гвинеи, выяснил, что некоторые сочетания видов встречаются гораздо чаще, чем должно было бы быть при случайном заселении острова, тогда как другие — гораздо реже или не встречаются вовсе.

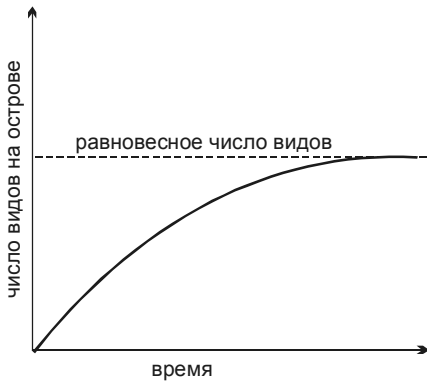


Рис. 5.31. Изменение числа видов на острове во времени согласно теории островной биогеографии.

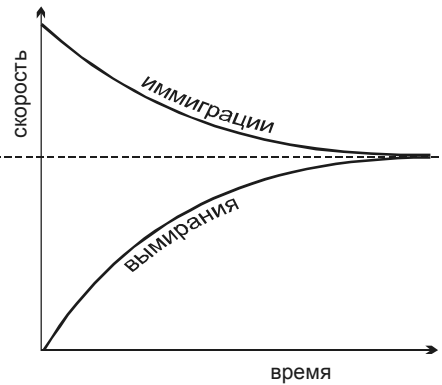


Рис. 5.32. Изменение скорости иммиграции и вымирания во времени на острове согласно теории островной биогеографии.

Позднее аналогичные данные были получены и другими исследователями. Эти факты не получили простого объяснения в рамках теории континуализма, хотя с позиций структурализма причина такого распределения совершенно очевидна: виды распространяются не независимо, а как члены ассоциаций.

А.И. Азовский (2003) проанализировал форму кривой «число видов – площадь» в большем диапазоне площадей, чем это обычно делалось. Оказалось, что форма кривой на самом деле не является монотонной, а имеет несколько ступенек.

Зависимость числа видов от расстояния до донорской биоты классическая островная биогеография описывает формулой:

$$S_{t+1} = S_t + I - E,$$

где: S — число видов на острове в моменты t и $t+1$,

I — скорость иммиграции, т. е. число видов, прибывающих на остров в единицу времени,

E — скорость вымирания, т. е. число видов, исчезающих из биоты острова в единицу времени.

Графически это можно представить в виде кривых, приведённых на рис. 5.31 и 5.32.

Биологический смысл переменных, входящих в данное уравнение, не столь очевиден, как кажется на первый взгляд. В первую очередь это касается скорости вымирания.

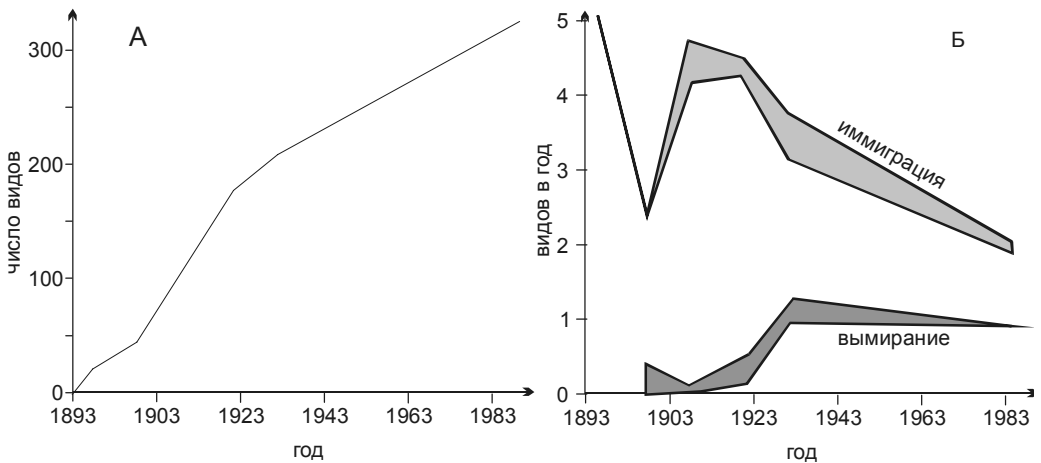


Рис. 5.33. Изменение во времени общего числа видов птиц (а) и скорости их иммиграции и вымирания (б) на островах Кракатау. По Bush, Whittaker (1991) из Whittaker (1998).

Хотя R.H. MacArthur и E.O. Wilson не объясняют причины вымирания, по-видимому, они считают его функцией размера популяции.

Анализ эмпирических данных по динамике видового состава растений, бабочек и птиц на островах Кракатау (Whittaker, 1998) показал, что общее число видов на острове действительно стремится к асимптоте, но по совершенно иным причинам, нежели предсказывает островная биогеография. Скорость иммиграции действительно уменьшается, но скорость вымирания тоже уменьшается. Более того, и скорость иммиграции и скорость вымирания видов меняются не монотонно, что существенно для теории островной биогеографии, а имеет явный пик в начале заселения острова (рис. 5.33Б). Поэтому число видов стабилизируется не в результате установления баланса между иммиграцией и вымиранием, а в результате стабилизации набора видов. Пик в начале заселения острова объясняется, вероятно, первичным формированием ассоциаций, дальнейшая динамика — сукцессионными процессами.

В островной биогеографии, в уравнении MacArthur и Wilson (1967) виды принимают идентичными. Между тем, это совсем не так. И это — основная причина того, что, давая красивые результаты на специально подобранных группах островов, данная теория имеет весьма ограниченное применение для предсказаний свойств реальных объектов.

Предсказания теории островной биогеографии достаточно хороши в тех случаях, когда анализируют острова, являющиеся частью единой ЦС и существующие незначительное время. Но и в таком случае, даже при заселении совершенно новой суши (Кракатау), успешность колонизации острова определяется стадией сукцессионной зрелости покрывающих его в данное время ассоциаций. Безусловно, мозаика ассоциаций имеется всегда, но тем не менее, вид может прибыть на остров во время (слишком поздно), когда сукцессия уже зашла слишком далеко, или, наоборот, слишком рано, когда ассоциации, в состав которых он входит, ещё не образовались. Своевременность прибытия вида в значительной степени определяет его дальнейшую судьбу на острове.

Методы молекулярной генетики, в частности анализ митохондриальной ДНК, позволяют установить предковые популяции для островных видов. Такой анализ популяций птицы *Dendroica petichias* на Малых Антильских островах был проведён Klein и Brown (1994). Оказалось, что некоторые острова, по-видимому, были заселены неоднократно. В целом ситуация далека от описываемой stepping-stone гипотезой (популярная теория расселения, в процессе которого вид может образовывать небольшие популяции в маленьких биотопах; как человек, преодолевающий водное препятствие, перепрыгивая по камушкам, такие камушки по-английски называют stepping-stone, отсюда и название гипотезы).

Изучение видообразования на островах и архипелагах во многих случаях показывает вероятность аллопатрического образования близких эндемичных видов. Эти выводы пытаются применить к видообразованию на материках, для чего ищут, а то и постулируют фрагментацию ареалов с последующим их воссоединением. Это увлекательное занятие весьма напоминает популярное в XIX в. строительство мостов между материками для объяснения сходства биот материков, разделённых ныне океанами. Надо отметить, что в действительности аллопатрическое видообразование используют для объяснения, но не доказывают сам факт его существования (что, по правде говоря, сделать практически невозможно).

Разница между предсказаниями теории островной биогеографии и фактическими данными может быть обусловлена различной способностью видов к расселению и преодолению преград. Но в ещё большей степени эта разница обусловлена функционированием самих островных ЦС: некоторые условия островов специфичны для них и не имеют аналогов на материках, в частности, это — малая площадь, занимаемая ЦС, и сравнительная однородность условий. Это приводит к тому, что сообщества островов проще, даже если на них не формируется своя ЦС.

Если же на острове (островах) формируется собственная ЦС (т. е. когда он не может быть заселён существующими ЦС и его возраст достаточно велик) предсказания островной теории становятся особенно неудовлетворительными. Это связано с тем, что островная теория в классическом виде не рассматривает видообразование вовсе. Между тем ви-

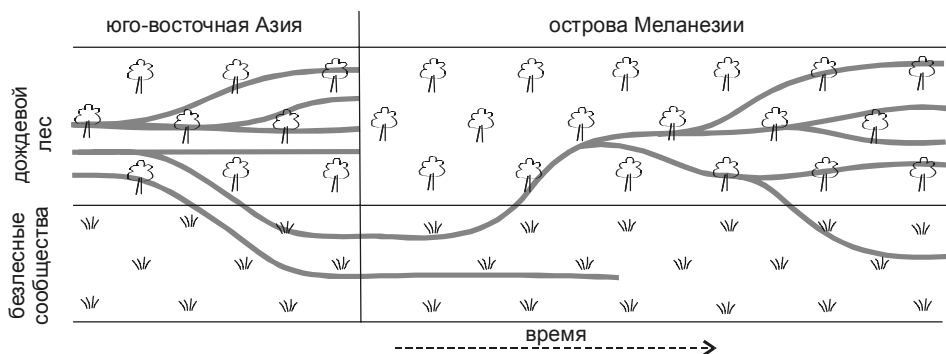


Рис. 5. 34. Филогения муравьёв Меланезии.

Виды безлесных сообществ при заселении островов сначала входят в состав безлесных сообществ, затем лесных, где образуют несколько видов в результате радиации, позднее от них образуются виды, вновь входящие в состав безлесных сообществ. По Wilson (1959).

дообразование, обычно сопровождающее формирование ЦС, может принципиально изменить наблюдаемую картину. Возьмём, например, два крупнейших пресноводных озера мира: Виктория и Верхнее. Оз. Виктория имеет максимальную глубину 80 м и площадь в 68 тыс. км²; оз. Верхнее — 393 м и 82,4 тыс. км². Оба они существуют примерно одно время — около 10 тыс. лет. Однако, оз. Виктория имеет богатую эндемичную биоту (число эндемичных видов составляет многие сотни, велико и число эндемичных родов), а биота оз. Верхнее ничем не отличается от биот соседних озёр.

Островная биота — неслучайная выборка из исходной биоты, не группировка. На островах также имеются ЦС. Отличия в их составе от исходных обусловлены различной способностью видов к расселению. Сукцессии могут останавливаться из-за отсутствия видов, необходимых для прохождения данной стадии (диапорический субклимакс). Одновременно на островах начинается изменение ЦС так, чтобы наиболее эффективно осуществить использование ресурсов при наличном наборе видов. В первую очередь это приводит к расширению экологических ниш видов, часто в сторону ранних сукцессионных стадий (в случае наземных ЦС — это безлесные сообщества).

Изменение ниши видов отражается в изменении их морфологии. В случае наличия большого количества неиспользуемых ресурсов в результате адаптивной радиации могут возникать потребляющие эти ресурсы виды. В результате таксон проходит как бы цикл: виды поздних сукцессионных стадий при формировании новой ЦС или её изменении сначала входят в состав пионерных сообществ, и лишь затем в состав более зрелых, поздних сукцессионных стадий.

Изучение реальной ситуации в Вест-Индии (Ricklefs, Cox, 1972) показало, что большая часть недавно вселившихся видов действительно несколько расширяют свои ниши, но в целом они приурочены к открытым безлесным сообществам (ранним сукцессионным стадиям), тогда как сравнительно давно вселившиеся виды обитают преимущественно в лесных сообществах (поздних стадиях сукцессии), ниши их сужаются, плотность популяций некоторых из них снижается, других — расширяется (в зависимости от их роли в сообществах). Некоторые виды после вселения сразу занимают узкую нишу и преобразуются в эндемиков.

Подобное явление было названо «цикл таксона». Классическим примером цикла таксона являются результаты исследований R. Wilson (1959), приведённые на рис. 5.34. В действительности, «цикл таксона» является не какой-либо специфической закономерностью эволюции отдельных таксонов, а отражением становления ЦС — т. е. свойством системы более высокого уровня организации, нежели таксон. Поэтому термин «цикл таксона» не просто не информативен, а не корректен. Очевидно, что формирование ЦС может начаться только с ранних стадий, а не, например, с климакса.

«Успешная закладка нового гнезда самкой-основательницей возможна лишь в ограниченном числе мест. Это либо биотопы, непригодные для поселения большинства видов муравьев, либо ситуации «экологического вакуума», возникающие в результате пожаров, использования химикатов, промышленных разработок, раскорчевки лесосек и других антропогенных воздействий. Именно такие территории оказываются окнами проникновения видов-интродуцентов в новые для них регионы (Passera, 1994)» (Захаров, 2006: 59).

Для островных биот по сравнению с материковыми характерны обеднённый видовой состав и упрощённые ЦС, поэтому многие свойства материковых ЦС могут отсутствовать в островных. Степень отличия монотонно возрастает с уменьшением площади, т. е. имеется обратная зависимость между лёгкостью изучения островной ЦС и степенью её отличия от материковых ЦС, изучение которых и является конечной целью большинства работ по исследованию островов. В любом случае, механический перенос выявленных при изучении островных биот закономерностей на материковые невозможен. Более корректным было бы сопоставлять не остров с материком, а ЦС острова (группы островов) с аналогичной ЦС материка.

Соответствие теории островной биогеографии фактическому положению вещей тем лучше, чем в большей степени изучаемые острова являются частью крупных ЦС, и тем меньше, чем мельче масштаб, т. е. при переходе с экологического масштаба к биогеографическому точность предсказаний островной теории стремительно снижается. Как вынужден был признать R.J. Whittaker в упомянутой выше «Биогеографии островов», за более, чем 30 летний период интенсивных исследований выяснилось: «a grand unifying theory remains elusive, and perhaps illusory» (Whittaker, 1998: 4). Поэтому, несколько эпатируя, можно сказать, что **биогеография островов — удобная модель для изучения островов**. В значительной степени кризис островной биогеографии связан с тем, что её теория возникла на основе идей континуализма, рассматривающих совместную встречаемость видов как результат случайного события. Собранные же данные убедительно показали, что в биогеографическом масштабе это не так.

С островами связано большое количество и других заблуждений. Так, широко распространено восходящее к наблюдениям Ч. Дарвина мнение о том, что на островах по сравнению с материками гораздо выше доля бескрылых видов насекомых и птиц. Проверка этой закономерности на гораздо большем материале (Raff, 1991, 1994) показала отсутствие достоверного увеличения таких форм по сравнению с материковыми.

С уменьшением площадей, занимаемых отдельными ассоциациями, тенденция к переходу на пастбищные взаимодействия появляется среди групп, у которых на материке такой тенденции нет, например, у мелких грызунов, что приводит к гигантизму островных форм. Это создаёт ещё одну причину для видообразования. Причём она действует даже в тех случаях, когда новая ЦС не образуется, а происходит лишь модификация старой. Но часто «гигантизм» является следствием того, что на необитаемых островах уцелели мелкие представители таксонов, крупные представители которых были истреблены человеком. Пример такого «гигантизма» — гигантские галапагосские черепахи *Geochelone*, достигающие 130 см длины и массы 400 кг (Galapago по-испански — черепаха) и вараны острова Комодо *Varanus komodoensis*, достигающие 3 м длины. В действительности же, естественный ареал рода *Geochelone* (нередко род разделяют на несколько с более локальными ареалами) охватывает Южную Америку, Африку и Мадагаскар, гигантские черепахи (относившиеся к этому же или другим семействам, до 2,5 м и более длиной) входили в тропические биоценозы плейстоцена. В Африке крупные черепахи исчезли при появлении австралопитека, на других материках — как только туда проник человек. Так, в Индии в плейстоцене вымерли черепахи *Colossochelys*, достигавшие 2,8 м длины. Средства обороны черепах были совершенно неэффективны при встрече с человеком. Гигантский варан острова Комодо выглядит карликом по сравнению с австралийским плейстоценовым вараном, достигавшим, по некоторым данным, 9 м длины, и истреблённым человеком. Да и сейчас в южной Азии живёт *V. salvator*, достигающий 280 см длины, а в Австралии — *V. brevicaudata*, достигающий 250 см длины. Особи островных популяций могут быть больше предковых материковых или же меньше их. Но их размер определяет не то,

что они живут на островах, а оптимизация усилий по добыванию пищи, размера популяции, минимизация пресса хищников и т. п. — но это общие закономерности экологии и эволюции, отнюдь не специфичные для островов.

Биоты изолированных островов формируются из небольшого числа сумевших попасть на них видов. Виды-иммигранты вынуждены как минимум менять ниши, а часто и образовывать другие виды для более эффективного использования имеющихся ресурсов. Так, на Гавайях и в Юго-Восточной Полинезии отсутствуют аборигенные виды муравьёв, это вызвало сильную адаптивную радиацию хищных жужелиц, пауков и даже возникновение хищных гусениц (Paulay, 1994). Процессы, происходящие при этом уже были рассмотрены в предыдущей главе при рассмотрении вопросов формирования ЦС.

Некоторые крупномасштабные закономерности

Отсутствие общей теории в современной биогеографии, базирующейся почти исключительно на концепции континуализма, стимулирует поиски частных закономерностей (правил), позволяющих создать хоть какую-то упорядоченность. Эти закономерности и правила лишь описывают наблюдаемую картину, обладают низкими прогностическими возможностями и имеют многочисленные исключения. Однако, поскольку тот или иной набор этих закономерностей присутствует в учебниках и обсуждается в научной литературе, необходимо рассмотреть их хотя бы вкратце.

Изменение таксономического разнообразия по поверхности Земли

Очевидное различие биоразнообразия в разных частях Земли стимулировало поиски закономерностей, описывающих данный феномен. На западе выявление этих закономерностей — одна из основных задач макроэкологии. Были предложены закономерности, описывающие постепенное снижение видового богатства организмов в направлении от тропиков к полюсам, с увеличением глубины или высоты местности, связь размеров ареалов с широтой местности и т. д. и т. п. При анализе таких закономерностей, прежде всего, возникает проблема, какие регионы следует сравнивать. Очевидно, что сравнивать следует однотипные регионы, но что считать однотипным сильно зависит от используемых концепций. С позиций континуализма, отрицающего эндогенную дискретность биоферы, вполне допустимо сравнение списков любого произвольно выбранного региона (но всё же желательно примерно одного размера, чтобы уменьшить влияние размеров площади). С позиций структурализма, следует сравнивать лишь биогеографические регионы одного ранга. Поскольку размер биогеографических регионов весьма слабо связан с их рангом, сравнение списков регионов, равных по площади, но разного биогеографического ранга скорее будет отражать различие рангов, нежели изменение биоразнообразия вдоль анализируемого градиента. Так, часто пишут о большем таксономическом разнообразии шельфовой биоты по сравнению с глубоководной. При этом оперируют данными, полученными в результате сравнения числа видов на разных глубинах или на разных широтах, обычно для всего Мирового океана. Между тем, всё океаническое ложе занято единым биогеографическим выделом, вероятно, ранга области. На шельфе же расположено несколько областей. Неудивительно, что в одной области обитает видов меньше, чем в нескольких. То же справедливо и в отношении широтных различий: шельф севера Северного полушария занят атланти-аркто-тихоокеанской областью, тогда как в тропических районах областей как минимум две. Даже при одинаковом числе видов на область, очевидно, что, суммируя данные по нескольким областям, мы неизбежно получим большую цифру, чем для одной области.

А.И. Азовский (Hillebrand, Azovsky, 2001; Азовский, 2003) проанализировал результаты 153 исследований и показал, что «убывание числа видов от экватора к полюсам действительно является устойчивой, статистически достоверной тенденцией видового разнообразия для самых разных систематических групп... В то же время сила градиента закономерно зависит от характерных размеров тела особей: чем крупнее организмы, тем сильнее выражен у них широтный градиент. Так, число видов деревьев, млекопитающих и

пойкилотермных позвоночных обнаруживает, как правило, сильную отрицательную корреляцию с широтой, тогда как для зоопланктона, мейофауны и одноклеточных (как простейших, так и микроводорослей) подобная корреляция выражена очень слабо или отсутствует вовсе» (Азовский, 2003: 174).

Реликты и рефугиумы

Особой категорией видов являются **реликты** (англ. relict от лат. relinquere — оставить позади). Следует различать филогенетические и биогеографические реликты. О филогенетических реликтах говорят в случае таксонов ранга, обычно, не ниже семейных, представленного в данный момент лишь одним (или немногими), но ранее многочисленными видами. Например, *Latimeria* является единственным современным представителем ранее весьма разнообразной группы кистепёрых рыб, а несколько видов неопилин — немногими современными представителями ранее богатого видами класса моллюсков Moplasophora. Филогенетические реликты ещё называют живыми ископаемыми.

О биогеографических реликтах говорят в случае, если данная местность ранее входила в сплошной ареал таксона (ЦС), а ныне изолирована от его основного ареала.

В 1947 г. филогенетическим и биогеографическим реликтам была посвящена специальная сессия французского биогеографического общества. На ней не только было рекомендовано различать эти понятия, но и предложено использовать для них разные термины. Термин «реликт» (relicte, англ. эквивалент — relict) было предложено использовать только для биогеографических реликтов, а филогенетические реликты называть relique (англ. эквивалент — relic). Рекомендациям этим, однако, не следуют.

Термин «реликт» применяют и к надвидовым системам (сообществам, экосистемам). Реликтовые сообщества представляют собой изолированные части ЦС, которые ранее имели в этом районе сплошной ареал, но при изменении климата или по какой-либо иной причине изменили своё положение на Земле (или вымерли). Виды, из которых состоят реликтовые сообщества, если они не входят в состав окружающей ЦС, естественно, будут биогеографическими реликтами. Поскольку сообщества состоят из многих видов, то занятые реликтовыми сообществами районы являются теми, где сконцентрировано большое число биогеографических реликтов. Такие районы получили название **рефугиум** (англ. refuge, лат. refugium, мн. число — refugia). Если данные ЦС и виды по-прежнему где-то существуют, а их нахождение в данном конкретном месте является следствием более широкого ареала в прошлом, то для таких изолированных участков ареала используют также термин **эксклав**. Часто биогеографические реликты являются и филогенетическими.

Число обитающих в рефугиуме видов по определению меньше числа видов во всей ЦС (иначе это был бы не рефугиум). Из-за отсутствия соответствующих видов некоторые сукцессионные стадии (ассоциации) невозможны. Поэтому сукцессии в рефугиумах часто завершаются диапорическими субклимаксами. Устойчивость рефугиумов тем выше, чем более полно представлены в нём сукцессионные ряды, т. е. чем больше в нём ассоциаций. Число ассоциаций проще всего оценить (с определённой ошибкой) по числу видов: чем больше в рефугиуме видов, тем больше в нём ассоциаций. Для устойчивости ЦС наиболее важны блоки, организованные по консортному типу — блоки низших трофических уровней. Блоки высших трофических уровней до определённой степени могут быть заменены другими и тем легче, чем больше в них пастбищных черт.

Центры разнообразия и центры происхождения

Широкое принятие «араратской» концепции объясняет многочисленные попытки выяснить место происхождения таксона надвидового ранга путём картирования числа видов (или других подчинённых таксонов). Для этого на карту наносят число таксонов*, от-

* Обычно видов, поэтому в дальнейшем будет говориться именно о них, хотя в принципе это и не существенно, также можно изображать число родов в пределах ареала семейства и т. д.

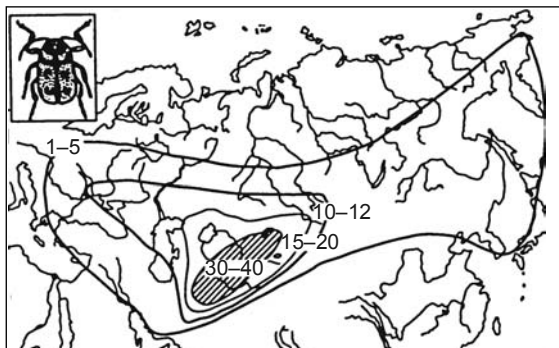


Рис. 5.35. Центры разнообразия жуков рода скрытоглавы азиатские. По Г.М. Абдурахманову и др. (2001).

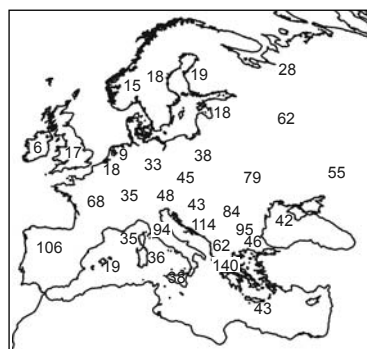


Рис. 5.36. Центры разнообразия покрытосемянных рода смолёвка *Silene*. По Thompson (1973).

меченных в каком-либо достаточно маленьком районе и проводят изолинии (пример на рис. 5.35). При этом выявляются места, где видов много, и места, где их мало. Сам факт неравномерного распределения числа видов внутри ареала изучаемого таксона надвидового ранга сомнению не подлежит. Но при интерпретации необходимо помнить, что такие карты обычно построены по сравнительно небольшому числу точек, поэтому более или менее достоверными на них являются положение пиков и общий тренд. Границу ареала изучаемого таксона, как обычно, проводят с изрядной долей экстраполяции. Что касается положения изолиний на таких картах, то их проводят с гораздо большими экстра- и интерполяциями на основе недоказанного предположения о плавном изменении числа видов в пространстве, т. е. эти линии — не факты, а их интерпретация. Гораздо более корректным было бы нанесение самих данных на карту, но это делают гораздо реже, возможно потому, что картинки получаются не столь красивые (рис. 5.36).

Часто центры таксономического разнообразия интерпретируют как центры происхождения таксона, из которых таксон постепенно расселяется радиально. Такая интерпретация в неявном виде подразумевает два допущения:

1. Периферические виды отличаются по своему возрасту от видов, обитающих в центре (дисперсионистская биогеография).

2. Виды в центре происхождения образуются симпатрически, причём этот способ видообразования резко доминирует в изучаемом таксоне.

Относительно первого допущения имеются две диаметрально противоположные точки зрения. Согласно одной, виды, обитающие в центре происхождения, древнее таксонов, обитающих на периферии. Такого мнения придерживаются основатель кладистики энтомолог W/ Hennig и другой энтомолог — W. Brundin. Согласно другой точке зрения, которой, в частности, придерживается такой известный биогеограф (тоже энтомолог), как P.J. Darlington (1966), новообразованные виды вытесняют предковые на периферию ареала. Так же считает и J.C. Briggs (1974, 1992, 1995, 2003, 2004). Эта точка зрения согласуется с данными по распределению возраста герматипных кораллов (рис. 3.59), хотя герматипные кораллы и неестественный таксон, а жизненная форма, да к тому же это является не единственным возможным объяснением уменьшения возраста таксонов из центра разнообразия к периферическим районам. Второе допущение, вроде бы, не очень согласуется с представлением континуалистов о преимущественном происхождении видов путём географической изоляции, хотя, с точки зрения структуралистов, это вполне возможно.

Итак, само по себе наличие повышенного числа видов рода в каком-либо месте может свидетельствовать, а может и не свидетельствовать о месте происхождения данного рода. В любом случае, для суждений о месте происхождения таксона необходимо привлечение дополнительных данных, желательно палеонтологических. Локальное повышение числа видов таксона может лишь привлечь внимание исследователя для последующей интерпретации, не более.

Перемещение ареала таксона или сообщества в пространстве в геологическом масштабе времени называют «**прохорез**».

Использование термина «центр происхождения» не только подчеркивает факт повышенного числа таксонов в данном месте (что легко определить), но и утверждает, что они и произошли здесь (а это доказать гораздо сложнее). Поэтому места повышенного таксономического разнообразия лучше называть не центрами происхождения, а центрами разнообразия. Часто, особенно в группах, по которым палеонтологические данные скудны или вовсе отсутствуют, приходится строить гипотезы о месте происхождения таксона на основе анализа распространения его современных представителей. При этом надо учитывать, что высокое таксономическое разнообразие ЦС (группы ЦС) может быть обусловлено разными причинами:

— Большим потоком энергии через единицу площади её ареала (высокой продуктивностью ЦС). В этом случае таксономическое разнообразие свойственно многим таксонам.

— Большим размером её ареала. В этом случае таксономическое разнообразие свойственно многим таксонам.

— Сильной её фрагментацией. В этом случае таксономическое разнообразие свойственно таксонам с низкой способностью к расселению.

— Сильной её изоляцией. В этом случае вспышку таксономического разнообразия дают только некоторые таксоны, при этом многие таксоны, свойственные аналогичным ЦС, отсутствуют.

— Данный регион — рефугиум. Определить это можно по другим группам с хорошими палеонтологическими данными.

А.Н. Миронов (1983, 1985) выдвинул гипотезу, согласно которой повышенное число видов наблюдают не только в центрах происхождения, где выше скорость видообразования, но и в центрах аккумуляции, где более эффективно аккумулируются виды, произошедшие где-то в другом месте. Для характеристики способности района к аккумуляции видов А.Н. Миронов ввёл понятие «**таксономической ёмкости района**». Реальность центров аккумуляции он показал на нескольких примерах, два из которых приведены ниже.

1. Анализ фаунистических связей на видовом уровне показывает значительное родство батиальных фаун Индо-Вест-Пацифики и Карибского бассейна. Многие виды, обитающие в этих районах различимы с трудом. Причём большинство видов, распространённых только в этих районах, принадлежат к родам, неизвестным в ископаемом состоянии (по-видимому, они возникли совсем недавно). Причина такого сходства, вероятно, — недавнее формирование батиальной биоты Карибского бассейна. Существовавшая ранее здесь батиальная биота в значительной степени вымерла во время плейстоценовых оледенений из-за понижения продуктивности поверхностных вод (Prell, Hays, 1976) и резкого изменения режима осадконакопления (Emiliani et al., 1975; Ve et al., 1976). Факт массового вымирания тропической фауны Западной Атлантики в это время показан для моллюсков (Stanley, Campbell, 1981). Последующее изменение условий в данном районе потребовало формирования новых ЦС, основным источником видов для которых были районы со сходными условиями, а также местные биоты. Индо-вестпацифическая батиальная биота, вероятно, и ранее была наиболее разнообразной, поэтому её вклад в новые ЦС оказался в итоге наиболее существенным. Кроме Карибского бассейна, существенный вклад индо-вестпацифическая батиальная биота сделала и в биоты некоторых других недавно сформировавшихся районов: расположенного в восточной части Тихого океана хребта Наска (Парин и др., 1997) и западноатлантических гор Метеор (Миронов, Крылова, 2006).

2. В миоцене возрос температурный градиент между экватором и полюсами, установилась циркуляция полярного типа и, следовательно, увеличилась продуктивность планктона Северной Пацифики. Одновременно произошло значительное увеличение площади Северной Пацифики (возникли Охотское и Берингово моря). Всё это привело к возникновению обширной абиссальной территории с новыми, ранее не существовавшими в таком масштабе условиями — с богатой органикой глубоководными илами. На этой территории сформировалась своя ЦС (или несколько). Наиболее преадаптированными к условиям абиссали Северной Пацифики были виды, населявшие антарктическую абиссаль, где

аналогичные изменения произошли раньше (циркумантарктическое течение возникло ещё в конце палеогена). Это обусловило наблюдающееся сейчас высокое сходство таксономического состава абиссали Антарктики и Северной Пацифики.

Аккумуляция таксонов при формировании новой ЦС — нормальная и даже обязательная стадия. Вероятно, ещё одним центром аккумуляции была бореальная Западная Атлантика: многие амфибореальные виды, проникшие в Атлантику из Пацифики не смогли закрепиться в Восточной Атлантике (хотя ряд известен в ископаемом виде), но сохранились в гораздо более таксономически бедной Западной Атлантике.

Основные неогеновые центры расселения

Хотя почти каждый биогеографический район имеет эндемичные виды, некоторые по своему таксономическому разнообразию существенно превышают прочие. Это объясняется характеристиками их ареалов. Возможны два крайних сценария.

1. Если ареал ЦС разбит на ряд изолированных участков (комплекс подводных гор и банок, архипелаг и т. п.), то в некоторых таксонах происходит аллопатрическое образование викарирующих видов в каждом из таких участков. Это даёт эффект повышения таксономического разнообразия за счёт узколокальных эндемов. Такие эндеми занимают очень сходные ниши и любое их число не увеличивает ни сложность ЦС, ни конкурентоспособность входящих в них видов.

2. Если ареал ЦС велик и велик поток энергии через неё, то уже изначально она способна включить в свой состав сравнительно большее число видов. Видообразование здесь происходит симпатрически и вызывается ростом сложности системы в целом, специализации видов и их конкурентоспособности.

В реальности мы, конечно, будем иметь дело с промежуточными случаями.

Чтобы подчеркнуть сложность и многостадийность динамики локального таксономического разнообразия, А.Н. Миронов (2006) предложил назвать центры расселения **центрами перераспределения**.

При формировании новой ЦС в её ареал попадут виды из разных ЦС. Вероятность вхождения видов в новую ЦС будет прямо зависеть от их преадаптированности, их конкурентоспособности и территориальной близости донорской ЦС (близость эту следует оценивать через способность видов к расселению, а не в километрах). Весьма вероятно, что вхождение видов какой-либо ЦС в новую будет значительно повышать шансы вхождения дру-

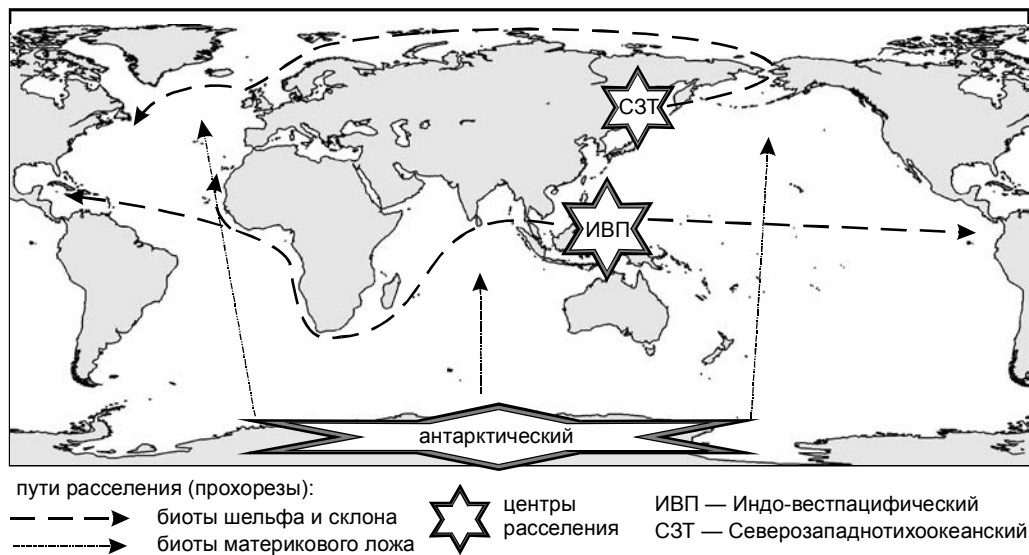


Рис. 5.37. Основные неогеновые центры расселения и направления прохорезов.

гих видов из той же ЦС (поскольку они преадаптированы не только к тем же условиям, но и друг к другу). Виды, входящие в состав ЦС, развивавшихся по второму сценарию, будут иметь при прочих равных более высокие шансы; виды же первых, несмотря на то, что они, казалось бы, также населяют центры разнообразия, будут весьма мало конкурентоспособны. В рассмотренных выше случаях батияль Индо-Вест-Пацифики и абиссаль Антарктики являются районами, развивавшимися по второму сценарию. Это объясняет существенный вклад их биоты в биоты других районов, даже весьма отдалённых. Виды же из районов, развивавшихся по первому сценарию, так и остаются узколокальными эндемиками.

Наиболее резко выраженные центры таксономического разнообразия расположены в районах, где ареалы ЦС наиболее велики и где через них проходит наибольший поток энергии. На шельфе таковыми являются тропические районы. По крайней мере, с середины мезозоя наиболее выраженный центр разнообразия морской биоты — море Тетис, особенно его западная часть. По мере закрывания Тетиса центр разнообразия начал смещаться восточнее, сначала, вероятно, в район, который образовался в результате сближения Индостана с Азией (где ныне располагаются горные системы от Кавказа до Гималаев). Район этот, по-видимому, был сходен с современным Индо-Малайским (включал обширные шельфы и крупный архипелаг), размеры его, вероятно, были даже больше. Постепенно площадь морей в данном районе также существенно уменьшилась, но одновременно ещё восточнее в результате сближения Австралии с Азией начал формироваться другой район, который и стал новым центром разнообразия, существующим и поныне. Он включает Индо-Малайский архипелаг и прилегающие шельфы Азии и Австралии. Этот район — центр не только разнообразия, но расселения герматипных кораллов (Stehli, Wells, 1971), иглокожих (Дьяконов, 1950; Миронов, 1983, 1985); рыб (Allen, 1975; Mora et al., 2003) бентоса (Briggs, 1974, 1984, 1992, 1999, 2000, 2003; Ekman, 1935; Myers, 1999), причём не только в тропические шельфовые районы, но и в высокие широты и на материковый склон.

Отнюдь не любой район со сложной геоморфологией, даже если он тропический, становится центром расселения. Например, Мексиканский залив и Карибское море (Вест-Индия) как центр разнообразия и расселения в настоящее время значительно уступает Индо-Малайскому, причём разница эта не пропорциональна разнице в площадях. По-видимому, малое значение данного района как центра расселения связано, прежде всего, с происходившими здесь эпизодами массового уменьшения числа видов. Такие события особенно хорошо документированы для плейстоцена.

В умеренных широтах Северного полушария и как центр разнообразия, и как центр расселения наиболее заметен Северозападнопацифический центр. Шельфовые биоты Арктики и Северной Атлантики включают много видов с тихоокеанскими корнями (Андрияшев, 1939; Гладенков, 1978; Голиков, 1980; Гурьянова, 1951; Дьяконов, 1945; Кафанов, 1978, 1982, 1999, 2006; Кусакин, 1979; Несис, 1961; Briggs, 1974, 1984, 2003; Durham, MacNeil, 1967; Vermeij, 1991).

На материковом склоне наиболее ярко выражен Западнопацифический центр разнообразия и расселения (Дьяконов, 1950; Миронов, 1980, 1993; Whatley, 1987), расположенный там же, где Индо-Вест-Пацифический, но на больших глубинах. Батияльная фауна этого района расселялась и расселется по всему Мировому океану, но, особенно, в низких широтах.

На океаническом ложе (не на шельфе!) условия для формирования повышенного таксономического разнообразия имеются там, где на дно поступает большой поток энергии в виде детрита, т. е. где экосистемы фотического слоя имеют повышенную продукцию и плохо сбалансированы — в районах полярных фронтов и апвеллингов. Но, если в районах полярных фронтов происходит опускание поверхностных вод, из-за чего придонные слои воды содержат достаточно много кислорода, то в районах апвеллингов происходит подъём воды, и кислород, содержащийся в воде, дошедшей до района апвеллинга, которого и так часто меньше 50% от насыщения, расходуется на окисление поступающей сверху органики, поэтому условия существования бентоса там не столь благоприятны. К тому

же полярные фронты представляют собой гораздо более крупномасштабные структуры. Наиболее выраженным центром разнообразия и расселения абиссальной фауны является район Антарктической конвергенции (Беляев, 1977; Гебрук, 1990; Кусакин, 1973; Мионов, 1980, 1982, 1985, 1993). Абиссальные таксоны антарктического происхождения составляют основу абиссальной фауны всего Мирового океана. Сама же абиссальная фауна Антарктики возникла преимущественно за счёт аккумуляции таксонов низкоширотного происхождения.

Пограничный эффект

В.Н. Семёнов (1982), изучая ареалы бентоса шельфа Южной Америки, обнаружил тип ареала, свойственный видам, которые он назвал «**пограничные**». Пограничные виды имеют точечный ареал, ограниченный непосредственно районом самой границы, или имеют разорванный ареал, одна часть которого — обычная и захватывает один или несколько биогеографических регионов, а другая — точечная, расположенная на границе между биогеографическими регионами, в которых этот вид не встречается. Среди видов, обитающих на шельфе Южной Америки, по данным В.Н. Семёнова, пограничные виды составляют около 20%. Анализ известных данных по распространению видов показал, что такое явление довольно обычно. Так, Н.Г. Виноградова, анализируя вертикальное распределение бентоса, пишет: «На тех же горизонтах, на которых наблюдается более интенсивная смена видового состава, отмечаются и относительно более частые находки новых видов, пойманных пока по одному разу» (Виноградова, 1977: 187). Анализ вертикального распространения брахиопод (Зезина, 1973) и амфипод (Каменская, 1977) также показал наличие видов, обитающих только в переходных горизонтах. Процент эндемиков среди видов скалистой литорали возрастает у наиболее существенных биогеографических границ тихоокеанского побережья Северной Америки (Hartman, Zahary, 1983). Этот же эффект обнаружен мною в Норвежском море: здесь на границе приатлантического шельфового и глубоководного норвежского регионов были найдены виды, не встречающиеся ни в одном из них, но обычные в арктическом шельфовом регионе (карту регионов см. Главу 6).

В рамках континуалистской концепции данное явление не нашло объяснения. В.Н. Семёнов предложил две не исключаящие друг друга гипотезы. Согласно одной, пограничные виды — это реликты (т. е. граница проходит прямо по рефугиуму); согласно другой, пограничные виды образовались на границе, и с тех пор их ареалы не изменялись. Первая гипотеза подразумевает существование, вторая — образование ЦС на границе. И то и другое представляется совершенно невероятным. С точки зрения структурализма, существование пограничных видов можно объяснить так. Границы между биогеографическими регионами обычно расположены в районах гидрологических фронтов. Положение этих фронтов быстро (сравнительно с продолжительностью жизни макробентоса) меняется во времени. Поэтому на дне в районах близ границы условия постоянно нестабильные, и соседствующие ЦС находятся в неоптимальных для них условиях, и они более чувствительны к разным нарушениям. Прохождение сукцессий замедлено и из-за эффекта И. Пачоского: источник заселения находится у границы с одной стороны, тогда как в удалённых от границы районах заселение идёт со всех сторон. Таким образом, в районе границы нарушения происходят чаще, а сукцессии идут медленнее, чем вдали от неё. Это приводит к тому, что в местах, где одна биота сменяет другую, часто происходит общее снижение разнообразия. Область на границе биогеографических регионов, в которой наблюдается общее снижение разнообразия, А.И. Кафанов назвал «**асинперата**». Логично ожидать в таких местах существенного увеличения частоты встречаемости, а, следовательно, и роли ценофобных и дублирующих видов. Если это объяснение справедливо, пограничные виды должны быть найдены и в существенном отдалении от границы, но в нарушенных или неоптимальных местообитаниях. Например, пограничные виды, способные жить при пониженной солёности, должны быть обнаружены около устьев рек, а виды, способные легко перемещаться в толще грунта — в местах интенсивного тралового промысла. Т. е. пограничные виды — не эндеми пограничных районов, а просто обладают там большей встречаемостью, которая и создаёт обманчивое впечатление эндемизма.

Возможно, что пограничными видами можно считать дальне-неритические виды в частях их ареалов с «малой сбалансированностью продукционного цикла» (Беклемишев, 1969: 32), т. е. в районах, где следует ожидать повышения роли ценофобов и видов ранних сукцессионных стадий.

За пограничные виды А.Н. Миронов (1989, 1994) принял эндемиков изолированных океанических островов и поднятий талассобатиали. В действительности же, на островах и поднятиях нет непосредственного контакта различных биот, поэтому эти явления только сходны, но вызваны разными причинами. Таким районам эндемизм свойственен потому, что они — островные биоты. В последующих публикациях А.Н. Миронов стал использовать для этого явления другой термин — «**краевой эффект**».

Резюме

Биогеографическая граница — это граница между ЦС. Каждая ЦС образована ценофильными видами — исторически сложившимся комплексом адаптированных друг к другу видов.

Кроме ценофильных видов, на территории любого биогеографического региона обитают и виды, не входящие ни в одну из ассоциаций — ценофобные виды. Для целей биогеографического районирования ценофобные виды непригодны, они лишь создают «шум», затрудняющий выделение биогеографических регионов.

Выделение ЦС следует начинать с изучения ареалов видов. Границу ЦС легко определить как линию совпадения границ комплементарных групп ценофильных видов, входящих в разные ЦС. Ширина биогеографических границ невелика, и на применяемых в биогеографии картах они представляют собой немасштабные линии. Проще всего биогеографические границы проводить методом выделения конкретных биот. Данный метод обладает разрешающей способностью, существенно превышающей разрешающую способность других методов, и при достаточно большом количестве анализируемых видов способен выявить все биогеографические границы данной местности. Он(метод) к тому же и наименее трудоёмок.

При анализе ареалов отдельных видов, а не их групп, вместо линии обычно получают более или менее широкую полосу, часто выявляемую только после применения специальных ухищрений (например, методом биотических разрезов) — область сгущения границ ареалов. Основные причины того, что вместо линии получают область (полосу):

- отсутствие каких-либо обоснованных способов проведения границ ареалов;
- отсутствие объективных способов, позволяющих отличить границу ареала и границу кружева ареала; в результате границы лакун кружева, примыкающие к биографической границе, принимают за саму границу;
- недостаточная изученность распространения видов;
- игнорирование сукцессионной динамики;
- из-за того, что некоторые ценофильные виды одной ЦС встречаются на территории другой как ценофобные;
- ошибочное отнесение ценофобных видов к ценофильным;
- из-за замещения естественных ассоциаций случайными группировками видов в местах с сильными экзогенными нарушениями (обычное явление на большей поверхности суши, но пока ещё редко наблюдаемое в морском бентосе);
- наличие рефугиумов–эксклавов — следов недавних перемещений ЦС.

Метод конкретных биот при анализе распространения достаточно большого числа видов, различающихся своей биологией, автоматически устраняет кружево ареала и большинство других указанных выше причин размывания биогеографической границы. Но точно провести биогеографическую границу можно только методом выделения ЦС.

Наиболее биологически адекватной классификацией ЦС является классификация на основе их генетического родства.

6. Биogeография морского бентоса

В биосфере Земли можно выделить четыре основных типа сравнительно независимых друг от друга ЦС: морские, пресноводные и наземные. В свою очередь морские ЦС можно разделить на бентосные, биотоп которых неподвижен и пелагические, передвигающиеся в пространстве вместе со своим биотопом. Распределение этих четырёх типов ЦС по поверхности Земли в значительной степени независимо, поэтому существует четыре в значительной степени различающиеся биogeографии: биogeография суши, пресных вод, пелагиали и бентали. Различие двух последних не везде принципиально, поскольку пелагические экосистемы шельфа — неритические и, особенно, прибрежные — находятся в столь сильной связи с донными, что их раздельное рассмотрение, по-видимому, не вполне закономерно, поэтому правильнее, вероятно, считать отдельной биogeографией только биogeографию открытой пелагиали. Фактически в существующих биogeографических схемах пелагиали так и делают. В данной главе (и книге в целом) рассмотрены только основные вопросы районирования бентали.

Традиционно схемы районирования бентали по вертикали (глубине), обычно называемые схемы вертикальной зональности, и схемы районирования по «горизонтали» рассматривают отдельно. Такой подход сложился сам по себе и не имеет никакого разумного обоснования. Следуя традиции и доступной информации, разберем сначала вертикальную зональность и горизонтальное биogeографическое районирование отдельно.

Вертикальная зональность

Авторы всех руководств, так или иначе затрагивающих проблемы биogeографического районирования океана, дают схемы вертикальной зональности. Рассмотрим некоторые из предложенных схем.

На Всесоюзном гидрологическом съезде 1928 г. (рис. 6.1) были выделены следующие вертикальные зоны: супралитораль, литораль, сублитораль (материковое плато), батиаль (материковый склон), абиссаль (ложе океана). Эту схему отечественные авторы в той или иной степени модифицировали (Зёрнов, 1949; Беляев и др., 1959; Беляев, 1966; Виноградова, 1977 и др.) для районирования биоты, хотя схема эта была принята на гидрологическом, а не гидробиологическом съезде. В её основу положены геоморфология и

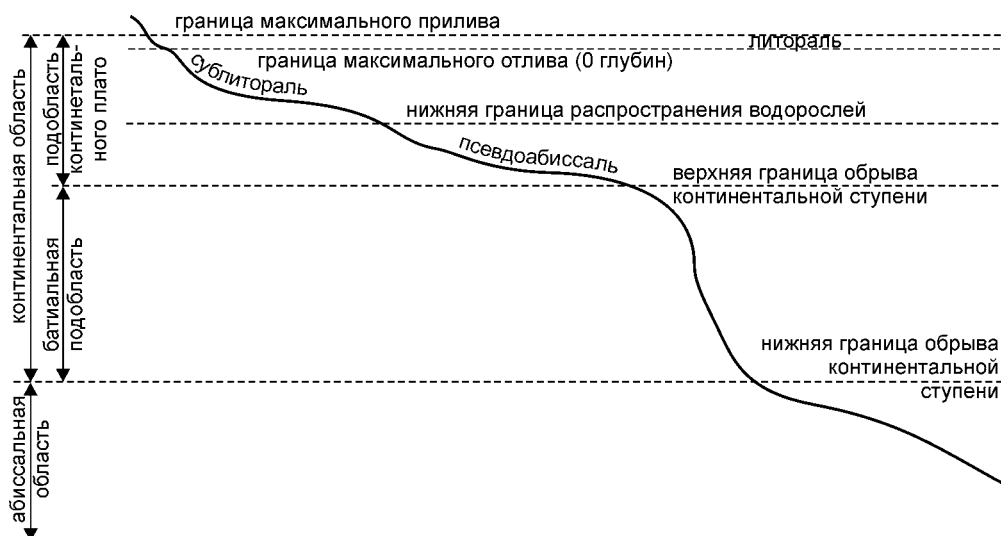


Рис. 6.1. «Схема морских зон» Комиссии 2-го Всесоюзного гидрологического съезда. По Аноним (1928) из А.П. Андрияшева (1979).

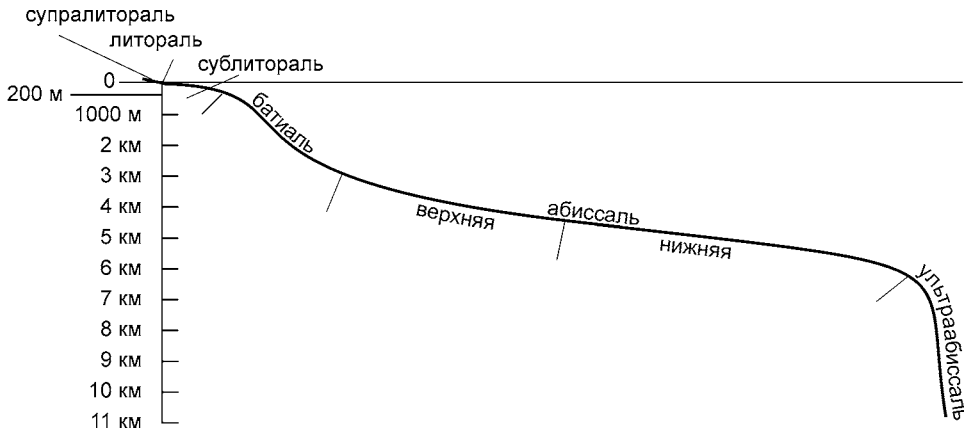


Рис. 6.2. Вертикальная зональность Мирового океана. По А.И. Кафанову, В.А. Кудряшову (2000).

гидрология, а отнюдь не распределение биоты, ещё плохо известное в то время, особенно за пределами шельфа.

Л.А. Зенкевич (1951) дал обстоятельный обзор различных схем вертикальной зональности, начиная с XIX в., и привёл схему, мало отличающуюся от схемы 1928 г. Он выделил литораль (зона приливов–отливов), сублитораль (зона водорослей), псевдоабиссаль («нижние горизонты эпиконтинентальных водоёмов, если край континентального склона опускается ниже 200 м... в таком случае нижние горизонты континентальной ступени лежат далеко за пределами зоны водорослей, т. е. сублиторали» стр. 294), батияль (материковый склон) и абиссаль (ложе).

Е. Forbes (1856) выделил литораль (<0), циркулитораль (0–15 fms), медиаль (15–100 fms) и абиссаль (>100 fms).

S. Ekman (1935, 1953) выделил литораль, архибенталь (от внешней кромки шельфа до примерно 1000 м) и абиссаль — глубины более 1000 м.

A.F. Bruun (1956) выделил шельф, батияль (внешняя кромка шельфа – 2000 м), абиссаль (2000–6000 м) и хададь (>6000 м).

J.W. Hedgpeth (1957) выделил шельф, батияль (внешняя кромка шельфа – 4000 м), абиссаль (4000–6000 м) и хададь (>6000 м).

А.С. Константинов (1972) выделил супралитораль, литораль, сублитораль (0 – «нижняя граница распространения донных фотосинтезирующих растений» или 200 м), батияль (материковый склон), абиссаль (океаническое ложе), ультраабиссаль (>6–7 км).

J.C. Briggs (1995) выделил шельф (<200 м), склон (200–2000 м), абиссаль (2000–6000 м) и хададь (>6000 м).

А.И. Кафанов, В.А. Кудряшов (2000: 75) различали «зону заплеска и штормовых выбросов — супралитораль, приливно–отливную зону, или литораль, зону материковой отмели, или шельфа — сублитораль, зону континентального склона — батияль, зону океанического ложа — абиссаль, зону глубоководных океанических желобов — ультраабиссаль, или хададь» (рис. 6.2).

Легко заметить, что набор вертикальных зон остаётся примерно постоянным, особенно в последние полвека: супралитораль, литораль, сублитораль (подразделяемая иногда на несколько зон), батияль, абиссаль и ультраабиссаль.

«Резкой границы между литоралью (sic! И.Ж.) и абиссалью нет, их разделяет переходная батияльная зона» (Абдурахманов и др., 2001: 307).

Варьируют лишь глубины, по которым проводят границы зон и их названия. При том в нашей стране наиболее глубокую зону называют ультраабиссаль, а за рубежом — хададь. Причина этого состоит в том, что изначально полагали: жизни на таких глубинах нет. В 1949 г. во 2-м рейсе «Витязя» с глубины 8100 м подняли трал, полный полихет, которых определили

как *Amphiteis gunneri*. Открытие жизни на таких глубинах тут же почему-то засекретили. Позже в рейсе датского научно-исследовательского судна «Galathea» также была открыта жизнь на глубинах более 6000 м, и датчане написали об этом Л.А. Зенкевичу. Он тут же пошёл в соответствующие инстанции, где говорил о советском приоритете. Публикацию открытия советских учёных разрешили. Но было уже поздно: публикация датчан вышла на несколько месяцев раньше.

Перечисленные выше зоны в биогеографическом отношении неравноценны. Две первые зоны (супралитораль и литораль) обычно не рассматривают в качестве вертикальных зон, имеющих биогеографическое значение, и объединяют с сублиторалью. Впрочем, предложены и отдельные схемы районирования литорали. Литораль, по крайней мере литораль умеренных широт, нельзя рассматривать как биогеографический выдел, поскольку практически все литоральные виды морского происхождения обитают преимущественно или исключительно на литорали из-за биотического взаимодействия, а не из-за того, что абиотические условия жизни в сублиторали для них неподходящи. В ЦС с пониженным таксономическим разнообразием литоральные виды способны обитать и в сублиторали, часто чувствуя себя там гораздо лучше. Несколько примеров:

— В Балтийском море, биота которого очень обеднена из-за пониженной солёности, типично литоральные бурые водоросли *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* обитают до глубины 20 м (Sergerstrele, 1957).

— Начиная с плейстоцена, у атлантических берегов Северной Америки практически отсутствуют участки с каменистым дном на литорали и верхней сублиторали. Поэтому соответствующие сообщества там сильно обеднены и фактически образованы лишь частью видов, обитающих в сходных биотопах у берегов Европы, свои же виды из-за редкости биотопа не образовались. Поэтому такие брюхоногие моллюски, как *Littorina littorea*, *L. «saxatilis»* и *Thais lappilus*, у берегов Европы обитающие по большей части на скалистой литорали, у берегов Северной Америки обычны на каменистых грунтах и верхней сублиторали (Vermeij, 1978).

Иными словами, литораль — это биотоп, населённый малоконкурентоспособными верхнесублиторальными видами, обитающими в неоптимальных для них условиях. Граница между литоралью и сублиторалью — это граница между сообществами одной ЦС, а не биогеографическая. Некоторым аналогом литоральных видов может служить экологическая группа растений, произрастающих в сильно затенённых местах. Детальный анализ их биологии давно привёл ботаников к выводу, что нет тенелюбивых растений, есть теневыносливые, причём для большей части видов лимитирующим абиотическим фактором, ограничивающим их распространение в освещённых участках, является не избыток света, а недостаточная увлажнённость. Виды, обитающие на литорали, можно аналогично назвать «литоралевыносливыми», и для большинства из них специфический режим литорали (чередование приливов и осушения) вовсе не является необходимым. Схемы биогеографического районирования литорали поэтому имеют совсем другой смысл, нежели биогеографическое районирование других вертикальных зон (сублиторали, батииали, абиссали и др.). Аналогом схем биогеографического районирования литорали было бы биогеографическое районирование других специфических биотопов или сообществ, например, пещер.

Первые схемы вертикальной зональности были, по всей видимости, просто представлениями экспертов. Позднее положение границ между вертикальными зонами устанавливали с использованием различных методов. В нашей стране наибольшее распространение получил метод биотических разрезов, и соответственно получаемые результаты имеют все свойственные методу недостатки (подробнее см. предыдущую главу). В частности, данные по распространению отдельных видов по площадям различных размеров (от сравнительно небольших участков до всего Мирового океана) проецируют на ось глубин. При этом неизбежно, как и при любом проецировании трёхмерного объекта на одну ось, происходит искажение действительной биогеографической картины, причём всегда в одну сторону — в сторону размывания границ, приводящее к утрате резкости изменений

таксономического состава на границе, что на графике приводит к сглаживанию пиков. Критерий, по которому пик считают достаточным, чтобы быть границей, субъективен (даже если оценивают различия списков биот по разные стороны границы математически, критерий различия субъективен — 5%, 1% и т. п., но обычно и этого не делают). Следствием указанных недостатков метода является то, что предложенные схемы выглядят не очень обоснованными.

«Как раньше, так и в настоящее время вертикальное членение донной фауны проводилось по основным структурам дна, ... всегда имелись в виду и другие факторы, особенно более резкие градиенты в их распространении» (Шунтов, 2001: 400).

Но основная проблема даже в другом: не в методе, а в первоначальной разбивке оси глубин на диапазоны для сравнения, а также в интерпретации результатов. Если в качестве основания для разбивки вертикальной оси используют геоморфологию или глубину, то изучают не распределение биоты в пространстве, а различия геоморфологических структур или глубин, т. е. используют географический, а не биологический подход. Бес-

смысленно в этом случае говорить о совпадении распределения биоты с геоморфологией или её приуроченности к определённым глубинам, если их изначально использовали для разделения отрезка изучаемой оси, поскольку это совпадение предопределено методически.

При использовании данных геоморфологии получаемая схема вертикальной зональности неизбежно дублирует геоморфологическую, а термины сублитораль, батиналь, абиссаль и ультраабиссаль становятся излишними синонимами геоморфологических. За рубежом, кстати, термин «сублитораль» почти и не используют, обходясь понятием «shelf», часто и вместо «батинали» используют «slope». Но, поскольку крупномасштабная вертикальная зональность, по-видимому, действительно связана с геоморфологией, районирование, полученное на основе выделения зон по геоморфологическим критериям, вероятно, отражает, хотя и с большими или меньшими искажениями, настоящее распределение ЦС по глубине. Искажения возникают и от того, что прекрасно смотрящиеся на схеме морфологические структуры (шельф, склон, ложе и т. п.) в реальности совсем не такие: увеличение глубин вовсе не монотонно, склон прорезают каньоны, часто далеко вдающиеся в шельф и имеющие у своего подножия на ложе конус выноса и т. д. и т. п. Границы шельфа, склона, ложа и ультраабиссальных котловин расположены на различных глубинах в разных, порой соседних районах. При составлении же схем вертикальной зональности методом биотических разрезов всё это вынужденно игнорируют. Кроме геоморфологии на распределение видов также влияет распределение водных масс, которое, хотя и связано с геоморфологией, но всё же их связь далека от функциональной.

Если же зоны выделяют по глубинам, то часто получают схему, которая вовсе ничему не соответствует. Например, если взяты интервалы 0–200 и 200–1000 м, то смена таксономического состава по результатам анализа не может происходить нигде, кроме как на глубине 200 м, которую и принимают за глубину прохождения биогеографической границы. Между тем, она может проходить в данном месте на глубине, например, 163 м. То, что подсчёт вели для другого диапазона глубин, приводит не только к неправильному определению положения границы, но и к уменьшению её чёткости, поскольку при построении графика в состав биоты верхнего горизонта были включены и виды нижнего (так как обитание их на глубинах 163–200 м вполне нормально).

Особо надо сказать о глубине 200 м, используемой во многих схемах. 200 м — геоморфологическое понятие, оно означает, что данное место находится на 200 м глубже уровня Мирового океана. Что же есть такого любопытного на этой глубине? Часто говорят, что это — глубина кромки шельфа. Но это не так, на самом деле средняя глубина кромки шельфа в Мировом океане — 137 м (Шепард, 1969). Однако, таковой является средняя глубина, но в отдельных районах кромка шельфа располагается на совсем других глубинах. Например, у берегов южного Перу и северного и центрального Чили край шельфа находится на глубине 50 м (Удинцев, 1972; Семёнов, 1982: 255). В приполярных райо-

нах, к которым относится Северный Ледовитый океан и Антарктика, кромка шельфа, наоборот, располагается заметно глубже, что объясняют бывшими здесь оледенениями. Многокилометровая толща ледника своим весом чуть притопила материк, после таяния ледника он медленно всплывает (скорость подъёма в Осло-фьорде — 1,5 см/год (Бьёрке, 1993)). У прежнего центра оледенения Скандинавии (в вершине Ботнического залива) подъём за последние 9000 лет составил 250 м, но процесс ещё не завершён, поскольку магматические породы (базальты и др.) — плохо текущая жидкость, и уровень земли поднимется, по-видимому, в данном районе ещё на 200 м (Монин, 1977)*. Кроме того, ледник при движении производит разрушение подстилающей поверхности Земли (ледниковая абразия). Образованный материал ледник переносит к краю и отлагает в виде валов (морен) на границе ледника, а в случае плавучих ледников — на границе всплытия (там, где лежащий на грунте ледник переходит в плавучий). В результате абразивного действия ледника подстилающая его поверхность становится ниже, а прилегающая часть материкового склона — выше. Так, по имеющимся данным (Гроссвальд, 1983; Матишов, 1986) всё дно Баренцева моря подвергалось ледниковой абразии, и краевые морены расположены вдоль кромки шельфа. В результате, хотя с геоморфологической точки зрения Баренцево море расположено целиком на шельфе, его максимальная глубина — 600 м, и даже средняя — 222 м (Добровольский, Залогин, 1982), т. е. по критерию «200 м» оно вообще не является шельфом. Таким образом, относительную высоту кромки шельфа определяют геологические процессы и закон Архимеда, но они ничего не знают о цифре «200 м».

Л.А. Зенкевич (1951: 196) считал 200 м нижней границей распространения донных водорослей, но и это не так, они обнаружены и на вдвое больших глубинах, но, главное, уже на глубине в несколько десятков метров их роль столь незначительна, что выделять на этой основе зону неоправданно.

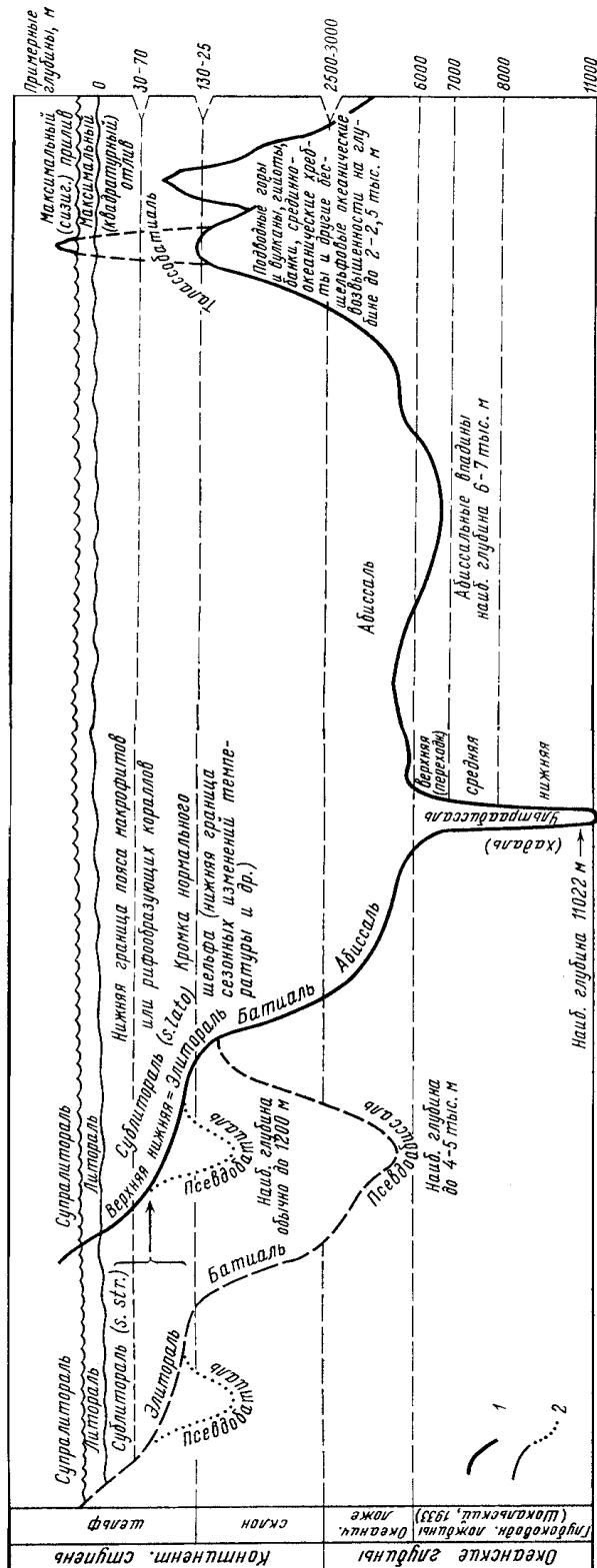
Другой возможный смысл числа «200 м» — «глубина, глубже которой самые крупные океанские волны уже не могут взмучивать самые мелкие частицы наносов» (Морская геоморфология, 1980). В реальном океане задолго до того, как перестает сказываться влияние волн на осадки, перенос осадков волнами становится незаметным на фоне переноса осадков придонными течениями, вызванными иными причинами. Таким образом, и это значение цифры «200 м» незначимо с точки зрения биологии.

Еще одна цитата на тему: «В наши дни глубина 200 м является предельной для широкого экономически выгодного применения существующих технических средств поиска и добычи биологических и минеральных богатств моря» (Баскаков и др., 1987: 17). И это значение не имеет отношения к биологии.

По-видимому, существует только одно сколько-нибудь разумное объяснение широкого использования данного числа: до XIX в., а в некоторых странах и сейчас, расстояния в море (и глубину в том числе) мерили в морских милях и сажнях, одна морская сажень (сокращенно fms) = 1/1000 морской мили, 1 морская миля = 1825 м. В схеме E. Forbes (1856) граница между медиальной и абиссальной зонами проходит по глубине 100 fms. 100 морских сажней — психологически осмысленная величина, тем более, что в то время знания о населении таких глубин были очень незначительны. Эта схема была длительное время широко распространена, и современные схемы вертикальной зональности до некоторой степени являются её развитием. С переходом на метрическую систему мер привычные 100 fms было неудобно заменять на 182,5 м, поэтому округлили до 200 м. Ясно, что при таком происхождении величины «200 м», в ней не больше смысла, чем в семи верстах, которые надо пройти, чтоб похлебать киселя. Поэтому использовать 200 м для выделения каких-либо биологически осмысленных вертикальных зон более чем странно.

Всякий термин надо определять через свойства объектов, к которым он относится, т. е. биологический термин надо определять через свойства биологических объектов. Поэтому, если уж использовать термины сублитераль, батияль и абиссаль, то надо вкладыва-

* Впрочем, у северных берегов Аляски, где располагался ледник значительно больший, чем в Скандинавии, кромка шельфа расположена на глубине всего 70 м (Carsola, 1954; Carsola et. al, 1961).



вать в них иной, не геоморфологический, а гидробиологический смысл и понимать под ними биогеографические регионы, сменяющие друг друга по глубине.

Нельзя не упомянуть схему А.П. Андрияшева (1979) (рис. 6.3). Она является развитием схемы вертикальной зональности 1928 г. (рис. 6.1) Положительными чертами его схемы является разделение сублииторали на верхнюю (= сублиитораль s. str.) и нижнюю, границу между которыми он проводит по нижней границе пояса макрофитов и рифообразующих кораллов. С этим следует согласиться, уточнив лишь, что не всех рифообразующих кораллов, а герматипных. Дав исторический обзор использования термина «псевдоабиссаль», А.П. Андрияшев указывает на очевидную его непоследовательность* и предлагает полностью изменить его смысл и вводит термин «псевдобатигаль». Он определяет псевдобатигаль как «сравнительно небольшие локальные котловины в пределах шельфа (как, например, в Белом море или на антарктическом шельфе)». Псевдоабиссаль — «большие глубоководные, частично изолированные моря вроде Средиземного или Японского» (Андрияшев, 1979: 123). Судя по приведённым определениям, логическим

Рис. 6.3. Схема вертикальной зональности по А.П. Андрияшеву (1979).

Примечание. Нижняя граница распространения рифообразующих кораллов находится на глубине 1–2 км и отнюдь не совпадает с нижней границей пояса макрофитов; по-видимому, имеются в виду герматипные кораллы.

* На схеме на рис. 6.1 псевдоабиссаль расположена между сублииторалью и батигалью, «настоящая» же абиссаль расположена ниже батигали.

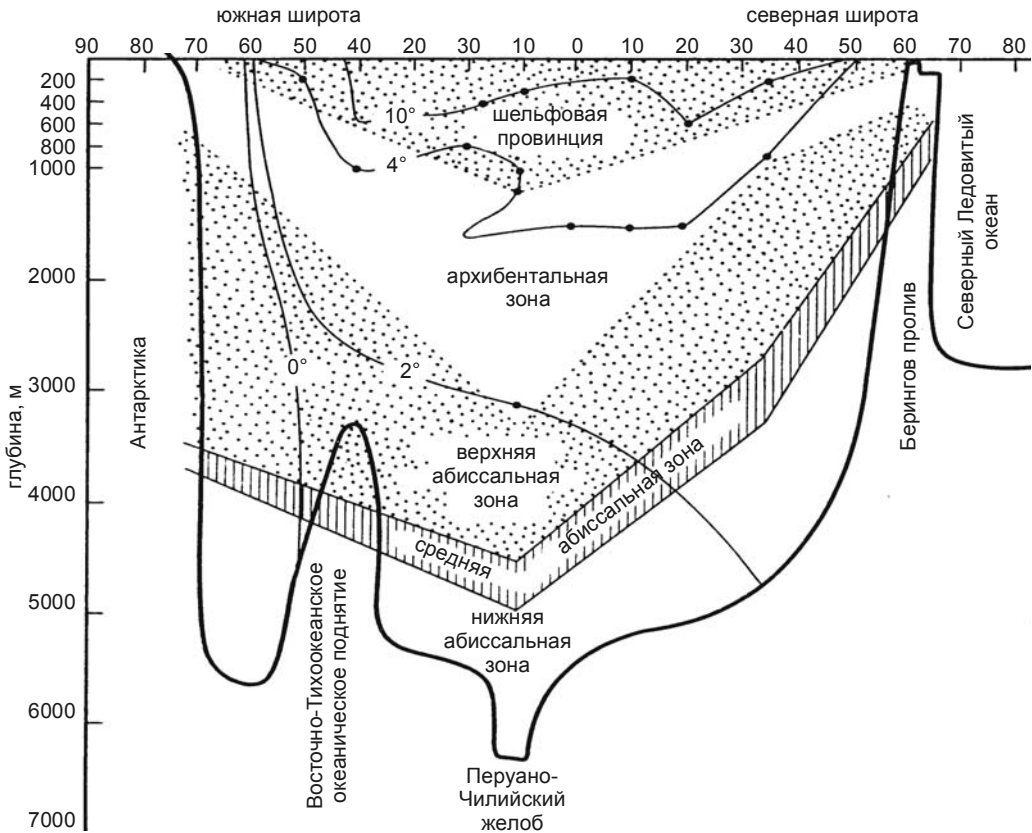


Рис. 6.4. Глубина залегания вертикальных зон вдоль меридионального разреза в Тихом океане. По Menzies et al. (1973).

основанием для обоих терминов предстают глубина и рельеф, поэтому они являются геоморфологическими терминами, а не биологическими. Фактический их смысл — повторение части информации обычной батиметрической карты. Термины же батияль и абиссаль — хронологические, относящиеся к специфическим биотам. Использование геоморфологических терминов, образованных от корней хронологических, без нужды путает и без того запутанный предмет. Поэтому я считаю их использование не только излишним, но и вредным.

Также А.П. Андрияшев вводит термин талассобатияль для батияльных районов океанических островов и подводных гор, удалённых от материков. Используя этот термин, надо помнить об отсутствии резких различий между обычной батиялью и талассобатиялью. Степень изоляции разных районов талассобатияли от обычной батияли варьирует от очень сильной до практически отсутствующей. В общем, для талассобатияли характерны рассмотренные выше особенности островных биот: одни районы талассобатияли отличаются высокой специфичностью биоты, другие — практически неотличимы от обычной батияли.

Изучение распределения видов по глубине, а не сравнение по видовому составу районов, выделенных по небиологическим критериям (различных глубин или разных крупных геоморфологических структур), даёт картину, существенно отличную от классической, причём **разную в разных районах**. Имеющиеся данные по вертикальному распределению бентоса показывают, что смена биот происходит на различных глубинах в разных районах Мирового океана (Menzies et al., 1973; Миронов, 1986) (рис. 6.4), и их распространение примерно соответствует макрорельефу дна (а не глубине). Причина этого в том,

что именно с макрорельефом дна связаны характер распределения взвеси в придонных слоях воды и характер осадконакопления. Одна и та же трофическая зона на разных глубинах образована разными видами, что и обуславливает смену биот по вертикали. Вертикальная трофическая зональность рассмотрена выше, в Главе 4. Кроме макрорельефа смену вертикальных зон определяют и водные массы: верхняя сублитораль расположена в прибрежных водных массах, для которых характерно наличие освещения, достаточного для фотосинтеза, сезонные колебания гидрологических показателей (температуры в холодных, умеренных и субтропических водах и солёности в тропиках) и другие особенности (см. Главу 1). Иногда расположение водных масс определяет вертикальную зональность и глубже. Это наблюдается, например, у Скандинавии и в Охотском море. Распределение водных масс одновременно связано и с рельефом, особенно такое относится к водным массам, расположенным выше главного термоклина. Необходимо помнить, что при увеличении размера анализируемой акватории, методически неизбежно будет происходить уменьшение чёткости границ, а некоторые могут вообще исчезнуть.

Сублитораль ранее (Forbes, 1856; Всесоюзный гидрологический съезд, 1928; Зенкевич, 1951) разделяли на верхнюю и нижнюю (рис. 6.1). Но примерно с середины прошлого века (Екман, 1935, 1953 и др.) её стали рассматривать как единую зону. Какого-либо серьёзного обоснования такой смены точек зрения в литературе я не встречал. В то же время, при анализе достаточного количества материала неизбежно оказывалось, что шельф неоднороден по вертикали, а положение границ между вертикальными зонами и даже их число варьирует.

В.В. Федяков (1986) показал, что фауна поверхностной и нижних водных масс (глубины варьируют в широких пределах в зависимости от места) на разных участках Белого моря очень сильно различаются соотношением видов с различным географическим распространением.

О.А. Скарлато (1982) отмечает, что видовой состав двустворчатых моллюсков закрытых бухт отличается от видového состава открытых мысов в той же степени, что и выделяемые им провинции. Отличия эти обусловлены изменением соотношения видов с разными типами ареалов, т. е. являются биогеографическими, а не биоценоотическими. Необходимо подчеркнуть, что как закрытые бухты, так и открытые мысы не являются однородными, видовой состав их верхних горизонтов отличается от видového состава нижних соотношением видов с неодинаковыми типами ареалов, поэтому реальные различия верхних и нижних горизонтов ещё больше.

По данным А.И. Кафанова (1991), в Северной Пацифике в целом и в отдельных её районах фауна двустворчатых моллюсков прибрежных мелководий отличается от фауны открытого шельфа на уровне отчётливого биогеографического выдела. Так, он пишет (стр. 70–71): «стенобатные литорально-верхнесублиторальные виды составляют не менее 40% от их общего числа» (видов, встречающихся на глубинах до 200 м — *И.Ж.*), т. е. даже по формальному критерию S.P. Woodward (1856) литораль + верхняя сублитораль и нижняя сублитораль являются самостоятельными биогеографическими регионами, поскольку происходит смена половины биоты. Несмотря на это, сам А.И. Кафанов считает различие биогеографически незначимым.

Г.М. Каменев (1990, 1995) показал, что у Командорских островов по распространению двустворчатых моллюсков можно выделить три вертикальные зоны: литораль – 20 м, 60–100 м и глубже 130–200 м, причём сходство моллюсков на глубинах 0–20 м и >40 по индексу Чекановского-Сёренсена 45%.

П.А. Балыкин (2007) отмечает, что фауны рыб западной части Берингова моря на глубинах <100 м и 100–200 м имеют только 64% общих видов.

О.Г. Кусакин и С.А. Ростомов (1982) показали, что фауны Isopoda на глубинах 0–5 м и более 250 м во всех трёх исследованных ими районах вообще не имеют общих видов (рис. 6.5). Тем не менее, они отнесли данные районы к одному биогеографическому региону. При этом эндемичные для верхних и нижних горизонтов шельфа группы видов они посчитали низкобореальными несмотря на то, что в двух районах они даже не встречаются.

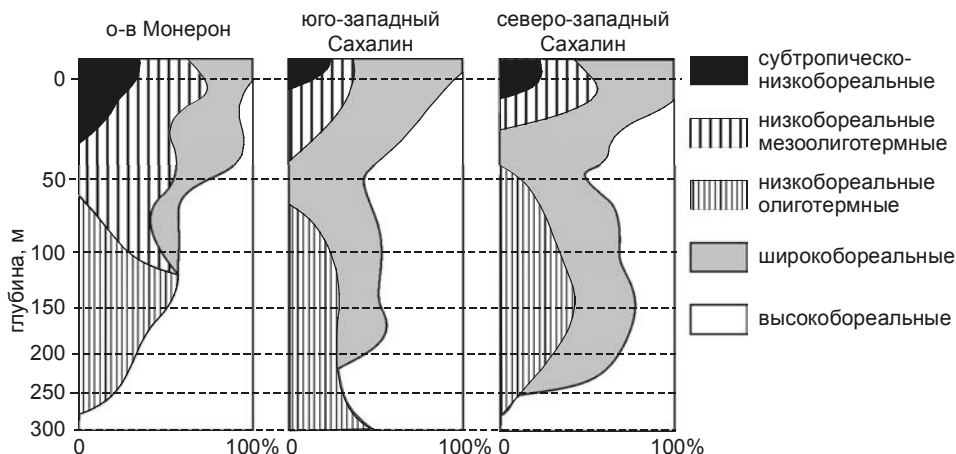


Рис. 6.5. Вертикальное распределение разных географических элементов на шельфе севера Японского моря. По О.Г. Кусакину и С.А. Ростомову (1982).

ся вместе. Чтобы различить мелководные и глубоководные низкобореальные виды, О.Г. Кусакин и С.А. Ростомов (1982) использовали отношение видов к температуре — логическое основание, использование которого делает классификацию не биогеографической.

Надо подчеркнуть, что широко распространенная точка зрения, согласно которой на шельфе расположена только одна вертикальная зона, не является, однако, общепризнанной. Так, разделить на биогеографическом уровне население верхней сублиторали и глубже расположенных частей шельфа ранее предлагала на основе анализа распространения десятиногих раков залива Анива (южный Сахалин, Охотское море) З.И. Кобякова (1956). К.В. Бандурин (2007), анализируя распространение креветок на шельфе севера Охотского моря, выделяет три типа ареалов: литорально-верхнесублиторальные, сублиторальные (преимущественно до 100 м) и шельфовые (преимущественно на 200–300 м). Аналогичные фаунистические различия в пределах шельфа имеются и в boreальных районах европейских вод, а также и в тропическом Индо-Малайском архипелаге (Миронов, 1986). Ю.Е. Петров (1977) выделяет на шельфе верхнюю (до 6–10, реже 25 м) и нижнюю (до 40–50, реже 200 м) сублитораль.

Тем не менее, большинство исследователей считает сублитораль единой вертикальной зоной, соответствующей шельфу. Возможная причина этого состоит в том, что бентосные работы с судов не охватывают мелководье (верхнюю сублитораль), а с берега — большие глубины (нижнюю сублитораль). Обработку собранных с берега и с судов материалов проводят обычно отдельно. И в обоих случаях нет особых причин сомневаться в их биогеографической неоднородности. Объединение же данных береговых и судовых работ проводят с уже сформировавшимся мнением об отсутствии биогеографических различий верхней и нижней сублиторали.

Другая возможная причина — распространённое представление о наличии разных масштабов: одни явления объявляют мелкомасштабными, а другие крупномасштабными, схемы же вертикальной зональности считают схемами крупномасштабных структур. Однако, никаких биологических критериев для пороговых значений при определении «масштабности» в настоящее время не предложено, этот вопрос фактически не изучен. Некоторые подходы к его решению намечены в докторской диссертации А.И. Азовского (2002), но проблема далека от окончательного решения. Единственный используемый в настоящее время критерий — субъективный, что, как минимум, позволяет существовать обеим точкам зрения. В то же время, масштабы верхней сублиторали являются малыми только в направлении, перпендикулярном берегу. Вдоль же берега размеры соответствующих реги-

оно имеют протяженность сотни и тысячи километров, что никак нельзя считать мелко-масштабным явлением. В данном случае мы имеем дело с ленточными структурами — явлением вовсе не уникальным для верхних отделов шельфа. Подобные структуры сходных и даже меньших размеров встречаются и в других местах, при этом биогеографы (иногда те же самые) считали возможным рассматривать их как самостоятельные биогеографические регионы:

— **Батиаль.** Протяженность обычно признаваемой в качестве самостоятельного биогеографического региона батиаля в направлении, перпендикулярном кромке шельфа, также весьма невелика; фактически она сопоставима с верхней сублиторалью.

— **Ультраабиссаль.** Ширина ультраабиссальных желобов по изобате 6000 м (часто принимаемой за границу ультраабиссали) редко превышает 30 км.

— **Талассобатиаль.** Биоты гор и изолированных поднятий часто рассматривают как самостоятельные биогеографические выделы (Андрияшев, 1979; Миронов, 1994; Парин, Миронов, Несис, 1997; Миронов, Крылова, 2006 и др.), хотя их линейные размеры часто составляют десятки километров или даже километры.

— **Вертикальная зональность в горах.** А.И. Толмачев при выделении конкретных флор считает необходимым «учитывать особенности поясной дифференциации её растительного покрова, наличие приуроченных к определённым уровням флористических рубежей» (Толмачев, 1974: 188). В частности, при изучении флор Гиссаро-Зеравшанской горной страны «выявляется наличие настолько резко выраженного рубежа между флорами альпийского и субальпийского поясов, что более правильным кажется обособленное рассмотрение альпийской флоры конкретных частей этого высокогорья» (Толмачев, 1974: 188).

Поскольку размеры этих ленточных структур примерно те же, что и у верхней сублиторали, очевидно, что сам по себе размер структуры не является сколь-нибудь значимым для того, считать ли её биогеографической единицей или нет. Только традицией можно объяснить, почему в одном случае ленточную структуру одного размера объявляют мелко-масштабной, а в другом структуру того же размера — нет. Об этом, кстати, свидетельствует то, что, не выделяя верхнюю сублитораль в самостоятельный биогеографический выдел, некоторые авторы, например, А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов (2000) выделяют гидротермальную область, хотя размеры отдельных гидротерм в любом направлении куда как меньше размеров верхней сублиторали даже в направлении, перпендикулярном берегу.

Существенные отличия верхней сублиторали от нижней, впрочем, не очень удивляют, поскольку изменение абиотических условий с увеличением глубины на несколько десятков метров очень велико. Подробно особенности гидрологии прибрежных районов (верхней сублиторали) и районов открытого шельфа (нижней сублиторали) разобраны в Главе 1. Основными их отличиями являются:

— Верхняя сублитораль и воды над ней целиком расположены в прибрежной водной массе, для которой характерна высокая первичная продуктивность, чья величина мало меняется за вегетационный период, причём первичную продукцию создаёт как фитопланктон, так и бентос (макрофиты, фотосимбиотрофные животные; продукция бентоса может на 1–2 порядка превышать продукцию фитопланктона), в умеренных и холодных водах большая амплитуда колебания температуры в течение года;

— Водная толща над нижней сублиторалью большую часть года (в том числе весь вегетационный период в умеренных широтах) разделена на поверхностную и подповерхностную водные массы. Бентос обитает в подповерхностной водной массе, для которой в умеренных и холодных водах характерна малая амплитуда колебаний температуры и находится, за редким исключением, за пределами фотической зоны. Первичная продукция создаётся в поверхностной водной массе, для которой характерна весенняя (иногда и слабая осенняя) вспышка первичной продукции, т. е. в общем гораздо более низкая первичная продуктивность, причём первичную продукцию создаёт только фитопланктон, амплитуда колебаний температуры в течение года меньше, чем в прибрежной водной массе, но больше, чем в подповерхностной.

Граница между верхней и нижней сублиторалью примерно соответствует положению прибрежного фронта. Примерно, поскольку положение прибрежного фронта определяет гидрология. Динамика гидрологических условий гораздо выше динамики бентоса: большая часть организмов макробентоса обладает малой подвижностью и продолжительностью жизни, превышающей год. Глубина, над которой расположен прибрежный фронт пропорциональна кубу скорости течения на поверхности, т. е. она не только меняется в течение года, но и существенно уменьшается с уменьшением скорости течений (гораздо меньше в бухтах, чем у открытых мысов). Поэтому изучение распределения бентоса в зависимости только от глубины неизбежно «размывает» эту границу, создавая обманчивое впечатление плавного перехода верхнесублиторальной биоты в нижнесублиторальную.

Детальный анализ распределения зоопланктона также показал, что следует разделять сообщества прибрежной водной массы и вод открытого шельфа (Шунтов, 2001: 214).

Сколько же всего вертикальных зон и на каких глубинах они примерно расположены?

Типичным набором вертикальных зон, по-видимому, пока можно считать следующий: (1) верхняя сублитораль (сублитораль в узком смысле), включая литораль*, (2) элитораль, или нижняя сублитораль, (3) батигаль, (4) абиссаль и (5) ультраабиссаль, или hadal. Набор этот *типичный*, но отнюдь не везде вертикальных зон именно пять.

В Северном Ледовитом океане, по-видимому, всего две вертикальные зоны: шельфовая (без подразделения на верхнесублиторальную и элиторальную) и глубоководная (без подразделения на батигальную и абиссальную), ультраабиссальная зона отсутствует из-за недостаточности больших глубин. В Норвежском море зоны три: верхнесублиторальная, элиторальная и глубоководная (подробнее биогеография Северного Ледовитого океана рассмотрена в этой главе ниже).

Н.Н. Дединова (1993), изучая вертикальное распределение полихет у Намибии, в диапазоне 124–1155 м выделила три зоны, границы между которыми расположены на глубине 300 м и 500–700 м. Зона, расположенная на глубине от 300 до 500–700 м, несмотря на узость, имеет даже более высокое абсолютное число эндемиков, чем ниже и вышележащие зоны.

Р.Н. Буруковский (1984), изучая вертикальное распределение креветок у Западной Африки, выделил на глубинах 13–1230 м четыре самостоятельные вертикальные зоны, каждой из которых соответствует свой таксоцен креветок: шельфовый (до 50–100 м), кромки шельфа (от примерно 70 м до 300 м и более), верхней (примерно 300–800 м) и нижней части склона (глубже 700–800 м).

О.Н. Зезина (1973), анализируя вертикальное распространение брахиопод в Мировом океане, выделяет между нижней сублиторалью и батигалью переходный горизонт с эндемичной для него фауной.

Число подобных примеров можно продолжить, но очевидно, что даже общее число вертикальных зон в разных районах варьирует, а, следовательно, процесс составления схемы вертикальной зональности весьма далёк от своего завершения. Тем не менее, не только авторы многих учебников, но и научных работ, часто пытаются свести сложную картину вертикальной зональности к пяти зонам. Здесь уместно ещё раз напомнить едкое высказывание Ф. Дарлингтона.

«Если зоогеограф опирается на авторитет мнений, это означает, что у него не хватает фактов или что он ошибается» (Дарлингтон, 1966: 32).

Необходимо подчеркнуть недостаточность данных о глубоководной биоте. Разные районы изучены с неодинаковой полнотой, некоторые пока ещё вовсе не обследованы. Большая часть данных относится к сообществам рыхлых грунтов, тогда как сообщества скал практически не изучены. Именно среди последних и были открыты гидротермы.

* Термин «литораль» применительно к пресноводным водоёмам имеет иной смысл: не периодически осушаемая зона, как в море, а верхний, постоянно залитый водой горизонт (некий аналог верхней сублиторали).

Биогеографическое районирование

Как уже отмечено выше при рассмотрении методик, современные биогеографические схемы, особенно в отношении самых крупных биогеографических выделов (царств, областей), являются в значительной степени продуктом «чистого разума», нежели интерпретации фактов. В частности, в морской биогеографии исторически сложилось отдельное районирование разных вертикальных зон (и это при том, что сама вертикальная зональность в разных районах океана часто не вписывается в прокрустово ложе сублиторали–батиали–абиссали!). Раздельное рассмотрение разных вертикальных зон возникло в XIX в. и было тогда оправдано малым количеством данных по тому, что тогда называли абиссалью (глубже 100 fms). Поэтому на схеме Ортмана 1896 г. «литораль» (примерно соответствует шельфу в современном понимании) подразделена на ряд областей и подобластей, тогда как подразделения «абиссали» отсутствуют. По мере накопления данных стало ясно, что биота за пределами шельфа тоже неоднородна, но вместо того, чтобы давать единую схему районирования, по инерции разные вертикальные зоны рассматривали отдельно и число схем росло с ростом числа выделяемых вертикальных зон. Ряд зоогеографов даже пытаются подвести под это теоретическую базу. Так, Е.Ф. Гурьянова обосновывает необходимость отдельного зоогеографического районирования литорали, шельфа, батиали, абиссали и ультраабиссали тем, что «границы донных фаунистических районов, выделенных для разных глубинных зон, не совпадают, а размеры их площадей увеличиваются с переходом от одной зоны к другой, более глубокой» (Гурьянова, 1972: 9). Несовпадение границ в разных вертикальных зонах может быть предметом изучения, но никак не причиной, по которой следует рассматривать тесно связанные между собой биоты по отдельности, особенно, если учесть весьма большое разнообразие и отличие предлагаемых биогеографических схем. Биологического (т. е. единственного, которое следует принимать во внимание при анализе гетерогенности биосферы) обоснования необходимости отдельного районирования разных глубин нет и быть не может, поскольку логическое основание для этого подразделения — глубина — явление вовсе не биологическое. Что касается размера площадей фаунистических районов, то применение этого критерия всерьёз обсуждать странно. Неудивительно, что мнение о необходимости раздельного биогеографического районирования разных вертикальных зон не является общепринятым. Так, А.Н. Миронов (1989, 1994) и А.И. Кафанов (1991) считают неправильным отдельное районирование батиали и вышележащих районов и рассматривают их совместно.

Тем не менее, изучение распространения видов по вертикали и горизонтали проводили большей частью отдельно, работ по хронологическому районированию всех вертикальных зон одновременно очень немного, поэтому в настоящее время сложно сопоставить биогеографические регионы, выделенные в пределах хотя бы пяти наиболее часто имеющихся вертикальных зон, тем более, что и в пределах каждой вертикальной зоны нет общепринятой схемы биогеографического районирования. Наименее изучены батиаль и ультраабиссаль, по ним предложено лишь несколько схем. Сравнительно мало данных по абиссали. По биогеографии шельфа данных много, но подходы различных исследователей и применённые ими методы часто различаются весьма сильно, к тому же биогеографическое районирование проводили почти всегда для всего шельфа, не разделяя его на верхнюю сублитораль и элитораль. Несомненно, построение единой схемы биогеографического районирования бентали — дело будущего. Пока же приходится рассматривать частные схемы биогеографического районирования в пределах одной или нескольких вертикальных зон и обсуждать их соответствие друг с другом в Мировом океане. В следующем разделе на примере некоторых водоёмов (Каспийское море, Северный Ледовитый океан, Белое море) будут рассмотрены конкретные примеры соответствия районирования различных вертикальных зон.

Шельф

Как пишет А. Longhurst (1998), донная фауна Гвинейского залива на поверхности имеет 28°C , а на глубине, не превышающей высоту деревьев тропического леса, всего 16°C . При этом видовой состав биоты края шельфа Гвинейского залива весьма сходен с таковым Западной Европы, а температура отличается не более, чем на 2°C , тогда как видовой состав и абиотические условия верхней сублиторали Гвинейского залива и Западной Европы различаются весьма существенно. А.Н. Голиков указывает, что «северная граница Японской низкобореальной подобласти проходит в районе м. Терпения и северной части о. Итуруп. Однако глубины свыше 30 м в заливах Анива и Терпения занимает Алеутская высокобореальная подобласть» (1982: 97). Тем не менее, несмотря на то, что многочисленные данные свидетельствуют о существовании на шельфе, по крайней мере в умеренных и тропических водах, двух сменяющих друг друга по вертикали биот, районирование проводили и проводят для всего шельфа. Поэтому неудивительно, что рассмотрение всего шельфа как единого биогеографического региона весьма существенно искажает реальную картину. Возможно, пытаясь отразить неоднородность биот по глубине, но оставаясь в рамках «биогеографии всего шельфа» А.Н. Голиков (1980, 1982) вводит в биогеографическую характеристику отдельных видов данные по глубине их обитания, что при выделении действительно **биогеографических** регионов было бы совершенно излишне.

В результате, хотя существуют многочисленные схемы биогеографического районирования всего шельфа, нет схем районирования, где бы учитывали биогеографические различия верхней и нижней сублиторали. В первом приближении для обзорных целей можно считать, что фиталь соответствует верхней сублиторали. Поэтому схему районирования по макрофитам можно рассматривать как схему районирования верхней сублиторали. Более того, поскольку в потоках энергии верхней сублиторали существенную роль играет фотосинтез донных макрофитов и рифов герматипных кораллов, эти организмы являются эдификаторами соответствующих ассоциаций, часть из которых — климаксными.

«Литоральная фауна северных берегов Франции и Северного моря идёт на север и восток до Белого моря, мало меняя свой основной состав, но существенно меняется в южной части атлантического побережья Франции. Сублиторальная фауна Северного моря на север доходит только до северных частей Скандинавии, но в нижних слоях мало прогреваемой воды идёт гораздо дальше на юг» (Зенкевич, 1946: 123).

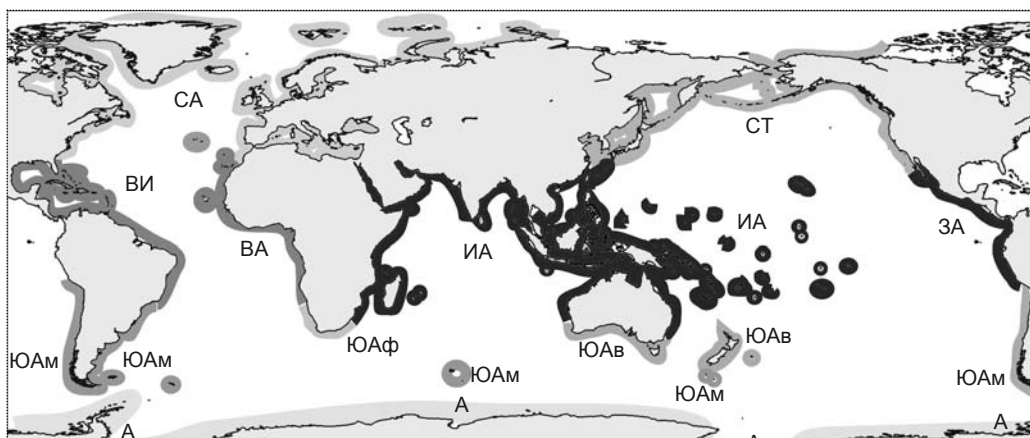


Рис. 6.6. Фитогеографическое районирование Мирового океана по макрофитам Ю.Е. Петрова (1974). Одной заливкой дана одна область, подобласти обозначены буквами. **Бореальная область:** СА — Североатлантическая подобласть; СТ — Северитихоокеанская подобласть; **Тропико-атлантическая область:** ВИ — Вестиндская подобласть; ВА — Восточноатлантическая подобласть; **Индо-пацифическая тропическая область:** ИА — Индоавстралийская подобласть; ЗА — Западноамериканская подобласть; **Аустральная область:** ЮАм — Южноамериканская подобласть; ЮАф — Южноафриканская подобласть; ЮАв — Южноавстралийская подобласть; **Антарктическая область** — А.

Поэтому схемы районирования по макрофитам и герматипным кораллам должны хорошо соответствовать схеме районирования верхней сублиторали в целом, по крайней мере сообществ твёрдых грунтов.

В первую очередь для карты районирования по макрофитам (рис. 6.6) специфично разделение всей верхней сублиторали на 5 областей: 2 тропических (индо-тихоокеанскую и атлантическую), 2 умеренных (бореальную и аустральную) и антарктическую.

Разделение тропического пояса на два региона подтверждают данные по другой группе-эдификатору верхней сублиторали — герматипным кораллам (см. Главу 3, раздел «Коралловые рифы»).

Как показано в упомянутом разделе, граница между ЦС, эдификаторами которых являются макрофиты и рифы герматипных кораллов, имеет биотическую природу: в более высоких широтах на твёрдых субстратах более конкурентоспособными являются ЦС с климаксом, образованном макрофитами, преимущественно бурыми водорослями, а в низких — герматипными кораллами, на литорали — манграми. При сравнении рис. 6.6 и рис. 3.56 бросается в глаза также совпадение границы тропической зоны с границей распространения рифов герматипных кораллов. Это позволяет сделать вывод, что в верхней сублиторали такое взаимодействие определяет положение границы между тропическими областями и субтропическими регионами. Иными словами, на границе тропиков происходит замена доминирующего таксона климаксных ассоциаций и даже способа фотосинтеза: герматипные кораллы — в тропиках, крупные бурые макрофиты-водоросли — в субтропиках, умеренных и холодных водах. О причинах этого в настоящее время мало что известно. Необходимы исследования как самого симбиоза, так и сравнение биохимии и энергетики фотосинтеза симбиотрофных организмов и макроводорослей, а также биотических взаимоотношений в экосистемах верхней сублиторали. На современном уровне знаний можно отметить следующие моменты:

— В тропиках симбиоавтотрофами являются не только герматипные кораллы и другие *Cnidaria*, но и моллюски и губки, реже — другие группы. При этом с увеличением широты количество симбиотрофных видов и средняя степень развития симбиотрофии падает. Рассмотрим в качестве примера уже упоминавшихся ранее при анализе Сарматской биоты двустворчатых моллюсков *Cardiidae*. Это семейство, насчитывающее несколько сотен видов, обладает космополитическим распространением на шельфе, хотя в высоких широтах число видов и невелико (на арктическом шельфе — 2), всё же целое подсемейство *Clinocardiinae* обитает только в умеренных и холодных водах Северного полушария. Большая часть видов питается, фильтруя придонный слой воды и детрит, лежащий на поверхности грунта. 9 видов специализированных *Tridacninae* (иногда рассматриваемых как самостоятельное семейство) обитают только в тропиках. Среди них крупнейшие современные двустворчатые моллюски, достигающие размера 137 см и веса более 500 кг (*Tridacna gigas*). Мантия тридакн содержит большое число симбиотических водорослей. Сама тридакна лежит на дне на коралловых рифах макушкой вниз, развернув и выпятив мантию так, чтобы она занимала максимальную поверхность. 95% синтезированного органического вещества симбиотические водоросли передают хозяину (Flitt, 1993). Продукции симбиотических водорослей, по-видимому, хватает для покрытия по крайней мере большей части энергетических потребностей тридакн, т. е. они занимают нишу фотосинтетиков, хотя все тридакны способны и фильтровать. Это позволяет тридакнам расти со сказочной быстротой — до 10 см в длину в год, при том толщина створок увеличивается на 1 см в год! Между этими двумя крайними вариантами питания среди кардид (детритофагия и симбиоавтотрофия) имеются и виды со смешанным питанием. Даже разные виды *Tridacna* удовлетворяют свои потребности за счёт симбиотических водорослей в неодинаковой степени. Виды, имеющие симбиотических водорослей, дающих «прибавку» к рациона, но не удовлетворяющих и половины потребностей, есть среди *Fragiinae* и даже *Clinocardiinae*, причём такой симбиоз не столь облигатен. Имеется тенденция снижения числа видов с развитым в той или иной степени симбиозом с водорослями по направле-

нию к полюсам. По-видимому, фототрофное питание с помощью симбиотических водорослей выгодно для вида (энергетически?) только в низких широтах.

— Крупные макрофиты требуют для своего функционирования непрерывного приноса биогенов и уноса продуктов метаболизма. Эти проблемы вовсе не стоят перед герматипными кораллами, поскольку, как отмечалось выше, они способны фотосинтезировать при содержании фосфора в окружающей их воде на уровне лимитирования фотосинтеза фитопланктона, а азот симбиотической водоросли поставляют кораллы, усваивающие и продукты обмена водоросли. Заросли крупных бурых макрофитов (саргассы, *Turbinaria*) в тропиках развиваются только при разрушении коралловых рифов как первая стадия сукцессии. Через несколько лет кораллы вытесняют водоросли. Ламиinarieвые в тропиках отсутствуют полностью.

— В тропическом поясе обитает много видов, питающихся макрофитами. С продвижением в высокие широты число таких видов резко и быстро падает. Например, рыбы и морские ежи, специализирующиеся на питании морскими травами, отсутствуют в бореальных водах, хотя многочисленны в тропиках (Vermeij, 1978). Устранение видов, питающихся макрофитами, в эвтрофных районах приводит к бурному развитию водорослей и отмиранию кораллов. Такая смена происходит в прибрежных водах Вьетнама, где местное население выловило практически всех рыб и крупных беспозвоночных для продажи и питания (личн. сообщ. Д. Астахова).

Что касается зообентоса, то районирование здесь проводят в целом для шельфа, поэтому дать отдельно схемы районирования верхней и нижней сублиторали не представляется в данный момент возможным.

Часто биогеографические схемы пытаются совместить со схемами широтной зональности. Выделяемые зоны имеют характер поясов и при их выделении широко используют гидрологические критерии. Поэтому, строго говоря, эти зоны на самом деле являются в противоположность тому, что утверждают их авторы, не биогеографическими, а климатическими, отражающими широтную зональность в распределении поступления солнечной энергии на Землю, что приводит к широтной зональности в распределении температуры, освещённости и др. Конечно, распределение жизни на Земле определяют и абиотические факторы, в частности температура, но сущность схемы определяет логическое основание: распределение абиотических факторов (например, температуры) или распределение жизни.

Авторы схем широтной зональности пытаются найти закономерности в смене биот от экватора к полюсам путём выделения широтных зон, имеющих глобальное значение. Эта идея основана на наблюдаемом в масштабе планеты градиенте «экватор – полюса». Данную ось и пытаются разбить на отрезки, соответствующие наиболее крупномасштабным биогеографическим выделам. Такое легко сделать вдоль одного берега океана, но подобная схема фактически является повторением обычной частной биогеографической схемы и в её существовании не-

«Разные авторы выделяют между Северным полюсом и экватором три (Зенкевич, 1948; Зёрнов, 1949), четыре (Hedgpeth, 1957; Peres, 1961; Briggs, 1974), пять (Coomans, 1962), шесть (Stephenson, 1947; Hall, 1964; Кусакин и др., 1975), семь (Зинова, 1962), девять (Семёнов, 1977) зон и подзон» (Несис, 1985: 54).

«Физико-географическая, ландшафтная «заданность», предопределённость вопреки свойствам самой фауны очень характерна для сторонников ландшафтно-зональной концепции фаунистического комплекса» (Чернов, 1984: 739).

«Произвольное использование в качестве объекта изучения биогеографии наряду с ареалом условий обитания в одних случаях искажило выявленные биогеографические закономерности, в других — просто помешало их выявить. В настоящее время нет ни одной системы, отражающей зональную дифференциацию морских организмов, которая в большей или меньшей мере не грешила бы этим недостатком» (Перестенко, 1982: 100).

много глобального смысла. Сложности начинаются при попытке свести схемы, построенные от каждого полюса к экватору вдоль каждого берега материка, в одну общую. В разных схемах широтной зональности общими являются только эти две опорные точки: экватор и полюс. Количество же широтных зон вдоль каждого берега любой биогеографической волы выбирать в зависимости от его представлений и методов, что, собственно говоря, и делают. Ещё больше возможностей представляется при проведении широтной зональности в пределах отдельного океана и ещё больше — в пределах всего Мирового океана. Поскольку нет общепринятых методов ни районирования, ни сравнения выделенных районов и их группировки, в литературе наблюдается достаточно большое разнообразие схем широтной зональности, особенно, если учесть малое число исследователей, занимающихся их построением. При этом обычная практика состоит в объединении регионов, расположенных в сходных условиях, а не населённых сходными биотами, проведение границ между зонами в местах наиболее резких градиентов абиоты, а не смены биот. До некоторой степени это обусловлено тем, что, как отмечал К.Н. Несис (1982: 115), «сопоставление схем для противоположных сторон океана и разных океанов будет фаунистически обосновано лишь при значительном числе общих — амфиокеанических — видов в контралатеральных провинциях. Число таких видов велико в приполярных областях, где преобладают циркумглобальные ареалы, и прогрессивно снижается при движении к экватору». Положение осложняет то, что протяжённость ареала одного и того же таксона вдоль разных берегов разных океанов обычно различна (см., например карту ареала морских ежей рода *Brisaster*, рис. 3.7, краба *Chionoecetes opilio*, рис. 4.43 и полихеты *Nothria hyperborea*, рис. 5.9), поэтому в разных районах он входит в состав разных широтных поясов.

Лишь немногие авторы честно пишут, что проводят широтную зональность, ориентируясь на абиотические факторы: «широтная зона — результат объединения районов, выделенных по фаунистическим показателям, но объединённых по абиотическому признаку» (Миронов, 1981: 12). Как абиотический признак часто используют температуру, например среднемесячные поверхностные изотермы самого тёплого месяца 25°C, 20°C, 15°C и 10°C для проведения границ, соответственно, тропического, субтропического, тёплого умеренного, холодного умеренного и арктического поясов. Очевидно, хорошего совпадения этих изотерм с биогеографическими границами ожидать не следует, и действительно, авторам приходится объяснять эти отклонения или использовать в каждом случае (например, для объяснения положения границ у разных берегов одного океана) разные показатели.

При проведении действительно биологического районирования Мирового океана следует учесть, что в каждом из минимальных биогеографических выделов (районов) есть как минимум две сукцессионные системы со своими климаксами: сукцессионная система рыхлых грунтов и сукцессионная система твёрдых грунтов. Обоснование этого было дано в Главе 4, здесь же целесообразно остановиться на следствиях.

Прежде всего, надо отметить, что к ассоциациям твёрдых грунтов относится как большая часть ассоциаций макрофитов, так и все мелководные коралловые рифы, т. е. рис. 6.6, как и рис. 3.56 — это схемы биогеографического районирования преимущественно ассоциаций твёрдых грунтов.

Рыхлые грунты с точки зрения биоты гораздо менее гетерогенны, нежели твёрдые (скалы, валуны). На них виды могут расходиться, прежде всего, по типу питания (фильтрация придонного слоя воды на разной высоте от грунта, питание поверхностным или подповерхностным детритом, хищничество) и степени углубления в грунт. Часто отмечаемая связь распределения отдельных видов с преобладающим размером фракции грунта (гранулометрией), вполне возможно, является отражением сукцессионной динамики и/или локальных условий местности, в которой проводился анализ, т. е. обусловлена не гранулометрическим составом грунта самим по себе, а неучитываемыми в анализе локальными факторами, связанными с ним. При анализе данных, собранных в гораздо большем районе, локальные факторы теряют свою значимость и результаты получаются сов-

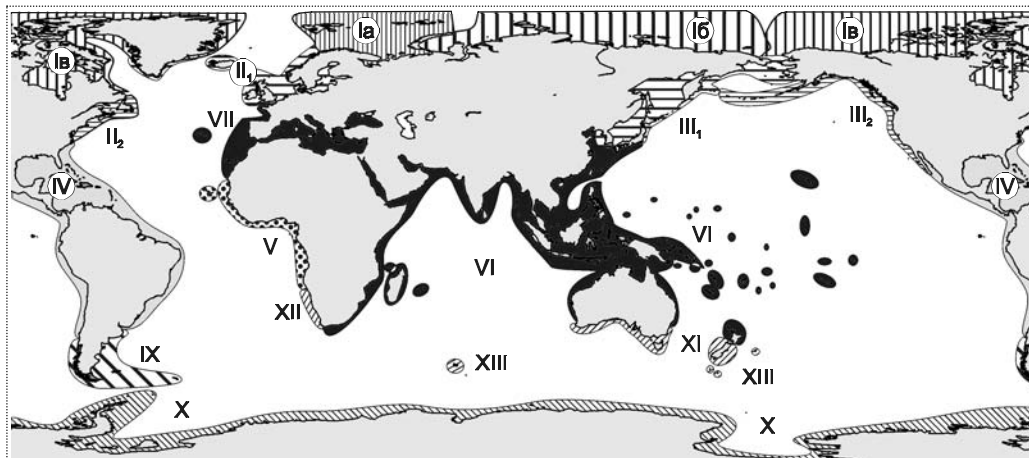


Рис. 6.7. Зоогеографическое районирование шельфа Е.Ф. Гурьяновой (1964).

I — арктическая область: Ia — баренцевоморская провинция; Ib — сибирская провинция; Ic — чукотско-американская провинция; II — бореальная северо-атлантическая область: II₁ — западно-европейская подобласть; II₂ — северо-американская подобласть; III — бореальная северо-тихоокеанская область: III₁ — дальневосточная подобласть (берингоморская провинция; охотоморская провинция; северо-западная япономорская провинция, юго-восточная япономорская провинция, курильская провинция); III₂ — оregonская подобласть; IV — тропическая область Центральной и Южной Америки; V — западно-африканская, или гвинейская тропическая область; VI — индийско-западно-тихоокеанская тропическая область (Индо-вест-пацифическая); VII — лузитано-средиземноморская фауна индийско-западно-тихоокеанской области; VIII — северо-чилийская область; IX — антибореальная область; X — антарктическая область; XI — южно-австралийская, или тасманская область; XII — южно-африканская область; XIII — эндемичные фауны субантарктических островов.

сем иными. Так, мы на материале бентосных съёмок Баренцева моря 1968–1970 гг. проанализировали связь распределения разных видов полихет-обитателей рыхлых грунтов одновременно с гранулометрическим составом грунта, глубиной и температурой в масштабах *всего* моря на основании проб с 639 станций. Достоверная связь распределения с гранулометрическим составом грунта не обнаружена для многих видов, обитающих и питающихся в толще грунта. В то же время, анализ показал значимое взаимодействие абиотических факторов между собой, в частности глубины и гранулометрического состава грунта — на уровне 99%.

На твёрдых грунтах возможно расхождение также по неоднородностям субстрата (под камнями, в щелях, на поверхности камней, в норах, вытачиваемых в субстрате и т. д.). Поскольку характер этих условий резко меняется в пространстве, у обитателей твёрдых грунтов гораздо чаще встречаются разные формы территориального поведения. Бульшая гетерогенность биотопа приводит к тому, что сообщества твёрдых грунтов включают большее число видов, поэтому сравнение суммарного состава биоты биогеографического региона будет в большей степени отражать сходство/различие сукцессионных систем твёрдых грунтов. Виды, входящие в состав сообществ твёрдых грунтов, имеют меньший геологический возраст, нежели виды, входящие в состав сообществ рыхлых грунтов. G.J. Vermeij (1978) проанализировал скорость видообразования в мелководных сообществах по разные стороны Панамского перешейка и обнаружил, что число морфологически сильно разошедшихся видов существенно выше среди видов твёрдых грунтов, чем рыхлых. До образования перешейка этот район был населён единой биотой. Нет оснований полагать, что климатические изменения, происходившие в изучаемых районах, влияли поразному на обитателей рыхлых и твёрдых грунтов. Поэтому различия в числе морфологически сходных или идентичных видов, обитающих по разные стороны перешейка на разных грунтах, т. е. степень морфологического расхождения исходного вида по разные стороны перешейка, можно считать функцией скорости эволюционных преобразований.

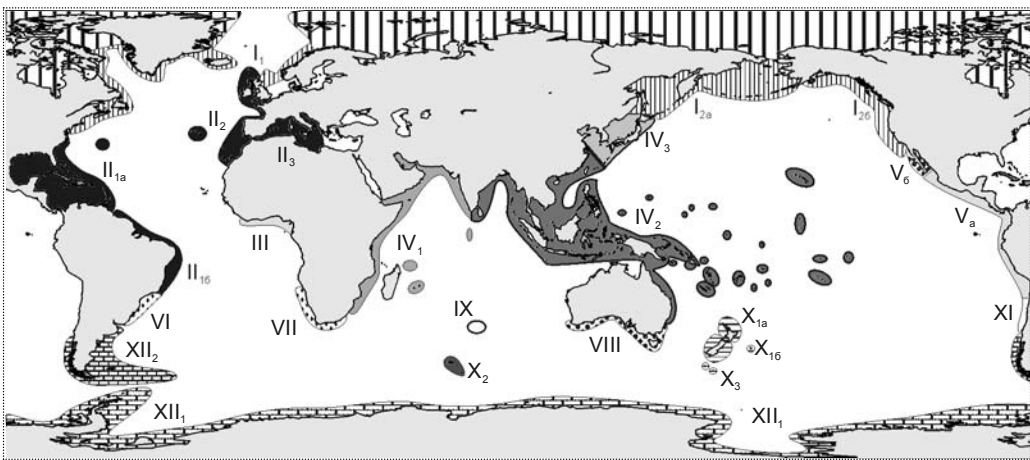


Рис. 6.8. Зоогеографическое районирование шельфа О.Н. Зезиной (1971).

I — бореально-арктическая область: I₁ — северо-атлантическая подобласть; I₂ — северотихоокеанская подобласть; I_{2a} — азиатско-алеутская провинция; I_{2b} — североамериканская провинция; I₃ — арктическая подобласть; II — афиатлантическая область; II₁ — атлантико-центральноамериканская подобласть: II_{1a} — карибская провинция; II₁₆ — бразильская провинция; II₂ — лузитано-мавританская подобласть; II₃ — средиземноморская подобласть; III — западноафриканская область; IV — индо-западнотихоокеанская область: IV₁ — западноиндоокеанская подобласть; IV₂ — индомалайская подобласть; IV₃ — японская подобласть; V — тихоокеанско-центральноамериканская область: V_a — центрально-американская провинция; V₆ — калифорнийская провинция; VI — южнобразильско-уругвайская область; VII — южноафриканская область; VIII — южно-австралийская область; IX — ново-амстердамская область; X — новозеландско-кергеленская область: X₁ — новозеландская подобласть; X_{1a} — северо-новозеландская провинция; X₁₆ — южно-новозеландская провинция; X₂ — кергеленская подобласть; X₃ — маккуорианская подобласть. XI — чилийский переходный район; XII — антарктическо-южноамериканская область: XII₁ — антарктическая подобласть; XII₂ — южно-американская подобласть.

Различия в видовом богатстве сукцессионных систем рыхлых и твёрдых грунтов одного биогеографического региона и различия в скорости их эволюции, возможно, следует учесть в дальнейшем при анализе структуры биосферы.

На рис. 6.7–6.11 приведены несколько карт биогеографического районирования шельфа Мирового океана. Эти схемы, как и схему на рис. 6.5, для удобства сравнения я перерисовал, при этом один биогеографический выдел крупного ранга заштрихован одинаково, более крупного ранга — однотипно (например, область заштрихована, подобласти показаны разной штриховкой, другая область залита, подобласти показаны заливкой разной интенсивности и т. п.) и, по возможности, сходно на разных схемах. Более мелкие выделы обозначены буквенными или цифровыми индексами (как в оригинале).

Первая из схем (рис. 6.7) составлена Е.Ф. Гурьяновой, в ней она попыталась отразить генетические взаимоотношения фаун. Так, например, она объединила в один регион тропические районы восточной Пацифики и западной Атлантики (IV на рис. 6.7), а также отнесла восточно-атлантический регион от Ла-Манша до о-вов Зелёного мыса, включая Средиземное море (V на рис. 6.7), к Западно-Индо-Тихоокеанской области. И то, и другое никак признано не было, поскольку не подтверждается фактическими данными. Особенно это касается отнесения района Средиземного моря и прилежащих районов к Индо-западно-тихоокеанской области. В действительности от биоты Тетиса в Средиземном море ничего не осталось (оно с момента исчезновения Тетиса неоднократно высыхало). Реликтов биоты Тетиса, равно как и их потомков в Средиземном море и прилежащих районах меньше, чем в западной Атлантике. Относительно предлагаемого разделения шельфа Арктики на три региона — см. ниже. При построении иерархии регионов Е.Ф. Гурьянова использовала метод соответствия ранга регионов рангу эндемичных для них таксонов, который, как показано в предыдущей главе при характеристике этого метода, на практике использован быть не может.

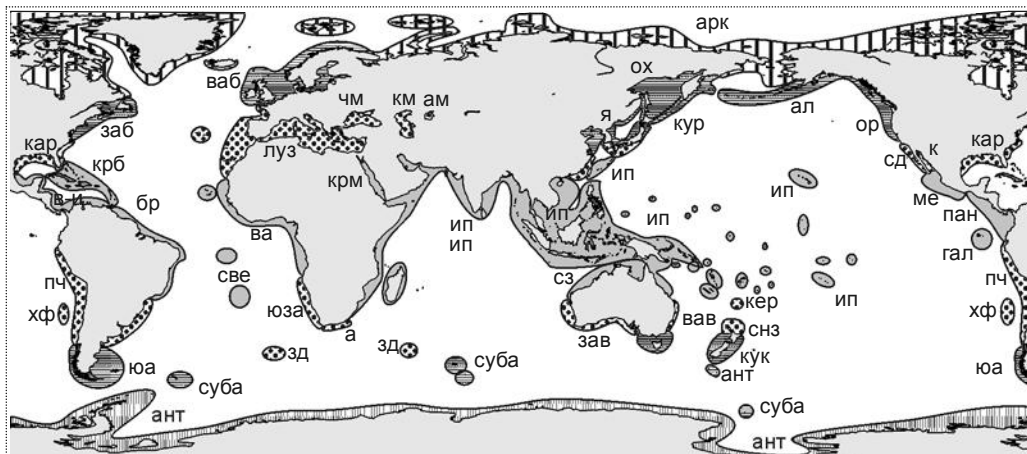


Рис. 6.9. Биогеографическое районирование шельфа J.C. Briggs (1995).

Тропические регионы: индо-востпаифический (провинции: крм — Красного моря, зи — западного Индийского океана, ип — индо-полинезийская, сза — северозападная австралийская), восточный тихоокеанский (провинции: ме — мексиканская, гал — галапагосская, па — панамская), западный атлантический провинции: крб — карибская, бр — бразильская, в-и — вест-индийская, све — островов Святой Елены), ва — восточный атлантический.

Субтропические (warm-temperate) регионы: средиземноморско-атлантический (провинции: луз — лузитанская, чм — Черного моря, км — Каспийского моря, ам — Аральского моря); южноавстралийский (зав — западноавстралийская и вав — восточноавстралийская провинции), северонозеландский (снз — северонозеландская и кер — кермадекская провинции); Западный южноамериканский (провинции: пч — перуано-чилийская и хф — островов Хуан-Фернандес); восточный южноамериканский; южноафриканский (провинции: юза — югозападно африканская, а — Агулхаская (Agulhas), зд — западного дрефта); кар — каролинский; калифорнийский (провинции: сд — Сан-Диего и к — Кортеса); я — японский.

Умереннохолодноводные (cold-temperate) регионы: западнотихоокеанский (провинции: ор — ориентальная, ох — охотоморская и кур — курильская); юа — южно-американский, та — тасманский; южный новозеландский (провинции: кук — островов Кука и ант — островов Антиподов); восточнотихоокеанский бореальный (провинции: ал — алеутская и ор — орегонская); заб — западноатлантический бореальный; ваб — восточноатлантический бореальный; суба — субантарктический (несколько провинций на изолированных группах островов)

Полярные (cold, или polar) регионы: арк — арктический и ант — антарктический.

Вторая схема (рис. 6.8) построена О.Н. Зезиной по брахиоподам. Регионы были выделены методом типизации ареалов и сгруппированы методом оценки сходства списков. К сожалению, в качестве показателя ранга был выбран индекс Престона, который, как показано выше, не следует использовать (хотя это и широко делают), в результате ранг выделенных районов фактически не обоснован.

Третья карта (рис. 6.9) скомпилирована из отдельных карт монографии J.C. Briggs (1995). В основу схем J.C. Briggs положил анализ распространения всех организмов бентоса и рыб. Карта J.C. Briggs'a отличается наиболее детальной проработкой, но обоснованность выделенных районов и их ранг часто вызывают сомнения, и, наоборот, в отдельных случаях степень отличия биот не находит адекватного отражения. Причина в том, что J.C. Briggs считал отдельной провинцией такую акваторию, которая имеет 10% эндемичных видов (Briggs, 1995: 231). Как показано в предыдущей главе, критерий доли эндемичных видов можно использовать только при составлении самых первых, прикидочных грубых схем. К тому же, он выделял акватории для сравнения, по-видимому, в значительной степени по гидрологическим данным. Это явствует, во-первых, из того, что наиболее крупные регионы его схемы соответствуют регионам, выделенным

«Экман и Бриггс использовали в своих схемах зонально-географический принцип и данные о важнейших климатических границах в морской среде, которым соответствует их границы между областями («Regions»), и не заметили одну из самых существенных границ у берегов Южной Америки — в районе Огненной Земли и Фолклендских (Мальвинских) островов» (Семёнов, 1982: 215).

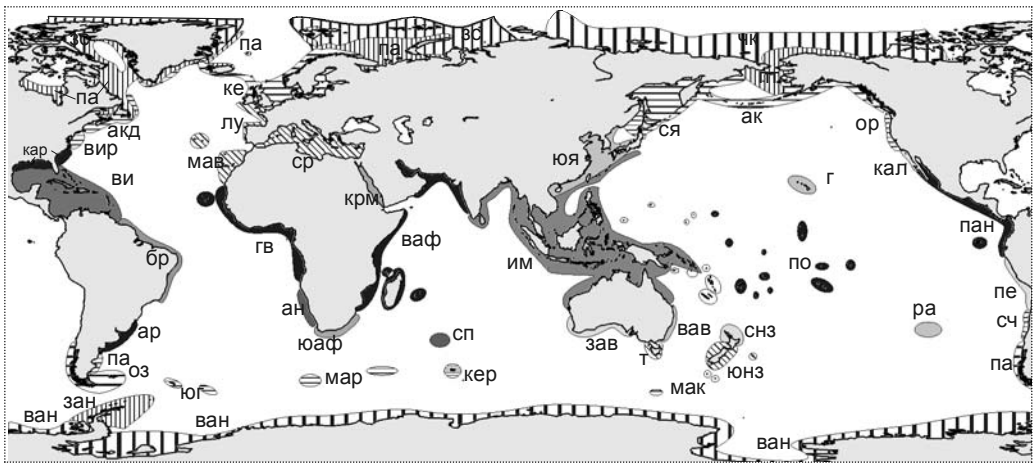


Рис. 6.10. Зоогеографическое районирование шельфа К.Н. Несиса (1982а, б).

Тропическая область с подобластями: западноатлантическая (провинции: кар — каролинская, ви — вестиндская, бр — бразильская, ар — аргентинская), восточноатлантическая (гв — гвинейская, ан — анголо-намибская, юаф — южноафриканская), индо-востпацифическая (ккм — красноморская, ваф — восточноафриканская, им — индомалайская, юя — японская (сино-японская), г — гавайская, по — полинезийская, сп — сепольская, зав — западноавстралийская, вав — восточноавстралийская, снз — северонорвезландская, р — рапануйская), восточнотихоокеанская (кал — калифорнийская, пан — панамская, пе — перуанская).

Бореально-арктическая область с подобластями арктической (зс — западносибирская, чк — чукотско-канадская, па — приатлантическая переходная, прт — притихоокеанская переходная), атлантической бореальной (акд — акадийская, ке — кельтская (скандинавская), вир — виргинская), тихоокеанская бореальная (ак — алеутско-камчатская, ся — северояпонская (айнская), ор — оregonская).

Лузитано-средиземноморская надпровинция (л — лузитанская, ср — средиземноморская, мав — мавританская).

Нотально-антарктическая область с подобластями: магеллановой (сч — среднечилийская (арауканская) переходная, пат — патанская, оз — огнеземельская), кергеленской (мар — марионская, кер — кергеленская, мак — маккуорийская), антарктической (юг — южногеоргиевская, зан — западноантарктическая (антарктидская), ван — восточноантарктическая (антарктидская)).

Тасманская (т) и южнонорвезландская (юнз) провинции не включены ни в одну область, их положение не обсуждается, вероятно, они, аналогично лузитано-средиземноморской, образуют отдельную надпровинцию.

На оригинальной схеме области названы суперрегионами и подобласти — регионами; провинции обычно разделены более или менее широкими переходными зонами, на данной её копии переходные зоны оставлены без картографической нагрузки.

по температурному режиму, а не по различиям в биоте. Так, он считает равными ранг арктического района и умеренных вод северных Атлантики и Пацифики. Отечественные авторы, более знакомые с этими регионами, или выделяют три равноценных региона для Арктики, умеренной Атлантики и умеренной Пацифики (Е.Ф. Гурьянова) или объединяют арктический регион с каким-либо умеренным (О.Н. Зезина, К.Н. Несис). Во-вторых, J.C. Briggs не проводил биогеографические границы в районах резкой смены биоты, если там нет резких гидрологических градиентов (юг Южной Америки, южная Норвегия). Поэтому схема J.C. Briggs'a в действительности не биогеографическая, а эклектичная биогеографо-климатическая.

Четвёртая схема (рис. 6.10) предложена К.Н. Несисом (1982а,б), преимущественно на основе анализа распространения головоногих моллюсков. Регионы выделены методом типизации ареалов, но самостоятельными признаны только регионы, имеющие эндемичные виды (не обязательно головоногих моллюсков). На этой схеме выделено всего три области: одна тропическая и расположенные по обе стороны от неё бореально-арктическая и нотально-антарктическая. Кроме того, выделена одна (три?)* надпровинция, а границы между регионами не резкие, а в виде переходных зон. И то, и другое, на мой взгляд, является артефактом использованного подхода к выделению регионов: изначально фаунистический.

* Сам К.Н. Несис пишет об одной, но на его карте показаны три.

ческие различия верхней сублиторали и элиторали были признаны биогеографически незначимыми. В действительности, в пограничных районах (и в Средиземном море) более южные биоты обитают в верхней сублиторали, тогда как более северные — в элиторали. Совместное их рассмотрение и создаёт иллюзию смешанности биоты.

Последняя схема (рис. 6.11) представляет собой составленную мною компиляцию различных схем районирования шельфа. Компиляция была сделана на основе идеологии, описанной в двух предыдущих главах. Нескольким замечаний к схеме:

— Схема доведена только до уровня провинций, хотя это и не самое мелкое подразделение. Выделение ареалов ЦС (биогеографических районов) на данной стадии развития биогеографии моря возможно только в очень хорошо изученных в этом отношении районах (см. ниже районирование Северного Ледовитого океана).

— В одних случаях различные использованные для компиляции схемы давали хорошее совпадение, в других они более или менее существенно различались, особенно в числе районов. При составлении своей компиляции я использовал наименее дробные схемы, поскольку дробность более детальных схем не всегда была на мой взгляд достаточно обоснована.

— В то же время, по-видимому, в большинстве провинций следует разделить шельф на верхнюю сублитораль и элитораль, удалось это сделать только в пределах бореальных районов Северного Ледовитого океана (на арктическом шельфе это разделение, видимо, отсутствует). В любом случае, реальная дробность, конечно, выше, чем приведённая на моей схеме. При этом совершенно не обязательно совпадение границ между районами верхней сублиторали или элиторали. Вероятно, здесь также, как и при переходе от шельфа к батинали и далее к абиссали, будет наблюдаться увеличение размеров биогеографических регионов. Особенно не удовлетворяет меня районирование наших Дальневосточных морей. Однако все предложенные ранее схемы, на мой взгляд, судя по имеющимся у меня данным по распространению полихет и учитывая распространение других групп (двусторчатых моллюсков, иглокожих и др.), также весьма далеки от реальности, в первую очередь из-за совместного рассмотрения всего населения шельфа и, нередко, даже и скло-

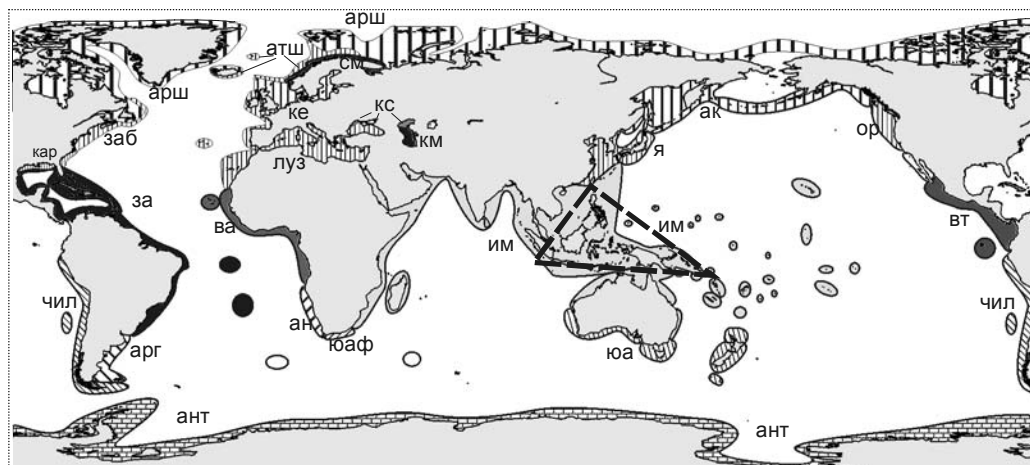


Рис. 6.11. Компилятивная схема биогеографического районирования шельфа.

Аркто-бореальная область с провинциями и/или подобластями: арш — арктическая шельфовая, заб — западноатлантическая бореальная, кар — каролинская, атш — атлантическая шельфовая, см — скандинавская мелководная, ке — кельтская, луз — лузитанская, я — японская, ак — алеутско-камчатская, ор — орегонская.

Тропическая атлантическая область: за — западно-атлантическая, ва — восточноатлантическая.

Тропическая индо-тихоокеанская область: им — индо-малайская, вт — восточнотихоокеанская.

Нотальная (умеренная) область: чил — чилийская, арг — аргентинская, ан — анголо-намибийская, юаф — южноафриканская, юа — южноавстралийская.

Антарктическая область: ант — антарктическая.

Каспийская область: км — каспийская морская, кс — каспийская солонатоводная.

на. На данный момент я не в состоянии предложить аргументированную схему районирования, поэтому весь этот район отнесён к одной провинции.

— Районирование Северного Ледовитого океана дано по моим предыдущим работам (Жирков, 2001, 2004).

— Районирование Южной Америки дано по В.Н. Семёнову (1982).

— В тропическом поясе, основываясь на данных по макрофитам и коралловым рифам, выделено две области: атлантическая и индо-пацифическая.

— Нет разделения бореальных районов у атлантического побережья Северной Америки, традиционно проводимого биогеографами школы ЗИН, здесь я следую последним данным американских авторов (Briggs, 1999), а также биогеографам московской школы.

— Каспийское море рассмотрено как регион ранга области (Зенкевич, 1947; Мордухай-Болтовской, 1960). При этом солоноватоводной биотой, как показано выше, населена только солоноватоводная провинция, к которой отнесены Северный Каспий и распреснённые районы Черного и Азовского морей. Средний и Южный Каспий выделены в особый биогеографический регион, населённый морской биотой, сформировавшейся в условиях моря с пониженной солёностью. Ранее в эту область входило и Аральское море, но в настоящее время его аборигенная биота полностью вымерла и теперь его можно рассматривать скорее как часть средиземноморского региона.

Среди всех районов по таксономическому разнообразию резко выделяется Индо-Малайский регион. Так, моллюсков там обитает 6000 видов (из 27000, известных в Мировом океане), 800 видов иглокожих (из 6000), 4000 видов рыб (из 20000). Впрочем, это не удивительно. Мелководья этого района имеют площадь 6,5 млн. км², тогда как всех остальных тропических регионов вместе взятых — только 2 млн. км². К тому же, эти мелководья разбиты на большое количество более или менее изолированных участков, что приводит к частичной изоляции. Колебания уровня воды в кайнозое, несомненно, изменяли степень изоляции и связи разных его участков, как за счёт возникновения и устранения преград в виде суши, так и за счёт неизбежного изменения системы течений.

G.J. Vermeij (1978) приводит многочисленные примеры родов, обитавших ранее (судя по палеонтологическим данным) циркумтропически, а ныне являющихся палеоэндемами Индо-Малайского региона. Различия других тропических регионов также в значительной степени объясняются дифференцированным вымиранием. Имеется много причин, по которым таксоны, имевшие в прошлом пантропическое распространение, ныне отсутствуют в одном или нескольких регионах или, что наблюдается часто, ограничены в своём распространении Индо-Малайским регионом:

— Климатические изменения в разных районах тропиков были неодинаковыми, Индо-Малайский регион — единственный, в котором не было существенного изменения абиотических условий с момента его возникновения. Выше уже был приведён пример восточной тропической Пацифики, в котором в недавнее время вымерли коралловые рифы, головоногие моллюски внешней части шельфа, брахиоподы и исчезли луга морских трав. Аналогичные события были и в восточной тропической Атлантике, там также сейчас отсутствуют луга морских трав и брахиоподы. Существенное вымирание было и в Вест-Индии.

— Большая площадь Индо-Малайского региона определяет то, что в разных его районах условия весьма разнообразны, причём разные биотопы занимают в его пределах существенные площади. Это позволяет существовать разнообразным специфическим ассоциациям и ЦС.

Сам Индо-Малайский регион также неоднороден:

— Наибольшее число видов отмечено из его центра, показанного на карте треугольником, впервые выделенного J.C. Briggs. В пределах некоторых семейств и родов к этому треугольнику приурочены наиболее специализированные формы, тогда как генералисты обитают по его периферии.

— Число видов и родов мадрепоровых рифообразующих кораллов уменьшается по мере удаления от этого треугольника, в то время как средний возраст родов, судя по пале-

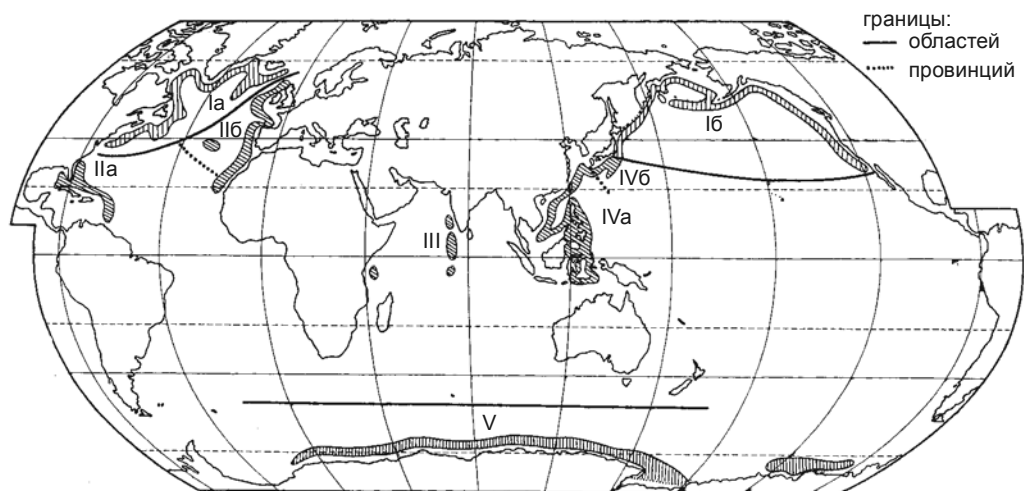


Рис. 6.12. Районирование батиали Мирового океана по брахиоподам О.Н. Зезиной (1973).

I — Бореальная область: Ia — Североатлантическая подобласть; Ib — Северотихоокеанская область; II — Амфиатлантическая область: IIa — Центральноатлантическая провинция; IIb — Лузитано-Мавританская провинция (переходного характера); III — Западно-индоокеанская область; IV — Западно-Тихоокеанская область: IVa — Малайская провинция; IVb — Японская провинция (переходного характера); V — Антарктическая область.

онтологическим данным, по мере удаления от этого треугольника растёт. Растёт и возраст *Balanoida* и стебельчатых морских лилий.

— Имеются ареалы с разрывом в треугольнике Индо-Малайского региона, где такие виды замещаются другими, вероятно, более молодыми.

J.C. Briggs (1995) полагает, что эти данные свидетельствуют о непрерывно идущем процессе видообразования в этом регионе. Много весьма интересных с общепроцессуальной точки зрения вопросов может быть изучено здесь. К сожалению, он изучен крайне недостаточно. Например, число полихет, известных из Индо-Малайского архипелага, меньше, чем известных с шельфа Северного Ледовитого океана, хотя, судя по другим, лучше изученным группам бентоса, разница должна быть на порядок. Стремительное разрушение человеком коралловых рифов Индо-Малайского архипелага — проблема мирового масштаба. Эта проблема даже более значимая, чем уничтожение тропических лесов, поскольку рифы, в отличие от лесов, не только центр разнообразия, но и играют существенную роль в связывании CO_2 атмосферы.

Имеющиеся данные показывают, что некоторые из мелководных таксонов, несомненно Индо-Малайского происхождения, оказались способными преодолеть биогеографические барьеры и заселили соседние регионы.

Батиаль

Батиаль — наименее изученная часть Мирового океана. Это связано с высокой мозаичностью её сообществ, сложным рельефом, делающим недостаточно эффективными стандартные орудия лова (трал и дночерпатель) и существенным изменением абиотических условий в её пределах. Само существование единой вертикальной зоны «батиаль» следует считать пока ещё недостаточно обоснованным. Поэтому не удивительно, что было предложено всего несколько схем биогеографического районирования батиали Мирового океана, одна из них — О.Н. Зезиной (1973, рис. 6.12). К сожалению при построении схемы был использован индекс Престона, непригодный для целей районирования (подробнее — см. в предыдущей главе).

А.Н. Миронов (1989, 1994) предложил единую схему районирования сублиторали и батиали, включая талассобатиаль (рис. 6.13). Согласно ей сублиторальные и батиальные

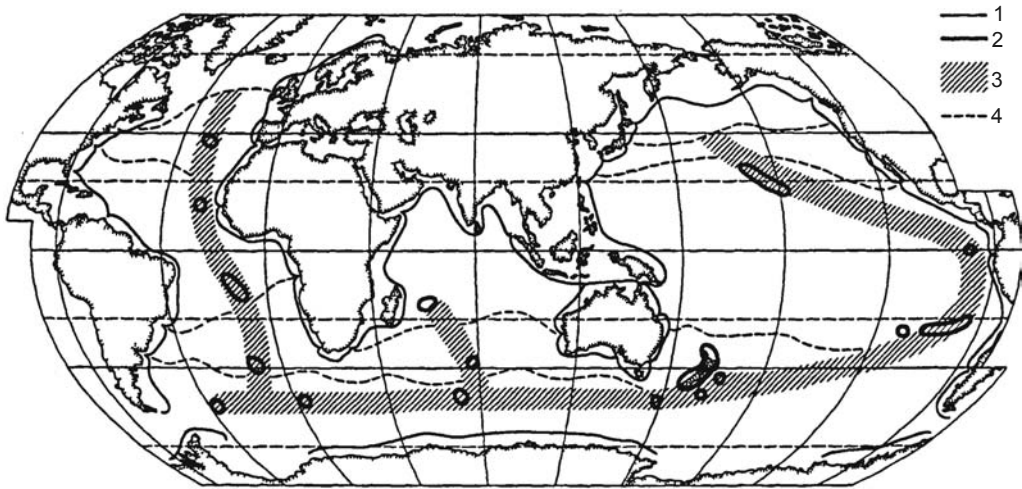


Рис. 6.13. Гипотетическая схема фаунистического районирования сублиторали и верхней батииали Мирового океана А.Н. Миронова (1994).

1 — фаунистические границы между приконтинентальными и океаническими регионами (по Миронову, 1989), 2 — границы океанических экзотических регионов — регионов с изолированными островами и подводными горами, для которых свойственен повышенный эндемизм (островной эффект), 3 — зона расположения океанических экзотических регионов, которая одновременно служит пределом распространения для западных и восточных океанических таксонов, 4 — зимние (февраль в Северном полушарии и август в Южном) изотермы поверхностных вод 10 и 20° С (по Степанову, 1974).

районы имеют совпадающие широтные фаунистические границы, положение которых, как он предположил, приурочено к изотермам.

Также он показал, что для районов талассобатии, особенно изолированных океанических островов (эти районы он назвал «экзотические») характерно наличие большого числа эндемов, как и следовало ожидать из их островного положения (см. предыдущие главы). Дальнейшие исследования должны также выявить и остальные черты островных биот (уменьшенное общее число видов, букетное видообразование и т. д.). Такие районы приурочены преимущественно к срединно-океаническим хребтам, а также к цепочкам островов и подводных вулканов, образованных в результате действия горячих точек. Некоторые эндемы широко распространены вдоль этих цепочек островов и подводных гор. Одновременно А.Н. Мионов показал, что эти же районы являются границами для распространения батииальных видов с широкими ареалами, приуроченными к восточным или западным частям океанов.

Абиссаль и ультраабиссаль

Заселение абиссальных глубин океана многоклеточными происходило как минимум трижды: в докембрии, карбоне–перми и кайнозое. Предшествующая фауна гибла (или, по крайней мере, в значительной степени вымирала) в периоды тёплого климата (разбор причин см. Главу 1). Биогеографический ранг ультраабиссали недостаточно установлен, возможно, ультраабиссальные регионы следует рассматривать как отдельные регионы соответствующих абиссальных.

Наиболее детальной является схема районирования абиссали Н.Г. Виноградовой (1956), а ультраабиссали — Г.М. Беляева (1974). Эти схемы были объединены Н.Г. Виноградовой (1977) (рис. 6.14). Она выделила в абиссали три области, каждую из которых подразделила на ряд подобластей и провинций. Ультраабиссальные регионы выделены в ранге провинций в пределах абиссальных регионов. К сожалению, при установлении ранга регионов был использован всё тот же индекс Престона, непригодный для анализа подобных данных, поэтому фактически ранг выделенных регионов не обоснован. Совер-

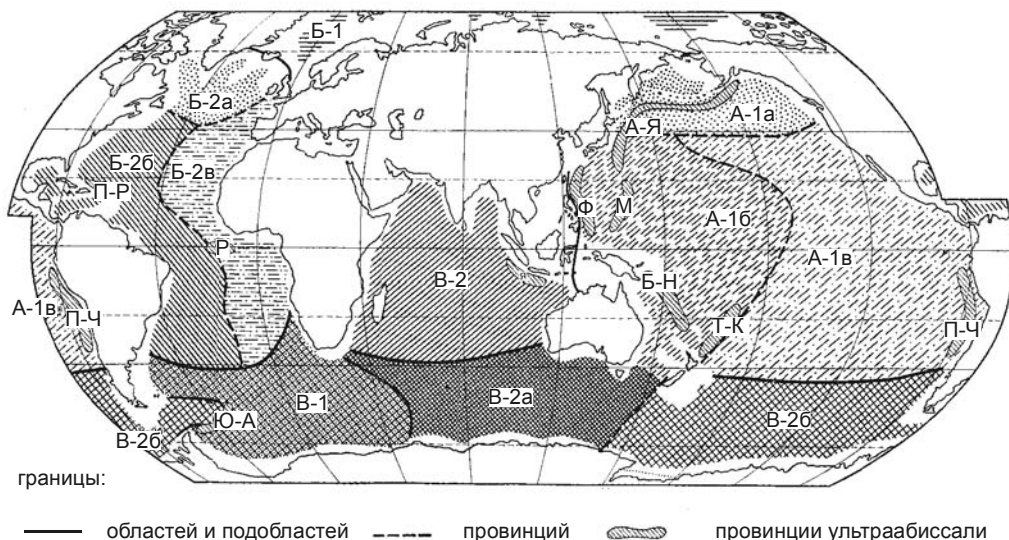
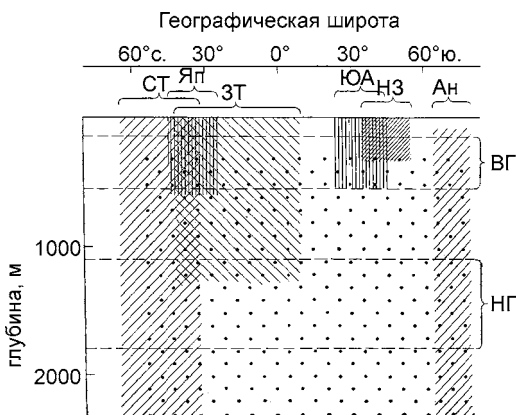


Рис. 6.14. Районирование абиссали и ультраабиссали Мирового океана Н.Г. Виноградской (1977). А — тихоокеанско-североиндийская глубоководная область: А-1 — тихоокеанская подобласть (А-1а — северо-тихоокеанская, А-1б — западнотихоокеанская, А-1в — восточнотихоокеанская провинции); А-2 — североиндийская подобласть; Б — атлантическая глубоководная область: Б-1 — арктическая подобласть, Б-2 — атлантическая подобласть (провинции: Б-2а — североатлантическая, Б-2б — западноатлантическая, Б-2в — восточноатлантическая); В — антарктическая глубоководная область: В-1 — антарктическо-атлантическая подобласть, В-2 — антарктическо-индийско-тихоокеанская подобласть (провинции: В-2а — индийская, В-2б — тихоокеанская). Ультраабиссальные провинции: А-Я — алеутско-японская, Ф — филиппинская, М — марьянская, Б-Н — бутенвильско-новогбридская, Т-К — тонго-кермадекская, П-Ч — перуано-чилийская, Я — яванская, П-Р — пурториканская, Р — желоба Романш, Ю-А — южноатлантическая.

Рис. 6.15. Упрощение широтной биогеографической структуры с глубиной на примере брахиопод западной части Тихого океана.

Географические элементы фауны: СТ — северо-тихоокеанский, Яп — японский, ЗТ — западнотихоокеанский, ЮА — южноавстралийский, НЗ — новозеландский, Ан — антарктический, точками обозначен элемент фауны, состоящий из видов, распространённых по всему Мировому океану. Пределы колебания положения верхней (ВГ) и нижней (НГ) границ промежуточных вод. По О.Н. Зезиной (1973).



шенно неясно и соответствие ранга абиссальных и шельфовых регионов: остаётся непонятным, например, чему соответствует область абиссали на шельфе: области или провинции? Нектон в абиссали полностью отсутствует, что, по-видимому, связано с малым количеством ресурсов, делающим активное хищничество энергетически невыгодным. Глубоководные хищники (удильщики *Ceratioidei*, головоногие моллюски с длинными щупальцами (*Mastigoteuthis* и др.) используют исключительно стратегию поджидания добычи и не совершают миграций. В ультраабиссали нет даже быстро движущихся организмов (рыб, головоногих моллюсков, десятиногих ракообразных). В абиссали, но не в ультраабиссали широко распространена биолюминесценция.

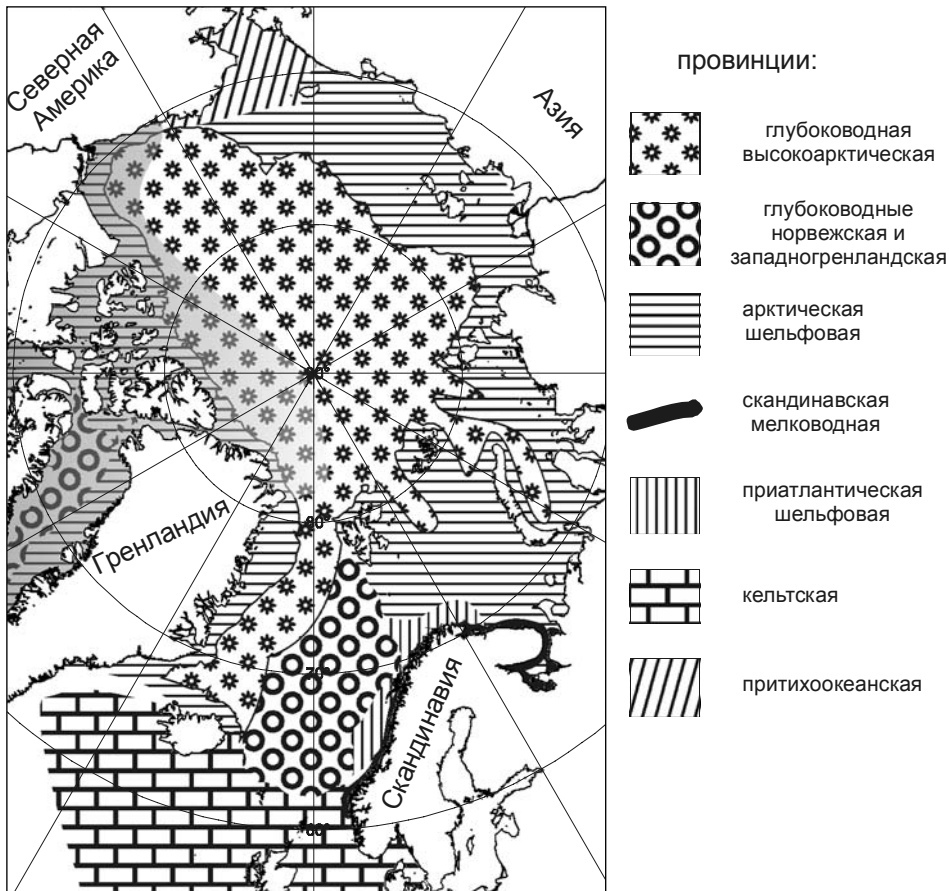


Рис. 6.16. Схема биогеографического районирования Северного Ледовитого океана по полихетам. Серым залиты районы, зоогеографическая принадлежность которых установлена исключительно по литературным данным.

Сопоставление биогеографических схем разных вертикальных зон было сделано О.Н. Зезиной (1973), она показала, что с увеличением глубины от шельфа до абиссали происходит уменьшение числа выделяемых регионов (рис. 6.15). Поскольку ультраабиссаль сильно фрагментирована, то здесь вновь происходит увеличения числа регионов.

Биогеографическая структура некоторых акваторий

Вопрос о соотношении биогеографических регионов разных вертикальных зон в масштабах всего Мирового океана фактически даже ещё не ставили. Сейчас нельзя даже сказать, имеют ли биогеографические области и провинции шельфа одинаковый ранг с биогеографическими областями и провинциями, например, абиссали. Однако в пределах некоторых акваторий этот вопрос достаточно ясен.

Северный Ледовитый океан

Только один океан районировали полностью (в пределах его географических границ на всех глубинах) по единой методике — Северный Ледовитый. Было предложено несколько схем по ракообразным: бокоплавам (Гурьянова, 1951), равноногим (Кусакин, 1979), Caprellidea (Василенко, 1974); брюхоногим моллюскам рода *Neptunea* (Голиков, 1963), Vuccininae (Голиков, 1980), Oenopotinae (Богданов, 1990), две схемы по двусторча-

тым моллюскам (Филатова, 1957 и Федяков, Наумов, 1987) и по всему бентосу (Зенкевич, 1947). Схемы эти были построены на основе разных идеологий, разными, обычно плохо описанными методами, часто эклектичными. В зависимости от имевшихся в распоряжении исследователей данных (числа видов в анализируемых группах, числа точек находок, приходящихся в среднем на один вид) в океане выделяли от 3 до 9 регионов (чем больше данных, тем больше регионов). Анализ этих схем и мои собственные исследования бентоса океана, преимущественно полихет (Жирков, 2001), позволяют предложить следующую схему биогеографического районирования океана (рис. 6.16). Границы между биогеографическими регионами, проводимые методом конкретных биот, довольно резки (насколько об этом позволяют судить имеющиеся данные), но эндемичные виды есть не во всех.

Прежде всего, океан следует разделить на два региона рангом не ниже области: глубоководный и шельфовый, граница между ними проходит вдоль Норвегии у подножия материкового склона (на глубине примерно 800–1000 м), в Центральном Арктическом бассейне вдоль кромки шельфа (на глубине примерно 500 м), но по желобам заходит в пределы шельфа на гораздо меньшие глубины.

Глубоководный регион населён фауной, в которой отчётлива связь (судя по таксономической близости) с фаунами других глубоководных (абиссальных) районов Мирового океана. Это выявлено нами на полихетах. Ph. Bouchet и A. Watten (1979) отмечают, что для всех десяти видов моллюсков глубоководной Арктики, для которых известны близкие виды, эти виды глубоководные, батимальные или абиссальные, то же можно сказать и об иглокожих. Шельфовые по происхождению виды есть только в некоторых группах (например, некоторые Amphipoda, Isopoda и рыбы). В количественном отношении в глубоководном регионе доминируют голотурии Elapsipoda, двустворчатые моллюски Taxodonta, стебельчатые морские лилии, морские ежи Pourtalesidae и т. д., многочисленны полихеты глубоководных родов — т. е. также типично глубоководные таксоны. Несомненно, глубоководный регион Северного Ледовитого океана является регионом абиссали Мирового океана. Это полностью противоречит мнению Е.Ф. Гурьяновой (1957) о происхождении глубоководной арктической фауны от шельфовой. Источник этой глубоководной фауны (Атлантика или Пацифика) в настоящее время указать невозможно, судя по геоморфологии, Атлантика более вероятна.

Шельфовый регион населён видами, принадлежащими к шельфовым родам, представители которых обычны на шельфах Атлантики и/или Пацифики.

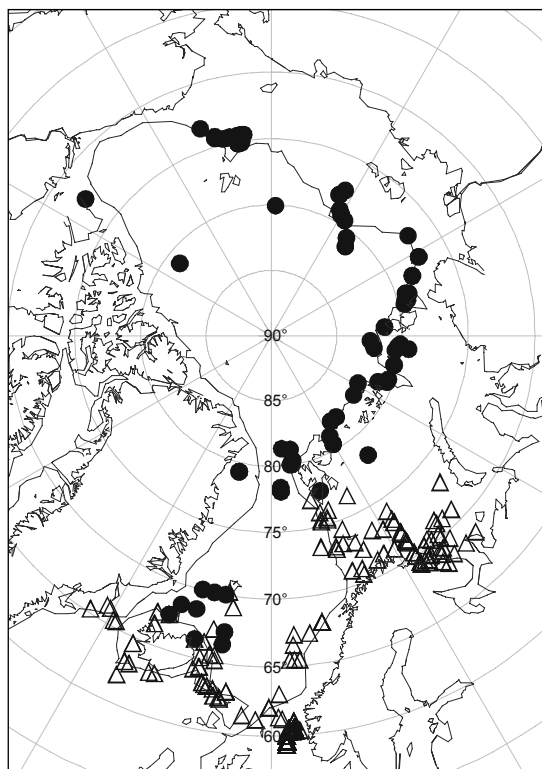


Рис. 6.17. Ареалы высокоарктических глубоководных видов (кружок): *Melinnopsis arctica*, *Hyalopomatus claparedii*, *Protis arctica*, *Paradiopatra pauli* и комплементарное им в Северном Ледовитом океане распространение атлантических эврибатных видов (треугольник): *Potamilla neglecta*, *Paramphinome jeffreysii*, *Notoproctus oculus*.

В свою очередь глубоководный регион можно подразделить на две глубоководные провинции: Норвежскую и Высокоарктическую.

Норвежская глубоководная провинция расположена в глубоководных (до 4 км) котловинах Норвежского моря, занятых Норвежско-Гренландской водной массой (Атлас океанов..., 1980) с постоянной отрицательной (-0,82 – -0,96°C) температурой. Граница с приатлантическим шельфовым регионом проходит у подножия материкового склона, её глубина варьирует, в среднем примерно 800–1000 м. Аналогичная граница (но с фареро-исландским регионом) проходит у подножия Ян-Майена и по южному склону Норвежского моря. Эндемичные для провинции виды или отсутствуют, или число их очень невелико. Среди полихет я не могу назвать ни одного такого вида. Фауна провинции включает большое число атлантических глубоководных видов, отсутствующих в более северных глубоководных районах (хотя температура там та же) и шельфовых эврибатных видов, не спускающихся в более северных районах на столь большие глубины.

Высокоарктическая глубоководная провинция занимает все котловины собственно Северного Ледовитого океана, а также Гренландского моря, у дна — арктическая придонная водная масса (Атлас океанов..., 1980). Заходит в Норвежском море между Исландией и Ян-Майеном. Придонная температура постоянно отрицательная или низкая положительная.

Границу между глубоководными провинциями легко провести по границам ареалов специфических для них видов (рис. 6.17). Для высокоарктической глубоководной провинции это — эндемичные для неё глубоководные высокоарктические виды. Ареал их весьма любопытен и не связан ни с какими изменениями в абиоте, связывать их распространение с атлантическими водами, как этого иногда делают (Гурьянова, 1938; Горбунов, 1946 и др.) нет никаких оснований: как раз в районах, в наибольшей степени подверженных влиянию атлантических вод, их и нет. Зато положение этой границы замечательным образом совпадает с границей плавучих льдов, определяющая границу между районами разной первичной продуктивности. Для бентоса это приводит к разным величинам потока детрита на дно. Для Норвежской глубоководной провинции специфическими являются атлантические эврибатные виды, кроме того в её пределах на большие глубины спускаются и некоторые шельфовые арктические и аркто-бореальные виды, отсутствующие в высокоарктической глубоководной провинции.

Разделение арктического глубоководного региона на два, по-видимому, произошло в голоцене после восстановления связи между Северным Ледовитым океаном и Атлантикой. Ранее эту связь или блокировали ледники, сидевшие на подводном гребне, простиравшемся от Гренландии до Скандинавии и Британских островов, или же она была незначительной из-за общего падения уровня Мирового океана. Когда атлантические воды стали поступать в Норвежское море, это вызвало (1) повышение температуры и солёности поверхностного слоя воды, приведшее к освобождению моря от ледового покрова, (2) интенсификацию вертикального водообмена (полярный фронт), приведшую к обогащению фитали биогенами. В результате возросла первичная продуктивность моря и произошло эвтрофирование глубоководной котловины Норвежского моря, по-видимому, столь существенному, что сформировалась новая ЦС, в состав которой, наряду с обитавшими там ранее арктическими глубоководными и эврибатными видами, вошли наиболее эврибиотные североатлантические и шельфовые виды, тогда как часть арктических глубоководных видов (ныне имеющих высокоарктический глубоководный ареал) выпала. Существовавшая во время оледенений подо льдом ЦС (и её биота) отступила на север и ныне по-прежнему существует в районах, постоянно покрытых льдами. Возможно, что биота Норвежской глубоководной провинции сформировалась во время ледникового периода в Северной Атлантике. В это время температура в Северной Атлантике, особенно в её западной части (Лабрадорское море) была гораздо ниже, а, следовательно опускание поверхностных вод в абиссаль гораздо сильнее. Это должно было привести к снижению температуры не только на шельфе, как это наблюдается сейчас, но и на склоне и даже ложе, подобно тому, как это наблюдается сейчас в Антарктиде. Возникновение нового обширного района со спе-

цифическими условиями и сделало возможным образование новой ЦС. В дальнейшем, при потеплении эта ЦС отступила к северу, в Норвежское море и море Баффина, а в самой Северной Атлантике исчезла. В пользу такого хода событий свидетельствует большое сходство биот глубоководной части морей Баффина и Норвежского и их отличие от высокоарктического глубоководного района (впрочем, о биоте глубоководной части моря Баффина данных гораздо меньше). Проникновение арктической глубоководной биоты в море Баффина через Канадский арктический архипелаг менее вероятно, поскольку (1) многие, если не все его проливы были всё ещё заняты льдом в то время, когда в более южных районах (море Баффина) уже установился морской режим (вполне возможно, что в самых глубоководных частях моря Баффина он, как и в Северном Ледовитом океане, существовал всегда); (2) высокоарктические глубоководные виды (отсутствующие в Норвежском море), которые в центральной части Северного Ледовитого океана выходят на шельф до весьма малых глубин (например, полихета *Melinnopsis arctica* до 50 м), отсутствуют в море Баффина, тогда как панарктические глубоководные виды (полихеты *Jasmineira schaudinni*, *Phyllochaetopterus bhaudi*, *Polyphysia baffinensis*) обитают как в Норвежском море, так и в море Баффина. Возможно, впрочем, что высокоарктические глубоководные виды отсутствуют в море Баффина по тем же причинам, что и в Норвежском, т. е. из-за того, что существующая там ЦС не позволяет им туда проникнуть.

Существование высокоарктического глубоководного типа ареала однозначно указывает на доледниковый возраст глубоководной арктической фауны, в противоположность мнению Е.Ф. Гурьяновой (1957) о её молодости. Последнюю точку зрения обосновывают невысоким рангом эндемизма, что подразумевает однозначную связь ранга таксона с возрастом — предположение, хотя и широко распространённое, но не выдерживающее, как показано в Главе 4, проверки фактами и потому неверное. Высокоарктические глубоководные виды несомненно пережили оледенения в самом бассейне

Шельф Северного Ледовитого океана можно разделить на 5 провинций: шельфовую арктическую, три атлантических бореальных и одну бореальную тихоокеанскую, границы между ними определяют мощные синператы.

Шельфовая арктическая провинция. Расположена на шельфе Северного Ледовитого океана, литературные данные по американскому сектору позволяют предположить, что она простирается и туда. Придонная температура в провинции — постоянно отрицательная или низкая положительная. Граница с приатлантической шельфовой примерно соответствует принятой в литературе границе между арктическим и бореальным регионами. Как показано в предыдущей главе, эта граница очень резка и положение её постоянно во времени, по крайней мере за прошедший век по распространению полихет, десятиногих ракообразных и иглокожих каких-либо колебаний этой границы (вернее — синператы) обнаружить не удалось. Граница с глубоководным высокоарктическим регионом проходит по материковому склону, в общем близ изобаты 500 м, часто, особенно в желобах, врезающихся в шельф, и на гораздо меньших глубинах.

Шельфовую арктическую провинцию иногда рассматривали как самостоятельную подобласть (Несис, 1982а) или даже область (Гурьянова, 1972). Но отличия её от остальных провинций аркто-бореальной области не превышают их отличия между собой (Жирков, 2001), поэтому нет оснований придавать ей более высокий биогеографический ранг, нежели остальным.

В литературе неоднократно высказывали мнение о необходимости разделения этой провинции на две: восточно- и западноарктическую или даже три (плюс ещё солоноватоводная) (Гурьянова, 1939; Несис, 1983 и др.), в одном из которых возникли солоноватоводные мелководные виды, а в другом — стеногалинные эврибатные. Это мнение — следствие теории Е.Ф. Гурьяновой о трёх центрах формирования эндемичной арктической шельфовой биоты. Первый центр помещают в северные районы морей Карского и Лаптевых, второй — симметрично ему в морях Чукотском и Бофорта. Однако, при существующем согласии в необходимости разделения провинции, положение границы между западно- и восточноарктическими регионами, варьирует более, чем на 1500 км: от 175°Е (Гурь-

янова, 1951) до 110°Е (Федяков, Наумов, 1987). При этом, на одном и том же материале (двустворчатым моллюскам) эту границу проводят (Федяков, Наумов, 1987) или нет (Филатова, 1957). Устойчивость стремления выделить два типа ареалов просто поразительна. Виды считают распространёнными только в западной части Арктики даже тогда, когда восточную границу их ареала проводят через море Лаптевых (160–175°Е), т. е. когда на восточный сектор Арктики остаётся только мелководное Чукотское море, которое и к Арктике-то относят далеко не все авторы. Сомнения в достоверности этой границы не возникают даже несмотря на очевидную зависимость её положения от имеющихся данных: новые сборы сдвигают её на сотни километров к востоку. В качестве примера можно привести работы А.В. и И.С. Смирновых по иглокожим моря Лаптевых (1990) и более позднюю, Восточно-Сибирского моря (1994), в которой были использованы новые обширные сборы немецкого ледокола «Polarstern»: *Solaster syrtensis* 118°30' Е в 1990 г. и 145°32' Е в 1994 г., *Lophaster furcifer* (126°24' 5 Е и 158° Е), *Icasterias panopla* (115° Е и 163° Е), *Ophioscolex glacialis* (137°17' Е и 160° Е), *Ophiopleura borealis* (137°06' Е и 162° Е). Нет сомнений, что обработка новых материалов из до сих пор плохо изученных (из-за тяжёлых ледовых условий) районов Восточно-Сибирского моря и Полярного бассейна к северу от Чукотского моря и Северной Америки, замкнёт ареалы таких видов, и их переведут в группу циркумполярных. Вероятно, осознав это, К.Н. Несис, один из активнейших сторонников разделения арктического шельфа на два биогеографических региона, в одной из своих последних работ (Несис, 2001) признал, что виды, которых ранее считали западноарктическими, в действительности распространены по всему арктическому шельфу (циркумполярны). Анализ распространения полихет также не даёт основания для выделения этих регионов.

Третий, сибирский, центр происхождения Е.Ф. Гурьянова помещает в южных частях морей Карского и Лаптевых. Здесь по её мнению формировалась солоноватоводная фауна. Детальный анализ распространения шельфовых арктических видов полихет показывает, что более естественно другое объяснение: многие из них при нормальных океанических условиях менее конкурентоспособны, чем аркто-бореальные, в то же время они более эвригалинны. Поэтому многие шельфовые арктические виды в настоящее время обитают преимущественно в маргинальных биотопах, в том числе распредельённых районах. Например, полихеты Spionidae — преимущественно собирающие детритофаги. Однако эндемичные арктические шельфовые виды Spionidae приурочены к маргинальным для семейства биотопам (чистым промытым пескам, почти лишённым детрита) и практически полностью отсутствуют на наиболее богатом жизнью шельфе, хотя в районах с пониженным таксономическим разнообразием (Белое море) многочисленны и на более тонких грунтах (Сикорский, 1992). Аналогично, арктическая полихета *Micronephthys minuta* в открытых районах Северного Ледовитого океана очень редка, тогда как в в районах с пониженным таксономическим разнообразием (распредельённые районы эстуариев сибирских рек, Белое море) образует поселения плотностью до 6000 экз./м² (Жирков, Паракецова, 1996; Днестровская, Жирков, в печати). В последнее время появились данные о том, что специфичность солоноватоводной арктической биоты преувеличена. Так, З.А. Филатова выделяла сибирскую верхнесублиторальную солоноватоводную провинцию «на основе распространения и количественного преобладания... *Portlandia aestuariorum* и *Cyrtodaria kurriana*» (1957: 210). Однако первый из них ныне (Richling, 2000) считают синонимом широко распространённого арктического вида *Portlandia arctica*. Некоторые эндемичные шельфовые арктические виды оказались достаточно конкурентоспособными и ныне широко распространены в Арктике, часть из них, возможно, распространилась ещё шире, заселив Атлантику и/или Пацифику. В общем можно заключить, что современные арктические шельфовые виды или эврибатные, или эвригалинные, в зависимости от способа переживания ими ледниковых периодов. Поэтому нет ни только оснований предполагать наличие трёх ЦС (центров происхождения) на шельфе Арктики, но и разделять шельфовую арктическую провинцию на несколько. J.C. Briggs также считает биоту арктического шельфа «исключительно гомогенной, настолько, что можно выделить только один регион» (1995: 268).

Более того, О.А. Скарлато и А.И. Кафанов (1976) показали, что мнение о существовании в Арктике мощного шельфового центра таксонообразования (Гурьянова, 1938, 1939, 1951, 1972 и др.) сильно преувеличено, а таксоны арктического происхождения выше видового уровня единичны. Ныне, хотя и имеются рода, эндемичные для Арктики (та же *Portlandia*), но их эндемизм связан не с возникновением таксона в Арктике, а с вымиранием его в остальных, более южных частях ареала, поэтому мы имеем дело не с центром таксонообразования, а с рефугиумом.

Шельфовые арктические виды принадлежат к родам, широко распространённым на шельфе Северной Атлантики и Северной Пацифики. Видов, принадлежащих к глубоководным родам, очень немного и они местного происхождения. Поэтому имеющиеся данные позволяют сделать вывод о происхождении шельфовой арктической фауны от шельфовой же фауны, за очень немногими исключениями.

В отношении выделения низкоарктического региона следует согласиться с мнением В.Н. Семёнова (1986) о том, что этот регион, если его и стоит выделять, то должен иметь очень низкий ранг, гораздо меньше ранга провинции. Судя по его неоднородности, по-видимому, он состоит из нескольких районов шельфовой арктической провинции.

Хотя эндемичные для провинции виды довольно многочисленны, основой населения арктической шельфовой провинции (как по числу видов, так и по роли в сообществах) являются аркто-бореальные виды, т. е. виды, встречающиеся, кроме данной провинции, также и в одной из бореальных. Например, среди полихет, населяющих арктическую шельфовую провинцию, доля шельфовых арктических видов составляет лишь треть, остальные виды — аркто-бореальные. Несмотря на существующее в настоящее время гораздо более широкое соединение Арктики с Атлантикой, нежели с Пацификой, как аркто-бореальные, так и специфические шельфовые арктические виды имеют преимущественно тихоокеанское происхождение. Многие аркто-бореальные виды даже отсутствуют в бореальных районах Атлантики или ограничены Норвежским морем (подробнее см. ниже, аркто-тихоокеанский тип ареала). А.М. Дьяконов (1945) предположил, что причиной этого является более раннее возникновение арктических условий в Охотском море, где и сформировались эти виды, позднее мигрировавшие в Арктику сами или давшие там производные виды. К.Н. Несис (2001) указывает, что наиболее близок к арктическому осьминогу *Benthoctopus sibiricus* обитающий в нижней батиали у Японии *B. abruptus*. Это даёт ещё один источник формирования шельфовой арктической фауны — из склоновой фауны Пацифики.

«Если, например, фауна какого-либо района состоит больше, чем на 50% из типично арктических форм, то ни к какой другой области (зоне), кроме как к арктической, данный район отнести нельзя» (Петров, 2007: 32).

По составу фауны глубоководные и шельфовый арктические регионы резко различны, более, чем, например, шельфовые регионы, поэтому объединять их, противопоставляя бореальным, нет абсолютно никаких оснований, кроме того, что в названии обоих присутствует слово «арктический». Несмотря на это, совместное рассмотрение глубоководного и шельфового арктических регионов в биогеографических работах является трудно искоренимым обычаем. Единственное, что их, возможно, объединяет — время формирования. Логично предположить, что биоты обоих регионов сформировались при возникновении в Арктике условий, отличных от существующих в бореальных районах Атлантики и Пацифики.

В атлантическом секторе океана проходят отчётливые синператы, разделяющие три бореальные провинции: приатлантическую шельфовую, скандинавскую мелководную и нижебореальную кельтскую.

Приатлантическая шельфовая провинция находится в зоне влияния атлантических вод, придонные температуры здесь колеблются от 8°C на юге до 3°C на севере, глубины — большей частью до 300 м. Занимает шельф юго-запада Баренцева моря и восточный шельф и верхнюю часть склона Норвежского и Гренландского морей (до глубин около 1 км, точная его локализация по имеющейся сравнительно редкой сетке станций затрудне-

на из-за очень крутого склона: уклон может превышать несколько сот метров по вертикали на несколько сот метров по горизонтали); отдельные внутришельфовые депрессии в скандинавских фьордах (их глубина достигает сотен метров, например, до 1244 м в Согне-фьорде, почти километровую максимальную глубину имеют и другие фьорды — Хардангер-фьорд, Трондхейм-фьорд и др.) населены, судя по немногочисленным данным (Fauchald, 1972, 1974), той же фауной. В Белом море отсутствует. Провинция сформировалась, по-видимому, совсем недавно, в голоцене (около 10 тыс. лет назад), когда шельф Скандинавии стали омывать тёплые атлантические воды. При формировании ЦС в состав её биоты наряду с атлантическими бореальными (шельфовыми) видами вошли и некоторые атлантические глубоководные (батиальные), особенно характерным является ассоциация глубоководных коралловых рифов *Lophelia pertusa* (подробнее — см. Главу 3). Характерной особенностью ареалов многих видов, обитающих в этой (как и следующей) провинции, является то, что в Тихом океане эти же или весьма близкие к ним виды часто не найдены севернее Японского моря. Такие виды есть, например, среди губок (Колтун, 1966), полихет и иглокожих. Вероятным объяснением этого является именно молодость бореальных ЦС у Норвегии, в момент своего формирования являвшимися центрами аккумуляции как северных, так и, преимущественно, южных видов. В Тихом океане аналогичного формирования ЦС не происходило, это не дало возможности южным ценофильным видам войти в состав ЦС севернее Японского моря. Это, впрочем, по-видимому, не помешало соединяться атлантическим и тихоокеанским частям ареалов в периоды потепления: они могли проникать в более северные районы как ценофобные виды. Это предположение легко проверить: если оно справедливо, то должно быть довольно много видов, массовых в Японском море (где они являются ценофильными), но очень редких между Японским морем и Беринговым проливом (где они являются ценофобными).

Кроме того, в биоту приатлантической шельфовой провинции вошли некоторые виды, широко распространённые в бореальных районах Пацифики и входящие в состав биоты арктической шельфовой провинции (арктическо-тихоокеанские виды, см. ниже). Эти виды смогли войти в состав биот остальных бореальных районов Атлантики, хотя их аутоэкология и позволяет это сделать. Эндемичные для провинции виды или отсутствуют, или число их очень невелико. Т. Brattegard и Т. Holthe (1995) проанализировав всю биоту этой и следующей провинций пришли к выводу, что эндемов района очень немного и они могут быть артефактами. Среди полихет я не могу назвать одного вида, который можно было бы назвать достоверным эндемом региона.

Как показано выше (см. раздел «Метод выделения конкретных биот» Главы 5):

— граница между приатлантической и арктической шельфовыми провинциями очень резкая, в противоположность мнению многих авторов о существовании переходного региона того или иного ранга;

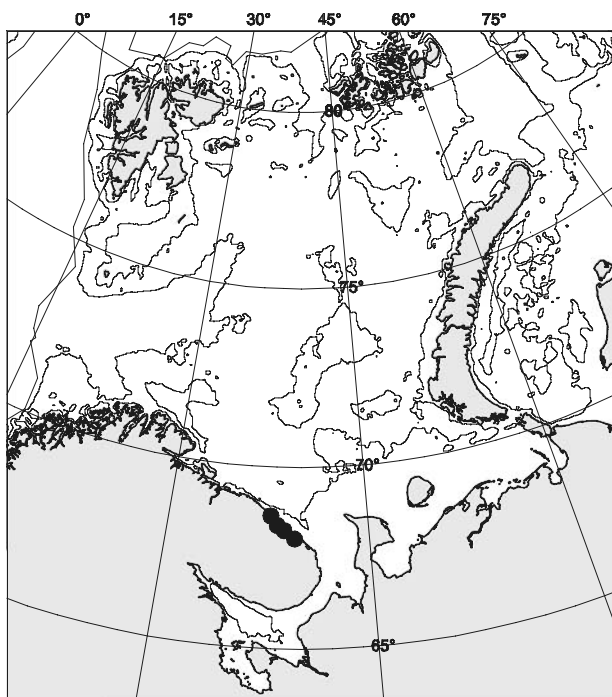
— положение этой границы в прошлом веке не менялось, несмотря на широко распространённое мнение о её колебаниях вслед за колебаниями климата.

Многие эврибатные шельфовые арктические виды встречаются на границе между норвежской глубоководной и приатлантической шельфовой провинциями (по свалу глубин), не заходя при этом ни в ту, ни в другую. Вероятно, в этом случае мы имеем эффект пограничных видов. Такие виды, а также виды, обитающие в глубоководной норвежской провинции, в литературе иногда (Смирнов, 1994; Смирнов, Смирнов, 1994 и др.) почему-то относят к бореальным (высокобореальным), хотя в действительно бореальных районах (приатлантическая шельфовая, скандинавская мелководная и кельтская провинции) они не обитают.

Скандинавская мелководная провинция расположена в прибрежных водах, занимает хорошо прогреваемое летом мелководья; даже в Белом море, в её крайнем северном участке, температура достигает 20°C и более, а в литоральных ваннах — гораздо выше. Мелководную скандинавскую провинцию не выделял ни один автор, несмотря на наличие специфичной верхнесублиторально-литоральной фауны и отсутствие в её пределах большого количества более глубоководных видов. Лишь Л.А. Зенкевич (1946, 1947) показал на

Рис. 6.18. Распространение *Pectinaria granulata* в Баренцевом море.

Вид является индикатором Мурманского района (ЦС) Скандинавской мелководной провинции. Ареал вида показан на рис. 6.29. Изобаты 100, 300 и 1000 м.



своей схеме область распространения «литоральной бореальной фауны», не придав ей, впрочем, какого-либо ранга или значения биогеографического выдела. Между тем, регион этот населён весьма специфичной биотой, не встречающейся на больших глубинах, многие (но отнюдь не все) виды этой биоты экологически связаны с литоралью и макрофитами. Формирование провинции произошло, вероятно, одновременно с предыдущей. Эндемичные для провинции виды или отсутствуют, или

число их очень невелико. Среди полихет я не могу назвать ни одного такого вида. В состав биоты её северных районов (прибрежье Мурмана, Белое море) входят некоторые шельфовые арктические виды (например, *Ampharete vega*), отсутствующие у Норвегии. Это указывает на её неоднородность, уже на современном уровне знаний её следует подразделить на норвежскоморский, мурманский и беломорский районы. Индикатором Мурманского района может служить полихета *Pectinaria granulata* (рис. 6.18). Этот вид весьма обилён на мелководьях Северной Пацифики от Калифорнии до Японского моря и заходит в Чукотское море (рис. 6.29). Судя по распространению в Тихом океане, это — бореальный вид. Однако у Европы он встречается только вдоль Мурманского побережья и достоверно отсутствует у берегов Норвегии и южнее, как и в более северных районах и в Белом море. В то же время, у Мурманского побережья это — массовый вид, местами даже доминирующий среди макробентоса.

Кельтская провинция в пределы Северного Ледовитого океана заходит лишь на юге у Скандинавии и Шетландских островов. Распространение её на север недостаточно ясно, возможно отдельные её участки имеются на мелководьях до Лофотенских островов. Она находится под ещё более сильным влиянием тёплых атлантических вод, нежели даже скандинавская мелководная, хотя на мелководье температура и здесь опускается зимой до 0°. Судя по литературным и незначительным нашим данным, кельтская провинция, несомненно, должна быть подразделена на верхнесублиторальную и элиторальную провинции.

Некоторые авторы не разделяют приатлантическую шельфовую и кельтскую провинции (например, Несис, 1982; Briggs, 1995), другие — разделяют (Саускан, 1986). По нашим данным по полихетам, граница между ними является границей ареалов как минимум вдвое большего числа видов, нежели баренцевоморская граница между арктическим и бореальным шельфовыми регионами. Создаётся впечатление, что представление о более существенной значимости аркто-бореальной границы в Баренцевом море по сравнению с остальными границами между провинциями аркто-бореальной области основано скорее на гипнотическом воздействии двух широко известных терминов (арктический и бореаль-

ный), нежели на реальном положении вещей. По-видимому, отрицание самостоятельности приатлантической шельфовой и кельтской провинций связано также и с отсутствием каких-либо резких изменений абиоты на границе между ними: границ в таких местах, согласно парадигме континуализма, быть не должно.

Последняя из провинций Северного Ледовитого океана — **притихоокеанская**, занимает южную часть Чукотского моря, придонная температура летом здесь не выше 4°C (Кочмен и др., 1979). Эта провинция — форпост богатой тихоокеанской фауны в Северном Ледовитом океане. В терминах широтной зональности она, по-видимому, соответствует скандинавской мелководной.

Таким образом, в Северном Ледовитом океане в разных местах можно выделить разное число вертикальных зон. У берегов Скандинавии таких зон 3: верхнесублиторальная, элиторальная и глубоководная. Биотопом арктической глубоководной биоты является глубоководная норвежскоморская водная масса, расположенная примерно глубже 1 км. Выше, на шельфе, обитает биота, заходящая сюда из Северной Атлантики (имеющая два атлантических корня — шельфовый и батинальный), обогащённая аркто-бореальными видами тихоокеанского происхождения, не встречающимися в остальных бореальных атлантических регионах. В высокой Арктике верхнесублиторальная зона не выражена, вероятно из-за действия льда и распреснения. Биогеографические регионы, соответствующие батии, в Северном Ледовитом океане не выражены, сублиторальную биоту сменяет сразу абиссальная. В результате остаётся всего две вертикальные зоны: шельфовая и глубоководная, граница между ними примерно проходит по внешней кромке шельфа, что примерно соответствует изобате 500 м, заходя по желобам вглубь шельфа и на гораздо меньшие глубины (рис. 6.16).

Сравнительную таксономическую бедность ЦС Арктики (как глубоководных, так и шельфовых) часто объясняют их молодостью, поскольку резкое понижение температуры в Северном полушарии произошло всего 3,0–3,2 млн. лет назад, т. е. арктические биоты на порядок моложе антарктических. Однако в Главе 4 уже было показано, что для образования весьма большого числа таксонов не нужно много времени. Можно категорически утверждать, что времени существования арктических ЦС было более, чем достаточно для образования гораздо (в 10, а то и в 100 раз) большего числа видов и даже таксонов более высокого ранга. Вероятно, причина таксономической бедности арктических ЦС кроется в другом — в низком потоке энергии через их площадь и тем, что условия в которых функционируют арктические ЦС не столь уж сильно отличаются от условий существования ЦС умеренных вод, что позволяет многим видам обитать и там, и там, и нет необходимости в существенном изменении биологии, приводящем к образованию таксонов надвидового ранга. И то, и другое уменьшает потенциальный эндемизм.

Белое море

Белое море является местом проведения студенческих практик вузов Санкт-Петербурга и Москвы, и в то же время — это ближайший к столицам пускай и сильно обеднённый, но всё же гораздо более морской водоём, нежели наши южные моря и, тем более, Балтийское море, оно является объектом постоянного интереса и исследований. Современное Белое море представляет собой достаточно типичный фьорд-эстуарий. Много общего в структуре Белого моря и эстуариев сибирских рек, с одной стороны, и норвежских фьордов, с другой. Ещё более сходна биологическая структура Белого моря и заливов Св. Лаврентия и Гудзонова.

С точки зрения биогеографии Белое море отчётливо двухслойно (гидрологически — трёхслойно). Зимой в Белом море — гомотермия, вода от поверхности до дна имеет отрицательную температуру. Летом вода поверхностная водная масса прогревается до 20°C и более, температура ниже термоклина (подповерхностная и глубинная водные массы) отрицательная круглый год.

В связи с тем, что солёность в Белом море сильно отличается от той, которая существует на большей части указанных регионов, т. е. той, к которой, по-видимому, изначально

но адаптированы соответствующие ЦС, состав биоты и структура беломорских сообществ обладают некоторыми особенностями. Среди всех биогеографических групп на ведущие роли часто выходят дублирующие ценофилы, (а кое-где — и ценофобы), поскольку многие виды, доминирующие в бентосе Баренцева моря, редки или вовсе отсутствуют в Белом. Также в состав биоты беломорской части скандинавской мелководной провинции входят и наиболее эвригалинные шельфовые арктические виды, отсутствующие в остальных её частях, кроме побережья Мурмана, но там их число меньше и относительно, и абсолютно. Кроме них здесь обитают:

- аркто-бореальные виды;
- бореальные виды, причём только виды, обитающие и в скандинавской мелководной провинции; бореальные виды, отсутствующие там, отсутствуют и в Белом море.

Беломорскую часть шельфовой арктической провинции населяют, кроме аркто-бореальных, только шельфовые арктические виды.

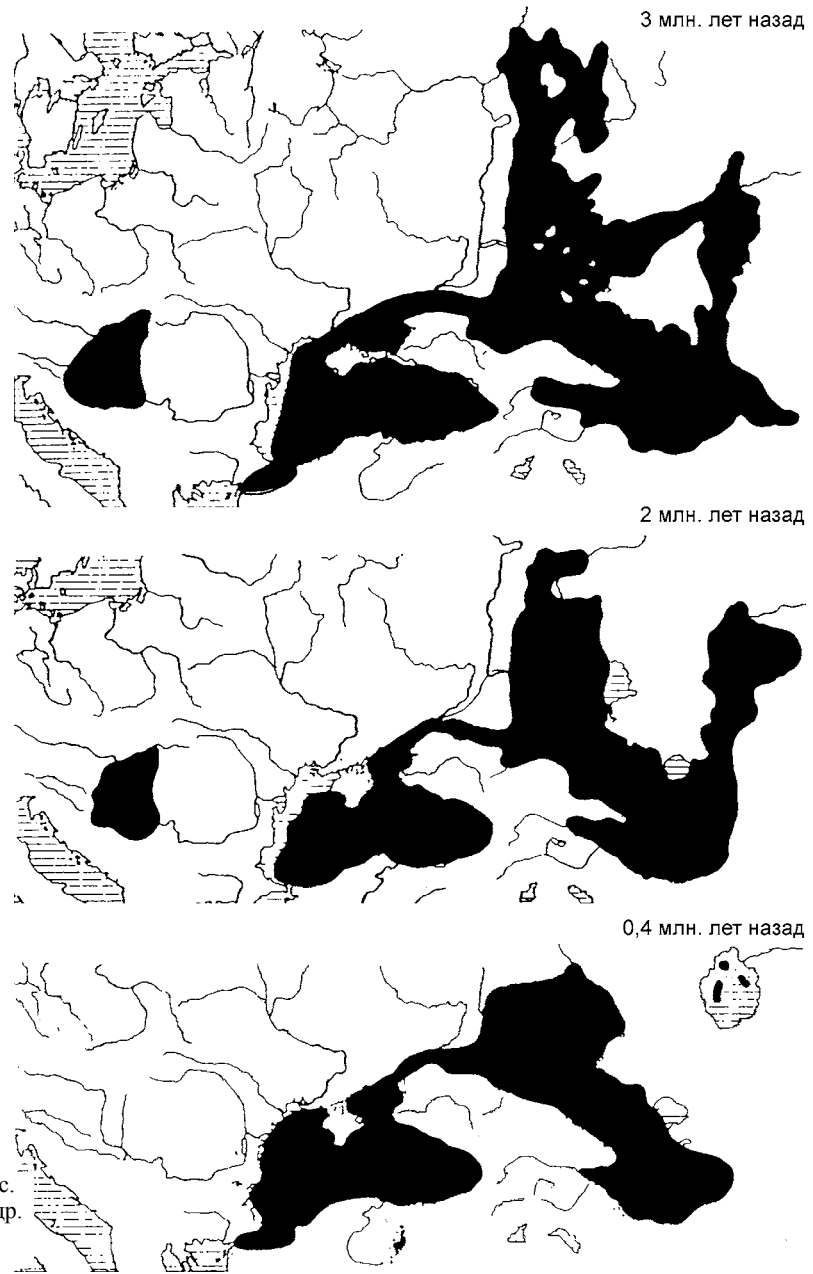
Виды глубоководных биот (эврибатные, а тем более стенобатные глубоководные) в Белом море отсутствуют (в обоих регионах), здесь нет даже видов, обитающих в приатлантической шельфовой провинции, но не заходящих в мелководную скандинавскую (у Норвегии).

Исходя из перечисленных выше особенностей биоты, в биогеографическом отношении дно, омываемое верхним прогреваемым слоем воды, следует отнести к мелководной скандинавской провинции, а дно, омываемое нижним, холодным — к шельфовой арктической. И тот и другой участок следует рассматривать как самостоятельные районы.

Каспийское море

Каспийское море — самый маленький регион ранга области в предлагаемой биогеографической схеме. Выше уже говорилось о причинах формирования здесь высокоэндемичной биоты, поэтому остановлюсь только на биогеографической структуре региона. Само Каспийское море занято двумя ЦС: одна система занимает Северный Каспий, другая — Средний и Южный (см. Главу 1). Своеобразна вертикальная структура Среднего и Южного Каспия. В отличие от всех других областей Мирового океана и даже многих крупных пресноводных водоёмов, здесь нет вертикальных зон. Бентос Каспия обитает преимущественно на глубинах менее 50–100 м и в основной своей массе не спускается глубже, т. е. это — типичный верхнесублиторальный бентос, что довольно обычно, по крайней мере в бореальных водах Атлантики и Дальнего Востока, где на этих глубинах также проходят границы между верхне- и нижнесублиторальными биогеографическими регионами, на которых кардинально меняется видовой состав. Необычность Каспия состоит в том, что в нём этой смены не происходит: нижнесублиторальной фауны нет, нет и соответствующей ЦС, из всех известных видов лишь один, *Didacna profundicola*, обитающий на глубинах 75–409 м (Атлас ..., 1968; Карпинский, в печати) характерен именно для элиторали. Эту давно известную особенность фауны наиболее глубоководных районов Каспия объясняют плохим кислородным режимом (Зенкевич, 1963) или недостатком пищи (Карпинский, 2002). Но эти причины могут объяснять только вертикальное распределение видов, а не полное отсутствие специфической нижнесублиторальной фауны. Отсутствие такой фауны можно понять при интерпретации истории биоты Каспия с позиций парадигмы структурализма.

Как было показано в предыдущих главах, новая ЦС возникает всякий раз, когда появляется достаточно обширный длительно существующий биотоп, который не может быть заселён существующими ЦС. Поскольку глубины Каспия не населены существующими ЦС, а своей ЦС там не возникло, то или биотоп недостаточно большой, или время его существования невелико. Первая причина кажется маловероятной, поскольку свои ЦС (или, что то же самое, — биогеографические регионы) с высокоэндемичной фауной возникают в пресноводных озерах гораздо меньшего размера. По-видимому, в Каспии глубоководная ЦС не возникла по второй причине — из-за кратковременности существования данного биотопа. Это заставляет предположить, что в Каспии в норме часто возникали и



возникают заморы на глубинах, что препятствует образованию нижнесублиторальной ЦС. Посмотрим как это предположение соотносится с фактами.

Аральское, Каспийское, Азовское и Чёрное моря, а также озеро Бива на Балканах являются остатками Паратетиса — внутриконтинентального моря, в периоды максимального развития простиравшегося между 40 и 50° с. ш. от Альп до Тянь-Шаня и превышавшего по площади современное Средиземное море не менее, чем в два раза. Паратетис обособился от Тетиса в олигоцене в результате возникновения гор Альпийского пояса (Альпы, Балканы, Крымские и Кавказские горы) (рис. 1.30). Изменения состава биоты Паратетиса в первую очередь определяли изменения солёности, зависящие от степени его связи

с Тетисом, а после исчезновения Тетиса — со Средиземным морем. Лишь в самый последний период устанавливалась временная связь с распреснёнными районами Северного Ледовитого океана.

Поскольку восточная часть Паратетиса — один из основных нефтегазоносных районов СССР, его истории посвящено огромное число работ, и последовательность событий известна в деталях. В целом эта история — череда распадов востока Паратетиса на водоёмы в разной степени изолированные (рис. 6.19) и их объединения. В общем изоляция приводила к снижению солёности, порой существенному, тогда как установление связи с Тетисом или Средиземным морем — к увеличению солёности до близкой к нормальной океанической. Биота современного Чёрного моря, за исключением эстуарных районов, является недавней (возраст примерно 7150 лет) производной биоты Средиземного моря, из состава которой полностью или почти полностью выпали стеногалинные таксоны (иглокожие, мшанки, брахиоподы, оболочники и др.), а число видов остальных таксонов гораздо меньше того, которое можно было бы ожидать, имея Чёрное море нормальную солёность.

Казалось бы, и остальные водоёмы, относящиеся к Каспийской области, для которых характерна пониженная солёность, должна населять биота сходного состава, с более или менее сильным эндемизмом, причём эндемы должны происходить от немногих предковых форм. Действительно, в ней отсутствуют стеногалинные группы, а биота происходит от немногих предковых форм — ситуация довольно банальная, причины которой подробно рассмотрены в Главе 4. Но эти факты мало что дают для проверки нашей гипотезы. Гораздо интереснее другое: кроме стеногалинных таксонов в составе биоты Каспия отсутствуют и таксоны, которые по современным абиотическим условиям, казалось бы, могли вполне входить в её состав и, более того, — успешно существуют в настоящее время, после того, как они были перенесены в Каспий человеком. Эти особенности состава Каспийской области невозможно объяснить только пониженной солёностью или несколько иным солевым составом.

Неогеновые бассейны Паратетиса с нормальной солёностью были населены сообществами бентоса, в составе которых основную роль играли моллюски — двустворчатые и гастроподы, роль полихет из-за плохой сохранности в ископаемом виде, неясна, возможно, что она также была существенна. Трофическая зональность была характерной для современных морей: от берега к открытому морю располагались зоны фильтраторов эпифауны твёрдых грунтов, фильтраторов инфауны и собирающих детритофагов, среди которых были и моллюски рода *Abra*. К последним в качестве сопровождающих форм, присоединялись способные плавать фильтраторы эпифауны (двустворчатые моллюски-гребежки) и в небольшом количестве фильтраторы инфауны (Невеская, 1999).

В водоёмах с солёностью существенно ниже океанической сообщества моллюсков состояли только из фильтраторов (инфауны и эпифауны твёрдых грунтов). Именно этот состав и характерен для автохтонов Каспийской области: двустворчатые моллюски представлены только фильтраторами инфауны (*Cardidae*) и эпифауны твёрдых грунтов (*Dreissenidae*). Т. е. с понижением солёности из состава биоты выпадали моллюски-детритофаги. Успешная акклиматизация *Abra*, виды которой имелись в исходной биоте, но отсутствуют в современной каспийской, показывает, что выпадение моллюсков-детритофагов необъяснимо лишь изменением со-

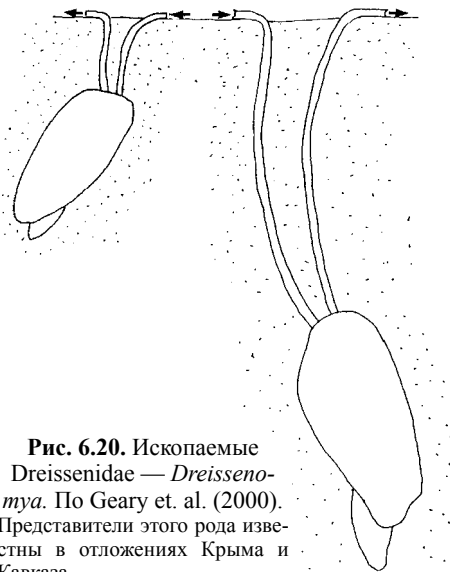


Рис. 6.20. Ископаемые *Dreissenidae* — *Dreissena*. По Geary et. al. (2000). Представители этого рода известны в отложениях Крыма и Кавказа.

лёности. По-видимому, существовали какие-то причины, мешавшие развитию видов моллюсков-детритофагов и приводившие к вымиранию уже возникших.

Биотоп детритофагов — это мягкие грунты с большим содержанием органики и пониженной гидродинамикой. И то, и другое ведёт к снижению концентрации кислорода в придонной воде. Солёность водоёмов Паратетиса часто (как и сейчас) снижалась ниже 24,695‰ — солёности, ниже которой вертикальная циркуляция начинает идти по типу пресных водоёмов (см. Главу 1). Дополнительно вертикальную циркуляцию снижал большой пресноводный сток, создававший распределённую линзу на поверхности. Всё это приводило к ухудшению аэрации придонных слоёв, и, по-видимому, возникновению частых заморов. Экологическая ниша моллюсков-детритофагов при появлении подходящих условий (улучшении кислородного режима) заполнялась автохтонными дериватами, например двустворчатыми моллюсками *Limnocardiiinae* и *Dreissenidae* (рис. 6.20), но через некоторое время они вымирали. Поэтому биотопы, занятые в водоёмах с океанической солёностью сообществами моллюсков-детритофагов, в Каспийской области заняты сообществами, в которые входят моллюски-фильтраторы (эпифауны твёрдых грунтов и инфауны), а в автохтонной биоте Каспия детритофаги представлены ракообразными и полихетами *Ampharetidae*. Двустворчатые моллюски же сравнительно мало специализированы, т. е. обладают широким спектром питания: от детритофагии до фильтрации. Аналогичная ситуация существовала и в водоёмах предшествовавших Каспию, формировавшихся на территории Паратетиса, например, в позднесарматском и раннеакчагыльском водоёмах. Сходным образом из состава бентоса выпали бентосные хищники (гастроподы, декаподы) (Невская, 1999). В автохтонной биоте Каспия хищные животные (включая бентофагов) принадлежат почти исключительно к рыбам (осетровые, бычки), кроме них в Каспии широко распространён пресноводный по происхождению рак *Astacus pachypus*. Недавно вселившийся краб *Rhithropanopeus harrisi* широко распространился по Каспию, что также свидетельствует о недоиспользованности ресурсов хищниками.

Итак, история Каспийского моря и Паратетиса в целом однозначно свидетельствует о том, что, кроме колебаний солёности, существенным фактором, влиявшим на формирование биоты, было регулярное возникновение заморов. И действительно, в котловинах Среднего и Южного Каспия в XX в. регистрировали наличие сероводорода. Таким образом, часто возникавшие заморы оказали существенное влияние даже на состав биоты верхней сублиторали. Логично допустить, что глубже верхней сублиторали — в биотопе нижнесублиторальной биоты — концентрация кислорода была ещё ниже, что не позволило сформироваться нижнесублиторальной биоте. Трофический фактор и биотические взаимоотношения, которые М.Г. Карпинский (в печати) считает также существенными, на этом фоне, вряд ли сыграли сколь-нибудь значимую роль.

Некоторые типы распространения

Названия некоторых типов ареалов часто используют в литературе, поэтому целесообразно рассмотреть их более детально.

Биполярное

Многие таксоны (виды, рода, семейства) имеют разрыв ареалов в тропиках. Это явление получило название «биполярное», или «антитропическое распространение». Надо отметить, что несмотря на то, что в названии типа распространения присутствует слово «полюс», ареалы таксонов с биполярным распространением в Северном полушарии никогда не ограничены арктическими водами, все они обитают в бореальных, субтропических или тропических водах.

Наиболее универсальна теория, связывающая явление биполярности с отдельными самостоятельными актами божественного творения (Dana, 1853; Agassiz, 1857 и Sclater, 1858). Однако, в настоящее время эта теория не пользуется популярностью в научных кругах, и биполярное распространение объясняют, не привлекая помощь свыше. Не сущест-

вует общего объяснения причин такого распространения, поскольку в действительности под биполярным распространением подразумевают разные типы распространения, каждый из которых имеет свою причину.

Таксоны с тропическими ареалами обычно имеют разрывы в Индо-Вест-Пацифическом треугольнике, районе с наибольшим в настоящее время видовым разнообразием, в котором и в настоящее время, по-видимому, идёт интенсивное видообразование. Такой ареал J.C. Briggs (1995) объясняет вытеснением из этого района видов новыми. Таксономическое разнообразие также относится к хищникам, паразитам и возбудителям болезней. Каждый из этих факторов также может играть свою роль в образовании разрыва.

Таксоны, ареал которых не включает тропики, скорее всего и возникли за их пределами, поэтому биполярность в данном случае нельзя объяснить вытеснением вида из тропических районов, ибо его там никогда и не было. В случае эврибатных бореальных и эврибатных субтропических таксонов биполярность можно объяснить их способностью обитать на глубинах склона, глубже тропических вод. Фактически, они могут «подныривать» под них, делая ареал единым. Подобные единые ареалы, очевидно, были более распространённым явлением в ледниковые эпохи, когда расстояние между умеренными регионами по разные стороны экватора было меньше, особенно у восточных берегов океанов. И в настоящее время имеются виды с подобными ареалами. Хрестоматийным является распространение *Eukronia hamata* (Chaetognatha). Этот космополитический вид в умеренных и холодных водах обитает на небольших глубинах, а в низких широтах — на больших. Виды с таким ареалом, по мнению J.C. Briggs'a (1995) возникли преимущественно в Северной Пацифике — одним из основных центров современного видообразования за пределами тропиков, затем вселились в Северную Атлантику, а затем в Южное полушарие. В дальнейшем вид сначала исчезает в Северной Пацифике, затем в Северной Атлантике, а затем в разных частях ареала в Южном полушарии.

Распространение верхнесублиторальных бореальных таксонов представляет наибольшие сложности для интерпретации. Эти виды неспособны «подныривать» под тёплые тропические воды. В умеренных водах Северного и Южного полушарий обычно обитают те же или близкие виды, что свидетельствует о недавнем возникновении этого явления. Одним из наиболее наглядных примеров является распространение ламинариевых водорослей. Обычное объяснение — замыкание ареала в период максимального оледенения за счёт охлаждения тропиков (Берг, 1920, 1947). Эту точку зрения в отечественной литературе иногда считают «наилучшим объяснением» (Зенкевич, 1951). Однако факты не подтверждают эту гипотезу. Прежде всего, суммарное количество тепла, поступающего на Землю, скорее всего постоянно, по крайней мере в столь малый промежуток времени. Следовательно, охлаждение в одном месте (у полюсов) должно было привести к нагреву в другом. Т. е. температура воды в тропиках должна была повыситься во время оледенений, а не понизиться, хотя может быть и не столь сильно, как должно было бы быть при абсолютном постоянстве поступающей на Землю энергии, поскольку альбеда (отражающая способность) ледников и снега гораздо больше, т. е. потери на отражение в ледниковые периоды были выше. Палеотемпературные данные не показывают заметного охлаждения в тропиках во время оледенений.

Детальный анализ распространения видов также приводит к мысли о том, что миграции таких видов через охладившиеся тропики не имели место. Дело в том, что большая часть данных по биполярному распространению относится к таксонам, обитающим в Тихом океане. Посмотрим, что наблюдается в Атлантике. После открытия 3,5 млн. лет назад Берингова пролива Северо-Тихоокеанская фауна проникла в Северную Атлантику. Оледенения развились гораздо позже этого. Однако, ни один из видов моллюсков, проникших в Атлантику из Пацифики (а их было около 300) не проник на юг Африки (Vermeij, 1992). В то же время, согласно другим данным около 20% видов Opisthobranchia, обитающих на юге Африки, также обитает и у Европы (Gosliner, 1987, цит. по: Briggs, 1995). Таким образом, данные по моллюскам свидетельствуют о том, что охлаждение воды в период оледенения не может объяснить биполярное распространение мелководных бореальных видов.

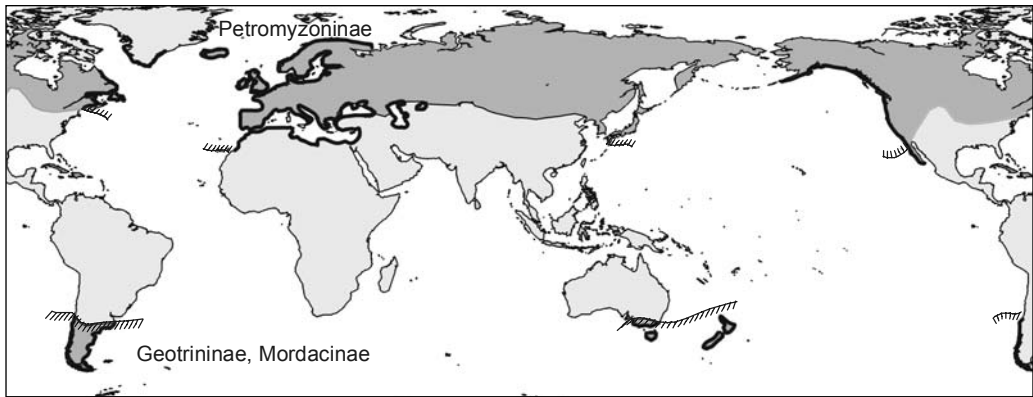


Рис. 6.21. Биполярное распространение миног.

Наиболее вероятной причиной недавнего возникновения биполярного распространения является миграция умеренно-тепловодных верхнесублиторальных видов по апвеллингам. Как уже говорилось ранее, в период оледенений усиливается вертикальная циркуляция Мирового океана, что приводит к усилению апвеллингов и уменьшению тропических районов между ними. Перестройка системы течений приводит также к миграции областей апвеллингов, менявшей площади, занятые тропическими районами. Апвеллинги наиболее развиты у восточных берегов (рис. 1.7), поэтому биоты тропических районов восточных берегов океанов должны обедняться значительно сильнее по сравнению с западными. И действительно, факты свидетельствуют не о простом количественном обеднении тропических восточных районов, как следовало бы ожидать из геоморфологических данных (у западных берегов расположены архипелаги, тогда как восточные практически лишены островов, площадь шельфов у западных берегов гораздо больше). Восточные берега беднее качественно: целые типы экосистем были утрачены в периоды оледенений. Достаточно вспомнить исчезновение коралловых рифов у тихоокеанских берегов Америки и полное отсутствие морских лугов в восточных тропических районах Атлантики и Пацифики (подробнее см. раздел «Причины и скорость образования новых видов и экосистем»). Некоторые из них позднее восстановились, но всё же их таксономическое разнообразие осталось гораздо ниже, чем можно было бы ожидать.

Однако есть примеры биполярного распространения таксонов более высокого ранга. Очевидно, что плейстоценовое оледенение здесь не при чём. Пример этого — бесчелюстные, возникшие в ордовике. Они проникли в пресные воды в позднем силуре и раннем девоне. В настоящее время бесчелюстные представлены двумя классами — миноги и миксины. Из них миноги — пресноводные животные, некоторые из которых — проходные (т. е. нерестятся в пресной воде, а живут в морской). Распространение миног типично биполярное (рис. 6.21). В Северном полушарии обитает одно подсемейство, в Южном — два других. Столь сильные различия свидетельствуют о достаточно долгой их изоляции, большей, чем прошло со времени последнего ледникового периода. J.A. Crame (1993) нашел, что биполярность в распространении моллюсков может быть прослежена по крайней мере до ранней юры.

Аркто-бореальное

Под этим широкоупотребимым названием (синонимы — арктическо-бореальное, -бореально-арктическое) скрываются самые разные типы распространения. В качестве примера на рис. 6.21 и 6.22. приведены ареалы двух видов полихет, каждый из которых можно, казалось бы, назвать аркто-бореальным.

Первый вид — *Laonice cirrata* (рис. 6.22) — типичный аркто-бореальный. Второй вид — *Samythella elongata* (рис. 6.23) — ясно приурочен к материковому склону и даже

ложу и заходит на шельф лишь по желобам. В пределах Северного Ледовитого океана его распространение сходно с распространением панарктических глубоководных видов, но ареал включает существенную (наиболее глубоководную) часть области распространения приатлантических шельфовых видов (в первую очередь — желоба юго-запада Баренцева моря). За пределами Северного Ледовитого океана он обитает на материковом склоне и ложе, в верхних горизонтах склона обитает лишь во внутренних морях и заливах: Охотском море, Калифорнийском заливе. Диапазон вертикального распространения в Тихом океане — 664–5461 м, в Атлантике — 274–2022 м.

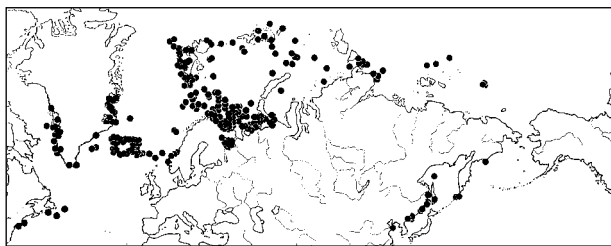


Рис. 6.22. Ареал *Laonice cirrata*. По А.В. Сикорскому (2001).

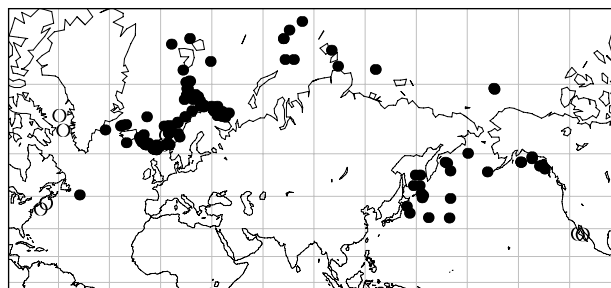


Рис. 6.23. Ареал *Samythella elongata*.

Таким образом, хотя оба этих вида — аркто-бореальные, их ареалы различны. Строго говоря, *Samythella elongata* и не следует называть аркто-бореальным видом, поскольку ни абиссаль, ни батиналь не являются бореальными районами, а глубоководные арктические провинции хотя и называют арктическими, но отличаются они от шельфовой больше, чем бореальные шельфовые. Поэтому правильно будет называть аркто-бореальными видами только шельфовые, в данном случае лишь *L. cirrata*.

Но и применяя это название только к шельфовым видам, мы сталкиваемся с определёнными трудностями. Аркто-бореальные виды, как явствует из названия, обитают как в арктических, так и в бореальных районах. Однако, поскольку бореальных регионов существует несколько, возможны самые различные сочетания, причём число различных типов ареалов будет определять число выделяемых бореальных районов. Фактически под одним названием скрываются более десяти, если не несколько десятков разных типов ареалов. В сухом остатке при использовании этого термина остаётся то, что вид в своём распространении ограничен аркто-бореальной областью и встречается в арктическом шельфовом и одном, нескольких или даже всех других регионах, поскольку все остальные регионы этой области называют бореальными. В качестве примера рассмотрим распространение аркто-тихоокеанских видов.

Аркто-тихоокеанские виды

Ареал аркто-тихоокеанских видов охватывает бореальные районы Тихого океана и Северный Ледовитый океан, т. е. он относится к аркто-бореальной группе ареалов. В Атлантическом океане, они, если и встречаются, обитают только в охлаждённых водах у Северной Америки, населённых арктической шельфовой ЦС (Несис, 1962а, б, 1968). Примером этого типа ареалов являются ареалы *Serripes groenlandicus* и *Ciliatocardium* (в атлантико-арктической части ареала род представлен одним видом *C. ciliatum*) (рис. 6.24 и 6.25) (Скарлато, 1981; Кафанов, 1982; Кафанов, Кудряшов, 2000: 145). Некоторые виды распространены в Тихом океане ещё шире (см. ареал *Nothria hyperborea* на рис. 5.1 и 5.9).

В Северном Ледовитом океане ареал аркто-тихоокеанских видов включает арктическую шельфовую провинцию или/и приатлантическую шельфовую, реликтовые популяции могут сохраняться в норвежских фьордах, замерзающих зимой. При этом виды, оби-

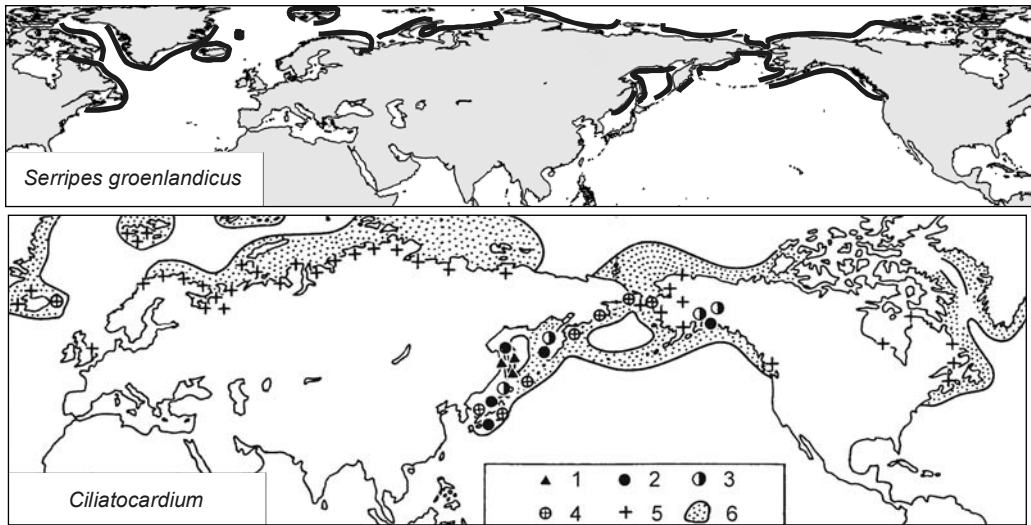


Рис. 6.24 и Рис. 6.25. Аркто-тихоокеанский тип ареала двустворчатых моллюсков *Cardiidae* 1 — эоцен, 2 — олигоцен, 3 — миоцен, 4 — плиоцен, 5 — плио-плейстоцен и плейстоцен, 6 — современный ареал. По О.А. Скарлато, 1981 и А.И. Кафанову, В.А. Кудряшову (2000), распространение обоих видов исправлено по Brattegard, Holthe (1997): *Ciliatocardium ciliatum* встречается чуть южнее, чем указывает О.А. Скарлато, тогда как *Serripes groenlandicus* не заходит так далеко на юг, как показано на карте А.И. Кафанова.

тающие в Тихом океане в верхней сублиторали, не проникают в приатлантическую шельфовую провинцию, виды обитающие в Тихом океане глубже, — проникают. Так, оба рассмотренных выше вида *Cardiidae* обитают в Тихом океане только на мелководье и не спускаются глубже 78 м, т. е. в этом районе это — верхнесублиторальные виды (Скарлато, 1981). На арктическом шельфе Северного Ледовитого океана, где нет разделения сублиторали на верхнюю и нижнюю, *Serripes groenlandicus*, тем не менее, также обитает преимущественно на мелководье, тогда как *Ciliatocardium ciliatum* — и на больших глубинах (Месяцев, 1931; Филагова, 1948). Более глубоководная полихета *Nothria hyperborea*, обитающая в Тихом океане до глубин в несколько километров, а в Норвежском море в массе встречающаяся на глубине около 1 км, — массовый вид в приатлантической шельфовой провинции.

Один энтомолог-таксономист, когда ему попался жук, сочетавший признаки видов, которые он только что разделил, бросал его на пол и, давя и растирая ногой, приговаривал: «не порти вид, не порти вид» (научный фольклор).

Судя по распространению аркто-тихоокеанских видов в Тихом океане, они способны обитать в диапазоне условий гораздо более широком, чем существуют в атланти-арктической части их ареала. Иными словами, отсутствие их в бореальной Атлантике с позиций континуализма совершенно необъяснимо. Можно, конечно, говорить о конкурентном замещении видов, но этим невозможно объяснить, почему границы ареалов аркто-тихоокеанских видов, относящихся

к самым различным трофическим группам, предпочитающих разные грунты и т. п., совпадают с удивительной точностью. Возможно, поэтому этот тип ареала почти никогда не выделяют, особенно в работах по биогеографии Арктики. Например, в новейшем списке ареалов видов, обитающих в Северном Ледовитом океане (Сиренко, Василенко, Петряшов, 2008) этот тип ареала не выделен, а включён в высокобореально-арктические без дальнейшего подразделения этой группы. В результате получают большое число аркто-бореальных видов, которое используют как аргумент о существенном влиянии биоты Атлантики на биоту Арктики.

Зато с позиций структурализма ареал такого типа совершенно понятен: проникнув из Тихого океана в Северный Ледовитый океан, аркто-тихоокеанские виды, как члены

арктической шельфовой ЦС, обитают во всём её ареале. Однако войти в состав атлантических бореальных шельфовых ЦС смогли не все, причём входили они преимущественно в состав более глубоководной провинции. При образовании норвежскоморской приатлантической шельфовой ЦС в её состав вошли некоторые из них, которые в Тихом океане обитали в аналогичной ЦС (*Nothria hyperborea*). Более мелководные (*Serripes groenlandicus*, *Ciliatocardium ciliatum*) по своим биологическим особенностям (аутоэкологии, преадаптациям) должны бы были войти в состав скандинавской мелководной ЦС, но сделать этого они почему-то не смогли.

Сходный характер распространения имеют и некоторые арктическо-верхнебореальные тихоокеанские по происхождению виды, явно вселившиеся в приатлантическую шельфовую провинцию из Арктики, например *Volutopsius norvegicus* (Кантор, 1990).

Амфибореальное

Ареал амфибореальных таксонов охватывает бореальные районы Атлантики и Пацифики. В наиболее полном виде амфибореальный ареал охватывает как восточные, так и западные бореальные части океанов, т. е. состоит из 4 участков, по одному у берегов Атлантики и Пацифики, о чём и говорит само название (амфи- от греч. *amphi-* — вокруг, около, с обеих сторон), или двух, если ареал не амфиокеанический, а замкнут на севере, но в пределах бореальных вод (Берг, 1934, 1947). В большинстве случаев, однако, в одном или

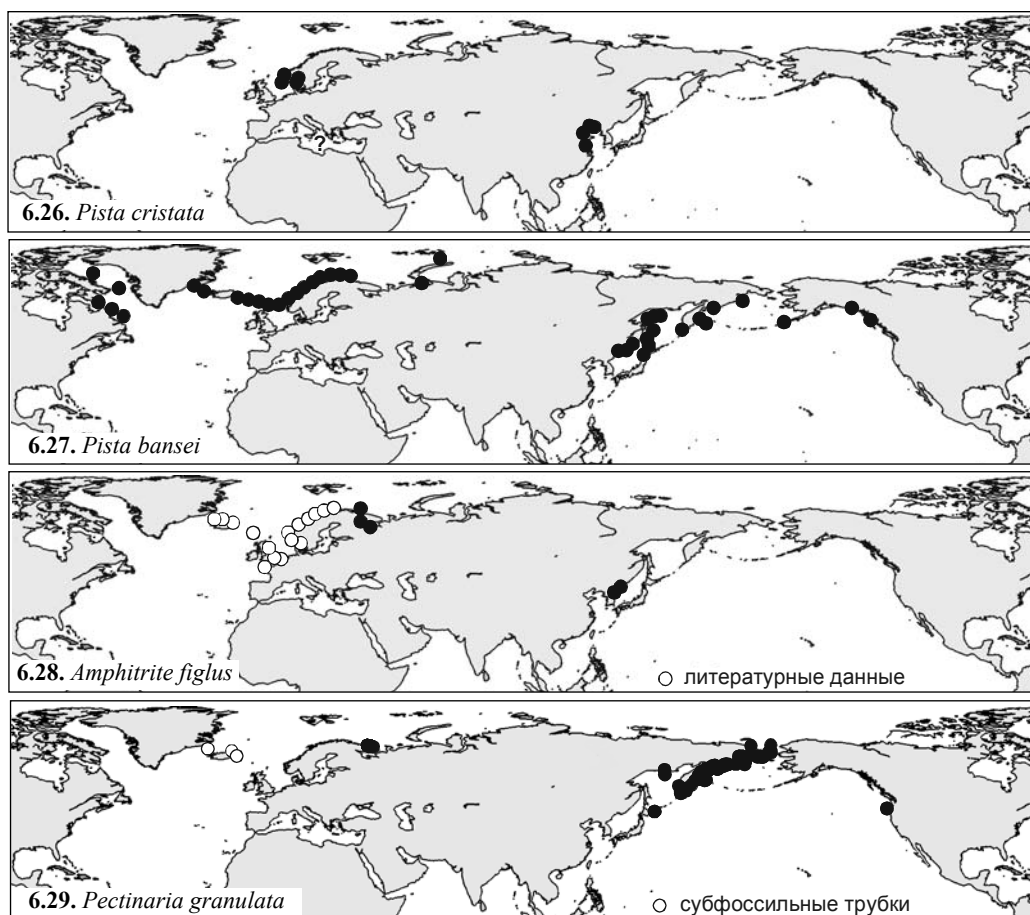


Рис. 6.26–6.29. Разные амфибореальные ареалы.

Тёмные кружки — наши данные. 6.26 и 6.27 по И.А. Жиркову и М.К. Леонтович (2001).

нескольких участках вид отсутствует. Образование амфибореальных ареалов обусловлено возникновением арктических условий в Северном Ледовитом океане 3 млн. лет назад. Виды, которые не смогли войти в состав новой образующейся арктической шельфовой ЦС, перестали встречаться в новообразовавшемся арктическом шельфовом регионе. Ранее единые популяции после возникновения изоляции между отдельными их частями в той или иной степени дивергировали. В одних случаях различия между атлантическими и тихоокеанскими популяциями отсутствуют, в других они дивергировали до уровня хороших видов. По данным Vermeij (1991) 48% моллюсков, мигрировавших из Пацифики в Атлантику, образовали в Атлантике другой вид, в Пацифике другой вид образовали только 29% видов, мигрировавших из Атлантики. Периоды установления арктических условий в Северном Ледовитом океане чередовались с периодами потепления, поэтому разорванные ареалы амфибореальных видов периодически могли восстанавливаться. Причины различий в степени дивергенции — вопрос не изученный. Всё же надо подчеркнуть, что связывать ранг таксонов в разделённых частях ареала со временем разделения ареала, как это обычно делают, не очень корректно. Для образования видов и, возможно, родов достаточно десятилетий, как это случилось в рассмотренных в Главе 5 случаях. Гораздо правильнее полагать, что ранг этот определяет, в первую очередь, место вида в ЦС, ценофобный это вид или ценофильный, и степень отличия экологических амплитуд сравниваемых ЦС.

Не следует, однако, думать, что все виды с амфибореальным ареалом распространены одинаково. Амфибореальный ареал — это группа ареалов, включающая более десяти конкретных типов ареалов. Здесь мы сталкиваемся с той же проблемой, что и в случае аркто-бореальных видов. На рис. 6.26–6.29 приведены амфибореальные ареалы четырёх видов полихет отряда *Terebellomorpha*. *Pista cristata* — верхнесублиторальный низкобореально-лузитанский вид, найден почти исключительно на глубинах до 50 м, по-видимому, он встречается и южнее, в Средиземном море. *Pista bansei* — нижнесублиторальный высокобореальный вид, найденный в широком диапазоне 10–1725 м (в Северном Ледовитом океане до 650 м), но почти исключительно за пределами верхней сублиторали; по-видимому, вид отсутствует в районах южнее показанных на карте. *Amphitrite figulus* — верхнесублиторальный бореальный вид, обитает на илах, илистых песках, редко чистых песках, часто среди *Zostera*, *Fucus* или *Laminaria* и на мидиевых и устричных банках. *Pectinaria granulata* также обитает почти исключительно в верхней сублиторали, где нередко является руководящим и даже доминирующим видом макробентоса (как в Атлантическом, так и Тихом океанах), хотя единичные находки сделаны и на больших глубинах (до 1610 м). Последние два вида в Атлантическом и Тихом океане могут входить в состав одних и тех же ЦС, но даже в этом случае набор этих ЦС очевидно различен. Первые же два вида входят в состав других ЦС, нежели последних двух, т. е. ареалы этих видов, хотя и являются амфибореальными, но совершенно различны. Более того, вместе (в пределах одной ЦС) могут быть найдены только *A. figulus* и *P. granulata*. Ареалы последних двух видов тоже различны и ассиметричны, у *A. figulus* атлантическая часть ареала больше тихоокеанской, а у *P. granulata* — наоборот. Эту ассиметрию невозможно объяснить различиями абиоты. Более того, субфоссильные трубки *P. granulata* найдены нами у Исландии. Это означает, что совсем недавно, в плейстоцене (трубки непрочно и долго не сохраняются), вид там обитал, но затем вымер. Эти находки, возможно, отражают динамику ареала ЦС, в которую он входит.

Литература

- Абатуров Б.Д. 1980. Особенности трофических взаимодействий типа "фитофаги-растения" в экосистемах пастбищ // Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука С. 31-42.
- Абдурахманов Г.М., Криволуцкий Г.М., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. 2003. Биогеография. Учебник для студентов высших учебных заведений, обучающихся по географическим и экологическим специальностям // М.: Академия. 480 с.
- Абдурахманов Г.М., Лопатин И. К., Исмаилов Ш.И. 2001. Основы зоологии и зоогеографии. Учебник для студ. высш. пед. учебн. заведений // М.: Академия. 496 с.
- Агаджанян А.К. 2004. Отряд Proboscidea: страницы истории // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.6. М. ПИН РАН,
- Азовский А.И. 2003. Пространственно-временные масштабы организации морских донных сообществ // Дисс. доктора биологических наук, М, 291 с.
- Аладин И.В. и др. 2004. Роль чужеродных видов животных в экосистеме Аральского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах // КМК, М С. 275-296.
- Алехин В.В. 1926. Современное состояние вопроса о классификации русских степей // Дневн. Всесоюз. съезда ботаников. М.. С.23-24.
- Алехин В.В. 1936. Растительность СССР в её основных зонах // Вальтер Г., Алехин В. Основы ботанической географии. М.-Л.: Биомедгиз. С. 306-694.
- Алехин В.В. 1944. География растений (Основы фитогеографии, экологии и фитоценологии). Второе переработанное и дополненное издание. Допущено ВКВШ в качестве учебного пособия для педагогических вузов и университетов // М, Советская наука, 455 с.
- Алехин В.В., Кудряшов Л.В., Говорухин В.С. 1961. География растений с основами ботаники // Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР, М, 532 с.
- Алимов А.Ф. и др. 2004. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределы исторического ареала: процесс и результат // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах // КМК, М. С. 16-43.
- Андреев Н.И. 1999. Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск, 452 с.
- Андреев Н.И., Андреева С.И. 2001. Современный кризис экосистемы Аральского моря как модель эволюции биот // "Эволюция жизни на земле". Материалы II международного симпозиума 12-15 ноября 2001 г. Томск, 2001 С. 41-43.
- Андреева С.И. 2001. Двустворчатые моллюски Аральского моря в условиях экологического кризиса // Дисс. докт. биол. наук, М, МГУ, 320 с.
- Андреева С.И., Андреев Н.И. 2003. Эволюционные преобразования двустворчатых моллюсков Аральского моря в условиях экологического кризиса // Омск С. Изд-во Омского государственного педагогического университета, 382 с.
- Андрияшев А.П. 1939. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Л.: Изд-во ЛГУ. 187 с.
- Андрияшев А.П. 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана М, Наука С. 117-138.
- Аноним 1928. Комиссия по вопросу об однообразной номенклатуре морских зон // Тр. 2 Всесоюзн. гидрол. съезда, Л, Гос. гидрол. ин-т, Ч.1. С. 114-116.
- Атлас беспозвоночных Каспийского моря 1968. М., Пищевая промышленность, 415 с.
- Атлас океанов. Северный Ледовитый океан, 1980 // Мин. обороны СССР. Военно-морской флот, 184 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А. 1978. Особенности функционирования травяных экосистем в сравнении с лесными и пустынными // Математическое моделирование в экологии, М. Наука. С. 65-100.
- Балыкин П.А. 2007. Ихтиоцены западной части Берингова моря: состав, промысловая значимость и состояние запасов // Автореферат диссертации... доктора биологических наук, М, ВНИРО, 50 с.
- Бандурин К.В. 2007. Креветки (Crustacea, Decapoda, Natantia) северной части Охотского моря: распространение, биология и перспективы промыслового использования // Автореф. дисс. канд. биол. наук, М, ВНИРО, 23 с.
- Баскаков Г.А. 1982. Граница и основные морфометрические характеристики североамериканского, гренландского, исландского и северо-европейского шельфов // Тр. ААНИИ, Т. 389. С. 99-105.
- Баскаков Г.А. и др. 1987. Гидрологические и ледовые условия шельфовой зоны Арктических морей // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики, М., Наука. С. 15-48.
- Баскаков Г.А., Шпайхер А.О. 1982. Граница и основные морфометрические характеристики

- сибирского шельфа // Тр. ААНИИ, 389 С. 76-83.
- Батурын Г.Н. 1976. Современное фосфоритообразование на шельфах // За тайнами Нептуна, М, Мысль С. 215-221.
- Батурын Г.Н. 1979. О генезисе океанских фосфоритов // Океанология. Геология океана. Осадкообразование и магматизм океана, М. Наука, С. 375-377.
- Бей-Биенко Г.Я. 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // ЖОБ, Т.27, №1.
- Бей-Биенко Г.Я. 1971. Общая энтомология // "Высшая школа", М, 479 с.
- Беклемишев В.Н. 1951. О классификации биоэкологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП, Отд. биол. Т.56. Вып.5 С. 3-30.
- Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали // М, Наука, 291 с.
- Беклемишев К.В. 1982. О природе биогеографических доказательств // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М. Наука, С. 5-11.
- Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1981. География стрекоз (Odonata) Бореального фаунистического царства // Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 278 с.
- Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1983. География стрекоз (Odonata) Меридионального фаунистического царства // Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 153 с.
- Беляев Г.М. 1966. Донная фауна наибольших глубин Мирового океана. М, Наука, 248 с.
- Беляев Г.М. 1974. О возрасте глубоководной фауны океана и ультраабиссальной фауны желобов // Бюлл. МОИП, Отд. биол., Т.69, Вып.5.
- Беляев Г.М. 1977. Пути формирования глубоководной фауны / Ред. Виноградов М.Е.: Биология океана. I. Биологическая структура океана. М.: Наука. С. 205-218.
- Беляев Г.М., Бирштейн Я.А., Богоров В.Г., Виноградова Н.Г., Виноградов М.Е., Зенкевич Л.А. 1959. О схеме вертикальной биологической зональности океана // Докл. АН СССР, Т.129, №3.
- Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. 2006. Ботаника (в 4-х томах). Том 1-2 // М.: "Академия". 314 с.
- Берг Л.С. 1920. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха // Изв. Академии наук С. 273-302.
- Берг Л.С. 1934. Об амфибореальном распространении морской фауны в Северном полушарии // Известия Географического общества, Т. 66, Вып.1 С. 69-78.
- Берг Л.С. 1947. Климат и жизнь. 2-е переработанное и дополненное издание. М, ОГИЗ, Государственное издание географической литературы, 356 с.
- Берг Л.С. 1948. Байкал, его природа и значение в народном хозяйстве. Из-во Об-ва по распространению полит. и научных знаний
- Беренбойм Д.Я. 1980. Физико-географические закономерности изменчивости сроков нереста морских промысловых рыб в пределах ареалов // В сб. "Проблемы морской биогеографии", тез. докл. Всес. Совещ., Владивосток С. 13-14.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества М, Мир, Т.1, 667 с., Т.2, 477 с.
- Бизина Е.В. 1997. Соотношение пресса хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции структуры и функционирования сообществ: обзор гипотез // ЖОБ Т.58, №5. С. 26-45
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах // КМК, М, 436 с.
- Биологический энциклопедический словарь под ред. М.А. Гилярова 1986. М, Советская энциклопедия, 831 с.
- Биосфера: эволюция, пространство, время. Биогеографические очерки 1988 // М. Прогресс, 464 с.
- Бирс А. 1966. Словарь сатаны // В сб. Словарь сатаны и рассказы, пер. с английского, М. Художественная литература, 287 с.
- Блинова Е.И. 1979. Ресурсы морских водорослей и трав в океане // Биол. ресурсы и их использование. М.: "Наука". С. 179-192.
- Бобкова Н.Н., Пчелинцев В.Ф. 1960. Отряд Rudistae, рудисты // В кн.: Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Моллюски - панцирные, двустворчатые, лопатоногие. М, Изд-во АН СССР С. 145-162.
- Бобринский Н.А. 1951. География животных. Для географических факультетов педагогических институтов // М, Просвещение, 384 с.
- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. 1946. География животных. Для географических факультетов // М, Советская наука, 455 с.
- Бобров В.В., Неронов В.М. 1993. Проблема экотонов в зоогеографии // Изв. АН, Сер. биол, №1 С. 896-902.
- Бобров В.В., Неронов В.М. 1995. О границе между палеарктическим и индо-малайским

- фаунистическими царствами на территории Китая (по данным о распространении грызунов // *ЖЖ*, Т. 74, Вып. 12 С. 94-105.
- Богданов И.П. 1990. Моллюски подсемейства Oenopotinae (Gastropoda, Pectinibranchia, Turridae) морей СССР // *Фауна СССР. Моллюски*. Т.5, Вып.3, Л, Наука, 223 с.
- Богданов К.Т. 1975. Приливы Мирового океана // М., Наука, 116 с.
- Бондарчук Л.Л. 1980. Некоторые данные по фотосинтезу бентосных диатомей Белого моря // *Донная флора и продукция краевых морей СССР*. М. С. "Наука". С.108-118.
- Бордовский О.К., Гусарова А.Н., Винтовкин В.Р., Соколова И.А., Стунжас П.А. 1980. Гидрохимическая характеристика экосистемы // *Экосистемы пелагиали Перуанского района*, М., Наука, С. 29-49.
- Борхес Х.Л. 1994а. Аналитический язык Джона Уилкинса // *Сочинения в трёх томах*. Т.2. Полярис С. 85-88.
- Борхес Х.Л. 1994б. Кафка и его предшественники // *Сочинения в трёх томах*. Т.2. Полярис С. 89-91.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // *Тр. ВНИРО*, т.4 С. 5-126.
- Брызгин В.Ф. 1973. Амфиподы (Amphipoda, Crustacea) Баренцева моря // *Автореф. дисс.*, Петрозаводск, изд. КГУ, 19 с.
- Букштынов А.Д., Грошев Б.И., Крылов Г.В. 1981. Леса // М., Мысль, 316 с.
- Бурков В.А. 1980. Общая циркуляция Мирового океана // Л., Гидрометеоздат, 253 с.
- Бурков В.А., Булатов Р.П., Нейман В.Г. 1973. Крупномасштабные черты циркуляции вод Мирового океана // *Океанология*, Т. 13, Вып. 3, С. 395-403.
- Бурковский И.В. 1984. Экология свободноживущих инфузорий. М. Изд-во МГУ, 208 с.
- Бурковский И.В. 1992. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ // *Издательство МГУ*, 208 с.
- Бурковский И.В. 2006. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М, КМК 285 с.
- Буруковский Р.Н. 1984. Об уточнении схемы вертикальной зональности морской донной фауны // *Океанология*, Т.24, вып.3 С. 515-518.
- Буш Н.А. 1917 (1918). Главнейшие термины флористической фитогеографии // *ЖРБО*. Т.2. С. 19-21.
- Буяновский А.И. 1994. Двустворчатые моллюски Камчатки и перспективы их использования // М. ВНИРО, 99 с.
- Буяновский А.И. 2004. Пространственно-временная изменчивость размерного состава в популяциях двустворчатых моллюсков, морских ежей и десятиногих ракообразных. М, Изд-во ВНИРО, 306 с.
- Быков Д. 2004. Орфография. М., Вагирус, 686 с.
- Бьерке А.Р. 1993. Норвегия. Гонконг: Изд. "М. Томкинсон". 128 с.
- Вавилов Н.И. 1931. Линнеевский вид как система // *Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции*. Т. 26, вып. 3 С. 109-134.
- Вальтер Г. 1968. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. I. Тропические и субтропические зоны. М, Прогресс, 551 с.
- Вальтер Г. 1975а. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. II. Леса умеренной зоны. М, Прогресс, 424 с.
- Вальтер Г. 1975б. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. III. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни // М. Прогресс, 428 с.
- Вальтер Г. 1982. Общая геоботаника // М., Мир, 261 с.
- Варга З. 1976. Зоогеографическое расчленение палеарктической оральной фауны // *ЖОБ*, Т.37, №5 С. 660-678.
- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 232 с.
- Василенко С.В. 1974. Капреллиды (морские козочки) морей СССР и сопредельных вод // *Определители по фауне...*, № 107 Л. Наука 288 с.
- Верещагин Г.Ю. 1940. Происхождение и история Байкала, его фауны и флоры // *Тр. Байк. лимн. ст. АН СССР*, Т.10.
- Верещака А.Л. 2000. Глубоководная бентопелагиаль: жизнь у дна // М, Научный мир, 240 с.
- Верещака А.Л. 2003. Биология моря // М. Научный мир, 192 с.
- Верещака А.Л., Гебрук А.В. 2002. Креветки (Decapoda Macrura Natantia) // В кн.: Биология гидротермальных систем, М, КМК С. 185-197.
- Вехов В.Н. 1992. Зостера морская Белого моря // М. изд-во МГУ. 144 с.
- Виленкин Б.Я. 1978. Взаимодействующие популяции // *Математическое моделирование в экологии*, М. Наука С. 5-16.

- Виноградов Л.Г. 1941. Камчатский краб // Владивосток, ТИНРО, 94 с.
- Виноградова К.Л. 1977. Отдел Красные водоросли (Rhodophyta) // Жизнь растений. Том 3. Водоросли. Лишайники. М.: "Просвещение". С. 192-250.
- Виноградова Н.Г. [Vinogradova N.G.] 1962. Vertical zonation in the distribution of deep-sea benthic fauna in the ocean // Deep-Sea Research, V.8 С. 245-250.
- Виноградова Н.Г. 1956. Зоогеографическое районирование абиссали Мирового океана // Докл. АН СССР, Т.3, №1.
- Виноградова Н.Г. 1958. Вертикальное распределение глубоководной донной фауны // Труды ИА АН СССР, Т.27 С. 86-122.
- Виноградова Н.Г. 1969. Географическое распространение глубоководной донной фауны // В кн.: Тихий океан. Биология Тихого океана Кн. II. 154-
- Виноградова Н.Г. 1977. Фауна шельфа, материкового склона и абиссали // В кн.: Биология океана. Биологическая структура океана М. Наука Т.1 С. 178-198.
- Возжинская В.Б. 1961. Донные макрофиты морских побережий о. Сахалин // Автореф. дисс. канд. биол. наук. М. 16 с.
- Возжинская В.Б. 1971. Беломорские фукоиды, их распределение, биология развития, продукция // Основы биологической продуктивности океана и ее использование, М.: "Наука". С. 172-182.
- Возжинская В.Б. 1977. Донная растительность // Океанология. Биология океана, т. 1: Биологическая структура океана. М.: "Наука". С.78-88.
- Возжинская В.Б. 1986. Донные макрофиты Белого моря // М.: "Наука". 192 с.
- Возжинская В.Б., Кейлис-Борок И.В., Кузин В.С. 1990. Глубоководные макрофиты подводных гор Атлантического океана // Биология моря. № 3. С. 60-62.
- Возжинская В.Б., Цапко А.С., Блинова Е.И., Калугина А.А., Петров Ю.Е. 1971. Промысловые водоросли СССР (справочник) // М.: "Пищевая промышленность". 270 с.
- Вольская Н.П., Каминер К.М. 1985. К особенностям формирования и концентрации сноса водорослей на Филлофорном поле Зернова // Биол. ресурсы водоёмов в условиях антропогенного воздействия. Киев: "Наукова думка". С. 5.
- Вомперский С.Э. и др. 1999. Заболоченность России как фактор связывания атмосферного углерода // В сб.: Круговорот углерода на территории России. НТП "Глобальные изменения природной среды и климата" под. ред. Заварзина Г.А. М.: Миннаука РФ. С. 124-145.
- Воробьев В.П. 1949. Бентос Азовского моря. Труды АзЧерНИИ, Вып.13, Крымиздат, 194 с. + 42 табл.
- Воронов А.Г. 1963. Биогеография. Изд-во МГУ, 229 с.
- Воронов А.Г. 1976. Общие вопросы биогеографии и её основные направления на современном этапе // Итоги науки и техники. Биогеография. Т.1. Общие вопросы и основные направления исследований современной биогеографии. Под ред. В.М. Неронова. М. ВИНТИ. С. 8-97.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г. 2002. Биогеография с основами экологии. Учебник для студентов высших учебных заведений, обучающихся по географическим и экологическим специальностям // М, Изд-во МГУ, Высшая школа, 392 с.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. 1985. Биогеография мира. Учеб. для студ. географ. спец. ун-тов // М, Высшая школа, 272 с.
- Воскобойников Г.М. 2006. Механизмы адаптации, регуляции роста и перспективы использования макрофитов Баренцева моря // Автореф. дисс. докт биол. наук. Мурманск. 45 с.
- Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность 2004 // М. Наука, кн. 1 479 с, кн. 2. 575 с.
- Второв П.П., Дроздов Н.Н. 2001. Биогеография. Рекомендовано Министерством образования Российской Федерации в качестве учебника для студентов высших учебных заведений // М, Владос, 304 с.
- Галкин С.В. 2002. Пространственно-экологическая структура и география гидротермальных сообществ // В кн.: Биология гидротермальных систем, М, КМК. С. 363-409.
- Галкин Ю.И. 1964. Многолетние изменения в распределении двустворчатых моллюсков в южной части Баренцева моря // Тр. ММБИ Вып. 6(10). М.-Л. С. 22-40.
- Галкин Ю.И. 1976. Распределение моллюсков семейства Trochidae (Gastropoda, Prosobranchia) Баренцева моря // Донная фауна краевых морей СССР, М.. С. 61-76.
- Галкин Ю.И. 1986. Многолетние изменения донной фауны // Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря, Апатиты. С. 43-52.
- Галкин Ю.И. 1991. Многолетние изменения донной фауны под влиянием климата (на примере моллюсков Баренцева моря) // Автореф. дисс... доктора биол. наук, Л., ЗИН, 46 с.
- Гаузе Г.Ф. [Gause G.F.] 1934. The struggle for existence. Baltimore: Williams a Williams, 1934 (перепеч.:

- New York: Dover, 1971).
- Гебрук А.В. 1990. Глубоководные голотурии семейства эльпидиид. М.: Наука. 160 с.
- Гептнер В.Г. 1936. Общая зоогеография. // М.-Л., Биомедгиз, 548 с.
- Гершанович Д.Е., Елизаров А.А., Сапожников В.В. 1990. Биопродуктивность океана // М., Агропромиздат, 438 с.
- Гиляров А.М. 1988. Соотношение органицизма и редуционизма как основных методологических подходов в экологии // ЖОБ, Т. 49, №2, С. 202-217.
- Гиляров А.М. 1990. Популяционная экология. Изд-во МГУ, 191 с.
- Гиляров М.С. 1943. Параллелизм в формировании энтомоценозов злаковых полей в Восточной Европе и в Северной Америке // Докл. АН СССР Т.38 № 1.
- Гиляров М.С. 1980. Биоценология и агроценология // Структурно-функциональная организация биоценозов, М., Наука, С. 8-22.
- Гладенков Ю.Б. 1978. Морской верхний кайнозой северных районов. М.: Наука. 194 с.
- Голиков А.Н. 1963. Брюхоногие моллюски рода *Neptunea* Bolten // Фауна СССР, Нов. сер., Л., Наука, Вып. 85. 218 с.
- Голиков А.Н. 1980. Моллюски *Vacciniinae* Мирового океана // Фауна СССР, Л., Наука, т. 5, вып. 2, 466 с.
- Голиков А.Н. 1982. О принципах районирования и унификации терминов в морской биогеографии // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука, С. 94-99.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. 1972. Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов // Докл. АН СССР. Т. 203, № 5. С. 1190-1192.
- Голлербах М.М. 1977. Распространённость водорослей в современных водоёмах, их биомасса и продукция // Жизнь растений. Т. 3. Водоросли. Лишайники. М.: "Просвещение". С. 360-364.
- Горбунов Г.П., 1946. Донное население Новосибирского мелководья и центральной части Северного Ледовитого океана // Тр. дрейфующей эксп. Главсевморпути на ледокольном пароходе "Т. Седов" 1937-1940 гг. Т.3. С. 30-138.
- Городков К.Б., 1986. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II // Энтомологическое обозрение, Т.65, №1. С. 81-95.
- Грабовский В.И. 1995. Зоны вторичного контакта: эффекты отбора против гибридов, ассортативности спариваний и конкуренции // ЖОБ Т.56 №3. С. 291-309.
- Грабовский В.И. 2005. <http://nature.ok.ru/models/index.htm>
- Грант В. 1980. Эволюция организмов // М, Мир, 407 с.
- Гроссвальд М.Г. 1983. Покровные ледники континентальных шельфов. М, Наука, 216 с.
- Гурьянова Е.Ф. 1938. К вопросу о составе и происхождении фауны абиссали Полярного бассейна // ДАН СССР, 20(4).
- Гурьянова Е.Ф. 1939. К вопросу о происхождении и истории развития фауны Полярного бассейна // Изв. АН СССР, сер. биол., 5. С. 679-704.
- Гурьянова Е.Ф. 1951. Бокоплавы морей СССР и сопредельных вод. Определители по фауне СССР (Вып. 41). Л.: Наука, 1033 с.
- Гурьянова Е.Ф. 1964. Зоогеографическое районирование донной фауны Мирового океана (донная фауна материковой отмели) // Физико-географический Атлас Мира, карта 68б и объяснительная записка к ней, М., Из-во АН СССР и ГУГК ГТК СССР.
- Гурьянова Е.Ф. 1972. Зоогеографическое районирование моря // Исследования фауны морей, Вып.10(18). С. 8-21.
- Гурьянова Е.Ф. 1957. К зоогеографии Арктического бассейна // Материалы наблюдений научно-исследовательских дрейфующих станций "Северный Полюс-3" и "Северный Полюс-4" 1954/55 года, Т. 1, Л., Изд-во "Морской транспорт", С. 343-355.
- Давиташвили Л.Ш. 1933. Обзор моллюсков третичных и послетретичных отложений крымско-кавказской нефтеносной провинции // Государственное научно-техническое нефтяное изд-во, Л-М, 168 с.
- Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография. Географическое распространение животных // М, Прогресс, 518 с.
- Денисов А.К. 1980. Последниковая динамика северной границы ареала дуба черешчатого в СССР и филоценогенез дубрав севера // Лесоведение, №1. С. 3-11. Цит. по: Восточно-европейские леса..., 2004.
- Денисова Г.А. 1981. Семейство тыквенные (*Cucurbitaceae*) // Жизнь растений, Т.3, М, Посвещение. С. 53-61.
- Дерюгин К.М. 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования // Записки Имп. акад.

- наук, т.34, сер.8, 929 с.
- Дерюгин К.М. 1924. Баренцево море по Кольскому меридиану (33°30' в.д.) // Тр. Северной научно-промысловой эксп., вып.19, 103 с.
- Детинова Н.Н. 1993. Вертикальное распределение полихет у побережья Намибии // Питание морских беспозвоночных в разных вертикальных и широтных зонах, ИО РАН. С. 56-65.
- Джиллер П. 1988. Структура сообществ и экологическая ниша // М. Мир 184 с.
- Дигас Л.А. 1969. Распределение фораминифер в современных осадках Баренцева моря и пограничных с ним участках Гренландско-Норвежского бассейна. Автореф. канд. дис., Саратов, изд. СГУ, 27с.
- Днестровская Н.Ю., Жирков И.А. в печати. *Micronephthys* (Polychaeta: Nephtyidae) of Northern Europe and Arctic // Зоология беспозвоночных.
- Добровольский А.Д., Залогин Б.С. 1982. Моря СССР. М, изд-во МГУ, 192 с.
- Друщиц В.В. 1974. Палеонтология беспозвоночных. Из-во МГУ. 528 с.
- Думнов и др. 2001. Природные ресурсы и окружающая среда России (аналитический доклад) // М. НИИ-Природы РФФИ, 572 с.
- Дыбская Т.И., Разумовский С.М. 1978. О границе двух ботанико-географических районов на юге Московской области // Бюллетень Главного ботанического сада, Выпуск 109 М, Наука. С. 33-37.
- Дьяконов А.М. 1945. Взаимоотношения арктической и тихоокеанской морских фаун на примере зоогеографического анализа иглокожих // Журн. общ. биол. Т. 6. № 2. С. 125-155.
- Дьяконов А.М. 1950. Фауна иглокожих Малайского архипелага и её связь с прошлым и настоящим Мирового океана // Тр. Ленингр. об-ва.
- Дьяконов А.М. 1955. Об амфицифическом распространении иглокожих // В кн. "Памяти академика Л.С. Берга" М.-Л. Издательство АН СССР. С. 449-462.
- Ефремов и др. 1994. Запасы углерода в экосистемах болот // Углерод в экосистемах лесов и болот России. Под ред. Алексеева В.И. и Бердси РЭА. Красноярск Ин-т леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН. С. 128-139.
- Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Шаповалов А.В., Бессуднова З.А., Носкова Н.Г., Тесакова Е.М. 2002. Об ископаемых носорогах эласмотериях (с привлечением материалов из коллекций Геологического музея им. В.И. Вернадского РАН) // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В. И. Вернадского. № 9. 48 с.
- Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Кузнецова Т.В., Раутиан А.С. 2001. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос, С. 287-306.
- Жерихин В.В. 1978. О возможном механизме экспансии покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. геол. № 3. С. 155.
- Жерихин В.В. 1987. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. №1. С. 3-12.
- Жерихин В.В. 1993. Природа и история травяных биомов // З.В. Карамышева (ред.) Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб.-М.: Ин-т географии РАН, Ботанич. ин-т РАН, Росс. ботанич. общ-во. С. 29-49.
- Жерихин В.В. 1994. Генезис травяных биомов // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.1. М. Недра. С. 132-137.
- Жерихин В.В. 1995. Природа и история биома средиземноморского типа // А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.2. М. Палеонтол. ин-т РАН. С. 95-100.
- Жерихин В.В. 1997. Основные закономерности филоценологических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя). Автореферат дисс. на соиск. уч. ст. д. биол. н. М. 80 с.
- Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по паэкологии и фиоценогенетике // М.: КМК, 542 с.
- Жерихин В.В., Расницын А.П. 1980. Биоценотическая регуляция эволюции // К.Л. Паавер (ред.). Микро- и макроэволюция. Материалы симпозиума, Кяэрику, 2-5 сент. 1980. Тарту. С. 77-81.
- Жирков И.А. 2001. Полихеты Северного Ледовитого океана // М.: Янус-К, 632 с.
- Жирков И.А. 2004. О методике биогеографических границ // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина, Владивосток, Дальнаука. С. 98-111.
- Жирков И.А. 2009. Ревизия Ampharetidae (Polychaeta) с модифицированными торакальными нотоподиями // Зоология беспозвоночных, _____
- Жирков И.А., Леонтович М.К. 2001. *Terebellidae* Grube, 1851 // В кн.: Жирков И.А., 2001. Полихеты Северного Ледовитого океана. М.: Янус-К. С. 495-534.
- Жирков И.А., Миронов А.Н. 1985. К зоогеографии полихет Северного Ледовитого океана // Тр. ИОАН, Т.120. С. 137-151.
- Жирков И.А., Паракецова Н.Ю. 1996. Обзор видов *Micronephthys* (Polychaeta, Nephtyidae) из Белого

- моря // Зоологический журнал, Т. 75, Вып. 6, с. 831-840.
- Завалко С.Е. 1988. Эпифитирование морских макрофитов как адаптация к эвтрофированию и подвижности воды // Биология моря. Вып. 6. С. 36-42.
- Заика В.Е., Киселёва М.И. и др. 1992. Многолетние изменения бентоса Черного моря // Киев: Наук. думка. 248 с.
- Заика В.Е., Макарова Н.П. 1986. Увеличение численности медуз в Чёрном море как показатель экологических нарушений // Вест. АН УССР, №11. С. 78-81.
- Зайцев Г.Н. 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике // М, Наука, 424 с.
- Зайцев Ю.П. 2006. Введение в экологию Чёрного моря // Одесса, Эвен, 223 с.
- Замилатская Е.К., Гудимов А.В., Семёнов В.Н. 1987. Исходные комплексы моллюсков и закономерности формирования танатоценозов в бассейне Белого моря // Проблемы четвертичной палеоэкологии и палеогеографии северных морей. Апатиты, изд. Кольского филиала АН СССР, С. 45-47.
- Заренков Н. А. 2005. Симметрии и гомологии геомериды // ЖОБ, Т.66, № 6. С. 503-521.
- Захаров А.А. 2006. Миграционные стратегии у муравьёв // Чтения памяти академика М.С. Гилярова, 1-е чтения - 1 октября 2002 г, г. Йошкар-Ола, М, КМК. С. 53-78.
- Захаров В.Ф. 1978. Мировой океан и ледниковые эпохи плейстоцена. Л, Гидрометеиздат, 66 с.
- Зевина Г.Б. и др. 2004. Каталог фауны обрастания в Мировом океане. Том 1. Усоногие раки, гидроиды, мшанки, моллюски. М, КМК, 219 с.
- Зезина О.Н. 1971. Распространение и некоторые черты биологии современных брахиопод. Дисс... канд. биол. наук, М, ИО АН СССР.
- Зезина О.Н. 1973. Биогеографическое районирование бентали Мирового океана по брахиоподам // Тр. ВНИРО, Т.84. С. 166-180.
- Зезина О.Н. 1985. Современные брахиоподы и проблемы батимальной зоны океана // М. Наука, 247 с.
- Зезина О.Н. 1986. Моллюски и брахиоподы в биологическом фильтре современных и древних морей // В сб.: Биодифференциация осадочного вещества в морях и океанах под ред. А.П. Лисицына, изд-во Ростовского государственного университета, С. 156-162.
- Зенкевич Л.А. [Zenkevitch L.A.] 1959. The classification of brackish-water basins, as exemplified by the seas of the U.S.S.R. // Arch. oceanogr. e limnol., Vol. 11, Suppl, P. 53-61.
- Зенкевич Л.А. 1946. Фауна моря // В кн.: Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бирштейн Я.А. География животных. Для географических факультетов // М, Советская наука. С. 92-223.
- Зенкевич Л.А. 1947а. Фауна и биологическая продуктивность моря // Л., Сов. наука, Т.2, 588 с.
- Зенкевич Л.А. 1947б. О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн., Т.26, вып. 3. Цит. Л.А. Зенкевич. Избранные труды, Т.2, М, Наука. С. 5-26.
- Зенкевич Л.А. 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря // Л., Сов. наука, Т.1, 506 с.
- Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР // М, Изд-во АН СССР, 739 с.
- Зенкевич Л.А. 1970. Донная фауна океана // В кн. "Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды М. Наука. С. 213-227.
- Зенкевич Л.А. 1971 К вопросу о древности океана и его фауны // В сб.: "История Мирового океана" М, Наука. Цит. по: Л.А. Зенкевич. Избранные труды, Т.2, М, Наука. С. 224-231.
- Зенкевич Л.А. 1977. Биологическая структура океана // Избранные труды. Том II. Биология океана. М.: "Наука". С. 26-38.
- Зёрнов С.А. 1909. Фауна филофоры (Algae - Rhodophyceae) - филофорное поле в северо-западной части Черного моря. Зоологическая экскурсия на пароходе "Федя" 11-14 апреля 1908 года // Ежегодник зоол. музея Импер. Академии Наук. Т. 14. С.181-191.
- Зёрнов С.А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Имп. Акад. наук по Физ.-мат. отд-нию. Т. 32, № 1. 299 с.
- Зёрнов С.А. 1949. Общая гидробиология. Издание второе // М-Л, изд-во АН СССР, 587 с.
- Зинова А.Д. 1953. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М.-Л. "Наука", 225 с.
- Зинова А.Д. 1962. К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана // Комиссия по рыбохозяйственному исследованию западной части Тихого океана // Конф. по совмест. исслед. флоры и фауны. Тез. докл. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. 11 с.
- Зинова А.Д. 1967. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.-Л.: "Наука". 398 с.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Фёдоров В.Д. 2003. Фитопланктон Белого моря // Москва Янус-К 167 с.
- Исаченко А.Г., Шляпников А.А. 1989. Ландшафты. М, Мысль, 504 с.
- Кабаков О.Н. 2006. Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera:

- Scarabaeinae) фауны России и сопредельных стран // М, КМК, 374 с.
- Каган Б.А., Мони́н А.С. 1975. Приливы // *Океанология. Физика океана*. Т.2. Гидродинамика океана, М. Наука, С.255-299.
- Кагулина-Гутник А.А. 1975. Фитобентос Чёрного моря. Киев, Наукова думка, 247 с.
- Казенс Д. 1982. Введение в лесную экологию М. Лесная промышленность, 144 с.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. 1993а. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты // В сб.: "Проблемы доантропогенной эволюции биосферы", М, "Наука". С. 60-95.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. 1993б. Симптоматика экологических кризисов // *Стратиграфия. Геологическая корреляция*, Т.1, №5. С. 3-8.
- Калугина-Гутник А.А. 1971. Видовой состав и географическое распространение макрофитов Красного моря // *Бентос шельфа Красного моря*. Киев: "Наукова думка". С. 232-267.
- Калугина-Гутник А.А. 1975. Фитобентос Черного моря // Киев "Наукова думка". 247 с.
- Камалтинов Р.М. 2002 (дтировано 2001). Амфилоды (Amphipoda: Gammaroidea) // В: Тимошкин О.А. (ред.), Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна, Т. 1(1). Озеро Байкал. Наука, Новосибирск, С. 572-831.
- Камалтинов Р.М. 2002 (датировано 2001). Амфилоды (Amphipoda: Gammaroidea) // В: Тимошкин О.А. (ред.), Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна, Т.1. Наука, Новосибирск, С. 572-831.
- Каменев Г.М. (Kamenev G.M.) 1995. Species composition and distribution of bivalve mollusks on the Commander island shelf // *Malacological Review*, Vol. 28, P. 1-23.
- Каменев Г.М. 1990. Биогеографическая характеристика и распределение двустворчатых моллюсков на шельфе Командорских островов // В сб.: Жирмунский А.В. (отв. редактор) "Биология морских беспозвоночных", Владивосток, ДВО АН СССР, С. 44-52.
- Кантор Ю.И. 1990. Брюхоногие моллюски Мирового океана. Подсемейство Волютопсина // М, Наука, 180 с.
- Карпевич А.Ф. 1975. Теория и практика акклиматизации водных организмов // М, Пищевая промышленность, 432 с.
- Карпинский М.Г. 1984. Особенности распределения бентоса на подводной окраине Перу // Дисс. канд. биол. наук, М, ИО АН СССР, 195 с.
- Карпинский М.Г. 1985. Особенности распределения бентоса на подводной окраине Перу // М., ОРТИ ВНИРО, 78 с.
- Карпинский М.Г. 1987. Распределение трофических группировок бентоса у берегов Перу // Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ, М., ИОАН СССР. С. 54-59.
- Карпинский М.Г. 1988. Количественное распределение бентоса у берегов Перу в зависимости от факторов среды // Количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосных рыб, М., ВНИРО. С. 91-103.
- Карпинский М.Г. 1996. Оппортунистические популяции бентоса Перуанского шельфа и Эль-Ниньо // *Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов*, М, ОНТИ ВНИРО. С. 21-29.
- Карпинский М.Г. 2000. Новый тип трофической структуры бентоса // *Морские гидробиологические исследования*, М, ВНИРО. С. 99-103.
- Карпинский М.Г. 2002. Экология бентоса Среднего и Южного Каспия // М, изд-во ВНИРО, 283 с.
- Карпинский М.Г. в печати. Ещё раз к вопросу о глубоководной донной фауне Каспия // *Зоологический журнал*.
- Кафанов А. И. 1978. О центрах происхождения и некоторых чертах экологической эволюции холодноводных морских малакофаун Северного полушария // *Биология моря*, 1. С. 3-9.
- Кафанов А.И. (Kafanov A.I.) 1999. Neogene *Macoma* (Bivalvia, Tellinidae) migration from the Pacific to the Atlantic through the Bering Strait: taxonomic and biogeographic remarks // *Bull. Delia Soc. Paleontol. Itahana*. V. 38. P. 77-85.
- Кафанов А.И. 1982. Кайнозойская история малакофаун шельфа Северной Пацифики // *Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования*. М.: Наука. С. 134-176.
- Кафанов А.И. 1991. Двустворчатые моллюски и фаунистическая биогеография Северной Пацифики // Владивосток ДВО ВН СССР 196 с.
- Кафанов А.И. 2004а. примечание редактора на стр. 77 // *Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина* под ред. А.И. Кафанова, Владивосток, Дальнаука.
- Кафанов А.И. 2004б. Чарльз Лайель и становление исторической биогеографии // *Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина*, Владивосток, Дальнаука. С. 8-48.
- Кафанов А.И. 2005. Континуальность и дискретность геомериды: биономический и биотический

- аспекты // Журнал общей биологии, Т.66, №1. С. 28-54
- Кафанов А.И. 2006. Биогеография: география или биология?
- Кафанов А.И. 2007а. К анализу творческого наследия Я.И. Старобогатова (вместо предисловия) // В сб.: "Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных памяти Я.И. Старобогатова" М. КМК, С. 5-16.
- Кафанов А.И. 2007б. Мордкович В.Г. "Основы биогеографии". М.: т-во науч. изданий КМК, 2005, 236 с. Рецензия // Журнал общей биологии, Т.68, №1. С. 87-89.
- Кафанов А.И., Борисовец Е.Э., Волвенко И.В. 2004. О применении кластерного анализа в биогеографических классификациях // Журнал общей биологии, Т. 65, № 3. С. 250-265
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А. 2000. Морская биогеография. Учебное пособие для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности "география" // М, Наука, 176 с.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А. 2005. Классики биогеографии: биобиблиографический указатель // www.biogeografers.dvo.ru
- Кафанов А.И., Лабай В.С., Печенева Н.В. 2003. Биота и сообщества макробентоса лагун Северо-восточного Сахалина // СахНИРО, Южно-Сахалинск, 2003, 176 с.
- Келлер Н. Б., Космынин В. Н. 1997. К вопросу о происхождении склерактиниевых кораллов (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: Scleractinia) // ДАН, т. 356, № 5. С. 662-664.
- Кириченко А.Н. 1951. Настоящие полужесткокрылые Европейской части СССР (Hemiptera). Определитель и библиография // Определители по фауне СССР..., Вып. 42, М.-Л. Из-во АН СССР, 423 с.
- Киселев И.А. 1980. Планктон морей и континентальных водоёмов. 2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение // Л., Наука, Ленинградское отделение, 440 с.
- Киселёва К.В., Разумовский С.М. 1971. Динамика растительного покрова и возможности классификации сообществ // В кн.: Совещ. по классификации растительности Л.. С. 45-49.
- Киселёва К.В., Разумовский С.М., Расницын С.П. 1969. Границы растительных сообществ и динамика растительности // Журнал общей биологии, Т. 30, № 2. С. 123-131.
- Киселевич К.А. 1923. Каспийско-волжские сельди. I // Труды Астрах. науч.-пром. экспед. 1914-1915 г. Т.2, 147 с.
- Клочкова Н.Г. 1996. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива и особенности её формирования // Владивосток: "Дальнаука". 292 с.
- Книпович Н.М. 1921. О термических условиях Баренцева моря в конце мая 1921 года // Бюлл. Российс. гидрол. ин-та, №9. С. 10-12.
- Кобякова З.И. 1956. Закономерности распределения десятиногих раков (Decapoda) в районе южного Сахалина // Труды проблемных и тематических совещаний. Вып. VI. Третья конференция по исследованию фауны дальневосточных морей / Под ред. Н.Б. Лوماкиной. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 47-64.
- Кожов М.М. 1962. Биология озера Байкал. М, изд-во АН СССР, 315 с.
- Козьма Прутков цит. по изданию: Козьма Прутков 1982. Сочинения. М, "Правда" 416 с.
- Колтун В.М. 1966. Четырёхлучевые губки северных и дальневосточных морей СССР // Определители по фауне СССР..., № 90, 112 с.
- Коновалова О.П. 2007. Грибы, ассоциированные с бурой водорослью *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis в Кандакшском заливе Белого моря // Курсовая работа. Рукопись. М.: Биофак МГУ. 40 с.
- Константинов А.С. 1967. Общая гидробиология. Учебник для университетов // М, Высшая школа, 431 с.
- Константинов А.С. 1972. Общая гидробиология. Учебник для университетов 2-е издание // М, Высшая школа, 472 с.
- Константинов А.С. 1979. Общая гидробиология. Учебник для университетов 3-е издание // М, Высшая школа, 480 с.
- Константинов А.С. 1986. Общая гидробиология. Учебник для университетов 4-е издание // М, Высшая школа, 472 с.
- Кочмен Л.К. и др., 1979. Берингов пролив // Л., Гидрометиздат. 198 с.
- Красилов В.А. 1969. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Владивосток. С. 12-30.
- Красилов В.А. 1986. Нерешённые проблемы эволюции. Владивосток: ДВНЦ, 140 с.
- Красилов В.А. 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений // М, Наука, 264 с.
- Кривохатский В.А. 2006. Рецензия на книгу В.Г. Мордковича "Основы биогеографии" // ЗЖ, Т. 85, № 6. С. 789-800.
- Крупнова Т.Н. 2002. Марикультура бурых водорослей в Приморье: современное состояние и перспективы развития // Материалы Всеросс. конф. "Пути решения проблем изучения, освоения

- и сохранения биоресурсов Мирового океана". М.: ВНИРО. С. 196-201.
- Крыжановский О.Л. 1976. О принципах зоогеографического районирования суши // ЗЖ, Т.55, Вып. 5. С. 965-975.
- Крыжановский О.Л. 2002. Состав и распространение энтомофаун земного шара // М, КМК, 237 с.
- Крылова Е.М. 2002. Двустворчатые моллюски (Bivalvia) // В кн.: Биология гидротермальных систем, М, КМК. С. 208-223.
- Кузнецов А.П. 1980. Экология донных сообществ Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). М, Наука, 244 с.
- Кузнецов Б.А. 1936. О некоторых закономерностях распространения млекопитающих по европейской части СССР // Зоол. ж., Т.40 №1. С. 96-127.
- Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны // Издательство АН СССР М.-Л. 322 с.
- Кусакин О.Г. (Kussakin O.G.) 1973. Peculiarities of the geographical; and vertical distribution of marine isopods and the problem of deep-sea fauna origin // Marine biology, Vol. 23, No.1. С. 19-34.
- Кусакин О.Г. (Kussakin O.G.) 1977. Intertidal ecosystems of the seas of the USSR // Helgolander wiss. Meeresunters. Vol. 30. P. 243-262.
- Кусакин О.Г. 1971. Распространение и некоторые особенности вертикального распределения равноногих ракообразных холодных и умеренных вод Мирового океана // Автореф. дисс. ... д.б.н., Л.
- Кусакин О.Г. 1979. Морские и солоноватоводные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод Северного полушария // Определители по фауне..., № 122 Л. Наука, 472 с.
- Кусакин О.Г., Ростомов С.А. 1982. Биогеографическая структура фауны равноногих ракообразных шельфа западного Сахалина и острова Монерон // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М: Наука. С. 176-184.
- Кучерук Н.В. 1985а. Сублиторальные донные сообщества зоны североперуанского апвеллинга // Дисс. канд. биол. наук, М, ИО АН СССР, 120 с.
- Кучерук Н.В. 1985б. Многощетинковые черви рода *Nothria* (Onuphidae): диагностические признаки, видовой состав и распространение // Л. ЗИН Исследования фауны морей Т. 34(42). С. 83-87.
- Кучерук Н.В., Басин А.Б., Котов А.В., Чикина М.В. 2002. Макрозообентос рыхлых грунтов северокавказского побережья Черного моря: многолетняя динамика сообществ // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. М: "Наука". С. 289-297.
- Лабунцова М.А. 1969. О ботанико-географическом районировании Южной Америки // Бюлл. Гл. бот. сада, Вып.72. 255
- Ламберт Д. 1991. Доисторический человек. Л.: Недра, 256 с.
- Лаптиховский В.В., 2006. Экология размножения колеоидных головоногих моллюсков // Автореф. дисс... д.б.н., М, ВНИРО, 28 с.
- Ласкарев В.Д. (Laskarev V.) 1924. Sur les equivalents du sarmatien superieur en Serbie // Rec. travaux offert a M. Jovan Cvijic par ses amis et collaborateurs a l'occasion de ses trentecing ans de travail scientifique. Beograd S. 1-13.
- Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А. 2004. Биологическое разнообразие. Учебное пособие для студентов..., обучающихся по направлению география и специальности география // М., Владос, 432 с.
- Левченко В.Ф. 1984. О внутренних связях и консервативности структур экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту. С. 22-23.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1986а. Два аспекта жизни: физический и биологический // Физика: проблемы, история, люди Л. С. 102-142.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1986б. Эволюция экосистем и глобальные экологические катастрофы // Важнейшие биотические события в истории Земли Таллин. С. 44-45.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. 1990. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // ЖОБ, Т.51, №5. С. 619-631.
- Леме Ж. 1976. Основы биогеографии // М, Прогресс, 309 с.
- Лепнёва С.Г. 1950. Жизнь в озёрах // Жизнь пресных вод СССР, Т.3. С. 257-552.
- Лесной фонд России (по учёту на 1 января 1998 года) 1999. М. ВНИИЦ лесресурс. 649 с.
- Лисицын А.П. Процессы современного осадкообразования в Беринговом море. М, Наука, 574 с.
- Лопатин И.К. 1989. Зоогеография. допущено Министерством народного образования СССР в качестве учебника для студентов биологических специальностей университетов // Минск, Высшэйшая школа, 318 с.
- Лучина Н.П. 1986. Количественное распределение плавающих водорослей *Sargassum natans* и *Sargassum fluitans* (Phaeophyta) в северной части Саргассова моря. Деп. ВИНТИ. № 4680-В86.

11 с.

- Лучина Н.П., Максимова О.В., Рыбников П.В., Кучерук Н.В. 1993. Влияние солености и температуры воды на морфологию и интенсивность роста черноморской филлофоры в условиях отделенности от субстрата // Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. М.: ИОРАН, С. 76-96.
- Лэк Д. 1957. Численность животных и её регуляция в природе // М, Изд-во иностранной литературы, 404 с.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога // М. Иностранная литература, 504 с.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция // М. Мир, 597 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики // М. Мир, 454 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция // М. Мир, 460 с.
- Макаров В.Н., Шошина Е.В. 1996. Динамика сезонного роста *Laminaria saccharina* в Баренцевом море // Биология моря. № 4. С. 238-248.
- Маккавеева Е.Б. 1979. Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря // Киев, Наукова думка, 228 с.
- Максимова О.В. (Maximova O.V.), Saker Fayes. 1999. Deep-sea calcareous Rhodophycophyta communities in the Levantine Sea // The Eastern Mediterranean as a Laboratory Basin for the Assessment of Contrasting Ecosystems (eds. P. Malanotte-Rizzoli, V.N. Eremeev). NATO Science Series: 2. Environmental Security - Vol. 51. Kluwer Academic Publishers. P. 437-440.
- Максимова О.В. 1980. Некоторые сезонные особенности развития и определение возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: "Наука". С. 73-78.
- Максимова О.В. 2001. Формирование ювенильных популяций *Fucus vesiculosus* в эстуарии и приэстуарном районе (Кандалакшский залив, Белое море) // Тез. докл. VIII Регион. научно-практ. конф. "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря". Архангельск. С.94-96.
- Максимова О.В. 2007. Обзор исследований карликовых и бентоплейстонных фукусовых (Fucales, Phaerophyceae) // Ботанический журнал. Т.92, № 6. С. 66-85.
- Максимова О.В., Кучерук Н.В. 1993. Эколого-морфологическая пластичность черноморской *Phyllophora nervosa* и проблема существования Филлофорного поля Зернова // Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. М.: ИОРАН, С. 97-106.
- Максимова О.В., Лучина Н.П. 2002. Современное состояние макрофитобентоса у побережья Северного Кавказа: реакция фитали на эвтрофикацию Черноморского бассейна // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. М.: "Наука". С. 297-308.
- Максимова О.В., Морчукова (Митясева) Н.А., (Maximova O.V., Moruchkova (Mitjaseva) N.A.) 2005. Long-term anthropogenic transformation and contemporary state of the North Caucasian Macrophytobenthos (Black Sea) // Oceanology. Vol. 45, suppl. 1. P. S168-S175.
- Максимова О.В., Мюге Н.С. 2007. Новые для Белого моря формы фукоидов (Fucaceae, Phaerophyceae). Морфология, экология, происхождение // Ботанический журнал. Т. 92, № 7. С. 965-986.
- Максимова О.В., Рыбников П.В. 1993. Морфологическое разнообразие прикрепленной *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. в северо-восточной части Чёрного моря: проблемы классификации // Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. М.: ИОРАН. С. 25-38.
- Максимова О.В., Сажин А.Ф. 2008. Роль половых продуктов макрофитов *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis и *Fucus vesiculosus* L. в летнем нанопланктоне прибрежных вод Белого моря // Океанология (в печати).
- Марти Ю.Ю. 1980. Миграции морских рыб // М. Пищевая промышленность, 248 с.
- Матвеев С.Д. 1971. Биогеографическое районирование, его этапы и критерии // Изв. АН СССР. Сер. геогр. №5. С. 22-28.
- Матишов Г.Г. 1986. Геоморфология дна в экосистемах моря // Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря, Апатиты. С. 5-26.
- Матюшкин Е.Н. 1972. Смешанность териофауны Уссурийского края: её общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня // Сб. Тр. Зоол. Музея МГУ, Т.13 / Исслед. по фауне Сов. Союза (млекопитающие). М.: МГУ. С. 86-144.
- Матюшкин Е.Н. 2005. Избранные труды // М. Т-во научных изданий КМК 660 с.
- Махлин М.Д. 1983. Семейство Цихловые (Cichlidae) // Жизнь животных, Т. 4, М., Просвещение, С. 412-415.
- Машкин В.И. 2006. Зоогеография. Допущено Министерством сельского хозяйства Российской

- Федерации в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по биологическим специальностям. Изд. второе, исправленное // М., Академический проект; Константа, 384 с.
- Медников Б.М. 1962. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов // Вопросы ихтиологии. Т.2. Вып.2.(23). С. 299-308.
- Медников Б.М. 1963. Экологические формы рыб и проблемы симпатрического видообразования // Зоол. ж. Т.42. Вып.1. С. 70-77.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общ. Биол. Т.48 №1. С. 15-26.
- Медников Б.М. 1995. Молекулярные основы концепции биологического вида // Российский химический журнал Т.39. №2. С. 30-38.
- Медников Б.М. 2005. Избранные труды: организм, геном, язык // М, КМК, 452 с.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры 2001. С-П. Изд-в Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии. 211 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры 2004. М. КМК.223 с.
- Мекаев Ю.А. 1987. Зоогеографические комплексы Евразии // Л. Наука. 126 с.
- Месяцев И.И. 1931. Моллюски Баренцева моря // Труды Государственного океанографического института, Т.1, Вып. 1, 168 с.
- Метелица К. 2004. Настоящую или искусственную // Независимая газета, 23 декабря 2004. С. 8.
- Микулин А.Е. 2003. Зоогеография рыб // М, Изд-во ВНИРО, 436 с.
- Мильчакова Н.А. 2001. Ресурсы макрофитов Черного моря: проблемы охраны и рационального использования // Экология моря. Вып. 57. С. 7-12.
- Мильчакова Н.А. 2002. О новых видах флоры макрофитов Черного моря // Экология моря. Вып. 62. С. 19-24.
- Мильчакова Н.А. 2003. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). (Под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской). Севастополь: "ЭКОСИ-Гидрофизика". С. 152-208.
- Миничева Г.Г. 1990. Прогнозирование структуры фитобентоса с помощью показателей поверхности водорослей // Ботанический журнал, т.75, № 11, С. 1611-1618.
- Миничева Г.Г. 1996. Динамика и долговременные изменения параметров поверхности фитобентоса северо-западной части Черного моря // Гидробиологический журнал, т.32, № 4, С. 3-9.
- Миничева Г.Г., Зотов А.Б., Косенко М.Н. 2003. Методические рекомендации по определению морфофункциональных показателей одноклеточных и многоклеточных форм водной растительности // Одесса. 33 с.
- Миркин Б.М. 1984. О парадигмах в фитоценологии // ЖОБ Т.45 №6. С. 749-758.
- Миркин Б.М. 1985. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука. 136 с.
- Миркин Б.М. 1987. О некоторых теоретических аспектах развития современной эколого-флористической классификации // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 92. Вып. 5. С. 4-89.
- Миркин Б.М. 2005. Проблема соотношения непрерывности и дискретности и современная экология // Журнал общей биологии, Т.66, №6. С. 522-526
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1997. Концепция фитоценоза: история дискуссий и современное состояние // Журн. общ. б иологии. Т. 58, № 2. С. 106-116.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2000. Значение теоретического наследия С.М. Разумовского для науки о растительности // Журнал общей биологии, Т. 61. №6. С. 662-669.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2005. Основы общей экологии: Уч. пособие М.: Университетская книга. 240 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мулдашев А.А. 2001. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности // М. "Логос". 263 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. 2002. Современная наука о растительности. Учебник // М, Логос 264 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1979. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М. ВИНТИ, Т.3. С. 71-137.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М, Наука, 134 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной

- фитоценологии. М, Наука, 223 с.
- Миронов А.Н. 1977. Особенности современного распространения семейств морских ежей разного геологического возраста // *Океанология* Т.17 Вып.1. С. 153-157.
- Миронов А.Н. 1980. Два пути формирования глубоководной фауны морских ежей // *Океанология* Т.20 Вып.4. С. 703-708.
- Миронов А.Н. 1981. О принципах зонального районирования бентали на фаунистической основе // *ЗЖ* Т.60 Вып.8. С. 1125-1128.
- Миронов А.Н. 1982. Роль Антарктики в формировании глубоководной донной фауны мирового океана // *Океанология* Т.22 Вып.3. С. 486-491.
- Миронов А.Н. 1983. Аккумулятивный эффект в распространении морских ежей // *ЗЖ* Т.62 Вып.8. С. 1202-1208.
- Миронов А.Н. 1985. О возрасте глубоководной донной фауны антарктического происхождения // *Тр. ЗИН АН СССР* Т.130. С. 82-87.
- Миронов А.Н. 1985. Роль расселения в формировании современных фаунистических комплексов морских ежей в тропической зоне // *Океанология* Т.25 Вып.2. С. 301-307.
- Миронов А.Н. 1985. Циркумконтинентальная зональность в распространении морских ежей Атлантического океана // *Тр. Ин-та океанологии АН СССР* Т. 120. С. 70-95.
- Миронов А.Н. 1986. Вертикальное распространение морских ежей // *ЗЖ* Т.65 Вып.9. С. 1341-1349.
- Миронов А.Н. 1987. Эхиноидеи Мирового океана и формирование современных фаунистических комплексов: Дисс. ... докт. биол. наук / Ин-т океанологии АН СССР. М. 243 с.
- Миронов А.Н. 1989. Меридиональная асимметрия и пограничный эффект в распространении морских ежей в открыто-океанических районах // *Океанология*. 1989. Т.29, Вып.5. С. 845-854.
- Миронов А.Н. 1990. Фаунистический подход к изучению современных экосистем // *Океанология*. Т. 30, вып. 6. С. 1006-1012.
- Миронов А.Н. 1993. Типы внешнего облика и адаптивная эволюция морских ежей // *Океанология* Т.33 Вып.3. С. 406-414.
- Миронов А.Н. 1994. Донные фаунистические комплексы океанических островов и подводных поднятий // *Труды ИО РАН* Т.129. С. 7-16.
- Миронов А.Н. 1999. Проблемы "чистой" биогеографии и разграничения биотического и биоценотического подходов // *Журн. общ. биологии*. Т. 60, № 2. С. 213-228.
- Миронов А.Н. 2002. Адаптации и преграды расселению видов // *Адаптационные аспекты формирования морской фауны* / под ред. А.П. Кузнецова, О.Н. Зезиной. М.: Изд-во ВНИРО. С. 95-111.
- Миронов А.Н. 2004. Природа биотических границ // *Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина* / под ред. А.И. Кафанова. Владивосток Дальнаука, С. 67-97.
- Миронов А.Н. 2006. Центры перераспределения морской фауны // *ЗЖ* Т.85 №1. С. 3-17.
- Миронов А.Н., Гебрук А.В., Москалёв Л.И. [Mironov A.N., Gebruk A.V., Moskaliev L.I.] 1998. Biogeographical patterns of the hydrothermal vent fauna: a comparison with "non-vent biogeography" // *Sah. Biol. Mar.* V.39. P. 367-368
- Миронов А.Н., Гебрук А.В., Москалёв Л.И. [Mironov A.N., Gebruk A.V., Moskaliev L.I.] 2001. Why are the obligate taxa of a high rank absent in shallow-water hydrothermal vent and cold seep communities? *Geology and Geophysics of MidOceanic Ridges. Abstract Book. Workshop Held by the Russian Branch of the InterRidge International Project* St. Petersburg, May 23-25, 2001. VNIИ Okeanologiya, Saint-Petersburg, p. 60.
- Миронов А.Н., Гебрук А.В., Москалёв Л.И. 2002. География гидротермальных сообществ и облигатных гидротермальных таксонов // *В кн.: Биология гидротермальных систем*, М, КМК. С. 410-455.
- Миронов А.Н., Крылова Е.М. [Mironov A.N., Krylova E.M.] 2006. Origin of the fauna of the Meteor Seamounts, north-eastern Atlantic // *In: Mironov A.N., Gebruk A.V. and Southward A.J. (Eds). Biogeography of the North Atlantic seamounts* Moscow: KMK Scientific Press Ltd.. С. 22-57.
- Михайлова Т.А. 1996. Видовой состав водорослей на плантации *Laminaria saccharina* в Белом море // *Ботанический журнал*. Т. 81, № 4. С. 42-47.
- Михайлова Т.А. 2000. Структура и межгодовая динамика ламинариевого фитоценоза в Белом море // *Ботанический журнал*. Т. 85, № 5. С. 78-88.
- Михайлова Т.А. 2006. Восстановительная сукцессия после промысла ламинарий в Белом море // *Материалы X научной конф. ББС им. Н.А. Перцова*. М.: "Триф и К". С. 157-160.
- Михайлова Т.А., Мохова О.Н. 2001. Изучение восстановления сообществ фукусовых водорослей в Белом море // *Рыбное хозяйство*. № 5. С. 40-41.
- Моисеев С.И. 2001. Вертикальное распределение и поведение nektonных кальмаров семейства

- Ommastrephidae и некоторых других групп головоногих // Дисс... канд. биол. наук, М, ВНИРО, 158 с.
- Мокиевский М.О, Азовский А.И. [Mokievsky V., Azovsky F.] 2003. Re-evaluation of species diversity patterns of free-living marine nematodes // Journal of experimental marine biology and ecology. Vol. 243. P. 137-154.
- Монин А.С. 1977. История Земли // Л., Наука, 128 с.
- Монин А.С., Шишков Ю.А. 1979. История климата // Л., Гидрометеиздат, 407 с.
- Мордкович В.Г. 1982. Степные экосистемы // Новосибирск. Наука. 206 с.
- Мордкович В.Г. 2001. Биogeография (избранные лекции). Часть 1. Общая биogeография // Новосибирск, Новосибирский государственный педагогический университет, 171 с.
- Мордкович В.Г. 2005. Основы биogeографии // М.: КМК, 236 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М-Л, из-во АН СССР, 288 с.
- Морозов Г.Ф. 1914. Биология наших лесных пород // СПб, 111 с. Цит. по: Восточно-европейские леса..., 2004.
- Морозова-Водяницкая Н.В. 1948. "Филлофорное поле Зернова" и причины его возникновения // Тр. Севаст. Биол. станции. Т. VI: Сборник памяти акад. С.А. Зернова. С. 216-226.
- Морозова-Водяницкая Н.В. 1959. Растительные ассоциации в Черном море // Тр. Севаст. Биол. станции. Т. XI. С. 3-28.
- Морская биogeография 1982. М: Наука, 307 с.
- Морская геоморфология. Терминологический справочник. 1980. М, Мысль, 280 с.
- Москалёв Л.И. 2002а. Открытие и исследование гидротерм и холодных высачиваний сероводорода и метана дне Мирового океана // В кн.: Биология гидротермальных систем, М, КМК. С. 25-58.
- Москалёв Л.И. 2002б. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // В кн.: Биология гидротермальных систем, М, КМК. С. 201-207.
- Москалёв Л.И. 2006. Мэтры глубин // М, КМК, 249 с.
- Мэгаран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 181 с.
- Наумов Д.В., Пропп М.В., Рыбаков С.Н. 1985. Мир кораллов. Ленинград гидрометеиздат, 359 с.
- Невесская Л.А. 1999. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Мезозой. Кайнозой // Труды Палеонтологического Института РАН, Т. 274. М, Наука, 502 с.
- Невесская Л.А. 2004. Пермо-триасовый и мел-палеогеновый кризисы биоты: различие и сходство // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы, Вып. 6, М, ПИН РАН. С. 51-56.
- Невесская Л.А. Ильина Л.Б., Парамонова Н.П., Попов С.В., Бабак Е.В., Гончарова И.А. 1987. Эволюционные преобразования моллюсков в бассейнах различного типа // Палеонтологический журнал.. № 4. С. 5-15.
- Невесская Л.А., Попов С.В., Гончарова И.А., Ильина Л.Б., Парамонова Н.П. 2006. Ускоренная эволюция моллюсков Восточного Паратетиса в условиях пониженной конкуренции // В сб.: Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова М.: КМК. С. 334-358.
- Нейман А.А. 1963. К вопросу о закономерностях состава морских донных биоценозов // ЖЖ, Т. 42, №4. С. 618-621.
- Нейман А.А. 1988. Количественное распределение и трофическая структура бентоса шельфов Мирового океана // М, ВНИРО. С. 1-101.
- Неронов В.М. 1980. Количественные методы в биogeографии // Итоги науки и техники, серия биogeография Т. 2 Количественные методы в биogeографии М, ВИНТИ. С. 6-64.
- Несис К.Н. (Nesis K.N.) 2001. West-Arctic and East-Arctic distributional ranges of cephalopods // Sarsia 86. P. 1-11.
- Несис К.Н. 1958. Фареро-исландский порог как зоogeографическая граница для донной фауны // Доклады Академии наук СССР, Т. 122, № 6, С. 1011-1013.
- Несис К.Н. 1960. Изменения донной фауны Баренцева моря под влиянием колебаний гидрологического режима (на разрезе по Кольскому меридиану) // Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М., Пищепромиздат. С. 129-138.
- Несис К.Н. 1961. Пути и время формирования разорванного ареала у амфибореальных видов морских донных животных // Океанология Т. 1. №5. С. 893-903.
- Несис К.Н. 1962а. Советские исследования бентоса Ньюфаундлендско-Лабрадорского рыбопромыслового района // В сб.: Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана, М, Рыбное хозяйство. С. 83-98.
- Несис К.Н. 1962б. Донное население // Промысловое описание районов Ньюфаундленда и Лабрадора, Мурманск. С. 34-45.

- Несис К.Н. 1968. Донная фауна рыбопромысловых районов Северо-Западной Атлантики как показатель продуктивности и режима вод // Автореф. дисс... кандидата биол. наук, Л., 31 с.
- Несис К.Н. 1980. Ассоциации, формации, фации... // Биология моря, № 3, С. 92-96.
- Несис К.Н. 1982а. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа (по головоногим моллюскам) // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука, С. 114-134.
- Несис К.Н. 1982б. Зоогеографическое положение Средиземного моря // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 270-299.
- Несис К.Н. 1985. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция // М, Наука, 286 с.
- Несис К.Н. 1977. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // В кн.: Океанология. Биология океана Т.2. Биологическая продуктивность океана. С. 5-13.
- Нинбург Е.А. 2005. Введение в общую экологию (подходы и методы) // М, КМК, 138 с.
- Ниценко А.А. 1971. Растительная ассоциация и растительные сообщества как первичные объекты геоботанического исследования. Сущность, свойства и методы выявления Л. Наука 1984 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии // М. Мир 740 с.
- Одум Ю. 1986. Экология // М. Мир Т.1 328 с. Т.2 376 с.
- Оммани Ф. 1975. Рыбы // М.: "Мир". 192 с.
- Ошурков В.В. 2000. Сукцессии и динамика эпибентических сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток, Дальнаука, 206 с.
- Павлов В.А. 2006. Новые данные о крабе-стригуне *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) Баренцево море // VII Всероссийская конференция по промысловым беспозвоночным памяти Бориса Георгиевича Иванова (1937-2006). Тезисы докладов. М. ВНИРО. С. 109-111.
- Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М, Наука, 510 с.
- Парин Н.В., Миронов А.Н., Несис К.Н. [Parin N.V., Mironov A.N., Nesis K.N.] 1993. Biology of the Nazca and Sala y Gomez submarine ridges, an outpost of the Indo-West Pacific fauna in the Eastern Pacific ocean: composition and distribution of the fauna, its communities and history // *Advances in marine biology* Vol. 32. С. 145-242.
- Пастернак Ф.А. 1982. Состав, происхождение и особенности распределения фауны глубоководных изопод Средиземного моря // Тр. ИОАН СССР, Т.117. С. 163-177.
- Пачоский И.К. 1915. Описание растительности Херсонской губ. I. Леса // Херсон _____
- Перестенко Л.П. 1980. Водоросли залива Петра Великого // Л.: "Наука". 287 с.
- Перестенко Л.П. 1982. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М.: Наука. С. 99-114.
- Перестенко Л.П. 1994. Красные водоросли дальневосточных морей России // С-П, изд-во Ольга, 331 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М, Наука, 287 с.
- Песенко Ю.А. 1991. Методологические аспекты частного зоогеографического районирования как способа изучения закономерностей распространения животных и истории формирования фаун // Тр. ЗИН РАН, Т. 234. С. 48-60.
- Петелин В.П. 1973. О составе осадков внешних склонов коралловых рифов Тихого океана // Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы, М, Наука, С. 187-191.
- Петров К.М. 1961. Подводная растительность черноморского побережья Таманского полуострова и Северного Кавказа // Использование аэрометодов при исследовании природных ресурсов. М.-Л.: изд-во АН СССР. С. 190-256.
- Петров К.М. 1989. Подводные ландшафты: теория, методы исследования. Л, Наука, 128 с.
- Петров К.М. 1999. Биогеография океана. Биологическая структура океана глазами географа // Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет, 225 с.
- Петров К.М. 2001. Биогеография с основами охраны биосферы. Рекомендовано... для студентов, обучающихся по географическим специальностям // Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет, 376 с.
- Петров К.М. 2004а. Ландшафтно-биономический принцип биогеографического районирования океана // Общие вопросы морской биогеографии: памяти академика О.Г. Кусакина, Владивосток, Дальнаука. С. 49-66.
- Петров К.М. 2004б. Биономия океана. // СПб: изд-во С.-Петерб. университета. 242 с. (Из аннотации:

- "Для географов, гидробиологов, океанологов, а также студентов и аспирантов географических факультетов...").
- Петров Ю.Е. 1974. Распределение морских бентосных водорослей как результат влияния системы факторов // Ботанический журнал, т.59, № 7. С. 955-966.
- Петров Ю.Е. 1974. Флористическое деление океана // Жизнь растений, Т.1, М, Посвящение. С. 153, карта 3.
- Петров Ю.Е. 1977а. Бентосные водоросли // Жизнь растений, Т.3, М. Просвещение. С. 54-59.
- Петров Ю.Е. 1977б. Отдел бурые водоросли // Жизнь растений. Том 3. Водоросли. Лишайники. М.: Просвещение. С. 143-192.
- Петряшов В.В., Сиренко Б.И., Рахор А., Хинц К. 1993. Распределение макробентоса в море Лаптевых по материалам экспедиций на г/с "Иван Киреев" и л/к "Polarstern" в 1993 г. // Научные результаты экспедиции ЛАПЭКС-93. СПб: Гидрометеоиздат. С. 277-288.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. М. Мир, 399 с.
- План действий по биосферным заповедникам 1984 // ЮНЕСКО Природа и ресурсы. Т.20. №4. С. 11-23.
- Погребов В.Б. 1982. Классификация и ординация в гидробиологической практике // Экология. Вып. 6. С.37-42.
- Погребов В.Б. 1988. Литораль полузамкнутой акватории Белого моря в условиях распреснения. III. Ординация видов и градиентный анализ // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер.3. Вып. 4. С. 8-17.
- Пой Д. 1957. Математика и правдоподобные рассуждения. ИЛ (Цит. по: Физики шутят 1993).
- Пономаренко Е.В. 1999. Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. О.В. Смирнова, Е.С. Шапошникова (ред.). СПб. РБО. С. 34-57.
- Попов Б.А., Совершаев В.А. 1979. Ветровые осушки на берегах арктических морей // Иссл. прибрежных равнин и шельфа арктических морей М.
- Попов С.В., Амитров О.В., Бугрова Э.М., Николаева И.А. 2007. Биогеография бентоса северного Паратетиса // В сб.: "Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных памяти Я.И. Старобогатова" М. КМК, С. 225-265.
- Празукин А.В. 1989. Структурные и функциональные изменения *Cystoseira crinita* (Desf.) Vory на разных уровнях её организации в условиях хронического антропогенного эвтрофирования // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Севастополь. 25 с.
- Промптов А.Н. 1934. Эволюционное значение миграций птиц // ЗЖ, Т.13 №3. С. 409-436.
- Пронина О.А. 2002. Сырьевые ресурсы и промысел водорослей Белого моря // Рыбное хозяйство. № 4. С. 44-47.
- Пропп М.В. 1971. Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья Баренцева моря // Л., Наука: 128 с.
- Пузанов И.И. 1938. Зоогеография // М, изд-во Наркомпроса, 359 с.
- Работнов Т.А. 1978. Фитоценология // М, изд-во Московского университета. 384 с.
- Разумовский С.М. 1969. О границах ареалов и флористических линиях // Бюллетень Главного Ботанического сада АН СССР, Выпуск 72, М, Наука.
- Разумовский С.М. 1977. Ботанико-географическое и флористическое деление Северной Америки // Бюллетень Главного Ботанического Сада АН СССР, Выпуск 105, М, Наука.
- Разумовский С.М. 1981. Закономерности динамики биоценозов. М, Наука, 231 с.
- Разумовский С.М. 1999. Избранные труды // М, КМК, 559 с.
- Разумовский С.М. 2009. Полное собрание сочинений по экологии и биогеографии // М, КМК, ___ с.
- Разумовский С.М., Лабунцова М.А. 1969. Географическое распространение // Главный ботанический сад АН СССР. Тропические и субтропические растения. Фонды главного ботанического сада АН СССР (Marattiaceae - Marantaceae), М, Наука.
- Разумовский С.М., Тихомирова А.Л. Богач Я., Карасёва Н.А. 1984. Динамика биоценозов Костромской станции // Животный мир южной тайги, М, Наука. С. 91-122.
- Раменский Л.Г. 1924. Основные закономерности растительного покрова и методы их изучения // Вестн. опытного дела Средне-Чернозёмной области. Январь-февраль. Воронеж: Обл. ред. изд. комитета НКЗ. С. 37-73.
- Раменский Л.Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель // М. Сельхозгиз. С. 279-280.
- Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. 1982. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы // М, Наука, 144 с.
- Ржепишевский И.К. 1963. Размножение баянусов на восточном Мурмане // Автореф. дисс.... канд. биол. наук.

- Родин В.Е. 1985. Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба у западного побережья Камчатки // Известия ТИНРО, Т. 110, С. 86-97.
- Романовский Ю.Э. 1989а. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюционные и экологические последствия // Журнал общей биологии. Т.50. №3. С. 304-315.
- Романовский Ю.Э. 1989б. Современное состояние концепции стратегий жизненного цикла // Биологические науки. № 11. С. 18-31.
- Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Барнс Р.Д. 2008. Зоология беспозвоночных // М, Академия, 437 с.
- Рыбников П.В. 1993а. Пространственная организация сообщества зооэпibiонтов филофоры ребристой (*Phyllophora nervosa*) на скалистой сублиторали Черного моря // Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. М.: ИОРАН. С.113-122.
- Рыбников П.В. 1993б. Придонный комплекс абиотических факторов на скалистой сублиторали Черного моря // Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. М.: ИОРАН. С.107-112.
- Рыбников П.В. 1997. Пространственная организация биоценоза прикрепленной филофоры (*Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev.) северокавказского побережья Черного моря. Автореферат дисс. канд. биол. наук. М.: ИОРАН. 25 с.
- Рыбников П.В., Лучина Н.П. 1993. Зависимость некоторых морфофизиологических характеристик черноморской *Phyllophora nervosa* от микрорельефа дна и глубины обитания // Биология черноморских агарофитов: *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. М.: ИОРАН. С.138-140.
- Рыбников П.В., Лучина Н.П. 1998. Некоторые особенности роста и ветвления талломов прикрепленной *Phyllophora nervosa* (D.C.) Grev. и их зависимость от внешних факторов // Океанология. Т. 38, № 3. С. 407-411.
- Савилов А.И. 1961. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря // Тр. ИО АН СССР, Т.46. С. 3-84.
- Сапожников Ф.В. 2002. Деревья диатомового мира // Природа, № 12. С. 59-61.
- Сausкан В.И. 1986. Ихтиогеографическое районирование приконтинентальной зоны Атлантического океана и краткая характеристика выделенных районов и группировок рыб // Биологические ресурсы Атлантического океана М., Наука, С. 176-198.
- Световидов А.Н. 1952. Сельдьевые (*Clupeidae*) // Фауна СССР. Рыбы. Т.II, вып. I, М-Л, Изд-во АН СССР, 331 с.
- Северцов А.С. 1987. Основы теории эволюции // М, изд-во МГУ, 320 с.
- Северцов А.С. 2005. Теория эволюция // М, Гуманитарный издательский центр ВЛАДОС, 380 с.
- Семёнов В.Н. 1977. Биогеографическая широтно-зональная номенклатура прибрежной морской биоты // Океанология Т. 178, Вып.1. С. 142-152.
- Семёнов В.Н. 1982. Биогеографическое районирование шельфа Южной Америки на основе классификации видовых ареалов донных беспозвоночных. // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования. М: Наука, С. 184-269.
- Семёнов В.Н. 1986. Краткий очерк зоогеографии бентоса Баренцева моря и система биогеографических характеристик для северных морей // Жизнь и условия её существования в бентали Баренцева моря, Апатиты. С. 71-79.
- Семёнов В.Н., Замилатская Е.К. 1986. Условия биологической седиментации и преобразования донных осадков в полуизолированных краевых морских бассейнах Севера // Геология морей и океанов, М., изд-во ИО АН СССР, с. 212-213.
- Семерной В.П. 2004. Олигохеты (*Annelida: Clitellata, Oligochaeta*) озера Байкал: Морфологические, экологические, фаунистические и исторические аспекты исследования // Автореф. Дис. ... д-ра биол. наук.
- Сивцов В.В. 1970. Биохимические критерии в систематике красных водорослей Черного моря. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Одесса. 26 с.
- Сикорский А.В. 1992. *Spionidae* (*Annelida: Polychaeta*) Северного Ледовитого океана // Дисс. ... канд. биол. наук, М, МГУ 256 с.
- Симпсон Дж.Г. 1948. Темпы и формы эволюции // М, Государственное издательство иностранной литературы. 358 с.
- Симпсон Дж.Г. 1983. Великолепная изоляция // М, Мир, 256 с.
- Скарлато О.А. 1981. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана // Определители по фауне..., № 126 Л. Наука 480 с.
- Скарлато О.А., Кафанов А.И. 1976. Доплиоценовая фауна Полярного бассейна и вопрос об исходной автохтонности эвартктических родов // Зоологический журнал, Т.55, Вып.12, С. 1765-1772.
- Смирнов А.В. [Smirnov A.V.] 1994. Arctic echinoderms: composition distribution and history of the fauna // Echinoderms through time, Eds. David, Guille, Feral & Roux; Balkema Press, Rotterdam. P. 135-

143.

- Смирнов А.В., Смирнов И.С. 1990. Иголкожие моря Лаптевых // Исследования фауны морей Вып. 37(45). С. 411-462.
- Смирнов А.В., Смирнов И.С. 1994. Иголкожие Восточно-Сибирского моря // Исследования фауны морей Вып. _____. С. 131-182.
- Смирнова О.В. 2004. Популяционная организация ненарушенного биогеоценологического покрова лесных территорий лесного пояса Восточной Европы // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность М. Наука, кн. 1, С. 25-43.
- Смирнова О.В. 2006. Реконструкция истории формирования и развития лесного пояса Восточной Европы в голоцене // В кн. "Динамика современных экосистем в голоцене" М, КМК. С. 217-223.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Попадюк Р.В. 1999. Методические подходы и методы оценки изменения биоразнообразия в ходе сукцессий // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. О.В. Смирнова, Е.С. Шапошникова (ред.). Спб. РБО. С. 26-34.
- Смирнова О.В., Турубанова С.А. 2004. Изменение видового состава и распространения ключевых видов деревьев (эдификаторов) лесного пояса с конца плейстоцена до позднего голоцена // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность М. Наука, кн. 1, С. 118-134.
- Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В. 2001. Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднеплейстоценового комплекса ключевых видов // Мамонт и его окружение: 200 лет его изучения. М.: ГЕОС. С. 200-208.
- Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. 2001. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи современной биологии. Т.121. № 2. С. 144-159.
- Советов А. 1867. О системах земледелия // СПб, Общественная польза, 286 с.
- Сорокин Ю.И. 1990. Экосистемы коралловых рифов // М, Наука, 503 с.
- Сочава В.Б., Исаченко Т.И., Лукичева А.Н. 1953. Общие черты географического распространения лесной растительности Западно-Сибирской низменности // Изв. ВГО, т. 85.
- Станчинский В.В. 1922. Последленинские изменения Европейской России по данным современного распространения птиц (Предварительное сообщение) // Изв. Геогр. ин-та. Вып. 3. С. 3-43.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара // Л., Наука, 372 с.
- Старобогатов Я.И. 1982. Проблема минимального выдела в биогеографии и её приложение к фаунистической (фауногенетической) зоогеографии моря // Морская биогеография. Предмет, методы, принципы районирования, М, Наука. С. 12-18.
- Старобогатов Я.И. 1984. Эволюция экосистем // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту. С. 22-23.
- Старобогатов Я.И. 2007. О биомах и их классификации // В сб.: "Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных памяти Я.И. Старобогатова" М. КМК, С.17-34.
- Степанов В.Н. 1974. Мировой океан // М, Знание, 256 с.
- Степаньян О.В. 2003. Морфо-функциональные перестройки у водорослей-макрофитов Баренцева моря под воздействием нефти и нефтепродуктов // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Мурманск. 29 с.
- Стрельцов В.Е. 1966. Количественное распределение многощетинковых червей (Polychaeta) в южной части Баренцева моря // Труды ММБИ, Вып. 11(15) С. 71-91.
- Сушков С.Ф. 1974. Динамика почвенно-растительного покрова на залежных землях (на примере юго-западного района Ленинградской области) // Автореф. канд. дисс. Л., 50 с.
- Тарасов В.Г., Гебрук А.В., Миронов А.Н., Москалёв Л.И. [V.G. Tarasov, A.V. Gebruk, A.N. Mironov, L.I. Moskaev] 2005. Deep-sea and shallow-water hydrothermal vent communities: Two different phenomena? // Chemical Geology 224 (2005). P. 5-39
- Тахтаджян А.Л. [Takhtajan A.] 1986. Floristic regions of the World // University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London, 523 p.
- Тахтаджян А.Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений // Л, Наука.
- Тахтаджян А.Л. 1974. Флористическое деление суши // Жизнь растений, Т.1, М, Просвещение. С. 117-151.
- Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли // Л, Наука, 248 с.
- Тимонин А.К., Озерова Л.В. 2002. Основы географии растений // М, МГОПУ, 136 с.
- Тиховская З.П. 1948. Сезонные циклы развития фукоидов на Восточном Мурмане // Сб. памяти академика С.А. Зернова. М.-Л. С. 94-107.
- Толмачев А.И. 1931. К методике сравнительно-флористических исследований // Журн. Рус. бот. об-

- ва, Т.16, №1. С. 111-124.
- Толмачев А.И. 1962. Основы учения об ареалах // Л., Изд-во Ленинградского ун-та, 100 с.
- Толмачев А.И. 1974. Введение в географию растений // Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 244 с.
- Толмачев А.И. 1986. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза // Новосибирск, Наука, 196 с.
- Тупикова Н.В., Комарова Л.В. 1979. Принципы и методы зоологического картографирования. М, изд-во МГУ, 192 с.
- Турпаева Е.П. 1948. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцова моря // ЗЖ, Т.27, № 6.
- Турпаева Е.П. 1953. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. ИО АН СССР, Т.7. С. 259-299.
- Турпаева Е.П. 1954. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды // Тр. ИО АН СССР, Т. XI.
- Турубанова С.А. 2000. Леса Европы в голоцене - что было? // Лесной бюллетень, №4(16). С. 17-19. статья размещена также на сайте www.forest.ru
- Турубанова С.А. 2002. Экологический сценарий истории формирования живого покрова Европейской России и сопредельных территорий на основе реконструкции ареалов ключевых видов животных и растений // Автореф. дисс. канд. биол. наук, 24 с.
- Удинцев Г.Б. 1972. Тихий океан. Геоморфология и тектоника дна Тихого океана // М., Наука, 396 с.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы // М, Прогресс, 327 с.
- Фёдоров В.Д. 1987. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биологические науки, № 8.
- Фёдоров В.Д. 2004. Изменения в природных биологических системах // М, РАГС, 366 с.
- Фёдоров В.Д., Гильманов Т.Г. 1980. Экология. М., МГУ, 464 с.
- Федяков В.В. 1986. Закономерности распределения моллюсков Белого моря // Л., ЗИН АН СССР. С. 1-126.
- Федяков В.В., Нумов А.Д. 1987. Двустворчатые моллюски Арктики // Природа, 3. С. 49-57.
- Физики шутят 1993. Сборник переводов. Выпуск 1 // Москва Мир Российское физическое общество 183 с. + 24 с.
- Филатова З.А. 1938. Количественный учёт донной фауны юго-западной части Баренцева моря // Тр. Полярного НИИ морского рыбного хоз-ва и океаногр., Вып.2, С. 3-56.
- Филатова З.А. 1948. Класс Bivalvia (Lamellibranchiata) - Двустворчатые моллюски // В: Определитель фауны и флоры Северных морей СССР под. ред. Н.С. Гаевской, М, Советская наука. С. 405-446.
- Филатова З.А. 1957. Зоогеографическое районирование северных морей по распространению двустворчатых моллюсков // Тр. ИО АН СССР, 23. С. 195-215.
- Флинт М.В. 2005. Роль шельфовых фронтов в формировании биологической продуктивности (на примере Берингова моря) // Автореф. дисс. докт. биол. наук, ИО РАН, 56 с.
- Флоренский П. А. 1998. Сочинения. Т. 4. Письма с Дальнего Востока и Соловков. Серия "Философское наследие", т.127. М.: "Мысль". 796 с.
- Хайлов К.М. 1988. Физико-химическое моделирование связи внешнего строения слоевищ морских водорослей с их внешним обменом // Физиология растений. Т. 35, вып. 6. С. 1085-1091.
- Хайлов К.М., Бурлакова З.П. (Khailov K.M., Burlakova Z.P.) 1969. Release of Dissolved Organic Matter by Marine Seaweeds and Distribution of Their Total Organic Production to Inshore Communities // Limnology and Oceanography. Vol. 14, № 4. P. 521-527.
- Хайлов К.М., Ковардаков С.А., Празукин А.В. 2004. Биологические поверхности многоуровневых фитосистем и расчёт их численных характеристик // Морський екологічний журнал. Т. III, № 3. С. 61-77.
- Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. 1992. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей // Киев: "Наукова думка". 280 с.
- Хайлов К.М., Рыгалов В.Е., Ковардаков С.А., Празукин А.В. 1995. Связь концентрации фитомассы и объема ближайшего функционального пространства в водных биокосных системах // Водные ресурсы. Т.22, № 6. С.738-745.
- Халаман В.В., Бергер В.Я. 2006. Плавающие водоросли и ассоциированная с ними фауна в Белом море // Океанология. Том 46, № 6. С. 878-884.
- Хлебович В.В. 1963. К биологии *Nereis virens* Sars в Кандалакшском залива Белого моря // Тр. Кандалакшского госзаповедника, Вып. 4 и Тр. ББС МГУ Т. 2, С. 250-257.
- Хлебович В.В. 1962. Особенности состава водной фауны в зависимости от солёности среды // Журн. общ. биол. Т. 23, № 2. С. 90-97.
- Хлебович В.В. 1974. Критическая солёность биологических процессов. Л, Наука, 235 с.
- Хржановский В.Г., Викторов С.В., Литвак П.В., Родионов Б.С. 1986. Ботаническая география с

- основами экологии растений // М., Агропромиздат, 255 с.
- Цвелев Н.Н. 1982. Порядок наядовые (*Najadales*) // Жизнь растений. Т.6: Цветковые растения. М.: "Просвещение". С. 24-43.
- Цетлин А.Б., Мокиевский А.Б., Мельников А.Н., Сафонов М.В., Симдянов Т.Г., Иванов И.Е. (Tzetlin A.B., Mokievsky V.O., Melnikov A.N., Saphonov M.V., Simdyanov T.G., Ivanov I.E.) 1997. Fauna associated with detached kelp in different types of subtidal habitats of the White Sea // *Hydrobiologia*. Iss. 355. P. 91-100.
- Черемисина В.Т. 1948. К зоогеографии Баренцева моря // Тр. МБС, Т.I. С. 293-298.
- Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши // М., Мысль, 222 с.
- Шафер В. 1956. Основы общей географии растений. М, Иностран. лит.
- Шварц Е.А. 2004. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М, КМК, 112с.
- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М, Наука, 278 с.
- Шеников А.П. 1964. Введение в геоботанику // Л.: изд-во Ленинградского университета. 447 с.
- Шер А.В. 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. М.: Наука, 310 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации // Тольятти: ИЭВБ РАН, 463 с.
<http://www.ievbran.ru/Kiril/Library/Book1/content121/content121.htm>
- Шорьгин А.А. 1928. Иголкожие Баренцева моря // Тр. Плавуч. морск. науч. инст. т.3, Л 3, 107 с.
- Шорьгин А.А. 1955. О биоценозах // Бюлл. МОИП, отд. биологии Т.60(6). С. 87-98.
- Штегман Б.К. 1936. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Изв. АН СССР, Сер. биол. №2/3. С. 523-563.
- Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Нов. сер. Птицы Т.1, Вып.2 Изд-во АН СССР, 156 с.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Том 1 // Владивосток, ТИПРО-центр 580 с.
- Щапова Т.Ф. 1954. Филлофора Черного моря // Тр. ИОАН. Т.11. С. 3-35.
- Ярвекюльг А. 1979. Донная фауна восточной части Балтийского моря // Таллин, изд-во "Валгус", 382 с.
- Ярошенко П.Д. 1950. Основы учения о растительном покрове. М, Географгиз.
- Abbott I.A., Hollenberg G.J. 1976. *Marine Algae of California* // Stanford, California: Stanford University Press. 827 p.
- Adler P.B., HilleRisLambers J., Levine J.M. 2007. A niche for neutrality // *Ecology Letters*. Vol. 10 No 2. P. 95-104.
- Agassiz L. 1857. *Contribution to the natural history of the United States of America* // Little, Brown and Co., Boston, Vol. 1-3.
- Allen G.R. 1975. *Damselfishes of the South Seas*. New Jersey: T.F.H. Publ. Inc, Neptune City. 240 p.
- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F. et al. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous Tertiary extinction // *Science*, Vol.208. P. 1095-1108.
- Analytical biogeography* // London - New York - Tokyo - Melbourne - Madras Chapman & Hills 578 p.
- Arp A.J., Childress J.J., Fisher C.R. 1984. Metabolic and blood gas transport characteristics of the hydrothermal vent bivalve, *Calyptogena magnifica* // *Physiological Zoology*, Vol.57. P. 648-662.
- Arrhenius O. 1921. Species and area // *J. Ecol.*, 9. P. 95-99.
- Baker S.M., Bohling M.H. 1916. On the Brown Seaweeds of the Salt Marsh. Part II // *Journ. Linn. Soc., Bot.* Vol. XLIII. P.325-380 + 3 Plates.
- Banarescu P. 1990. *Zoogeography of fresh waters*. Vol. I. AULA-Verlag, Wiesbaden, P. 1-511.
- Banarescu P. 1992. *Zoogeography of fresh waters*. Vol. II. AULA-Verlag, Wiesbaden, P. 512-1091.
- Banarescu P. 1995. *Zoogeography of fresh waters*. Vol. III. AULA-Verlag, Wiesbaden, P. 1091-1617.
- Barker G.M. 1979. The introduced slugs of New Zealand // *New Zeal. J. Zool.* Vol.6. P.411 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Barluenga M. et al. 2006. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // *Nature*. Vol. 439. 9 February 2006. doi:10.1038/nature04325.
- Be A. W. H., Damuth J. E., Lott L., Free R. 1976. Late Quaternary climatic records in western equatorial Atlantic sediment // *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 145, 165-200.
- Bessy C.E. 1908. The taxonomic aspect of species // *Amer. Nat.*, Vol. 42, p. 218-224. Цит. по: Майр, 1971.
- Bianchi C.N., Morri C. 2000. Marine biodiversity of the Mediterranean Sea: Situation, problems and prospects for future research // *Marine Pollution Bulletin*, Oxford, Vol. 40, P. 367-376.
- Bold H.C., Wynne M.J. 1978. *Introduction to the Algae. Structure and reproduction*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 706 p.

- Bouchet Ph., Warren A. 1979. The molluscan fauna of the Norwegian Sea and its relation to other faunas // *Sarsia* 64. P. 211-243.
- Bowen G.J. 2007. Palaeoclimate: When the world turned cold // *Nature*. V. 445. P. 607-608.
- Braga J.C., Martin J.M. 1988. Neogene coralline-algal growthforms and their palaeoenvironments in the Almanzora river valley (Almeria, S. E. Spain) // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* Vol. 67, N 3/4. P. 285-303, цит. по: Невеская, 1999.
- Brattegard T., Holthe H. (eds.) 1995. Kartlegging av egnede marine verneområder i Norge. Tilrådning fra radgivende utvalg // *untredning for DN 1995-3. Direktoratet for naturforvaltning*. 174 p.
- Brattegard T., Holthe H. (eds.) 1997. Distribution of marine, benthic macro-organisms in Norway. Research report for DN 1971-1. Directorate for Nature Management. 409 p.
- Brazier M.D. 1975. An Outline History of Communities // *Palaeontology*, Vol.18. P. 681-702.
- Briggs J.C. 1974. *Marine zoogeography* // Amsterdam: Elsevier.
- Briggs J.C. 1984. Centres of origin in biogeography. *Biogeographical Monographs* 1. Leeds: University of Leeds. 106 p.
- Briggs J.C. 1992. The marine West Indies: centre of origin? // *Global Ecol. Biogeogr. Lettr.*, 2. P. 149-156.
- Briggs J.C. 1995. *Global biogeography* // Elsevier, Amsterdam-Lausanne-New York - Oxford - Shannon - Tokyo, 454 p.
- Briggs J.C. 1999. Extinction and replacement in the Indo-West Pacific Ocean // *J. Biogeogr.* V. 26. № 4. P. 777- 783.
- Briggs J.C. 2000. Centrifugal speciation and centres of origin // *J. Biogeogr.* V. 27. № 5. P. 1183-1188.
- Briggs J.C. 2003. Marine centres of origin as evolutionary engines // *J. Biogeogr.* V. 30. № 1. P. 1-18.
- Briggs J.C. 2007. Marine biogeography and ecology: invasions and introductions // *J. Biogeogr.* V. 34. P. 193-198.
- Bringhuis B.H. 1977. Comparisons of salt-marsh fucoid production estimated from three different indices // *J. Phycol.* Vol. 13. P. 328-335.
- Bryan J.R. 1991. A Paleocene coral-algal-sponge reef from southwestern Alabama and the ecology of Early Tertiary reefs // *Lethaia*. Vol. 24, N 4. P. 423-438.
- Broch H. 1928. Alcyonarianae with a systematic-biogeographical discussion of the Northern Eunephthya-species // *The Norwegian North Polar Expedition with "Maud" 1918-1925. Scientific results*, V.5. N 7. P. 3-19.
- Brown J.H., Lomolino M.V. 1998. *Biogeography* // Sinauer Associates, Inc. MA, U.S.A. 691 p.
- Brown J.H., Maurer B.A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents // *Science*. V. 243. P. 1145-1150.
- Bruun A.F. 1956. The abyssal fauna its ecology, distribution and origin // *Nature* 177. P. 1105-1108
- Buckley H.A., Johnson L.R. 1988. Late Pleistocene to Recent sediment deposition in the central and western Mediterranean // *Deep-Sea Research*, Oxford, Vol. 35, P. 749-766
- Bullock J.A. 1971. The investigation of samples containing many species // *Biol. J. Linnean Soc.* 3(1). P. 1-56.
- Bush M.B., Whittaker R.J. 1991. Krakatau: Colonization patterns and hierarchies. *Journal of Biogeography* 18. P. 341-356.
- Cairns S.D. 1994. Scleractinia of the Temperate North Pacific // *Smithsonian Contributions to Zoology* 557, 150 p.
- Candolle A. de. 1855. *Geographie botanique raisonnee ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'epoque actuelle*. Paris: V. Masson ; Geneve: J. Kessman, Vol. 1, 2 1365 p.
- Carlton J.T., Geller J.B. 1993. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms // *Science*. Vol. 261, № 5117. P. 78-82.
- Carpenter E.J. 1972. Nitrogen fixation by a Blue-Green Epiphyte on Pelagic Sargassum // *Science*. Vol. 178. P. 1207-1209.
- Carpenter E.J., Smith K.L. 1972. Plastics on the Sargasso Sea Surface // *Science*. Vol. 178. P. 1240-1241.
- Carsola A.J. 1954. Recent marine sediments from Alaskan and northwest Canadian Arctic // *Bull. Am. Ass. Petrol. Geol.* Vol.38. P. 1552-1586.
- Carsola A.J., Fisher R.L., Shipkand C.J., Shumway G. 1961. Bathymetry of the Beaufort Sea // In: *Geology of the arctic*. Ed. by G.O. Raash, Toronto, University of Toronto. P. 678-689.
- Cebrian E., Ballesteros E. 2003. Zonation patterns of benthic communities in an upwelling area from the western Mediterranean (La Herradura, Alboran Sea) // *Scientia Marina*. Vol. 68, № 1. P. 69-84.
- Chapman A.S., Chapman A.R.O. 1999. Effects of Cordgrass on Saltmarsh Fucoids: Reduced Desiccation and Light Availability, but No Changes in Biomass // *J. exp. mar. Biol. Ecol.* Vol.238. P. 69-91.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity // *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, Vol.31. P. 343-

- 366.
- Chock J.S., Mathieson A.C. Ecological studies of the salt marsh ecad scorpioides (Hornemann) Hauck of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis // *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 1976. Vol. 23. P.171-190.
- Claridge M.F., Wilson M.R. 1981. Host plant association, diversity and species-area relationships of mesophyll-feeding leafhoppers on trees and shrubs in Britain // *Ecol. Entomol.* Vol.6 No.3 P.217-238 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Clements F.E., Shelford V.E. 1939. *Bio-Ecology* // J. Wiley & Sons, Inc New York VI+425 p.
- Connor E.F., McCoy E.D. 1979. The statistic and biology of the species-area relationship // *Am. Nat.*, 113. P. 791-833.
- Conover J.T., Seiburth J.McN. 1964. Effect of *Sargassum* Distribution on its Epibiota and Antibacterial Activity // *Botanica Marina*. Vol. VI, Fasc.1/2. P. 147-157.
- Conran J.G. 1995. Family distribution in the Liliiflorae and their biogeographical implication // *J. Biogeogr.*, 22. P. 1023-1034 (цит. по: Cox, Moore, 2000).
- Coomans H.E. 1962. The marine mollusk fauna of the Virginian area as the basis for defending zoogeographical provinces // *Beaufortia*, Vol. 9. P. 83-104.
- Coulter G. 1991. *Lake Tanganyika and its Life* // Oxford University Press, Oxford, 347 p.
- Cowen R. K., Agegian C.R., Foster M.S. 1980. The maintenance of community structure in a central California giant kelp forest // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 64, № 2. P. 189-201.
- Cowling R., Rundel P.W., Lamont B.B., Arroyo M.K., Arianoutsou M. 1996. Plant diversity in Mediterranean-climate regions // *Trends Ecol. Evol.*, 11. P. 363-366.
- Cox C.B., Moore P.D. 2003. *Biogeography an ecological and evolutionary approach*. Sixth edition // Blackwell Science London, 298 p.
- Crame J.A. 1993. Bipolar molluscs and their evolutionary implications // *J. Biogeography*, Vol. 20. P. 145-161 цит. по: Briggs, 1995.
- Crame J.F. 1997. An evolutionary framework for the polar regions // *J. biogeogr.*, 4. P. 1-9.
- Dana J.D. 1853. On an isothermal oceanic chart illustrating the geographical distribution of marine animals // *Amer. J. Sci. Arts. Ser. 2.* Vol. 16, N 47. P. 153-167; Vol. 16, N 48. P. 314-327.
- Darlington P.J., jr. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. - L.: Chapman and Hall, xiv, 675 p. Русский перевод 1966 г.
- Davy A.J., Costa C.S.B., Yallop A.R., Proudfoot A.M., Mohamed M.F. Biotic interactions in plant communities of saltmarshes // *British Saltmarshes*. 2000. Lin. Soc./Forest Text, Ceredigion, UK. P.109-127.
- Dawes C.J., Phillips R.C., Morrison G. 2004. Seagrass communities of the Gulf Coast of Florida: Status and Ecology. Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, Fish and Wildlife Research Institute and the Tampa Bay Estuary Program. St. Petersburg. iv+74 p.
- Denboh T., Suzuki M., Mizuno Y., Ichimura T. 1997. Suppression of *Laminaria* Sporelings by Allelochemicals from Coralline Red Algae // *Botanica Marina*. Vol. 40. P. 249-256.
- Desbruyeres D., Laubier L. 1980. *Alvinella pompejana* gen. sp. nov., Ampharetidae aberrant des sources hydrothermales de la ride Est-Pacifique // *Oceanologica acta*, Vol.3, №3. P. 267-274.
- Deysher L., Norton T.A. 1982. Dispersal and colonization in *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 56. P. 179-195.
- Drude O. 1876. *Die Anwendung physiologischer Gesetze zur Erklärung der Vegetationslinien*. // Gottingen: A. Breithaupt, 33 S.
- Duggins D.O. 1980. Kelp beds and sea otters: an experimental approach // *Ecology*. Vol. 61. P. 447-453.
- Duggins D.O. 1983. Starfish predation and the creation of mosaic patterns in a kelp-dominated community // *Ecology*. Vol. 64, № 6. P. 1610-1619.
- Dunbar, M. J. 1979. The relation between the oceans // In: *Zoogeography and Diversity of Plankton* (Svan der Spoel and A. C. Pierrot-Bults, Eds.). P. 112-125 (цит. по: Longhurst, 1998. P. 31)
- Dupont-Nivet G., Krijgsman W., Langereis C.G., Abels H.A., Dai S., Fang X. 2007. Tibetan plateau aridification linked to global cooling at the Eocene-Oligocene transition // *Nature*. Vol.445. P. 635-638.
- Durham J.W., MacNeil F.S. 1967. Cenozoic migrations of marine invertebrates through the Bering Strait region // Ed. Hopkins D.M. *The Bering Land Bridge*. Stanford, California: Stanford University Press. P. 326-349.
- Duthie C., Gibbs G., Burns K.C. Seed Dispersal by Weta // *Science* Vol. 311. P. 1575.
- Dyer R. A. 1975. *The Genera of Southern African Flowering Plants*, vol. 1 // Pretoria: Department of Agricultural Technical Services, Botanical Research Institute.
- Edmeades B. 2005. Megafauna - First Victims of the Human-Caused Extinction // <http://www.megafauna.com/index.htm>
- Ekman S. 1935. *Tiergeographie des Meeres*. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft. 542 S.
- Ekman S. 1953. *Zoogeography if the sea* // Sidwick and Jackson, London.

- Emiliani C., Gartner S., Lind B. et al. 1975. Paleoclimatological analysis of Late Quaternary cores from the Northeastern Gulf of Mexico // *Science*, 189, 4208, 1083-1087.
- Enderlein G. 1908. Biologisch-faunistische Moor- und Diinenstudien Danzig. Цит. по Clements, Shelford (1939).
- Ercegovi? A. 1980. Etude comparative de la vegetation des basses eaux et des eaux profondes de l'Adriatique Central // *Acta Adriatica*. Vol. 21. P.11-40.
- Eriksson B.K., Johansson G., Snoeijis P. Long-term changes in the macroalgal vegetation of the inner Gullimar fjord, Swedish Skagerrak coast // *J.Phycol.* 38. 2002. - P.284-296.
- Erwin T.L. 1982. Tropical forests their richness in Coleoptera and other arthropod species // *Coleopt. Bull.* Vol. 36. P. 74-82.
- Estes J., Palmisano J. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities // *Science*. Vol. 185. P. 1058-1060.
- Fauchald K. 1972. Some polychaetous annelids from the deep basin in Sognefjorden, Werstern Norway // *Sarsia*, 49. P. 89-106.
- Fauchald K. 1974. Deep-water errant polychaetes from Hardanger-Fjorden, Western Norway // *Sarsia*, 57. P. 1-28.
- Fauchald K. 1977. Polychates from intertidal areas in Panama, with a Review of previous shallow-water records // *Smiths. Contr. Zool.*, 221. P. 1-81
- Fauchald K., Rouse G.W. 1997. Polychaete systematics: past and present // *Zoologica scripta* 267 (2). P. 71-138.
- Fisher C.R. 1990. Chemoautotrophic and methanotrophic symbioses in marine invertebrates // *Review in aquatic sciences*, Vol.2. P. 399-436.
- Fisher H.I. 1948. The question of avian introductions in Hawaii // *Pacific Science*, 2. P. 59-64 - цит. по: Лэк, 1957.
- Fletcher R.L., Callow M.E. 1992. The Settlement, Attachment and Establishment of Marine Algal Spores // *Br. phycol. J.* Vol. 27. P. 303-329.
- Flitt W.K. 1993. Nutrition of giant clams // Flitt W.K. (ed.) *Biology and mariculture of giant clams*. ACIAR Proceedings No.47. Australian Centre for International Agricultural Research, Canberra. P. 31-40.
- Forbes E. 1856 [1854]. *Zoological geography: distribution of marine life* // A.K. Johnston's *The physical atlas of natural phenomena*. 2nd ed. Edinburgh; L. W. Blackwood. P. 99-102, pl. 31.
- Forster R.R. 1975. The spiders and harvestmen // *Biogeography and ecology in New Zealand*. the Hague: Junk. P.493-505 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Fossa J.H., Mortensen P.B., Furevik D.M., 2000. *Lophelia-korallrev langs norskekysten forekomst og tilstand* // *Fisken og havet*, No.2, 94 p.
- Foster M.S. 2001. Rhodoliths: between rocks and soft places // *Journal of Phycology*. Vol. 37, № 5. P. 659-667.
- Freiwald, A., Fosse, J.H., Grehan, A., Koslow, T., Roberts, J.M. 2004. *Cold-water Coral Reefs*. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. 84 p.
- Fryer G., Iles T. D. 1972. *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: Their Biology and Evolution*. Edinburgh, Oliver & Boyd.
- Gaillard Ch., Rolin Y. 1986. Paleoiopcaenoses susceptibles d'etre liees a des soirees sous-marines en milieu sedimentaire. L'exemple des pseudobiohermes des Terres Noires (S.E. France) et des tepee buttes de la Pierre Shale Formation (Colorado, USA) // *C.r. Acad. sci. Ser. 2*. T.303, N 16. P. 1503-1508.
- Gams H. 1918. *Prinzipienfagen der Vegetationsforschung*. Zurich. Цит. по Clements, Shelford (1939).
- Garbary D.J., Burke J., Lining T. 1991. The Ascophyllum / Polysiphonia / Mycosphaerella symbiosis. II. Aspects of the Ecology and Distribution of Polysiphonia lanosa in Nova Scotia // *Botanica Marina*. Vol. 34. P. 391-401.
- Gaston K.J., Blackburn T.M. 2000. *Pattern and process in macroecology* // Blackwell Science Ltd., XII + 377 p.
- Gaten E., Herring P., Shelton P., Johnson M.1998. The development and evolution of the eyes of vent shrimps (Decapoda: Bresiliidae) // *Cahiers de biologie Marine*, Vol.39(3-4). P. 287-290.
- Geary D.H., Magyar I., Muller P. 2000. Ancient Lake Pannon and its endemic molluscan fauna (Central Europe; Mio-Pliocene) // *Adv. Ecol. Res.* Vol.31. P.463-482.
- Gerard V.A. 1999. Positive interactions between cordgrass, *Spartina alterniflora*, and the brown alga, *Ascophyllum nodosum* ecad scorpioides, in a mid-Atlantic coast salt marsh // *J. exp. mar. Biol. Ecol.* Vol. 239. P. 157-164.
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association // *Bull. Torrey Bot. Club*. Vol.53 No.1. P. 7-26.
- Glemarec M. 1979. *Problemes d'ecologie dynamique et de succession en Baie de Concerneau* // *Vie Milou?*

- Vol. 28-29, Fasc.1, Ser. AB. P. 1-20 (цит. по: Одум, 1986).
- Goldberg N. 2006. Age estimates and description of rhodoliths from Esperance Bay, Western Australia // *J. Mar. Biol. Ass. UK*. Vol. 86, iss. 6. P. 1291-1296.
- Goldblatt, P. 1978. An analysis of the flora of southern Africa: its characteristics, relationships, and origins // *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65. P. 369-436.
- Gottschlich G. 1985. Die Haupt- und Zwischenarten der Gattung Hieracium L. (Compositae) in s?dwest-Deutschland // *Jahresh. Ges. Naturk. W?rttemberg.* ? 140. P. 151-182.
- Gottschlich G., Raabe U. 1991. Zur Verbreitung, Oecologie und Taxonomie der Gattung Hieracium L. (Compositae) in Westfalen und angrenzenden Gebieten // *Abh. Westfal. Mus. Naturk.* 53, ? 4. P. 1-140.
- Grayson J.P. 1977. Pleistocene avifaunas and the overkill hypotesis // *Science*, 195. P. 691-693.
- Greenwood P.H. 1965. The cichhd fish of Lake Nabugabo, Uganda // *Bull Br Mus nat Hist, Zool*, Vol.12. P. 315-357, цит по: Grove, 1983
- Griffiths C.L., Klumpp D.W. 1996. Relationships between size, mantle area and zooxanthellae numbers in five species of giant clam (Tridacnidae) // *Marine Biology Progress series*, Vol.137. P. 139-147.
- Grime J. P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies // *Nature*, London, Vol.230. P. 26-31.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *Amer, Nat.* 111. P. 1169-1194.
- Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation process* New York, John Wiley, 222 p.
- Grime J.P. 1982. The concept of strategies: use and abuse // *Journal of Ecology* Vol.70. P. 863-865
- Grove A.T. (Гроув А.Т.) 1983. Эволюция природной среды в районе восточноафриканских рифтовых долин // *Evolution, time and space: the emergence of the biosphere* academic press, inc., London Orlando San Diego New York Toronto Montreal Sydney Tokyo. Русский перевод: Биосфера. Эволюция, пространство, время, М, Прогресс, 1988. P. 109-139.
- Gunter Purschke 2007. 1.5 Pogonophora, "Бородатые черви" М., КМК.
- Hagdorn J.H., Xiao-feng Wang, Bachmann G.H., Cuny G., Sander Martin, Chuan-shang Wang 2004. Kolonien der pelagischen Seelilie *Traumatocrinus* aus der obertriassischen Xiaowa-Formation von Guanling (Sud-China, Provinz Guizhou) // *Echinoderms 2004 3rd meeting of German-speaking Echinodermologists*, October 29-31, 2004, Ingelfingen Papers & abstracts of talks and posters. P. 17-30 (на рисунке написано Kolonie A).
- Hagmeier E.M., Stults C.D. 1964. A numerical analysis of the distribution patterns of North American mammals // *Syst. Zool.* Vol.13. No.3.
- Hall C.A. 1964. Shallow-water marine climates and molluscan provinces // *Ecology*. Vol. 45, N 2. P. 226-234.
- Halpern B.S., Cottenie K., Broitman B.R. 2006. Strong top-down control in Southern California kelp forest ecosystems // *Science..* Vol.312. P. 1230-1232
- Hanisak M.D., Littler M.M., Littler D.S. 1990. Functional seaweed morphology and relation to seaweed productivity // *Hydrobiologia*. Vol. 204-205, № 1. P. 73-77.
- Harlin M.M., Craigie J.S. 1975. The distribution of photosynthate in *Ascophyllum nodosum* as it relates to epiphytic *Polysiphonia lanosa* // *Journal of Phycology*. Vol. 11. P. 109-113.
- Hart M.W., Scheibling R.E. 1988. Heat waves, baby booms and the destruction of Kelp beds by sea urchins // *Mar. Biol.* Vol. 99, № 2. P. 167-176.
- Hartog C. den 1979. *Seagrasses and Seagrass Ecosystems, an Appraisal of the Research Approach* // *Aquatic Botany*, Vol.7. P. 105-117.
- Hartog den C. 1959. *The Epilithic Algal Communities Occuring Along the Coast of the Netherlands* // Amsterdam: North-Holland Publ. Com. 241 p.
- Hartog den C. 1970. *The Sea-grasses of the World* // Amsterdam, London: North-Holland Publishing Company. 275 p.
- Hartog den C. 1981. Synecological classification of aquatic plant communities // *Colloques phytosociologiques*, vol.X: *Vegetation aquatiques*. Lille, France, pp.171-182.
- Hartog den C. 2003. Phytosociological classification of seagrass communities // *Phytocoenologia*. Vol. 33, № 2-3. P. 203-229.
- Hartog den C., Phillips R.C. 2001. Common structures and properties of seagrass beds fringing the coasts of the world // *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores* (ed. K. Reise). *Ecological Studies* 151. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag. P. 195-212.
- Haude R, Jahnke H., Walliser, O.H. 1994. *Scyphocrinoiden an der Wende Silur/Devon*. *Aufschluss* 45 (March-April), 49-55. Heidelberg.
- Hawkins S.J., Hartnoll R.G. 1985. Factors determining the upper limits of intertidal canopy-forming algae // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol. 20. P. 265-271.
- Hedgpeth J.W. 1957. *Marine biogeography* // *Treatise on marine ecology and paleontology*, Vol.1. Mem.

- Geol. Soc. Am. 67. P. 359-382.
- Heilprin A. 1887. The geographical and geological distribution of animals // N. Y.: D. Appleton and Co., xii, 435 p.
- Hengeveld R. 1992. Dynamic Biogeography // Cambridge University Press. 249 p.
- Hentschel E. 1910. Die Kiesel- und Hornschwamme des Nordlichen Eismees // In: Fauna Arctica, Bd.5, S. 859-1042.
- Hernandez C. E., Moreno R. A. and Rozbaczylo N. 2005. Biogeographical patterns and Rapoport's rule in southeastern Pacific benthic polychaetes of the Chilean coast // *Ecography* 28. P. 363-373.
- Hess H., William L. Ausich Carlton E., Simms Brett Michael J. 1999. Fossil Crinoids // Cambridge University Press 275 p.
- Hesse R. 1924. Tiergeographie // Gustav Fisher, Jena, 613 p.
- Heusser C.J. 2003. Ice Age Southern Andes. A Chronicle of Paleocological Events // *Developments in Quaternary Science* Vol. 3 Elsevier, 257 p.
- Hillebrand H., Azovsky A.I. 2001. Body size determines the strength of the latitudinal diversity gradient // *Ecography*, Vol. 24 (3), P. 251-256.
- Hoek van den C. 1987. The possible significance of long-range dispersal for the biogeography of seaweeds // *Helgolander Meeresunters.* Vol. 41. P. 261-272.
- Hoek van den C., Mann D.G., Jahns H.M. 1995. *Algae. An Introduction to Phycology.* - Great Britain: Cambridge University Press. 623 p.
- Hofsten N. 1915. Die Echinodermen des Eisfjords // *Kungl. Svensk Vetensk. Acad. Handl.*, Bd.54, N 2, 286 S.
- Holthe T. 1986. Polychaeta Terebellomorpha // *MIOS*, 192 p.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, Vol.22. P. 415-427.
- Hutchinson G.E. 1961. The paradox of the plankton // *Amer. Natur.*, Vol.95. P. 137-145.
- Jadamec L.S. 1999. Donaldson W.E., Cullenberg P. Biological field techniques for Chionoecetes crabs // Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program. 80 p.
- Jara H.F., Moreno C.A. 1984. Herbivory and structure in a midlittoral rocky community: a case in Southern Chile // *Ecology*. Vol. 65, № 1. P. 28-38.
- Johnson T.C., Scholz C.A., Talbot M.R., Kelts K., Ricketts R.D., Ngobi G., Beuning K., Ssemmanda I., McGill J.W. 1996. Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science* Vol. 273. P. 1091-1093 цит. по: Briggs, 1995.
- Jokiel P., Martinelli F.J. 1992. The vortex model of coral reef biogeography // *J. biogeogr.*, 19. P. 449-458.
- Jong R. de. 1972. Systematics and geographic history of the genus *Pyrgus* in the Palearctic Region // *Tijdschr. Entomol.* Vol. 115, N 1. P. 1-121.
- Jong R. de. 1974. Systematics and evolution of the palearctic *Spialia* species // *Tijdschr. Entomol.* Vol. 117, N 6. P. 225-272.
- Kangas P., Autio H., Høllfors G., Luther H., Niemi ?, Salemaa H. 1982. A general model of the decline of *Fucus vesiculosus* at Tvärminne, south coast of Finland in 1977-81 // *Acta Botanica Fennica*. 118. Helsinki. P.1-27.
- Kastendiek J. 1982. Competition-mediated coexistence: interactions among three species of benthic macroalgae // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 62. P. 201-210.
- Kautsky N., Kautsky H., Kautsky U., Wern M. 1986. Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* L. since the 1940's indicate eutrophication of the Baltic Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 28. P. 1-8.
- Keller G., Adatte T., Berner Z. et al. 2005. Chicxulub impact predates K-T boundary in Texas and caused no mass extinction // *Abstracts 7th Intern. Sympos. on the Cretaceous*. Neuchatel. P. 118-119.
- Kleypas J.A. 1997. Modeled estimates of global reef habitat and carbonate production since the last glacial maximum // *Paleoceanography*, Vol. 12. P. 533-545
- Knox E.B., Palmer J.D. 1995. Chloroplast DNA variation and the recent radiation of the giant senecioids (Asteraceae) on the tall mountains of Eastern Africa // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92. P. 10349-53.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. 1972. Is *Ascophyllum nodosum* lichenized? // *Botanica Marina*. Vol. 15. P. 109-112.
- Kuenen P.H. 1950. *Marine geology*. NY, Wiley - цит. по: Кузнецов, 1980.
- Lattin G. de 1957. (1956). Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt // *Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg*. P. 380-410.
- Lattin G. de 1967. *Grundriss der Zoogeographie* // Stuttgart: G. Fischer, 602 S.
- Les recifs a Annelides (hermelles) en Baie du Mont Saint-Michel. *Ecologie, Geomorphologie, Sedimentologie et implications Geologiques*. Orleans, France, Bureau de Recherches Geologiques et Minières, 180 p, цит. по англ. переводу: The Sabellariid reefs in the bay of Mont Saint-Michel < France/ *Ecology, Geomorphology, sedimentology, and geologic implications 1988* // *Floridas oceanographic*

- society, Contributions to Marine Science < V.1, N.1, 157 p.
- Leveque C., Oberdorff T., Paugy D., Stiassny M.L.J., Tedesco P.A. 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater // *Hydrobiologia* 2008. N. 595, P. 545-567.
- Lining T., Garbary D.J. 1992. The Ascophyllum / Polysiphonia / Mycosphaerella symbiosis. III. Experimental studies on the interactions between *P. lanosa* and *A. nodosum* // *Botanica Marina*. Vol. 35. P. 341-349.
- Littler D.S., Littler M.M., Bucher K.E., Norris J.N. 1989. Marine Plants of the Caribbean. - Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. 263 p.
- Littler M.M. 1980. Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional/form hypothesis // *Botanica Marina*. Vol. 22. P. 161-165.
- Littler M.M., Arnold K.E. 1982. Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern North America // *Journal of Phycology*. Vol. 18. P. 307-311.
- Littler M.M., Littler D.S. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model // *The American Naturalist*. Vol. 116, № 1. P. 25-44.
- Littler M.M., Littler D.S. 2001. Living stromatolites, built by cyanobacterium *Schizothrix gebeleinii*, form enduring modern reef structures // *Coral reefs* Vol.19. P. 258.
- Littler M.M., Littler D.S., Taylor P.R. 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional-form groups of marine macroalgae // *Journal of Phycology*. Vol. 19. P. 229-237.
- Longhurst A. 1998. Ecological geography of the sea // ACADEMIC PRESS San Diego - San Francisco - New York - Boston - London - Sydney - Tokyo, 399 p.
- Lubchenco J. 1980. Algal zonation in the New England rocky intertidal community: an experimental analysis // *Ecology*. Vol. 61, № 2. P. 333-344.
- Lubchenco J., Cubitt J. 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptation to variations in herbivory // *Ecology*. Vol. 61, № 3. P. 676-687.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution*, 17. P. 373-387.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. The theory of island biogeography // Princeton. N.J.: Princeton Univ. Press, 203 p.
- Madl P. 2001. Essay about the phenomenon of Lessepsian Migration // Colloquial Meeting of Marine Biology. Zalzburg, April 1999: <http://www.sbg.ac.at/ipk/avstudio/pierofun/lm/lesseps.htm>
- Mann K.H. 1973. Seaweeds: Their Productivity and Strategy for Growth // *Science*. Vol. 182. P. 975-981.
- Marshall, L. G. 1988. Extinction. In A. A. Meyers and P. S. Ciller (eds.), *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*, New York: Chapman and Hall. P. 219-254.
- Mathieson A.C., Penniman C.A., Busse P.K., Tvester-Gallagher E. Effects of ice on *Ascophyllum nodosum* within the Great Bay Estuary System of New Hampshire - Maine // *J. Phycol.* 1982. Vol.18. № 3. P.331-336.
- May R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: "Ecology and evolution of communities" (eds. M.L. Cody and J.M. Diamond), Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, pp. 81-120.
- Me'ez E.G., Phillips R.C., Calumpong H.P. 1983. Seagrasses from the Philippines // *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*. № 21. Washington, D.C.: Smithsonian Inst. Press. 40 p.
- Menzies R.J., George R.J., Rowe G.T. 1973. Abyssal environment and ecology of the World Ocean // NY-London-Sydney-Toronto.
- Menzies R.J., Zaneveld J.S., Pratt R.M. 1967. Transported turtle grass as a source of organic enrichment of abyssal sediments off North Carolina // *Deep-Sea Research*. Vol. 14. P.111-112 + 4 Phototabl.
- Mifsud C.R., Stevens D.T., Baldacchino A.E. 2002. Strategic Action Plan for the Conservation of Maltese Coastal and Marine Biodiversity, 2002-2003 // <http://www.mepa.org.mt/environment/pallications/sapbio.pdf>
- Mildenhall D.C. 1980. New Zealand late Cretaceous and Cenozoic plant biogeography: a contribution // *Paleogeogr., paleoclimatol., paleoecol.* Vol.31 No.2-3 P.197-233 (цит. по: Жерихин, 2003).
- Misaki H. 1984. On the mortality of scleractinian corals due to cold winter. *Mar. Pavilion* 13(12). P. 1-3 (in Japanese), цит.по: Veron, 1995.
- Misaki H. 1985. On the survival of corals against low water temperature in winter. *Mar. Parks*. J. 68. P. 15-19 (in Japanese), цит.по: Veron, 1995.
- Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowich W., Krystufek B., Reinders P.J.H., Spetzenberger F., Stubbe M., Thissen J.B.M., Vohralik V., Zima J. 1999. The atlas of european mammals. T&D Poyser Ltd, 484 p.
- Montgomery W.L., Gerrodette T., Marshall L.D. 1980. Effects of grazing by the yellowtail surgeonfish,

Словарь

В словаре даны краткие определения некоторых терминов, используемых в тексте и которые студенты наиболее часто просили объяснить. Рекомендую также использовать предметный указатель, поскольку для терминов, подробно рассмотренных и определённых в тексте, в словаре дано очень краткое формальное определение, или они вовсе не включены в словарь.

автохтонный (от греч. *autos* — сам и *chthon* — земля) — местный, аборигенный (о таксоне, органических веществах и т. п.), антоним — аллохтонный. Автохтонный таксон — таксон, формирование которого происходило в пределах его современного ареала.

адаптивная зона — (термин Дж.Г. Симпсона) — экологическая ниша надвидового таксона. Существование А.з. доказывает объективный характер надвидовых таксонов. Эволюция ЦС вызывает изменения А.з. (см. также Симпсон, 1948; Северцев, 2005).

азональные экосистемы — с позиций континуализма — экосистемы, распространение которых не укладывается в принятую данным автором схему зональности, связанная не с климатом, а с отличающимися от распространённых в данной местности условиями (обычно экстремальными) и при этом могущих быть найденными в *любой* зоне, например сообщества водоёмов или антропогенные (обрастаний, полей, заливных лугов, городов). Никогда не образуют зоны. Обычно ареал отдельных видов А.э. охватывает несколько зон, иногда почти космополитический (ряска *Lemna minor*, тростник *Phragmites communis*), но многие виды имеют ограниченные ареалы. Например, *Victoria regia* растёт только в районах, где никогда не бывает заморозков. Структурализм не признаёт существование А.э., считая их артефактом неадекватной классификации ассоциаций (см. Главу 5, раздел Иерархия биосферы). См. также интразональные и экстразональные экосистемы.

аллохтонный (от греч. *allos* — другой, иной и *chthon* — земля) — не местный (о таксоне, органических веществах и т. п.), антоним — автохтонный. Аллохтонный таксон — таксон, формирование которого происходило за пределами его современного ареала.

амфи- (от греч. *amphi* — вокруг, около, с обеих сторон) — приставка к названию типа, обозначающая распространение у разных берегов в пределах одной широтной зоны (амфибореальный, амфиатлантический, амфиацифический, амфитропический и т.п.). Но О.Л. Крыжановский (2002) считает амфибореальным ареал, участки которого расположены в Северном и Южном полушарии, который большинство исследователей называет биполярным.

ареал — площадь распространения (англ. — range, видовой ареал — species range).

ассектатор (термин В.Н. Сукачева) — виды, слабо воздействующие на окружающую среду, находящиеся под влиянием эдификаторов.

ассоциация — участок ЦС с одними и теми же господствующими видами и одной и той же сукцессионной тенденцией. Этот термин используется геоботаниками, при изучении бентоса (особенно зообентоса) вместо него используют термины «биоценоз», «комплекс» и «сообщество», хотя это и не идентичные понятия.

афиталь — зона, в которой фотосинтез невозможен или же не покрывает расходов популяции на свою жизнедеятельность, расположена глубже фитали.

бентос — см. Главу 2.

биом (термин F. Clements (1916) от англ. *biome*, от греч. *bios* — жизнь и лат. окончания *oma*, обозначающего совокупность) в изначальном смысле — наименьшее сообщество: «the biome or plant-animal formation is the basic community unit» (Clements, Shelford, 1939: 20) в котором есть сукцессии и климакс, т. е., как об этом писал и сам F. Clements, это термин, близкий по смыслу, предложенному Mobius биоценозу, но подразумевающий квазиорганизм с сукцессиями и климаксом, а не просто статистический артефакт. Фактически в изначальном смысле термин Б эквивалентен принятому в данной книге термину ЦС. Позднее, термин Б стали использовать и континуалисты и в их использо-

вании его смысл становился всё более расплывчатым, а требование функционального единства и сукцессионного развития в климакс было утрачено. В настоящее время под Б всё чаще подразумевают уже не отдельную экосистему, а совокупность экосистем какого-либо региона, т. е. Б называют явления гораздо большего масштаба. Поскольку совокупность экосистем автор конкретной системы Б, выделяет по признакам, которые он считает существенными, у разных авторов не только смысл отдельных Б, но даже их число могут сильно различаться, т. е. использование термина стало гораздо более субъективным.

биота — список живого населения какого-либо региона неопределенного ранга, совокупность флоры и фауны. См. также конкретная биота.

биотический комплекс — то же, что **конкретная биота**.

биотоп — территория занятая данной экосистемой.

биофилота — «исторически сложившийся комплекс видов и других систематических категорий определённого района» (Второв, Дроздов, 2001: 10).

биоценология (термин Н. Gams (1918)) — в первоначаном смысле наука, изучающая растительность, в противоположность «биоценоतिकе», изучающей остальные части сообщества, преимущественно животных. Ныне считают предметом биоценологии всё сообщество.

биофилота (термин П.П. Второва) — то же, что и биота.

вагильность — «способность животного к расселению» (Воронов, 1963: 149). Возможно, этот термин следует применять и в отношении растений.

ватт — принятый в англоязычной литературе термин для обозначения горизонта литорали от нижней границы марша до среднего уровня малой воды сизигийного отлива, обычно для участков с малым уклоном дна.

викарирующие (от лат. vicarius — заменяющий, замещающий) — о таксонах, замещающих друг друга в пространстве, см. комплементарный.

виолент (термин Л.Г. Раменского (1938)) — «энергично развиваясь, они захватывают территорию и удерживают ее за собой, подавляя, заглушая соперников энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды» (Раменский, 1938: 279). Синонимы: виды-«львы», виды-силовики.

галоклин — разновидность **пикноклина**.

гильдия (термин Р.Б. Рут (1967)) — «группа видов, использующих один и тот же класс ресурсов среды одинаковым образом» (Фёдоров, Гильманов, 1980: 225), «группа видов, которые тесно связаны друг с другом своими нишами в пределах сообщества» (Уиттекер, 1980: 91).

Гондвана (термин австрийского геолога Э. Зюсса, по имени древнего индийского племени гондов и района Вана в Индии) — древний материк, располагавшийся в Южном полушарии и объединявший существовавшие в то время части Южной Америки, Африки, Антарктиды, Австралии, а также Индостан, о. Мадагаскар и Аравию, существовал с начала палеозоя до конца карбона — начала перми.

доминанты — виды, господствующие по тем или иным показателями, во многих сообществах доминирование не выражено; доминант не обязательно является эдификатором.

дублирующие виды — термин, предлагаемый в этой книге как замещающий термин эксплеренты в смысле С.М. Разумовского (но не в первоначальном Л.Г. Раменского (1938) для видов, дублирующих доминантов, становящихся массовыми лишь в случае экзогенного ослабления конкурентной мощи доминантов или при отсутствии доминантов по каким-либо причинам. При отсутствии экзогенного воздействия в составе ассоциации ДВ могут отсутствовать вовсе.

животное население — совокупность сообществ животных (ассоциаций и группировок) какого-либо района. При характеристике ЖН, в отличие от фауны, учитывают и численные показатели видов (плотность поселения, биомасса, продукция и др.).

интразональные экосистемы — с позиций континуализма — экосистемы, распространение которых не укладывается в принятую данным автором схему зональности, свя-

званная не с климатом, а с отличающимися от распространённых в данной местности условиями (обычно экстремальными) и при этом могущих быть найденными в *некоторых* зонах, например экосистемы солончаков или сфагновых болот. Никогда не образуют зоны. Структурализм не признаёт существование И.э., считая их артефактом неадекватной классификации ассоциаций (см. Главу 5, раздел Иерархия биосферы). См. также азональные и экстразональные экосистемы.

климакс — ассоциация, которая в данных абиотических условиях (климат, глубина, обеспеченность пищей, освещённость и т. д. и т. п.) практически сбалансирована.

комплементарный (термин Ф.Д. Дарлингтона (1957) от англ. complementary) — «Здесь этот термин применяется к доминирующим, экологически эквивалентным, по-видимому, конкурирующим группам животных, которые взаимно дополняют друг друга. Эту географическую взаимосвязь я назвал комплементарной. Последнего слова в словарях нет, но я не нашел иного слова, чтобы выразить это значение» (цит. по русскому переводу 1966: 30). Ареалы комплементарных таксонов дополняют друг друга в пространстве. Позднее смысл термина постепенно расширился и теперь К считают группы, ареалы которых дополняют друг друга в пространстве как частицы пазла, требование об экологической эквивалентности и конкуренции снято. Синонимы: взаимодополняющие, взаимоисключающие, или викарирующие группы.

конкретная биота — население, биота любого биогеографического выдела = биогеографического региона, если выдел естественный, то конкретная биота является суммой элементарных биот, входящих в данный биогеографический регион.

конкретная флора (термин А.И. Толмачева (1931)) — флора любого фитогеографического выдела = фитогеографического региона, если выдел естественный, то конкретная биота является суммой элементарных биот, входящих в данный биогеографический регион.

консорция (термин В.Н. Беклемишева и Л.Г. Раменского (начало 1950-х гг.)) — виды, связанные единой судьбой. Устранение одного вида, входящего в консорцию, влияет на судьбы других видов, входящих в неё. Вид, вокруг которого образуется консорция — консортоген, виды, ассоциированные с консортогеном — консорты. Устранение консортогена уничтожает консорцию (но не консортов). Например коралл *Lophelia* определяет судьбы, связанных с ним видов и является консортогеном. По значению к консортогену близки термины эдификатор и доминант. Эдификатор можно рассматривать как консортоген, консорцией которого является ассоциация, эдификатором которой он является, однако связь консортогена с консортами гораздо более очевидная и прямая, эдификатор же может влиять на входящие в сообщество виды как прямо, так и опосредованно. Доминант может быть, а может и не быть консортогеном (последнее обычно свойственно, например, сообществам рыхлых грунтов). Консортоген может быть, а может не быть доминантом (в тех случаях, когда образованная им консорция редка).

континуум — представление о том, что влияние видов друг на друга не специфично. В результате их распределение образует непрерывный стохастический К.

Лавразия (термин австрийского геолога Э. Зюсса от Лаврентийского, т. е. Канадского щита и Азия) — древний материк, располагавшийся в Северном полушарии и объединявший существовавшие в то время части Северной Америки, Восточную Европу и внегондванские азиатские платформы (кроме Китайско-Корейской), существовал с начала девона до конца карбона — начала перми.

ламинарное движение — см. турбулентное движение.

ларватор — совокупность планктонных личинок донных организмов.

лицензия (термин В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатова (Левченко, 1984; Левченко, Старобогатов 1986а,б, 1990)) — незанятая ниша, свободная нишевое пространство.

логическое основание — критерий, на основе которого произведено деление, проводимое при классифицировании объектов. Согласно правилам логики критерий должен быть единым для всей классификации. Любая классификация должна прежде всего соответствовать правилам логики, как наиболее точной науки, лежащей в основе научного познания вообще. Соблюдается это отнюдь не всегда. Если не выдерживать правила ло-

- гики при классификации, то, по образному выражению В.Г. Мордковича, «впору сравнивать исследователей, садящихся за письменный стол вечером, зимой или трезвыми» (Мордкович, 2001: 7).
- марш** — принятый в англоязычной литературе термин (от англ. marsh — болото, топь) для обозначения горизонта литорали от нижней границы польдера (супралиторали) до среднего уровня полной воды квадратурного прилива, обычно для участков с малым уклоном дна.
- мезофит** — «термин, используемый по аналогии с термином «мезозой» для «средней эры» истории наземных растений. Границы мезофита и мезозоя по времени не совпадают: верхняя граница мезозоя проводится (исходя из истории морских фаун) по границе мела и палеогена, а мезофита — по границе нижнего и верхнего мела» (Жерихин, 2003: 65).
- нектон** — обитатели толщи воды, для которых характерны дальние миграции по горизонтали. В состав океанического нектона входят головоногие моллюски, рыбы и китообразные, а в неритических районах, кроме них также рептилии (змеи, черепахи, крокодилы), птицы (пингвины, бакаланы и др.) и млекопитающие (ластоногие, сирены, выдры).
- Пангея** (от греч. pan- — приставка, соответствующая русской всё- и gaea — Земля) — древний материк, образовавшийся в результате слияния Гондваны и Лавразии в районе северо-западной Африки и Северной Америки. Объединял все материки Земли и существовал с конца карбона — начала перми до конца триаса.
- патиенты** (термин Л.Г. Раменского (1938) — см. Главу 2.
- пикноклин** — слой воды с резким вертикальным градиентом плотности. П препятствуют вертикальной циркуляции. Различают П, обусловленные резким изменением температуры (термоклин) и солёности (галоклин).
- планктон** — обитатели толщи воды, не совершающие дальние миграции по горизонтали (но могут совершать вертикальные миграции на 1000 м и более). По таксономическому составу выделяют фито-, зоо-, бактериопланктон, по размерному пико-, нано-, микро-, макро-, мегапланктон. В состав планктона входят бактерии, вирусы, водоросли, животные: простейшие, кишечнополостные, гребневика, моллюски, полихеты, щетинкочелюстные и некоторые другие группы, включая рыб. Размеры отдельных планктонных организмов могут достигать нескольких метров.
- польдер** (от голландского polder — осушённый участок земли, защищённый дамбой) — принятый в англоязычной литературе термин для обозначения супралиторали, т. е. пояса выше максимального уровня полной воды сизигийного прилива, обычно для участков с малым уклоном дна.
- пропагулы** (от лат. propagatio — рассеваться) — в русскоязычной ботанике — расселительные стадии жизненного цикла: гаметы, зиготы, зооспоры, вегетативные почки (*Sphacelaria*), планктонные проростки (*Sargassum*) и др., а также обрывки талломов, особенно с генеративными органами. В англоязычной литературе под propagules понимают любые расселительные стадии, будь то растений или животных.
- прохорез** (термин Н. Termier и G. Termier (1956)) — перемещение ареала таксона или сообщества в пространстве в геологическом масштабе времени.
- растительность** — совокупность растительных сообществ (ассоциаций и группировок) какого-либо района. При характеристике Р, в отличие от флоры, учитывают и численные показатели видов (плотность поселения, биомасса, продукция и др.).
- регрессия** (от лат. regressio — движение назад) — понижение уровня Мирового океана.
- реликт** (от лат. relictum — остаток) — один или несколько таксонов или экосистем, сохранившихся от исчезнувших, более широко распространенных в прошлом биот.
- ривалитатные границы** — «(от латинского rivalitas, tatis — соровование, конкуренция). Это будут те границы, которые обуславливаются существованием другого биологически близкого викарного вида, не допускающего данный вид распространяться в занятую им область в силу борьбы за существование. Иногда такую границу может обус-

ловить целая комбинация видов, не дающая расселиться какому-либо виду далее» (Станчинский, 1922: 8).

рудеральные виды (от лат. *ruderalis* — сорный) — сорные виды, синоним эксплерентов в смысле Л.Г. Раменского, термин Р в часто используют также в более неопределённом смысле для видов населяющих свалки, обочины дорог, вытопанные места и т. п., очень часто в их составе имеются заносные виды.

спрединг — комплекс явлений, связанных с восходящими токами магмы, выражается в рельефе океанов в виде срединно-океанических хребтов, на суше и морях в виде трещин — рифтовых зон, в зона С образуется океаническая кора и расположены гидротермы. Центры современного вулканизма и землетрясений.

станция — (термин, восходящий, вероятно, к старорусскому военному термину «стацёя» — место остановки войск в походе и заготовки провианта, однокоренные слова — стационарный и стационар) — место обитания вида в конкретной экосистеме.

стенотопный (термин G. Enderlein (1908)) — вид, входящий в состав одного биоценоза.

субдукция — комплекс явлений, происходящий в активных окраинах океанических платформ, выражается в рельефе в виде глубоководных желобов на границе плит, горами по краю материковых платформ, островными дугами. Центры современного вулканизма и землетрясений.

сукцессия (термин F. Clements, от лат. *successio* — наследование) — последовательная смена *ассоциаций*, движущая сила С — несбалансированный обмен ассоциаций. О различных смыслах, вкладываемых в термин С см. Главу 4.

таксоцен — часть экосистемы, выделенная по принадлежности к одному таксону (например, малакоцен — моллюски одной экосистемы, ихтиоцен — рыбы).

термоклин — разновидность **пикноклина**.

Тетис (по имени древнегреческой богини Фетиды, по-английски Tethys) — древний океан, разделявший Гондвану и Лавразию.

трансгрессия (от лат. *transgressio* — переход) — повышение уровня Мирового океана.

трофическая зона — совокупность бентосных сообществ, в которых доминирует одна трофическая группа.

турбулентное движение — понятия турбулентного (с завихрениями) и противоположного ему ламинарного (без завихрений) течений ввёл в конце XIX в. ирландский физик Осборн Рейнольдс.

фауна — список таксонов животных, обитающих на определённом участке поверхности Земли. См. также животное население и конкретная биота.

фиталь — зона океана, в которой возможен фотосинтез, в результате которого продуцируется больше энергии, чем тратится на поддержание популяции фотосинтетика. Глубже Ф. расположена афиталь.

флора — список таксонов растений (обычно также и грибов), произрастающих на определённом участке поверхности Земли. Для списков отдельных групп и таксонов используют термины «бактериофлора» — флора бактерий, «микофлора» — флора грибов и т. п. См. также конкретная флора и растительность.

флорула — то же, что конкретная флора.

хорология (термин E. Haeckel (1834–1919), от греч. *choros* — место, пространство и *logos* — смысл, понятие, суждение) — наука о пространственном распределении организмов, обычно используется при изучении явлений биогеографического масштаба.

хорон (термин предложен О.Л. Крыжановским (1987)) — биогеографическая единица любого ранга.

ценофилы (термин С.М. Разумовского (1969)) — виды, входящие в состав любой ассоциации данной ценотической системы.

ценофобы (термин С.М. Разумовского (1969)) — «группа видов, не входящих в ценотические системы и существующих в специфических условиях отсутствия биотического давления» (Разумовский, 1969: 25).

циркалитораль — то же, что элитораль.

ЦС — сокращение термина «ценотическая система», принятое в данной книге.

эвапориты — осадочные породы, образующиеся в результате испарения воды: каменная соль, гипс, ангидрит, доломит.

эвритопный (термин G. Enderlein (1908)) — вид, входящий в состав многих биоценозов.

эдификатор (термин В.Н. Сукачева, от лат. aedificator — строитель) — виды, создающие в результате своей жизнедеятельности, сильно изменённую среду, в которой вместе с ассектаторами формируют сообщества, см. также консорция. В англоязычной литературе термину Э близок по смыслу термин key-species (ключевой вид), однако, не всякий ключевой вид — эдификатор и наоборот.

экада — экологическая форма водоросли-макрофита.

экологическая амплитуда — диапазон абиотических условий, в котором может функционировать ценотическая система или существовать таксон.

экосистема (термин английского геоботаника Tensley) — в современной литературе под экосистемой обычно понимают население произвольно выделенной в соответствии с задачами исследования части поверхности Земли. Подробнее см. Главу 4.

экотон (термин F. Clements англ. ecotone, от греч. oikos — дом, место и topos — оттенок) — переходная полоса между сообществами, см. соответствующий раздел Главы 4.

эксплеренты (термин Л.Г. Раменского (1938)) «фигурально уподобляющиеся шакалам, имеют очень низкую конкурентную мощьность, но зато они способны очень быстро захватывать освобождающиеся территории, выполняя промежутки между более сильными растениями; так же легко они и вытесняются последними» (Раменский, 1938: 280). Синоним — рудеральные виды. С.М. Разумовский, изменив первоначальный смысл термина, называл Э конкурентно слабые ценофильные виды, для которых я, во избежание путаницы, предлагаю термин дублирующие виды.

экстразональные экосистемы (термин И.К. Пачоского (1915)), изначально применённый к растительности) — с позиций континуализма участки зональных экосистем, расположенные за пределами своей зоны. Например, дубравы в зоне тайги или степей. Структурализм не признаёт существование Э.э., считая их артефактом неадекватной классификации ассоциаций (см. Главу 5, раздел Иерархия биосферы). См. также азональные и интразональные экосистемы.

элемент — термин, используемый в биогеографии (особенно в фитогеографии) для группы видов, объединяемых по различным биогеографическим признакам. См. Э генетический, Э миграционный, Э исторический, Э географический.

элемент генетический — виды, возникшие в одном месте.

элемент географический — виды, имеющие одинаковые современные ареалы.

элемент исторический — виды, мигрировавшие в данный район в одно время.

элемент миграционный — виды, мигрировавшие в данный район одним путём.

элементарная биота — население, биота минимального биогеографического выдела = биогеографического района.

элементарная флора (термин А.И. Толмачева (1931)) — флора минимального фитогеографического выдела = фитогеографического района.

эндем (от греч. endemos — местный) — таксон, обитающий в пределах какого-либо района. Часто употребляют также «эндемик», но А.И. Кафанов и В.А. Кудряшов считают это этимологически неверным, хотя Биологический энциклопедический словарь (1986) форму «эндемик» считает основной и эта форма гораздо шире распространена в литературе. Я лично верю больше А.И. Кафанову, чрезвычайно дотошному в таких деталях.

эндемик — см. эндем.

Предметный указатель

- C-виды 90, 92
K-стратегии 88, 90, 91, 94, 167, 247
R-виды 90, 92
г-стратегии 88, 89, 90, 91, 94, 167, 245, 247
S-виды 90, 92
абиссаль 364, 371, 372, 374, 381, 382, 391, 394, 395, 411
автохтонный 28, 445
адаптивная зона 59, 445
азональные экосистемы 445
акроплейстофиты 118
аллохтонный 445
амфи- 445
антитропическое распространение 408
апвеллинг 10, 13, 19, 88, 111, 214, 366, 410
ареал 305, 306, 310, 318, 354, 368, 378, 445
ареал естественный 360
ареал потенциальный 309, 312, 315, 316, 318
ареал фактический 309, 312, 315, 318
ареал ценогической системы 303, 304, 315, 319, 337, 342, 354, 365, 366
ареала граница 303, 309, 311, 313, 316, 319, 330, 331, 332, 336, 342, 368
ареала кружево 309, 318, 330, 332, 337, 342, 368
ареала основа 319
ареала сеть 318
ареала топография 318
архибенталь 372
асинперата 367
ассектатор 248, 445
ассоциация 123, 237, 253, 294, 302, 304, 305, 318, 343, 368, 445, 449
ассоциация глубоководных коралловых рифов 402
ассоциация климаксная 234, 293
ассоциация коренная 235, 254
ассоциация пионерная 245, 269, 293
ассоциация производная 235
ассоциация сериальная 233, 234, 237, 245, 254, 262, 268, 281
афиталь 445
батияль 364, 371, 372, 374, 375, 380, 381, 382, 391, 411
бенталь 51, 371
бентический 53
бентопелагиаль 53
бентоплейстофиты 118
бентос 51, 53, 445
бентос кормовой 86
биогеография историческая 301
биогеография биологическая 299, 300
биогеография биотическая 302
биогеография биоценогическая 302
биогеография географическая 299
биогеография структуралистская 302
биогеография фаунистическая 302
биогеография флористическая 302
биогеоценоз 197, 198, 199, 237
биом 198, 445
биота 25, 26, 27, 28, 36, 38, 46, 108, 211, 213, 218, 226, 232, 244, 265, 266, 277, 284, 285, 286, 297, 298, 301, 336, 348, 356, 359, 367, 446
биота батияльная 364
биота глубоководная 224
биота конкретная 303, 337, 446, 447
биота морская 25, 28, 29, 59
биота Паратетиса 221
биота пресноводная 25, 28, 59
биота пресноводная 219
биота солоноватоводная 28, 29, 219
биота элементарная 303, 328, 450
биотический комплекс 446
биотоп 233, 234, 446
биофилота 446
биоценоз 197, 198, 199, 237, 293, 302
биоценология 446
биполярное распространение 408
вагильность 446
ватт 446
вертикальная конвекция 21
вертикальная циркуляция 21
верхняя литораль 118
видообразование 211, 213, 215, 220, 221, 224, 226, 227, 228, 229, 232, 243, 249, 252, 257, 260, 261, 292
видообразование аллопатрическое 223, 227, 229, 249, 250
видообразование букетное 229, 261
видообразование симпатрическое 211, 216, 221, 223, 227, 229
виды «плохие» 295
виды «хорошие» 295
виды амфибореальные 413
виды аркто-бореальные 398, 401, 404, 405, 410, 414
виды аркто-тихоокеанские 411
виды атлантические эврибатные 398
виды бентопелагические 53
виды биотически успешные 90, 91, 93
виды бореальные 405
виды бореальные верхнесублиторальные 409, 414
виды бореальные эврибатные 409
виды верхнесублиторальные низкобореально-лузитанские 414
виды викарирующие 120, 248, 251, 365, 446
виды выполняющие 90
виды глубоководные высокоарктические 398
виды дальне-неритические 368
виды дублирующие 245, 367, 405, 446, 450
виды ключевые 94, 104, 147
виды неритические 52, 53
виды пионерные 245, 269
виды пограничные 367

- виды рудеральные 90, 449
 виды сорные 90
 виды субтропические эврибатные 409
 виды ценофильные 244
 виды ценофобные 244
 виды шельфовые арктические 398, 400, 401, 402, 403, 405
 виды-выносливцы 90
 виды-двойники 246
 виды-доминанты 102, 104, 105, 106, 122, 123, 129, 142, 143, 150, 151, 157, 233, 237, 240, 245, 246, 253, 340, 343, 446
 виды-капиталисты 88
 виды-львы 90
 виды-оппортунисты 89, 91, 92, 166, 167
 виды-пролетарии 88
 виды-силловики 90
 виды-эдикаторы 91, 93, 104, 129, 235, 242, 243, 248, 251, 252, 253, 255, 261, 265, 280, 294, 303, 304, 450
 виоленты 90, 92, 167, 446
 водная масса 9
 воды 9
 галоклин 10
 гаптофиты 117
 гильдия 88, 446
 гиполимнион 22
 глубоководные желоба 33
 голопланктон 52
 гомотермия весенняя 22
 гомотермия осенняя 22
 Гондвана 41, 446
 горизонт сциафильной растительности 120
 горизонт фотофильной растительности 120
 горячая точка 32
 градиент 198, 210
 граница ривалитатная 284, 312, 448
 группировка 245, 251, 252, 294, 295, 368
 демутационный комплекс 235, 268, 281
 детритофаги 74, 408
 доминант 447
 животное население 446
 зависимая популяция 319
 запредельная специализация 221, 227, 229
 зооэпифитон 116
 индекс Престона 351, 352, 353, 389, 393, 394
 инсоляция 6
 интразональные экосистемы 446
 инфралитораль 119
 инфралиторальная зона 121
 инфралиторальная кайма 121
 карбонатная компенсация 37
 климакс 198, 234, 241, 243, 245, 251, 262, 265, 268, 280, 293, 305, 343, 447
 климакс климатический 241
 климакс эдафический 280
 климакс-континуум 280
 когерентная эволюция 230, 259, 294
 компенсаторная глубина 38
 компенсационная точка 66
 комплекс биотический 303
 комплементарный 447
 консорт 447
 консортоген 447
 консорция 232, 447
 континуализм 198, 294, 301
 континуум 198, 200, 202, 203, 301, 304, 447
 котидаль 16
 котидальная карта 16
 краевой эффект 368
 кромка шельфа 19, 42, 113, 186, 188, 282, 374, 375, 380, 381, 397, 404
 Лавразия 41, 447
 ландшафт 197, 251, 297, 298, 299, 303, 324, 329, 346, 355, 385
 ларватон 52, 447
 литораль 16, 33, 57, 95, 119, 120, 121, 154, 371, 372, 373, 378, 381, 382, 402
 литораль верхняя 120
 литораль нижняя 92
 лицензия 278, 447
 логическое основание 90, 93, 197, 274, 379, 385, 447
 ложе океаническое 31, 33, 35, 42, 88, 113, 246, 361, 366, 372, 374, 398, 411
 макрофиты 221
 макроэкология 301, 317, 361
 мангры 67, 113, 128, 384
 марш 448
 материковый склон 11, 15, 16, 33, 35, 37, 42, 53, 65, 74, 88, 105, 186, 187, 188, 214, 282, 287, 314, 317, 320, 366, 371, 372, 374, 375, 381, 391, 397, 398, 399, 401, 402, 409, 410
 медиаль 372
 мезоплейстофиты 118
 мезофит 448
 меропланктон 52
 минимальный биогеографический выдел 302
 моря шельфовые 41, 42, 47, 302
 моря эпиконтинентальные 42
 некогерентная эволюция 230, 259, 294
 нектон 51, 295, 448
 неоздем 310
 неритические районы 16, 114, 281
 нефелоидный слой 16
 нижнесублиторальный высокобореальный 414
 нижняя литораль 118
 нижняя сублитораль 214
 ниша 56, 59, 204, 205, 206, 248, 249, 253, 258, 259, 277, 278, 292, 317, 318, 359, 365, 408
 ниша вакантная 278
 ниша виртуальная 277
 ниша опустевшая 74, 260, 278, 290
 ниша потенциальная 277
 ниша пустая 229, 278
 ниша реализованная 277, 309
 ниша фундаментальная 277, 309, 316
 ниша экологическая 205, 277

- область размножения 319
область сгушения границ ареалов 299, 312, 331, 336, 339, 368
озёра гипертрофные 272
озёра гипотрофные 272
озёра дистрофные 271
озёра мезотрофные 272
озёра олиготрофные 271
озёра псевдоолиготрофные 272
озёра эвтрофные 271
океанические фронты 21
отливы квадратурные 118
отливы сизигийные 118
палеоэндем 310
Пангея 448
Паратетис 46, 47, 219, 221, 229, 263, 406, 407
парцелла 237
пациенты 90, 91, 93, 448
пациенты фитоценоотические 91
пациенты экотопические 91
пелагиаль 51, 371
первичная продукция валовая 161
первичная продукция чистая 161
пикноклин 449
пионерные стадии сукцессии 245
планктон 51, 448
панофиты 117
плейстофиты 118, 141
площадь выявления 329
пограничный эффект 367
поликлимат 280
польдер 448
полярный фронт 13, 21, 366
правило предварения 317
правило смены местообитаний 317
правило смены ярусов 317
прибрежная водная масса 17, 380
приливы аномальные 17
приливы квадратурные 17, 118
приливы неправильные полусуточные 17
приливы неправильные суточные 17
приливы полусуточные 17
приливы сизигийные 17, 118
приливы суточные 17
продуктивность 160
продукция 160
пропагулы 63, 448
прохорез 364, 448
псевдоабиссаль 372
псевдолитораль 120
развитие демерсальное 61
развитие лецитотрофное 61
развитие планктотрофное 61
растительность 122, 448
регрессия 34, 39, 448
реликт 362, 367, 448
реликт биогеографический 362
реликт филогенетический 362
рефугиум 28, 219, 260, 309, 319, 333, 362, 367, 368
ризофиты 117
риф коралловый 170, 253
родолиты 139
Саргассово море 141
сезонный аспект 274
сестонофаги 116
синперата 336
синэкология 197
смены экзогенные 276
смены эндогенные 276
сообщества растительные 298
сообщество 54, 55, 73, 99, 104, 105, 197, 198, 199, 237, 259, 293, 302
сообщество автотрофное 106
сообщество бентали 53
сообщество биотически контролируемое 304
сообщество верхнего горизонта сублиторали 129
сообщество гетеротрофное 106
сообщество глубоководных гидротерм 100, 116, 190
сообщество глубоководных коралловых рифов 100, 187
сообщество детритофагов 189
сообщество донное 53, 60, 73, 75, 86, 100, 105, 108, 115, 174
сообщество инфузорий 57
сообщество кораллиновых водорослей 138
сообщество коралловых рифов 116, 173
сообщество ламинариевых водорослей 133
сообщество лесное 174
сообщество литорали 129
сообщество макробентоса 57
сообщество макрофитов 116, 176
сообщество мейобентоса 54
сообщество морских макрофитов 116
сообщество морских трав 125
сообщество морское 59
сообщество наземное 59, 73
сообщество некрепленых водорослей 141
сообщество неритическое 52
сообщество параллельное 105
сообщество пелагиали 53, 73, 88
сообщество пелагического обрастания 108
сообщество пресноводное 73
сообщество прибрежное 95
сообщество придонного обрастания 106
сообщество рифовое 170
сообщество рыхлых грунтов 98, 100, 105, 254
сообщество собирающих детритофагов 110
сообщество твёрдых грунтов 95
сообщество тропических мелководных коралловых рифов 75
сообщество физически контролируемое 304
сообщество фильтраторов инфауны 108
сообщество фильтраторов эпифауны 106
сообщество фильтраторов эпифауны рыхлых грунтов 172

- сообщество фукоидов 129
 сообщество хемобноса 190
 сообщество шельфа 52
 сообщество эпифауны 106
 сообщество эпифауны твёрдых грунтов 407
 спрединг 30, 449
 средняя литораль 118
 станция 449
 стенобатный 35
 стенотопный 449
 стерильная область выселения 309, 319
 стратификация зимняя 22
 стратификация летняя 22
 структурализм 198, 301
 субдукция 31, 449
 субклимакс 235, 243
 субклимакс биотопический 244
 субклимакс диаспорический 244, 359, 362
 субклимакс ретардационный 244, 254, 262
 субклимакс рецидивный 243
 сублитораль 64, 119, 371, 372, 373, 374, 375, 379, 381
 сублитораль верхняя 317, 378, 380, 381, 382, 383, 404, 405, 408
 сублитораль нижняя 380, 381, 405, 406, 408
 субмергенция 318
 сукцессионная система 231, 239
 сукцессионный ряд 233, 234, 243, 245, 254, 268, 281, 294
 сукцессия 155, 198, 203, 234, 239, 241, 242, 243, 302, 304, 305, 340, 367, 368, 449
 сукцессия автотрофная 275
 сукцессия вторичная 274
 сукцессия гетеротрофная 275
 сукцессия демулационная 235, 253, 254, 274
 сукцессия первичная 274
 сукцессия экогенетическая 233, 235, 237, 240, 244, 253, 274
 супралитораль 116, 119, 120, 372
 супралиторальная кайма 121
 таксономическая ёмкость района 364
 таксоцен 449
 талассобатталь 380, 394
 термоклин 10, 449
 Тетис 42, 47, 48, 50, 213, 366, 406, 407, 449
 трансгрессия 34, 39, 449
 трофическая зона 105, 449
 удельная продукция 160
 ультраабиссаль 372, 374, 380, 381, 382, 394, 395
 фауна 15, 58, 121, 127, 176, 186, 192, 193, 214, 219, 229, 269, 273, 286, 288, 291, 292, 301, 329, 334, 378, 387, 394, 397, 409, 449
 фауна абиссальная 224, 367
 фауна Байкала 225, 228
 фауна баттальная 366
 фауна конкретная 303
 фауна тропическая 50
 фауна шельфовая 285
 филлофорное поле Зернова 143
 фильтраторы 74
 фиталь 18, 66, 73, 87, 120, 121, 124, 149, 153, 187, 383, 449
 фитофаги 116
 флора 120, 122, 134, 142, 185, 216, 218, 301, 330, 380, 449
 флора капская 217, 218, 229
 флора конкретная 303, 447
 флора сводная 303
 флора тропическая 216
 флора элементарная 303, 450
 флорула 449
 формация 123
 фронт края шельфа 19
 фронт полярный 398
 фронт прибрежный 17, 381
 хададь 372
 хемоавтотрофы 68
 хорология 306, 449
 хорон 449
 ценолитическая система 231, 232, 234, 241, 246, 247, 248, 249, 251, 252, 254, 256, 260, 274, 276, 281, 284, 285, 288, 293, 295, 301, 302, 305, 309, 311, 315, 323, 337, 339, 340, 341, 355, 365, 392, 399, 414
 ценолитическая система консортного типа 253, 254, 255, 282, 295
 ценолитическая система пастбищного типа 253, 254, 255, 263, 282, 295
 ценофилы 244, 245, 246, 247, 248, 249, 251, 252, 260, 268, 269, 294, 295, 305, 311, 315, 316, 318, 332, 334, 336, 337, 340, 342, 368, 414, 449
 ценофобы 244, 245, 246, 247, 248, 252, 260, 261, 269, 295, 305, 310, 316, 318, 332, 334, 336, 340, 342, 367, 368, 405, 414, 449
 центр аккумуляции 364, 402
 центр перераспределения 365
 центр происхождения 363
 центр разнообразия 335, 364
 центр расселения 365
 цикл таксона 359
 циркулитораль 120, 449
 циркумлитораль 372
 шельф 9, 10, 11, 16, 17, 18, 19, 23, 33, 35, 36, 37, 42, 47, 50, 52, 62, 65, 73, 74, 75, 82, 86, 87, 88, 102, 105, 106, 112, 121, 143, 145, 187, 188, 193, 213, 214, 241, 242, 246, 282, 284, 287, 314, 317, 320, 348, 351, 361, 366, 367, 371, 372, 374, 375, 376, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 395, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 404, 410, 411
 эвапориты 450
 эврибатный 35
 эвритопный 450
 эдификатор 447
 экада 118, 450
 экоклин 301

-
- экологическая амплитуда 200, 213, 232, 244, 261,
266, 282, 284, 285, 290, 295, 296, 302, 311,
317, 340, 450
- экосистема 65, 94, 197, 198, 199, 200, 211, 213,
218, 237, 293, 299, 302, 366, 450
- эктон 198, 202, 260, 280, 301, 450
- экслав 260, 362, 368
- эксплеренты 90, 92, 167, 446, 450
- эксплеренты ложные 91
- эксплеренты настоящие 91
- экстразональные экосистемы 450
- элемент 450
- элемент генетический 450
- элемент географический 379, 450
- элемент исторический 450
- элемент миграционный 450
- элитораль 119, 381, 382, 404, 449
- эндем 216, 217, 218, 254, 348, 350, 398, 407, 450
- эндемизм 219, 225, 229, 231, 234, 295, 407
- эндемик 450
- эпибиоз 106
- эпизойные водоросли 66
- эпилимнион 22
- эпилитические водоросли 66
- эпилитные гаптофиты 118
- эпипелические водоросли 66
- эпипсаммон 118
- эпифитные водоросли 66
- эпифитные гаптофиты 118
- эпифиты 116
- эулитораль 119, 120
- эффект И. Пачоского 367

Оглавление

Предисловие	3
1. Дно как биотоп	6
Температура и циркуляция воды в Мировом океане	6
Циркуляция воды в Мировом океане	6
Приливы, литораль	16
Фронты	17
Образование льда	21
Вертикальная циркуляция и образование льда в пресной воде	21
Образование льда в морской воде	23
Солёность	25
Глубина	30
Рельеф Мирового океана	30
Влияние глубины на распространение бентоса	35
Грунт	35
Свет	38
История биоты Мирового океана	39
О связи биоразнообразия с климатом и продуктивностью Океана	39
Мел	41
Палеоген	47
Неоген	48
Плейстоцен	49
2. Аутоэкология	51
Уточнение понятия «бентос»	51
Размерный состав бентоса	53
Таксономический состав и разнообразие макробентоса	57
Макрофиты	59
Макрозообентос	60
Типы размножения	61
Животные	61
Макрофиты	63
Миграции	64
Питание	65
Автотрофы	66
Фотоавтотрофы	66
Хемоавтотрофы	68
Гетеротрофы	72
Фитофаги и скоблильщики	72
Фильтраторы	73
Фильтраторы эпифауны твёрдых грунтов	75
Фильтраторы эпифауны рыхлых грунтов	77
Фильтраторы инфауны	79
Детритофаги	82
Собирающие детритофаги	84
Грунтоеды	85
Хищники	85
Кормовой и некормовой бентос	86
Распределение биомассы бентоса	87
Стратегии жизненных циклов	88
Классификация, рассматривающая две жизненные стратегии — r-K	88
Классификации, рассматривающие три жизненные стратегии	90

3. Сообщества	95
Методы изучения бентоса	95
Практика и традиции выделения сообществ макробентоса	102
Параллельные сообщества. Трофические зоны	104
Гетеротрофные сообщества	106
Сообщества фильтраторов	106
Сообщества фильтраторов эпифауны	106
Сообщества фильтраторов инфауны	108
Сообщества детритофагов	110
Сообщества собирающих детритофагов	110
Сообщества грунтоедов	110
Закономерности распределения гетеротрофных сообществ	111
Автотрофные сообщества	116
Сообщества морских макрофитов	116
Классификация жизненных форм морских водорослей	117
Вертикальная зональность донной растительности	118
Классификация морских донных растительных сообществ	122
Сообщества морских трав	125
Сообщества фукоидов	129
Сообщества ламинариевых водорослей	133
Сообщества кораллиновых водорослей	138
Сообщества неприкреплённых водорослей	141
Фитофаги	147
Макрофиты — вредные вселенцы	152
Сукцессии и взаимоотношения макрофитов	155
Продуктивность сообществ и жизненные стратегии водорослей.	
Морфо-функциональный подход к изучению сообществ макрофитов	159
Рифовые сообщества	170
Особенности рифовых сообществ	170
Возникновение и эволюция рифовых сообществ	181
Глубоководные рифы	186
Гидротермы и другие сообщества хемобиоса	190
4. Синэкология	197
Континуализм и структурализм	198
Моделирование континуальности и дискретности	207
Причины и скорость образования новых видов и экосистем	210
Деревья в семействах с преобладанием трав	215
Капская флора	217
Паратетис	219
Двустворчатые моллюски Арала	221
Абиссальная фауна Средиземного моря	224
Крупные озёра	224
Островной эндемизм	228
Выводы	229
Ценотическая система	231
Ценотическая система — что это такое?	231
Ассоциация и сообщество	237
Сукцессии в бентосе	239
Экзогенная стабилизация ассоциаций, субклимаксы	243
Ценофильные и ценофобные виды	244
Основные черты ценофилов и ценофобов	245
R-K-стратегии и ценофобные–ценофильные виды	247
Эдификаторы–ассектаторы и ценофильные–ценофобные виды	247

Ценотическая система и географическая изменчивость ценофильных видов	248
Ценотические системы пастбищного и консортного типов	253
Эволюция ценотических систем	256
Причины эндогенного развития ценотических систем	256
Пути преобразования ценотических систем	260
Ценотическая система в стабильном окружении	260
Ценотическая система в изменчивом окружении — происходит изменение климата и сопряжённая миграция ценотической системы	260
Ценотическая система в изменчивом окружении — происходит изменение климата и вызванное им изменение ценотической системы	261
Ценотическая система в изменчивом окружении — меняется поток энергии через ценотическую систему	261
Примеры формирования ценотических систем	263
Формирование травяного биома	263
Внедрение видов	265
Смена одной ценотической системы другой	268
Гавайские острова	268
Захват суши покрытосеменными	269
Дополнительные замечания	273
О сукцессиях	273
Об экологической нише	277
О свойствах климаткса	278
О поликлиматксе и климаткс-континууме	279
Границы и экотоны	280
Экотоны	280
Границы между сообществами и ценотическими системами	281
Примеры контакта различных биот	285
Взаимодействие морских бореальных биот Атлантики и Пацифики	285
Контакт тихоокеанской и атлантической шельфовых биот на юге Южной Америки	287
Взаимодействие восточной и западной североамериканских флор	288
Взаимодействие неморских биот Северной и Южной Америк	290
Резюме	293
5. Биogeография — общие вопросы	297
Две биогеографии: биологическая и географическая	297
Сущность биогеографического региона	301
Ареал	306
Методы изображения ареалов и проведения их границ	307
Представления континуалистов и структуралистов об ареале	310
Представления континуалистов об ареале	310
Представления структуралистов об ареале	315
Структура ареала вида	317
Изменение биологии видов в разных частях ареала	317
Кружево ареала	318
Подразделения ареала	319
Методы биогеографии	320
Методы выделения регионов	328
Метод сравнения списков биот	328
Метод типизации ареалов	331
Метод биотических разрезов	332
Метод А.А. Шорыгина (структуры биоты)	333
Метод выделения типов биот	335
Метод выделения конкретных биот	336

Метод выделения ценоотических систем	341
Сравнение разных методов выделения биогеографических регионов	341
Методы группирования регионов	342
Метод соответствия ранга биогеографического региона рангу эндемичных таксонов	348
Метод доли эндемичных таксонов	348
Метод значимости биогеографических границ	350
Метод оценки сходства списков выделенных регионов	351
Биотагенетический метод	354
Островная биогеография и экология	355
Некоторые крупномасштабные закономерности	361
Изменение таксономического разнообразия по поверхности Земли	361
Реликты и рефугиумы	362
Центры разнообразия и центры происхождения	362
Основные неогеновые центры расселения	365
Пограничный эффект	367
Резюме	368
6. Биогеография морского бентоса	371
Вертикальная зональность	371
Биогеографическое районирование	382
Шельф	383
Батиаль	393
Абиссаль и ультраабиссаль	394
Биогеографическая структура некоторых акваторий	396
Северный Ледовитый океан	396
Белое море	404
Каспийское море	405
Некоторые типы распространения	408
Биполярное	408
Аркто-бореальное	410
Аркто-тихоокеанские виды	411
Амфибореальное	413
Литература	413
Словарь	439
Предметный указатель	445