



УДК 551.352:543.05:553.26:621.8.03:577.472(26)

Ю. П. Зайцев, д. б. н., акад. НАН України

Одесский филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Одесса, Украина

АККУМУЛЯЦИЯ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ НА ПОВЕРХНОСТИ ПЕЛАГИАЛИ И ЭФФЕКТ МОРСКОГО НЕЙСТОНА

В результате непрерывного накопления вещества и энергии на морской поверхности образовалась недавно открытая совокупность организмов и неизвестная ранее экоморфа. Это – морской нейстон (МН), многочисленное сообщество глобального масштаба, состоящее из бактерий, грибов, водорослей, беспозвоночных, икры, личинок и мальков рыб. Все они хорошо приспособлены к специфическим условиям поверхностного биотопа пелагиали, отличаясь густой защитной пигментацией от ультрафиолетовой радиации солнца, от хищников из воды и воздуха и соответствующим поведением. Эти признаки и свойства полезны только на морской поверхности и бесполезны, или даже опасны, в толще воды. Благодаря преобладанию в составе ранних стадий онтогенеза, МН отвечает за естественное воспроизводство многих организмов, в том числе видов промысловых беспозвоночных и рыб, которые во взрослом состоянии обитают в толще воды и на дне. Находясь на поверхности пелагиали, МН превратился в экологическую мишень разных форм антропогенного влияния, включая химическое и радиоактивное загрязнение, которые негативно влияют на численность популяции нейстонных видов. Мониторинг МН – эффективный метод оценки состояния морской среды.

Ключевые слова: аккумуляция, нейсталь, экоморфа, морской нейстон, пенообразование, атмосферные выпадения, светофильтр, сгущение живого вещества, воспроизводство популяций, экологическая мишень, мониторинг

Распределение взвешенных в толще воды частиц минерального и органического происхождения подчиняется силе земного притяжения: частицы с большим, чем вода, удельным весом оседают на дно, а с меньшим всплывают на поверхность. Эти два основных потока вещества и энергии, наряду с другими природными факторами, обусловили развитие двух ярко выраженных скоплений жизни в морской среде. Одно из них располагается на дне и в придонном слое воды, второе – у поверхности пелагиали. Оба скопления состоят из организмов, приспособленных к соответствующим условиям обитания, и образуют особые жизненные формы [30, 31], или экоморфы [1].

Донная экоморфа – бентос – известна науке давно и ей посвящена обширная литература. Поверхностная экоморфа – морской нейстон – открыта лишь во второй половине XX столетия. В настоящее время имеется достаточно много печатных сообщений по нейстону морей и океанов, доказывающих возможность

его развития на поверхности пелагиали Мирового океана. Однако большинство публикаций носят фактографический характер. Первым и пока единственным обобщением данных о морском нейстоне стала монография [17], изданная в 1971 г. на английском языке в США и Израиле [96, 97]. За прошедшие четыре десятилетия в данной области накопился большой объём новых фактов, и назрела необходимость их обобщения на современном уровне знания. Предлагаемая работа отчасти восполняет такую необходимость.

Специфичность экологических условий в приатмосферном слое пелагиали. Своеобразие верхнего слоя морской пелагиали вызвано рядом природных факторов, в первую очередь, пенообразованием, выпадением твёрдых и жидких частиц из атмосферы, а также избирательным поглощением водой различных участков солнечного спектра. Совокупное действие этих факторов создало на поверхности пелагиали такое сочетание условий абиотиче-

ской среды, какое не встречается ни на одном из нижележащих горизонтов водной толщи.

Пузырьковый лифт (эрлифт). В упрощённом виде сложный природный процесс пенообразования можно представить следующим образом. В результате действия волн, фотосинтеза растений, разложения органических веществ и других причин в толще воды постоянно возникают пузырьки газа. На их поверхности образуются оболочки из коллоидов и частиц, в том числе фрагментов отмерших и дезинтегрированных организмов. Достигая поверхности пелагиали, пузырьки лопаются, а их оболочки остаются. Этот природный процесс (в различных технологиях он называется барботажем) наиболее интенсивен в неритической зоне, но непрерывно протекает на всём пространстве морей и океанов. Образующаяся на поверхности воды плёнка из поверхностно-активных веществ заметна и невооружённым глазом, когда в виде штилевых полос, или сликов, гасит невысокие, так называемые капиллярные, волны. Имеются также химические подтверждения процесса.

Установлено, что по всему широтному разрезу в северной Атлантике нейтральная перманганатная окисляемость в верхнем 0.15 мм слое воды в среднем на порядок выше, чем на полуметровой глубине, а в зонах конвергенции течений – в десятки раз выше [2]. Выяснено, что в отстое морской пены органических веществ бывает в десятки раз больше, чем в воде [55].

Наряду с пузырьками газа, на поверхность пелагиали поднимаются и тела отмерших гидробионтов, внутри которых образовались газовые включения, придавшие им положительную плавучесть. Этот восходящий поток неживых организмов, получивший название «антидождя трупов» [16], в отличие от более известного, нисходящего потока – «дождя трупов», наблюдается на всех систематических уровнях – от одноклеточных растений и животных до рыб и морских млекопитающих. После дезинтеграции крупные фрагменты трупов

оседают на дно, а мелкие частицы остаются на поверхности воды, входя в состав органической плёнки и возникающей при волнении пены.

Аминокислоты, белки, жирные кислоты, липиды, фенолы и многие другие органические соединения, входящие в состав морской пены, превращают её в питательную среду для живых существ. Кроме того, морская пена обладает биологически активными свойствами [16, 17, 62], которые во многом остаются не расшифрованными, однако результаты лабораторных опытов с некоторыми видами морских растений, беспозвоночных, рыб и наземных растений (злаков) статистически достоверны [17]. Рост-стимулирующее свойство пены утрачивается при загрязнении поверхности пелагиали вредными для живых организмов веществами, которые поступают на поверхность воды тем же путем – в процессе пенообразования. Это – нефть и нефтепродукты, детергенты, СПАВ, тяжёлые металлы, радионуклиды и другие поверхностно-активные вещества. Биологическое действие таких веществ негативно в тех случаях, когда их количество превышает допустимые уровни.

Степень обогащения поверхностного микрослоя (ПМС) веществами химической и биологической природы выражается коэффициентом накопления (КН, CF, concentration factor) [44], или коэффициентом обогащения (КО, EF, enrichment factor) [74], который представляет собой отношение концентрации вещества в ПМС, или в населяющих этот слой организмах, к таковой в нижележащем слое воды (обычно в 10 – 20 см, или 50 см ниже поверхности):

$$EF = [X]_{\mu} : [X]_{\text{в}}$$

где $[X]_{\mu}$ – концентрация X веществ или видов организмов в ПМС, а $[X]_{\text{в}}$ – их концентрация в нижележащем слое воды.

В зависимости от условий места и времени, коэффициенты накопления (обогащения) различных веществ в ПМС могут достигать следующих значений (табл. 1):

Табл. 1 Коэффициенты накопления (КН, КО) различных веществ в ПМС и нижележащем слое морской воды (по [43, 75]*)

Table 1 Concentration (Enrichment) factors (КН, КО) of different substances in the surface microlayer and in the underlying water layer (from [43, 75])

Вещества	Автор	в ПМС	На глубине 0.5 м	КН (КО)
Анионные детергенты	[43]	850 ± 75	10 ± 1	85
ДДТ + ДДД	« - »	95 ± 10	0.10 ± 0,02	950
ДДЕ	« - »	86 ± 9	0.10 ± 0,02	860
Линдан	« - »	44 ± 8	0.07 ± 0,02	650
ПХБ	« - »	105 ± 15	0.10 ± 0,02	1050
Ртуть (Hg)	« - »	2750 ± 110	0.5 ± 0,1	5500
Свинец (Pb)	« - »	2920 ± 118	13.5 ± 3,5	220
Кадмий (Cd)	« - »	120 ± 35	0.4 ± 0,1	300
Медь (Cu)	« - »	235 ± 15	0.3 ± 0,1	800
Цинк (Zn)	« - »	1020 ± 45	22 ± 4	470
Пестициды	[75]	-	-	2000
PSB Полимер стирола и бутадиена	« - »	-	-	10000
Полиароматические углеводороды	« - »	-	-	10000

* [43] – бухта Аркашон на атлантическом побережье Франции, [75] – неритическая зона Атлантики

По [23], в открытых водах северо-западной части Чёрного моря содержание фосфатов в ПМС в среднем в 2 – 4 раза выше, чем в воде из «нулевого» батометра, т.е. с глубины около 0.5 м. Эти показатели возрастают в зонах конвергенции течений. В прибрежных водах, особенно в мелководных заливах и приморских

водоёмах, содержание биогенных веществ в ПМС значительно выше, чем в открытой части пелагиали. Наиболее заметно выделяется в этом отношении пена [23], точнее, отстой пены из различных приморских водоёмов – основного места нагула молоди черноморских рыб (табл. 2).

Табл. 2 Содержание белка и нуклеиновых кислот (мг·дм⁻³) в отстое пены и в воде из различных прибрежных водоёмов Чёрного моря (данные В.К. Головенко)

Table 2 Protein and nucleic acid content (mg.dm⁻³) in the sea foam and water of different Black Sea coastal wetlands (data of V.K. Golovenko)

Водоёмы	Белок			Нуклеиновые кислоты				
	Вода	Пена	КН, КО	Вода	ДНК	КН (КО)	РНК	КН (КО)
Тендровская лагуна 1	0.29	1080.0	3724	0.55	550.0	1000	440.0	800
Тендровская лагуна 2	0.18	560.0	3100	0.16	630.0	3900	560.0	3500
Кинбурнская лагуна	0.18	558.0	3100	0.17	504.0	2900	824.0	4800
Днестровская лагуна	0.18	365.0	2030	0.24	240.0	1000	1200.0	5000
Малый Аджалыкский лиман	0.17	322.0	1900	0.22	139.0	630	227.0	1000

По [44, 87], в ПМС и пене накапливаются многие радионуклиды, в первую очередь, поверхностно-активные элементы – иттрий (Y⁹⁰), цезий (Ce¹⁴⁴) и рутений (Ru¹⁰⁶), коэффициенты накопления которых в ПМС и в пене могут превышать 1000.

Не исключено, что именно сгущение различных биологически активных веществ объясняет природу рост-стимулирующего эффекта морской пены [17].

Атмосферные выпадения. Существенным источником обогащения ПМС служат атмосферные выпадения природного и техногенного происхождения. Из атмосферы на поверх-

ность пелагиали выпадают пыльца и споры грибов, семена, плоды и остатки растений, наземные насекомые, газообразные и твёрдые отходы промышленности, сельского хозяйства и других видов практической деятельности человека. Наибольшее количество атмосферных выпадений наблюдается в прибрежной зоне и на поверхности внутренних и краевых морей, однако нередко случаи их обнаружения даже в центральных водах океанов. Например, мельчайшие частицы песка из азиатской пустыни Гоби и аэрозоли из промышленных предприя-

тий Урала находили на поверхности Тихого океана в 5000 км от его берегов (устн. сообщ. R.A. Duce). Эти вещества и существа могут длительное время находиться на поверхности воды и оказывать влияние на условия жизни и обитателей поверхности пелагиали. Пыльца и споры растений, а также наземные насекомые поедаются рыбами и беспозвоночными, другие частицы из атмосферных выпадений могут причинять вред гидробионтам.

Светофильтр. По отношению к толще пелагиали её самый верхний слой выступает как светофильтр, меняющий спектральный состав и энергию падающего на него солнечного света. По [3], верхний 1 см слой воды Чёрного моря у южного берега Крыма поглощает 20 % суммарной солнечной радиации, 5 см слой – 40 %, а 10 см слой – 50 % всех проникающих в воду солнечных лучей. При этом наиболее сильно поглощаются длинноволновая (инфракрасные лучи) и коротковолновая радиация – средние и дальние ультрафиолетовые лучи с длиной волны менее $\lambda 400$ nm [51, 64, 87]. Таким образом, самый верхний слой пелагиали отличается от остальной толщи воды не только более интенсивной освещённостью солнечными лучами видимой части спектра, но и присутствием в нём инфракрасных и ультрафиолетовых лучей, которые глубже в толще воды обнаруживаются в крайне малых количествах, или же полностью отсутствуют. Известно, что эти лучи оказывают большое влияние – положительное либо отрицательное – на живые организмы. В этой связи основатель морской микробиологии К. Е. Зобелл [101] особо подчеркивал, что интенсивность наиболее вредной бактерицидной радиации солнца после прохождения всего 10-сантиметрового слоя воды сокращается более чем наполовину.

Метрические параметры верхнего слоя пелагиали. По поводу толщины самого верхнего слоя пелагиали общая концепция исходит из того, что поверхностный слой моря (SL, или верхний однометровый слой водной толщи) в действительности состоит из ряда подслоёв, или микрослоёв различной толщины,

каждый со своими физическими, химическими и биологическими характеристиками [73, 76].

Предлагается следующая классификация (иерархия) этих микробиотопов:

1. Тончайший поверхностный «нанослой» (nanolayer, SNAN, $<10^{-6}$ m), сильно обогащённый органическими веществами;

2. Поверхностный «микрослой» (microlayer, SMIC, $<10^{-3}$ m) с высокой плотностью мелких частиц и микроорганизмов (бактерии, одноклеточные водоросли);

3. Поверхностный «миллислой» (millilayer, SMIL, $<10^{-2}$ m), населённый, главным образом, мелкими ракообразными, яйцами и личинками рыб и моллюсков;

4. Поверхностный «сантислой» (sentilayer, SCEN, $<10^{-1}$ m) с крупными ракообразными, некоторыми моллюсками, кишечнополостными и макроводорослями. Наиболее крупные обитатели этого слоя, например, сифонофора физалия, саргассовые водоросли и др., частью своих тел могут выходить и за пределы «сантислоя», сохраняя, однако, тесную связь и зависимость от ПМС.

Различные авторы пользуются своими определениями толщины поверхностного слоя пелагиали морей и океанов, не выходящими, однако, за пределы приведённых выше величин и с обязательным включением ПНС. Исследователи химии поверхности пелагиали выделяют верхний миллиметр воды [83], другие, работая с живыми организмами, в том числе с мальками рыб, оперируют слоем воды 0 – 5 см [9, 11, 17], которому предложено наименование «нейсталь» [18], вошедшее в гидробиологическую и экологическую литературу [7, 34, 35, 37, 50].

В связи с обитателями поверхности пелагиали, необходимо сделать одно уточнение относительно терминов «плейстон» и «нейстон». Описывая растительность расположенного в предгорьях Альп Боденского озера, К. Шретер и О. Киршнер [89] обозначили полупогружённые пресноводные растения типа ряски, сальвинии и др. термином «плейстон». Позднее Е. Науман [85] назвал пресноводные организ-

мы – бактерий, одноклеточные водоросли, беспозвоночных, обитающих под или над плёнкой поверхностного натяжения воды, «нейстоном». Он считал, что нейстон может существовать только в небольших, защищённых от ветра пресноводных водоёмах и отсутствует в озёрах, а, тем более, в морях и океанах.

В морскую биологию термин плейстон ввёл Е. Гентшель [79, 80], отнеся к нему не только полупогружённых сифонофор – физалию и парусника, но также все организмы, «так или иначе связанные с поверхностью воды» [36], в том числе рыб, морских черепах, морских птиц и даже китов. С. А. Зернов [30, 31] отнёс к морскому плейстону только физалию и парусника, а А. И. Савилов [52, 53] – всех гидробионтов, которые вместе с физалией и парусником попадали в планктонные сети, протянутые на поверхности пелагиали в тропических и субтропических водах океана.

В те же годы обнаруженные при помощи оригинальной методики сбора организмы, приспособленные к жизни на поверхности пелагиали в умеренных водах, где полупогружённые сифонофоры не встречаются, получили название морского нейстона [8, 9, 11]. Термин «плейстон» не получил дальнейшего подтверждения в биологической литературе, в то время как морской нейстон стал одним из важных объектов научных и прикладных исследований. Полупогружённые физалия и парусник также отнесены к нейстону [86], а именно к размерной категории макронейстона [73].

Биологические последствия. То обстоятельство, что аккумуляция вещества и энергии на поверхности пелагиали происходит непрерывно, естественно порождает вопрос, чем и каким образом она уравнивается, в соответствии с фундаментальными законами сохранения массы и энергии? Обязательно должен действовать некий механизм использования и трансформации этого вещества и энергии и возвращения их в водную толщу, на дно и в атмосферу, что обеспечивало бы круговорот в природе. Зная об активной роли живых организмов в ускорении круговорота и транс-

формации веществ в биосфере, правомерно предположить, что на поверхности пелагиали должна существовать особая, ещё не изученная жизненная форма, способная выполнять эту работу. К такому выводу можно было бы прийти, рассуждая с позиций биогеохимических постулатов В. И. Вернадского [4]. Однако на практике путь к открытию этой экоморфы, получившей название морского нейстона, вначале лежал через решение конкретной практической задачи – поиска мест и выяснения условий развития икры черноморских кефалей – лобана, остроноса и сингиля.

Вопреки изначальному предположению о глубинном нахождении икринок кефалей [5], ранние стадии онтогенеза кефалей – икринки, личинки и мальки – были обнаружены при помощи оригинальных орудий лова [11, 12, 19] у самой плёнки поверхностного натяжения воды [14], в слое, который не облавливался стандартными икорными сетями. Наряду с кефальями в этом слое оказались икра, личинки и мальки других рыб, а также многие виды беспозвоночных, которые редко или единично встречались в пробах, полученных при помощи распространённых моделей планктонных сетей. Это скопление гидробионтов, окрашенных, преимущественно, в синие и сине-зелёные тона, получило название морского гипонейстона – нижней (водной) фракцией морского нейстона [11].

Обнаружение скопления преимущественно или исключительно плотоядных организмов (консументов), обитающих в ограниченном пространстве на поверхности пелагиали, подсказало мысль о необходимости поиска других представителей трофической пирамиды на рубеже моря и атмосферы. В результате в слое 0 – 5 см были открыты статистически достоверные скопления различных видов мелких беспозвоночных, простейших, одноклеточных водорослей и, наконец, бактерий, присутствие которых в этом биотопе априори считалось наименее вероятным.

После Чёрного моря, это неизвестное прежде явление обнаружили в других морях и

океанах и во всех климатических зонах. Уже в 1963 г. Р. П. Виллис [94] писал об обнаружении в водах Новой Зеландии при помощи полупогружённой сети «the hyponeuston of Zaitsev». Появились основания для первых выводов [15 – 17, 47, 95].

При помощи трёхъярусной сети, сконструированной по образцу ПНС Ю. П. Зайцева [10] и облавливающей горизонты 0 – 4, 4 – 8 и 8 – 12 дюймов, в открытых водах тропической области Индийского океана выявлены большое видовое разнообразие и высокая численность организмов гипонейстона и эпинеистона [67, 68].

Публикация на английском языке в США и Израиле монографии «Морская нейстонология» [95, 96] стимулировала изучение нейстона в морях и океанах. Со временем в Интернете появилась реклама двухъярусной нейстонной сети “Neuston Net acc. to David/Hempel Model 300” (Sampling Sea and Ocean/ 2004, Hydro-Bios Apparatebau GmbH). Работы автора и его коллег также проводились в различных морских водоёмах, в том числе в Чёрном, Азовском, Каспийском, Балтийском, Средиземном и Карибском морях, в Мексиканском заливе, в ряде районов Атлантического и Тихого океанов. Результаты этих исследований легли в основу предлагаемого современного представления о морском нейстоне и его роли в природе.

Биологическое разнообразие нейстали. Отдельные организмы, обитающие на поверхности морей и океанов, из числа наиболее крупных, известны науке давно (табл. 3), однако это не наводило на мысль об их общности, топических, трофических и иных биоценологических связях.

В фундаментальном труде «Кибернетические вопросы биологии» И. И. Шмальгаузен [63] утверждал, что основной фактор, поддерживающий целостность любого сообщества, это – прежде всего, трофические отношения. Исходя из этого, правомерно сделать вывод, что нейсталь с её исключительными пищевыми ресурсами не могла не оказаться в процессе эволюции центром формирования некоего спе-

цифического комплекса организмов, способного использовать и трансформировать ту массу вещества и энергии, которая постоянно аккумулируется на поверхности пелагиали.

Табл. 3 Хронология первых описаний некоторых родов и видов беспозвоночных, обитающих на поверхности морей и океанов

Table 3 Chronology of first descriptions of invertebrate species inhabiting the surface of seas and oceans

Рода и виды	Год	Автор(ы)
<i>Physalia physalis</i>	1758	(Linnaeus)
<i>Veleva veleva</i>	1758	« - »
<i>Argonauta</i>	1758	« - »
<i>Planes minutus</i>	1758	« - »
<i>Janthina janthina</i>	1758	« - »
<i>Glaucus atlanticus</i>	1777	(Forster)
<i>Lepas fascicularis</i>	1786	Ellis et Solander
<i>Minyas</i>	1817	Cuvier
<i>Halobates</i>	1822	Eschscholtz
<i>Anomalocera</i>	1837	Templeton
<i>Idothea metallica</i>	1840	Milne-Edwards
<i>Pontella</i>	1846	Dana
<i>Labidocera</i>	1853	Lubbock

Бактерионейстон. Первые сведения о морском бактерионейстоне получены благодаря работам А. В. Цыбань, которые проводились в комплексе с другими исследованиями отдела гипонейстона Одесского филиала ИнБЮМ.

Пионерами освоения ПМС и нейстали в целом, по всей видимости, были бактерии, не только в силу древности своего происхождения, но также благодаря экологической пластичности – способности выдерживать широкий спектр условий среды. Классическая морская микробиология ещё в середине XX столетия придерживалась мнения относительно несовместимости интенсивного ультрафиолетового излучения солнца и бактерий. Пример тому – приведённое выше высказывание Зобелла. Однако бактерии оказались более эврибионтными (экологически валентными), чем предполагалось. Применяв оригинальную методику, А. В. Цыбань [58, 61] обнаружила в Одесском заливе Чёрного моря на поверхности воды в слое 0 – 2 см скопление гетеротрофных бактерий, численность которых на порядки величин ($KO = 30 - 50$) превышала их численность на глубине 0.5 м и более [60]. Так был

открыт морской бактерионейстон, лежащий в основе трофической пирамиды морского нейстона.

Особенно высокие показатели численности бактерионейстона выявлены в зонах конвергенции течений. Так, на границе стокового течения из Днепровско-Бугского лимана и основного Румелийского течения в нейстали (слой 0 – 2 см) обнаружено от 5.420 до 26.800, а в подстилающем слое воды – от 50 до 100 кл.·мл⁻¹ (КН = 100-260). Общее представление о численности гетеротрофных бактерий в нейстали и в толще пелагиали даёт рис. 1.

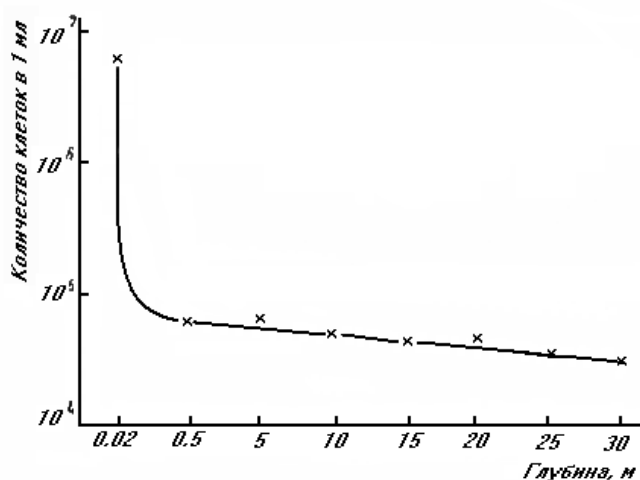


Рис.1 Среднегодовая численность бактерий (кл.·см⁻³) на разных горизонтах водной толщи в северо-западной части Черного моря [59]

Fig. 1 Average annual number of bacteria (cell·cm⁻³) in different levels of water column in the North-Western Black Sea [59]

Позднее бактерионейстон был выявлен в других районах Мирового океана [91, 92]. Наибольшее число клеток в нейстали обнаруживали виды родов *Bacterium*, *Chromobacterium*, *Pseudomonas*, *Mycobacterium*, *Bacillus*, *Micrococcus*, *Streptococcus*.

В северо-западной части Чёрного моря такие виды, как *Chromobacterium agarlyticum*, *C. rubidium*, *C. citricum*, *Micrococcus tetragenus*, *Sarcina citrine*, *Bacillus virgatus* встречены только в нейстали [58]. Большинство из них отличаются жёлтой и оранжевой пигментацией, которая, по всей вероятности, имеет защитную функцию по отношению к коротковолновой радиации солнца. Замечу, что клетки бактерионейстона активно размножались в куль-

турах и не проявляли каких-либо признаков угнетения от пребывания в биотопе, подверженном ультрафиолетовому облучению.

В нейстали Чёрного моря был обнаружен и новый вид сапрофитной спирохеты *Treponema hyponeustonicum* [49]. И, наконец, значительный вклад в изучение бактерионейстона Атлантического океана внесли Дж. Сибурс с соавт. [90].

Миконейстон. О сосредоточении грибов на поверхности пелагиали можно судить по их обилию в ПМС и в пене. Наибольшее видовое разнообразие и численность микромицетов в Казачьей бухте (Севастополь) выявлены в поверхностном микрослое воды (0,2 – 0,5 см) и в пене [56]. Доминировали представители родов *Alternaria*, *Penicillium*, *Mucor* и *Cladosporium*. В отстое пены из Одесского залива, собранной в ноябре 2002 г., в нативных пробах обнаружено 5150 пропагул·л⁻¹, а в морской воде из слоя 0 – 5 см – всего 11 пропагул·л⁻¹. (КО = 470) [23]. В культурах из отстоя пены из Одесского залива, собранной в апреле – июле 2010 г., также выявлена высокая средняя плотность колонии образующих единиц (пропагул) микромицетов – 23 990 КОЕ·л⁻¹ [54]. В морской воде в это время средняя плотность пропагул была 8 885.143 КОЕ·л⁻¹. Наибольшая частота встречаемости отмечена для факультативно морских видов *Alternaria cichorii* (13,3 %) и *A. alternata* (10,9 %). Роды *Alternaria* и *Aspergillus* представлены 5 видами каждый.

Фитонейстон. Если массовое развитие гетеротрофных бактерий и грибов в нейстали можно объяснить, прежде всего, скоплением здесь органического вещества, то причины образования больших количеств водорослей связаны, очевидно, не только с присутствием минеральных соединений азота, фосфора, кремния, но, возможно, также со своеобразием светового режима. Применив нейстонную рамку [12] для сбора одноклеточных водорослей, Д. А. Несте-рова [39, 40, 23] обнаружила в Чёрном море значительные скопления в ПМС некоторых диатомовых и синезелёных водорослей (табл. 4). Эти материалы дали основание

говорить о существовании морского фитонейстона

дорослей-макрофитов, прежде всего, саргассовых

Табл. 4 Вертикальное распределение (кл. · дм⁻¹) диатомовых и синезелёных водорослей в северо-западной части Чёрного моря [80]

Table 4 Vertical distribution (cell.dm⁻³) of and blue green algae in the North-Western Black Sea [80]

Горизонт	Диатомовые			Синезелёные
	<i>Cerataulina pelagica</i>	<i>Nitzschia closterium</i>	<i>Chaetoceros insignis</i>	<i>Merismopedia minima</i>
ПМС	96 000 000	360 000	182 400	83 875
0 – 5 см	2 700 000	11 600	0	0
10 м	12 800	11 200	0	0
25 м	2 400	11 200	0	0
35 м	800	0	0	0

В образцах пены из Одесского залива найдены цисты 26 видов динофитовых водорослей с преобладанием *Protoperidinium*, *Scrippsiella*, *Lingulodinium* [41]. В летний сезон численность цист в отстое пены колебалась в пределах 100 – 4300 экз. · мл⁻¹, в то время как в воде она не превышала 10 цист в том же объёме.

В первой японской экспедиции по изучению морского нейстона в заливе Суруга (тихоокеанское побережье Японии), проведённой под руководством автора, обнаружено скопление динофитовой водоросли *Prorocentrum micans*. Численность клеток этого вида в ПМС достигала 4 000 экз. · л⁻¹, тогда как в толще воды до глубины 100 м не превышала 10 клеток [78]. Сходную ситуацию наблюдали в Северном море, когда в период своего массового развития *P. micans* показывал КО = 1000 [65].

В открытых водах Атлантического океана в 150 км к востоку от побережья Флориды численность одноклеточных водорослей, главным образом, из рода *Trichodesmium*, и различных мелких жгутиковых в ПМС была в 400 раз выше (КО = 400), а их видовой состав заметно отличался по сравнению с нижележащим слоем пелагиали [77].

Приведённые примеры из разных районов Мирового океана подтверждают существование фитонейстона, в состав которого входят представители многих таксонов одноклеточных водорослей. Это утверждение подкрепляется постоянным присутствием в нейстали во-

Достаточно полно изучено скопление на поверхности пелагиали бурых водорослей *Sargassum natans* и *S. fluitans*, образующих в Атлантическом океане огромное скопление, получившее название Саргассового моря. Гипонейстонный характер этих водорослей, которых в литературе обычно называют «плавучими», доказан экспериментально и визуальными наблюдениями в природе [17, 45].

Нахождение саргассов в нейстали обеспечивается низкой минерализацией их талломов – 17.02 % золы на сухую массу [69] и наличием множества воздушных пузырей. Для обоих видов гипонейстонных саргассов характерно отсутствие органов прикрепления и какой-либо главной оси. Их слоевища образуют спутанную массу, которая держится непосредственно под поверхностью воды.

Скопления саргассовых водорослей на поверхности пелагиали в тропических и субтропических водах известны также для центральной части Красного моря, где доминирует *Sargassum vulgare* [38] и Южно-Китайского моря у берегов Вьетнама [71]. Во всех случаях в этих водорослях встречены организмы (многие десятки видов беспозвоночных и рыб, объединяемых понятием «фауна саргассов» [66]), приспособленные к жизни именно в зарослях нейстонных саргассов.

В водах умеренной зоны, например, в Чёрном море, в нейстали наблюдаются фрагменты талломов бурых водорослей рода *Cystoseira*, приуроченные к местам массового

развития этих макрофитов у каменистых берегов. Благодаря наличию воздушных пузырей, оторванные волнами участки талломов *Cystoseira* плавают на поверхности воды и, что характерно, под эти несъедобные для рыб и птиц обрывки водорослей, как и в саргассах, маскируются некоторые нейстонные беспозвоночные и личинки рыб [13, 17].

В центрах основных циклонических течений Чёрного моря, в так называемых галистатических зонах, в нейстали скапливаются листья зостеры. Они длительное время сохраняют положительную плавучесть, переносятся течениями на большие расстояния и сосредотачиваются в центрах круговых течений. Здесь образуются специфические скопления организмов, названные «галистатическим биоценозом Чёрного моря» [32]. Это также один из частных случаев существования морского нейстона.

Зоонейстон. Сгущение в нейстали живого вещества в виде бактерий, грибов и водорослей обеспечивает существование в этом биоценозе животных различных таксономических уровней.

Простейшие. Уже первые опыты использования сетей для сбора нейстона обнаружили в слое воды 0 – 5 см скопление ночесветки *Noctiluca scintillans* [11]. Исследования Л. Н. Полищука дают об этом более полное представление (табл. 5).

Табл. 5 Средняя многолетняя (1965 – 1969 гг.) численность (экз.·м⁻³) *Noctiluca scintillans* у поверхности Чёрного моря (по материалам Л. Н. Полищука)
Table 5 Average multi-annual (1965 – 1969) number (ind.m⁻³) of *Noctiluca scintillans* on the Black Sea surface (data of L. N. Polischuk)

Слой воды, см	M±m
0 – 5	15.044 ± 176.54
5 – 25	66.87 ± 78.72
25 – 45	51.98 ± 4.13
45 – 65	40.98 ± 4.02

В наиболее благоприятных экологических ситуациях, например, при высокой концентрации питательных веществ в воде, обилии фитопланктона, спокойном состоянии поверхности моря и конвергенции течений, как это наблюдалось в июле 1986 г. на северо-

западе Чёрного моря в зоне влияния стока Дуная, численность ночесветки в нейстали достигала исключительно высоких показателей и колебалась в пределах 126 – 6897·10⁶ экз.·м³, а биомасса – от 10.2 до 558.6 кг·м³, в среднем 125.9 [22]. Кроме ночесветки в пробах обнаружены два вида раковинных инфузорий – *Tintinnopsis cylindrica* и *Coxiella helix* var. *cochleata*, средняя численность которых составляла 24.106 экз.·м³, а биомасса – 72.2 г·м³.

Более половины особей ночесветки (изучено 6400 экз.) содержали пищу разной степени переваренности. По наиболее полно сохранившимся остаткам определены следующие объекты питания ночесветки: тинтинны *Tintinnopsis cylindrica*, *Coxiella helix*, ветвистый рачок *Pleopis polyphemoides*, яйца, науплии и копеподитные стадии копепод. Основную часть пищевых комков составлял детрит. Обнаруженное скопление ночесветки было непродолжительным и через 8 – 10 дн. в этом месте находилась разреженная популяция численностью 100 – 1000 экз.·м³.

Тинтинны также проявляют тенденцию к сосредоточению в нейстали (табл. 6).

Табл. 6 Средняя численность Tintinnopinea (экз.·м³) у поверхности Азовского моря в августе 1965 г. (по материалам Л. Н. Полищука)

Виды	Слой 0 – 5 см	Слой 5 – 25 см
<i>Tintinnopsis meunieri</i>	12 000	4 099
<i>T. kofoidi</i>	1 325	525
<i>T. cylindrical</i>	1 385	125
<i>T. rossolimoii</i>	1 108	16

В пробах нейстона, полученных автором в Мексиканском заливе и Карибском море [17], А. А. Стрелков (личн. сообщ.) обнаружил скопление колониальных радиолярий отряда Spumellaria.

Мелкие беспозвоночные. Сходным образом ведут себя и другие мелкие беспозвоночные [17]. Приведу несколько примеров из материалов, любезно предоставленных Л. Н. Полищуком (табл. 7). Обращает на себя внимание преобладание в нейстали ранних стадий онтогенеза беспозвоночных.

Табл. 7 Средняя численность (экз.·м⁻³) некоторых представителей мелких беспозвоночных у поверхности пелагиали Черного моря
 Table 7 Average number (ind.m⁻³) of some small invertebrate on the Black Sea surface

Микрогори- зонты, см	M ± m	Степень надежности среднего t
Личинки <i>Polychaeta</i>		
0 – 5	2 742.55 ± 26.92	101.87
5 – 25	931.05 ± 8.05	115.65
25 – 45	1 041.05 ± 139.13	7.48
45 – 65	9 86.05 ± 125.02	7.88
Личинки <i>Bivalvia</i>		
0 – 5	45 907.05 ± 1002.14	45.80
5 – 25	25 174.05 ± 188.08	133.84
25 – 45	5 322.05 ± 205.41	25.90
45 – 65	5 125.30 ± 226.40	22.63
Личинки <i>Gastropoda</i>		
0 – 5	4 703.05 ± 189.04	24.87
5 – 25	2 851.30 ± 28.51	100.01
25 – 45	2 029.05 ± 389.54	5.20
45 – 65	2 026.05 ± 327.18	6.19
Науплиусы <i>Balanus</i>		
0 – 5	6 103.05 ± 52.68	115.85
5 – 25	1 702.05 ± 16.61	102.47
25 – 45	1 227.45 ± 188.06	6.52
45 – 65	977.55 ± 142.31	6.86
Взрослые особи <i>Evadne tergestina</i>		
0 – 5	495.05 ± 68.46	7.23
5 – 25	221.65 ± 31.54	7.02
25 – 45	306.55 ± 45.71	6.70
45 – 65	299.90 ± 42.91	6.98
Яйца <i>Sagitta setosa</i>		
0 – 5	595.30 ± 82.15	7.24
5 – 25	209.65 ± 33.20	6.29
25 – 45	204.70 ± 36.79	5.56
45 – 65	361.55 ± 32.78	7.97
Копеподитные стадии <i>Oithona minuta</i>		
0 – 5	5 997.10 ± 225.32	26.61
5 – 25	3 758.80 ± 158.28	23.71
25 – 45	3 400.05 ± 522.06	6.51
45 – 65	3 520.05 ± 529.28	6.65
Самки <i>O. minuta</i>		
0 – 5	6 017.05 ± 206.11	29.19
5 – 25	3 389.55 ± 94.36	35.92
25 – 45	3 645.25 ± 518.82	7.02
45 – 65	4 180.05 ± 576.11	7.25
Науплиусы <i>Centropages ponticus</i>		
0 – 5	47 605.05 ± 1745.08	27.27
5 – 25	13 830.47 ± 131.53	105.15
25 – 45	14 449.85 ± 2465.22	5.86
45 – 65	7 878.95 ± 1238.38	6.36
Взрослые особи <i>Centropages ponticus</i> , самки		
0 – 5	1 267.55 ± 199.60	6.35
5 – 25	435.30 ± 72.31	6.01
25 – 45	459.55 ± 95.77	4.79
45 – 65	383.55 ± 78.16	4.90

По характеру питания эти организмы относятся к детрито-, бактерио-, фито-, микрофагам и хищникам. В нейсталь их привлекает высокая плотность пищевых объектов, какой нет в более глубоких слоях воды и, очевидно, другие преимущества этого биотопа – температура воды, кислородный режим, присутствие инфракрасных и ультрафиолетовых лучей и т.д. С другой стороны, длительное пребывание в нейстали сопряжено с опасностью оказаться под двойным прессом хищников, угрожающим как из воды, так и из воздуха. Это обстоятельство обусловило выработку в процессе эволюции целого ряда признаков и свойств, которые лучше изучены на примере следующей размерной категории организмов, условно именуемых крупными беспозвоночными.

Крупные беспозвоночные. К их числу относятся особи с размером тела более 1 мм, чаще от 3 до 20 мм, а иногда и до десятков сантиметров. Все они хищники, питающиеся в основном организмами предшествующей размерной категории. Наряду с беспозвоночными, в нейстали присутствуют также икра, личинки и мальки многих видов рыб. Представление об отношении этой группы организмов к нейстали Чёрного моря дано в табл. 8 [17].

В других морях и океанах, особенно в тропических и субтропических водах, число видов нейстонтов значительно больше, чем в умеренных и высокоширотных водах. Даже проникающие далеко на север в Атлантическом океане *Anomalocera patersoni* и *Epilabodocera amphitrite* из Берингова моря не утратили своей тесной связи с нейсталью. Что касается представителей родов *Pontella*, *Labidocera* и *Pontellopsis*, то они составляют основную часть понтеллидного нейстона тропической и умеренной областей мирового океана. Широко распространены виды сравнительно крупных веслоногих сем. Sapphirinidae (*Sapphirina angusta*, *S. nigrimaculata*, *S. maculosa*, *S. metallina*), за пределами нейстали практически не встречающиеся.

Табл. 8 Относительное количество (%) крупных беспозвоночных у поверхности пелагиали Черного моря по сборам пятиярусной планктонно-нейстонной сети ПНС-5*

Table 8 Relative number (%) of large invertebrate on the Black Sea surface, collected with the five-stage plankton-neuston net

Организмы	Микрогоризонты, см				
	0 – 5	5 – 25	25 – 45	45 – 65	65 – 85
Круглосуточные нейстонты					
<i>Pontella mediterranea</i>	100	0.01	0.008	0.005	0.002
<i>Anomalocera patersoni</i>	100	0.04	0.004	0.02	0.001
<i>Labidocera brunescens</i>	100	0.50	0.06	0.005	0.001
<i>Idothea stephensi</i>	100	0.02	0.04	0.009	0.0
Zoea Decapoda	100	0.24	0.24	0.22	0.20
Megalopa Brachiura	100	0.03	0.06	0.0	0.0
Ночные нейстонты					
<i>Plaeomon adspersus</i>	100	0.09	0.01	0.01	0.0
Amphipoda	100	0.13	0.09	0.07	0.07
Cumacea	100	0.09	0.08	0.11	0.07

*Количество организмов в слое 0 – 5 см приравнено к 100 %

Типичны для круглосуточных обитателей нейстали равноногие раки *Idothea pelagica*, *I. algerica*, *I. metallica*. Среди десятиногих нейстали тёплых морей и океанов характерны небольшие крабы *Planes minutus*, *P. cyaneus*, *Portunus portunus*, *P. pelagicus*, особенно многочисленными среди зарослей гипонейстонных саргассов.

К крупным беспозвоночным – круглосуточным обитателям нейстали тёплых морей – относятся моллюски *Janthina janthina*, *J. fragilis*, *J. prolongata*, *J. pallida*, *J. exigua*, *J. umbilicata* и *Glaucus atlanticus*, *G. lineatus*, *G. longicirris*, сифонофоры *Physalia physalis*, *P. utriculus*, хондрофора парусник (*Velella velella*, *V. lata*), порпита (*Porpita umbella*, *P. pacifica*), актинии *Minyas coerulea*, *M. cyanea*, *M. olivacea*, *M. torpedo*, *M. ultramarina* и *M. viridula*.

В числе бентогипонейстонных организмов Чёрного и Азовского морей, которые в тёмное время суток мигрируют в нейсталь, В.П. Закутский [29] называет многие широко распространённые виды, традиционно относимые к бентосу. На самом деле, в тёплое время года они проводят в бентали лишь светлое время суток, а ночью для питания и размножения мигрируют в нейсталь. В тёмное время суток в нейстали Понто-Азова В. П. Закутским обнаружены скопления Polychaeta: *Phyllodoce tuberculata*, *Nereis diversicolor*, *N. succinea*, *N. longissima*, *Platynereis dumerilii*, *Nephtis longi-*

cornis; Isopoda: *Euridice spinigera*, *E. pontica*, *Sphaeroma serratum*, *S. pulchellum*; Amphipoda: *Bathyporeia guilliamsoniana*, *Nototrophis guttatus*, *Gammarus locusta*, *Dexamine spinosa*, *Corophium nobile*, *Caprella acanthifera*; Cumacea: *Bodotria arenosa*, *Cumopsis goodsir*, *Cumella pygmaea*, *Pterocuma pectinata*, *P. gracilloides*; Mysidacea: *Siriella jaltensis*, *Gastrosaccus sanctus*, *Mesopodopsis slaberi*, *Pseudoparamysis pontica*, *Mezomysis kröyeri*. Decapoda: *Palaemon adspersus*, *P. elegans*, *Crangon crangon*.

Организмы бентогипонейтона наиболее многочисленны в нейстали шельфовых зон, особенно тропической и субтропической зон, однако встречаются и в открытых водах за пределами шельфа, куда их заносят течения.

В тёмное время суток в нейсталь регулярно мигрируют также обитатели глубинных слоёв пелагиали. Их следовало бы именовать батипланктогипонейстоном [17], однако не будет ошибкой называть их и планктонейстоном. В Чёрном море к такого рода ночным нейстонтам относится *Calanus ponticus*. В северо-западной части Тихого океана и Беринговом море в июле – сентябре 1962 г. (сборы С. М. Чебанова) среднее количество крупных форм (*Calanus tonsus*, *C. cristatus*, *Eucalanus bungii*, Isopoda, Hyperiididae, Euphausiacea) в слое 0 – 5 см составляло 529, а в слое 5 – 25 см – 248 экз.·м⁻³.

В отдельных случаях численность гиперид в слое 0 – 5 см достигала 60 000, а в слое 5 – 25 м – 10 000 экз. м⁻³ [17].

В образовании скопления живого вещества в нейстали участвуют также рыбы, икра, личинки и мальки которых приспособились к специфическим особенностям этого биотопа. Наиболее высокой плавучестью отличаются икринки Mugilidae, Engraulidae, Pomatomidae, Carangidae, Mullidae, Callionymidae, Bothidae, Soleidae и др. Сборы таких икринок с помощью нейстонных сетей позволили уточнить места, сроки и условия нереста многих видов рыб.

Наряду с икринками, в нейстали открыты скопления личинок и мальков рыб, выключившихся из демерсальной икры. Это виды семейств Belonidae, Eusoetidae, Atherinidae, Labridae, Blenniidae, Ammodytidae, Gobiidae, Balistidae, Syngnathidae и др. [17].

Эпинеuston. В отношении морского эпинеюстона – обитателей воздушной стороны плёнки поверхностного натяжения воды, таких как океанические водомерки рода *Halobates*, длительное время существовало мнение, что он может развиваться только в тёплых водах мирового океана, где не сказывается лимитирующее влияние зимних холодов [17, 18]. Последовавшие работы, во-первых, расширили видовой состав эпинеюстона за счёт водомерок рода *Hermatobates*, ногохвосток *Anurida maritima* и многочисленных обитателей морской пены, а, во-вторых, доказали возможность развития в умеренной зоне сезонного (летне-осеннего) эпинеюстона в составе двукрылых рода *Clunio*, например, *C. ponticus* [24], некоторых видов хирономид, ногохвосток и других.

Адаптации организмов к условиям жизни в нейстали. На то, что скопление филогенетически различных организмов у поверхности пелагиали – не случайное, а закономерное явление, указывают их многочисленные признаки и свойства, биологически и экологически целесообразные только в нейстали и бесполезные либо даже вредные в водной толще.

На эту тему имеется много публикаций, поэтому ограничусь лишь общими замечаниями.

Для удержания тела у поверхности воды служат высокая оводнённость и жировые включения, как в икринках Mugilidae, Carangidae, Soleidae и других, воздушные пузыри, как у *Sargassum*, *Porpita*, *Janthina*, *Glaucus*, *Minyas*, *Physalia*, *Verella* и других, способность скольжения по поверхности воды, как у *Halobates*, *Collembola*, *Clunio*.

От ультрафиолетового излучения солнца организмы нейстона защищает интенсивная меланиновая и ксантиновая пигментация тела.

Укрытие от хищников обеспечивают маскировка (криптическая, скрадывающая и расчленяющая пигментация), демонстрация (уподобление опасным видам) и мимикрия (подражание несъедобным объектам). Защитную функцию имеют также способности выпрыгивать из воды в случае приближения хищника, например, прыжки Pontellidae и более далекие «полёты» летучих рыб [17].

Однако большое разнообразие и совершенство различных защитных приспособлений нейстонтов не исключает явления хищничества в нейстали. По [81], понтеллида *Labidocera jollae* поедает в сутки до 16 предличинок анчоуса, рацион гипериды *Parathemisto gaudichudi* (ночного посетителя нейстали) на 24.4 % состоит из личинок сельдей и песчанки, мальки барракуды *Sphyræna borealis* уже в десятидневном возрасте при длине тела 9 мм начинают питаться личинками других рыб. Родственный вид – *Sphyræna argentea* – питается личинками рыб, начиная с пятидневного возраста и длины тела 4.4 мм. Личинки макрели, пелагиды и других рыб при длине тела всего 10 мм уже начинают питаться личинками рыб. Мальки черноморского саргана *Belone belone euxini* остаются в нейстали до длины тела 8 – 10 см. В желудках таких сарганов, выловленных в центральных водах Чёрного моря, обнаруживали до 100 – 200 особей понтеллид, личинок десятиногих раков, личинок кефалей и других рыб, а также наземных насекомых, вы-

павших на морскую поверхность [17]. Мальки донных рыб – барабули *Mullus barbatus ponticus* и налима *Gaidropsarus mediterraneus* – кругло-суточно остаются в нейстали до длины тела 5 – 6 см, питаясь понтеллидами и другими нейстонными [18, 36]. В отличие от взрослых особей, они отличаются яркой ультрамариновой пигментацией дорзальной стороны тела и серебристой вентральной стороной. Кроме того, гипонейстонные мальки барабули имеют брюшную киль и плавательный пузырь, отсутствующие у взрослых особей.

Таким образом, в нейстали образуется высокая численность живых существ разных таксономических уровней, которые хорошо приспособлены к жизни в этом специфическом биотопе пелагиали. Здесь же, что не удивительно для плотно заселенного самого освещенного и открытого слоя водной толщи, складываются сложные биотические отношения, причём не только между мирными и хищными нейстонными. Линейные расстояния между особями в нейстали на порядок (порядки) величин меньше, чем в толще пелагиали. Из этого следует, что различного рода общения (коммуникации) между особями на популяционном и межвидовом уровнях в нейстали намного интенсивнее, чем в остальной пелагиали. Это относится, в частности, к мало изученным процессам из области биохимической экологии, изучающей передачу информации (сигнала) другим организмам посредством различных экологических хемомедиаторов [42, 57]. По той же причине в нейстали протекают сложные хемозоологические и радиоэкологические процессы [48], которые представляют серьёзный теоретических и практический интерес.

В нейстали плотно соседствуют различные беспозвоночные, личинки и молодь рыб, что способствует протеканию важных паразитологических процессов, ещё недостаточно оцененных в контексте экосистемных обобщений морских биологов [6].

Помимо «внутренних» хищников из состава нейстона, ему угрожают также обитатели

водной толщи – рыбы, морские черепахи и морские млекопитающие – и воздушные преследователи – птицы и летучие мыши. Все эти консументы нейстона обладают специальными признаками и свойствами, позволяющими им активно питаться на поверхности пелагиали (рис. 2). В этом заключается ещё одно существенное экологическое отличие нейстали от остальной толщи пелагиали [17].

Преимущественно нейстоном питаются выросшие из нейстонных личинок и мальков летучие рыбы (Ехосоетиды), полурьловые (Немирамфиды), скумбрушковые (Скомбересокиды), желтоперый тунец (*Thunnus albacares*), корифены (золотые макрели) (*Coryphaena hippurus*, *C. equisetis*), парусники (*Istiophorus*), луна-рыба (*Mola mola*). В Чёрном море желудки дельфинов белобочки и азовки бывают сплошь заполненными гипонейстонными равноногими *Idotea stephensi* и морской иглой *Syngnathus schmidtii* [33]. Известно много птиц, преследующих и поедающих именно нейстонные организмы – водорезы (Рхнчопиды), качурки (Гидробатиды) (например, *Oceanodroma leucorhoa*, *Oceanites oceanicus*), буревестники (например, *Puffinus puffinus*), различные крачки, чайки и другие. К нейстофагам относятся и летучие мыши семейства Noctilionidae [17,20]. Эти примеры дают основание говорить о существенной роли морского нейстона в эволюционном формировании экоморф (в зоморфогенезе), в развитии поведенческих реакций (в этологии) и в видообразовании.

Биологическая целесообразность освоения нейстали. Поскольку нейсталь представляет собой арену сложных биотических отношений и острой межвидовой борьбы, возникает вопрос: была ли биологическая целесообразность в том, чтобы в процессе органической эволюции «добиваться» столь совершенной «пригонки» к условиям биотопа, если в нём разгораются экологические конфликты, намного более острые, чем в спокойной водной толще?

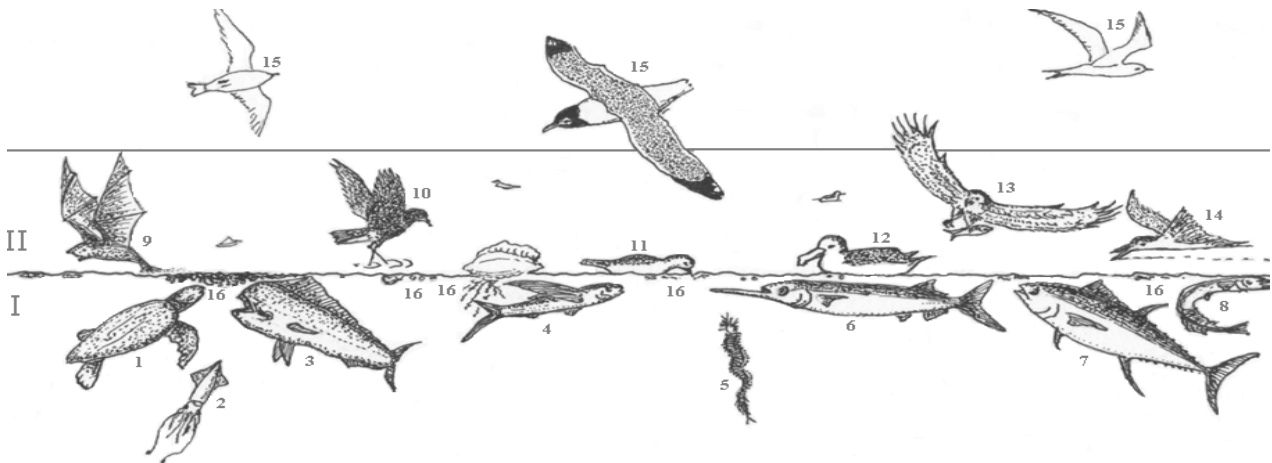


Рис. 2 Некоторые внешние потребители нейстона из водной (I) и воздушной (II) среды. Масштабы не соблюдены (ориг.):

I 1. Морская черепаха (*Caretta caretta*), 2. Кальмары (Oegopsida), 3. Корифены (*Coryphaena*), 4. Летучие рыбы (Exocoetidae), 5. Организмы бентогипонейстона, 6. Полурыловые (Hemirhamphidae), 7. Желтоперый тунец (*Thunnus albacores*), 8. Сарганы (Belonidae).

II 9. Летучие мыши-рыболовы (Noctilionidae), 10. Качурки (Hydrobatidae), 11. Глупыши (*Fulmarus*), 12. Альбатросы (*Diomedea*), 13. Орлан белохвост (*Haliaeetus albicilla*), 14. Водорезы (Rhinchorpidae), 15. Чайки, крачки (Laridae).

16. Организмы нейстона.

Fig. 2 Some external consumers of neuston from the water (I) and air (I). Not to scale.

I.1. Loggerhead turtle (*Caretta caretta*), 2. Squids (Oegopsida), 3. Coryphaenidae (*Coryphaena*), 4. Flyingfishes (Exocoetidae), 5. Benthohyponeustonic organisms, 6. Halfbeaks (Hemirhamphidae), 7. Yellowfin Tuna (*Thunnus albacores*), 8. Needlefishes (Belonidae).

II. 9. Fish-eating bats (Noctilionidae), 10. Storm-petrels (Hydrobatidae), 11. Fulmar (*Fulmarus*), 12. Albatross (*Diomedea*), 13. White-tailed eagle (*Haliaeetus albicilla*), 14. Rhinchorpidae, 15. Gulls, Terns, 16. Neustonic organisms.

Известный биолог Ф.Г. Доброжанский [70] подчёркивал, что в биологии всё наполняется смыслом лишь в тех случаях, когда трактуется с точки зрения эволюции. Действительно, исходя из положений эволюционного учения, трудно согласиться с тем, что на протяжении эволюции естественный отбор среди водных организмов не «учёл» преимуществ и опасностей их пребывания на поверхности пелагиали. Судя по результатам, естественный отбор «учёл» эти обстоятельства, а главным мотивом освоения самого верхнего биотопа пелагиали была его привлекательность, как постоянно пополняемого источника обильной и разнообразной пищи и, возможно также, особый спектральный состав светового режима биотопа и кислородный режим.

Известно, что личинкам рыб, переходящих к активному питанию (в так называемый «критический период») жизненно важно иметь

в нужное время достаточное количество пищевых объектов требуемой величины и кормовой ценности. На продолжительный поиск в море мест с обильной пищей у ранних личинок нет ни времени, ни сил. Такое место –нейсталь и в этом её главная привлекательность (major attraction) для личинок морских рыб [84]. Первый бросок личинки в сторону пищевой частицы не превышает 0.2 – 1.0 длины её тела [81]. В случае успеха, она будет в состоянии совершать второй и последующий броски.

Важной теоретической и прикладной проблемой формирования промыслового стада рыб с учетом исключительной уязвимости их ранних стадий онтогенеза посвящены многие исследования и фундаментальные обобщения, в том числе, известные «Принципы» В.С. Ивлева [82], объясняющие особенности элективности и предпочтительности пищи планктоноядными рыбами. Поэтому имеются веские основания

утверждать, что в процессе эволюции морских рыб (и не только их!) естественный отбор закреплял морфологические и поведенческие признаки и свойства, обеспечивающие их пребывание и развитие именно в нейстали. Этим объясняется то совершенство адаптаций организмов морского нейстона к среде обитания, многие из которых стали известны науке после открытия этой экоморфы и её комплексного изучения.

Интерес к нейстали со стороны различных специалистов обнаружил ряд фактов, более полно освещающих эффект морского нейстона и его роль в природе. Исследованиями Г. Г. Поликарпова и его учеников и последователей [44, 45, 46] доказано, что пребывая в условиях высоких концентраций радиоактивных и химических веществ, организмы нейстона накапливают в своих телах значительные их количества и передают по пищевым цепям, создавая наиболее острые критические экологические ситуации в морских экосистемах [26].

Имеются сведения о том, что работой своих жгутиков и ресничек микроорганизмы нейстона создают на поверхности пелагиали микроскопические волны, которые в 2 – 3 раза повышают испарение и газообмен [83]. То обстоятельство, что в результате прогрессирующей антропогенной эвтрофикации области массового развития нейстона в морях и океанах значительно расширились [98, 99, 100], приобрело особое научное и практическое значение. По этому поводу в 1994 г. в США состоялось специальное заседание Комиссии экспертов ООН (GESAMP), посвящённое проблеме поверхностного микрослоя моря в контексте глобальных изменений. На нем автор, выступив с докладом о нейстоне морей и океанов, предложил ввести в практику глобального экологического мониторинга «Нейстонный дозор» (“Neuston watch”) в качестве экспресс-метода оценки состояния морских экосистем. Предложение было одобрено и включено в Итоговый документ Комиссии [72, 73, 98].

Будучи в методологическом отношении развитием фундаментальной идеи В. И. Вернадского [4] об особом экологическом статусе в природе различных граничных зон, которые в морской среде именуется контурными зонами [20, 21], открытие морского нейстона на аэроконтуре стимулировало такого рода исследования в других краевых биотопах пелагиали. Это привело, в частности, к обнаружению мало известных особенностей биологии и экологии сообщества организмов песчаных пляжей [21] и к открытию жизнеспособных покоящихся стадий аэробиионтов в сероводородной батииали Чёрного моря [27, 28].

Выводы. Непрерывная аккумуляция вещества и энергии на поверхности морей и океанов создала предпосылки для развития неизученной прежде экоморфы – морского нейстона (МН), состоящего из приспособленных к условиям биотопа организмов, по численности и биомассе превосходящих планктон толщи воды. В составе МН преобладают ранние стадии онтогенеза многих видов беспозвоночных и рыб, впоследствии переходящих к жизни в толщу пелагиали и на дно. Открытие МН с его ключевой ролью в естественном воспроизводстве популяций пелагиали и бентали существенно дополняет и уточняет прежние представления о структуре и функционировании морских экосистем, не учитывавшие этого наиболее плотного глобального масштаба сгущения живого вещества. Колебания численности и видового состава МН, вызванные природными или техногенными факторами, отражаются на судьбе популяций организмов, в том числе промысловых видов, во взрослом виде населяющих толщу воды и дно. Поэтому мониторинг МН представляет собой наиболее оперативный и эффективный метод оценки состояния морских экосистем.

1. *Алеев Ю. Г.* Экоморфология. – К.: Наук. думка, 1986. – 424 с.
2. *Балашов А. И., Зайцев Ю. П., Коган Г. М., Михайлов В. И.* К изучению некоторых компонентов химического состава воды на границе океан-атмосфера // *Океанология.* – 1974. – **14**, 5. – С. 817 – 822.
3. *Богуславский С. Г.* Поглощение солнечной радиации в море и его непосредственное влияние на изменение температуры моря // *Тр. Мор. Гидрофиз. ин-та.* – 1956. – 8. – С. 80 – 97.
4. *Вернадский В. И.* Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. – М.: Наука, 1987. – 340 с.
5. *Водяницкий В. А.* Наблюдения над пелагическими яйцами рыб Черного моря // *Тр. Севастоп. биол. ст.* – 1936. – **5**. – С. 3 – 40.
6. *Гаевская А. В., Корнийчук Ю. М.* Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма / Под ред. В. Н. Еремеева, А. В. Гаевской. Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 425 – 490.
7. *Дедю И. И.* Экологический энциклопедический словарь. – Кишинев: Глав. Ред. Молд. Сов. Энцикл, 1989. – 408 с.
8. *Зайцев Ю. П.* О необходимости некоторых изменений в методике сбора ихтиопланктона // *Тез. докл. научн. сессии учен. совета Ин-та гидробиологии АН УССР на Одесск. биол. ст.* (Одесса, 3-4 ноября 1959 г.). – Одесса, 1958. – С. 37 – 40.
9. *Зайцев Ю. П.* Про існування біоценозу нейстону в морській пелагіалі // *Наук. зап. Одеск. біол. ст. АН УРСР.* – 1960. – Вип. 2. – С. 37-42.
10. *Зайцев Ю. П.* Устройство для лова планктона в приповерхностном слое воды. Авторское свидетельство № 138422 с приоритетом от 25 ноября 1960 г.
11. *Зайцев Ю. П.* Приповерхностный пелагический биоценоз Черного моря // *Зоол. журн.* – 1961. – **40**, 6. – С. 818 – 825.
12. *Зайцев Ю. П.* Орудия и методы изучения гипонейстона // *Вопросы экологии.* – 1962. – № 104. – С. 107 – 109.
13. *Зайцев Ю. П.* На рубеже двух океанов // *Природа.* – 1963. – № 11. – С. 27 – 31.
14. *Зайцев Ю. П.* О распределении и биологии ранних стадий развития кефалей (*Mugilidae*) в Черном море // *Вопр. ихтиол.* – 1964. – **4**, 3. – С. 512 – 522.
15. *Зайцев Ю. П.* Зоогеографические аспекты гипонейстона Мирового океана // *Тез. докл. IV межвуз. зоогеогр. конф.* – Одесса, 1966. – С. 99 – 100.
16. *Зайцев Ю. П.* Проблемы морской нейстонологии // *Гидробиол. журн.* – 1967. – №5. – С. 58 – 69.
17. *Зайцев Ю. П.* Морская нейстонология. – К.: Наук. думка, 1970. – 264 с.
18. *Зайцев Ю. П.* Жизнь морской поверхности. – К.: Наук. думка, 1974. – 112 с.
19. *Зайцев Ю.П.* Зоонейстон и методы его изучения / Под ред А.В. Цыбань. Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений (временное). – Л.: Гидрометеоздат, 1980. – С. 134-149.
20. *Зайцев Ю.П.* Введение в экологию Черного моря. – Одесса: «Эвен», 2006. – 224 с.
21. *Зайцев Ю.П.* Сообщество микроорганизмов поровых вод песчаных пляжей Черного моря. Факты и гипотезы // *Мікробіологія і ботехнологія.* – 2008. – 2.– С. 8-18.
22. *Зайцев Ю.П., Полищук Л.Н., Настенко Е.В.* и др. Сверхвысокие концентрации ночесветки *Noctiluca miliaris* Suriray в нейстали Черного моря // *Докл. АН УССР, Сер. Б.* – 1988. – 10. – С. 67-69.
23. *Зайцев Ю. П.* Нейстон. / Александров Б.Г., Богатова Ю.И. и др. Северо-западная часть Черного моря: биология и экология. – К.: Наук. думка, 2006. – С. 125 – 145.
24. *Зайцев Ю. П., Нарчук Э. П.* *Clunio ponticus* (Diptera, Chironomidae) в северо-западной части Черного моря // *Вест. зоол.* – 1995. – №4. – С.71 – 72.
25. *Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г.* Вопросы радиоэкологии гипонейстона // *Океанология.* – 1964. – **4**, вып. 3. – С. 423 – 430.
26. *Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г.* Экологические процессы в критических зонах Черного моря: синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до начала XXI веков // *Морск. экол. журн.* – 2002. – **1**, 1. – С. 33 – 55.
27. *Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н.* и др. Средоточие останков оксифионтов и банк живых спор высших грибов и диатомовых в донных отложениях сероводородной батииали Черного моря // *Докл. НАН Украины.* – 2007. – 7. – С. 159 – 164.
28. *Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н.* и др. Биологическое разнообразие оксифионтов (в виде жизнеспособных спор) и анаэробов в донных осадках сероводородной батииали Черного моря // *Докл НАН Украины.* – 2008. – 5. – С. 168 – 173.
29. *Закутский В.П.* Бентогипонейстон Черного и Азовского морей / Под ред. А.К. Виноградова. Экологическая биогеография контактных зон моря. – К.: Наук. думка, 1968. – С. 71 – 90.

30. *Зернов С. А.* Общая гидробиология. – М.-Л.: Биомедгиз, 1934. – 504 с.
31. *Зернов С. А.* Общая гидробиология. Второе издание. – М.-Л.: Изд. АН СССР, 1949. – 587 с.
32. *Ильин Б. С.* Галистатический биоценоз Черного моря // *Природа*. – 1933. – 7. – С. 63-65.
33. *Клейнберг С. Е.* Материалы к изучению питания дельфинов Черного моря // *Бюлл. Моск. общ-ва испыт. прир., отд. Биол.* – 1936. – 45. – С. 338-345.
34. *Константинов А. С.* Общая гидробиология. Издание третье, переработанное и дополненное. – М.: Высшая школа, 1979. – 480 с.
35. *Константинов А. С.* Общая гидробиология. Издание четвертое, переработанное и дополненное. – М.: Высшая школа., 1986. – 472 с.
36. *Кракатиця В. В.* До розподілу і кількості личинок та мальків барабулі (*Mullus barbatus ponticus* Essipov) у гіпонейстоні Чорного моря // *Наук. зап. Одеської біол. ст.* – 1964. – Вип.. 5. – С. 102 – 103.
37. *Кузьменко М. И., Брагинский Л. П., Ковальчук Т. В., Романенко А. В.* Гидроэкологический русско-украинско-английский словарь-справочник. – К.: «Демидур», 1999. – 261 с.
38. *Маккавеева Е. Б.* Биоценоз саргассовых водорослей в Красном море // *Сборник Бентос*, К.: *Наук. Думка*. – 1965. – С. 81 – 93.
39. *Нестерова Д. А.* Изучение роли микрофитов в нейстонном комплексе организмов // *Биологические проблемы океанографии южных морей*. – К.: *Наук. думка*, 1969. – С. 108 – 110.
40. *Нестерова Д. А.* Фитонейстон западной части Черного моря // *Гидробиол. журн.* – 1980. – 16, 3. – С. 26 – 31.
41. *Никонова С.Е.* Цисты динофитовых водорослей Северо-западного Причерноморья // *Современные проблемы альгологии. Материалы международной конференции и VII Школы по морской биологии*. Ростов-на-Дону, 2008. – С. 252 – 254.
42. *Остроумов С. А.* Введение в биохимическую экологию. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 176 с.
43. *Патин С. А.* Химическое загрязнение и его влияние на гидробионтов // *Океанология. Биология океана*, Т. 2. Биологическая продуктивность океана. – М.: Наука, 1977. – С. 322 – 331.
44. *Поликарпов Г. Г.* Радиоэкология морских организмов / Под ред. В.П. Шведова. Накопление и биологическое действие радиоактивных веществ. – М.: Атомиздат. – 1964. – 295 с.
45. *Поликарпов Г. Г., Зайцев Ю. П., Парчевский В. П.* и др. Вопросы радиоэкологии гипонейстона и бентоса Американского Средиземного моря. – М.: Атомиздат, 1966. – 29 с.
46. *Поликарпов Г. Г.* (ред). Молисмология Черного моря. – К.: *Наук. Думка*, 1992. – 303 с.
47. *Поликарпов Г. Г., Зайцев Ю. П.* Горизонты и стратегия поиска в морской биологии. Доклад на Президиуме АН УССР 16 мая 1968 г. – Киев: *Наук. думка*, 1969. – 31 с.
48. *Поликарпов Г. Г., Рисик Н. С.* (Ред.). Радиохемоэкология Черного моря. – К.: «Наукова думка», 1977. – 232 с.
49. *Пиешин Л.Н.* Об азотфиксирующих бактериях поверхностного слоя воды в Черном море // *Тр. Севастоп. Биол. Ст.* – 1964. – 15. – С. 3 – 7.
50. *Романенко В. Д.* Основи гідроекології. – К.: *Обереги*, 2001. – 728 с.
51. *Рутковская В. А.* Проникновение солнечной радиации в водоемы суши и моря // *Тр. Ин-та океанол. АН СССР*. – 1965. – 245. – С. 275-278.
52. *Савилов А. И.* Плейстонный биоценоз сифонофоры *Verella lata* Ch. Et Eys в Тихом океане // *Докл. АН СССР*. – 1956. – 110, 3. – С. 476 – 479.
53. *Савилов А. И.* Плейстон Тихого океана // *Тихий океан. Биология Тихого океана. Книга II. Глубоководная донная фауна. Плейстон*. – М.: «Наука», 1969. – С. 264 – 353.
54. *Сербинова (Тарасюк) И. В.* Микобиота морской пены побережья Одесского залива Черного моря // *Матеріали V Міжнародної конференції молодих науковців (22-25 листопада 2010)*. Харків, 2010. – С.390-391.
55. *Скопинцев Б. А.* Новые работы по химии моря // *Тр. Морск. Гидрофизич. Ин-та*. – 1962. – 25. – С. 82-109.
56. *Смирнова Л. Л.* Комплексы гетеротрофных микроорганизмов прибрежного мелководья бухты Казачьей (Черное море) // *Морской экологический журнал*. – 2010. – IX, 2. – С. 81-88.
57. *Телитченко М. М., Остроумов С. А.* Введение в проблемы биохимической экологии. – М.: «Наука», 1990. – 288 с.
58. *Цыбань А. В.* О приборе для сбора микробиологических проб в приповерхностном микрогоризонте моря // *Гидробиол. журн.* – 1967. – 3, 2. – С. 84 – 86.
59. *Цыбань А. В.* Бактерионейстон – первое звено нейстонных организмов. Биологические проблемы океанографии южных морей. – К.: *Наукова думка*, 1968. – С. 106 – 108.
60. *Цыбань А. В.* Бактерионейстон и бактериопланктон шельфовой области Черного моря. – К.: *Наук. думка*, 1970. – 274 с.
61. *Цыбань А. В.* Методы микробиологического анализа морских вод / Под ред А.В. Цыбань *Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений (временное)*. – Л.: *Гидрометеоздат*, 1980. – С. 8 – 79.

62. Чиликина Н. С. Изучение биологического действия морской пены // Биологические проблемы океанографии южных морей. К.: Наук. Думка. – 1969. – С. 128 – 129.
63. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968. – 224 с.
64. Armstrong F. A. J., Boalch G. T. The ultra-violet absorption of sea water // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1961. – **41**, 3. – P. 591 – 597.
65. Brockmann U. H., Kattner G., Hentschel G. et al. // Natürliche oberflächfilme in Seegebiete für Sylt. Mar. Biol. – 1976. – **36**, 1. – P. 135 – 146.
66. Coston-Clements L., Settle L. R., Hoss D.E., Cross F. A. Utilization of the *Sargassum* habitat by marine invertebrates and vertebrates. A Review // U.S. Dept. of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service. – 1991. – 29 pp.
67. David P. M. The Neuston Net. A device for sampling the surface fauna of the ocean // National Institute of Oceanography. Wormley, Godalming, Surrey. – 1963. – P. 1 – 5.
68. David P. M. The surface fauna of the ocean // Endeavour. – 1965. – **24**, 92. – P. 95 – 100.
69. Diaz-Piferrer M. Ecology of some species of commercial marine algae of the Caribbean // Labor. Biol. Mar. Univ. de Oriente, Santiago de Cuba. – 1958. – P. 1 – 10.
70. Dobzhansky Th. Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution // Amer. Biol. Teacher. – 1973. – **35**. – P. 125 – 129.
71. Fischer P.-M. Mollusques sargassicoles indo-pacifiques // Compt. Rend. Soc. Biogeogr. – 1969. – **45**, 389-394. – P. 21 – 22.
72. GESAMP Reports and Studies # 59. – Geneva: WMO, 1995. – 76 pp.
73. Hardy J. T. Biological effects of chemicals in the sea-surface microlayer // Liss P.S. and Duce R.A. (Eds) The Sea Surface and Global Change. Cambridge University Press. – 1997. – P. 339 – 370.
74. Hardy J. T. et al. Biological effects of chemical and radiative change in the sea surface // Liss P.S. and Duce R.A. (Eds) The Sea Surface and Global Change. Cambridge University Press. – 1997. – P. 35 – 70.
75. Hardy J. T. The sea-surface microlayer: chemistry and anthropogenic enrichment // Prog. Oceanogr. – 1982. – **11**. – P. 307 – 328.
76. Hardy J. T., Word J. Q. Sea surface toxicity in Puget Sound // Puget Sound Notes. – 1986. – **11**. – P. 3 – 6.
77. Hardy J. T., Coley J. A., Antrim L. D. et al. A hydrophobic large-volume sampler for collecting aquatic surface microlayers: characterization and comparison to the glass plate method // Can. J. Fish. Aquatic Sci. – 1988. – **45**. – P. 822 – 826.
78. Hattori H., Yuki K., Zaitsev Yu. P., Motoda S. A preliminary observation on the neuston in Suruga Bay // La mer. Bull. de la Soc. Franco-japonaise d'océanographie. – 1983. – **21**, 1. – P. 11 – 20.
79. Hentschel E. Grundzüge der Hydrobiologie. – Jena : G. Fischer, 1923. – 221 pp.
80. Hentschel E. Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans. Part 1. Das Pelagial der obersten Wasserschicht. – Wiss. Ergebn. Atlant. Exped. "Meteor", 1936. – **11**.
81. Hunter J. R. Feeding Ecology and Predation of Marine Fish Larvae // Lasker R. (Ed.) Marine Fish Larvae. Morphology, Ecology and Relation to Fisheries. Seattle: University of Washington Press. – 1984. – P. 33 – 77.
82. Ivlev V.S. On the utilization of food by planktophage fishes // Bull. Math. Biophys. – 1960. – **22**. – P. 371 – 389.
83. MacIntyre F. The top millimeter of the Ocean // Scientific American. – 1974. – **230**, 5. – P. 62 – 77.
84. Moser H. G. Morphological and Functional Aspects of Marine Fish Larvae // Lasker R. (Ed.) Marine Fish Larvae. Morphology, Ecology and Relation to Fisheries. Seattle: University of Washington Press. – 1984. – P. 90 – 131.
85. Naumann E. Über das Neuston des Süßwassers // Biol. Centralblatt. – 1917. – **37**, 2. – P. 98 – 106.
86. Perkins E. J. The Biology of Estuaries and Coastal Waters. – Lnd, N. Y.: Acad. Press., 1974. – 678 pp.
87. Plane J. M. C., Blough N. V., Ehrhardt M. G. et al. Photochemistry in the sea-surface microlayer // Liss P.S. and Duce R.A. (Eds) The Sea Surface and Global Change. Cambridge University Press. – 1997. – P. 71 – 92.
88. Polikarpov G. G. Radioecology of aquatic organisms. – North-Holland Publ. Comp. Amsterdam, Reinhold Book Division: N. Y., 1966. – 314 pp.
89. Schroter C., Kirchner O. Die Vegetation des Bodensees. – Bodenseeforschungen, 1896. – 9.
90. Sieburth J. McN., Willis P.-J., Johnson K.M. et al. Dissolved organic matter and heterotrophic microneuston in the surface microlayers of the North Atlantic // Science. – 1976. – **194**. – P. 1415-1418.
91. Tsyban A. V. Marine Bacterioneuston // J. Oceanogr. Soc. Japan. – 1971. – **27**, 2. – P. 56 – 66.
92. Tsiban A. V., Teplinskaya N. G. Microbial Population of the Northwestern Pacific Waters // Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean. Dedicated to Sigeru Motoda. Tokyo: Idemitsu Shoten. – 1972. – P. 541 – 557.
93. Tsyban A. V. Bacterioneuston and problem of degradation in surface films of organic substances released into the sea // Progress in Water Technology. – 1975. – **7**, ¾. – P. 793 – 799.

94. Willis R. P. A small towed net for ocean surface sampling // N.Z. J. Sci. – 1963. – 6, 1. – P. 120 – 126.
95. Zaitsev Yu. P. La Neustonologie marine: Objet, Methodes, Realisations principales et Problemes // Pelagos, Alger. – 1968. – 8. – P. 1 – 48.
96. Zaitsev Yu. P. Marine Neustonology. Translated from Russian. Published for the National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration. – U.S. Department of Commerce and the National Science Foundation, Washington D.C. Springfield, 1971. – 207 pp.
97. Zaitsev Yu. P. Marine Neustonology. Translated from Russian. – Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem, 1971. – 207 pp.
98. Zaitsev Yu. P. Cultural eutrophication of the Black Sea and other South European Seas // La Mer, Tokyo. – 1991. – 29, 1. – P. 1 – 7.
99. Zaitsev Yu. Neuston of Seas and Oceans // Liss P.S. & Duce R.A. (Eds) The Sea Surface and Global Change. Cambridge University Press. – 1997. – P. 371-382.
100. Zaitsev Yu. P. Eutrophication of the Black Sea its major consequences // Black Sea Pollution Assessment (Edited by L.D. Mee and G.Topping) UN. Publ. New York. – 1998. – P. 57-67.
101. ZoBell C. E. Marine Microbiology. – Cronica Botany Co., Waltham, Mass., 1946. – 240 pp.

Поступила 12 сентября 2011 г.

Акумуляція речовини та енергії на морській поверхні та ефект морського нейстону. Ю. П. Зайцев.

Внаслідок постійного накопичування речовини та енергії на морській поверхні, тут утворилась щойно відкрита сукупність організмів і невідома раніше екоморфа. Це – морський нейстон (МН), дуже чисельне угруповання глобального масштабу у складі бактерій, грибів, водоростей, безхребетних, ікри, личинок і мальків риб. Всі вони добре пристосовані до специфічних умов поверхневого біотопу пелагіалі, відрізняючись густою захисною пігментацією проти ультрафіолетової радіації, хижаків з води та повітря та відповідною поведінкою. Ці ознаки і властивості корисні лише на морській поверхні і некорисні або навіть небезпечні у товщі води. Тому організми нейстона дуже рідко зустрічаються поза межами свого біотопу. Завдяки переважанню у складі ранніх стадій онтогенезу, МН відповідає за відтворення багатьох морських організмів, у тому числі, видів промислових безхребетних та риб, які у дорослому стані мешкають у товщі води та на дні. Перебуваючи на поверхні пелагіалі, МН перетворився у екологічну мішень у відношенні до різних форм антропогенного впливу, включаючи хімічне та радіоактивне забруднення, які негативно впливають на чисельність популяцій нейстонних видів. Моніторинг МН є ефективний метод оцінки стану морського середовища.

Ключові слова: акумуляція, нейсталь, екоморфа, морський нейстон, піноутворення, атмосферні опади, світлофільтр, згущення живої речовини, відтворення популяцій, екологічна мішень, моніторинг.

Accumulation of matter and energy at the sea surface and the marine neuston phenomenon Yu.P. Zaitsev.

As a result of permanent matter and energy accumulation on the sea surface, a specific community of organisms and a new ecomorph were discovered. This is the marine neuston (MN), a very numerous global scale association composed by bacteria, fungi, algae, invertebrate, fish eggs, larvae and fry. All of them are well adapted to the specific environmental conditions of the surface habitat, including bright protective coloration against UV radiation, predators from the water and air, behavioural reactions. These characters and features are useful only at the sea surface and useless or harmful in the water column. This is why neustonic organisms are very rare or lacking in the water column. Thanks to the predominance of early ontogenetic stages, the MN is a key community responsible for the reproduction of many marine organisms, including commercially important species of invertebrate and fish which in adult state are inhabiting the water column and the bottom. Because of its surface position, the MN proved to be an ecological target for different kinds of man-made impacts *inter alia* of chemical and radioactive pollution, which adversely affects the population's number of neustonic species. The monitoring of MN is an efficient method of assessment of the ecological status of the marine environment.

Key words: accumulation, neustal, ecomorph, marine neuston, foam formation, atmospheric precipitations, heliofilter, condensation of living matter, reproduction of populations, ecological target, monitoring.