



УДК 574 (262.5)

В. Е. Заика, чл.-корр. НАНУ, вед. научн. сотр

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

ТИПЫ МЕСТООБИТАНИЙ В МОРСКОЙ ПЕЛАГИАЛИ (НА ПРИМЕРЕ ЧЕРНОГО МОРЯ)

Границы местообитаний пелагических сообществ и популяций раньше считали совпадающими с границами водных масс. Позже описания структуры местообитаний становились все более детальными. При этом изучаемые типы сообществ становились все более узкими таксономически. В результате биотопическая структура пелагиали сейчас представляется более сложной, чем ранее. Это хорошо видно на примере пелагиали Черного моря, особенно в период сильной летней стратификации.

Ключевые слова: местообитание, биотоп, пелагиаль, Черное море

Общая классификация местообитаний

Понятие «окружающая среда» применяют ко всем уровням организации жизни, включая биосферный: «В биосфере живые организмы (живое вещество) и среда их обитания органически связаны и взаимодействуют друг с другом, образуя целостную динамическую систему» [23]. На каждом из уровней под средой понимают участки соответствующего масштаба и пространственной конфигурации.

Экологи издавна считают окружающую среду состоящей из местообитаний. Андресвартха [26] пишет: «Ч. Элтон [27] вскрыл важность изучения распределения и обилия животных в природе..., показал, что при этом полезно наблюдать взаимоотношения животных, живущих вместе в «сообществах». Под сообществом он понимал комплексы животных, совместно найденных в «местообитаниях». Под последними Элтон [28] понимал «площадь, которая кажется обладающей некоторой

однородностью в отношении физиографии, растительности или иных качеств, которые эколог сочтет важными (либо легко узнаваемыми)» ([26], стр. 3 – 4). Характерно также следующее высказывание: «Эколог, желающий ограничить разнообразие мест, где следует искать данное животное, должен выявить решающие (с точки зрения животного) факторы среды» [16].

Одум [19] широко использует термин экосистема, обозначающий сообщество вместе с неживой средой, и отмечает, что сообществу и экосистеме американских авторов в европейской и русской литературе соответствуют биоценоз и биогеоценоз. Заметим, что включение среды «во-внутрь» экосистемы означает, что она уже не «окружающая среда», так что экосистемы граничат с соседними экосистемами, и, будучи безразмерными, обычно охватываются более крупной экосистемой. Относитель-

но соотношения сообщества и биоценоза кажутся полезными некоторые уточнения [7].

Что касается детализации понятия «среда», то Одум [19] использует термин местообитание применительно к среде обитания, как популяции, так и сообщества. Так поступают и многие другие авторы. Однако часть экологов, например К. В. Беклемишев [2], со ссылкой на [29], определяет биотоп как часть среды обитания, занятую биоценозом (сообществом), в отличие от станции, которая есть часть среды обитания, населенная популяцией данного вида. Отметим, что термин станция больше в ходу у русских наземных зоологов, изучающих отдельные виды относительно крупных животных. Строгое различие биотопов и станций пока не привилось, во всяком случае, в гидробиологии. История появления термина биотоп приводится в [25].

Очевидно, что термин местообитание имеет более общее значение, тогда как биотоп и станция – подчиненное. Пространственно-временная классификация местообитаний (неизменные, сезонные, эфемерные, непрерывные, пятнистые, изолированные) дана в [1]. Теоретически отношения сообщества и биотопа предельно просты, и основные трудности начинаются при выяснении реальных границ систем. В частности, физические границы биотопа выделить легче, чем биологические границы соответствующего сообщества. В результате континуальности распределения организмов четкое выделение ценотических границ невозможно без количественной формализации методов, (например, по руководящим видам, как при изучении зообентоса).

В биогеоценологии, развиваемую преимущественно ботаниками, вопрос о границах биогеоценоза и входящих в него сообществ растений и животных продолжает быть дискуссионным [3, 17]. Введено понятие о «минимум-ареале биогеоценоза» – «минимальном пространстве, на котором совершается элементарный круговорот субстанции» ([24], по [3]). В биогеоценологии пространственные

масштабы рассматриваемых систем особенно велики. В противоположность этому, в паразитологии особенно большое внимание приходится уделять микроместообитаниям отдельных видов и ценозов, причем все усложняется явлением паразито-хозяйинной специфичности.

Изложенное выше дает общее представление об используемых в разных разделах экологии терминах, связанных со средой. Более детально рассмотрим эти вопросы применительно к морской пелагиали.

Структура местообитаний в пелагиали океана

Согласно [2], в пелагиали океана следует различать биотопы экологический и биогеографический. Первый может быть большим и маленьким (любой объем воды), тогда как биотоп биогеографический – это всегда ландшафт. Водные массы являются станциями пелагических популяций и биотопами пелагических биоценозов. На границах водных масс происходит смена населения. Популяции неритических видов живут в прибрежных модификациях водных масс, многие из них гетеротопны. Обязательная связь с дном делает неритические виды сходными с видами твердых субстратов.

М. Е. Виноградов [4] тоже называет водную массу биотопом сообщества, но при этом указывает, что биотопом для видов с большими вертикальными миграциями оказывается не одна водная масса, а вся водная структура. Подчеркивается стратификация океанических вод в высоких и средних широтах и малая вертикальная протяженность слоев с различными термогалинными характеристиками. Слоистость распределения и чередование глубин доминирования отдельных видов позволяют провести деление пелагиали на вертикальные биологические зоны. Выделены эпипланктон, интерзональный и глубоководный планктон [4]. Если поначалу биотопы океанической пелагиали выделяли по водным массам, то по мере детализации исследований

общая схема структуры биотопов все более усложнялась. Так, А. В. Ковалев [15] выделяет океанические и неритические местообитания, граница между которыми примерно совпадает с границей шельфа. Виды океанического комплекса, по [15], как правило, стенобионты (стеногалинные и стенотермные виды), среди них выше доля хищников и эврифагов. Неритический комплекс значительно меньше по числу видов, в основном это – эврибионты. Дополнительно выделены комплексы океаническо-неритический узконеритический (прибрежный). Из общего числа (четыре) комплексов в Черном море присутствуют три (без океанического), а в Азовском – два (неритический и узконеритический) [15].

Крупное аналитическое обобщение по структуре нектонных сообществ сделано недавно на обширных материалах из прикурильских вод, с применением новейших методических разработок [11]. Выделены биотопические группировки нектона. Проведено биоценотическое районирование акватории с выделением и анализом биоценотических комплексов («синтаксонов»). При этом авторы, в отличие от ранее цитированных исследователей, оперировавших экологически различными комплексами видов, используют концепцию петерсеновых сообществ, со ссылкой на [18]. В исследованном районе выделено семь типов биоценотических комплексов, образующих много причудливых по форме пятен разного масштаба. Все это весьма отличается от описанного ранее выделения биотопов по границам водных масс. Результаты [11] наглядно показывают, что типы выделяемых группировок (сообществ) и конкретные методы количественного определения их границ сильно влияют на наши представления о биотопической структуре пелагиали.

Биотопическое строение пелагиали Черного моря

Т. С. Петипа с соавт. [20] на материале по зоопланктону выделили в пелагиали Черно-

го моря тепловодный эпипланктонный комплекс, отделенный в летний сезон от нижележащего холодноводного батипланктонного комплекса температурным скачком. Зимой батипланктонный комплекс часто преобладает по числу видов и общему обилию зоопланктона. О комплексах зоопланктона, выделенных в Черном море в [15], упоминалось выше.

Остается неясным, чем используемый в [15, 20] термин «комплекс» отличается от сообщества. Комплексы выделяются всегда достаточно произвольно, без применения четких формализованных методов. Так, ни в одном исследовании по пелагиали Черного моря не было попыток выделить сообщества по руководящим видам, как это сделано для прикурильского нектона [11] и как это постоянно делают для зообентоса рыхлых грунтов. Ясно, что возможность четкого пространственного выделения биотопов неразрывно связана с вопросом об используемых критериях границ между сообществами.

Ю. П. Зайцев [9, 10] выделил и изучил нейстон – население приповерхностного биотопа моря Черного моря (0 – 5 см). Основываясь на видовом составе и обилии организмов, он выделил также другие «внешние контурные биотопы моря», обладающие явственным краевым эффектом.

С появлением зондирующих приборов – батитермографа, прозраномера, а следом и других – начались прицельные вертикальные обловы зоопланктона, с учетом пиков физико-химических переменных. На данных, полученных с помощью прицельных проб 140-литровым батометром и визуальных наблюдений из подводных аппаратов, было показано наличие в нижних слоях пелагиали Черного моря четких слоев высокой концентрации отдельных видов мезо- и макропланктона, иногда толщиной всего в 1 – 2 или несколько метров [5]. Все виды зоопланктона открытых районов Черного моря были поделены на три группы: (1) виды, приуроченные к водам верхнего перемешанного слоя и водам термоклина; (2) ви-

ды, встречающиеся по всей толще кислородной зоны, однако днем концентрирующиеся в нижней ее части; (3) виды, встречающиеся в водах ниже термоклина в нижних слоях кислородной зоны.

Несмотря на выделение этих трех групп, авторы [5] подчеркивают, что планктонное сообщество кислородной зоны – единое целое и нет оснований делить его на самостоятельно функционирующие эпи- и батипланктонное сообщество. Явное противоречие в заключениях [5] и [20] еще раз подтверждает, что, оперируя произвольно выделяемыми группами видов и или их комплексами, трудно судить о том, сколько в черноморской аэробной пелагиали существует сообществ зоопланктона и, соответственно, биотопов.

Позднее структура пелагических экосистем уточняется следующим образом: «...экосистема пелагиали Черного моря слоем основного пикноклина делится на два яруса: ярус хемобиоса, включающего толщу анаэробных вод и слой кислород-дефицита, где идет интенсивный бактериальный хемосинтез, и ярус аэробии, или кислородной толщи, подразделяемый сезонным термоклинном на верхний перемешанный и холодный промежуточный слой...» ([6], стр. 215). Подчеркивается наличие локальных слоев скопления организмов, которые строго соответствуют определенным значениям плотности воды.

Несколько иначе подходят к выделению пелагических биотопов исследователи микропланктона [22]. По распределению гетеротрофного микропланктона в пелагиали Черного моря выделено четыре основных биотопа, границы которых выделены по резким физическим и химическим градиентам среды. Первый простирается от поверхности до оксиклина, который совпадает с основным пикноклином. Этот биотоп сезонным термоклинном делится на два. Населены оба суббиотопа летом различно по видовому составу. Второй биотоп ограничен водами с концентрацией кислорода около 0.3 – 0.5 мл/л, примыкающими к зоне

сосуществования кислорода и сероводорода. Третий биотоп – воды «зоны сосуществования» кислорода и сероводорода. Четвертый биотоп – воды сероводородной зоны. Подчеркивается, что населяющие каждый биотоп организмы образуют самостоятельные комплексы. Их местообитания перекрываются крайне редко.

Новые сведения о станциях пелагических гемипопуляций донных животных

В последние годы появляются сведения, подтверждающие данные о сильной вертикальной стратификации планктонных животных в открытых районах Черного моря. Они касаются вертикального распределения личинок донных беспозвоночных, т.е. меропланктона. Выше были перечислены три группы зоопланктона, которые выделены в [5]. В третью группу видов (встречающихся в нижних слоях кислородной зоны) были отнесены неизвестные личинки полихет, обитающие в узком слое воды, при содержании кислорода около 0.2 – 0.3 мл/л. В дальнейшем было показано, что это личинки *Protodrilus* sp. и *Vig-tornella zaikai*, донная стадия которых встречается в узкой полосе дна на глубине 117 – 151 м, где с дном контактирует слой воды, в котором обитают пелагические личинки этих видов [8, 30].

Было показано также определенное соответствие между глубиной обитания донных поселений и планктонных (личиночных) гемипопуляций некоторых двустворчатых моллюсков. Так, митилястер *Mytilaster lineatus*, образует донные поселения на глубинах 0 – 10 м, и его пелагические личинки не проникают глубже термоклина [12, 21]. Только до глубины 10 м обычно встречаются личинки *Mya arenaria* и *Loripes lucinalis* [14]. До глубины 25 м встречаются личинки *Anadara inaequalis*, *Chamelea gallina*, тогда как пелагические личинки *Mytilus galloprovincialis*, *Spisula subtruncata* заметно преобладают на глубинах 10 – 40 м [13]. Максимальная плотность донных поселений

Acanthocardia paucicostata регистрируется на глубинах 40 – 50 м. Соответственно, велико- нхи этого вида были массовыми в слое 40 – 60 м [14].

Таким образом, многое зависит от типа изучаемых пелагических сообществ. В настоящее время усиливается специализация исследований и наблюдается тенденция перехода от «полночленных биоценозов» (включающих все звенья, от фототрофов и до нектонных хищников) к анализу все более узких таксоценов. Очевидно, что при независимом изучении ценозов рыб, макро-, мезо- и микропланктона структура биотопов для соответствующих сообществ будет различаться. Поэтому возникает задача создания обобщенной картины биотопического строения пелагиали. Вероятно, потребуется и применение четких формализованных методов выделения границ сообществ.

Относительно пелагиали Черного моря можно заключить, что в теплый период года значительная температурная и плотностная стратификация пелагиали Черного моря дополняется явной вертикальной структурированностью планктонного сообщества. Хотя картина усложняется суточными вертикальными миграциями копепод и иных видов, а также значительно меняется при зимнем перемешивании вод, следует подчеркнуть наличие как вертикальных, так и горизонтальных границ сезонных стаций целого ряда форм эупланктона и меропланктона. Это, в совокупности с существованием на определенных глубинах узких пиков сгущений отдельных видов, позволяют считать аэробные черноморские воды сложной совокупностью разновеликих биотопов.

1. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. – М.: Мир, 1989. – 2. – 477 с.
2. *Беклемишев К. В.* Экология и биогеография океана. – М.: Наука, 1969. – 291 с.
3. *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
4. *Виноградов М. Е.* Вертикальное распределение жизни в океане / Зоопланктон. Биология океана / Под ред. Виноградова М. Е. – М.: Наука, 1977. – 1. – С. 132 – 150.
5. *Виноградов М. Е., Флинт М. В., Николаева Г. Г.* Вертикальное распределение мезопланктона в открытых районах Черного моря в весенний сезон / Современное состояние экосистемы Черного моря / Ред. Виноградов М. Е. – М.: Наука, 1987. – С. 144 – 162.
6. *Виноградов М. Е., Николаева Г. Н., Мусаева Э. И.* Вертикальное распределение планктона в глубоководных районах Черного моря / Изменчивость экосистемы Черного моря / Ред. Виноградов М. Е. – М.: Наука, 1991. – С. 211 – 224.
7. *Заика В. Е.* Объекты исследований и границы применимости некоторых концепций в синэкологии // Структура и динамика водных сообществ и популяций. – К.: Наук. думка, 1967. – С. 5 – 15
8. *Заика В. Е.* Специфические сообщества пелагиали и бентали Черного моря у границы сероводородной зоны // Биология моря. – 1999. – 25, № 6. – С. 480 – 482.
9. *Зайцев Ю. П.* Нейстон / Основы биологической продуктивности Черного моря / Ред. Грезе В. Н. – К.: Наук. думка, 1979. – С. 169 – 175.
10. *Зайцев Ю. П.* Антропогенные изменения в сообществах биологически активных зон Черного моря / Изменчивость экосистемы Черного моря / Ред. Виноградов М. Е. – М.: Наука, 1991. – С. 306 – 310.
11. *Иванов О. А., Суханов В. В.* Структура нектонных сообществ прикурильских вод. – Владивосток: ТИНРО-центр, 2002. – 154 с.
12. *Казанкова И. И.* Особенности динамики оседания личинок мидии и митилистера в связи со сгонно-нагонными явлениями у юго-западных берегов Крыма (Черное море) // Экология моря. – 2000. – 51. – С. 35 – 39.
13. *Казанкова И. И.* Сезонная динамика личинок двустворок и их вертикальное распределение в прибрежном планктоне внешнего рейда Севастопольской бухты (Черное море) // Экология моря. – 2002. – 61. – С. 59 – 63.
14. *Казанкова И. И., Немировский М. С.* Пространственно-временная динамика личинок *Bivalvia* в весенний период и ее связь с гидрофизическими особенностями района (внешний рейд Севастополя, Черное море) // Морск. экол. журн. – 2003. – 2, № 3. – С. 94 – 101.
15. *Ковалев А. В.* Структура зоопланктонных сообществ Атлантики и Средиземноморского бассейна. – К.: Наук. думка, 1991. – 141 с.
16. *Макфедьен Э.* Экология животных. – М.: Мир, 1965. – 375 с.

17. Миркин Б. М., Мартыненко В. Б., Наумова Л. Г. Значение классификации растительности для современной экологии // Журн. общ. биол. – 2004. – 65, № 2. – С. 167 – 177.
18. Несис К. Н. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам / Океанология. Биология океана / Ред. Виноградов М. Е. – М.: Наука, 1977. – 2. – С. 5 – 14.
19. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
20. Петина Т. С., Сажина Л. И., Делало Е. П. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море // Тр. Севаст. биол. ст. – 1963. – 16. – С. 119 – 137.
21. Ревков Н. К. Годовая динамика меропланктона (Bivalvia, Gastropoda) и особенности пула личинок мидии (*Mytilus galloprovincialis*) в Каламитском заливе Черного моря // Гидробиол. журн. – 2000. – 36, №1, – С. 46 – 55.
22. Сажин А. Ф., Зубков М. В., Драбкова В. Г. Гетеротрофный микропланктон нижних слоев кислородной зоны весной 1988 г. / Изменчивость экосистемы Черного моря / Под ред. Виноградова М. Е. – М.: Наука, 1991. – С. 204 – 210.
23. Советский энциклопедический словарь. – М.: Изд-во «Советская энциклопедия», 1982.
24. Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. – Новосибирск: Наука, 1978. – 319 с.
25. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология. – М.: МГУ, 1980. – 464 с.
26. Andrewartha H. G Introduction to the study of animal population. – London: Chapman and Hall Ltd, 1961. – 283 p.
27. Elton C. Animal Ecology. – London: Sidgwick and Jackson, 1927. – 250 p.
28. Elton C. Population interspersions : an essay on animal community patterns // J. Ecol. – 1949. – 37. – P. 1 – 23.
29. Udvardi M. F. D. Notes on the ecological concept of habitat, biotope and niche // Ecology. – 1959. – 40, №4. – P. 51 – 64.
30. Zaika V. E. Spatial structure of the Black Sea benthic communities: influence of pelagic processes / Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea / Ed. L. Ivanov, T. Oguz. – Pordrech / Boston / London: – М.: Наука, 1998. – 1. – P. 293 – 299.

Поступила 08 июля 2004 г.

Types of habitats in the Black Sea marine pelagial. V. E. Zaika. Habitat borders of pelagic communities and populations have been assigned to water mass borders in early publications. Later descriptions of habitat structure appeared in more details. Studied community types were getting narrower taxonomically. So, presently, biotopic structure of pelagic waters seems to be more complex than those found previously. That is well shown for the Black Sea, especially for well-stratified summer pelagic waters.

Key words: habitat, biotope, pelagic waters, Black Sea

Типи місцеперебувань у морській пелагіалі (на прикладі Чорного моря). В. Є Заїка. Межі місцеперебувань пелагічних угруповань і популяцій раніш вважали співпадаючими з межами водних мас. Пізніше опис структури місцеперебувань деталізувався. При цьому типи угруповань, які вивчали, ставали таксономічне більш вузькими. У результаті біотопічна структура пелагіалі зараз виглядає більш складною, ніж раніше. Це добре видно на прикладі пелагіалі Чорного моря, особливо в період інтенсивної літньої стратифікації.

Ключові слова: місцеперебування, біотоп, пелагіаль, Чорне море