

591.553(26)

**ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ, ТРОФИЧЕСКИЕ ЗОНЫ
И МОРСКИЕ ДОННЫЕ БИОЦЕНОЗЫ****(Некоторые итоги советских исследований морских донных
биоценозов)****Л. Г. Виноградов и А. А. Нейман**

Биологические разделы программы Международного Геофизического Года и Года Международного Сотрудничества предусматривали главным образом планктонные исследования. Бентосные работы были запланированы в ограниченном объеме*. Донное население Ньюфаундлендско-Лабрадорского района было изучено К. Н. Несисом (см. статью в наст. сборнике). В восточной половине Берингова моря сборы проводила экспедиция Тихоокеанского и Всесоюзного институтов морского рыбного хозяйства и океанографии (Нейман, 1963).

Сопоставление результатов этих работ с результатами ранее проведенных исследований бентоса Северного Каспия (Виноградов, 1955, 1959; Романова, 1963) позволило подойти к решению некоторых общих вопросов морской синэкологии, сделать ряд выводов о характере биоценозов и других группировок морских донных организмов и сравнить их с особенностями биоценозов суши.

В настоящей статье мы даем краткий обзор развития советской морской синэкологии, поскольку последняя сводка такого рода дана 12 лет назад (Зенкевич, 1951). Мы коснемся и предшествующих этой сводке исследований**, так как данные последних лет освещают их с новой стороны. Попытаемся так же проследить связь советских морских синэкологических работ с основным направлением советской биоценологии суши.

*
* *

Основой работ советских географов и синэкологов суши являются понятия о ландшафте (Берг, 1945, 1947; Солнцев, 1949) и о биогеоценозе (Сукачев, 1947, 1949, 1960). Первое из них — синоним понятия географический аспект (Берг, 1945), второе — понятия экосистема

* Общий обзор советских бентосных работ, проведенных в период МГГ и МГС см. Г. М. Беляев (1962).

** Объем статьи не позволяет коснуться весьма важных работ советских гидробиологов — специалистов по пресным водам — В. Н. Беклемишева (1931), В. И. Жади-на (1940), Г. С. Карзинкина (1926), С. Д. Муравейского (1936), П. Д. Резвого (1924), С. Н. Скадовского (1961).

(Tensley, 1935). Под первым понятием понимается территория, на которой повторяются одинаковые сочетания косной (мертвой) и живой природы, под вторым — участок территории, на протяжении которого остаются одинаковыми элементы живой и косной природы. Биогеоценоз — структурная часть ландшафта (Сукачев, 1949). Основное содержание биогеоценологии — изучение обмена веществ между абиотической средой и организмами, трансформации энергии и ее перемещения в биогеоценозе. В этой связи Н. В. Тимофеев-Ресовский (1957) называет биогеоценологию биологической наукой «встречной» биогеохимии. Учение В. И. Вернадского (1940) о биогеохимических процессах оказало колоссальное влияние на все современное направление советской гидробиологии и послужило причиной широкого использования этой наукой сырого веса животных в качестве важнейшей характеристики количественного развития жизни. Можно думать, что оно явится стержнем будущей синэкологии. Однако идеи В. И. Вернадского полностью использованы в этом направлении только Б. Б. Польшовым (1946) в его учении о типах миграций химических элементов в природных ландшафтах, по которому сочетание природных (ландшафтных) зон В. В. Докучаева (1948) с условиями миграции химических элементов определяет геохимический ландшафт.

Подразделение биосферы Земли по характеру биохимических процессов получения, использования, рассеивания или накопления веществ на множество областей, районов, участков перекликается с представлениями Эльтона об источниках энергии, вокруг каждого из которых существует одно какое-нибудь сообщество.

Хотя Н. В. Тимофеев-Ресовский (1957) и Е. Ф. Гурьянова (1962) показали применимость понятия «биогеоценоз» и «ландшафт» в гидробиологии, имеются известные трудности в их приложении к участкам земной поверхности, покрытым водой. Эти затруднения заключаются в недостаточном развитии практики подводных наблюдений, в недостаточной связи морских биологов и геологов и в недостаточной изученности специфики превращения вещества в море. Все это заставило советских гидробиологов оперировать с терминами «биоценоз» и «комплекс», не включающими понятия об элементах косной природы, входящих в представление о биогеоценозе. Путь советских гидробиологов к пониманию биоценоза отличался от пути наземных синэкологов.

Первые русские морские биоценологи — С. А. Зернов (1913) и К. М. Дерюгин (1915) вслед за Лоренцом (Lorenz, 1863) и Прюво (G. Pruvot, 1896) описывали население различных типов грунта, объединенное сходными условиями существования. К. М. Дерюгин таким образом и понимал свою задачу (Дерюгин, 1915, стр. 724). С. А. Зернов считал необходимым идти от установления комплексов организмов, постоянно встречающихся в море в почти тождественном составе видов (стр. 13). Однако и он, принимая термин Мебиуса (Möbius, 1877) «биоценоз»*, отходил от той части его определения, где говорится о «взаимной обусловленности видов». По С. А. Зернову «... говорить об интимной связи членов (биоценоза Л. В. и А. Н.) ... едва ли возможно» (Зернов, 1913, стр. 16).

Особую роль в советских исследованиях бентоса сыграли работы Л. А. Зенкевича (1927, 1930, 1947, 1951), развившего вслед за Петерсеном (Petersen, 1913) и Блэвадом (Blegvad, 1915) количественный метод изучения группировок донного населения и вместе с этими авто-

* Оба автора отказались от употребления термина «сообщество», так как находили его слишком антропоморфным (С. А. Зернов, 1913, стр. 14; К. М. Дерюгин, 1915, стр. 724). Эта точка зрения широко распространена в советской литературе.

рами и Р. Спэрком (Språk, 1936) давшего представление о характере донных поселений в морях, омывающих северные берега Европы. Подобно В. И. Вернадскому, Л. А. Зенкевича интересовали процессы, происходящие на больших участках Земли. Он стремился изучить биологическую продуктивность моря, ее источники и распределение. Оба автора обращали внимание в первую очередь на массу организмов и во вторую — на их систематический состав. Используя для обозначения сырого веса совокупности животных и растений термин Р. Демоля (Demoll, 1927) «биомасса», Л. А. Зенкевич ввел карты изобент (линий равной биомассы бентоса) и ряд методов счетного и графического анализа состава бентосных группировок, позволивших сделать ряд важных заключений о факторах, определяющих величину и распределение продуктивности моря. Л. А. Зенкевич и В. А. Броцкая (1937) стали принимать в качестве границ зоогеографических областей границы распространения групп биоценозов, или как они их называют — групп комплексов. В последующем Л. А. Зенкевич применил для обозначения этих больших группировок организмов, имеющих биогеографическое значение, термины «основные» (1947) или «фаунистические» комплексы, восстановив для составляющих их поселений название «биоценоз». В то время как Л. А. Зенкевич (1927; 1930), В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич (1939) и З. А. Филатова (1938) на Баренцевом море выделяли комплексы, приуроченные к разным температурным условиям существования, Я. А. Бирштейн (1945) на Каспийском море описал комплексы, приуроченные к водам различной солености. Хотя многие комплексы, описанные Л. А. Зенкевичем и его учениками, отличались друг от друга по географической принадлежности или происхождению доминирующих в них по сырому весу форм, зоогеографический принцип выделения комплексов не был универсальным, и часть из них как на Баренцевом, так и на Каспийском морях называлась и характеризовалась по глубинному расположению или фациальному признаку. Таким образом, для этих авторов комплекс был населением области моря обладающей определенной зоогеографической характеристикой и определенными условиями существования.

Развитие понятия фаунистический комплекс было завершено Г. В. Никольским (1947а). Он дал следующее определение: фаунистический комплекс — «группа видов, связанных общностью своего географического происхождения, т. е. развитием в одной географической зоне ..., к условиям которой виды, составляющие комплекс, и приспособлены». Таким образом, зоогеографический аспект учения о распределении водного населения выделился от экологического и получил законченное выражение.

По Г. В. Никольскому (1947б), совместная длительная эволюция видов одного фаунистического комплекса привела их к расхождению по характеру питания и к наименьшей возможной между ними конкуренции. Соображения Г. В. Никольского, высказанные применительно к рыбному населению пресноводных водоемов, оказались справедливы и применительно к донному населению моря.

Использование сырого веса организмов в качестве главной характеристики их количественного развития дало мощный толчок развитию чисто экологических исследований. Л. А. Зенкевич (1931) пересмотрел методику изучения питания рыб и предложил в качестве основного показателя степени их накормленности вес пищи, отнесенный к весу рыбы. Л. А. Зенкевич и В. А. Броцкая (1937) показали, что наиболее ясные сведения о предпочтении видом какой-либо температуры, солености или грунта можно получить при анализе распределе-

ния по классам этих факторов биомассы вида, а не численности или частоты встречаемости. А. А. Шорыгин (1952) отверг применение индексов, сочетающих биомассу и частоту встречаемости пищевых организмов, справедливо указывая, что сведения о массе животных или растений включают в себя сведения о частоте их встречаемости (а также, добавим от себя, и о численности). А. А. Шорыгин (1939) показал, что сила конкуренции видов-собионтов пропорциональна их биомассам.

Для анализа конкурентных отношений в биоценозе он полагает (1955) силу внутривидовой пищевой конкуренции пропорциональной биомассе вида потребителя, а межвидовой — сумме биомасс потребителей — собионтов.

Столь же всеобъемлющее значение придается биомассе и при изучении планктона и питания пелагических рыб (Богоров, 1934; Яшнов, 1934).

Однако все предложенные количественные методики позволяли гидробиологу только исследовать стабильные группировки организмов, описанные по фациальному признаку или резким различиям систематического состава, но не давали опоры для разработки объективного способа выделения биоценозов, пока В. П. Воробьев (1949) при изучении бентоса Азовского моря не предпринял попытку устанавливать биоценозы по основному виду, преобладающему над остальными по сырому весу. Прием оказался успешным. Биомасса доминирующего вида составила в среднем по каждому биоценозу от 32,8 до 99,5% его биомассы. Позже А. А. Шорыгин на другом материале получил соответственно 28 и 78% при средней 44,5%.

Под влиянием работы В. П. Воробьева А. А. Шорыгин (1955), В. С. Ивлев (1955) и Я. А. Бирштейн предприняли теоретическое исследование вопроса о доминировании видов в биоценозе и пришли к важным выводам. Во-первых, они показали, что группировка организмов в биоценозе должна происходить таким образом, чтобы собионты могли в максимальной степени использовать все возможности, которые им предоставляет биотоп, входя при этом в минимальные конкурентные отношения. Морской донный биоценоз с синэкологической точки зрения оказался совокупностью форм, трофически в наименьшей степени связанных друг с другом. Отношения между видами внутри биоценоза, по А. А. Шорыгину, носят большей частью негативный характер. К сходному выводу пришел Л. А. Зенкевич (1951), который считает, что «...биоценоз не может рассматриваться как сумма слагаемых», но «в биоценозе господствует только система взаимоограничений».

Во-вторых, А. А. Шорыгин, исходя из общих представлений о конкурентных отношениях, и В. С. Ивлев, исходя из экспериментальных сведений об этих отношениях, показали, что один из видов в биоценозе должен занять преобладающее положение. В. С. Ивлев увязывает это важное правило с правилом А. Тинеманна (Thienemann, 1918) об убывании числа видов и увеличении количества особей по мере уклонения от нормы среды их обитания. Пока принцип доминирования одного вида в биоценозе подтвердился для бентоса умеренных и полярных зон и, по-видимому, оказывается справедливым для бентоса материкового склона и ложа тропических зон Мирового океана. Исходя из правила А. Тинеманна, можно думать, что принцип доминирования должен нарушаться на шельфе в тропиках, что, однако, необходимо проверить на конкретном материале.

В-третьих, А. А. Шорыгин на материале о составе уловов рыбы в важнейших промысловых бассейнах установил принцип чередования по

способу питания организмов в каком-либо водоеме или его части, при рассмотрении видов в порядке убывания их биомассы или веса в уловах*.

Дальнейший этап развития морских биоценологических исследований, естественно, был связан с широким изучением питания бентосных форм. Важный шаг в этом отношении был сделан Е. П. Турпаевой (1948, 1953), дополнившей на основании критического обзора литературы и оригинальных исследований классификации организмов по способу их питания, предложенные Петерсеном и Бойсеном-Йенсеном (Petersen and Boysen-Jensen, 1911) и С. А. Зерновым (1949). Она же (1954) предложила классифицировать морские донные биоценозы по доминирующей в биоценозе пищевой группировке и установила для Баренцева моря связь трофических типов биоценозов с механическим составом грунта и содержанием в грунте органического вещества. Затем М. Н. Соколова (1956, 1958, 1960), упростив классификацию Е. П. Турпаевой, показала на примере батииали и абиссали северной части Тихого океана, что доминирующие в бентосе формы группируются по способу их питания, образуя на дне моря особые, трофические зоны, распределение и чередование которых зависит от распределения типов грунта и чередования зон осадконакопления и размыва осадков. А. И. Савилов (1961) описал для сублиторали и батииали Охотского моря зоны, отличающиеся трофической и экологической характеристиками доминирующих форм. Наконец, А. П. Кузнецов (1960, 1961, 1963) выделил на шельфе и склоне Тихоокеанского побережья Камчатки биоценозы по В. П. Воробьеву и трофические зоны по М. Н. Соколовой, при этом руководящим видам биоценозов он дал зоогеографические характеристики и проследил их вертикальное распределение.

Из всего вышеизложенного вытекает, что в числе основных типов группировок морского бентоса, подлежащих изучению, должны быть зоогеографические (фаунистические) комплексы Л. А. Зенкевича и Г. В. Никольского, трофические группы (зоны) в смысле Е. П. Турпаевой и М. Н. Соколовой и биоценозы в смысле А. А. Шорыгина и В. С. Ивлева.

Продолжая биоценологическое направление А. А. Шорыгина, мы задались целью показать, что может дать для характеристики и понимания закономерностей формирования бентоса моря установление и исследование донных биоценозов, фаунистических комплексов и трофических зон, выделяемых и обозначаемых по преобладающему виду зоогеографической или пищевой группировки (с установлением такого преобладания по сырому весу форм, составляющих биоценоз или группировку). Конечно, биомасса только в самом первом приближении является мерилем удельного веса вида в процессах трансформации вещества. Важно было бы перейти от величины биомассы к величине годовой продукции, затем к количеству перерабатываемого видом вещества, как это, например, сделано для мидий К. А. Воскресенским (1948) и, наконец, к оценке роли микроорганизмов, у которых Р/В-коэффициент во много раз превышает Р/В-коэффициент макробентоса. Однако такая задача применительно к донной фауне открытого океана достаточно сложна и выделение группировок по биомассе макробентоса — один из путей подготовки ее решения.

В качестве примера для исследования мы взяли два совершенно отличных по своей природе водоема: открытое, краевое море и солончатое озеро.

* Это правило впоследствии подтвердила Е. П. Турпаева (1953) на материалах по донным биоценозам Баренцева моря.

*
* * *

Нами проведены бентосные работы в восточной части Берингова моря на шельфе и верхних горизонтах склона на глубине от 20 до 500 м от п-ва Аляска до мыса Наварина, о-ва Лаврентия и мыса Румянцева*. Обследованная часть составляет около 40% от общей площади моря и представляет обширную мелководную равнину шириною около 300 морских миль, полого понижающуюся до глубины 135—170 м, а затем переходящую в крутой материковый склон.

Соленость в открытом море колеблется от 32 до 35‰; дефицит кислорода не наблюдался; солевой и газовый режим, по-видимому, не сказывается на распределении донной фауны сколько-либо заметным образом.

В Беринговом море воды имеют субарктическую структуру (Добровольский, 1962). Основной характеристикой водных масс является температура и тип ее сезонных изменений. Поверхностная вода охлаждается зимой до отрицательной температуры и прогревается летом до 5—10°. Эта водная масса в восточной части Берингова моря соприкасается с дном от уреза воды до глубины 50 м. Глубже лежит слой остаточного зимнего охлаждения, который зимой охлаждается до минус 1,7°, а летом прогревается до минус 1—+1°, и лишь местами до 3°. Этот слой соприкасается с дном на глубине от 50 до 100 м на севере района и от 70 до 90 м на юге. На меньших глубинах и глубже этой зоны дно омывается водами, охлаждаемыми зимой до 0—минус 1,7° и прогреваемыми летом до 3—5°. На глубине от 150—200 до 500 м дно омывается относительно теплыми водами с постоянной температурой от 2 до 5°.

Если распределить всех донных животных, обитающих в восточной части Берингова моря по группам Хофстена (Hofsten, 1915), то окажется, что представители каждой группы (комплекса) преобладают на участке дна, омываемом определенной водной массой (Нейман, 1963).

В донной фауне восточной части Берингова моря доминируют виды четырех основных комплексов, выделенных по Хофстену (Hofsten, 1915). Исходя из зоогеографического районирования дальневосточных морей Л. Г. Виноградова (1948), в восточном полушарии граница между Арктической и Умеренной (Северо-Тихоокеанской Бореальной) областями проходит по линии устье Анадыря — о-в Матвея — о-в Нунивак; граница между высокой и низкой Арктикой — в районе Берингова пролива от мыса Дежнева до мыса Лисбурн. Южная граница северо-бореальной подобласти идет от бухты Преображение (Южное Приморье) к о-ву Монерон и далее через проливы Лаперуза и Екатерины (подробнее см. Гурьянова, 1962). Граница между Северо-Тихоокеанской и Индо-Западно-Тихоокеанской областями проходит от мыса Чансугап (Корея) к району Канадзава (Японское море) и по широте Токио в океан. Для верхней части батииали нами сохранен предложенный К. М. Дерюгиным (1924) для районов европейских морей со сходными условиями существования термин «субарктика». Также мы сохраняем термин А. П. Андрияшева (1939) «гляциальный» для форм, обитающих в наиболее холодноводных районах дальневосточных морей, но отсутствующих в Арктике.

Представители комплексов преобладают по биомассе: 1) арктиче-

* Подробно о бентосе этого района см. А. А. Нейман, 1960, 1961а, б, 1963.

ско-северобореального комплекса * в зоне соприкосновения с дном вод слоя остаточного зимнего охлаждения; 2) арктическо-бореального — в зоне соприкосновения с дном вод, сильно охлаждаемых зимой и слабо прогреваемых летом; 3) низкоарктическо-бореального — в зоне соприкосновения с дном поверхностных вод с резкими сезонными изменениями температуры; 4) субарктическо-бореального — в зоне соприкосновения с дном вод относительно теплого слоя с постоянной положительной температурой (2—5°). Кроме того, в бентосе имеются виды чрезвычайно широко распространенные (космополиты), тихоокеанско-гляциальные и бореальные (орегонские и амфиокеанские).

Бореальные бентосные виды приурочены к ограниченной прибрежной зоне п-ова Аляска и Прибыловых о-вов и частично к зоне преобладания животных субарктическо-бореального комплекса. Восточную часть Берингова моря из бореальных видов широко используют только мигрантные формы nekтона или вагильного бентоса, способные отходить на зиму в зону постоянной положительной температуры. Гляциальные виды, например, *Paralithodes platyrus*, обитают в зоне преобладания арктическо-бореальных и арктическо-северобореальных животных.

Группы Хофстена часто считают чисто экологическими группировками населения морских животных арктической и северной умеренной зон (К. Н. Несис, в настоящем сборнике). Действительно в фауне Берингова моря различают формы северотихоокеанского и североатлантического происхождения и кажется, что в первую очередь эти группы следует считать фаунистическими комплексами, тем более, что некоторые из перечисленных выше комплексов северотихоокеанской фауны несомненно смешанного происхождения **.

Считается, что через область современного Берингова моря проходил обмен фаунами между Северной Пацификой и Северной Атлантикой в плиоцене и литориновое время, когда открывался Берингов пролив и гидрологический режим Северного Ледовитого океана был мягче современного. Основной обмен фаунами между Северной Пацификой и Северной Атлантикой относят к плиоцену (Андрияшев, 1939). Некоторые считают, что Берингов пролив открывался и в межледниковые эпохи (Дьяконов, 1945; Саидова, 1960), чем, однако, могли воспользоваться только холодноводные животные (Несис, 1961).

Можно думать, что наличие общих географических зон в Северной Пацифике и Северной Атлантике, а также связи между двумя океанами, осуществлявшиеся в конце третичного и в четвертичный периоды, привели к образованию настоящих фаунистических комплексов, общих для обоих океанов со многими викарирующими или даже тождественными формами, приспособленными внутри каждого комплекса к сходным условиям существования.

Условия формирования комплексов нельзя считать достаточно выясненными. Только теперь после завершения работ Зоологического института и Института океанологии АН СССР по дальневосточному бентосу и установлению единообразного зоогеографического районирования северных частей Атлантики и Пацифики появилась возможность

* Панарктического наших прежних работ. В настоящей работе приняты названия, включающие наименования зоогеографических подобластей, в которых распространен данный вид или комплекс.

Например к низкоарктическо-бореальному комплексу, несомненно, относится и треска, проникшая в Тихий океан из северо-восточной части Атлантики в литориновое время (Световидов, 1959) и несколько тихоокеанских или амфибореальных видов *Spirontocaris* и *Crangon* — родов безусловно тихоокеанского происхождения (в Северной Пацифике 71 вид *Spirontocaris* и 14 видов *Crangon*, в Северной Атлантике соответственно — 4 и 2, общих обоим областям — 9 и 1).

унифицировать группы Хофстена в донной фауне северных частей обоих океанов и сопоставить их с генетическими группировками различных сроков проникновения. Выделение групп Хофстена на мигрантных формах и особенно на рыбах встречается с существенными трудностями.

Все же в отношении наших субарктическо-бореальных форм П. Ю. Шмидт (1935) высказал предположение, что эти, как он их называл, «полуглубоководные» формы образовались в области Охотского моря* во время оледенения. Они находили относительно благоприятные условия в верхней части батиали благодаря связи омывающих склон вод с океаническими. Оставшиеся на шельфе во время оледенения формы дали начало холодноводным — гляциальным видам (Андряшев, 1939), входящим в восточно-берингоморские комплексы только в качестве второстепенных видов.

На основании приведенных выше данных о распределении низкоарктическо-бореальных форм, можно думать, что этот комплекс сложился в области с резкой сезонной сменой температуры. Арктическо-бореальные и арктическо-северобореальные формы подобно гляциальным приспособились и приурочены к отрицательной температуре, но, в отличие от гляциальных форм, их происхождение следует связывать не с охлажденным во время оледенения и изолированным от Северного Ледовитого океана районом дальневосточных морей, а с Арктикой.

В восточной части Берингова моря хорошо выражены трофические зоны — зоны преобладания по биомассе животных разных трофических группировок — сестонофагов, собирающих и глотающих**. Сопоставление распределения трофических зон с распределением органического вещества в грунте (Гершанович, 1962) и взвеси в придонном слое воды показало, что сестонофаги преобладают там, где меньше всего органики в грунте и больше всего взвеси в придонном слое воды; собирающие — где больше всего органики и взвеси немного меньше, чем в предыдущей зоне; глотающие — где количество органики среднее между его содержанием в двух предыдущих зонах и меньше всего взвеси (Нейман, 1961а, 1963).

Описанная М. Н. Соколовой (1956, 1960) смена трофических зон и их группировка в совокупности подтвердилась на нашем материале так же, как и описанное ею изменение систематического состава фауны при переходе от одной совокупности к другой. Наши материалы показали, что смена систематического состава при переходе от одной совокупности к другой является результатом приблизительного совпадения границы между двумя совокупностями трофических зон с границей между зонами преобладания животных низкоарктическо-бореального, арктическо-бореального и арктическо-северобореального комплексов, с одной стороны, и субарктическо-бореального — с другой (Нейман, 1963).

По методу В. П. Воробьева (1949) мы выделили 40 биоценозов (Нейман, 1963). В табл. 1 показано распределение руководящих видов биоценозов по зоогеографическим комплексам и трофическим группам. В характеристиках руководящих форм представлены почти

* Однако такая локализация в относительно изолированном районе дальневосточных морей может относиться к происхождению гляциальных форм. Формы же субарктическо-бореальные обладают очень широким, часто амфибореальным распространением.

** Сестонофаги — активно фильтрующие сестон или улавливающие его во время оседания; собирающие — собирающие детрит с поверхности грунта и в той или иной степени сортирующие его; глотающие — безвыборочно заглатывающие грунт.

Характеристика руководящих видов биоценозов шельфа и верхних горизонтов склона восточной части Берингова моря
(по А. А. Нейман, 1963)

Пищевые группировки	Комплексы				биоценозы с космо- политическими доми- нирующими формами
	арктическо-северобореаль- ный	арктическо-бореальный	низкоарктическо-бореальный	субарктическо-бореальный	
Фильтраторы *	<i>Cucumaria caligera</i>	<i>Cardium ciliatum</i> <i>Serripes groenlandicus</i> <i>Astarte borealis</i> <i>Ampelisca macrocephala</i>	<i>Venericardia crebricostata</i> <i>Echinarachnius parma</i> <i>Spisula polynima voyi</i> <i>Idanthyrsus armatus</i> <i>Yoldia traciaeformis</i> <i>Echiurus echiurus</i> <i>alaskanus</i> <i>Tellina lutea</i>	<i>Crenella columbiana</i> <i>Ampelisca catalinensis</i> <i>Ophiura leptoctenia</i> <i>Laonice cirrata</i> <i>Ophiophthalmus normani</i> <i>Chiridota ochotensis</i> <i>Brisaster latifrons</i> <i>Praxilella gracilis</i>	—
Собирающие верх- ний слой грунта	<i>Macoma calcareo</i> <i>Leda pernula</i> <i>Nucula tenuis</i> <i>Yoldia hyperborea</i>	<i>Ophiura sarsi</i> <i>Ampharete acutifrons</i> <i>Pista cristata</i>	—	<i>Ophiura leptoctenia</i> <i>Laonice cirrata</i> <i>Ophiophthalmus normani</i> <i>Chiridota ochotensis</i> <i>Brisaster latifrons</i> <i>Praxilella gracilis</i>	<i>Terebellides stroemi</i>
Безвыборочно заглатывающие грунт	—	<i>Golfingia margaritacea</i> <i>Axiothella catenata</i> <i>Travisia forbesii</i> <i>Ophelia limacina</i> <i>Artacama proboscidea</i>	—	<i>Ophiophthalmus normani</i> <i>Chiridota ochotensis</i> <i>Brisaster latifrons</i> <i>Praxilella gracilis</i>	<i>Sternaspis scutata</i> <i>Maldane sarsi</i> <i>Scoloplos armiger</i>

* Губки, мшанки, гидроиды не были определены, поэтому их зоогеографическая характеристика осталась неясной

все возможные на данной акватории комбинации зоогеографических и трофических характеристик, т. е. в составе каждого комплекса имеются представители всех или почти всех трофических группировок. Однако между комплексами имеются и существенные различия.

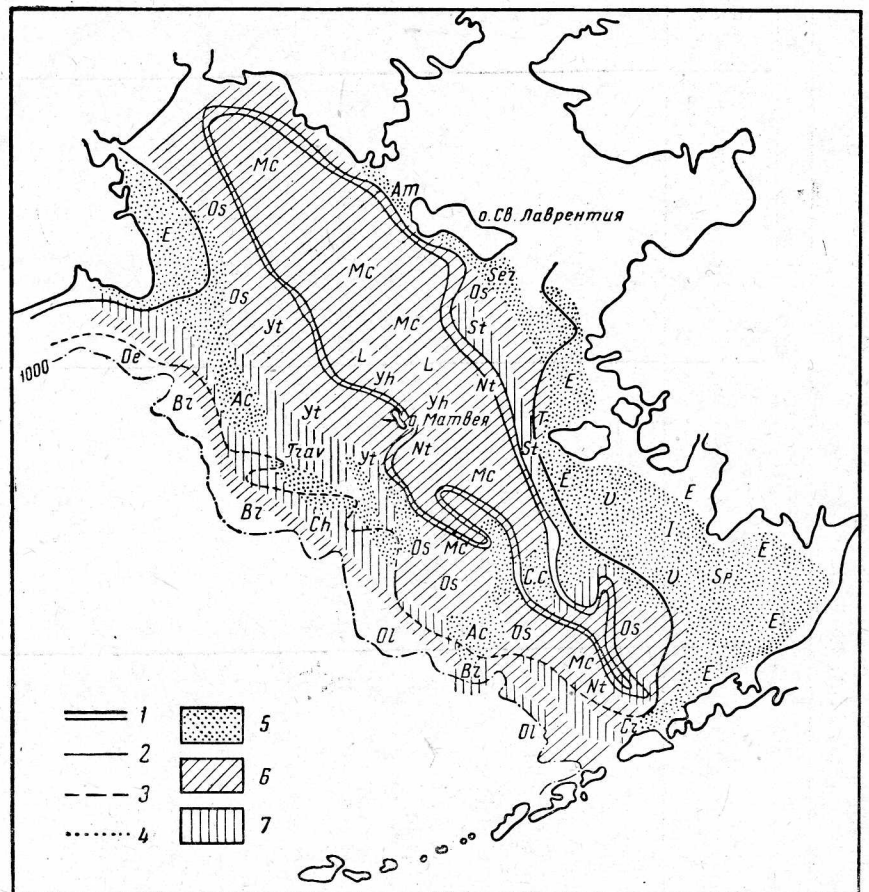


Рис. 1. Схема распределения комплексов, трофических группировок и главных биоценозов в восточной части Берингова моря:

1 — граница арктическо-северобореального комплекса, 2 — граница между арктическо-бореальным и низкоарктическо-бореальным комплексами, 3 — граница между арктическо-бореальным и субарктическо-бореальным комплексами, 4 — граница между низкоарктическо-бореальным и субарктическо-бореальным комплексами, 5 — подвижные сестонофаги, 6 — собирающие, 7 — глотающие.

Биоценозы: М. — *Macoma calcaea*; О. s. — *Ophiura sarsi*; О. l. — *Ophiura leptocenia*; Y. h. — *Yoldia hyperborea*; Y. t. — *Yoldia traciaeformis*; E. — *Echinarachnius parma*; V. — *Venericardia crebricostata*; Sp. — *Sisula polynima voyi*; N. t. — *Nucula tenuis*; C. c. — *Cucumaria calcegera*; I. — *Idanthyrus armatus*; Ser. — *Serripes groenlandicus*; Ch. — *Chiridota ochotensis*; Br. — *Brisaster latifrons*; L. — *Leda pernula*; A. c. — *Ampelisca catalinensis*; A. m. — *Ampelisca macrocephala*; Cr. — *Crenella columbiana*; St. — *Sternaspis scutata*; T. — *Teilina lutea*; Trav. — *Travisia forbesii*.

Более подробную карту биоценозов см. Нейман, 1963.

В составе арктическо-северобореального и низкоарктическо-бореального комплексов в Беринговом море отсутствуют животные, безвыборочно заглатывающие грунт, их нет в составе вышеупомянутых комплексов и на Ньюфаундленде (Несис, в настоящем сборнике).

В низкоарктическо-бореальном комплексе преобладают сестонофаги, это объясняется тем, что прогреваемые воды мелководья, к которым приурочен комплекс, отличаются большой подвижностью.

Наиболее полно все трофические группировки представлены в составе арктическо-бореального комплекса, что, очевидно, связано с тем, что его представители лучше всего приспособлены к температурным условиям северобореальной и низкоарктической подобластей. В настоящее время трудно сделать более детальный анализ распределения представителей разных трофических групп по зоогеографическим комплексам. Предполагаем, что степень развития трофических групп внутри комплекса является одной из сторон его биологической специфики в том смысле, в котором ее понимает Г. В. Никольский (1947а).

Как видно из рис. 1, где обозначены лишь важнейшие биоценозы, распределение их определяется как зоогеографической характеристикой руководящих форм (в данном случае их отношением к температурному режиму вод), так и их трофической характеристикой, т. е. их отношением к характеру грунта, определяемым источником, из которого они черпают пищу (сестон, детрит на поверхности грунта, детрит из толщи грунта) и связанными с ним способами питания. Следует отметить, что принадлежность нескольких видов одновременно к одному зоогеографическому комплексу и трофической группе (напр. *M. calcaea*, *Y. hyperborea*, *L. repnula*, *N. tenuis*) не исключает наличия между ними существенных экологических отличий, в том числе и в характере питания. Эти отличия вызывают четкую локализацию их биоценозов, внутри зоны преобладания животных соответствующего зоогеографического комплекса и трофической группы на участках, различающихся по механическому составу грунта (Нейман, 1963). В то же время эти отличия позволяют указанным четырем видам существовать совместно в составе одного биоценоза при доминировании одного из этих видов. Эти данные подтверждают мнение Г. В. Никольского (1947а, б) о наименьшей конкуренции между видами одного комплекса.

К. Н. Несис (в настоящем сборнике) выделил биоценозы в бентосе Ньюфаундлендско-Лабрадорского района. Руководящим и характерным видам биоценозов он дает трофические и зоогеографические характеристики. Зоогеографические характеристики отличаются от наших, так как отсутствует полная унификация зоогеографических границ и комплексов в Северной Атлантике и Северной Пацифике. Подобная унификация требует специального исследования. Однако зависимость распределения животных разных комплексов от распределения водных масс сходна с таковой в Беринговом море. Трофическая зональность в распределении донной фауны Ньюфаундлендско-Лабрадорского района подчиняется тем же закономерностям, что и в Беринговом, Охотском и других изученных в этом отношении морях.

*
* *

Каспийское море — замкнутый водоем, неоднократно на протяжении своей истории сообщавшийся с Черным. Последние такие сообщения следует синхронизировать с Вюрмским оледенением и с самым началом послеледниковой эпохи (Мордухай-Болтовской, 1960). С 1952 г. открыто сообщение по Волго-Донскому каналу.

Площадь моря около 430 тыс. км², средняя глубина — 184 м, максимальная — 998 м. Общая соленость воды в средней и южной частях моря около 13‰. Наибольшее значение для рыбного хозяйства, как место оторма бентосоядных рыб, имеет северная часть моря со средней глубиной около 4,5 м. Ее площадь составляет менее 1/4 площади моря, а объем — около 1/100 объема моря. Соленость воды в этой части моря колеблется по районам от 0 до 14‰, а по годам от 4,7 до 10,7‰ (для периода представленного на рис. 2 — до 7‰).

Население северной части моря* слагается из четырех основных комплексов: пресноводного, солоноватоводного реликтового, солонолюбивого реликтового и морского (средиземноморского).

Биоценозы пресноводного комплекса распространены в дельте и авандельте Волги при солености от 0 до 1‰. Представители этого комплекса — древние пресноводные формы и (меньшая часть) иммигранты каспийской реликтовой солоноватоводной фауны; некоторые из них (например, *Dreissena polymorpha fluviatilis*) уже не встречаются в море за пределами авандельты.

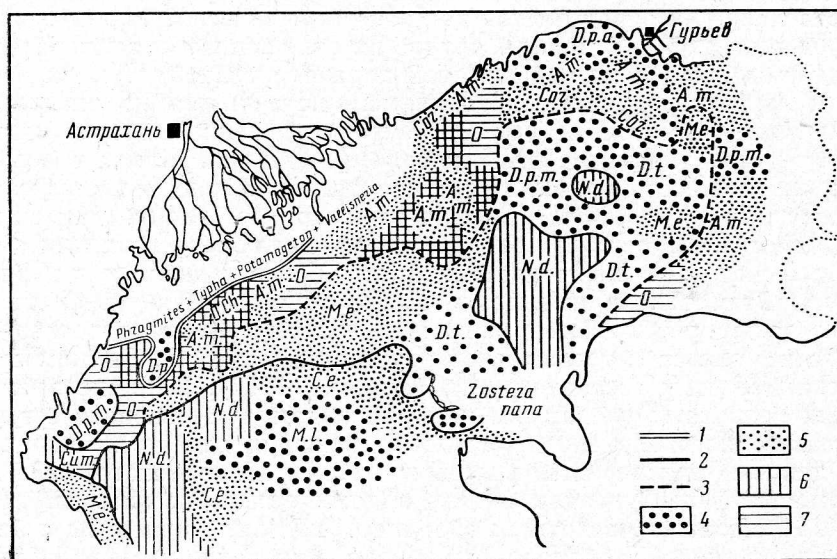


Рис. 2. Схема распределения комплексов, трофических группировок и главных биоценозов в северной части Каспийского моря:

1 — граница пресноводного и солоноватоводного реликтового комплексов, 2 — граница солоноватоводного реликтового и средиземноморского комплексов (западный отрезок линии ранее служил границей солоноватоводного реликтового и солонолюбивого реликтового комплексов), 3 — граница биоценозов прибрежных и слабосоленатоводных форм солоноватоводного комплекса, 4 — фильтраторы, 5 — фильтраторы, взмучивающие или частично использующие поверхностный слой грунта другим способом, 6 — животные, захватывающие верхний слой грунта, 7 — животные, питающиеся в толще грунта.

Биоценозы: A. m. — *Adacna vitrea minima*; Ch. — *Chironomidae*; C. e. — *Carium edule*; Cor. — *Corophiidae*; Cum. — *Cumacea*; D. p. — *Dreissena polymorpha fluviatilis*; D. p. a. — *Dreissena polymorpha andrusovi*; D. p. m. — *Dreissena polymorpha marina*; D. t. — *Didacna trigonoides*; M. e. — *Monodacna edentula*; M. l. — *Mytilaster lineatus*; N. d. — *Nereis diversicolor*; O. — *Olygochaeta*.

Схема относится к периоду 1947—1951 гг. (до вселения *Balanus improvisus* и *Syndesmya ovata*). Более детальная схема распределения биоценозов — Виноградов Л. Г., 1955.

Солоноватоводный реликтовый комплекс занимает большую часть площади Северного Каспия (рис. 2) и составлен относительно эвригалными или слабосоленатоводными реликтами фауны третиных солоноватых бассейнов, существовавших в области нынешнего Черного моря и подвергнувшихся осолонению в Карагандский век. Некоторые представители комплекса, вымершего в местах его возникновения и сохранившегося в области Каспийского моря, вернулись в область Черного и Азовского морей в Гирканскую эпоху (Вюрм) по Кума-

* Подробнее см. Л. Г. Виноградов, 1955, 1959.

Манычскому соединению (Мордухай-Болтовской, 1960). На площади, занятой комплексом, встречаются биоценозы вселенцев из пресной воды, образовавших солоноватоводные формы. Таковы биоценозы Tubificidae, Chironomus forma larvalis salinarius, некоторых брюхоногих моллюсков. Исходные формы солоноватоводных реликтовых Bivalvia, и исходно пресноводных брюхоногих моллюсков обнаруживаются в области современного Каспийского моря, начиная с Апшеронского яруса (плиоцен). По отношению к солености формы комплекса и образуемые ими биоценозы распадаются на три группировки: а) наиболее эвригалитные (олигохеты, хирономиды, высшие ракообразные); б) слабосолоноватоводные (Adacna vitrea minima, A. plicata, Dreissena polymorpha andrusovi); в) собственно солоноватоводные (Monodacna edentula, Didacna trigonoides, Dreissena polymorpha marina). Благоприятные пределы обитания группировки «а» колеблются для разных форм и биоценозов от 0—1 до 13‰, группировки «б» — от 2 до 5—7‰, группировки «в» — от 3—5 до 13‰*. Группировки «а» и «б» расположены в прибрежной зоне вблизи авандельт Волги и Урала. Для группировки «а» здесь наиболее благоприятный пищевой режим, она располагается у самого источника речных взвесей и детрита, образуемого мягкой и жесткой растительностью авандельты и захватывают значительную часть зоны максимального развития фитопланктона. Обычные здесь резкие колебания солености не мешают ее развитию. Группировка «б» полностью использует благоприятные пищевые условия прибрежной зоны, но занимает участки с относительно устойчивым солевым режимом. Группировка «в» держится в открытой части Северного Каспия. На рис. 2, кроме границ комплексов, жирным пунктиром показана также граница между биоценозами группировки «в» и группировками «а» и «б».

На юге Северного Каспия (в пограничном со Средним Каспием районе) раньше преобладали животные солонолюбивого реликтового комплекса (Dreissena caspia, Didacna barbot-de-marnyi) и биоценоз средиземноморского моллюска Cardium edule. В настоящее время эти реликтовые формы вытеснены биоценозами средиземноморских форм, и на рис. 2, где дана осредненная схема распределения комплексов и биоценозов за 1947—1951 гг., не представлены. Солонолюбивые реликтовые формы предпочитают соленость не менее 8‰. К этой группе относится большая часть каспийских эндемиков. Вместе с солоноватоводными реликтовыми формами они произошли от фауны третичных солоноватоводных водоемов, проникшей в область Каспийского моря через Манычский морской пролив в конце третичного — начале четвертичного периодов, но не смогли вернуться по Кума-Манычскому соединению в область Черного моря после Карагандского осолонения. В Среднем и Южном Каспии они стеснены средиземноморскими формами, но все же занимают большую площадь, дают высокую биомассу и образуют биоценозы.

В отличие от солонолюбивых реликтовых, каждая средиземноморская форма имеет свой нижний предел предпочитаемой солености: Nereis diversicolor — 5‰, Cardium edule — 7‰ и Mytilaster lineatus — 10‰. Кроме Cardium edule, который, видимо, вселился в начале послеледниковой эпохи, массовые средиземноморские бентосные беспозвоночные проникли в Каспийское море в последние полвека при активной

* Солевая толерантность многих видов изучена Г. М. Беляевым и Я. А. Бирштейном (1940) и А. Ф. Карпевич (1952, 1955).

или пассивной помощи человека. В самые последние годы средиземноморский комплекс пополнился *Syndesmya ovata*, *Balanus improvisus* и *Mercierella enigmatica*. Все три формы образуют биоценозы. Распространение биоценоза *Syndesmya* сходно с таковым *Nereis* (Осадчих, 1963), биоценоза *Balanus* — с таковым *Mytilaster* (Зевина, Кузнецова и Старостин, 1963). *Mercierella* образует биоценоз в южной части моря (Богородицкий, 1963). На глубинах в средней и южной частях моря к перечисленным комплексам добавляется еще один комплекс — иммигрантов Северного Полярного бассейна.

Питание важнейших каспийских донных беспозвоночных изучено М. М. Брискиной (1952), Е. А. Яблонской (1952) и Н. Н. Романовой (1963). В табл. 2 массовые формы разбиты по группам, установленным для океанических форм (Е. П. Турпаевой и М. Н. Соколовой). Среди двустворчатых моллюсков преобладают фильтраторы, многие из которых способны активно взмучивать или другим способом использовать поверхностный слой грунта. К собственно фильтраторам Н. Н. Романова относит *Mytilaster lineatus*, *Didacna trigonoides* и все формы *Dreissena polymorpha*. Только первые две формы используют *Rhizosolenia* — морскую водоросль, вселившуюся в Каспий в 30-х годах и преобладающую в фитопланктоне Среднего Каспия. Биоценозы *Mytilaster lineatus* и *Didacna trigonoides* образуют трофическую зону, связанную в своем распространении с разномом живой и мертвой *Rhizosolenia* (Лесников и Матвеева, 1959; Кун, 1959). Биоценозы форм *Dreissena polymorpha* дают высокую биомассу в районах выноса взвесей реками Волгой и Уралом (Федосов, 1949; Пахомова, 1959). Биоценозы фильтраторов, способных использовать поверхностный слой грунта — *Monodacna edentula*, *Adacna vitrea minima*, *Adacna plicata* и *Corophiidae*, занимают район со значительно меньшим количеством взвеси. Способность их использовать поверхностный слой грунта, часто состоящий из постоянно то оседающей, то взмучиваемой взвеси, по-видимому, полезна в этой обедненной детритом зоне. Неблагоприятные трофические условия создаются в самой восточной части Северного Каспия, где преобладает минеральная (карбонатная) взвесь хемогенного и эолового происхождения (Пахомова, 1956, 1959). В этом районе биомасса бентоса снижается до нескольких грамм на m^2 . К фильтраторам способным активно взмучивать поверхностный слой грунта относятся и *Cardium edule*, достигавший в период временного осолонения Северного Каспия в 1938—1940 гг. значительного количественного развития. После нормализации солевого режима бассейна и появления многих новых морских форм *Cardium* образует невысокую биомассу.

Группа животных, собирающих верхний слой грунта, до последнего времени была представлена *Cumacea*, некоторыми *Amphipoda*, личинками *Chironomus* и реликтовыми *Polychaeta* — *Huapana*, т. е. формами, образующими сравнительно невысокую биомассу. Юго-западная часть Северного Каспия (район к югу от о-ва Тюленьего) и центральная часть восточной половины Северного Каспия (Уральская бороздина) — районы, исключительно благоприятные для «собирателей», отличались фауной бедной в качественном и количественном отношении. Акклиматизация морских форм — представителей этой же пищевой группировки — *Nereis diversicolor* и *Syndesmya ovata*, проведенная Я. А. Бирштейном и А. Ф. Карпевич под общим руководством Л. А. Зенкевича (1952), привела к более полному использованию пищевых ресурсов той части трофической зоны «собирателей», которая омывается водами с соленостью выше средней для Северного Каспия.

Характеристика руководящих видов биоценозов северной части Каспийского моря по Виноградову (1955) и Романовой (1963)

Пищевые группировки	Комплексы			
	пресноводный	солонатоводный	соленолобивый реликтовый	средиземноморский
Фильтраторы	Dreissena polymorpha fluviatilis Unio Anodonta	Dreissena polymorpha Adacna vitrea minima Adacna plicata Adacna laeviuscula Monodacna edentula Didacna trigonoides Pandorites podoceroides Niphargoides quadrimanus Corophium nobile Corophium chelicorne	Dreissena caspia Didacna barbot-de-marnyi Didacna protracta	Mytilaster lineatus Cardium edule Balanus improvisus
Животные, захватывающие поверхностный слой грунта	Chironomus sp. sp.	Stenogammarus similis Pterocuma pectinata Schizorhynchus bilamellatus Hypania invalida Hypaniola kowalevskyi Chironomus forma larvalis salianrius	—	Syndesmya ovata Nereis diversicolor
Животные, питающиеся в толще грунта	Tubificidae	Tubificidae	Tubificidae	—

Биоценозы форм, собирающих поверхностный слой грунта, распространены в зоне повышенного содержания органики в грунте* и преимущественно на мягких грунтах**.

Трофическая группировка животных, питающихся в толще грунта, выражена в Северном Каспии весьма слабо. Е. П. Турпаева (1954) отмечала, что животные, безвыборочно заглатывающие грунт, живут в условиях крайне неблагоприятного газового режима. Условия дыхания наиболее благоприятны в морской воде океанической солености, менее благоприятны в солоноватой и мало благоприятны в пресной. Вероятно, именно с этим обстоятельством связано пресноводное происхождение каспийских представителей группировки.

В авандельте Волги на зарослях тростника, рогоза, рдестов, валинерии, элодеи и на мелководье к востоку от о-ва Кулалы на зарослях zostеры представлены трофические группировки различного рода фитофагов и мелких хищников (Баклановская, 1956). Эти районы очень мелководны, требуют особых судов и нами не были исследованы.

Расселение биоценозов не целиком обусловлено их принадлежностью к комплексам и трофическим типам. Большое значение в расселении форм имеют их биологические особенности, не связанные с их отношением к солености или трофической характеристикой. Так, *Mytilaster lineatus* предпочитает ракушечные грунты, *Didacna trigonoides* — илисто-ракушечные, *Dreissena polymorpha* — песчаный и илисто-ракушечные, где она селится на *Didacna trigonoides*. *Monodacna edentula*, дает наибольшую биомассу на илистых грунтах, *Cardium edule* — на песке, *Adacna* — на песчано-ракушечных грунтах. Многие *Malacostraca* предпочитают жесткий грунт. Биоценозы и поселения *Nereis diversicolor* весьма часто возникают в зоне с соленостью в 1—3‰, где оседают личинки, принесенные из района постоянного обитания червя. Эти псевдопопуляции (термин, предложенный В. Н. Беклемишевым, 1960) превосходно существуют и используются рыбами, но участия в воспроизводстве вида не принимают. Роль процессов разноса личинок, видимо, велика и в годовых изменениях распределения биоценозов прочих форм, в том числе и в свойственных им солевых зонах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ распределения бентоса в восточной части Берингова и северной части Каспийского морей показал, что преобладание на определенном участке дна животных той или иной трофической группировки зависит от характера распределения и типа трансформации органического вещества. Именно трофический облик фауны связан с характером биогеохимических процессов на данном участке водоема. Конкретная реализация трофического облика фауны в видовом составе зависит от характера и распределения водных масс, определяющих ее зоогеографический облик. При этом система зоогеографических комплексов складывается в зависимости от того, какие факторы играли преобладающую роль в период их формирования. Для комплексов северной части Мирового океана таким фактором, очевидно, была температура и связанные с ней особенности среды. Для комплексов наших внутренних морей — соленость водоемов.

* См. рис. 6 и 7 из работы А. С. Пахомовой. К химическому составу взвешенных веществ и донных отложений дельты Волги и северной части Каспийского моря. Тр. ГОИН. Вып. 45, 1959.

** См. рис. 6 из работы А. С. Пахомовой. Изменение грунтов Северного Каспия. Изв. АН СССР. Сер. геолог., № 11, 1956.

Границы зон преобладания животных разных фаунистических комплексов и разных трофических группировок могут пересекаться, идти параллельно или совпадать (см. рис. 1 и 2) в зависимости от локальных условий соотношения водных масс и донных отложений. Комбинации зоогеографических и трофических характеристик образуют аналогичные ряды по типу решетки Пеннета (см. табл. 1 и 2). В каждой клетке оказывается несколько руководящих видов с одинаковой зоогеографической и трофической характеристикой. Распределение образуемых ими биоценозов зависит от разнообразия биотопов, а также обусловлено разносом личинок, конкурентными отношениями между собионтами и выеданием хищниками.

При общности основ наземной и морской биоценологии выявляется и значительное своеобразие морских донных биоценозов (Виноградов, 1962). Наземные синэкологи рассматривают биоценоз как систему автотрофных и гетеротрофных организмов, связанных друг с другом пищевыми цепями и способных существовать «без обязательного привнесения извне органической материи» (Арнольди и Арнольди, 1962). На суше растения составляют обязательный и по массе вещества подавляющий компонент биоценоза. Экологи суши справедливо считают, что понятие «зооценоз» не может быть обосновано и удержано (о. с.). В море же мы имеем дело по преимуществу с «зооценозами», так как фитобентос обычно не распространяется глубже 30 м, а на многих участках шельфа с подвижными грунтами — отсутствует, начиная с осушной зоны. Незначительное количество донных водорослей, которые спускаются на глубину в несколько десятков метров, не играет существенной роли в продуцировании органического вещества. Фитопланктон распространен до 50—100 м, но в состав донных биоценозов не входит. Подавляющее большинство консументов морского бентоса оторвано от продуцентов и отнесено от них на расстояние, измеряемое многими километрами. Связывает продуцентов и консументов взвешенное органическое вещество — детрит, находящееся в различной степени деструкции, агломерации, оседания и использования микробами. Донные животные потребляют взвешенный, осевший или погребенный детрит, и это различие — основа их трофической классификации, основа выделения трех важнейших пищевых группировок: фильтраторов фитопланктона и взвеси, собирателей поверхностной пленки грунта и форм, заглатывающих грунт целиком. Масса животных, непосредственно питающихся донной растительностью или ее обрастаниями, незначительна по сравнению с массой детритофагов и играет небольшую роль в экономике моря. Основные источники образования органической части детрита хорошо известны: взвешенный сток с суши, донная растительность и фитопланктон, но относительное их значение в каждом районе неизвестно. Установление признаков, по которым можно будет распознавать генезис частиц, даст нам в руки возможность управления донной продуктивностью.

Особенностью морских донных биоценозов является и весьма ограниченное значение входящих в их состав хищников. Так, в бентосе восточной части Берингова моря они составляют 5—6% общей биомассы биоценозов (по данным, полученным дночерпателем). В составе биоценозов северной части Каспийского моря они практически отсутствуют. Указания ряда авторов на высокое значение хищников в бентосе относятся к крабам, крупным подвижным формам иглокожих или брюхоногих, которые не связаны в своем распространении постоянно с одним или несколькими биоценозами, а систематически меняют их на протяжении года или совершают ненаправленные миграции. Внима-

тельное сопоставление дночерпательных и траловых материалов, а также изучение выедания бентоса показывает, что отношения «хищник — жертва», в серьезной мере сказывающиеся на годовой динамике донных животных, обычно выходят за рамки наиболее распространенных морских донных биоценозов. Эти отношения разыгрываются между представителями бентоса и планктоном, представителями нектона и бентосом, мигрантными представителями вагильного бентоса и сесильным бентосом. Такое явление не находит полной аналогии в наземных биоценозах, так как экологи суши хотя и считают, что «крупные животные с большим радиусом передвижения... не являются обязательным составным элементом одного биоценоза» (К. В. Арнольди и Л. В. Арнольди, 1962), мелких хищников вводят в состав биоценоза.

Таковы различия в представлениях морских и наземных синэкологов. Вероятно, они должны быть учтены при разработке общих понятий биогеоценологии, тем более, что гидробиологов и синэкологов суши объединяет представление о единстве элементов живой и косной природы, биоценоза и биотопа, комплекса организмов и физико-географических условий их существования. Объединяет также представление о сукцессии биоценозов как вызванной развитием самого биоценоза (биогеоценогенеза, В. Н. Сукачева), так и связанной с изменениями среды и ряд аналогий в основах структуры биоценоза (например, в выделении ярусов), объединяет и представление о биогеохимических процессах, раскрытие и количественная интерпретация которых составят суть учения о биогеоценозе.

ЛИТЕРАТУРА

- Андряшев А. П. Очерк зоогеографии и происхождения фауны рыб Берингова моря и сопредельных вод. Изд. ЛГУ. Л., 1939.
- Арнольди К. В. и Арнольди Л. В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. «Зоол. журн». Т. 42. Вып. 2, 1963.
- Баклановская Т. Н. Фауна зарослей авандельты Волги и ее значение в питании молоди карповых. Тр. ВНИРО. Т. 32, 1956.
- Беклемишев В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ. Тр. по защите растений. Т. 1. Вып. 2, 1931.
- Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций. МОИП. Т. 65. Вып. 2, 1960.
- Беляев Г. М. Работы по донной фауне морей и океанов, проведенные советскими учеными. Результаты исследований по программе МГГ. Океанологические исследования № 7. Изд-во АН СССР, 1962.
- Беляев Г. М. и Бирштейн Я. А. Осморегуляторные способности каспийских беспозвоночных. «Зоол. журн». Т. 19, № 4, 1940.
- Берг Л. С. Фауны, географические аспекты и географические зоны. Изв. Всесоюз. географ. о-ва. Т. 77. Вып. 3, 1945.
- Берг Л. С. Географические зоны Советского Союза. Изд. 3-е. Географгиз, 1947.
- Бирштейн Я. А. Годовые изменения бентоса Северного Каспия. «Зоол. журн». Т. 24. Вып. 3, 1945.
- Богоров В. Г. Исследование питания планктоноядных рыб. Бюлл. ВНИРО № 1, 1934.
- Борогодицкий П. В. Массовое развитие полихеты *Mercicrella enigmatica* Fauvel в Каспийском море. Тр. ИОАН. Т. 70, 1963.
- Брискина М. М. Состав пищи донных беспозвоночных в северной части Каспийского моря. Докл. ВНИРО по биологии, систематике и питанию рыб. Вып. 1. Пищепромиздат, 1952.
- Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Тр. ВНИРО. Т. 4, 1939.
- Вернадский В. И. Биохимические очерки. Изд-во АН СССР, 1940.
- Виноградов Л. Г. О зоогеографическом районировании дальневосточных морей. Тр. ТИНРО. Т. 28, 1948.

- Виноградов Л. Г. О месте *Nereis succinea* в бентосе Северного Каспия. Бюлл. Моск. о-ва испытат. природы. Т. 60. Вып. 6, 1955.
- Виноградов Л. Г. Многолетние изменения северокаспийского бентоса. Тр. ВНИРО. Т. 38, 1959.
- Виноградов Л. Г. Комплекс и биоценоз. (Некоторые итоги советских исследований морских биоценозов). Вопросы экологии. Т. 5. Киев, 1962.
- Виноградов Л. Г. Современные представления о морских донных биоценозах и использование сведений об их распространении в поисковом деле. Там же. Т. 49, 1963.
- Воробьев В. П. Бентос Азовского моря. Тр. АзчерНИРО. Вып. 13, 1949.
- Воскресенский К. А. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря. Тр. Гос. океаногр. ин-та, 6 (18), 1948.
- Гершанович Д. Е. Новые данные о современных отложениях Берингова моря. Тр. ВНИРО. Т. 46, 1962.
- Гурьянова Е. Ф. Теоретические основы составления карт подводных ландшафтов. Тр. 2-го пленума Комиссии по исследованию северо-западной части Тихого океана. М., 1962.
- Дерюгин К. М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Зап. АН 8, сер. 34. Вып. 1, 1915.
- Дерюгин К. М. Баренцево море по Кольскому меридиану. Тр. Сев. научн. пром. эксп. Вып. 19, 1924.
- Добровольский А. Д. О водных массах северо-западной части Тихого океана. Сб. докладов на II пленуме Комиссии по рыбхоз. исследованию северо-западной части Тихого океана. Пищепромиздат, 1962.
- Докучаев В. В. Учение о зонах природы. Географгиз, 1948.
- Дьяконов А. М. Взаимоотношение арктической и тихоокеанской морских фаун на примере зоогеографического анализа иглокожих. Общая биология. Т. 6, № 2, 1945.
- Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 5. Вып. 2—3, 1940.
- Зевина Б. Г., Кузнецова И. А., Старостин И. В. Состав обрастаний в Каспийском море. Тр. ИОАН. Т. 70, 1963.
- Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Печерского района. Тр. Морск. научн. ин-та. Т. 2. Вып. 4, 1927.
- Зенкевич Л. А. Количественный учет донной фауны Приканинского района. Тр. Морск. научн. ин-та. Т. 3. Вып. 4, 1930.
- Зенкевич Л. А. Материалы по питанию рыб Баренцева моря. Докл. 1 сессии ГОИН. Вып. 4, 1931.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Изд-во «Сов. наука». Т. 1, 1951. Т. II, 1947.
- Зенкевич Л. А. Акклиматизация нерис в Каспийском море. Теоретические обоснования. Материалы к познанию фауны и флоры, издаваемые МОИП. Нов. сер., отд. зоол. Вып. 33 (48), 1952.
- Зенкевич Л. А. и Броцкая В. А. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря. Уч. зап. МГУ, 13, 1937.
- Зенкевич Л. А. и Филатова З. А. Общая краткая характеристика качественного состава и количественного распределения донной фауны дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 26, 1958.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. АН 8, сер. 32. Вып. 1, 1913.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. 2-ое изд. Изд-во АН СССР, 1949.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955.
- Карзинкин Г. С. Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». Русск. зоол. журн. Т. 6. Вып. 4, 1926.
- Карпевич А. Ф. Отношение некоторых видов *Cardiidae* к солевому режиму Северного Каспия. ДАН СССР. Т. 54, № 1, 1946.
- Карпевич А. Ф. Некоторые данные о формообразовании у двустворчатых моллюсков. «Зоол. журн.». Т. 34, № 1, 1955.
- Кузнецов А. П. К вопросу о взаимоотношениях видов в биоценозах. ДАН СССР. Т. 131, № 4, 1960.
- Кузнецов А. П. Материалы по экологии некоторых массовых форм бентоса из района Восточной Камчатки и Северных Курильских о-вов. Тр. Ин-та океанографии АН СССР. Т. 46, 1961.
- Кузнецов А. П. Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и Северных Курильских о-вов. Изд-во АН СССР, 1963.
- Кун М. С. Некоторые сведения о распределении детрита в Северном Каспии. Тр. ВНИРО. Т. 38, 1959.
- Лесников Л. А. и Матвеева Р. П. О характере влияния волжского стока на зоопланктон Северного Каспия. Там же, 1959.

Мордухай-Болтовский Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Изд-во АН СССР, 1960.

Муравейский С. Л. Пути построения биологической продуктивности водоемов. «Зоол. журн.» Т. 15. Вып. 1936.

Нейман А. А. Количественное распределение бентоса в восточной части Берингова моря. «Зоол. журн.» Т. 39. Вып. 9, 1960.

Нейман А. А. Некоторые закономерности количественного распределения бентоса в Беринговом море. «Океанология». Т. 1. Вып. 2, 1961а.

Нейман А. А. Вертикальное распределение зоогеографических комплексов донной фауны шельфа и верхних горизонтов склона в восточной части Берингова моря. «Океанология». Т. 1. Вып. 6, 1961 б.

Нейман А. А. Количественное распределение бентоса на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря. Тр. ВНИРО. Т. 48, 1963.

Несис К. Н. Пути и время формирования разорванного ареала у амфибореальных видов морских донных животных. «Океанология». Т. 1. Вып. 5, 1961.

Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ее анализа для зоогеографии. «Зоол. журн.» Т. 26. Вып. 3, 1947 а.

Никольский Г. В. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 1947 б.

Осадчих В. Ф. Бентос Северной части Каспийского моря в условиях зарегулированного стока Волги. «Зоол. журн.» Т. 42. Вып. 2, 1963.

Пахомова А. С. Изменение грунтов Северного Каспия. Изв. АН СССР, сер. геолог., № 11, 1956.

Пахомова А. С. К химическому составу взвешенных веществ и донных отложений дельты Волги и северной части Каспийского моря. Тр. ГОИН. Вып. 45, 1959.

Полынов Б. Б. Геохимические ландшафты. Сб. «Вопросы минералогии, геохимии и петрографии». Изд-во АН СССР, 1946.

Резвой П. Д. К определению понятия «биоценоз». Русск. гидробиолог. журн. Т. 3. Вып. 8—10, 1924.

Романова Н. Н. Способы питания и пищевые группировки донных беспозвоночных Северного Каспия. Тр. Всесоюз. Гидробиол. об-ва. Т. XIII, 1963.

Савилов А. И. Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 46, 1961.

Саидова Х. М. Стратиграфия осадков и палеогеография северо-западной части Тихого океана и дальневосточных морей СССР по донным фораминиферам. Междунар. Геол. Конф., 21 сессия, доклады советск. геологов. Изд-во АН СССР. 1960.

Световидов А. Н. О нахождении в Баренцевом море представителя рода *Thegaga* в связи с некоторыми вопросами происхождения амфибореальных тресковых и сельдевых. «Зоол. журн.» Т. 38. Вып. 3, 1959.

Скадовский С. Н. О гидробиологическом методе очищения воды от органических загрязнений и о биоценологии в гидробиологии. Тр. Всесоюз. гидробиолог. о-ва. Т. 11, 1961.

Соколова М. Н. О некоторых закономерностях распределения глубоководного бентоса. ДАН СССР. Т. 110, № 4, 1956.

Соколова М. Н. Питание некоторых детритоядных беспозвоночных глубоководного бентоса дальневосточных морей. Тр. Ин-та океанологии. АН СССР. Т. 27, 1958.

Соколова М. Н. Распределение группировок (биоценозов) донной фауны глубоководных впадин северо-западной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 34, 1960.

Солнцев Н. А. О морфологии природного географического ландшафта. Вопросы географии. Сб. 16. М., Географгиз, 1949.

Сукачев В. Н. Основы теории биоценологии. Сб. «30 лет Великой Октябрьской социалистической революции», 1947.

Сукачев В. Н. О соотношении понятий географический ландшафт и биоценоз. Вопросы географии. Сб. 16, 1949.

Сукачев В. Н. Соотношение понятий биоценоз, экосистема и фауна. «Почвоведение» № 6, 1960.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии. «Ботанич. журн.» Вып. 2, 1957

Турпаева Е. П. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря. «Зоол. журн.» Т. 27. Вып. 6, 1948.

Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. Тр. Ин-та океанологии. АН СССР. Т. 7, 1953.

Турпаева Е. П. Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды. Тр. Ин-та океанологии. АН СССР. Т. 11, 1954.

Федосов М. В. Взвешенное вещество в Северном Каспии. «Метеорология и гидрология» № 3, 1949.

- Филатова З. А. Количественный учет донной фауны юго-западной части Берингова моря. Тр. ПИНРО. Т. 2, 1938.
- Шмидт П. Ю. Охотское море и его фауна рыб. Вестн. АН СССР, № 5, 1935.
- Шорыгин А. А. Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря. «Зоол. журн.» Т. 18. Вып. 1, 1939.
- Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат. 1952.
- Шорыгин А. А. О биоценозах. Булл. Моск. о-ва. исп. природы, отд. биолог. Т. 60, 1955.
- Яблонская Е. А. Питание *Nereis succinea* в Каспийском море. Материалы к познанию фауны и флоры, издаваемые МОИП. Нов. сер., отд. зоол. Вып. 33 (48), 1952.
- Яшнов В. А. Инструкция по сбору и обработке планктона. Изд. ВНИРО, 1934.
- Vlegvad H. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Rep. of Dan. Biol. St., v. 22, 1915.
- Demoll R. Betrachtungen über Productions — Berechnungen. Arch. Hydrob., B. 18. N 3. 1927.
- Devis F. M. Preliminary investigation of the Dogger Bank. Fish. Invest., Ser. 2, V. 6, N° 2, 1923.
- Hofsten N. Die Echinodermen des Eisfjordes. Zool. Ergeb. der Schwed. Exped. nach Spitzbegren 1908. Teil II. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. B. 54, N 2, 1915.
- Hofsten N. Die Decapoden Crustacean des Eisfjordes. Ibidem, B. 54, No. 7, 1916.
- Lorenz I. R. Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien, 1863.
- Möbius K. Die Auster und Austerwirtschaft. 1877, Berlin.
- Peres J. M. Oceanographie biologique et biologie marine. V. I, La vie benthique. 1961, Paris.
- Petersen C. G. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography Rep. Dan. Biol. St., 21. 1913.
- Petersen C. G. and Boysen-Jensen P. Animal life of the sea-bottom, its food and quantity. Ibidem, 20, 1911.
- Pruvot S. Conditions generales de la vie dans les mers et principes de distribution des organismes marins. Annee biologique, II, 1896.
- Spärck R. Über die zoogeographische Bedeutung der Petersenischen Tiergemeinschaften. Zoogeographica, 3, 1936.
- Tensley A. G. The use and abuse of vegetation concepts and terms. Ecology, 16, 1935.
- Thienemann A. Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschr. N. F. 17, 1918.
- Thorson G. Zur jetzige Lage der marinen Bodentierökologie. Zool. Ang., 16 Suppl.—Bd., Verherbl. Dtsch. Zool. Ges., 1951, Wilhelmshaven.
-