

УДК 577.47(26)

**ЕСТЕСТВЕННЫЕ УЧАСТКИ МОРСКОЙ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ
С БИОЦЕНОТИЧЕСКОЙ ТОЧКИ ЗРЕНИЯ****К. В. Беклемишев, А. А. Нейман, Н. В. Парин, Г. И. Семина****ВВЕДЕНИЕ**

К исследованиям по экологии растительных и животных организмов можно подходить с двух сторон: определять численность и продукцию организмов, общую или по трофическим уровням, или определять видовой состав, в котором реализуется продукция, и пространственное распределение организмов. Настоящее сообщение посвящено именно проблеме распределения. В деле эксплуатации океанов и морей эту проблему трудно переоценить.

Очень часто исследователи пытаются объяснить особенности распределения видов «через факторы». Так, Макфедьен (1965, с. 33) пишет: «Эколог, желающий ограничить разнообразие мест, где следует искать данное животное, должен выявить решающие (с точки зрения животного) факторы среды». Это — метод широко принятый, но не единственно возможный. Более того, сам Макфедьен (там же, с. 36—38) пишет, что этот метод до сих пор не дал возможности предсказывать распределение животных при знании факторов среды.

Другой путь — это сравнение распределения организмов не с отдельными факторами, а с целыми участками среды обитания. Участки эти должны представлять собой самостоятельные объекты с точки зрения той физической дисциплины, которая изучает эту среду (например, с точки зрения гидрофизики). Выделять такие участки нужно, используя лишь методы и закономерности соответствующей физической дисциплины, не привлекая на этом этапе работы биологические признаки.

Не всякая выделенная таким образом граница между участками будет иметь биологическое значение. Сопоставление распределения видов с различными естественными участками среды позволяет сказать, какие же из выделенных участков представляют собой «дом» с точки зрения животного или растения. При таком подходе к проблеме распределения видов влияние отдельных факторов рассматривается уже внутри биологически существенных участков среды. Участки эти обычно оказываются станциями отдельных видов и биотопами сообществ. Порядок исследования должен быть такой: сначала получают сведения о распределении вида, которые затем уже сопоставляют с подразделениями внешней среды. Обратный порядок создает возможность для бессознательной подгонки биологических данных к данным о среде.

В настоящее время уже имеется возможность описывать среду обитания всех морских видов с единой точки зрения. Весь Мировой океан может быть представлен как стройная система биотопов, в соответствии с которой найдется закономерное строение морских биоценозов и распределение слагающих эти сообщества видов. Такое обобщенное описание наиболее протяженной части биосферы должно облегчить сравнение морской среды обитания со средой наземной и пресноводной и явиться ступенью к созданию единой общей экологии.

Изложению результатов работ по исследованию связи населения с его биотопами следует предпослать некоторые замечания об основных участках среды и об основных категориях морских организмов, различающихся именно по типу связи с такими участками среды.

ОСНОВНЫЕ ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Упомянутые в конце предыдущего раздела основные категории морских организмов выделены нами по признаку сходства занимаемых ими экологических ниш (т. е. по сходству их жизненных форм). Такие группы видов образуют в составе биоценозов эргоцены (Беклемишев, 1963). Основными эргоценами морского населения (объединяющими основные жизненные формы) являются планктон (растительный и животный), нектон (только животный) и бентос (растительный и животный).

Планктон парит в толще воды и отличается тем, что практически не способен к направленным горизонтальным перемещениям по отношению к окружающей воде. Часть видов животного планктона способна, однако, к более или менее протяженным миграциям по вертикали.

Нектонные животные, наоборот, отличаются большой подвижностью по отношению к окружающей воде, что позволяет им совершать горизонтальные миграции весьма большой протяженности, даже выводящие их за пределы биотопа. Нектон может мигрировать и по вертикали.

Бентос живет на дне и также подразделяется на две группы — sessильный (растительный и животный) бентос и мигрантный (животный) бентос. Представители sessильного бентоса либо неподвижны, либо совершают незначительные передвижения по дну. Представители мигрантного бентоса совершают миграции протяженностью достаточной для того, чтобы перемещаться за пределы биотопа.

Таким образом, для наших целей существенно в первую очередь следующее подразделение организмов: с одной стороны — планктон и sessильный бентос, которые неспособны к длительным направленным перемещениям, с другой стороны — нектон и мигрантный бентос, которые к таким передвижениям способны¹. Следовательно, последние два эргоцена могут включать в себя и гетеротопные виды.

ОСНОВНЫЕ УЧАСТКИ МОРСКОЙ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Рассмотрим теперь среду обитания морских растений и животных, при этом обратим особое внимание на то, из каких естественных уча-

¹ Следует отметить два обстоятельства: 1) все указанные выше категории организмов связаны между собой многочисленными переходами. Мы ограничиваемся рассмотрением лишь «чистых» случаев, так как переходные случаи могут быть объяснены лишь при точном знании именно чистых случаев; 2) многие организмы бентоса и почти все организмы нектона имеют в онтогенезе планктонную стадию; распределение планктонных стадий подчиняется закономерностям, свойственным планктону.

стков она состоит. После этого посмотрим, какие из этих участков различаются по своему населению, т. е. являются станциями видов и биотопами сообществ. Эти понятия не всегда совпадают, так как та же самая гидрологическая граница для одних видов может являться биологической границей, а для других нет. Для населения дна, кроме гидрологических границ, существенны и границы геологические, так как бентос зависит и от условий на дне, и от условий в омывающей его воде. Начнем рассмотрение с толщи воды¹.

Вся толща воды разделена на отдельные объемы (водные массы), различающиеся между собой по температуре, солености, плотности и по многим другим физическим и химическим характеристикам. Водные массы расположены друг над другом в несколько слоев, и на каждой данной глубине по площади океана тоже можно найти различные водные массы, прилегающие одна к другой боковыми поверхностями, которые обычно наклонны и всегда имеют сложную форму. Более того, границы водных масс в разных своих частях не одинаково четки, так что иногда трудно определить, где проходит граница. В пределах водных масс все время происходят движения воды самого разного направления и скорости. Наиболее существенно разделение движений воды на хаотические турбулентные движения и на более направленные «постоянные течения». Турбулентное перемешивание толщи вод стремится размыть все гидрологические градиенты и выравнять все характеристики. Постоянные течения осуществляют значительный перенос воды в определенном направлении и в своей совокупности образуют крупномасштабные круговороты, охватывающие огромные акватории океана; при этом конец одного течения дает начало одному из следующих и т. д. В качестве примера такого круговорота можно привести следующую систему течений: Ново-Гвинейское — Восточно-Австралийское — Южное Тихоокеанское — Перуанское — Южное Пасатное — Ново-Гвинейское.

В Атлантическом и Тихом океанах имеется по шесть крупномасштабных круговоротов. Они простираются по широте от берега до берега и занимают, таким образом, каждый целую широтную зону. Эти круговороты образуют гомологические пары, симметрично расположенные по отношению к экватору. Правда, симметрия эта (как и у большинства природных объектов) не обладает совершенством и полнотой, т. е. она не идеальна и касается не всех признаков. Границы между круговоротами в открытом океане идут примерно в широтном направлении. Близ берегов зональное течение, общее для двух соседних круговоротов, раздваивается и между обоими соприкасающимися крупномасштабными круговоротами и берегом остаются треугольники не захватываемой ими «ничейной» воды — так называемые нейтральные области. В нейтральных областях существуют свои местные круговороты, являющиеся уже среднимасштабными (рис. 1).

Турбулентное перемешивание перераспределяет температуру, соленость и прочие характеристики поверхностных водных масс, которые зависят от нагревания, охлаждения, испарения и выпадения осадков на поверхности океанов. В результате нарушаемые турбулентным водообменом характеристики поверхностных вод все время подновляются, а затем сами сложными способами влияют и на более глубинные водные массы.

¹ Авторы выражают свою искреннюю благодарность д-ру геогр. наук В. А. Буркову, просмотревшему часть рукописи, относящуюся к гидрологии, и сделавшему ценные замечания.

Наиболее четко выраженные водные массы существуют в наиболее устойчивых круговоротах, а именно — в крупномасштабных. Эти круговороты так велики, что каждый из них занимает широтную зону океана. В результате климатические факторы действуют на воду такого круговорота довольно однородно по всей его площади. По этой

причине в каждом из крупномасштабных круговоротов находится по одной поверхностной водной массе.

В пределах каждого из крупномасштабных круговоротов набор водных масс по вертикали не таков, как в пределах других круговоротов. Это означает, что в каждом круговороте имеется своя структура вод. Разные структуры различаются и по входящим в их состав водным массам, и по их характеристикам. Водные массы одной структуры отделены от выше и от нижележащих масс слоями воды с повышенным градиентом плотности. Надо различать тропические структуры вод (расположенные в тропиках и субтропиках) и субполярные структуры (расположенные в умеренных широтах).

Для тропических структур характерны следующие водные массы и слои раздела между ними¹: поверхностный изотермический слой. Для него характерна высокая температура (20—30° С), не меняющаяся или мало меняющаяся по глубине. Толщина этого слоя обычно равна 50—100 м.

Под изотермическим слоем температура воды сравнительно резко падает и градиент температуры имеет порядок 0,1 град/м. Одновременно резко возрастает плотность воды.

Рис. 1. Гомологичные пары основных крупномасштабных круговоротов на поверхности Атлантического океана летом северного полушария (по Р. Я. Маргулис, 1971; сильно схематизовано).

Круговороты: *Ia* и *Iб* — субполярные; *IIa* и *IIб* — субтропические; *IIIa* и *IIIб* — тропические; (*a* — северного полушария; *б* — южного); *HO* — нейтральные области.

Под слоем повышенного градиента температура воды продолжает понижаться, хотя уже и более медленно. До глубины примерно 500 или 1000 м (в разных структурах различной) это понижение происходит, однако, быстрее (несколько сотых долей градуса на метр), чем на еще больших глубинах. Этот

¹ Разные тропические структуры отличаются толщиной водных масс и значениями их характеристик. Однако подразделение их на водные массы и тип изменения характеристик с глубиной во всех тропических структурах сходны. Все приводимые ниже гидрологические данные взяты по монографии «Тихий океан» (Добровольский, 1968). Прибрежные и придонные модификации водных масс и их пелагическое население не рассматриваются.

слой иногда называют слоем «главного термоклина». Его переход к следующему, нижнему, слою очень постепенный.

Нижний слой отличается низкой температурой (около 2°C), которая, как и в верхнем изотермическом слое, мало зависит от глубины. Это так называемые «глубинные однородные воды».

Резкое разделение толщи воды по температуре чрезвычайно характерно для тропиков. Плотность воды зависит также и от солености, а слои с большим градиентом плотности зависят от температуры и солености сразу.

Для большей части тропических вод характерен промежуточный слой повышенной солености на глубине нескольких сотен метров, т. е. в верхней части главного термоклина. На верхней и нижней границах максимума солености обычно располагаются слои повышенного градиента плотности. В результате главный термоклин распадается на два слоя: слой максимума солености до глубин 200—400 м и слой между ним и границей глубинных однородных вод (этот слой обычно обозначается как промежуточный минимум солености).

Различные упомянутые выше слои воды, слагающие тропическую структуру вод, видны на характерной *TS*-кривой (рис. 2, *a*), изображающей связь температуры и солености во всем столбе воды. Поверхностный изотермический слой виден по сгущению точек выше 50 м (температура и соленость на разных глубинах близки по величине). Оси слоев повышенной и пониженной солености находятся на 150 и 400 м соответственно. Глубинные однородные воды начинаются примерно с 1000—1200 м. Точки для глубин более 2000 м на кривой *a* не приведены, но они были бы еще более сближены между собой, чем точки в слое 1000—2000 м.

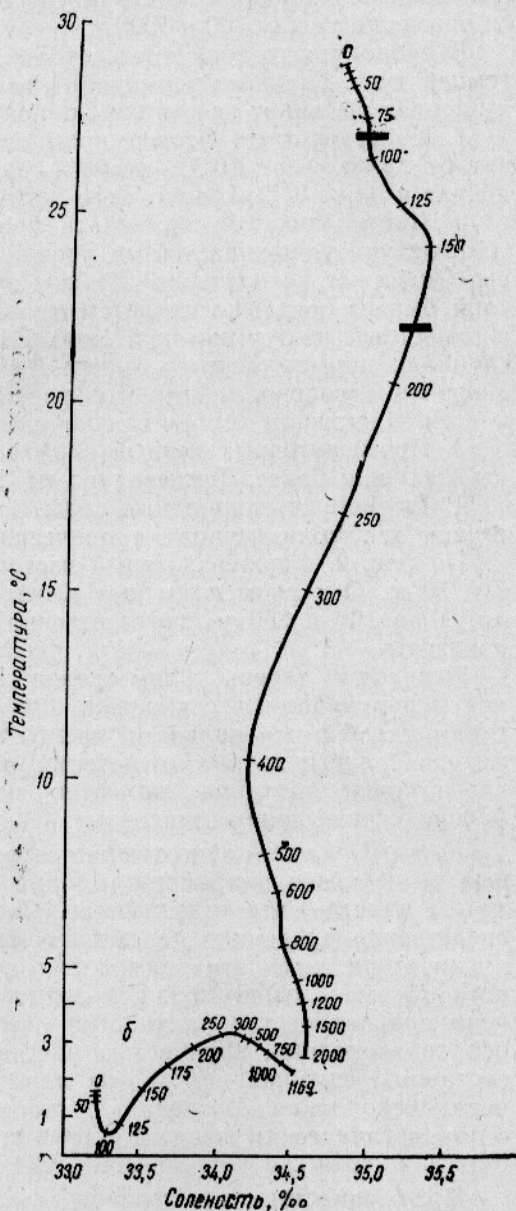


Рис. 2. Тропическая и субполярная структура вод:

a — *TS*-кривая тропической структуры для станции 3633, взятой «Витязем» 11 июля 1957 г. на $15^{\circ}31'$ с. ш., $153^{\circ}58'$ в. д.; *б* — *TS*-кривая субполярной структуры для станции 3254, взятой «Витязем» 16 мая 1955 г. на $47^{\circ}32'$ с. ш., $158^{\circ}31'$ в. д. (по Буркову и Арсеньеву, 1958). Цифры, расположенные вдоль кривой — глубина в м. Точки для глубинных однородных вод не приведены.

Наиболее заметное увеличение плотности воды происходит под поверхностным изотермическим слоем и под слоем повышенной солености (горизонты с наибольшим градиентом плотности обозначены жирными линиями). Слои воды между ними как раз и являются водными массами, слагающими тропическую структуру вод. Главный термоклин находится примерно между 100 и 1000 м.

В субполярных водах весь столб воды сравнительно однороден по температуре. Главного термоклина там нет, и набор водных масс сверху донизу выглядит следующим образом.

1. Поверхностный изотермический слой. Летом он может нагреваться даже выше 10°C . Зимой — охлаждается примерно до 5°C , но иногда и ниже 0°C . Толщина его летом около 50 м.

2. Летом может существовать промежуточный холодный слой, где температура удерживается на уровне самой низкой зимней температуры. Он может доходить до глубины около 300 м. Промежуточным этот слой бывает тогда, когда летом в результате прогрева образуется поверхностный изотермический слой. Зимой оба слоя слиты в один. На глубинах промежуточного холодного слоя происходит и значительное увеличение солености, так что рассматриваемый слой иногда называется галоклином (слоем скачка солености).

3. Промежуточный теплый слой располагается примерно до глубины 2000 м и более. Температура на $1-2^{\circ}\text{C}$ выше, чем в предыдущем.

4. Глубинные однородные воды, мало отличающиеся по характеристикам от глубинных вод в тропических структурах.

На рис. 2, б поверхностный изотермический слой находится между 0 и 50 м. Оси промежуточных слоев — холодного и теплого — находятся на 100 и 250 м соответственно. Глубинные однородные воды не показаны.

Переходим теперь к дну океана. При рассмотрении донных биотопов ограничиваемся глубинами ниже зоны макрофитов. Средой обитания для бентоса является поверхность (или верхние десятки сантиметров толщи) донных отложений и придонные слои воды. Обе эти части среды обитания совместно, но каждая по-своему, влияют на распределение донных животных.

Каждый участок дна омывается водами того или иного из описанных выше слоев вод и поэтому дно по вертикали подразделяется на те же участки, что и пелагиаль. Самые придонные слои воды, непосредственно влияющие на донных животных, изучены слабо, поэтому о характеристиках этих вод можно судить по характеристикам основного объема соответствующей водной массы. Дно океана достаточно ясно подразделяется на участки (зоны), различающиеся режимом осадконакопления, крупностью частиц грунта (его «механическим» составом), содержанием в нем органических веществ и скоростью осадконакопления. Последняя влияет на тип биохимической переработки органических веществ в грунте, а следовательно, и на их усвояемость животными (Бордовский, 1964, 1966).

Положение этих зон связано с углом наклона дна и со скоростью движения придонной воды (последняя лишь частично является функцией крутизны склона, а частично определяется гидрологическими условиями). По вертикали зоны могут иметь протяжение от нескольких метров до километров, а по горизонтали — от нескольких метров до сотен километров. Одноименные зоны могут повторяться от поверхности до наибольших глубин несколько раз в зависимости от повторяющихся сочетаний крутизны склона и скорости движения воды. Соответственно в разных участках океанов число зон неодинаково.

Основные формы рельефа дна океана: ложе океана, шельф (т. е. подводная часть верхней поверхности континента) и между ними — континентальный склон, являющийся боковой поверхностью континентальной глыбы. Зоны с различным осадконакоплением связаны с основными формами рельефа лишь в самых общих чертах (в пределах каждой из этих форм число зон может быть различным).

При сравнении видов с распределением естественных участков среды обитания целесообразно дать некоторые определения.

Биотоп — участок среды, занятый каким-либо биоценозом. Чтобы определить, является ли данный участок биотопом, надо установить, меняется ли на его границах население. Закономерная структура биотопических комплексов в морской среде позволяет применить к ним понятие гомологии, аналогичное таковому в анатомии (Беклемишев, 1966, 1969).

Гомологичные биотопы в толще воды занимают сходное положение по отношению к другим биотопам. Они формируются под влиянием сходных процессов и имеют близкие физические характеристики и сходное распределение течений. Примерами гомологичных биотопов в пелагиали могут служить парные крупномасштабные круговороты и их водные массы, расположенные симметрично по отношению к экватору.

Разные ярусы различных планктонных сообществ живут в биотопах со следующими гомологиями. Глубинные однородные воды гомологичны между собой во всех структурах. Поверхностный изотермический слой в тропических структурах вод лишь частично гомологичен таковому в субполярных структурах, так как последний является сезонным, а не круглогодичным. Соответственно в субполярных структурах в изотермическом слое нет и специфического круглогодичного населения. Промежуточные слои воды тропических и субполярных структур не гомологичны между собой и соответственно сами виды и некоторые черты их экологии там резко различны.

Все океанические крупномасштабные круговороты, служащие биотопами пелагических сообществ, сериально гомологичны между собой, а все круговороты в нейтральных областях — между собой. Более точные гомологии существуют между круговоротами, симметричными по отношению к экватору, и между одноименными круговоротами в разных океанах. В отношении видов с разорванными ареалами возникает вопрос, гомологичны ли станции каждой из его популяций. Так, тропические воды Индийского океана, находящиеся под сильным влиянием муссонной циркуляции, не вполне гомологичны тропическим водам в двух других океанах. Соответственно распространение некоторых тропических видов в Индийском океане отличается от их распределения в двух других океанах.

Донные биотопы гомологичны между собой в той мере, в какой гомологичны между собой водные массы, омывающие эти участки дна. В пределах этих участков более дробная гомология определяется типом осадконакопления, которое влияет на условия питания бентоса и ведет к развитию на дне тех или иных жизненных форм донного населения. Примерами биотопов, гомология которых определяется типом осадконакопления, являются участки дна, населенные параллельными донными сообществами (Thorson, 1957, 1960).

Если популяции нескольких видов имеют более или менее общие границы, их общая станция является биотопом целого сообщества. Термин «сообщество» эквивалентен термину «биоценоз». При изучении морских сообществ надо всегда помнить, что, начиная с некоторой

глубины их население представлено только животными, т. е. из состава макроорганизмов сообщества остается один зооцен (Péres et Picard, 1964; Виноградов, 1963; Беклемишев, 1969). Сообщества, непосредственно слагаемые из популяций, имеют ранг ассоциаций. Они сравнительно однородны по площади и на твердых субстратах обычно малы; в пелагиали же наоборот, их размеры, как правило, огромны. Несколько соседних ассоциаций может образовывать комплекс ассоциаций, населяющих соответствующий биотопический комплекс. Таким образом, общее определение для биоценозов любого ранга получается следующим. Биоценоз, или сообщество, является такой частью живого покрова Земли, которая имеет на всем своем протяжении сходное количественное соотношение и взаимное расположение одних и тех же составных частей. В случае ассоциаций эти части будут особями, а в случае комплексов — самими ассоциациями.

Понятно, не все виды данного биоценоза встречаются по всей площади (или во всем объеме) соответствующего биотопа. Именно тут может быть заметно влияние отдельных факторов. Например, распределение зеленых растений по глубине зависит от света; распределение многих нектонных рыб по площади океана и по глубине зависит от температуры воды, а также от обилия и доступности кормовых объектов. Донные виды обычно распределены вместе со «своей» водной массой, но в ее пределах живут не повсеместно, а распределяются соответственно своему типу питания.

С другой стороны, проникновение света в воду зависит не только от высоты солнца и облачности, но и от прозрачности воды; ход изотерм определяется циркуляцией вод, количество пищи — в самом общем виде — степенью перемешивания воды. Иными словами, распределение отдельных факторов зависит от распределения водных масс и от движения воды в их пределах.

ЭРГОЦЕНЫ ОРГАНИЗМОВ, НЕПОДВИЖНЫХ ПО ОТНОШЕНИЮ К БИОТОПУ

Планктон

Планктон населяет всю толщу морей и океанов. Поэтому его распределение следует рассматривать как по вертикали, так и по горизонтали. Начнем с закономерностей вертикального распределения планктона и, естественно, с поверхности океана.

Важнейшим компонентом населения поверхностных слоев океана является растительный планктон, развитие которого зависит от поступления в воду солнечной энергии. Верхней границей биотопа фитопланктона, естественно, является поверхность раздела вода — воздух. Нижнюю границу биотопа фитопланктона до последнего времени (Семина, 1967; Семина и Аратская, 1970; Semina, 1968) не рассматривали.

При непрерывно происходящем в океане турбулентном перемешивании воды переносятся и клетки фитопланктона. Если толща воды по вертикали однородна, а не слоистая, перемешивание захватывает всю глубину однородного слоя. Если однородный слой в 5—6 раз превышает по толщине слой над компенсационной точкой, вегетация фитопланктона невозможна, так как клетки слишком много времени проводят в темноте (Gran, Braarud, 1935; Sverdrup, 1953). Если же сравнительно однородные слои воды разделены слоями с повышенным градиентом плотности, то турбулентный перенос клеток из слоя в слой затруднен. Таким образом, слой воды с достаточно большим

градиентом плотности, существующий круглый год и расположенный вблизи компенсационной точки, существенно ограничивает унос фитопланктона в темные глубины и обеспечивает фитопланктону благополучное пребывание в достаточно освещенных слоях воды. Такой слой получил название *основного пикноклина* (Семина, 1966); именно он за пределами шельфа является нижней границей биотопа растительной части планктонного сообщества (фитоцена).

Средняя глубина основного пикноклина в Тихом океане изменяется по районам от 43 до 121 м.

К глубине основного пикноклина близка нижняя граница трофогенного слоя (т. е. слоя, наиболее богатого фитопланктоном). Толщина трофогенного слоя в Тихом океане по районам изменяется в среднем от 39 до 115 м. Трофогенный слой толще там, где основной пикноклин расположен глубже. Толщина трофогенного слоя близка к толщине слоя, ограниченного снизу основным пикноклином¹.

Сильная прямая связь толщины трофогенного слоя и глубины положения основного пикноклина обнаружена не только в Тихом океане. В юго-восточной части Атлантического океана к югу от Гвинейского залива наблюдается такая же закономерность. Средняя толщина трофогенного слоя была 43 м, а средняя глубина основного пикноклина 47 м.

Используя работу Гасле (Hasle, 1969), можно сопоставить толщину трофогенного слоя и глубину положения основного пикноклина также и в субантарктике (Тихий океан). По нашим расчетам глубина трофогенного слоя составляет здесь 75—150 м. Примерно на этих же глубинах, по-видимому, расположен в этих местах и основной пикноклин.

Плотность популяции водорослей над основным пикноклином и под ним заметно отличается, а именно: над основным пикноклином концентрация фитопланктона заметно больше, чем в слоях под основным пикноклином. Концентрация водорослей под основным пикноклином всегда сильно разрежена. Суммарное число клеток водорослей в слое над основным пикноклином всегда больше суммарного числа клеток в слое такой же величины под основным пикноклином. Можно считать, что основная масса живых планктонных водорослей в океане сосредоточена в слое над основным пикноклином.

Из сказанного следует, что основной пикноклин способствует удержанию основной массы фитопланктона в верхнем слое воды. Поэтому можно считать, что основной пикноклин является нижней границей растительной части планктонного сообщества — фитоцена.

Можно определить понятие «биотоп фитоцены», не различая пока фитоцены отдельных сообществ. Биотопы растительной части планктонных сообществ в океане по площади представляют собой крупномасштабные круговороты вод, складывающиеся из систем течений и включающие определенные водные массы. По глубине биотопы фитоцены ограничены сверху поверхностью раздела вода — воздух. Снизу на мелководье их границей служит дно, а в открытом океане — основной пикноклин.

Кроме существенного факта, что основной пикноклин ограничивает толщину трофогенного слоя, он имеет большое значение для распределения водорослей по вертикали и в пределах биотопа. При глубоко расположенном основном пикноклине (на глубине 75 м и глубже) распределение водорослей по глубине в пределах биотопа относитель-

¹ Бывают случаи, когда толщина трофогенного слоя меньше глубины основного пикноклина.

но более равномерно, чем в тех случаях, когда основной пикноклин расположен неглубоко. Это хорошо видно на рис. 3, где показано относительное распределение числа клеток по глубине. При неглубоко расположенном основном пикноклине (50 м и выше) прослеживается резкое увеличение численности в основном пикноклине. Тогда как при более глубоко расположенном основном пикноклине максимумы, сходные по величине, рассредоточены по глубине, но при этом один из этих максимумов приурочен к основному пикноклину. Всюду в океане при любой глубине основного пикноклина наблюдается приуроченность одного из максимумов численности фитопланктона к основному пикноклину (с вероятностью 70—80%).

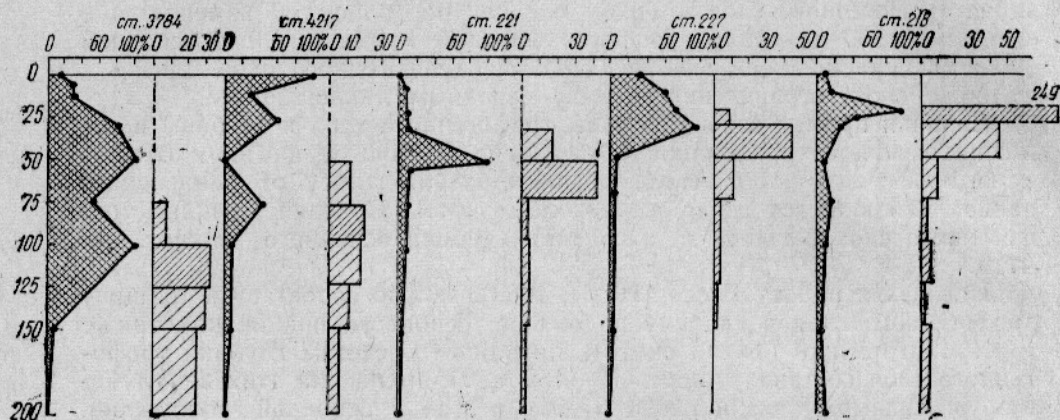


Рис. 3. Распределение фитопланктона в тропической области по вертикали в зависимости от глубины основного пикноклина.

Для каждой станции слева — число клеток (в процентах от максимального на данной станции), справа — градиенты плотности в условных единицах. Основной пикноклин заштрихован наиболее частой штриховкой. Четырехзначные номера станций — «Витязя», трехзначные — «Академика Курчатова».

Скопления фитопланктона в основном пикноклине вызываются разными причинами в разных местах океана. В высоких и умеренных широтах зимой при полной изотермии и изогалинности распределение фитопланктона по вертикали равномерное, максимумы численности выражены очень слабо или совсем не выражены (Сапо, 1966). Такое распределение возникает в результате интенсивного перемешивания вод в биотопе в этот сезон. Водоросли в основном пикноклине в это время не скапливаются. В начале вегетации ранней весной в этих районах при сильном перемешивании тоже бывает равномерное распределение водорослей по глубине (Кузьмина, 1959; Семина, 1955; Hasle, 1969; Taniguchi, 1969). В это время водоросли используют всю толщу биотопа. Несколько позднее, но еще при полной изотермии и изогалинности наблюдается неравномерное распределение фитопланктона (на нашем материале в Тихом океане в районе Камчатки обычно наблюдался один максимум, близкий к поверхности, и другой — на более значительной глубине). Можно думать, что малейшее увеличение устойчивости вод в биотопе после сильной зимней конвекции (не фиксируемое стандартными гидрологическими измерениями) вызывает усиленное размножение водорослей вблизи поверхности, где много света.

Другие скопления наблюдаются на севере на глубине основного пикноклина, что связано с опусканием клеток из верхних слоев, так как освещенность на таких глубинах мала и размножение клеток не-

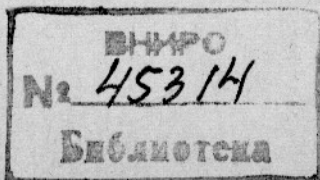
возможно (компенсационная точка расположена в это время примерно на глубине, соответствующей середине биотопа). Дальнейшее увеличение устойчивости вод в высоких и умеренных широтах приводит к образованию сезонного слоя скачка. Максимум количества фитопланктона в это время располагается в сезонном слое скачка или над ним. Компенсационная точка в это время находится на глубине сезонного слоя скачка (Hasle, 1969; Taniguchi, 1969). Существование водорослей под скачком затруднено из-за недостатка света и их там мало. Поэтому скоплений под слоем скачка обычно не бывает. Трофогенный слой в это время ограничен глубиной положения сезонного скачка. Таким образом, в период хорошо выраженного сезонного слоя скачка в высоких и умеренных широтах толща биотопа используется не полностью.

В Тропической области никогда не бывает такого интенсивного перемешивания воды, как в высоких и умеренных широтах, поэтому здесь никогда не бывает равномерного распределения фитопланктона, но в течение всего года в нижней обедненной части биотопа наблюдаются скопления водорослей. Даже при наличии сезонного слоя скачка скопления водорослей возможны под ним. В Тропической области (за пределами прибрежных зон) вертикальное распределение не меняется по сезонам. Возникновение скоплений в основном пикноклине связано здесь с дефицитом биогенных элементов в биотопе и с увеличением их концентрации в слоях глубже биотопа.

В Тропической области скопления фитопланктона в основном пикноклине происходят, по-видимому, как за счет пассивного их оседания из верхних слоев, так и за счет их размножения на глубине основного пикноклина. Последнее возможно в богатых районах при высоко расположенном основном пикноклине, где освещенность достаточна.

В разных случаях основной пикноклин имеет разную природу. В субарктической структуре Тихого океана основным пикноклином служит слой с резким увеличением солености воды, в тропиках — с резким понижением температуры. В первом случае пикноклин образуется вследствие выпадения осадков, а во втором — вследствие интенсивного нагрева поверхности воды. Ни один из пикноклинов не является сплошным. В каждом из них могут быть «полюньи» — разрывы, где перемешивание охватывает больший слой воды. В таких местах происходит и большая потеря водорослей от оседания, а роль основного пикноклина играет следующий по глубине слой высоких градиентов плотности, имеющий, естественно, другое происхождение, чем вышележащий. Таким образом, биотопы фитоцены в разных случаях не вполне гомологичны друг другу как локально, так и в масштабе всего океана.

Зоопланктон (включающий и планктонных рыб) распространен во всем столбе воды и, следовательно, встречается во всех пелагических биотопах (рис. 4). Самым поверхностным биотопом толщи воды является верхний изотермический слой. Некоторые виды планктонных беспозвоночных живут только в нем или же только в нем встречаются их личинки. «Слой скачка является верхней границей для некоторых видов и нижней границей для других» (Brinton, 1966). Это относится к водам тропических структур; в субполярных водах нет круглогодичного верхнего термоклина, а следовательно, нет ни биотопа, ни биоценоза, вполне гомологичных таковым в верхнем изотермическом слое в тропиках. В отличие от беспозвоночных в верхнем изотермическом слое специфических планктонных рыб мало. В основном это мо-



лодь (личинки и мальки); из взрослых — карликовая сайра, рыба-луна.

В тропиках ниже слоя наибольшего градиента температуры, в главном термоклине, обитает очень характерный ярус планктонного сообщества. Главный термоклин океанографически и биологически можно подразделить еще на два слоя. Для этих слоев характерно то, что они являются именно частями термоклина, т. е. что в пределах этих слоев температура заметно убывает с глубиной. Это обстоятельство

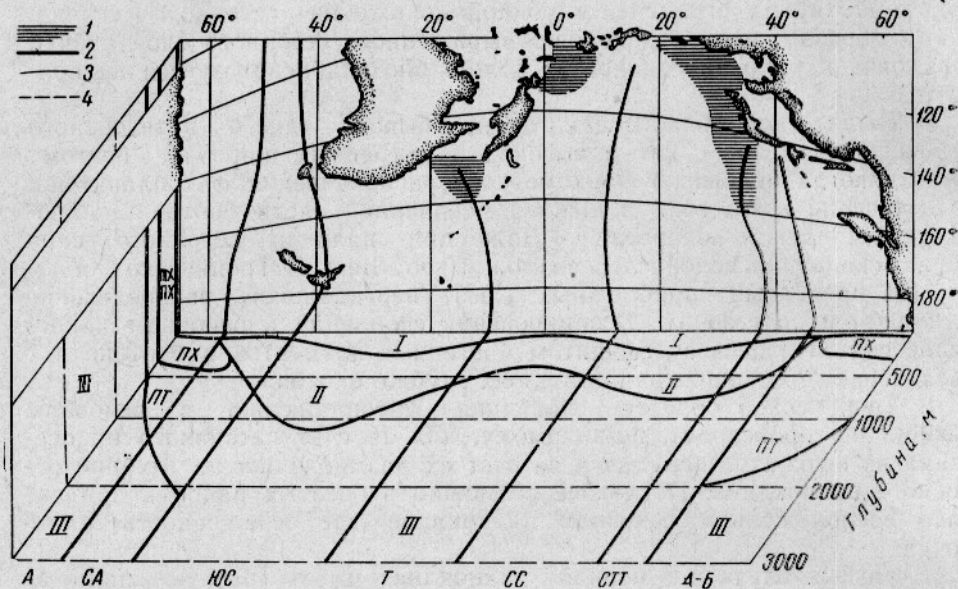


Рис. 4. Блок-схема распределения основных пелагических сообществ и их ярусов в средней части Тихого океана:

1 — участки, где встречено наибольшее число дальненеритических видов; 2 — границы сообществ; 3 — границы ярусов; 4 — горизонты. Сообщества: А — холодноводное субполярное (антарктическое); СА — переходное субантарктическое; ЮС — южное субтропическое (тепловодное олиготрофное); Т — тропическое (тепловодное эвтрофное); СС — северное субтропическое (тепловодное олиготрофное); СТТ — переходное в Северитихоокеанском течении; А-Б — холодноводное субполярное (аркто-бореальное). Ярусы: ПХ — в промежуточном холодном слое; II — в промежуточном теплом слое; I — в верхнем изотермическом слое; III — в глубинных однородных водах. Глубины в м (по Beklemishev et al., 1972).

имеет важные биологические последствия. Пойкилотермные животные, которые питаются в верхних слоях главного термоклина при высокой температуре, сравнительно активны и быстро наедаются. Опускаясь затем в глубину, в более холодную воду, они тратят мало энергии на обмен и могут потратить больший процент усвоенной пищи на рост и продукцию яиц (McLaren, 1963). Таким образом, животным, обитающим в главном термоклине, выгодно совершать суточные вертикальные миграции большой амплитуды. И именно в пределах этого слоя многие виды макропланктона (в том числе и рыбы) совершают большие суточные миграции. Эти виды можно назвать межъярусными, или (как иногда выражаются) «интерзональными». Небольшая часть из них при миграции поднимается и в верхний изотермический слой (приповерхностные Mucrophoridae, многие копеподы, зуфаузииды, сифонофоры), но большинство не выходит за пределы главного термоклина (миктофиды из рода *Diaphus*, *Lampanyctus* и др.; *Gonostomidae*, *Melanostomiatidae* из рыб; некоторые *Nematoscelis* из зуфаузиид; *Pleuro-*

матта *xiphias* из копепод и др.). Среди видов главного термоклина есть и слабо мигрирующие виды (например, рыбы сем. *Sternoptychidae*, *Chiasmodontidae*, ряд амфипод, гетеропод и др.) (Парин, 1968; Brinton, 1966; Виноградов и Воронина, 1964; Гейрих, 1957, 1960, 1961).

По-видимому, в тропиках в верхнем слое наибольшего температурного градиента (т. е. на верхней границе главного термоклина) местный зоопланктон может в маленьком масштабе вести себя аналогично населению главного термоклина. Э. И. Мусаева (1971) провела в западной части Индийского океана количественный учет мелких сифонофор, улавливаемых сетями Джудея. Оказалось, что они в основном приурочены к слою 25—100 м. При сравнении с вертикальным распределением температуры оказалось, что сифонофоры преимущественно концентрируются в слое быстрого уменьшения температуры с глубиной, поднимаясь и в верхний изотермический слой. Суточные вертикальные миграции этих сифонофор невелики, и в водах тропической структуры захватывают слой наибольшего температурного градиента.

Нижние границы миграции межъярусных видов различны как и их верхние границы. Многие из этих видов не проходят всей толщи главного термоклина, а используют лишь часть этого биотопа. Ограничивать миграцию в этих случаях может или свет, или абсолютное значение температуры, или, по некоторым данным, гидростатическое давление. Очень часто вертикальное распределение видов и групп видов межъярусного планктона лучше всего объясняется их приуроченностью к определенному диапазону абсолютных значений температуры в пределах главного термоклина. В результате амплитуда миграций этих видов закономерно различается в разных структурах тропических вод: в собственно тропических (или экваториальных) водах, где изотермы в главном термокLINE сближены и они занимают более тонкий слой, протяженность миграций меньше, чем в субтропических (Беклемишев, 1969; Виноградов и Воронина, 1964).

Верхняя часть главного термоклина еще населена фитопланктоном. Нижняя граница биотопа фитопланктона (один из максимумов устойчивости, обусловленный изменением солености) может, по-видимому, служить биотопической границей и для планктонных беспозвоночных и рыб (Гейрих, 1957, 1960, 1961; Виноградов и Воронина 1964; Парин, 1968; Ипoue, 1966). Максимум устойчивости над промежуточным минимумом солености (см. рис. 2) при своем более глубоком положении возможно совпадает с границей между термосферой и психросферой в понимании Брууна (Brünn, 1957). Ниже этой границы фотосинтезирующих растений нет и население представляет собой зооцен. Обычно растения кончаются еще выше — над промежуточным максимумом солености.

Ниже главного термоклина, в глубинных однородных водах, обитает особое население, не совершающее миграций: рыбы-удильщики, *Cyclothone*; специфические виды глубинных однородных вод есть и в различных группах беспозвоночных.

В субполярных структурах суточные вертикальные миграции большой амплитуды мало характерны. Для них нет энергетической основы, так как толща воды довольно однородна по температуре и маклареновский эффект получить трудно. Ежедневно на большое расстояние мигрируют лишь немногие виды, например из сем. *Metridiidae*. Вся толща субполярных вод, расположенная над глубинными однородными водами, разделяется на слои, не гомологичные никаким слоям тропических структур. Самый мощный слой субполярной структуры (промежуточный теплый слой, расположенный между галоклином и

глубинными водами) имеет свое особое население, но оно не совершает ежедневных миграций через всю толщу. Зато через него раз в год мигрируют гетеротопные межъярусные виды вроде копеподы *Calanus cristatus*.

Температурная однородность субполярных вод позволяет некоторым видам промежуточного теплого слоя (а возможно и верхней части глубинных вод) совершать эпизодические подъемы по меньшей мере до основного пикноклина. Таковы, например, «кормовые» подъемы мизид *Boeomysis*, неоднократно описанные разными авторами. При наличии значительной температурной стратификации такие подъемы были бы невозможны.

Переходя к горизонтальному распределению зоопланктона, надо отметить, что именно тут сильнее всего сказывается подвижность его биотопа. Чтобы удержаться в пределах водной массы с благоприятными условиями, пассивно-носимые планктонные животные должны обитать в пределах какой-нибудь замкнутой циркуляции, расположенной в этой водной массе. Эта циркуляция является *основой биотопа* соответствующего планктонного сообщества. В отношении отдельных видов говорят об основах их ареалов.

Для видов, ни на одной фазе жизненного цикла не связанных с дном, можно выделить два главных типа основ биотопов: 1) расположенные в крупномасштабных круговоротах (см. рис. 1) и 2) расположенные в среднемасштабных круговоротах нейтральных областей. Виды, обитающие в крупномасштабных круговоротах — собственно-океанические, а виды, обитающие в среднемасштабных, — дальненеритические. Примерами океанических видов в Тихом океане могут служить *Calanus cristatus* (северный субполярный круговорот), *Nematoscelis atlantica* (оба субтропических круговорота) и *N. gracilis* (оба тропических, или экваториальных круговорота), примерами дальненеритических — *Zonosagitta bedoti* (все нейтральные области в тропиках и одна в переходной зоне к востоку от Японии) и *Stomias* из группы *colubrinus* (восточно-экваториальные нейтральные области).

Как видно из приведенных примеров, некоторые виды живут сразу в нескольких круговоротах и имеют несколько основ ареалов. Если вид выносится течением за пределы основы ареала, у него возникает область выселения — сначала нестерильная, где еще возможно его размножение (Беклемишев, 1969; Парин, 1968), а еще ниже по течению — стерильная. Стерильные области выселения в ареалы видов не включаются (Екман, 1953).

Связь горизонтального распределения планктона с распределением водных масс является следствием затрудненного турбулентного водообмена через границы между водными массами. Если бы водообмен был одинаковым по всей площади океана, отдельных водных масс вообще бы не было. Планктон, не способный к существенным перемещениям по горизонтали, не может расселяться в направлениях, куда не направлены движения воды, и остается в структуре вод, являющейся его биотопом.

Границы водных масс выражены по их периметру не везде одинаково резко, поэтому и зоны смешения планктона, существующие в местах соприкосновения водных масс, тем шире, чем меньше гидрологические градиенты в этих местах. Градиенты эти закономерно уменьшаются с запада на восток. Поэтому в восточных частях океанов планктонные сообщества обособлены хуже, а в пределах обширных зон смешения отдельные виды распределяются в соответствии со своим отношением к значениям отдельных факторов (в первую очередь к

температуре). Механическая изоляция, которая не может быть значительной при малых градиентах, не играет в этих районах существенной роли в ограничении распределения видов.

Виды, различающиеся своим вертикальным распределением, могут иметь закономерные различия и в горизонтальном распределении.

Так, по данным А. К. Гейнрих (1970), поверхностные виды *Labidosega acutifrons* (копепода) и *Halobates sericeus* (водомерка) встречаются в обоих субтропических круговоротах и отсутствуют в экваториальной зоне, причем очень близко подходят к экватору с юга. Такое же распределение поверхностных водных масс в субтропических структурах (Радзиховская и Леонтьева, 1968). С другой стороны, границы ряда эуфаузиид, тоже имеющих разрыв ареала у экватора, но связанных с водами главного термоклина, равно удалены от экватора в обоих полушариях. В этом слое равно удалены от экватора и границы субтропических вод.

Связь с водными массами особенно хорошо прослеживается у рыб главного термоклина. Те же типы океанических и дальненеритических ареалов, что у планктонных беспозвоночных, известны у миктофид (Беккер, 1967; Андрияшев, 1962; O'Day, Nafpactitis, 1967), меламфаев (Ebeling, 1962), хаулиодов (Haffner, 1950), идиакантов (Новикова, 1967) и у других групп.

Такая связь заметна и у батипелагических рыб и кальмаров, распространенных в глубинных однородных по температуре водах. Так, ареал *Cyclothone microdon* несомненно связан с распределением глубинных вод, формирующихся в Северной Атлантике и распространяющихся на юг, а из Атлантического сектора Антарктики — на восток (с антарктическим круговым течением). Эта рыба встречается на глубине более 1000 м во всем Атлантическом океане, а в Индийском и Тихом океанах — только южнее 20° ю. ш. (Мухачева, 1967). Сходный ареал имеет планктонный кальмар *Bathyteuthis abyssicola* (сообщение К. Н. Несиса).

Сессильный бентос

Границы отдельных шельфовых фаун в понимании Экмана (Ekman, 1935, 1953) и Е. Ф. Гурьяновой (1964) хорошо совпадают с положением границ основных крупномасштабных океанских круговоротов. Это позволяет сделать заключение, что для донного населения, как и для населения океанской пелагиали (Беклемишев, 1966, 1969; Парин, 1968), расположение крупномасштабных океанских круговоротов обуславливает разграничение биогеографических областей (Нейман, 1971). Сходство вод тропических круговоротов приводит и к сходству фаун прибрежий, находящихся под воздействием этих круговоротов. Эти фауны составляют вместе единую фауну тропиков, естественно несколько различную в разных океанах, разделенных материками. У восточных берегов континентов, где нейтральные области менее протяжены, биогеографические границы донной фауны очень четки, а у западных, где эти области более протяжены, границы размыты.

Внутри биогеографических областей выделяются более дробные единицы — группы видов с ареалами, более дробными, чем биогеографическая область. В то же время внутри структур вод выделяются водные массы, различающиеся в основном температурой и типом ее сезонных изменений. Сопоставление распределения водных масс, точнее участков их соприкосновения с дном, с распределением отдельных групп видов показывает полное соответствие и зависимость распреде-

ления групп видов от распределения водных масс (Виноградов, 1948; Виноградов и Нейман 1965а, б, 1969; Несис, 1960, 1965; Кузнецов, 1963; Нейман, 1961б, 1963, 1971; Ушаков, 1953; Семенов, 1972 и др.).

Зависимость распределения отдельных видов от распределения зон соприкосновения с дном водных масс и независимость их распространения от форм рельефа хорошо видны на примере распределения *Ophiura sarsi* в северной части Тихого океана. Здесь распределение этого вида связано с промежуточным холодным слоем (слоем остаточного зимнего охлаждения). В восточной части Берингова моря этот слой соприкасается с дном на средних горизонтах шельфа и *O. sarsi* обитает на глубине 60—100 м; в западной части Берингова моря и у Западной Камчатки этот слой соприкасается с дном на нижних горизонтах шельфа и *O. sarsi* распределена на глубине 100—160 м (200); в южной части Японского моря, где холодные воды омывают склон, этот вид распространен на склоне.

Верхняя граница распределения глубоководной донной фауны приходится в среднем на глубину 2000 м, т. е. на среднюю часть материкового склона. Граница эта не связана ни с какими формами рельефа, ее можно связать с верхней границей глубинных однородных вод. В работе Н. Г. Виноградовой (1969, рис. 9) видно, что в группах донных животных, в которых преобладают эврибатные виды, на глубине 2000 м происходит заметная смена фауны¹: многие виды исчезают и появляется множество других. Если, кроме того, принять во внимание, что на этом рисунке не указаны виды, имеющие нижнюю границу чуть выше² 2000 м, становится ясно, что на глубине около 2000 м проходит достаточно четко выраженная фаунистическая граница. Выше нее располагается батиальная фауна.

Влияние донных отложений сказывается на распределении животных с разным типом питания внутри зоны соприкосновения с дном каждой водной массы. Основные достижения в изучении этого влияния: разработка понятия о трофической группировке (Турпаева, 1953; Соколова, 1956, 1960; Нейман, 1967), разработка понятия о трофической зоне и трофической зональности (Соколова, 1956, 1960; Sokolova, 1972; Нейман, 1961а; Кузнецов, 1963).

Трофические группировки суть эргоцены, выделяемые по признакам в первую очередь сходного источника получения пищи и затем сходного способа питания. Донные животные относятся к следующим пищевым группировкам: плотоядные, сестоноядные и детритоядные, собирающие детрит с поверхности грунта и заглатывающие его безвыборочно из толщи осадка (Турпаева, 1953; Соколова, 1956, 1960, 1969). Те или иные трофические группировки преобладают в зонах, отличающихся по осадконакоплению. Поэтому такие зоны называются с биологической точки зрения трофическими зонами (Соколова, 1956, 1960).

Все особенности распределения трех трофических группировок не хищных донных беспозвоночных (сестонофагов, детритофагов, соби-

¹ Кроме того, Н. Г. Виноградова (1956, 1958, 1969) обнаружила границы и на 3000 и 4500 м, которые она справедливо связывает с изменением осадочного покрова на этих глубинах.

² Например, по данным Я. А. Бирштейна (1963, табл. 1) в северо-западной части Тихого океана в интервале глубин 1000—2000 м живут другие виды изопод, чем между 2000 и 3000 м. В этой же работе указано, что род *Janigalata* встречен не глубже 2206 м, род *Tectipes* — не глубже 1690 м, род *Synidothea* — не глубже 1693 м. Вверх последние два рода поднимаются по сублиторали (Гурьянова, 1936). Верхнюю границу абиссали на 2000 м проводит также В. В. Мурина (1958) на основании распределения сипункулид, О. Н. Зезина (настоящий сборник) и Корни (Corni, 1971).

рающих детрит с поверхности грунта и заглатывающих грунт из его толщи) четко и однозначно связаны с режимом осадконакопления. В зависимости от условий осадконакопления пища (детрит) в наибольшем количестве находится или в придонной воде, или на поверхности отложений, или в их толще, а в зависимости от этого на том или ином участке дна преобладает та или иная трофическая группировка. Анализ всех накопленных в этом направлении данных свидетельствует о том, что одинаковый тип накопления и трансформации органического вещества влечет за собой одинаковое соотношение в донном населении трофических группировок в условиях очень различающихся по разным признакам (Виноградов, 1962, 1966). Распределение плотоядных животных зависит от распределения сестоноядных и детритоядных. Образование эвтрофных и олиготрофных областей на дне океана связано с различиями в продуктивности эвфотического слоя в разных структурах вод (Соколова, 1969, 1972; Соколова и Нейман, 1966; Нейман, 1971).

ЭРГОЦЕНЫ ОРГАНИЗМОВ, ПОДВИЖНЫХ ПО ОТНОШЕНИЮ К БИОТОПУ

Нектон

К этому эргоцену, значительно менее разнообразному, чем планктон по числу форм (и по числу видов), относятся представители очень немногих систематических групп — только крупные головоногие моллюски, рыбы, морские рептилии и китообразные (в неритических районах также ластоногие и ныряющие птицы — пингвины, бакланы и т. п.). Для нектонных животных в отличие от планктона характерны активные и целенаправленные миграции, не только вертикальные, но и горизонтальные. Последние у наиболее крупных подвижных рыб и китов могут быть весьма протяженными. В связи с этим пространственное распределение нектона в значительной степени определяется распределением факторов среды (прежде всего температурой воды и обилием пищи) и не столь явно приурочено к отдельным водным массам, как это наблюдается у планктонных организмов. Поэтому ареалы нектонных видов могут занимать несколько соприкасающихся водных масс или только участки масс, прилегающих к основному району их обитания.

Рассматривая вертикальное распределение нектона в открытом океане, следует прежде всего отметить его преимущественную приуроченность к поверхностным горизонтам пелагиали. В тропических структурах нектонные животные живут главным образом в верхнем изотермическом слое и в подстилающей его водной массе в пределах главного термоклина; в субполярных структурах, где изменение температуры с глубиной не столь велико, а верхний изотермический слой существует только летом, они также наиболее характерны для приповерхностных слоев воды.

Многие нектонные виды тропической зоны (некоторые акулы из родов *Spharhinus* и *Isurus*, летучие рыбы *Exocoetetes* и др., корифены — *Coelacanthus*, некоторые тунцы — *Katsuwonus*, все морские рептилии, некоторые дельфины) никогда или почти никогда не покидают поверхностного изотермического слоя (Парин, 1968). Другие виды совершают значительные вертикальные перемещения, размах которых достигает нескольких сотен метров.

Так, крупные океанические тунцы из рода *Thunnus* и марлины могут опускаться до глубины 150—250 м (Yabe, Yabuta, Ueyanagi, 1963; Соловьев, Кузьмин, 1970), проникая в верхние горизонты глав-

ного термоклина, где они питаются мезопелагическими рыбами и кальмарами (Парин, 1967); нижняя граница распространения этих хищников определяется, по-видимому, абсолютными значениями переносимой ими температуры. До глубины 300—500 м и более (вплоть до 1500 м) опускаются и некоторые кальмары (*Todarodes*, *Ommastrephes*), встречающиеся и у поверхности (Clarke, 1966), меч-рыба была недавно сфотографирована на глубине более 600 м (Church, 1969). Очень глубоко ныряют зубатые киты — кашалоты, часто добывая пищу на глубине 300—400 м (Томилин, 1957), а отдельные экземпляры были найдены запутавшимися в подводном кабеле даже на глубине около 1000 м (Heezen, 1957).

По-видимому, все вертикальные миграции nektonных животных являются кормовыми и дают им возможность широко использовать трофические ресурсы не только поверхностных, но и подповерхностных вод. Эти миграции обычно не имеют столь четкого суточного ритма, как у планктона, и лишь немногие виды (некоторые кальмары, а из рыб змеяная макрель *Cempylus serpens*) вполне закономерно появляются у поверхности ночью, опускаясь днем на глубину.

Постоянное nektonное население подповерхностных вод (т. е. главного термоклина) представлено только некоторыми рыбами (веретениковые *Paralepis*, *Notolepis*, алепизавры *Alepisaurus*, морские лещи — *Taractes* и др.) и головоногими, редко (главным образом за пределами низких широт) показывающимися у поверхности.

Еще глубже — в глубинных однородных по температуре водных массах — настоящих nektonных животных, по-видимому, нет вовсе. Все виды батипелагических головоногих и рыб принадлежат к планктонному эрготену, что вполне объяснимо скудностью кормовых ресурсов на больших глубинах. Можно полагать, что разреженность пищи в промежуточных и глубинных водных массах делает активную охоту энергетически менее выгодной, нежели пассивное питание, характерное для таких планктонных хищников батипелагиали как рыбы-удильщики (*Ceratoidea*) или осьминоги-вампиры (*Vampyroteuthis*) и кальмары из сем. *Chiroteuthidae*. Многие из них обладают приспособлениями для приманивания жертвы и способны заглатывать добычу, превышающую их по размерам (М. Е. Виноградов, 1968).

Географическое распространение nektonных животных определяется в основном температурными условиями. Активно перемещаясь в пелагиали, они сами выбирают участки с благоприятными условиями среды обитания. При этом способность nektonных видов к продолжительному плаванию дает им возможность дифференцированно использовать отдельные части своей стадии в разные периоды жизненного цикла. В качестве примера можно указать на сезонные перемещения массовой планктоноядной рыбы северной части Тихого океана — сайры (*Cololabis saira*), размножающейся на периферии тропической зоны и нагуливающейся летом в субарктической воде. В продуктивные умеренно теплые воды мигрируют для откорма в теплое время года из тропиков и субтропиков также крупные хищные рыбы — длинноперый тунец (*Thunnus alalunga*), полосатый марлин (*Tetrapturus audax*), меч-рыба (*Xiphias gladius*) (Парин, 1967, 1968), некоторые морские птицы (Шунтов, 1972).

Очень дальние перемещения совершает кашалот (*Physeter catodon*), у которого рождение детенышей ограничено тепловодными районами, а кормящиеся особи могут быть встречены вплоть до Баренцева и Берингова морей и до границы льдов в Антарктике (Томилин, 1957). В результате подобных перемещений некоторые из nektonных живот-

ных пересекают гидрологические фронты и легко переходят из одной водной массы в другую, являя, таким образом, пример гетеротопного распределения в океане.

Из сказанного можно было бы заключить, что биотопы основных пелагических эргоченов — планктона и нектона — не совпадают. Однако следует иметь в виду, что температурный режим, т. е. фактор наиболее существенный для распределения в пространстве нектонных животных, находится в непосредственной зависимости от особенностей циркуляции вод, определяющих распространение планктонных организмов. Поэтому планктон и нектон, вполне естественно, образуют единые пелагические сообщества.

Наибольшее разнообразие нектонных животных наблюдается в верхних горизонтах тропической структуры вод, причем видовой состав этого эргочена сохраняет значительное постоянство во всех тропических и субтропических крупномасштабных круговоротах. В субарктических и антарктических водах нектонных видов значительно меньше. Специфический холодноводный нектон представлен здесь немногими кальмарами из рода *Gonatus* (Clarke, 1966) и очень малым числом рыб, в большинстве случаев тяготеющих к наиболее теплым районам (*Lamda*, *Brama*, *Centrolophus* и др.), и китообразными. Зато здесь достигают очень большой численности так называемые мероэпипелагические виды нектонных рыб (тихоокеанские лососи, сельдь, пелагические нототеноидные рыбы), проводящие в открытом океане только часть жизненного цикла (Парин, 1968).

Нужно отметить, что в составе нектона имеются и дальненеритические виды, биотопом которых являются нейтральные области. К ним относятся, судя по географическому распространению, некоторые кальмары (*Dosidicus gigas*), рыбы (*Thunnus thunnus* и др.) и китообразные. Их распространение связано, по всей вероятности, с меньшей сбалансированностью трофических циклов в дальненеритических сообществах, влияющих на распределение кормовых организмов.

Мигрантный бентос

Представители мигрантного бентоса тесно связаны с донными отложениями и водными массами, но в отличие от сессильного бентоса подвижны по отношению к биотопу и могут в течение жизненного или годового цикла активно переходить из одной водной массы в другую в соответствии с физиологическим состоянием и сезонной сменой характеристик водных масс (в основном — температуры).

Хорошим примером животного, принадлежащего к мигрантному бентосу, является камчатский краб *Paralithodes camtschatica*. У западного побережья Камчатки краб зимует за пределами шельфа на глубине 200—300 м в зоне соприкосновения с дном вод промежуточного теплого слоя с постоянной температурой от 2 до 4°С. Весной, с началом прогрева поверхностных вод, краб, преодолевая зону соприкосновения с дном вод промежуточного холодного слоя с температурой ниже 0°С, выходит в зону соприкосновения с дном вод поверхностного изотермического слоя («слоя летнего прогрева»), где происходит вымет личинок, линька, спаривание и интенсивный откорм за счет богатого населения мелководного сессильного бентоса. По мере прогрева «слоя остаточного зимнего охлаждения» краб продвигается к местам зимовки, интенсивно питаясь представителями сессильного бентоса соответствующих сообществ, и к осени оказывается снова в зоне соприкосновения с дном промежуточного теплового слоя вод (Виноградов,

1968; Виноградов и Нейман, 1969). Сходный миграционный цикл описывает А. Г. Слизкин для синего краба *Paralithodes platypus* западной части Берингова моря. Отличия в распределении камчатского и синего крабов заключаются в большей терпимости синего краба и низким температурам (Слизкин, 1972). Таким образом, у камчатского и синего крабов ареал делится на нагульно-репродуктивную и зимовальную части, а не на репродуктивно-зимовальную и нагульную, как у nekтона, мигрирующего между субполярными и субтропическими водами.

К мигрантному бентосу относятся также бентосные и бентопелагические рыбы — камбалы, долгохвосты и др. и головоногие (осьминоги и др.). Они также совершают миграции: долгохвост *Coeloceraenoides denticulatus*, например, с глубин 150—950 м — на мелководье (Макушок, 1967). Хорошо изучены сезонные перемещения камбал; у них, как и у камчатского краба, репродуктивно-нагульная миграция направлена к берегу (на мелководье), зимовальная — район свала (Моисеев, 1953).

Вообще для большинства подвижных хищников характерна приуроченность не к какому-нибудь одному сообществу, а к их более пространственно-протяженным комплексам. Кроме перечисленных случаев, это известно, например, для ряда хищных улиток (*Magalhaes*, 1948; Беклемишев, 1952) и других беспозвоночных (Беклемишев, 1927).

Имеется большое сходство между населением дна и населением суши, так как в том и другом случае сам биотоп неподвижен. Таким образом, по свойствам биотопов населяющие их жизненные формы можно разделить на планктон и nekтон (биотоп подвижен) и на население суши и дна (биотоп неподвижен). Однако между населением суши и населением зоны макрофитов (литорали и верхней sublиторали), с одной стороны, и населением остальной части морского и океанского дна — с другой, имеются большие различия. На суше и на литорали и верхней sublиторали растения составляют обязательный и по массе вещества преобладающий компонент биоценоза. Экологи суши считают, что понятие «зооценоз» не обосновано (Арнольди и Арнольди, 1963). На морском дне, ниже зоны макрофитов, существуют в основном зооцены. Особенностью sessильной части бентосных биоценозов является и незначительная роль в их составе хищников. Основная часть хищников относится к мигрантному бентосу, и в течение года они совершают протяженные миграции (Виноградов, 1962, 1963, 1966; Виноградов и Нейман 1965а).

Передвижение хищников мигрантного бентоса несколько напоминает передвижения крупных травоядных на суше. Сходство это в том, что и те и другие «пасутся» на неподвижной или малоподвижной пище. Но в море они пасутся на животной пище, а на суше — на растительной.

Интересно, что изначально хищные морские животные мигрантного бентоса, выходящие на сушу, могут становиться там растительноядными (например, «пальмовый вор» *Birgus latro*).

Заключение по эргоценам, подвижным по отношению к биотопу

Миграции животных необходимы для использования в разных целях различных частей биотопов. Если биотоп однороден (например, по температуре или по пище), животным некуда и незачем перемещаться. Некоторые, например очень мелкие, виды по своей природе мало приспособлены для больших активных перемещений. В соответствии с этим складываются некоторые закономерности.

Мелкий зоопланктон в верхнем изотермическом слое в тропиках

мигрирует слабо. Большие миграции ему непосильны, а небольшие не выводят его за пределы однородно-теплых вод и энергетически невыгодны, а от солнечного ультрафиолетового излучения его защищает даже небольшое погружение — всего на несколько метров.

В субполярных водах, однородных по температуре, суточные вертикальные миграции энергетически мало выгодны. Поэтому они тут выражены слабее, чем в тропиках, даже у макропланктона.

Большие суточные миграции совершают главным образом относительно крупные тропические животные, обитающие в главном термоклине и получающие за счет разницы в температуре энергетический выигрыш (McLaren, 1963).

В глубинных однородных водах мало выражены даже горизонтальные миграции: там нет nekтона. По-видимому, нет там и мигрантного бентоса.

В верхних частях структур, где разделение на водные массы более дробно, имеется и nekтон, и мигрантный бентос, переходящий в течение года из одной водной массы в другую.

СВЯЗЬ МЕЖДУ ОСНОВНЫМИ ЭРГОЦЕНАМИ

Биотоп всех морских организмов — масса воды Мирового океана. С «планетарной» точки зрения можно говорить о едином биотопе для всего населения морских вод (биоценоза, включающего планктон, nekтон и бентос) и противопоставлять его «сухопутному» биотопу. Объем океана составляет иерархическая совокупность водных масс, в соот-

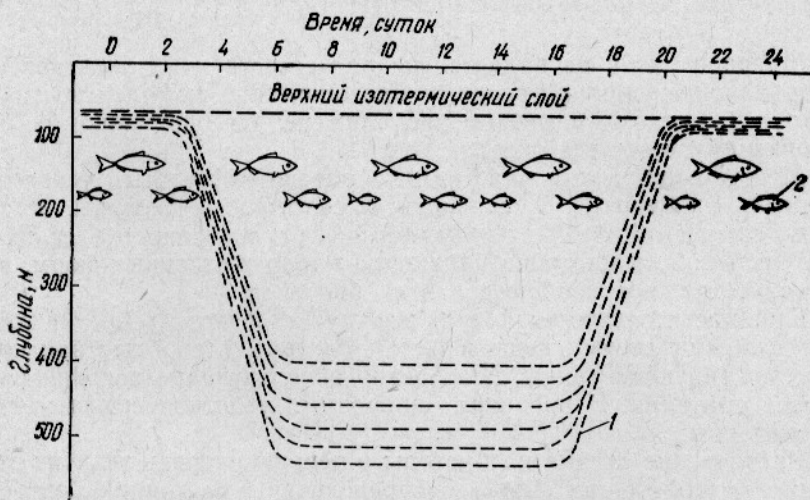


Рис. 5. Миграция планктонных рыб в составе звуко рассеивающего слоя через горизонт обитания хищных рыб:

1 — звуко рассеивающий слой; 2 — хищные рыбы (алеписавры, тунцы и др.).

ветствии с чем иерархичен и биотоп в морской среде обитания. Каждое сообщество морских организмов приурочено к определенной водной массе или к некоторой совокупности водных масс в соответствии с предъявляемыми ими экологическими требованиями.

Приуроченность к водной массе (или к совокупности этих масс) может определяться: пассивной связью малоподвижных или неподвижных эргоценов (планктон, сессильный бентос) с единым по физиче-

ским признакам объемом воды; активным избиранием мигрирующими эргоценами (нектон, мигрантный бентос) участков среды, ограниченных теми или иными градиентами характеристик, которые соответствуют, как правило, разделам водных масс. Существенно также, что мигрирующие по вертикали животные могут участвовать только в части суточных (или сезонных) аспектов биоценозов, а горизонтально мигрирующие виды — в части сезонных аспектов. В ходе миграций такие виды периодически покидают один биотоп и переходят в другой, контактируя в разное время с немигрирующими или с иным образом мигрирующими представителями других сообществ. Степень такого контакта может, однако, сильно варьировать в зависимости от его продолжительности. Так, в ходе вертикальной миграции планктонные межъярусные рыбы, образующие звукорассеивающие слои, дважды в сутки быстро проходят верхние слои основного термоклина, изобилующие хищниками — алепизаврами, взрослыми тунцами (в частности, большеглазым) и др. (рис. 5). Время соприкосновения мигрирующих и постоянно обитающих на горизонте популяций настолько мало, что в пище этих хищных рыб межъярусные мигранты почти полностью отсутствуют (Haedrich, Nielsen, 1966; Парин, Несис, Виноградов, 1969; Парин, 1971). В других случаях (вертикальные миграции многих планктонных ракообразных, сезонные перемещения тепловодных нектонных животных в более холодные районы для нагула и т. п.) мигранты и оседлое население образуют на определенный промежуток времени единые биоценозы.

ВЫВОДЫ

1. Мировой океан распадается на ряд естественных участков, образующих закономерно построенные биотопические комплексы. Соответственно и биоценозы в океане расположены по правильному плану, повторяющемуся во всех океанах.

2. Между отдельными участками в океане могут быть установлены гомологии. Биоценозы, населяющие гомологичные биотопы, имеют в каждом случае общие черты, зависящие от особенностей своих биотопов. Особенности биотопов влияют на набор жизненных форм, видов, которые составляют сообщества этих биотопов.

3. При достаточных различиях между соседними биотопами или между разными слоями воды в одном биотопе, в сообществах присутствуют мигрирующие виды, поочередно использующие условия различных мест обитания. В пределах однородных участков среды миграции не характерны.

4. Расчленение океана на биотопы в первую очередь зависит от расчленения водной толщи. Даже распределение и миграции бентоса зависят от этого фактора. Именно поэтому оказалось возможным разделение океана на биотопы, единое для всех основных эргоценов — планктона, нектона и бентоса.

5. Для донных видов очень важны и условия на дне, особенно для sessильного бентоса. Но при установлении гомологии донных биотопов этот фактор играет подчиненную роль.

6. Существует биологическая структура океана, единая для всех форм жизни и проявляющаяся в закономерном распределении видов и сообществ. Своей основой она имеет столь же правильную структуру среды обитания, в первую очередь гидрологической структуры океана.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрияшев А. П. Батипелагические рыбы Антарктики. Семейство *Mycophidae*.—Исследования фауны морей. Л., Изд-во АН СССР, 1962, т. 1 (9), с. 216—294.
- Арнольди К. В. и Арнольди Л. В. О биоценозе—как одном из основных понятий экологии.—«Зоологический журнал», 1963, т. 42, вып. 2, с. 161—183.
- Беккер В. Э. Светящиеся анчоусы (сем. *Mycophidae*).—В кн.: Тихий океан. М., «Наука», 1967, т. 7, вып. 3, с. 8—14.
- Беклемишев В. Н. К фауне турбеллярий Одесского залива и впадающих в него ключей.—«Известия биол. науч.-исслед. ин-та Пермского университета». 1927, т. V, вып. 5, с. 177—207.
- Беклемишев К. В. Питание хищных литоральных беспозвоночных и их пищевые взаимоотношения с промысловыми рыбами и птицами.—Труды Всес. гидробиол. о-ва», 1952, т. IV, с. 276—296.
- Беклемишев К. В. Усовершенствование гидробиологической терминологии. Работы Андрея Ходоровского по водной биоценологии.—«Океанология», 1963, т. III, вып. 1, с. 186—187.
- Беклемишев К. В. Экологические основы биогеографии пелагиали.—В сб.: «Экология водных организмов». М., «Наука», 1966, с. 14—24.
- Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. М., «Наука», 1969, с. 291.
- Бирштейн Я. А. Глубоководные равноногие ракообразные (*Crustacea Ysopoda*) северо-западной части Тихого океана. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 213.
- Бордовский О. К. Накопление и преобразование органического вещества в морских осадках. М., «Недра», 1964, с. 128.
- Бордовский О. К. Органическое вещество донных отложений морских и океанских бассейнов.—В сб.: «Биологические ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования». М., «Наука», 1966, с. 42—53.
- Бурков В. А. Структура течений Тихого океана и их номенклатура.—«Океанология», 1966, т. VI, вып. 1, с. 3—14.
- Бурков В. А. и Арсеньев В. С. Опыт выделения водных масс в зоне соприкосновения Куроисио и Курильского течения.—«Труды ИОАН», 1958, т. 27, с. 5—11.
- Виноградов Л. Г. О зоогеографическом районировании дальневосточных морей.—«Известия ТИНРО», 1948, т. 28, с. 162—164.
- Виноградов Л. Г. Комплекс и биоценоз.—«Вопросы экологии», 1962, т. IV, с. 15—17.
- Виноградов Л. Г. Современные представления о морских донных биоценозах и использование сведений об их распределении в поисковом деле.—«Труды ВНИРО», 1963, т. 49, с. 135—164.
- Виноградов Л. Г. О соотношении трофических группировок, зоогеографических комплексов и морских донных биоценозов. 2-й Международн. океаногр. конгресс. Тезисы докладов. М., «Наука», 1966, с. 38—382.
- Виноградов Л. Г. Камчатское стадо крабов. «Природа», 1968, № 7, с. 43—50.
- Виноградов Л. Г. и Нейман А. А. Зоогеографические комплексы, трофические зоны и морские донные биоценозы.—«Труды ВНИРО», 1965а, т. 57, с. 425—445.
- Виноградов Л. Г. и Нейман А. А. О распределении зоогеографических комплексов в Беринговом море.—«Труды ВНИРО», 1965б, т. 58, с. 45—48.
- Виноградов Л. Г. и Нейман А. А. Донное население шельфа восточной части Охотского моря и некоторые черты биологии камчатского краба.—«Океанология», 1969, т. 9, № 2, с. 329—340.
- Виноградов М. Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., «Наука», 1968, 320 с.
- Виноградов М. Е. и Воронина Н. М. Распределение планктона в водах экваториальных течений Тихого океана. Сообщение II. Вертикальное распределение отдельных видов.—«Труды ИОАН», 1964, т. 65, с. 58—76.
- Виноградова Н. Г. Некоторые особенности вертикального распределения абиссальной донной фауны Мирового океана.—ДАН СССР, 1956, т. 110, № 4, с. 684—687.
- Виноградова Н. Г. Вертикальное распределение глубоководной донной фауны.—«Труды ИОАН», 1958, т. 27, с. 86—122.
- Виноградова Н. Г. Вертикальное распределение глубоководной донной фауны.—В кн.: Тихий океан. 1969, «Наука», т. VII, кн. 3, с. 129—153.
- Гейнрих А. К. Вертикальное распределение планктона в районе к юго-востоку от Бонинских островов.—ДАН СССР, 1957, т. 117, № 2, с. 321—324.
- Гейнрих А. К. О приповерхностном планктоне центральной части Тихого океана.—«Труды ИОАН», 1960, т. 41, с. 42—47.

- Гейрих А. К. О вертикальном распределении и суточной миграции копепод в районе к юго-востоку от Японии.— «Труды ИОАН», 1961, т. 51, с. 82—102.
- Гейрих А. К. Ареалы нейстонных копепод Тихого океана.— «Зоологический журнал», 1970, т. 48, вып. 10, с. 1456—1466.
- Гурьянова Е. Ф. Равноногие ракообразные дальневосточных морей. Фауна СССР. Ракообразные. 1936, т. VII, вып. 3, с. 580.
- Гурьянова Е. Ф. Зоогеографическое районирование дна океана. Физико-географический Атлас Мира. М., ГУГМС, 1964, с. 121—122.
- Добровольский А. Д. Гидрология Тихого океана. В кн.: Тихий океан. М., «Наука», 1968, кн. 2, 524 с.
- Зезина О. Н. Биогеографическое районирование бентали океана по брахиоподам. Настоящий сборник.
- Кузнецов А. П. Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов. М., Изд-во АН СССР, 1963. 379 с.
- Кузьмина А. И. Некоторые данные о весенне-летнем фитопланктоне северо-курильского района.— «Труды ИОАН», 1959, т. 36, с. 216—229.
- Макушок В. М. Долгохвосты (сем. Macruridae или Coryphaenoididae).— В кн.: Тихий океан. 1967, т. 7, кн. 3, с. 200—227.
- Макфедьен Э. Экология животных, цели и методы. М., «Мир», 1965, 375 с.
- Моисеев П. А. Треска и камбалы дальневосточных морей.— Известия ТИНРО», 1953, т. 40, с. 290.
- Мурина В. В. Систематика и зоогеография глубоководных сипункулид. Автореф. канд. диссертации. М., МГУ, 1958, 28 с.
- Мусаева Э. И. Распределение сифонофор в восточной части Индийского океана в июле—ноябре 1962 г.— «Океанология», 1971, т. XI, вып. 6, с. 1098—1104.
- Мухачев В. А. Циклотоны (род Cyclothone сем. Gonostomidae).— В кн.: Тихий океан, 1967, т. 7, кн. 3, с. 182—199.
- Нейман А. А. Некоторые закономерности количественного распределения бентоса в Беринговом море.— «Океанология», 1961а, т. 1, № 2, с. 294—304.
- Нейман А. А. Вертикальное распределение зоогеографических комплексов на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря.— «Океанология», 1961 б, т. 1, № 6, с. 1073—1078.
- Нейман А. А. Количественное распределение бентоса на шельфе и верхней части склона восточной части Берингова моря.— «Труды ВНИРО», 1963, т. 48, с. 145—206.
- Нейман А. А. О границах применения понятий «трофическая группировка» при исследовании донного населения.— «Океанология», 1967, т. VII, № 2, с. 195—207.
- Нейман А. А. К районированию шельфов Мирового океана по донному населению. В сб.: «Основы биологической продуктивности океана и ее использование». М., «Наука», 1971, с. 183—200.
- Несис К. Н. Изменения донной фауны Баренцева моря под влиянием колебаний гидрологического режима. В сб. «Советские рыбохозяйственные исследования в морях европейского севера». М., изд-во журнала «Рыбное хозяйство», 1960, с. 129—138.
- Несис К. Н. Биоценозы и биомасса бентоса Ньюфаундлендско-Лабрадорского района.— «Труды ВНИРО», 1965, т. 57, с. 453—489.
- Новикова Н. С. Идиаканты (Pisces, Idiacanthidae) Индийского и Тихого океанов.— «Труды ИОАН», 1967, т. 84, с. 159—208.
- Парин Н. В. Скумбриевидные рыбы открытого океана.— В кн.: Тихий океан, 1967, т. 7, кн. 3, с. 88—127.
- Парин Н. В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М., «Наука», 1968. 186 с.
- Парин Н. В. Основные трофические связи пелагических рыб в открытом океане.— В сб.: «Основы биологической продуктивности океана и ее использование». М., «Наука», 1971, с. 102—114.
- Парин Н. В., Несис К. Н., Виноградов М. Е. Материалы по питанию алеписавров (*Alepisaurus*) в Индийском океане.— «Вопросы ихтиологии», 1969, т. 9, вып. 3 (56), с. 526—538.
- Радзиховская М. А. и Леонтьева В. В. Структура вод и водные массы.— В кн.: «Тихий океан», М., «Наука», 1968, т. 2, с. 20—68.
- Семенов В. Н. Типы ареалов донных беспозвоночных и биогеография южно-американских умеренных вод.— «Труды ВНИРО», 1972, т. 77, с. 120—152.
- Семина Г. И. К вопросу о вертикальном распределении фитопланктона в Беринговом море.— Доклады АН СССР, 1955, т. 101, № 5, с. 947—949.
- Семина Г. И. Биотоп и количественное развитие океанского фитопланктона.— «Успехи современной биологии», 1966, т. 62, вып. 2 (5), с. 289—306.
- Семина Г. И. Фитопланктон.— В кн.: Планктон, Тихий океан. М., «Наука», 1967, т. VII, кн. 1, с. 27—85.
- Семина Г. И. и Аратская В. В. Распределение видов фитопланктона и

размеров клеток в связи с основным пикноклином.— ДАН СССР, 1970, т. 191, № 2, с. 449—452.

Слизкин А. Г. Экологическая характеристика берингоморской популяции синего краба (*Paralithodes platypus*).— «Известия ТИНРО», 1972, т. 81, с. 201—208.

Соколова М. Н. О некоторых закономерностях распределения глубоководного бентоса.— ДАН СССР, 1956, т. 110, № 4, с. 692—695.

Соколова М. Н. Распределение группировок (биоценозов) донной фауны глубоководных впадин северо-западной части Тихого океана.— «Труды ИОАН», 1960, т. 34, с. 21—59.

Соколова М. Н. Закономерности распределения глубоководных донных беспозвоночных в зависимости от способа и условий их питания.— В кн.: Бентос. Тихий океан. М., «Наука», 1969, т. VII, кн. 2, с. 182—201.

Соколова М. Н. и Нейман А. А. Трофические группировки донной фауны и закономерности их распределения в океане.— В сб.: «Экология водных организмов». М., «Наука», 1966, с. 42—49.

Соловьев Б. С., Кузьмин Б. Н. Некоторые вопросы биологии тунцов Индийского океана.— В сб.: «Современное состояние биологической продуктивности и сырьевых биологических ресурсов Мирового океана и перспективы их использования». Калининград, 1970, с. 230—238.

Томилин А. Г. Китобразные. Серия «Звери СССР и прилежащих стран». 1957, т. 9, с. 756.

Турпаева Е. П. Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных.— «Труды ИОАН», 1953, т. 7, с. 259—299.

Ушаков П. В. Фауна Охотского моря и условия ее существования. М., Изд-во АН СССР, 1953, 482 с.

Шунтов В. П. Морские птицы и биологическая структура океана. Дальневосточное книжное изд-во. Владивосток, 1972, 375 с.

Beklemishev C. W., Neyman A. A., Parin N. V., Semina H. J. Le biotope dans le milieu marin. Mar. Biol. Vol. 15, No 1, 1972, p. 57—73.

Brinton E. Vertical distribution of euphausiid crustaceans in the Californian current. Proc. 11-th Pac. Sci. Congr. Tokyo. Sept. 1, 1966, Mimeo., 1966, 1 p.

Врун А. F. Deep sea and abyssal depths. In Treatise on Marine Geology and Paleocology, Vol. 1, 1957, p. 641—672.

Church R. Abyssal photography from Deepstar-400. Journ. Mar. Technol. Soc., Vol. 3, No 1, 1969, p. 95—100.

Clarke M. R. A review of the systematics and ecology of oceanic squids. Adv. Mar. Biol., Vol. 4, 1966, p. 91—300.

Corni M. G. Il plancton marino. Natura e mont., Vol. 11, No 2, 1971, p. 19—27.

Ebeling A. W. Melamphaidae. I. Systematics and zoogeography of the species in the bathypelagic genus *Melampher* Günther. Dana Rep. No 58, 1962, p. 1—164.

Ekman S. Tiergeographie des Meeres. Leipzig, 1935, p. 1—530.

Ekman S. Zoogeography of the Sea, London, 1953, p. 1—491.

Gran H. H. and Braarud T. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and Gulf of Maine, J. Biol. Bd. Can., Vol. 1, No 5, 1935, p. 279—467.

Haedrich R. L., Nielsen J. C. Fishes eaten by *Alepisaurus* (Pisces, Iniomi) in the Southeastern Pacific Ocean. Deep-Sea. Res. Vol. 13, 1966, p. 909—919.

Haffner R. E. Zoogeography of the bathypelagic fish *Chauliodus*. System Zool., Vol. 1, 1950, p. 113—133.

Hasle G. R. An analysis of the phytoplankton of the Pacific Southern Ocean. Hvalr. Skrifter, No 52, 1969, p. 1—168.

Heezen B. C. Whales entrangled in deep sea cables. Deep-Sea Res., Vol. 4, 1957, p. 129.

Inoue M. Translocation of albacore fishing grounds related with migrations and changes of oceanographic conditions in the northwestern Pacific. Proc. 11-th Pac. Sci. Congr., Tokyo, Vol. 2, 1966, p. 24.

Magalhaes H. An ecological study of anails of the genus *Busycon* off Beaufort, North Carolina. Ecol. Monogr., Vol. 18, No 3, 1948, p. 327—409.

McLaren I. A. Effect of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migrations, J. Fish. Res. Bd. Can., Vol. 20, No 3, 1963, p. 685—727.

O'Day W. T. and Nafpactitis B. A study of the effects of expatriation on the gonads of two myctophid fishes in the North Atlantic Ocean. Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 136, No 5, 1967, p. 77—90.

Pérès J.-M. et Picard J. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. Recl. Trav. St. Mar. Endoume, vol. 31, No 47, 1964, p. 5—137.

Sano A. Distribution of microplankton on a vertical section along 39°30' N, 142°E—150°E in the Western Pacific. La Mer; Bull. Soc. franco-japan d'océanographie, T. 4, No 2, 1966, p. 4—107.

Semina H. J. Water movement and the size of phytoplankton cells. Sarsia, 34, 2-nd European Sympos. Mar. Biol., 1968, p. 267—272.

Sokolova M. N. Trophic structure of deep-sea macrobenthos. *Mar. Biol.*, Vol. 16, No 1, 1972, p. 1—12.

Sverdrup H. U., Johnson M. W. and Fleming R. H. *The Oceans, their Physics, Chemistry and General Biology*. N. Y., 1942, 1—1087 p.

Taniguchi A. Regional variations of surface primary production in the Bering Sea in summer and vertical stability of water affecting the production. *Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ.* Vol 20. No. 3, 1969, p. 169—179.

Thorson G. Bottom communities. In: *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*, Vol. I. Geol. Soc. of America, 1957, p. 461—534.

Thorson G. Marine level—bottom communities of recent seas, their temperature adaptation and their «balance» between predators and food animals. *Trans. N. Y. Acad. Sci.*, 1956, p. 693—700.

Yabe H., Yabuta Y., Ueyanagi S. Comparative distribution of eggs, larvae and adults in relation to biotic and abiotic environmental factors. *FAO Fish Rep.*, Vol. 3, No. 6, 1963, p. 979—1009.

Natural Areas of the Marine Environment from the Biocenotic Point of view
C. W. Beklemishev, A. A. Neyman, N. V. Parin, H. J. Semina

SUMMARY

The World Ocean divides into natural areas which form regularly built biotopic complexes. Consequently, oceanic communities also form a regular pattern of arrangement, which is repeated in all the oceans.

Homologies can be established between the natural areas of the Ocean. The communities living in homologous habitats have, in each case, some common features which depend on the peculiarities of their habitats. These peculiarities influence the ecological niches of the species forming the communities.

In case there are sufficient differences between the adjacent habitats or between water layers of a habitat, communities include migrating species which, by diel or seasonal migration, use environmental conditions of different media. Within homogenous areas migrations are not typical.

The division of the World Ocean into habitats depends primarily on the division of the body of water, which factor governs even the distribution and migrations of bottom animals. That is why a division of the Ocean into habitats has become possible, which is valid for all the main ergocens; plankton, nekton, and benthos.

It is self-evident that conditions on the sea floor are of great importance for bottom species (Especially, sedentary ones). However, these conditions play a secondary role in the establishment of homologies between bottom habitats.

There exists a biological structure of the Ocean which is common to all forms of life and is manifested in a regular distribution of species and communities. It is based on a similarly regular structure of the environment, chiefly on the hydrological structure of the Ocean.