

УДК 574.5

**Влияние на бентос трофических отношений
в шельфовом сообществе:
трофическая структура
и воздействие выедания**

А.А. Нейман, М.Г. Карпинский*

*Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО),
Россия, 107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17*

Received 08.11.2012, received in revised form 15.06.2013, accepted 21.10.2013

Рассмотрено влияние на бентос планктона и нектона, образующих вместе единое сообщество шельфа. Проанализирована трофическая структура бентоса шельфов различных частей Мирового океана и проведена ее классификация. Выделены три типа структуры: олиго-, эв- и гипертрофная; приведено краткое описание каждого из трех типов. При олиго- и эвтрофной структурах распределение пищи, определяющее трофическую зональность, вызывается взаимодействием трех факторов – геоморфологическим строением шельфа, скоростью придонных течений и интенсивностью поступления органического вещества из пелагиали. Гипертрофная структура бентоса возникает при очень высоком поступлении органического вещества из пелагиали, что вызывает заморы; в итоге ее определяет кислородный режим. На примере Каспия, где выедание бентосоядными рыбами, осетровыми, очень велико и стало фактором, влияющим на видообразование, определены адаптивные реакции донных организмов и донного сообщества на это воздействие. Под прессом выедания виды становятся мельче, их жизненный цикл короче, что характерно для r-стратегов, однако все остальные свойства относят их к K-стратегам; кроме того, интенсивное выедание приводит к резкому снижению роли плотоядных, чьи функции берут на себя осетровые.

Ключевые слова: бентос, шельфовое сообщество, трофические отношения, олиготрофная структура, эвтрофная структура, гипертрофная структура, выедание рыбами.

Во времена Советского Союза при исследованиях Мирового океана проводили масштабные комплексные съемки, охватываю-

щие порой целые моря и значительные части океанов, что позволяло делать достаточно широкие обобщения. К большому сожалению

нию, работы такого масштаба сейчас не проводятся, и предлагаемая статья, можно смело сказать, представляет итог нашей общей деятельности в изучении морского бентоса, продолжавшейся несколько десятилетий. Авторы вместе не были ни в одной экспедиции, не обрабатывали ни один общий материал и не написали (до настоящего момента) ни одной совместной статьи, но один и тот же подход позволил нам объединить наши материалы в общий труд. Каждая из четырех приведенных ниже глав представляет собой отдельное, самостоятельное и в той или иной форме уже опубликованное исследование, поэтому дается в конспективном изложении. Однако объединение и систематизация всех материалов, связанных одной мыслью, проделано впервые. Рамки журнальной статьи не позволяют нам достаточно полно изложить всю аргументацию, отсылая во многих деталях к нашим публикациям, но вполне дают возможность изложить основную суть работы. В полном виде эта работа готовится к изданию во ВНИРО в виде монографии.

Традиционные исследования бентоса заключаются в определении видового состава и последующем биогеографическом анализе, а также определении биомассы и выделении биоценозов. Применяемый нами метод состоит в выделении трофических зон в донном сообществе, анализе факторов среды, влияющих на распределение кормовых ресурсов, а также трофических отношений между и внутри сообществ.

Бентосное сообщество входит составной частью в сообщество моря или океана наравне с сообществами планктона и нектона. Из них только планктонное сообщество способно существовать самостоятельно, обеспечивая себя всем необходимым. В донном сообществе лишь небольшая часть энергетических потребностей может удовлетворяться за счет

обитающих в прибрежной зоне макрофитов, но основная масса энергии (пищи) поступает из пелагиали. В свою очередь, пищевые потребности рыб удовлетворяются как за счет пелагических, так и бентосных организмов. Таким образом, пищевые взаимоотношения становятся важными, если не основными связями между сообществами. И эти трофические отношения оказывают вполне определенное влияние на распределение бентоса, вызывают соответствующие адаптации как у самих донных организмов, так и у всего бентосного сообщества. Шельфовое сообщество, будучи частью сообщества моря или океана в целом, вполне самостоятельно и самодостаточно, чтобы рассматривать его как отдельную единицу, причем его влияние распространяется не только на шельф, но и на верхнюю часть континентального склона. Поскольку наши исследования ограничивались шельфом и в отдельных случаях верхней частью континентального склона, мы рассматриваем и систематизируем, как в этой части морей и океанов трофическое влияние сообществ планктона и нектона отражается на бентосном сообществе и донных организмах.

Трофические отношения бентоса

Пища – важнейший экологический фактор, определяющий функционирование и отдельных организмов, и сообщества в целом. Форма, качество, доступность и количество пищи определяют способы ее добычи и усвоения, выражающиеся в соответствующих адаптациях. Локальное распределение пищи определяет качественное и количественное распределение питающихся ею организмов. Будучи, в свою очередь, пищей для бентосоядных рыб, бентосные организмы вырабатывают адаптации, служащие их собственному сохранению.

Отдельные работы по питанию морских беспозвоночных появились в середине XIX в., и к 20-м годам XX в., после целого ряда работ (Petersen, Boysen-Yensen, 1911; Blegvad, 1915 и мн. др.), было достоверно известно, что донные беспозвоночные питаются детритом из придонных вод и из донных осадков. С. А. Зернов (1934) выделил семь типов питания по способу лова и составу пищи. В дальнейшем эта система совершенствовалась, но часто в ней применялись не только трофические, но и другие экологические характеристики, например положение относительно грунта либо подвижность организмов (как пример – неподвижные фильтраторы эпифауны). Только трофическими оставались четыре характеристики: фильтраторы, питающиеся взвесью (в том числе и планктонными организмами) из придонных слоев воды (сестонофаги); детритофаги, собирающие органическое вещество с поверхности осадков (собирающие детритофаги); детритофаги, питающиеся из толщи грунта погребенным детритом (глотатели, безвыборочные детритофаги, но, как выяснилось позже, у них есть какая-то сортировка); хищники (плотоядные). В каждой группе есть какие-то вариации, формы питания, которые можно характеризовать как переходные, но в целом это достаточно устойчивая и сложившаяся классификация.

Новый импульс развитию работ о питании дал А. А. Шорыгин (1939, 1946, 1952). Приняв биомассу как основной показатель взаимодействия, он определил пищевые взаимоотношения и конкуренцию у рыб. Для морского бентоса эти работы были развиты его учениками и последователями. Е. П. Турпаева (1949, 1953, 1954) выделила трофические группировки и показала их связь с условиями среды. М. Н. Соколова (1956, 1960, 1964, 1965, 1986) разработала понятие о трофической зональности, исследовала питание и трофи-

ческую структуру всего глубоководного макробентоса. А. П. Кузнецов (1963, 1964, 1970 а, б, 1976, 1980) занимался трофической структурой бентоса разных морей. Наши работы проводились либо одновременно с этими исследователями (А. А. Нейман), либо в общем направлении, ими заданном (М. Г. Карпинский).

Для плотоядных пищей служат другие бентосные организмы, а их доля в биомассе большинства шельфовых донных сообществ стабильна и составляет около 10 % (Кузнецов, 1980). Поскольку их доля постоянна, в дальнейшем мы будем рассматривать распределение в основном трех остальных пищевых групп. Впрочем, далее будут приведены примеры, когда доля плотоядных может быть значительно выше или ниже 10 %, но об этих случаях скажем отдельно.

Распределение бентосных видов и трофических группировок зависит от гранулометрического состава осадков и содержания в них органического вещества $C_{орг}$ (Нейман, 1959, 1963, 1975), определяемого режимом осадконакопления, который, в свою очередь, представляет результат взаимодействия трех факторов: геоморфологического строения дна, придонных течений и количества взвеси и органического вещества, поступающего из пелагического сообщества.

Выступающие элементы рельефа, выпуклые перегибы гипсографической кривой (описывающей форму рельефа на разрезе, перпендикулярном к берегу) и резкие свалы глубин омываются придонными течениями сильнее, поэтому в придонных водах больше взвеси, а осадконакопление слабое. Во впадинах, на широких шельфах и ниже резких свалов (обычно на континентальном склоне) скорости придонных течений снижаются и взвесь переходит в осадки. Точно так же функционируют особенности микрорелье-

фа: небольшие возвышенности и гребни со слабым осадконакоплением чередуются со впадинами с высоким осадконакоплением, что иногда смазывает общую картину. Взвесь содержит большое количество детрита и служит основным источником пищи. Обычно там, где много взвеси, преобладают фильтраторы, где много непереработанного (свежего) органического вещества, преобладают собирающие детритофаги, при переотложенных осадках – детритофаги, питающиеся из толщи грунта. Важную роль играет скорость течений и их характер (геострофические, приливно-отливные, волновые).

Небольшая часть органического вещества для бентосных организмов производится на дне макрофитами и хемоавтотрофами, однако основной источник органического детрита – планктонное сообщество. Интенсивность поступления детрита зависит от того, как формируется первичная продукция и как она затем трансформируется в пелагическом сообществе.

Интенсивность развития фитопланктона определяется гидрохимическими характеристиками вод, поступающими в фотический слой, что, в свою очередь, обусловлено гидрологическими особенностями района. В морях и океанах формируются обширные зоны со сходным гидрохимическим режимом и, соответственно, с примерно одинаковым уровнем продуцирования органического вещества. По аналогии с трофическими характеристиками озер, и в морских исследованиях по уровню продуктивности вод стали выделять олиго- и эвтрофные (политрофные) зоны (например, Зенкевич, 1951), а в дальнейших работах эту характеристику стали относить и к планктонным сообществам (например, Семина, 1977). При исследованиях экосистем апвеллингов был выделен третий тип сообщества, опре-

деленный как гипертрофный (Виноградов, Шушкина, 1985).

Интенсивность продуцирования органического вещества определяет и характер его дальнейшей трансформации. В олиготрофных сообществах, где продуктивность низка, практически все синтезированное вещество перерабатывается и потребляется в пелагическом сообществе, поступления на дно минимальны. Эвтрофное сообщество формируется при высокой продукции фитопланктона, причем очень часто наблюдаются сезонные (весенние и осенние) пики продуцирования. Часть сформировавшегося органического вещества утилизируется в планктонном сообществе, однако большое его количество после гибели фитопланктона поступает на дно, особенно после сезонных пиков. В зоне апвеллингов продукция фитопланктона очень высока постоянно, его потребители не в состоянии переработать такое количество органического вещества, и оно в огромном количестве поступает на дно.

Интенсивность поступления органического вещества стала важнейшим фактором, определяющим пространственную структуру трофических группировок бентоса. Поэтому, классифицируя трофические структуры глубоководного бентоса, М. Н. Соколова (1966) предложила называть их в соответствии с трофической принадлежностью пелагических сообществ, определяющих эту структуру. При исследованиях трофической структуры бентоса шельфов были сохранены предложенные названия структур, поскольку определяющей основные различия трофических структур бентоса шельфа также оказалась трофность пелагических сообществ. Поэтому, применяя при описании структур названия *олиго-*, *эв-* и *гипертрофные*, мы говорим не о трофности самого бентосного сообщества, а о трофности пелагического сообщества, которое опреде-

ляет соответствующие структуры бентоса. Такое применение этих понятий в настоящее время стало уже традиционным.

Материалы и методы

Материалами для настоящего исследования послужили данные обработки авторами дночерпательных сборов, проведенных в различных частях Мирового океана как самими авторами, так и коллегами из ВНИРО и ТИНРО. Обработка бентосных проб заключалась в идентификации видовой или групповой принадлежности организмов, позволяющих отнести их к одной из четырех основных трофических группировок, подсчете и взвешивании этих организмов. Полученные результаты для каждой пробы переводились на единицу площади ($г/м^2$), суммировались по трофическим группировкам, определялась их доля в процентах от общей биомассы пробы, а затем наносились на карту районы с доминированием ведущей, а иногда и второй по значимости трофической группировки. Эти карты были основным объектом исследования. Часто по тем же материалам проводили выделение биоценозов, сходное по сути с применяемым нами выделением трофических группировок, но более подробное.

Таким методом были обследованы (а материалы опубликованы):

- шельф и верхняя часть склона восточной части Берингова моря: 295+46 проб (Нейман, 1960 а, б, 1961 а, б, 1962, 1963, 1964; Филатова, Нейман, 1963);
- шельф Восточно-Китайского моря: 60 проб (Гершанович, Нейман, 1964; Нейман, 1969 б);
- шельф Западной Камчатки и залива Шелихова: 314 проб (Нейман, 1965 б, 1969 а);
- шельфы Западной Австралии, Большого Австралийского залива и Новой

Зеландии: 135 проб (Нейман, 1965 а, 1968, 1970);

- шельфы Аравийского и Андаманского морей и Бенгальского залива: 60 проб (Нейман, 1969 в, 1971);
- юго-восточная часть Красного моря (33 пробы) и Персидский (Арабский) залив (52 пробы) (Нейман, Кондрицкий, 1974).
- залив Посыета Японского моря: 101 проба (Микулич, Нейман, 1977);
- шельф и верхняя часть склона зоны Перуанского апвеллинга: 76 проб (Карпинский, 1985, 1987, 1988, 2000 а)
- шельф Каспия: 3 сезонные съемки, 341 проба (Карпинский, 1996 а, 2000 б, 2002 а, б, 2003).

Одна из особенностей отечественных биоокеанологических работ – комплексные съемки, когда вместе с дночерпательной проводили планктонные, гидрологические, траловые съемки. Из траловых данных брали сведения о прилове крупных представителей беспозвоночных эпифауны. Такие данные собирали в Беринговом, Охотском, Аравийском и Андаманском морях, Бенгальском и Большом Австралийском заливах, на шельфе Западной Австралии и Новой Зеландии. В зоне Перуанского апвеллинга и на Каспии прилова крупных беспозвоночных не было. Кроме траловых данных активно применяли также данные по гидрологии, геоморфологии, осадкам, собранные в тех же рейсах.

Кроме того, в работе использованы публикации отечественных авторов, выполненные на основании обработки дночерпательных проб, собранных и подвергнутых предварительной обработке по методике, сходной с используемой нами:

А. П. Кузнецов (1963, 1964, 1970 а, б, 1976, 1980) – западная часть Берингова моря, Баренцево, Азовское, Балтийское, Карское моря;

- А. И. Савилов (1961) – Охотское море;
В. Н. Семенов (1964, 1965, 1969) – залив Аляска, шельф Уругвая;
К. Н. Несис (1965) – Северо-Западная Атлантика;
В. В. Шевцов (1964, 1972) – залив Аляска;
Ю. К. Лукшенас (1969) – южная часть Балтийского моря;
Ю. Н. Макаров и Б. С. Аверин (1968) – Мозамбикский пролив;
В. Л. Климова (1976) – залив Петра Великого;
О. И. Малютин (1980) – Белое море;
В. В. Мурина (1971 а, б, 1984) – Красное, Балеарское моря;
Г. В. Лосовская (1984) – северо-западная часть Черного моря.

Олиготрофная структура

Олиготрофная структура бентоса образуется там, где поверхностные воды более или менее полно стратифицированы, планктонное сообщество малопродуктивно, темп осадконакопления очень низок. Она означает низкую биомассу бентоса, занимающую почти весь шельф, зону преобладания сестонофагов, а также малую встречаемость детритофагов собирающих, еще меньшую – питающихся из толщи грунта. Еще одна характерная особенность – до сих пор олиготрофная структура бентоса на шельфах обнаружена только там, где температура придонных вод в течение года не ниже 13 °С.

Из районов с олиготрофной структурой бентоса была исследована трофическая зональность на шельфах Восточно-Китайского моря и Большого Австралийского залива. На шельфе Восточно-Китайского моря зона преобладания собирающих детритофагов выражена только в зоне воздействия стока Янцзы, где трофическая структура приближается к

эвтрофной (хотя зона преобладания детритофагов, питающихся из толщи грунта, отсутствует). Большая часть шельфа занята зоной преобладания сестонофагов (дночерпательных и траловых), хотя в центральной части шельфа имеется зона накопления осадков с содержанием $C_{орг}$ до 1.25 % (Гершанович, Нейман, 1964). Еще более ярко это явление выражено на шельфе Большого Австралийского залива. Собирающие детритофаги присутствуют лишь на 60 % станций, зона их преобладания едва намечена. Детритофаги, питающиеся из толщи грунта, были на 25 % станций, всегда с собирающими, зоны их преобладания нет. Если же учитывать и траловых сестонофагов, то их преобладание становится подавляющим на всем шельфе. При олиготрофной структуре доля плотоядных в дночерпательных пробах достаточно велика, но зоны преобладания нет (Нейман, 1965 а, 1968, 1970).

Таким образом, схематично олиготрофную структуру изобразить очень просто (рис. 1). Весь шельф занимает зона доминирования сестонофагов; преобладание собирающих детритофагов возникает на отдельных станциях при пониженной гидродинамике или богатом терригенном сносе, а также в верхней части континентального склона, где осаждается органическое вещество, смытое на бровке шельфа.

Такая структура обусловлена несколькими причинами. Во-первых, шельф омывается водами малопродуктивных планктонных сообществ: в Восточно-Китайском – Куроисио, в Большом Австралийском – субтропическими. Во-вторых, низким уровнем поступления органического вещества из планктонного сообщества и низким темпом осадконакопления. Наконец, постоянная высокая температура способствует быстрой переработке органического вещества, поступающего из пелагиали,

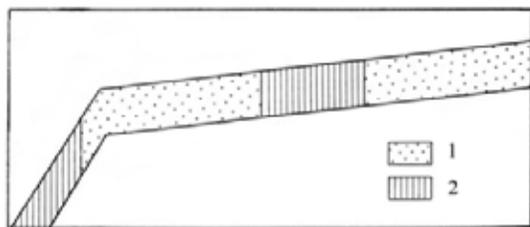


Рис. 1. Схема зональности олиготрофной структуры бентоса на широком плоском шельфе: 1 – сестонофаги; 2 – собирающие детритофаги

когда наибольшую пищевую ценность сохраняют еще не достигшие дна частицы. В итоге при достаточно высоком содержании органического вещества в осадках его пищевая ценность мала.

У западных берегов океанов, где малопродуктивные центральные субтропические воды подходят близко к побережью, а местами выходят на шельф, участки с олиготрофной структурой бентоса имеют большую протяженность.

Поскольку продуктивность вод низка и вся трансформируется в пелагиали, основная рыбная продукция находится там же, бентосоядных рыб мало, их воздействие на бентос незначительно.

Эвтрофная структура

Эвтрофная структура бентоса образуется там, где пелагическое сообщество достаточно продуктивно и темп осадконакопления высок. Эти факторы определяют обильное снабжение поверхностного слоя осадков органическим веществом и его быстрое захоронение в состоянии, пригодном в пищу детритофагам. При эвтрофной структуре биомасса бентоса достигает наибольших величин, в пробах наблюдается практически 100%-ная встречаемость представителей всех трофических группировок, появление зоны преобладания трех из них при соответствующих условиях динамики придонных вод и четко прослежи-

вается зависимость распределения трофических зон от рельефа дна и характера донных отложений. При этом доля плотоядных неизменна и составляет около 10 %.

Для шельфов умеренных и холодных вод характерна эвтрофная структура бентоса вне зависимости от типа планктонного сообщества. Мощных климатических апвеллингов и выходов на шельф вод с низкой продукцией здесь не бывает, но всегда есть весенний, а иногда и осенний пик развития фитопланктона. И от того, как будет перерабатываться образованная в этот период продукция, зависит количество поступающего на дно органического вещества. В отдельных случаях на небольших глубинах возможно столь высокое его поступление, что $C_{орг.}$ достигает 3-4 % и сероводородное заражение, возникающее в толще грунта, выходит на поверхность осадков; однако это явление не постоянно. С другой стороны, в прибрежье и в районе бровки шельфа возможен постоянный размыв осадков, детрит пребывает в виде тонкого поверхностного наилка, богатого органическим веществом, тогда как суммарное $C_{орг.}$ осадков минимально. Для этих шельфов оказалась очень четкой и связь распределения трофических зон с рельефом шельфов и гранулометрией грунтов.

Эвтрофная структура бентоса наиболее широко распространенная и часто встречаемая. Она наблюдается на большинстве шель-

фов, исследованных нами: в Беринговом, Охотском, Японском, Красном и Каспийском морях, а также коллегами: в Баренцевом, Карском, Белом, Черном, Азовском и Балтийском морях, у берегов Уругвая и Мозамбика. Такое обилие затрудняет выделение особенностей распределения бентоса в зависимости от трофической зональности, однако дает великолепный материал для систематизации, определения характерных особенностей и общих закономерностей, построения общей схемы. Кроме того, разнообразие материалов позволило выделить различные вариации, зависящие в первую очередь от ширины шельфа, формы гипсографической кривой и интенсивности течений.

Шельфы различаются по ширине и крутизне, варианты возникающей зональности приведены на рис. 2. Мелководье обычно занято песчаными или каменистыми грунтами, а волновое перемешивание обеспечивает высокую гидродинамическую активность, что дает возможность развития здесь зоны сестонофагов. Если шельф очень крут или его омывают очень сильные течения, зона преоб-

ладания сестонофагов может спускаться вниз, занимая весь шельф и даже верхнюю часть склона (однако биомасса будет намного больше, чем в олиготрофной структуре), при этом зоны преобладания собирающих и безвыборочных детритофагов сдвинуты на склон, за пределы шельфа. Если же шельф развит, а течения не очень сильны, распределение трофических зон приобретает определенный характер. Зона сестонофагов, кроме прибрежья, занимает и бровку шельфа. В центральной, а иногда и внешней части шельфа расположена зона наибольшего осадконакопления, совпадающая с зоной преобладания собирающих детритофагов, находящейся также сразу за зоной сестонофагов, в верхней части склона. Зона преобладания детритофагов, питающихся из толщи грунта, расположена на внешней части шельфа, а также на континентальном склоне ниже зоны преобладания собирающих детритофагов, где скапливается часть взвеси, поступающая с шельфа.

Биомасса сестонофагов в местах их преимущественного развития достигает 1000 и более г/м², то же относится и к собирающим

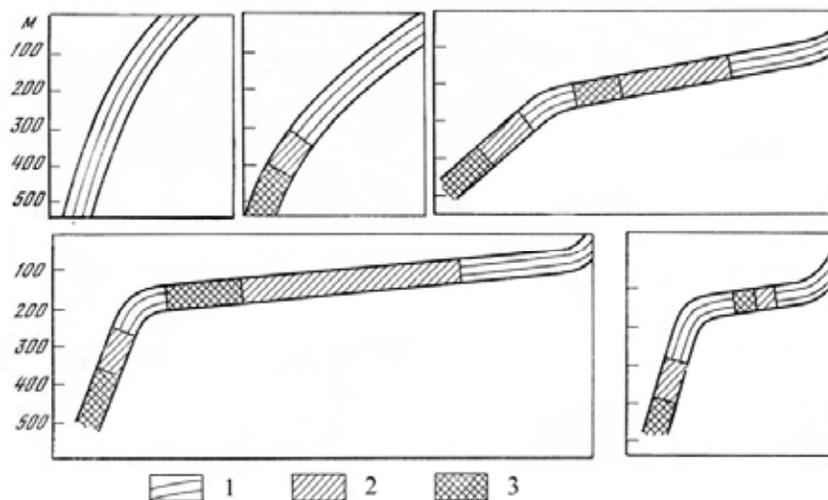


Рис. 2. Схема зональности эвтрофной структуры бентоса на шельфах разной ширины и крутизны: 1 – сестонофаги; 2 – собирающие детритофаги; 3 – детритофаги, питающиеся из толщи грунта

детритофагам. Биомасса детритофагов, питающихся из толщи грунта, редко превышает 100 г/м^2 , но обычно именно в таких местах биомасса собирающих детритофагов или сестонофагов много больше. Поэтому зона преобладания питающихся из толщи грунта детритофагов оказывается там, где минимальна биомасса других трофических группировок. Преобладание детритофагов может быть выражено в очень разной степени – от слабого доминирования (40-50 % от общей биомассы) до полного господства (более 95 %). При этом выявляется закономерность, не находящая в настоящее время однозначного объяснения. На широких шельфах с хорошо развитой зоной седиментации, на самых тонких глинистых илах доминируют собирающие детритофаги, а детритофаги, питающиеся из толщи грунта, преобладают на несколько более грубых илах. На более узких шельфах, где зона седиментации не столь обширна, на самых тонких илах доминируют не собирающие, а детритофаги, питающиеся из толщи грунта (Кузнецов, 1963; Нейман, 1963).

При эвтрофной структуре бентоса наиболее сильно развито и сообщество нектона. Высокая продукция как в пелагическом, так и в бентосном сообществах создает хорошую кормовую базу для всех рыб. Именно при эвтрофной структуре возникает значимый пресс выедания на бентосное сообщество. То, какие последствия он вызывает, будет рассмотрено ниже.

Гипертрофная структура

Название «гипертрофное» было предложено для планктонного сообщества (Виноградов, Шушкина, 1985) и бентосной структуры (Карпинский, 1985) Перуанского климатического апвеллинга практически одновременно, независимо друг от друга, и в обоих случаях означало одно – сообщество, сформированное

при сверхвысокой продукции фитопланктона. В качестве наиболее характерного и подробно исследованного сообщества с гипертрофной структурой рассмотрим уже упомянутое бентосное сообщество из зоны Перуанского апвеллинга.

Перуанский апвеллинг – один из самых продуктивных районов Мирового океана. Огромная масса биогенных веществ, выносимая к поверхности, вызывает массовое развитие фитопланктона. Небольшая часть синтезированного органического вещества потребляется очень ограниченным числом видов, в основном макрозоопланктона, эвфаузидами и анчоусами. Последние служат пищей огромнейшей колонии бакланов на берегу, а также используются для промысла. Благодаря короткой пищевой цепи это и самый высокопродуктивный промысловый район Мирового океана.

Однако биомасса бентоса в районе наиболее интенсивного подъема вод очень низка: на большей части шельфа колеблется от $0.2-2.5 \text{ г/м}^2$, в основном составляя $0.5-1.0 \text{ г/м}^2$ и представлена главным образом свободноживущими нематодами, квалифицируемыми как обитатели сульфидного биома, и мелкими полихетами. Лишь на глубинах менее 50 и более 400 м она возрастала до $5-50 \text{ г/м}^2$. Необычно выглядело и распределение трофических группировок. На большей части шельфа сестонофаги и детритофаги, питающиеся из толщи грунта, отсутствовали. При минимальной биомассе собирающие детритофаги составляли более 90 %, остальное – плотоядные. По мере удаления от центра с минимальной биомассой возрастала доля плотоядных, достигая в отдельных случаях до 80-85 %, причем увеличение происходило за счет не единичных крупных особей, а большого количества мелких, в основном полихет. Детритофаги, питающиеся из толщи грунта, по-

являются на мелководье до 50 м и на склоне. Еще одна характерная особенность бентоса зоны апвеллинга – почти вся фауна представлена большим количеством мелких организмов, в основном полихетами и ракообразными. Чтобы выяснить причины этого явления, необходимо рассмотреть факторы среды.

Условия формирования среды бентосного сообщества разобраны достаточно подробно (Карпинский, 1991), поэтому приводим краткое описание, ссылаясь только на эту работу, представляющую литературный анализ. Шельф и верхняя часть склона до глубины около 400 м омываются водами идущего с юга течения Гумбольдта. Органическое вещество, осаждающееся после гибели фитопланктона из поверхностных слоев, окисляется в толще воды и у дна. При окислении расходуется кислород, концентрация которого ниже 50 м сокращается практически до нуля, в толще вод присутствует сероводород. В районе наиболее интенсивного осаждения глубина составляет 100-300 м, все органическое вещество концентрируется на дне. Содержание в осадках $C_{орг.}$ достигает рекордные 15 %, вызывая постоянный замор (появление сероводорода на поверхности осадков происходит при $C_{орг.}$ 3-4 %), на котором развиваются маты сульфатредуцирующих бактерий рода *Tiroploca*. Зона постоянного сероводородного заражения проходит вдоль большей части побережья Перу и уходит на юг вдоль берегов Чили. Глубже 400 м, под течением Гумбольдта, из экваториальной зоны проходит подповерхностное противотечение Гюнтера, содержание кислорода в котором составляет около 2 мл/л, что делает возможным существование большинства бентосных организмов. По периферии зоны постоянного сероводородного заражения расположена зона с высоким содержанием органического вещества (3-6 %), но в придонных водах постоянно или перио-

дически присутствует кислород. Периодичность вызвана повторяющимися локальными апвеллингами, выносящими в эту зону воды с дефицитом кислорода. Вне зоны действия климатического апвеллинга условия среды, как и распределение бентоса, типичны для эвтрофной структуры.

Сопоставление условий среды у дна и распределения бентоса показывает отсутствие связи с гранулометрическим составом осадков, особенностями рельефа, но демонстрирует связь с содержанием в воде кислорода и органического вещества в осадках. Именно эти два связанных между собой фактора становятся ведущими при формировании гипертрофной донной структуры (рис. 3).

Центр гипертрофной структуры (рис. 3: 1) – часть дна с наиболее интенсивным поступлением органического вещества, зона сероводородного заражения, населенная обитателями сульфидного биома. Здесь преобладают собирающие детритофаги, лучше всего переносящие дефицит кислорода; питающиеся из толщи грунта детритофаги не могут существовать при столь сильном сероводородном заражении, а сестонофаги, в силу своих особенностей, адаптированы к постоянному току воды и высокому содержанию кислорода. По периферии этой зоны (рис. 3: 2) кислородный режим неустойчив: высокое содержание $C_{орг.}$ в осадках может вызывать заморы, в придонные слои периодически приходят воды с дефицитом кислорода; кроме того, эта часть структуры расположена под периферией планктонного гипертрофного сообщества, где преобладают потребители фитопланктона, копеподы, эвфаузииды и анчоусы. Высокая продукция зоопланктона сопровождается интенсивным «дождем трупов» (косвенно это подтверждает обилие рыбьей чешуи и позвонков в дночерпательных пробах), из которого формируется кормовая

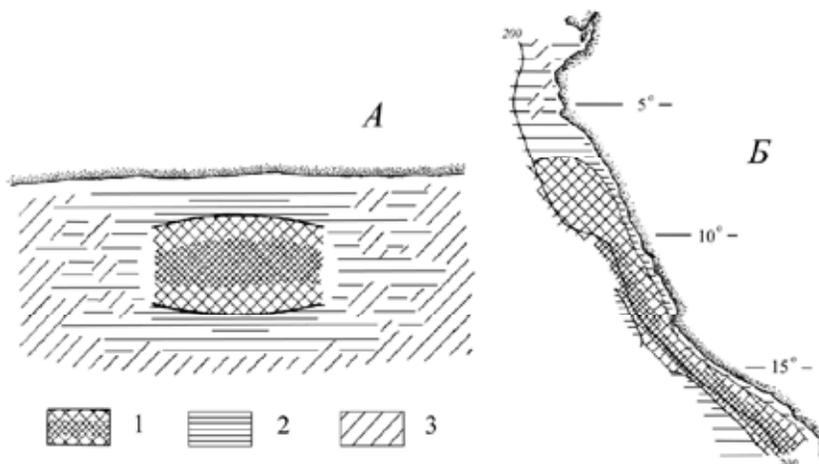


Рис. 3. Схема гипертрофной структуры бентоса (зональности) (А) и ее пространственное распределение у берегов Перу (Б), сплошная линия на карте-схеме – изобата 200 м; цифры – градусы южной широты: 1 – центральная часть структуры (частая штриховка – сульфидный биом); 2 – периферическая часть структуры (редкая штриховка – преобладание плотоядных, частая – детритофагов, питающихся из толщи грунта); 3 – эвтрофная структура

база плотоядных, перешедших к некрофагии и ставшей руководящей трофической группировкой, составляющей на отдельных станциях 80-86 %. Там, где «дождь трупов» невелик, преобладают собирающие детритофаги, но доля плотоядных все равно выше обычных 10 %. Кислородный режим в этой зоне нестабилен; периодически повторяющиеся заморы уничтожают почти всю фауну. В таких условиях преимущество получают эксплеренты, виды-шакалы (Раменский, 1938) или оппортунисты, г-стратеги (Пианка, 1981) – виды, характерные для начальных стадий сукцессии. Их стратегия – быстрое использование возможностей среды, с тем чтобы дать потомство, а затем либо погибнуть, либо уступить место более конкурентоспособным видам – и определила такие морфологические особенности перуанского бентоса, как мелкие размеры организмов; другое свойство г-стратегов – короткий жизненный цикл и высокая плодовитость – подразумеваются повторяющимися заморами и очень высокой численностью. Еще дальше

от центра структуры, там, где кислородный режим стабилен и высоко $C_{орг.}$ на мелководье и склоне, появляются детритофаги, питающиеся из толщи грунта, а затем и сестонофаги, а сама структура постепенно переходит в эвтрофную (рис. 3: 3). Еще одна особенность гипертрофной структуры – из-за нарушения при апвеллинге уровня карбонатной компенсации уменьшается количество карбонатных осадков и практически отсутствуют моллюски, иглокожие и другие организмы с известковым скелетом. На карте-схеме (со значительно увеличенной для наглядности шириной шельфа) показано, как была реализована эта структура у берегов Перу в 1972 г. (Карпинский, 1985, 1988, 1996 б, 2000 а).

Влияние нектона на донное сообщество с гипертрофной структурой заключается в первую очередь в формировании кормовой базы для донных плотоядных организмов, тогда как элиминирующее воздействие немногочисленных бентосоядных рыб по своей интенсивности на несколько порядков уступает постоянно происходящим заморам.

Перуанский район не единственный в Мировом океане с подобной трофической структурой. А. А. Нейман (1971) назвала трофическую структуру бентоса нижних горизонтов (глубины 75-200 м) в районе Западной Индии псевдоолиготрофной, объясняя резкое снижение биомассы бентоса влиянием слоя дефицита кислорода. Условия среды и процессы у западного побережья Индии и в Перуанском районе сходны: там, видимо, также наблюдается гипертрофная структура, описать которую подробнее не удалось из-за малого (33) для такого обширного района количества станций. Аналогичные условия могут развиваться также в районах климатических апвеллингов Намибии, Калифорнии и др.

Кроме того, в некоторых котловинных морях и заливах при плохом перемешивании вод у дна возникает постоянный (Черное море) или периодический (Балтийское море, Персидский залив) дефицит кислорода и формируются условия, напоминающие гипертрофные, в то время как планктонное сообщество эвтрофно. А. П. Кузнецов (1980), описавший это явление для Балтики, назвал его эвтрофическим парадоксом, однако, по нашему мнению, более точным определением будет термин «псевдогипертрофный».

Воздействие на бентос выедания рыбами

Бентос не только потребитель пищи, он и сам служит объектом питания для донных рыб-бентофагов и крупных нектобентосных организмов, входящих в сообщество шельфа. Практически все бентосные сообщества испытывают воздействие выедания, однако степень этого воздействия различна и зависит от сложившейся в каждом конкретном случае системы трофических взаимоотношений. И если в наземных экосистемах, в первую очередь в растительных сообществах, воздей-

ствии выедания изучено достаточно хорошо, влияние этого фактора на бентосное сообщество остается малоисследованным.

Оценить интенсивность выедания сложно: количественному учету эта характеристика не поддается, специальных методик пока не существует. Можно лишь давать субъективную оценку (слабое, среднее, сильное, очень сильное), основанную на преимущественно косвенных данных: сравнение величины кормовой базы и количества ее потребителей, ее колебания после периодов интенсивного выедания, изменения биологических характеристик рыб (скорость роста, жирность) в разных водоемах; изменения в бентосе, происходящие после миграций его основных потребителей, анализ размерной структуры кормовых объектов.

Определить реакцию бентосных организмов и донного сообщества на выедание реально там, где это воздействие максимально сильно и продолжительно. Среди разнообразия обследованных нами водоемов оказался один, где выедание бентосоядными рыбами оценивается как очень высокое, а само бентосное сообщество существует под таким воздействием в течение очень длительного времени, в результате чего и само сообщество, и составляющие его организмы приобрели ряд адаптивных черт, закрепившихся в процессе видообразования. Этот водоем – Каспий.

Бентосом в Каспии питаются вобла, лещ, все виды бычков и пуголовок, однако основные его потребители – осетр и севрюга, а также молодь всех осетровых. В Каспии кормовая база служит основным ограничителем развития осетровых. В Северном Каспии до вселения *Abra ovata* и *Nereis diversicolor* при средней биомассе бентоса в 8 раз ниже, чем в Азове, биомасса бентосоядных рыб была в полтора раза выше, т. е. на единицу биомассы бентоса приходилось в 10-12 раз больше его

потребителей (Шорыгин, Карпевич, 1948), при том что кормовой бентос в Азове используется на 6-11 % (Фроленко, 2000). Темп роста и степень жирности бентосоядных каспийских рыб ниже, чем у тех же видов в Азове; темп роста каспийских рыб с коротким циклом у многочисленных поколений значительно медленнее, чем у поколений с низкой численностью, а при искусственном разведении молодь осетровых растет значительно быстрее, чем в естественных условиях, опять-таки из-за обилия корма (Алеев, 1958; Казанчев, 1967; Касимов, 1973). Все это в сочетании с тем фактом, что у осетровых в Каспии кроме человека нет каких-либо естественных врагов, позволяет считать, что кормовая база становится единственным фактором, ограничивающим развитие осетровых.

Интенсивность выедания бентоса в различных частях Каспия и в различные периоды сильно колеблется. Теплое время года большая часть стада осетровых проводит в Северном Каспии, при этом они активно питаются, но пресс выедания относительно невысок, так как осетровые рассредоточены на большой площади. В конце августа-сентябре осетровые концентрируются в юго-западной части Северного Каспия и с наступлением холодов мигрируют в незамерзающие Средний и Южный. Миграции проходят у дна, на глубинах до 50 м, и вследствие резкого сужения шельфа происходит сильная концентрация осетровых на относительно небольших, ограниченных кормовых полях, особенно у западного берега, где проходит основная часть стада. Во время миграций осетровые продолжают активно питаться, причем отход на юг обусловлен не только наступлением холодов, но и опустошением кормовых полей. Примером тому может служить Аграханское мелководье на севере Среднего Каспия, где в октябре-ноябре скапливается очень большое количество осетро-

вых, общая биомасса бентоса снижается на 30-50 %, а его «кормовая» часть – на 60-80 %, в отдельных случаях до 90-95 % (Романова, 1977; Романова, Карпинский, 1992; Karpinsky, 2010). Миграция осетровых заканчивается в Среднем и Южном Каспии, где они присоединяются к уже обитающим здесь и усиливают пресс выедания, в результате чего в Южном Каспии и на юге Среднего происходит заметное снижение биомассы кормового бентоса от октября к февралю. Изменения биомассы бентоса при весенних миграциях на север не столь резки, так как более растянуты сроки и не образуется очень больших концентраций осетровых. Все это показывает, что интенсивность выедания бентоса в Каспии очень высока и, возможно, даже не имеет аналогов в водоемах подобного масштаба.

Современная автохтонная каспийская фауна формировалась из крайне ограниченного числа в основном морских видов, в условиях полной изоляции, в течение приблизительно 1.8 млн лет. Осетровые существовали в Каспии весь этот период, и пресс их выедания был одним из важнейших факторов, влиявших на формирование фауны. И качества, выработанные организмами для противостояния выеданию, были закреплены в процессе видообразования.

Автохтонные виды, подверженные прессу выедания, обладают рядом свойств, характерных для г-стратегов: малыми размерами, коротким, в 9-12 месяцев, жизненным циклом, относительно быстрым ростом. Их биомасса при большой численности и высокой продуктивности мала, постоянно преобладает молодь, а взрослые организмы немногочисленны. В то же время за долгий период формирования каспийские виды приобрели и свойства, характерные для К-стратегов, позволяющие полнее использовать ресурсы биотопа. Они стенобионтны по отношению

к основным факторам среды, плохо осваивают пустующие площади. Кроме того, у многих видов относительно низкая плодовитость и забота о потомстве, что не свойственно г-стратегам, а сообщество пребывает в стабильном состоянии, нарушаемом только вселением новых видов. Постоянно происходящая гибель значительной части организмов вследствие выедания осетровыми все время освобождает пространство для поселения новой молодежи, в результате резко снижается и даже исчезает внутривидовая конкуренция за территорию. Вселяющиеся в Каспий виды сразу попадают под сильный пресс выедания, поэтому сохраниться могут лишь виды, либо способные к г-стратегии, либо защищенные жесткой раковиной, либо расходящиеся с осетровыми по глубине (Карпинский, 2002 б, 2009).

Еще одно последствие сильного воздействия выедания – отсутствие в донном сообществе автохтонных хищников и плотоядных, роль которых взяли на себя осетровые. Единственный полноценный хищник, краб *Rhithropanopeus harrisi*, появился в Каспии только в XX в. Однако воздействие выедания, которому подвержен и этот вид, сказалось и на его распределении: он встречается в Северном Каспии, где составляет 3-5 % от общей биомассы и в Южном (1-3 %), тогда как в Среднем, где наиболее силен пресс выедания, он встречается крайне редко, а доля в общей биомассе практически равна нулю.

Заключение

Приведенный анализ показывает, каким образом процессы, происходящие в планктонном и нектоном сообществах, воздействуют на бентос и как бентосное сообщество и донные организмы на это реагируют.

Продуктивность и уровень утилизации сформированного органического вещества в

планктонном сообществе определяет основной поток пищи, идущий на дно. Поступающее в виде детрита органическое вещество захоранивается в осадках. Содержание детрита в придонных водах и осадках определяется интенсивностью придонных течений, во многом связанной с геоморфологическим строением шельфа. Как и в пелагиали, в бентосе выделяется три типа сообществ различной трофности.

Олиготрофная структура бентоса формируется при выходе на шельф теплых, малопродуктивных субтропических вод. Количество органического вещества, поступающего в бентос, мало, и оно сильно переработано. В таких условиях биомасса бентоса низка, преобладают занимающие почти весь шельф сестонофаги, детритофаги встречаются лишь в зонах с высоким осадконакоплением.

При эвтрофной структуре биомасса бентоса высока, есть зоны преобладания всех трофических группировок, лишь плотоядные всюду составляют около 10 %. В прибрежье и у бровки шельфа преобладают сестонофаги; они же преобладают на всем шельфе в случае его большой крутизны. Зоны детритофагов, собирающих и питающихся из толщи грунта, расположены на пологой части шельфа, а также на верхней части континентального склона.

Гипертрофная структура бентоса возникает при сверхвысокой продуктивности планктонного сообщества, которое угнетает развитие бентоса, вызывая дефицит кислорода и заморы. Преобладают собирающие детритофаги, лучше других приспособленные к дефициту кислорода. На периферии структуры биомасса бентоса повышается, как и содержание кислорода, появляется зона преобладания детритоядов, питающихся из толщи грунта, и плотоядных, существующих за счет обильного дождя трупов.

Выедание бентоса рыбами иногда бывает столь значительным, что вызывает опустошение кормовых полей и серьезное снижение его биомассы, но только на Каспии, благодаря тому, что этот фактор участвовал в процессе видообразования, удалось определенно выделить адаптации организмов и последствия для сообщества от такого воздействия. Они оказались вполне прогнозируемыми. Под воздействием выедания осетровыми донные ор-

ганизмы Каспия приобрели мелкие размеры и короткий жизненный цикл, позволяющий быстрее восстанавливать ущерб, чем напоминают г-стратегов, однако сохранили стенобионтность, позволяющую полнее использовать ресурсы и невысокую плодовитость, поскольку сообщество сохраняет стабильность. Само сообщество прореагировало на выедание исчезновением хищников и плотоядных, чьи функции взяли на себя осетровые.

Список литературы

1. Алеев Ю. Г. (1958) О некоторых морфологических особенностях каспийских и азово-черноморских видов и о причинах, их обуславливающих. Труды Севастопольской биологической станции 10: 83-89.
2. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. (1985) Продукция зоопланктона и распределение его биомассы по акватории океана. В: Биологические ресурсы океана. М.: Агропромиздат, с. 86-207.
3. Гершанович Д. Е., Нейман А. А. (1964) Донные отложения и донная фауна Восточно-Китайского моря. Океанология 14(6): 1089-1095.
4. Зенкевич Л. А. (1971) Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. 1. М.: Сов. Наука, 506 с.
5. Зернов С. А. (1934) Общая гидробиология. М.-Л.: Гос. Изд. Биол. и Мед. лит., 503 с.
6. Казанчеев Е. Н. (1967) О замедленном росте северокаспийской воблы (*Rutilus rutilus caspicus* Jar.). Труды КаспНИРХ 23: 108-110.
7. Карпинский М. Г. (1985) Особенности распределения бентоса на подводной окраине Перу. М.: ВНИРО, 78 с.
8. Карпинский М. Г. (1987) Распределение трофических группировок бентоса у берегов Перу. В: Питание морских беспозвоночных и его роль в формировании сообществ. М.: ИО АН, с. 54-59.
9. Карпинский М. Г. (1988) Количественное распределение бентоса у берегов Перу в зависимости от факторов среды. В: Количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосоядных рыб. М.: ВНИРО, с. 91-103.
10. Карпинский М. Г. (1991) Формирование среды обитания донной фауны у берегов Перу. В: Биотопические основы распределения промысловых и кормовых морских животных. М.: ВНИРО, с. 51-69.
11. Карпинский М. Г. (1996а) Особенности существования донной экосистемы Каспийского моря. В: Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов. М.: ОНТИ ВНИРО, с. 21-29.
12. Карпинский М. Г. (1996б) Оппортунистические популяции бентоса Перуанского шельфа и Эль-Ниньо. В: Гидробиологические исследования в промысловых районах морей и океанов. М.: ОНТИ ВНИРО, с. 29-34.

13. Карпинский М. Г. (2000а) Новый тип трофической структуры бентоса. В: Морские гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО, с. 99-103.
14. Карпинский М. Г. (2000б) Распределение донной фауны Среднего и Южного Каспия в 1986 г: сравнение с предыдущими съемками и анализ возможных изменений бентосного сообщества. В: Морские гидробиологические исследования. М.: Изд-во ВНИРО, с. 127-138.
15. Карпинский М. Г. (2002а) Распределение трофических группировок бентоса Среднего и Южного Каспия. Океанология 42(2): 254-261.
16. Карпинский М. Г. (2002б) Экология бентоса Среднего и Южного Каспия. М.: Изд. ВНИРО, 283 с.
17. Карпинский М. Г. (2003) Биоценозы бентоса Среднего и Южного Каспия. Океанология 43(3): 400-409.
18. Карпинский М. Г. (2009) Об особенностях вселения морских видов в Каспий. Российский журнал биологических инвазий 2: 2-8.
19. Касимов Р. Ю. (1973) Исследование динамики роста и выживаемости искусственной и естественной молоди осетровых в различных условиях. В: Новое в рыбохозяйственных исследованиях Азербайджана. Баку: Азернешр, с. 106-117.
20. Климова В. Л. (1976) Многолетние изменения в распределении моллюсков *Liocyma fluctuosa* в заливе Петра Великого. Океанология 16(3): 528-530.
21. Кузнецов А. П. (1963) Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов. М.: АН СССР, 270 с.
22. Кузнецов А. П. (1964) Распределение донной фауны западной части Берингова моря по трофическим зонам и некоторые вопросы трофической зональности. Труды ИО АН СССР 49: 98-177.
23. Кузнецов А. П. (1970а) Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море. Труды ИО АН 88: 5-8.
24. Кузнецов А. П. (1970б) О трофической структуре и зональности в распределении донной фауны Азовского и Балтийского морей. Труды ИО АН СССР 88: 81-97.
25. Кузнецов А. П. (1976) Трофическая структура донной фауны Карского моря. В: Донная фауна краевых морей СССР. М.: ИО АН СССР, с. 32-60.
26. Кузнецов А. П. (1980) Экология донных сообществ Мирового океана. М.: Наука, 243 с.
27. Лосовская Г. В. (1984) Трофическая структура донной фауны северо-западной части Черного моря. Экология моря 18: с. 43-48.
28. Лукшенас Ю. К. (1969) Биоценозы и трофические группировки донных беспозвоночных южной части Балтийского моря. Океанология 9(6): 1078-1086.
29. Макаров Ю. Н., Аверин Б. С. (1968) О количественном распределении зообентоса шельфовых вод Мозамбикского пролива. Океанология 8(6): 1074-1077.
30. Малютин О. И. (1980) Бентос Кандалакшского залива Белого моря: Автореф. дисс. канд. биол. наук. МГУ, 23 с.
31. Микулич Л. В., Нейман А. А. (1977) Донные биоценозы залива Посьета. Океанология 17(2): 338-342.

32. Мурина В. В. (1971а) Некоторые данные о количественном распределении бентоса в Красном море. В: Распределение бентоса и биология донных животных в южных морях. Киев: Наукова думка, с. 102-111.
33. Мурина В. В. (1971б) Качественная и количественная характеристика макробентоса Красного моря. В: Бентос шельфа Красного моря. Киев: Наукова думка, с. 3-22.
34. Мурина В. В. (1984) Распределение макрозообентоса в Балеарском море в зависимости от типа осадка. Экология моря 18: 35-42.
35. Нейман А. А. (1959) К характеристике Cardiidae Северного Каспия. Зоологический журнал 38(12): 1891-1893.
36. Нейман А. А. (1960а) Количественное распределение бентоса в восточной части Берингова моря. Зоологический журнал 39(9): 1281-1292.
37. Нейман А. А. (1960б) Кормовая база донных рыб восточной части Берингова моря. Рыбное хозяйство 10: 6-11.
38. Нейман А. А. (1961а) Некоторые закономерности количественного распределения бентоса в Беринговом море. Океанология 1(2): 294-304.
39. Нейман А. А. (1961б) Вертикальное распределение зоогеографических комплексов на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря. Океанология 1(6): 1073-1078.
40. Нейман А. А. (1962) Некоторые закономерности распределения бентоса на шельфе Берингова моря. В: Вопросы экологии. Т. 2. Киев, с. 145-147.
41. Нейман А. А. (1963) Количественное распределение бентоса на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря. Труды ВНИРО 48: 145-206.
42. Нейман А. А. (1964) Возраст двустворчатых моллюсков и использование бентоса в юго-восточной части Берингова моря. Труды ВНИРО 53: 199-204.
43. Нейман А. А. (1965б) Количественное распределение бентоса на шельфе Западной Камчатки и некоторые вопросы методики его исследования. Океанология 5(6): 1052-1059.
44. Нейман А. А. (1968) К характеристике донного населения шельфов западного и южного побережий Австралии. Труды ВНИРО 64: 204-210.
45. Нейман А. А. (1969а) Бентос шельфа Западной Камчатки. Труды ВНИРО 65: 223-233.
46. Нейман А. А. (1969б) О распределении трофических группировок донной фауны на шельфах в разных географических зонах. Труды ВНИРО 65: 282-295.
47. Нейман А. А. (1969в) Некоторые данные о бентосе шельфов северной части Индийского океана. Океанология 9(6): 1071-1077.
48. Нейман А. А. (1970) Количественное распределение бентоса на шельфе в Большом Австралийском заливе и у Новой Зеландии. Океанология 10(3): 517-520.
49. Нейман А. А. (1971) Донное население шельфов северной части Индийского океана. Труды ВНИРО 72: 56-64.
50. Нейман А. А. (1975) Распределение некоторых донных детритоядных беспозвоночных на шельфе северо-восточной части Охотского моря. Бюлл. МОИП Сер. биол. 3: 42-50.
51. Нейман А. А. (1985а) Некоторые данные о количественном распределении бентоса на шельфах Австралии. Океанология 5(1): 82-85.

52. Нейман А. А., Кондрицкий А. В. (1974) Количественное распределение бентоса в Персидском заливе и на прибрежном мелководье южной части Красного моря. *Океанология* 14(2): 359-360.
53. Несис К. Н. (1965) Биоценозы и биомасса бентоса Ньюфаундленд-Лабрадорского района. *Труды ВНИРО* 57: 453-489.
54. Пианка Э. (1981) Эволюционная экология. М.: Мир, 400 с.
55. Раменский Л. Г. (1938) Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 620 с.
56. Романова Н. Н. (1977) Сезонные изменения количественного распределения и некоторые черты экологии *Abra ovata* (Mollusca, Bivalvia) у западного побережья средней части Каспийского моря. *Зоологический журнал* 56(8): 1150-1160.
57. Романова Н. Н., Карпинский М. Г. (1992) Многолетние изменения таксоценоза полихет в Каспийском море. В: Многощетинковые черви и их экологическое значение. Исследования фауны морей. Т. 43 (51). СПб, с 165-172.
58. Савилов А. И. (1961) Экологическая характеристика донных сообществ беспозвоночных Охотского моря. *Труды ИО АН СССР* 46: 3-84.
59. Семенов В. Н. (1964) Количественное распределение бентоса на шельфе юго-восточной части Берингова моря. *Труды ВНИРО* 53: 177-124.
60. Семенов В. Н. (1965) Количественное распределение бентоса шельфа и верхней части склона залива Аляска. *Труды ВНИРО* 58: 49-77.
61. Семенов В. Н. (1969) Распределение биомассы и трофическая зональность бентоса шельфа Уругвая. В: *Труды молодых ученых ВНИРО*. Вып. 1. с. 74-83.
62. Семина Г. И. (1977) Фитопланктон. В: *Океанология. Биология океана*. Т. 1. Биологическая структура океана. М.: Наука, с. 58-62.
63. Соколова М. Н. (1956) О закономерностях распределения глубоководного бентоса. *Доклады АН СССР* 110(6): 692-695.
64. Соколова М. Н. (1960) О некоторых особенностях распределения донных биоценозов ложа северо-западной части Тихого океана. *Труды ИО АН* 34: 21-59.
65. Соколова М. Н. (1964) Некоторые закономерности распределения пищевых группировок глубоководного бентоса. *Океанология* 4(6): 1079-1088.
66. Соколова М. Н. (1965) О неравномерности распределения пищевых группировок глубоководного бентоса в связи с неравномерностью осадконакопления. *Океанология* 5(3): 498-506.
67. Соколова М. Н. (1986) Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М.: Наука, 208 с.
68. Турпаева Е. П. (1949) Значение пищевых взаимоотношений в структуре морских донных биоценозов. *Доклады АН СССР* 65(1): 93-96.
69. Турпаева Е. П. (1953) Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных. *Труды ИО АН* 7: 259-299.
70. Турпаева Е. П. (1954) Типы морских донных биоценозов и зависимость их распределения от абиотических факторов среды. *Труды ИОАН* 11: 36-55.
71. Филатова З. А., Нейман А. А. (1963) Биоценозы донной фауны Берингова моря. *Океанология* 3(6): 1079-1084.

72. Фроленко Л. Н. (2000) Зообентос Азовского моря в условиях антропогенных воздействий: Автореф. дисс. канд. биол. наук. Краснодар, 24 с.
73. Шевцов В. В. (1964) О количественном распределении донной фауны в заливе Аляска. Труды ВНИРО 49: 107-113.
74. Шевцов В. В. (1972) Биоценозы донных беспозвоночных шельфа в верхней части склона залива Аляска. Труды ВНИРО 77: 153-167.
75. Шорыгин А. А. (1939) Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря. Зоологический журнал 18(1): 27-53.
76. Шорыгин А. А. (1946) Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб. Зоологический журнал 25(1): 45-60.
77. Шорыгин А. А. (1952) Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 267 с.
78. Шорыгин А. А., Карпевич А. Ф. (1948) Новые вселенцы Каспийского моря и их значение в биологии этого водоема. Симферополь: Крымиздат, 107 с.
79. Blegvad M. (1915) Quantitative investigations of bottom invertebrates in the Kattegat with special reference to the plaice food. Rept. Dan. Biol. Stat. 36: 3-56.
80. Karpinsky M. G. (2010) Review: The Caspian Sea benthos: unique fauna and community formed under strong grazing pressure. Marine Pollution Bulletin 61 (4-6): 156-161.
81. Petersen C. G. J., Boysen-Jensen P. (1911) Valuation of the Sea. I. Animal life on the sea bottom, its food and quantity. Rept. Dan. Biol. Stat. 20: 3-81.

Influence of Trophic Relations in the Shelf Communities on Benthos: Trophic Structure and the Effects of Grazing Pressure

Anita A. Neyman and Mikhail G. Karpinsky
*Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography (VNIRO)
17 V. Krasnoselskaya Str., Moscow, 107140, Russia*

Influence of the plankton and nekton on the benthos, which form total shelf community is considered. Trophic structure of benthos of different parts of the World Ocean shelves has been reviewed and made its classification. Three types of trophic structure are oligotrophic, eutrophic and hypertrophic; a brief description of each of the three types is given. In oligotrophic and eutrophic structures distribution of food formed trophic zonation and was caused by the interaction of three factors – geomorphological structure of the shelves, speed of bottom currents and intensity of organic matter sedimentation from the pelagic zone. Hypertrophic structures occur at very high organic matter sedimentation causes kills and, as a result, the trophic structure of benthos is determined by the oxygen regime. In Caspian, grazing of benthivorous fish, sturgeon, became a very strong factor which even takes place

in speciation, and adaptive responses of benthic organisms and the entire benthic community to this effect are defined. Because of intensive grazing pressure, benthos organisms become smaller, their life cycle is shorter, that is typical for r-strategists; however, all other properties belong to K-strategists. Beside that, intensive grazing causes drastic reduction in the role of carnivores, whose functions are taken over by the sturgeons.

Keywords: benthos, shelf community, trophic relations, oligotrophic structure, eutrophic structure, hypertrophic structure, influence of grazing pressure on benthos.
