

Е. Б. МАККАВЕЕВА

БИОЦЕНОЗ *CYSTOSEIRA BARBATA* Ag. (Wor.)  
ПРИБРЕЖНОГО УЧАСТКА ЧЕРНОГО МОРЯ

Хотя по Зернову население зарослей *Cystoseira* входит в состав биоценоза скал, мы выделяем этот биоценоз в самостоятельный. К этому нас побудило, с одной стороны, то, что кратким термином удобнее пользоваться при постоянном его употреблении, а, с другой стороны, что сообщество зарослей *Cystoseira* характеризуется постоянным видовым составом и целым рядом специфических свойств в то время, как на поверхности скал вне зарослей фауна и флора несколько отличаются.

Как нам кажется, выделение цистозирового сообщества в самостоятельный биоценоз имеет под собою не меньше оснований, чем выделение биоценоза zostеры, имеющего много общего с биоценозом песка.

Спецификой биоценоза *Cystoseira*, как и *Zostera*, который Зернов (1913) выделял в самостоятельный биоценоз, является то, что субстратом, на котором обитают представители флоры и фауны данных сообществ, является не дно, а в первом случае водоросль и во втором случае цветковое растение. Ряд авторов население макрофитных растений относит к категории настоящих биоценозов, где население является биологически сомкнутым (Жадин, 1922; Верещагин, 1922). Е. С. Неизвестнова-Жадина (1937) прибрежные зарослевые биоценозы выделяет в специальную группу под названием «фитореофильные биоценозы».

Н. А. Ливанов (1923) различает простые и сложные биоценозы. В сложных — некоторые члены биоценоза, поселяясь на определенном грунте, сами становятся как бы новым грунтом для целого ряда других форм, например, кораллы, фукусы, ламинарии. К таким сложным биоценозам следует отнести и биоценоз скал в Черном море, в котором заросли цистозирь становятся новым грунтом для простого биоценоза.

Цистозировое сообщество представляет собою единое целое, в котором объединение компонентов осуществляется по двум путям:

1. Биологические связи, т. е. одни компоненты являются пищей, либо субстратом для других компонентов, либо их яиц (кладки моллюсков на водорослях).

2. Одинаковые требования к внешним условиям, т. е. в данном случае главным образом приспособления к жизни в прибрежной зоне.

Исходя из определения Турпаевой (1949), биоценоз есть население биотопа, представляющее собой исторически сложившуюся систему взаимоотношений с максимальным использованием пространства и пищи и минимальной конкуренцией основных видов между собой.

При конкретном изучении биоценоза цистозирь выявилось, что положение о максимальном использовании пищи для данного биоценоза не является характерным. Основной объект питания массовых популяций —

диатомовый оброст — находится в избытке, в связи с чем и важнейший тип конкуренции между видами — пищевая конкуренция — отсутствует.

Для данного биоценоза характерен другой тип конкуренции — борьба за пространство. Заросли цистозиры всегда перенаселены, и борьба за место здесь выступает в виде заселения уже занятого пространства. Довольно часто одни виды животных поселяются на других, вызывая тем самым гибель последних. Так, нередко губки и мшанки поселяются на спирорбисах, которые совершенно скрываются под толстым слоем их колоний. Иногда от таких поселений не удается обнаружить сколько-нибудь заметного вреда, так на губках зачастую поселяются гидроиды и строят трубки полихеты. Спирорбисы, мшанки, гидроиды и иногда колониальные асцидии поселяются на раковинах мидий и митилястеров. Диатомовые водоросли и мшанки обрастают раковины гастропод, диатомовыми обрастают макроподы, нередко бокоплавы. Макрофиты, эпифитирующие на цистозире, обрастают другими эпифитами и диатомовыми водорослями. Животные к эпифитам обычно не прикрепляются, т. к. талломы последних малы и нежны и их поверхность не представляет собою площади, достаточной для прикрепления. Из всех эпифитов только обладающая довольно грубым талломом лауренция обрастает мшанками и иногда спирорбисами. Второй путь, по которому осуществляется борьба за пространство, заключается в наилучших приспособлениях, помогающих противостоять движению воды. Все представители населения скал и в том числе цистозира и вся флора и фауна, обитающая на ней, являются типичными реофилами и имеют надежные приспособления разного рода.

Сама цистозира является типичным обитателем прибрежной полосы, покрывая своими зарослями подводные скалы и камни от уреза воды до 10—15 м глубины (иногда до 30 м).

Одним из важнейших приспособлений цистозир является мощная округлая коническая подошва, плотно прирастающая к поверхности скал и камней. Она может достигать размеров 5 см в диаметре и настолько прочно прирастает к поверхности камня, что требуется значительное усилие, чтобы оторвать слоевище цистозир. Если оно и обрывается, то выше подошвы, а подошву требуется подковырнуть ножом. В продоланном нами опыте к стеблю *Cystoseira* с диаметром, равным 3 мм, и подошвой с диаметром 5/7 мм, прикрепленной к небольшому обломку камня, подвешивался груз в виде гирь. Разрыв стебля наступил при подвешивании 12 кг. Место разрыва располагалось на 3 см выше подошвы.

Слоевище цистозир очень прочное, упругое и гибкое, что также играет важную роль в том, что цистозира приобрела доминирующее положение в районах, подверженных сильному действию волн, и дала приют целому сообществу животных и растений.

Вторым приспособлением цистозир, на которое указывал еще А. А. Остроумов (1902), являются концевые расширения веток в виде пузырьков, которые поддерживают ее таллом в прямостоячем положении. На молодых талломах цистозир такие пузырьки не наблюдаются, т. к. их удельный вес невелик. На более старых талломах с массивным стволем пузыри почти всегда имеются, особенно в период созревания цистокарпов.

Подобные образования в виде воздушных пузырей свойственны вообще всем фукусом, которые обладают плотным, массивным слоевищем с большим удельным весом, но благодаря воздушным пузырям поддерживаются в вертикальном положении. Широко известны близкие к фукусом саргассовы водоросли, плавающие благодаря воздушным пузырям в поверхностных слоях воды над большими глубинами Саргассова моря.

Бентосные диатомовые водоросли, густым слоем покрывающие цистозир и большинство компонентов цистозирового сообщества, в основном, принадлежат к классу Pennatae и также имеют специальные приспособления, помогающие им прочно прикрепиться к субстрату. Большинство одиночных диатомей цистозирового сообщества прикрепляются слизью, выделяющейся из пор в виде ножки с одного конца двустороннесимметричной клетки. Они способны ползать, используя это свойство для того, чтобы под действием положительного фототаксиса перемещаться по направлению к свету.

Колониальные диатомовые водоросли образуют кустовидные колонии, прикрепляющиеся на подобие макрофитов своим основанием.

Макрофиты, эпифитирующие на цистозире, очень часто опутывают своими менее крепкими слоевищами стебли последней (полисифония, стилофора, церамиум). Полисифония, кроме того, имеет многочисленные присоски, которые рассеяны по всему слоевищу и служат для прикрепления к ветвям хозяина. Ряд эпифитов прикрепляются с помощью подошвы (порфира, кладосцефус). Особенно интересно строение подошвы у массовой эпифитной водоросли лауренции, хрящеватый таллом которой книзу расширяется в кольцевую подошву, охватывающую ветви цистозир.

Н. В. Морозова-Водяницкая (1930, 1936), изучая эпифитизм на *Cystoseira*, отмечает целый ряд преимуществ, которые получают водоросли, имеющие в качестве субстрата цистозир:

1. Упругость и эластичность слоевища цистозир ослабляют удары волн и тем предохраняют от срывания прикрепленные к стволу и побегам цистозир эпифиты.

2. При посредстве стволов цистозир эпифиты возвышаются над основным грунтом дна и тем предохраняются от разрушительного действия перекачиваемой по дну гальки, камней и щебня.

3. Прикрепляясь к крупному таллосу цистозир, эпифиты получают возможность отступать от берега, оставаясь на излюбленной глубине и избегая перегрева скал летом и промерзания зимой.

Не меньше преимуществ, а скорее даже больше, приобретают животные, населяющие заросли цистозир. Из большого числа этих преимуществ наиболее характерными являются следующие:

1. Существование на упругих и эластичных слоевищах цистозир предохраняет животных от травмирующего действия движения воды и различных предметов (камней, раковин и пр.), передвигающихся по дну под механическим действием волн.

2. Для животных заросли цистозир являются надежным укрытием от хищников, как лес и трава для наземных животных.

3. В зарослях животные находят для себя избыток объектов питания в виде растений, животных и детрита.

4. Тенелюбивые животные находят в зарослях цистозир тень. По исследованиям В. Бауэра (Bauer V., 1929), к тенелюбивым формам относятся мшанки и гидроиды. У первых личинки прикрепляются всегда с теневой стороны субстрата. Гидроиды также предпочитают затененные места, а рост колоний всегда совершается по направлению к тени.

5. Помогая противостоять травмирующему действию движения воды, укрывая от хищников, а также предоставляя укрытие от избыточного освещения, заросли цистозир позволяют ряду прикрепленных животных—фильтраторов полностью использовать сильное движение воды в прибрежной зоне для получения пищи, т. к. быстро сменяющимися массами воды приносятся все новые планктонные организмы, являющиеся объектами питания данных животных.

Отрицательная роль сильного движения воды, выражающаяся в том, что животные подвергаются опасности быть оторванными от субстрата и унесенными в такую зону, где существование для них невозможно, вполне компенсируется и даже перекрывается пользой, которую они извлекают из существования в прибрежной зоне, особенно, если учесть целый ряд приспособлений, которыми снабжены все обитатели прибрежной зоны.

Животных представителей биоценоза цистозир по их приспособлению к движению волн можно разделить на группы.

В первую группу следует отнести животных, прочно прикрепленных к субстрату и абсолютно лишенных подвижности, таких, как губки, мшанки, гидроды, спирорбисы, баянусы, и почти неподвижных, как пластинчатожаберные моллюски (*Mytilaster* и *Mytilus*), прикрепляющиеся при помощи биссусных нитей. Сюда же можно отнести таких малоподвижных животных, как актиния и люцернaria.

Во вторую группу мы относим подвижных животных, живущих в трубках, которые прочно прикреплены к стеблям цистозир. Сюда относятся полихеты, часть амфипод и танаидовые.

В третью группу относятся ракообразные, обладающие мощными гнатоподами или клешнями, которые помогают им удерживаться в зарослях во время волнения. К ним можно отнести капреллид, многих гаммарид и гарпактицид.

В четвертую группу входят брюхоногие моллюски, способные выделять слизистую нить и удерживаться на ней в подвешенном состоянии (*Rissoa*, *Phasianella*). Наиболее характерно это приспособление для *Rissoa*, которая занимает в биоценозе *Cystoseira* доминирующее положение.

И, наконец, в пятую группу входят очень подвижные животные, которые во время волнения покидают заросли цистозир и укрываются либо в щелях камней (крабы, крабоиды, идотеи), либо плотно прижимаются к камням с противоположной ветру стороны (креветки).

В распределении большинства животных по таллому цистозир наблюдается определенная закономерность. Так, губки обычно располагаются на основном стволе. Мшанки и спирорбисы (*Spirorbis militaris*) тоже чаще расположены на основном стволе, но могут подниматься и выше. Нередко мшанки покрывают тонким налетом основания конечных веточек. На более тонких стволах располагается другой, более мелкий вид спирорбиса (*Spirorbis pusilla*). Митилиастеры и мидии расположены обычно у основания ствола, либо в развилке ветвей. Трубки полихет и бокоплавов расположены на различных участках таллома цистозир, но имеют тенденцию располагаться в нижней части. Подвижные ракообразные, брюхоногие моллюски, люцернрии располагаются между мелкими конечными ветвями, образуя подобие густой кроны дерева. К самым конечным ветвям прикрепляются зеленые водоросли, которым для фотосинтеза требуется наибольшая освещенность. Не обладая собственным стволом, они приобретают благодаря цистозире возможность располагаться на гибком стволе под самой поверхностной пленкой воды. Другие эпифиты (бурые и красные) располагаются несколько ниже. Но нередко последние прикрепляются к конечным ветвям и под действием сильной освещенности теряют натуральную окраску и приобретают зеленовато-бурую или зеленую, так что становятся малоузнаваемыми.

Большинство беспозвоночных, живущих в зарослях цистозир, обладают типичной покровительственной окраской. Один и тот же вид *Idothea*, смотря по тому, живет ли она на *Ulva* или на *Cystoseira*, имеет то светло-зеленую, то бурую окраску. Большинство идотей на цистозире,

кроме того, несут на спине более темный рисунок расчленяющего характера.

*Hippolytae* способны быстро менять свою окраску. На цистозире они обычно обладают расчленяющей окраской в виде темно-бурого стержня вдоль всего тела, что делает последних очень похожими на тонкие веточки *Cystoseira*. К покровительственной окраске следует также отнести бурые пигментные пятна на покровах *Platynereis dumerilii* (Aud), а также на раковинах *Rissoa splendida* (Eichw). Моллюски имеют первичную независимую окраску раковины, но способны находить подходящий по цвету субстрат, кроме того, их маскирует диатомовый обrost бурого цвета.

Покровительственной формой тела обладает макропод, который похож на водоросль благодаря своим длинным ветвеобразным ногам. На многочисленные шипы, покрывающие тело, макропод цепляет обрывки цистозиры, что при свойственной ему малоподвижности делает его трудно отличимым от водоросли.

Другим примером покровительственной формы тела являются *Caprellidae*, ветвеобразно вытянутые и изогнутые под углом.

Ярко окрашены несъедобные животные — губки и мшанки, которые обладают яркой голубой, сиреневой и коралловой окраской, но сразу же ее теряют после гибели.

Рыбы, живущие в зарослях, также бурого цвета. Это зеленушки-губанчики, прилипалки, а также различные *Gobiidae* и самки собачек.

С описанием качественного состава населения цистозиры мы впервые встречаемся у Зернова в его монографии «К изучению жизни Черного моря» (1913), где оно помещено под общим заголовком «Биоценоз скал». Количественный учет Зерновым не проводился.

Первое количественное изучение животного населения зарослей цистозиры было проведено В. А. Водяницким (1928).

Им было установлено, что столб воды объемом в 5 литров, заключающий куст цистозиры, содержит огромное количество животных.

Проба была взята в Новороссийской бухте.

Качественный и количественный состав флоры, входящей в биоценоз *Cystoseira*, изучался более подробно.

О качественном составе водорослей, эпифитирующих на цистозире, мы находим данные у Воронихина (1908), Зернова (1913), Арнольди (1921), Чернова (1929). Качественный и количественный состав эпифитов на *Cystoseira* в Новороссийской бухте и у берегов Кара-дага впервые изучался Морозовой-Водяницкой (1927, 1930, 1936). Ею же впервые были проведены исследования по сезонам и описаны сезонные изменения в качественном и количественном составе макрофитов.

Работ по изучению количественной динамики и внутренних связей и закономерностей биоценоза *Cystoseira barbata* Ag. в литературе нам не встречалось.

Имеющиеся работы по количественному изучению биоценозов Черного моря не включают в себя описание не только биоценоза цистозиры, но и скал. Так, Л. В. Арнольди (1941) совершенно не описывает биоценозы скал и зостеры в районе Южного берега Крыма от Балаклавы до Алупки. В. Н. Никитин (1948) также не касается биоценоза скал при изучении биоценологических группировок в восточной части Южного берега Черного моря, О. Б. Мокиевский (1949) описывает фауну литорали западного берега Крыма только на рыхлых грунтах.

Фауна участка Черного моря, непосредственно прилегающая к Кара-дагу, в количественном отношении была изучена Бекман (1902) и Шаро-

новым (1952), причем последний перечисляет основные виды комплекса, населяющего скалы, и приводит количественные данные в расчете на 1 м<sup>2</sup> площади дна.

Данная работа явилась попыткой разобраться в сложной системе взаимозависимостей, каковой является биоценоз цистозир.

Подобрать соответствующую методику для проведения подобных исследований из уже существующих методик оказалось нелегкой задачей, так как работ по количественному изучению населения зарослей было проведено сравнительно немного.

Датский ученый Петерсен (G. Petersen, 1911) впервые открыл зависимость количества животного населения от количества морской травы *Zostera*.

Однако в своих работах он пользовался дночерпателем и наряду с фауной зарослей захватывал фауну дна. Зегерштрале (S. G. Stgtrstrale, 1928) учитывал животных в зарослях *Fucus*, вынимая сачком растительность, и собранных животных перечислял на 1 кг *Fucus*'а. Сачком пользовались Коротун и Сомов (цит. по Буту, 1938), облавливая зону макрофитов.

Подобная методика ловли сачком не отвечает задаче, поставленной перед нами, так как таким образом улавливаются только подвижные животные, а все растения и неподвижные животные выпадают.

В. И. Бут (1938), работая по изучению зарослей в пойменных водоемах, пользовался драгой собственной конструкции. Устройство драги Бута не отвечало нашим задачам ввиду того, что при взятии пробы подвижные ножи драги срезают сверху и снизу столб воды в зарослях, а население нижней части талломов водорослей, таким образом, выпадает.

А. Н. и Н. Н. Липины (1939) работали на озере Снытьково по учету зарослевой фауны, пользуясь ящиком без дна. При облове фауны внутри ящика сачком выпадали микрофауна и микрофлора.

Зарослечерпатель тех же авторов дает достаточно точные данные, но неудобен ввиду своей громоздкости. Кроме того, он не приспособлен для работы на малых глубинах одного человека, и для опускания и поднятия зарослечерпателя требуется подъемная стрела.

Прибор Деньгиной (1949) хотя и удобен для количественных сборов на скалистом грунте, но предназначен для водолазных работ и слишком сложен.

Наиболее удобен для работы в зарослях макрофитов прибор Яшнова (1957) в виде сетяного цилиндра. Он легкий и удобен для взятия пробы, но клапаны, закрывающие вход в цилиндр при помощи шнура, продетого в металлические кольца, не совсем надежны, а от матерчатых стен цилиндра очень трудно отделять мелких животных, особенно ракообразных, снабженных гнатоподами.

Мы пользовались прибором собственной конструкции, действующим по принципу «цилиндра Водяницкого». Последний представляет собою стеклянную бутылку без дна (диаметром 12 см, высотой 35 см, объемом 5 литров). Куст цистозир накрывался бутылкой, снизу подрезался, и под дно подводилась тарелка. В наших исследованиях роль бутылки без дна выполняет прямоугольная призма, сделанная из прочного оцинкованного железа (рис. 1). Верхняя поверхность затянута медной сеткой с  $d = 0,25$  мм и служит для выхода вытесненного водою воздуха при опускании призмы на дно. Нижние края призмы снабжены глубокими пазами, в которых ходят две заслонки из очень плотного железа с острым режущим краем. Перед взятием пробы режущий край остро оттачивался, а пазы и трущиеся части заслонок густо смазывались тавотом.

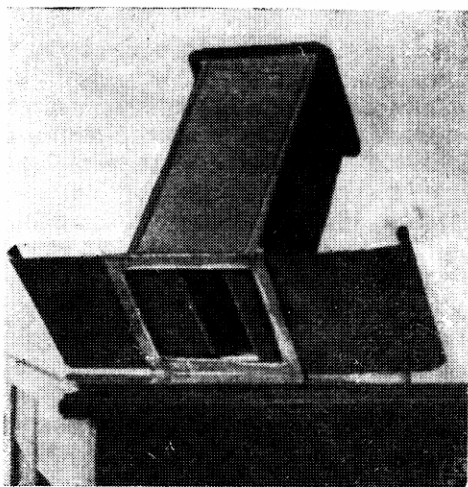


Рис. 1. Прибор для взятия проб.

После взятия пробы прибор переворачивался и вытаскивался на берег. Вода медленно стекала через сетку, и проба с оставшейся водой переливалась в бидон.

Квадратное входное отверстие прибора имеет длину каждой стороны, равную 25 см, т. е. прибор имеет площадь 625 см<sup>2</sup>. Фиксация производилась в стеклянных 8-литровых банках по обычной методике, но не сразу, а после того, как в пробе создастся недостаток кислорода вследствие чего животные, которых очень трудно отделить от водорослей не повредив (капреллиды, гаммарусы и др.), переместятся в верхние слои.

Сезонная динамика биоценоза цистозирры изучалась на материале, добытом в Казачьей бухте в районе Севастополя.

Так как растительность в прибрежной зоне не образует сплошных зарослей, а пятна, полосы и отдельные растения чередуются с лысынами, расчет биомассы компонентов цистозирового сообщества на 1 м<sup>2</sup> будет иметь сравнительно большую ошибку, чем на 1 кг цистозирры, почему мы и предпочли этот последний вид расчета.

В связи с тем, что работы проводились по одной и той же методике и одним прибором, относительные величины имеют право, как нам кажется, претендовать на сравнительно высокую точность.

Биомасса является наилучшим выражением для оценки экологических показателей, что неоднократно отмечает в своих работах Л. А. Зенкевич (1937). Численность является показательной только в рамках одного вида.

Подобно большинству исследователей (Мордухай-Болтовской, 1937), во всех данных по биомассе мы оперируем с сырым формалинным весом организмов. При определении биомассы моллюсков, последние взвешивались и учитывались вместе с раковиной, т. к. она является неразрывной частью единого целого — организма. Таким же методом пользовались при вычислении биомассы моллюсков Е. П. Турпаева (1948) и Н. С. Гавевская (1954, 1956).

Биоценоз цистозирры в общем складывается из одинаковых компонентов, несмотря на варьирование экологических условий в различных участках Черного моря.

Основными крупными группировками, обладающими значительной биомассой и входящими постоянными и обязательными компонентами в биоценоз *Cystoseira*, являются следующие:

1. Микрооброет. Сюда относятся диатомовые одноклеточные водоросли, мелкие ракообразные (в основном *Copepoda Harpacticoida*), мелкие полихеты (в основном *Syllidae*), личинки крупных ракообразных, моллюсков и полихет, а также прочие животные и их личинки (в меньшем количестве) и детрит.

2. Эпифитные водоросли.

3. Брюхоногие моллюски.
4. Полихеты.
5. Пластинчатожаберные моллюски.
6. Равноногие ракообразные.
7. Бокоплавы.
8. Десятиногие ракообразные.

Разбивка биоценоза на эти крупные группировки позволяет в общих чертах представить себе количественные взаимоотношения между растительной и животной жизнью биоценоза. Порядок расположения групп связан с величиной их биомассы. Для того, чтобы можно было получить наглядное представление о количественных соотношениях между основными группами биоценоза, нами была вычислена среднегодовая биомасса каждой группы в расчете на 1 кг сырого веса цистозеры и на этих данных построена диаграмма (рис. 4). Площадь каждого квадрата соответствует среднегодовой биомассе группы.

В цифрах те же данные выражаются следующим образом:

- Цистозира — 1000 000 мг
- Микрооброет — 309 707 мг
- Эпифиты — 190 040 мг
- Брюхоногие — 39 859 мг
- Полихеты — 3 053 мг
- Пластинчатожаберные — 1 912 мг
- Равноногие — 1 655 мг
- Бокоплавы — 1 209 мг
- Десятиногие — 816 мг

Как видно из диаграммы, наибольшей биомассой обладает растительная часть биоценоза и в ней *Cystoseira barbata* Ag. (Wor.). Однако этой водоросли в пищевых взаимоотношениях между компонентами биоценоза, обитающего на ней, отведена очень небольшая роль в силу грубости и жесткости слоевища, которые делают последнее неудобным пищевым объектом для большинства растительноядных животных. В то же время, как указывалось выше, это обстоятельство делает цистозеру очень удобным субстратом, что послужило основой к созданию вполне определенного и очень богатого в качественном и количественном отношении биоценоза зарослей цистозеры.

Подобные же богатые биоценозы, субстратом для которых служили бы водоросли, уже не раз описывались разными авторами. Так, известны работы по биоценозам *Fucus* (Зегерштрале, 1928), *Laminaria* (Гурьянова, 1922). Во время голодания, однако, некоторые животные, например,

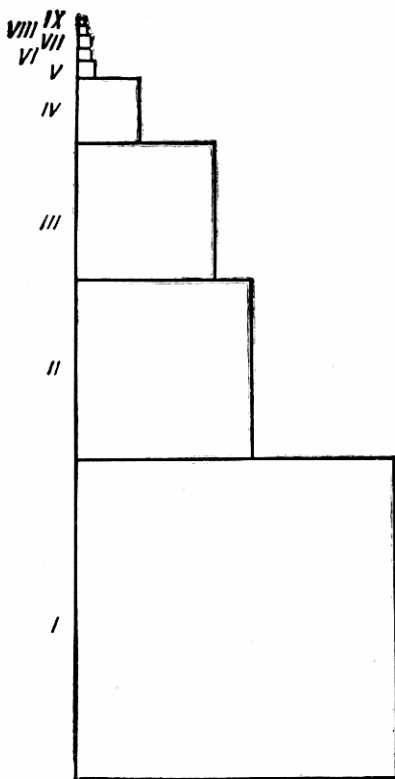


Рис. 2. Количественные соотношения между основными группами биоценоза цистозеры.

1. Цистозира.
2. Микрооброет.
3. Эпифиты.
4. Брюхоногие моллюски.
5. Полихеты.
6. Пластинчатожаберные моллюски.
7. Равноногие ракообразные.
8. Бокоплавы.
9. Десятиногие ракообразные.

*Rissoa* (Гаевская, 1954). *Idothea*, способны объедать молодые веточки цистозир. Отмершая цистозира частично выносятся на берег, составляя большую часть выбросов, остальная часть разлагается и превращается в детрит, являющийся важнейшей составной частью питания многих животных. Цистозира может достигать в летний сезон в некоторых местах до 5 кг на м<sup>2</sup> и больше (24.VI.55 г. в пробе из Казачьей бухты). Цистозировый микрооброет покрывает водоросль сплошным слоем, так что порою ветви цистозир кажутся опушенными. Сырой вес микрооброета достигает больших величин в конце лета (27.VIII.55 г. в Казачьей бухте микрооброет достигал 520 г на 1 кг сырого веса цистозир).

Эта часть биоценоза служит тем фундаментом, на котором зиждется пищевая цепь всех видов животных цистозирового сообщества. Микрооброет, основную часть которого составляют диатомовые водоросли, обладает не только большой биомассой, но и огромной продуктивностью, о чем говорят данные Морозовой-Водяницкой (1948).

Эпифиты, которые обладают различной степенью жесткости структуры своего слоевища, соответственно с этим играют большую или меньшую роль в пищевой цепи биоценоза. Жесткое слоевище *Clalostephus* и *Laurencia* с меньшей охотой поедается животными, нежели все зеленые водоросли и такие бурые и красные, как *Stilophora* и *Polisiphonia*. Но и они играют небольшую роль в питании компонентов биоценоза по сравнению с микрооброетом, а также этими же видами водорослей, но уже отмершими и превратившимися в детрит.

Наша диаграмма очень напоминает по своей идее пирамиду, приведенную Олли (W. S. Allee, 1950) для всего населения оз. Висконсин, но, если последняя имеет более широкий и общий смысл, то приведенная нами является одним из многочисленных мелких частных случаев, который демонстрирует огромное значение растительной части населения любого сообщества. Даже не учитывая цистозир и эпифиты, можно предположить, что только один микрооброет может обеспечить пищей не только данный биоценоз, но и некоторых представителей нектона. Необходимо

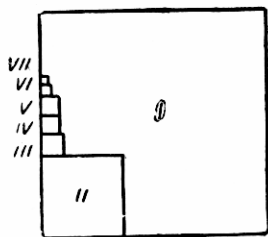


Рис. 3. Количественные соотношения между микрооброетом и основными группами животных на цистозире.

1. Микрооброет.
2. Брюхоногие моллюски.
3. Полихеты.
4. Пластиночатожаберные моллюски.
5. Равноногие ракообразные.
6. Бокоплавы.
7. Десятиногие ракообразные.

учитывать при этом быстрое размножение диатомовых. На рис. 5 в квадрат, соответствующий среднегодовой биомассе микрооброета, вписаны квадраты, соответствующие среднегодовым биомассам основных групп животных биоценоза.

Из животных компонентов биоценоза наибольшей среднегодовой биомассой обладают брюхоногие моллюски, а среди последних — *Rissoa splendida* (Eichw.), которая и является основным потребителем микрооброета (Гаевская, 1954).

Высокая биомасса *Gastropoda* соответствует их высокой численности (максимально достигая 200.000 на 1 кг цистозир). Однако это соответствие биомассы и численности не является характерным для биоценоза *Cystoseira*, о чем свидетельствуют рис. 6 и 7.

Для построения диаграммы численности использованы следующие среднегодовые величины:

1. Брюхоногие моллюски — 1 528 шт.
2. Пластиночатожаберные — 425 »

|                             |           |
|-----------------------------|-----------|
| 3. Полихеты                 | — 585 »   |
| 4. Равноногие ракообразные  | — 2 729 » |
| 5. Боклопавы                | — 1 635 » |
| 6. Десятиногие ракообразные | — 76 »    |

Подобное деление компонентов биоценоза на основные группы для выяснения общих закономерностей применялось неоднократно многими авторами. Е. С. Неизвестнова-Жакина (1937) изображает количественные отношения между основными группировками прибрежных зарослевых биоценозов пресных вод диаграммами в виде круга, которые ею называются «циклограммы». Подобным же образом биомасса основных групп зообентона одесских лиманов сведена в диаграммы Гринбартом (1950).

Диаграммы показывают соотношение между основными крупными группами животных компонентов биоценоза цистозеры, но совсем не отражают соотношений внутри каждой такой группы, где можно выделить виды, ведущие и второстепенные.

Ведущие виды, т. е. виды с большим количеством экземпляров на единицу площади образуют, по словам Кузнецова (1947), тот фон, на котором развивается разнообразная фауна морского бентоса.

Массовые популяции он считает особо продуктивными потому, что они занимают значительное место в общем круговороте веществ в водоеме. Все остальные виды являются второстепенными, или, как их называет Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1948), «субдоминантами». А. Ф. Гурьянова выделяет еще третью группу видов — это так называемые «сезонные посетители».

Вслед за Гурьяновой (1922), различавшей в биоценозе ламинарий Баренцова моря три основных группы видов, мы разбили биоценоз цистозеры на такие же три группы:

1. Постоянные виды, составляющие ядро биоценоза.

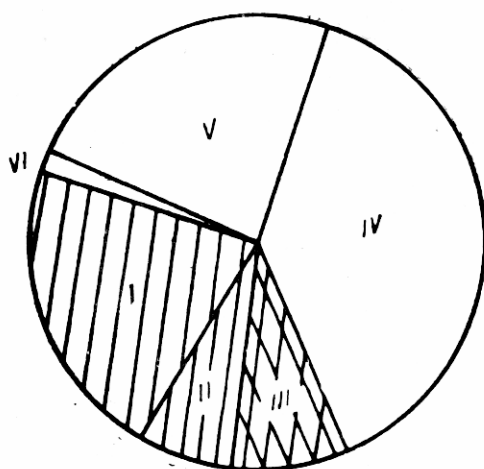


Рис. 4. Диаграмма численности основных групп животных биоценоза цистозеры.

Моллюски:  
I. Брюхоногие. II. Пластиножаберные.  
III. Полихеты.  
Ракообразные:  
IV. Равноногие. V. Боклопавы.  
VI. Десятиногие.

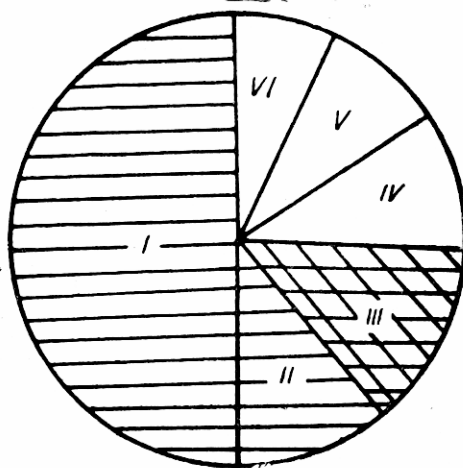


Рис. 5. Диаграмма биомассы основных групп животных биоценоза цистозеры.

2. Нехарактерные виды, случайно попавшие из соседних биоценозов.  
 3. Сезонные посетители, встречающиеся в биоценозе только в определенный сезон, а остальное время состоящие компонентами других биоценозов.

Постоянные виды в биоценозе цистозире необходимо разделить на две группы. К первой следует отнести те, которые обладают большой численностью и носят название «ведущие виды» (по Кузнецову), или «руководящие виды» (по Мордухаю-Болтовскому). В эту группу относится сравнительно немного видов, но встречаются они обычно в массовых количествах.

Из типа червей сюда следует отнести всего два вида: *Platynereis dumerilii* (Aud) и *Nereis zonata* (Malmgren).

Из равноногих ракообразных к массовым формам следует отнести всего один вид *Leptochelia sawignyi* (Kröyer).

Из бокоплавов массовыми являются два вида: *Amphithoe vaillanti* (Lucas) и *Caprella acantifera* (Czern).

Из десятиногих массовым является один вид — *Hippolyte gracilis* (Hell).

Из пластинчатожаберных *Mytilaster lineatus* (Gmel).

К другой группе принадлежат тоже постоянно встречающиеся и характерные для биоценоза виды, но их численность гораздо меньше, чем первых 8 видов.

Сюда относятся из кишечнополостных *Lucernaria campanulata* (Lmk).

Из изопод — *Idothea baltica* (Pallas), *Dynamene bidentata* (Adam).

Из амфипод — *Erichtonius difformis* (M.—Edw.), *Dexamine spinosa* (Mont.), *Hiale pontica* (Rathke), *Gammarus locusta* (L.), *Caprella danilewskii* (Czern).

Из декапод — *Macropodia aegyptia* (M.—Edw.)

Из пантопод — *Pallene phantoma* (Dohrn.).

Из брюхоногих — *Cerithiolum (Bittium) reticulatum* (Da Casta), *Phasianella pontica* (Mil).

По сравнению с прочими обитателями бентоса индивидуальные размеры и веса компонентов биоценоза цистозире невелики. В таблице № 1 показаны индивидуальные веса и размеры некоторых видов и групп, входящих в биоценоз цистозире.

Максимальные размеры животных не являются преобладающими, а, наоборот, наиболее редки и приведены просто для сравнения. Преобладание тех или иных размеров среди животных данного вида связано с возрастом данной популяции.

Ко второй группе — жителей соседних фаций — следует отнести всех тех животных, которые встречаются на цистозире в числе нескольких экземпляров и нерегулярно, в то время, как в других биоценозах являются ведущими формами. К ним относятся такие представители биоценоза песка, как *Gibbula euxinica* (Andr.) и *Cyclonassa kamyschiensis* (Chenu), которые встречаются обычно на цистозире, близко расположенной от песчаного грунта и зарослей zostеры, в числе 1—2 экземпляров, и прикрепляющаяся обычно к скалам *Mytilus galloprovincialis* (Lam).

К таким животным следует отнести кумацею *Iphinoe serrata* (Norman), очень редко встречающуюся в биоценозе, эвриойкиную форму опресненных участков Черного моря. Сюда же следует отнести иногда прикрепляющихся к цистозире баянусов и хтамалусов, которые обычно прикрепляются к камням, скалам и другим твердым предметам. Изредка на цистозире встречаются хитоны, мизиды, голые моллюски (последние

Таблица 1

Максимальные индивидуальные веса и размеры основных групп животных в биоценозе

|                                      | Виды<br>и группы                    | Максималь-<br>ный размер<br>в мм | Максималь-<br>ный вес<br>в мг | Примечание                                  |
|--------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|---------------------------------------------|
| Брюхоногие<br>моллюски               | Риссои<br>Фазиянелли<br>Церитиолумы | 8—7,5<br>9—8<br>12—11            | 63—62<br>140—115<br>60—56     |                                             |
| Пластинчато-<br>жаберные<br>моллюски | Мидии<br>Митилястеры                | 30—25<br>20—18                   | 3710—2790<br>1190—750         | Такие крупные<br>встречаются<br>очень редко |
| Полихеты                             |                                     | 30—24                            | 32—30                         |                                             |
| Равноногие<br>ракообразные           | Танаиды<br>Идотей<br>Динамены       | 5—4<br>23—20<br>5—3              | 1,1—1<br>72—67<br>10—6        |                                             |
| Бокоплавы                            | Гаммарусы<br>Капреллиды             | 7—6<br>10—8                      | 7—6<br>1,1—1                  | <i>Gamarellus<br/>carinatus</i><br>крупнее  |
| Десятиногие                          | Гипполиты<br>Макроподы              | 10—8<br>14                       | 13—9<br>187                   |                                             |

распространены на глубоководной цистозире), асцидии (из них ботриллюсы встречаются довольно часто). В эту же группу следует отнести постоянно встречающихся на цистозире гидроидов, губок, мшанок и спирорбисов. Эти животные могут покрывать цистозирю в огромных количествах, но специфические условия в зарослях для них безразличны и цистозира ими используется просто как твердый субстрат наряду с камнями, сваями, раковинами моллюсков и прочими, годными для прикрепления предметов. Являясь фильтраторами, они и по способу получения пищи не зависят от цистозир. Благоприятные условия для них состоят в движении воды, чем характеризуется вся прибрежная зона вообще. Но так как ряд видов этих животных является постоянными компонентами биоценоза, то игнорировать их было бы неверно, т. к. они вступают в ряд связей с другими животными биоценоза. Они участвуют в конкурентной борьбе за место, могут частично питаться микрообростом и, наконец, служить объектами питания (капреллиды объедают гидроиды).

К третьей группе сезонных посетителей, как уже говорилось, относятся почти все макрофиты, эпифитирующие на цистозире (этому вопросу посвящена специальная работа автора).

Из животных сюда принадлежит *Gamarellus carinatus* (Rathke), который выходит из глубин для размножения, и ряд животных, живущих в теплое время у самого уреза воды.

Для животных, размножающихся в определенные сезоны года, увеличение численности связано с периодом массового появления молоди. Наоборот, в периоды, удаленные от сроков размножения, численность резко снижается.

Это видно на графиках (рис. 6—11), демонстрирующих сезонную динамику численности и биомассы основных групп животных на цистозире.

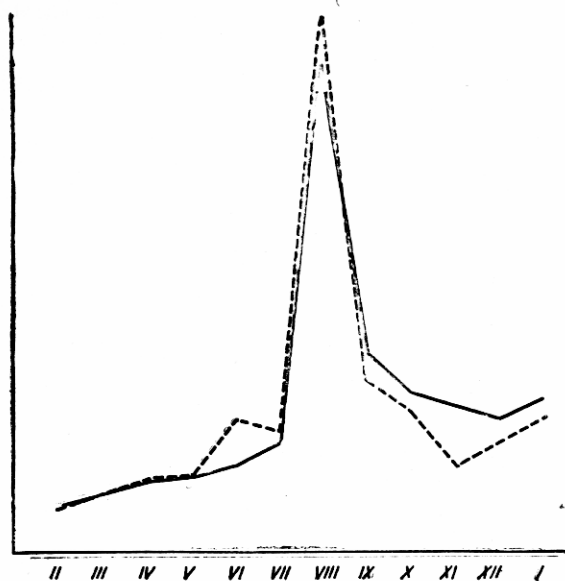


Рис. 6. Сезонная динамика численности и биомассы брюхоногих моллюсков.

планктона, но т. к. биомасса молодых моллюсков еще очень мала, в ходе кривой биомассы подобного пика не наблюдается. Некоторое снижение численности в июле связано с выеданием рыбами. В августе резко возрастают и биомасса и численность за счет роста молодых форм *Rissoa splendida* (Eichw.) и резкого увеличения численности и биомассы *Cerithiolum reticulatum* (Da Costa). В сентябре численность обоих видов резко снижается, и процесс снижения продолжается вплоть до января, когда наступает период зимнего перемещения брюхоногих с более мелководных участков. В холодные месяцы года снижение численности и биомассы происходит за счет естественного отмирания взрослых форм. С ноября до января на цистозире почти совсем не остается церитиолюмов.

На рисунке 7 изображены кривые численности и биомассы пластинчатожабрных моллюсков. Ход кривых зависит в основном от *Mytilaster lineatus* (Gmel.). Уже с февраля численность и биомасса возрастают за

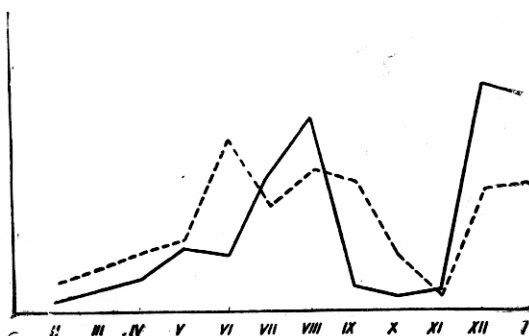


Рис. 7. Сезонная динамика численности и биомассы пластинчатожабрных моллюсков.

На всех графиках показаны соотношения между ходом кривых численности и биомассы основных групп животных на протяжении года, начиная с февраля и кончая январем. Пунктирные линии обозначают численность, сплошные — биомассу.

На 6 рисунке изображены кривые численности и биомассы брюхоногих моллюсков. Основным видом, от которого зависит ход кривых, является *Rissoa splendida* (Eichw.):

Первый пик кривой численности (в июне) связан с оседанием молоди риссои из

счет молоди, начавшей оседать в январе довольно интенсивно, а в июне численность достигает своего максимума за счет молодых митилястеров, а также мидий, которых в июне на цистозире наблюдается максимальное количество.

Однако биомасса в июне не только не возрастает, но даже несколько уменьшается за

счет исчезновения наиболее крупных моллюсков и преобладания мелких экземпляров (2—3 мм).

В июле численность снижается за счет гибели и выедания рыбами молодых моллюсков с тонкой раковинкой, однако биомасса продолжает возрастать за счет интенсивного прироста в весе оставшихся. В августе резко снижается количество мидий, однако этого нельзя сказать о митилястерах, численность которых возрастает за счет подросших за месяц личинок, имевших во второй половине прошлого месяца размеры менее 1 мм.

Биомасса продолжает увеличиваться до сентября, к концу которого резко снижается, в основном, за счет почти полного исчезновения мидий. В октябре и ноябре численность и биомасса наиболее низки. В декабре и январе численность и биомасса значительно возрастают в связи с похолоданием и штормовой погодой. Мидии и митилястеры обладают способностью передвигаться, избегая таким образом неблагоприятных условий, таких, как пересыхание, снижение температуры, оледенение.

Увеличение численности и биомассы этих моллюсков и связано с таким переползанием последних с камней и водорослей, расположенных ближе к урезу воды, где наблюдаются самые низкие температуры воды и иногда образуется неширокая кромка льда.

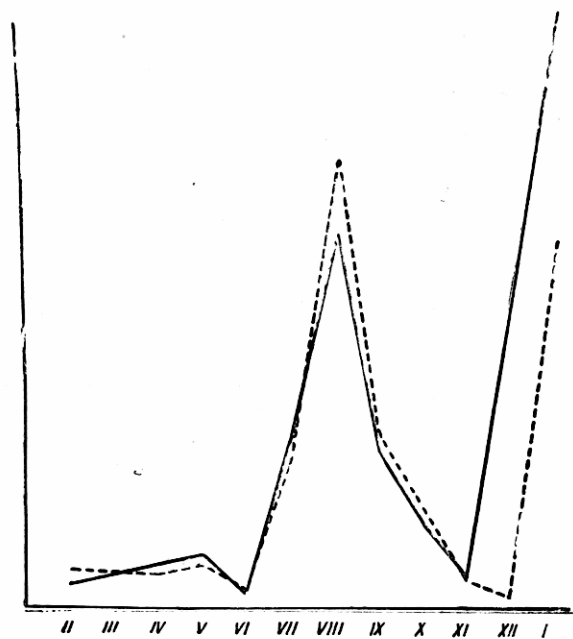


Рис. 8. Сезонная динамика численности и биомассы полихет.

На рисунке 8 показана кривая численности полихет. С февраля по май наблюдаются сравнительно низкие биомасса и численность. В этот период в состав биоценоза входят исключительно взрослые формы. К маю численность и биомасса несколько возрастают за счет появления молодых особей. Некоторое снижение в июне, связанное с фактором выедания рыбами, сменяется пиком, соответствующим периоду массового размножения и активного роста молодых особей (июль, август, сентябрь). С сентября по ноябрь наблюдается снижение, связанное с естественным отмиранием взрос-

лых особей. Второй пик наблюдается в ноябре, декабре и январе за счет зимнего переселения взрослых полихет из более мелких участков прибрежной полосы.

На рисунке 9 представлены кривые численности и биомассы *Isopoda*, куда входят *Leptochelia*, *Idothea* и *Dynamene*. В феврале наблюдается

относительно небольшое количество танаид (около 600 на 1 кг сырого веса цистозеры), морских тараканов насчитывается не более десятка, а динамены не обнаруживаются вовсе. К апрелю численность и биомасса возрастают за счет появления динамен и увеличения количества морских тараканов, что связано с возвращением последних с больших глубин, куда они уходили на холодное время года. Количество танаид относительно неизменно.

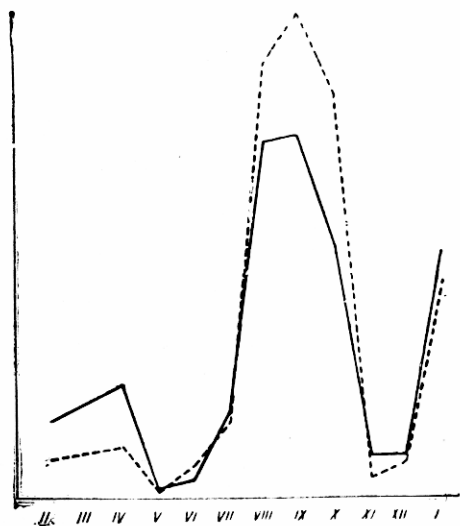


Рис. 9. Сезонная динамика численности и биомассы равноногих ракообразных

Число танаид очень незначительно. Морские тараканы в количестве не снижаются, они достигают своих максимальных индивидуальных размеров, и часть самок несет на себе яйца. В декабре картина остается при-

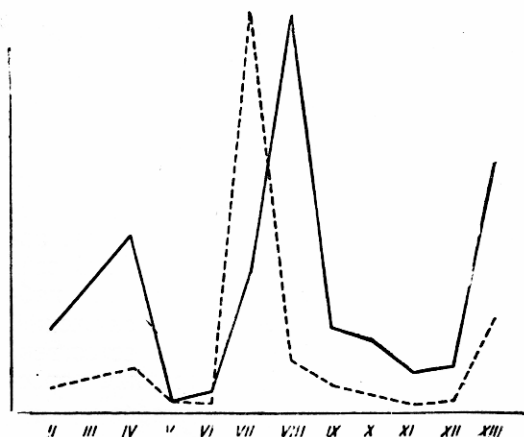


Рис. 10. Сезонная динамика численности и биомассы бокоплавов.

В мае и июне количество равноногих раков падает. Очевидно, это связано с выеданием рыбами. С конца июня по сентябрь наблюдается резкое увеличение численности и биомассы за счет размножения морских тараканов и танаид. В июне появляются в массе очень мелкие (1—2 мм) танаиды, среди морских тараканов преобладают размеры 3—5 мм. В июле и августе рост численности и биомассы связан исключительно с размножением танаид. Большинство динамен, встречающихся в этот период в количестве нескольких штук на 1 кг веса цистозеры, имеют мелкие размеры (1—2 мм). Спад численности и биомассы *Isopoda* наблюдается в октябре за счет танаид в связи с похолоданием. В ноябре количество равноногих раков падает. Очевидно, это связано с выеданием рыбами. В январе скачок биомассы связан, в основном, с увеличением количества морских тараканов за счет переселения на эту глубину особей из более мелководных участков в связи с самыми низкими температурами воды в январе.

На рисунке 10 изображены кривые численности и биомассы бокоплавов. С февраля по апрель наблюдается подъем численности за счет мелких форм в 2—3 мм. В мае и июне численность снижается за счет выедания рыбами, но с июля численность сильно возрастает за счет мелких капрел.

лид и бокоплавов. Биомасса достигает своей высшей точки гораздо позже, в августе, благодаря росту молодого поколения. С конца сентября биомасса спадает в связи с похолоданием, однако встречается большое количество яйценосных самок *Amphithoe vaillanti* (Lucas) вплоть до ноября. Резкое увеличение биомассы в январе происходит за счет зимней сезонной формы *Gamarellus carinatus* (Rathke) и резкого повышения количества *Dexamine spinosa* (Mont).

Кривые численности и биомассы десятиногих раков (рис. 11) носят наиболее случайный характер благодаря макроподам, встречающимся в малом количестве, но имеющим сравнительно с наиболее массовой формой десятиногих — гипполитами — очень большой вес. С февраля по июнь численность и биомасса почти не изменяются и целиком определяются гипполитами. В июле количество гипполитов возрастает почти вдвое, биомасса резко возрастает

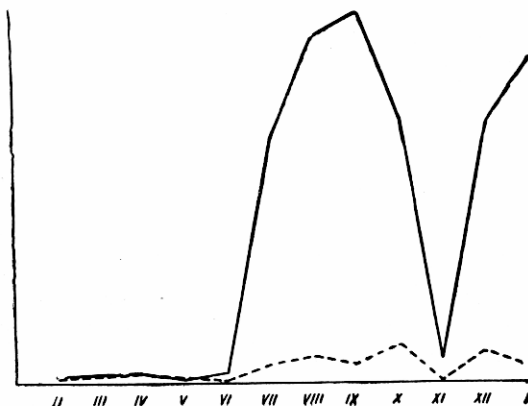


Рис. 11. Сезонная динамика численности и биомассы десятиногих ракообразных

за счет значительного числа икроносных самок, а также нескольких крабоидов. В августе, помимо роста молодого поколения гипполит, на увеличение биомассы влияет появление макроподов, хотя на численности оно почти не сказывается (около 10 макроподов на 1 кг сырого веса цистозир).

В сентябре высокая биомасса связана с малочисленными, но обладающими большим весом, крабоидами. В октябре биомасса падает за счет отсутствия макроподов и крабоидов. В ноябре и количество гипполитов очень небольшое (всего около 9 креветок на 1 кг сырого веса цистозир). В декабре количество гипполитов еще меньше, но биомасса и численность возрастают за счет крабов и крабоидов. К концу января количество гипполитов возрастает, но высокая биомасса определяется, в основном, очень крупными, но встречающимися единично макроподами.

Из графиков сезонной динамики явственно видно, что почти у всех групп животных имеются два периода резкого увеличения биомассы — летний (июль, август, сентябрь) и зимний (январь). Первый период — это период естественного увеличения биомассы компонентов биоценоза за счет молодого поколения, он связан и с увеличением численности. Второй период связан с низкими температурами, когда рост биомассы происходит за счет либо холодолюбивых форм (*Gamarellus carinatus* (Rathke)), которые в летнее время года существуют на больших глубинах, а компонентами биоценоза цистозир становятся только на период холодов, либо животных, живущих у самого уреза воды, которые укрываются в зарослях цистозир от холодов, т. к. цистозира расположена несколько глубже (приблизительно не менее, чем на 20 см глубины).

Подобное повышение биомассы бентоса от июня к августу было отмечено Мордухай-Болтовским (1948) в Миусском лимане. В последнем наблюдается резкое снижение биомассы от мая к июню за счет отмирания

взрослых форм, а затем постепенное повышение благодаря размножению и росту молоди. Иная картина наблюдается в лиманах северо-восточной части Черного моря (Днестровский и др.), где Гринбартом (1955) отмечается уменьшение биомассы бентоса за счет нагула рыбы летом. Увеличение биомассы наступает осенью, а к ноябрю биомасса вновь начинает снижаться. Такая разноречивость сведений по сезонной динамике вызывает предположение о сравнительно меньшем значении фактора выедания, а следовательно, и о меньшей численности рыбного населения в бухтах побережья Крыма и в Миусском лимане.

Основным фактором, помимо внутренних факторов, играющих главную роль в биологии каждого отдельного вида, является  $T^\circ$ , колебания которой оказывают регулирующее действие на основные процессы жизни биоценоза — размножение, рост, оседание личинок из планктона.

Так как на вышеприведенных графиках отражены сезонные изменения численности и биомассы не отдельных видов животных, а целых групп, в которых динамика отдельных постоянных компонентов биоценоза зачастую бывает замаскирована сезонными посетителями, то следует отметить основную общую тенденцию в количественной динамике большинства видов. В основных чертах она будет сводиться к следующему:

1. Весна — начало лета. Увеличение биомассы связано с размножением и оседанием молоди. Выедание рыбами незначительное.

2. Лето. Рост биомассы продолжается, несмотря на то, что в этот период фактор выедания рыбами должен становиться решающим, т. к. их численность к этому времени увеличивается за счет нового поколения. Снижение численности за счет выедания рыбами наблюдается в мае и июне для полихет и ракообразных и в июле для моллюсков.

3. Осень. Биомасса высокая. У многих видов наступает второй период размножения. Так, у гипполит в сентябре—октябре наблюдается интенсивное размножение. Спирорбисы и губки дают даже до трех поколений в году. Выедание снижается.

4. Зима. Биомасса снижается за счет естественной смертности\*). Выедание практически отсутствует.

Не для всех представителей биоценоза можно вычертить график сезонной динамики биомассы. Малочисленные и неподдающиеся количественному учету животные требуют отдельного описания.

Среди таких представителей биоценоза цистозирры следует отметить люцернарию — *Lucernaria campanulata* (Lmk.), которая встречается почти постоянно, но в небольшом количестве экземпляров.

Среднегодовая биомасса люцернарии—121 мг, при численности, равной 9 экземплярам на 1 кг веса цистозирры. Не встречались люцернарии в пробах за ноябрь и декабрь месяцы 1955 г., хотя в эти же месяцы 1954 г. они были. В изменении количества люцернарий в определенные сезоны нет никакой закономерности.

Среди прочих, не поддающихся счету компонентов биоценоза, выделяются губки, представленные в основном двумя видами: *Reniera informis* (Schd.), *Spongelia palescens* (Schd.) и мшанки, в основном *Lepralia pallasiana* (Moll.). Количество последних может учитываться только в виде биомассы и выражается в следующих среднегодовых цифрах на 1 кг сырого веса цистозирры: мшанки — 5 г, губки — 58 г. Сезонной динамики у мшанок и губок обнаружить не удалось. Не поддаются количественному учету гидроиды, представленные в основном тремя мас-

\*Примечание. Необходимо к числу факторов, снижающих биомассу, отнести штормовые погоды зимнего времени, как явления случайного порядка.

совыми видами: *Aglaophenia pluma* (Luc), *Sertularella polysonias* (Gr.), *Podocoryne carnea* (M. Sars). О каждом из этих видов в отдельности можно сказать следующее: *Aglaophenia* встречается в заметном количестве с конца сентября по июнь. В августе на мелководье мы эти виды не встречали, что, очевидно, связано с высокими температурами воды. Особенно много *Aglaophenia* в декабре, январе и феврале. *Sertularella* встречается в те же месяцы, но в конце сентября гидроиды попадаются единично, а в январе их численность превосходит количество двух других. Массовое появление *Podocoryne* приходится на сентябрь. В октябре, ноябре и декабре этот гидроид встречается в заметном количестве, но с конца января начинает исчезать.

Массовыми на цистозире являются спирорбисы, представленные следующими видами: *Spirorbis pusilla* (Rathke) и *S. militaris* (Clap.) Их количество может достигать 1—9 тысяч на 1 кг цистозеры. Однако учитывать спирорбисов трудно ввиду того, что среди домиков последних очень большой % пустых. Следует отметить, что массовое появление моллюски происходит в летние месяцы (июль).

Биоценоз цистозеры начал складываться в послетретичный период из средиземноморских вселенцев, первым из которых должна была явиться цистозера. Вид *Cystoseira barbata* Ag. (Wor.) широко распространен в Средиземном и Адриатическом морях, наряду со многими другими видами рода *Cystoseira*. В Черном море других видов рода *Cystoseira*, кроме этого, не встречается. Следует особо подчеркнуть, что это южная форма, не найденная в холодных морях, о чем свидетельствуют подробнейшие флористические исследования Зиновой (1953) в северных морях СССР, а также в Охотском море, Татарском проливе и у ю.-в. берегов Камчатки (Зинова, 1954). Одной из причин отсутствия этого вида на севере являются, очевидно, высокие требования к освещенности, с чем, наверно, связан и тот факт, что цистозера предпочитает малые глубины и почти никогда не опускается ниже 25 м. Смены поколений у цистозеры не происходит, поэтому заросли цистозеры однородны морфологически и по своим требованиям к условиям среды. Гаплоидными у цистозеры бывают только половые клетки, которые находятся на концах веток в обоеполох скафидиях. Начиная с первых лет и кончая предельным возрастом, который может достигать 20 и более лет, цистозера создает определенные условия для существования однообразной фауны, целиком состоящей из вселенцев из Средиземного моря.

В биоценозе цистозеры нет ни одного древнего автохтона, хотя последние составляют 14,3% всей черноморской фауны (Совинский, 1904). Из этих третичных реликтов Понто-Каспийского бассейна в зарослях цистозеры встречается один вид кумацей *Iphinoë serrata* (Norm. K). Этот вид, как и другие кумовые, живет в основной массе в реках и открытых лиманах, а на цистозире встречается изредка благодаря своей эвриойкийности, но не входит постоянным членом в этот комплекс.

Вся каспийская фауна вообще тяготеет к менее соленым местам — особенно к эстуариям рек. Это прибрежные оксифильные формы, иммигрировавшие из северного Каспия в послеледниковый период (Мордухай-Болтовской, 1953).

Из всех компонентов биоценоза цистозеры только один вид *Dynamene bidentata* (Adam.) не найден в Средиземном море. Этот вид является единственной бореальной формой биоценоза. Вселение его могло произойти либо непосредственно с Севера в период соединения Каспийско—Черноморского бассейна с Северным океаном, либо через Сре-

земное море в период похолодания, а затем, с потеплением климата, этот вид мог вымереть в Средиземном море, и ареал стал разорванным.

Как уже издавна отмечалось многими авторами (Куделин, 1911 и др.), расселение видов в новых для них ареалах происходит обычно в личиночном состоянии. Так, очевидно, совершался переход средиземноморских форм в менее соленое Черное море. Однако в географическом распространении животных основную роль играют грунты, т. к. планктонные личинки оседают при наличии соответствующего грунта.

К. М. Дерюгин (1915) особо подчеркивает, что из всех факторов свойство субстрата для распределения животных форм является одним из важнейших. Состав биоценозов зависит от субстрата, большое влияние оказывают также  $t^{\circ}$  и волнение. Описанный им биоценоз фукусов аналогичен биоценозу цистозире не только по экологическим условиям, но и по составу форм его слагающих: гидроиды, мшанки, изоподы, амфиподы, моллюски.

Если грунт не отвечает основным жизненным требованиям животного, то личинка либо вовсе не оседает, либо животное гибнет уже после оседания, как происходит, например, с мидиями, поселяющимися на цистозире. В период массового оседания мидий (конец лета) стебли цистозире покрыты большим количеством мелких мидий. Однако уже к осени часть мидий отрывается, и остаются небольшие экземпляры в количестве нескольких штук и то только у основания крупных ветвей. Крупные мидии встречаются на цистозире только в местах, подверженных более слабому волнению, обычно в неглубоких бухтах, или в расщелинах скал и камней.

Развитой литорали в силу отсутствия ярко выраженных приливов и отливов в Черном море нет, и соответствующие средиземноморские организмы в Черном море распределились по супралиторали и sublиторали. Встретив в Черном море ряд таких основных благоприятных факторов, как скалистый грунт, тянущийся на глубину до 25 метров и покрытый густыми зарослями цистозире, избыток пищи в виде диатомового микрооброства и прочих растений и животных, а также хорошую аэрацию благодаря движению воды и растительности, средиземноморские вселенцы приспособились к другим, неблагоприятным факторам, как более низкая соленость, более низкие минимальные температуры и т. д.

Отбор, очевидно, производился, во-первых, в зависимости от степени приспособленности к движению воды, поэтому больше возможности выжить имели водорослевые средиземноморские формы, снабженные особыми органами прикрепления. Все основные виды цистозирового сообщества являются обитателями либо водорослевых биоценозов, либо зарослей высших водных растений. Так, близкий к массовому виду бокоплавов на цистозире *Amphithoe vaillanti* вид *A. rubricata* (Montagu) живет в Средиземном море на посеидонии, на которой строит свои трубки.

Интересно, что зарослевые биоценозы характеризуются специфическим набором видов. Так, в Японском море Мокиевский О. Б. (1956) отмечает для всего Приморья стойкую и очень богатую по числу видов и особой группировку, населяющую заросли багряннок и бурой водоросли *Sphaerotrichia*. Эта sublиторальная кайма Приморья с незначительными приливами населена таким составом видов, который несколько напоминает состав биоценоза цистозире. Здесь многочисленны *Caprellidae*, различные виды из рода *Amphithoe*, изоподки из рода *Dinamenella*, полихеты и ряд других животных. Далее автор отмечает, что приуроченность этих животных к определенным видам водорослей отсутствует, а значение имеет только форма слоевища: на разветвленных, удобных для прикрепления, а также дающих убежище мелким животным водорослях фа-

уна крайне богата, на менее или вовсе неразветвленных—население гораздо беднее, плоские слоевища почти совсем лишены фауны.

Во-вторых, в зависимости от способности переносить низкие температуры зимнего времени, поэтому большую часть цистозирового комплекса составляют бореальные формы Средиземного моря.

В дальнейшем при формировании биоценоза численность и биомасса различных видов достигли определенного подвижного равновесия. В этих количественных соотношениях сыграли роль две группы факторов: внутренние и внешние в их исторической перспективе.

К внутренним факторам следует отнести:

1. Плодовитость и приспособления к сохранению потомства.
2. Приспособления к самосохранению против хищников и средства прикрепления против движения воды.
3. Средства перемещения (особенно личиночных форм).
4. Степень экологической пластичности.

К внешним факторам относятся:

1. Условия среды обитания, важнейшими из которых являются грунт, совокупность гидрологических условий, максимальные и минимальные температуры, соленость, глубина и освещенность.

2. Межвидовые отношения, важнейшими из которых являются пищевые.

Можно различить два типа приспособлений к условиям внешней среды:

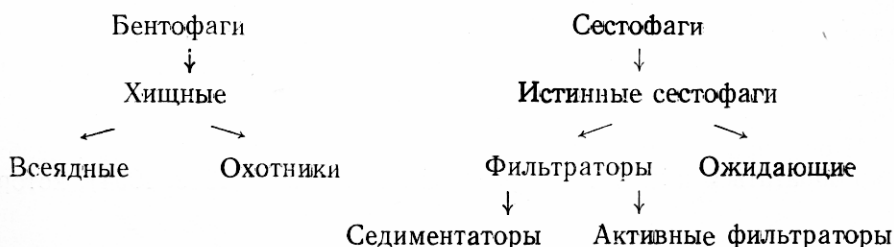
1. Цельная адаптация — когда вид в биоценозе цистозир проделывает весь свой жизненный цикл. Такой цельной адаптацией обладают первые две группы компонентов биоценоза (руководящие виды и субдоминанты).

2. Раздельная адаптация — когда условия пригодны только для одной жизненной стадии. Раздельной адаптацией обладают сезонные посетители, к которым относятся многие сезонные эпифиты, *Gamarellus carinatus* (Rathke) и ряд других видов.

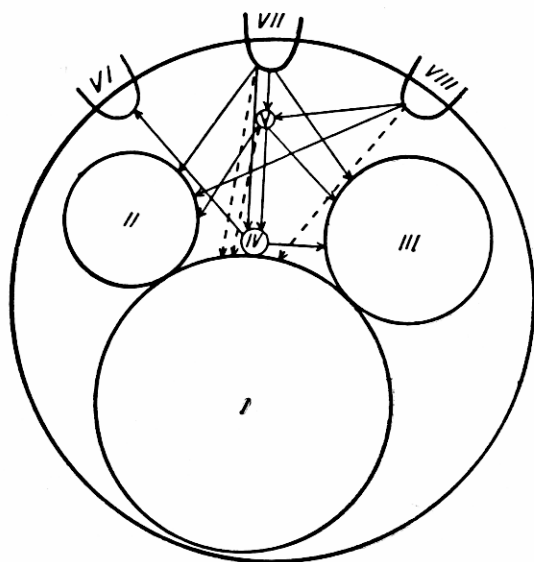
Пища не служит фактором, определяющим распределение массовых видов, т. к. морские беспозвоночные вообще легко переключаются с одной пищи на другую, и не является объектом борьбы за существование между массовыми видами, т. к. последние живут при достаточном количестве пищи. Конкуренция идет по линии борьбы за пространство прямым путем, как уже упоминалось выше, и путем отбора по степени приспособленности к волнению, температуре, освещенности, субстрату и прочим внешним условиям.

Но пища влияет на другую важную сторону существования видов—на количественную динамику, т. к. в последней немаловажная роль принадлежит фактору выедания массовых видов со стороны хищников.

Пользуясь классификацией Турпаевой (1948, 1949, 1954), население цистозир можно разделить на следующие пищевые группировки:



Наиболее типичны для прибрежных биоценозов две пищевые группировки — фильтраторы (мидии, асцидии, баянусы и др.) и ожидающие (люцернрии, актинии и др.), т. к. постоянное движение и смена воды в прибрежной зоне создают приток пищи из большой толщи воды. Ожидающим животным сравнительно легко противостоять движению воды т. к. это прочно прикрепленные и неподвижно сидящие формы, вооруженные венчиком щупалец. Самой грубой схемой пищевых взаимоотношений будет такая, в которой все животные будут разделены на две группы — подвижных и неподвижных, как это представлено на рис. 14.



1. Цистозера.
2. Эпифиты.
3. Микрооброет.
4. Неподвижные животные.
5. Подвижные животные.
6. Планктон.
7. Рыбы.

Рис. 12 Упрощенная схема пищевых взаимоотношений в биоценозе цистозеры

В группу неподвижных животных относятся пластинчатожаберные моллюски, люцернрии, губки, мшанки, спирорбисы, гидроиды, асцидии, актинии и баянусы, встречающиеся на цистозере. Все остальные животные — подвижные. Компоненты биоценоза на диаграмме изображены внутри круга. Пищевые взаимоотношения между биоценозом цистозеры и окружающей средой осуществляются через посредство планктона, рыб и крупных донных декапод (крабов и креветок). Планктон может являться пищей фильтраторов (Турпаева 1948, 1949, 1954), неподвижных животных, а рыбы и декаподы находят пищу в зарослях цистозеры. Острия стрел в диаграмме направлены к объектам питания, а пунктирные линии означают, что

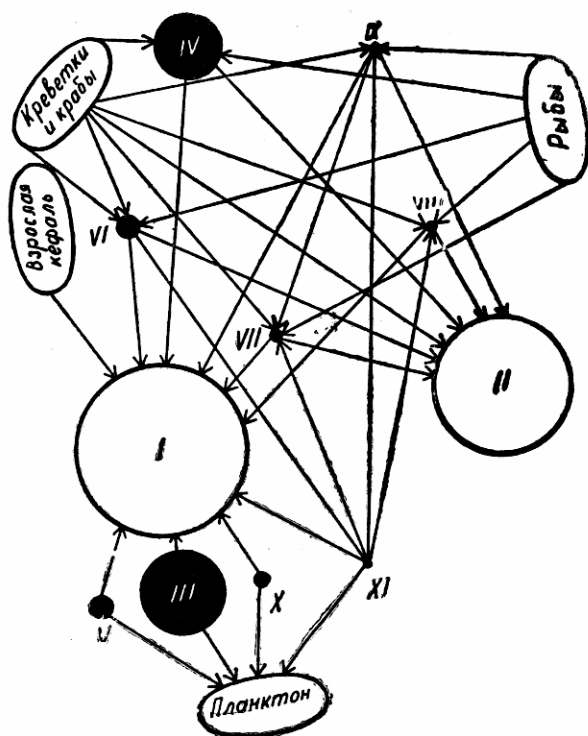
питание данным объектом возможно, но не характерно.

Из рыб, питающихся компонентами биоценоза цистозеры, можно назвать следующих: кефаль (Ткачева, 1940), бычковых (Арнольди, 1949), зеленушку, перепелку, ошибня (Виноградова, 1950), прилипалку, собачку, рыбу-иглу. Водорослями могут питаться собачки, хараксы и караси. Зеленушки, в основном, питаются моллюсками. Многие питаются ракообразными, особенно бокоплавами (бычки, смарида, зеленуха, перепелка, ерш). Часть питается полихетами (собачки). Из перечисленных рыб — прилипалок и зеленушек следует отнести к характерным обитателям зарослей цистозеры. Особое положение занимает взрослая кефаль, питающаяся микрооброетом. На рис. 2 наглядно показана огромная биомасса микрооброета по сравнению с биомассой основных групп животных биоценоза.

Чтобы правильно судить о реальных запасах микрооброета, необходимо обратиться к данным Морозовой-Водяницкой (1948, 1954), которая

указывает на огромную продуктивность диатомовых, равную 72—80% от первоначальной биомассы в сутки. Такая продуктивность делает микрооб-рост, основную часть которого составляют диатомовые водоросли, тем избыточным продуктом биоценоза, который недоиспользуется компонен-тами внутри последнего и может служить пищей другим животным при-брежных вод.

На рис. 13 изображена более подробная схема пищевых связей био-ценоза цистозир.



- |                |                                    |
|----------------|------------------------------------|
| 1. Микрооброс. | 7. Бокоплавы.                      |
| 2. Эпифиты.    | 8. Десятиногие ракообразные.       |
| 3. Губки.      | 9. Равноногие ракообразные.        |
| 4. Брюхоногие. | 10. Пластиночатожаберные моллюски. |
| 5. Мшанки.     | 11. Люцернрии.                     |
| 6. Полихеты.   |                                    |

Рис. 13. Схема пищевых связей между основными компонентами биоценоза цистозир.

В результате всего вышесказанного можно прийти, как нам кажется, к выводу, что совокупность животного и растительного населения *Cystoseira barbata* Ag. (Wor.) составляет вполне определенный самостоятельный биоценоз, выступающий во всех своих внутренних и внешних связях как единое целое.

## ЛИТЕРАТУРА

- Арнольди Г. В., 1941. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря: I. Южный берег Крыма. Тр. ЗИН АН СССР, т. 7, вып. 2.
- Арнольди Л. В., 1949. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив. Тр. Севастоп. биол. ст.; т. 7.
- Бекман М. Ю., 1952. Материалы для количественной характеристики донной фауны Черного моря у Карадага. Тр. Карадаг. биол. ст., вып. 12.
- Бут В. И., 1938. Количественная драга для исследования бентоса зарослей в водоемах. ДАН СССР, новая серия, т. XXI, № 3.
- Верещагин Г., 1922. О биоценозах и стациях в водоемах. Тр. I Всеросс. съезда зоол., анат. и гистол. в Петербурге.
- Виноградов З. А., 1950. Материалы по биологии моллюсков Черного моря. Тр. Карадаг. биол. ст., вып. 9.
- Водяницкий В. А., 1928. Отчет о работе Новороссийской биологической станции им. проф. В. М. Арнольди за 1927 г. Гидробиологич. журнал, т. VII, № 3—4.
- Воронихин Н. Н., 1908. О распределении водорослей в Черном море у Севастополя. Тр. Санкт-Петербургск. о-ва естествоиспыт., т. 37, вып. 3.
- Гаевская Н. С., 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщ. 1. Питание брюхоногого моллюска риссоа. Тр. ин-та океанологии, т. 8.
- Гаевская Н. С., 1956. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 2. Питание брюхоногого моллюска *Cerithium reticulatum* (Da Costa). Бюллетень Моск. о-ва испыт. природы. Отдел биологии, т. GXI (5).
- Гринбарт С. Б., 1950. Зообентос Одесских лиманів. Пр. Одеськ. Держ. Унів. вып. 3(64).
- Гурьянова Е. Ф., 1922. Биоценоз ламинарий Баренцова моря. Тр. I Всероссийск. съезда зоол., анат. и гистол. в Петербурге.
- Денъгина Р. С., 1949. О новом приборе для количественных сборов на скалистом грунте. Зоол. журнал, т. XXVIII, вып. 3.
- Дерюгин К. М., 1915. Фауна Кольского залива и условия ее существования. Записки Импер. АН, VIII серия, т. XXXIV, № 1.
- Жадин В. И., 1922. Донная фауна реки Оки под городом Муромом. Тр. I Всероссийск. съезда зоол., анат. и гистол. в Петербурге.
- Зенкевич Л. А. и Броцкая В. И., 1937. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря. Ученые записки МГУ, вып. XIII.
- Зернов С. А., 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Записки АН, Серия 8, т. XXXII.
- Зинова А. Д., 1953. Определитель бурых водорослей Северных морей СССР. Москва—Ленинград.
- Зинова Е. С., 1954. Морские водоросли Юго-Восточной Камчатки. Водоросли Охотского моря. Водоросли Татарского пролива. Споровые растения, т. 9.
- Куделин Н., 1911. О распределении животных в Черном море в связи с вопросом о происхождении пресноводной фауны. Записки Новороссийск. о-ва естеств. т. XXXIX.
- Кузнецов В. В., 1947. Популяции некоторых массовых видов морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Зоологич. журнал, т. XXVI, вып. 2.
- Ливанов Н. А., 1923. Система биоценозов моря. Тр. I Всероссийского съезда зоолог., анат. и Гистол. в Петербурге.
- Липины А. Н. и Н. Н., 1939. К методике гидробиологических работ АН СССР. Тр. лаборат. генезиса сапропеля, вып. 1.
- Мокиевский О. Б., 1949. Фауна рыхлых грунтов литорали западных берегов Крыма. Тр. ин-та океанологии, т. IV.
- Мокиевский О. Б., 1956. Некоторые черты литоральной фауны материкового побережья Японского моря. Тр. проблемн. и тематич. совещаний. Вып. VI, III конф. по исслед. фауны дальневосточн. морей.
- Мордухай-Болтовский Ф. Д., 1937. Состав и распределение бентоса в Таганрогском заливе. Раб. Доно-Кубанской Н. Рыбн. ст., вып. 5.
- Мордухай-Болтовский Ф. Д., 1948. О корофиидном биоценозе в Понто-Каспийских реках. ДАН СССР т. LX, № 3.
- Мордухай-Болтовский Ф. Д., 1953. Экология Каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне. Зоологич. журнал, т. XXXII, вып. 2.

- Морозова-Водяницкая Н. В., 1927. Наблюдение над экологией водорослей Новороссийской бухты. Тр. Кубано-Черноморского н.-и. ин-та, вып. 52.
- Морозова-Водяницкая Н. В., 1930. Сезонная смена и «миграции» водорослей Новороссийской бухты. Раб. Новороссийск. биол. ст., вып. 4.
- Морозова-Водяницкая Н. В., 1936. Опыт количественного учета донной растительности в Черном море. Тр. Севастоп. биол. ст., т. 5.
- Морозова-Водяницкая Н. В., 1948. Фитопланктон Черного моря. Часть II. Тр. Севастоп. биол. ст., т. 6.
- Морозова-Водяницкая Н. В., 1954. Фитопланктон Черного моря: Часть II. Тр. Севастоп. биол. ст., т. VIII.
- Неизвестнова-Жакина Е. С., 1937. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы изучения. Известия АН СССР, № 4.
- Никитин Н. В., 1948. Биоценотические группировки и количественное распределение донной фауны в восточной части Южного берега Черного моря. Тр. Севастоп. биол. ст., т. VI.
- Остроумов А. А., 1902. Жизнь Южно-русских морей Казань.
- Совинский В. К., 1904. Введение в изучение фауны Понто—Каспийского морского бассейна. Записки Киевск. о-ва естеств., т. XVIII.
- Ткачева К. С., 1952. К биологии мальков кефали, встречающихся в Черном море у Карадага. Тр. Карадаг. биол. ст., вып. 12.
- Турпаева Е. П., 1948. Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцова моря. Зоол. журнал, т. XXVII, вып. 6.
- Турпаева Е. П., 1949. Значение пищевых взаимоотношений в структуре морских донных биоценозов. ДАН СССР, т. LXV, № 1.
- Турпаева Е. П., 1954. Типы морских донных биоценозов и зависимости их распределения от абиотических факторов среды. Тр. ин-та океанологии, т. XI.
- Чернов В. К., 1929. К биологии водорослей у Южного берега Крыма. Русск. гидро-биол. журнал, т. VIII, № 8—9.
- Шаронов И. В., 1952. Фауна скал и каменистых россыпей в Черном море у Карадага. Тр. Карадаг. биол. ст., вып. 12.
- Яшнов В. А., 1957. К методике количественного учета населения зарослей макрофитов в море. Тр. Карадаг. биол. ст., вып. 14.
- Allee W. C., 1950. Principles of animal Ecology, Philadelphia and London.
- Bauer V., 1929. Über das Tierleben auf den Seegrasswiesen des Mittelmeeres. Zoologische Jahrbücher, Band 56.
- Petersen C. G., 1913. Determination of the quantity of animal life on the sea-bottom, its communities and their geographical importance (Valuation of the Sea II). Annales de L'Institut oceanograph. t. 6, fasc. 1.
- Segersstrale S. G., 1927. Quantitative Studien über den Tierbestand der Fucus—Vegetation in dem Scharen von Pelling. Com. Biol., III, 2.
-