

*Е. В. Краснов, А. Ю. Романчук*

## ГЕОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

*Обсуждается значение физических, биогеохимических и физиологических факторов в связи с проблемами биоразнообразия морских беспозвоночных. Сопоставление показателей разнообразия современных и ископаемых организмов рассматривается как наиболее важный метод реконструкции изменений в популяциях и экосистемах.*

*This article addresses the physical, biogeochemical and physiological factors in the framework of marine invertebrate biodiversity problem. The comparison of the biodiversity indicators of fossils and modern organisms is considered as the crucial method of the reconstruction of alterations in populations and ecosystems.*

**Ключевые слова:** биоразнообразие, морские беспозвоночные, геоэкологические факторы.

**Key words:** biodiversity, marine invertebrates, geoeological factors.

Обобщение всех имеющихся данных о разнообразии современных и ископаемых групп морских организмов позволило установить тесную зависимость между этим показателем, температурой среды обитания и скоростью возникновения новых видов в тропических широтах [2; 13; 14]. На примере герматипных кораллов выявлено, что важным фактором может быть также «эффект пространства». В более крупной Индо-Тихоокеанской области обитает больше семейств, родов и видов герматипных кораллов, чем в Атлантике, где такие же температурные условия.

Ньюэлл [10] показал, что площадь обитания рифовых кораллов, раковинных моллюсков, морских ежей и рыб в Индо-Тихоокеанской области по сравнению с Карибской намного больше, равно как и количество соответствующих таксонов. Эти данные можно объяснить большей скоростью видообразования в первой из этих областей по сравнению со второй. Кауфман [8], однако, считает, что Панамский барьер начал влиять на разнообразие морских организмов еще в конце мелового периода.

Определение размеров популяций тропических рифовых сообществ значительно труднее, чем популяций бореальных сообществ древних платформенных бассейнов. Для этого важно учитывать площадь, занимаемую каждым видом, а не только количество видов в экосистемах. Для герматипных тропических кораллов характерны более мелкие популяции каждого вида, чем для субтропических и бореальных беспозвоночных. Стели и соавторы [13–15] указывали на более высокий процент космополитных холодноводных групп гидробионтов, чем тепловодных. Имея в виду более медленную эволюцию космополитов, необходимо учитывать и большую площадь их распространения, чем эндемичных таксонов. Все эти данные вполне согласуются с концепцией о зависимости скорости эволюции морских беспозвоночных от размеров их популяций, члены которой свободно скрещиваются между собой.

Валентайн [17], суммировав все факторы, оказывающие заметное влияние на рост разнообразия (на уровне семейств, родов и видов) в интервале от позднего мела до современной эпохи, отметил значение увеличения провинциализма и климатической дифференциации и указал, что повышение разнообразия рифовых кораллов и других донных организмов шло параллельно.

Учитывая, что скорость эволюции принимается обратно пропорциональной площади популяции, возможно сделать некоторые предположения в отношении этой зависимости в условиях ровного песчаного дна, на скальном грунте и на рифе. На песчаном дне из-за меньшего потенциального количества экологических ниш должно обитать меньше сообществ, чем на скальных субстратах рифа. В определенном смысле скальные грунты северных морей – разновидность рифовых условий, в которых отсутствует большинство рифовых ниш. У обитателей песчаных грунтов гораздо меньше скорость эволюции, за исключением тех сообществ, которые распространены на небольших участках (локальные популяции). В свою очередь, обитающие на скальных грунтах беспозвоночные эволюционируют медленнее, чем представители

рифовых сообществ. Рифовые и связанные с ними фауны из различных частей геологической летописи почти всегда более разнообразны, чем сообщества песчаных или илистых биотопов.

Важно учитывать не столько корреляцию высоких значений биоразнообразия с высокой или низкой скоростью эволюции (хотя известны примеры обеих ситуаций), а то, что площадь, занимаемая популяцией, — решающее условие для прогнозирования эволюционных изменений. В ряде случаев тропические рифы характеризуются высокими значениями биоразнообразия в небольших по занимаемой площади популяциях быстро эволюционирующих видов. Однако известны и противоположные ситуации, связанные с длительным развитием медленно эволюционирующих групп.

Одна из главных задач заключается в том, чтобы исследовать различия разнообразия в глобальном, региональных и локальных проявлениях. Пример такого исследования — оценка состава видов и родов двустворчатых моллюсков вдоль восточного побережья Северной Америки, разнообразие которых возрастает с севера на юг [7]. Исследование Стели с соавторами [15] выявило более богатое разнообразие современных морских моллюсков в экваториальном поясе по сравнению с полярными областями. Мак-Артур [9] и Голиков с соавторами [3] установили различия разнообразия островных рифовых фаун различной протяженности и положения по отношению к прибрежно-континентальным фаунам.

Данные Тэйлора [16] по моллюскам Индийского океана определенно указывают на значение знаний по экологии их личинок при анализе их распространения. Способность личинок к выживанию в условиях течений следует считать главным фактором, определяющим градиенты биоразнообразия.

Несмотря на то что разнообразие моллюсков в северных морях (например, в Белом, Баренцевом и даже в Балтийском) намного меньше, чем в мелководных тропических бассейнах, это не означает, что оно не изменяется. Значительное разнообразие в глубоководных зонах моря еще больше усложнило вопрос о факторах, регулирующих этот показатель. Все еще открытым остается вопрос об общих широтных градиентах разнообразия. Не исключено, что они связаны с мощными физиологическими и даже биогеохимическими процессами извлечения из морской воды скелетообразующих элементов (кальция, магния, стронция и др.) в условиях тропиков в противоположность полярным районам, где эти процессы резко замедляются. Кроме этого следует учитывать и иные взаимодействия различных факторов, включая отсутствие хищников и обеспеченность пищевыми ресурсами [12; 18]. Прекрасные примеры глобальных и региональных градиентов разнообразия, которые согласуются с примерами из современности, можно обнаружить, исследуя рифовые экосистемы раннего палеозоя в акватории палео-Балтики. На разнообразие морских беспозвоночных в этом регионе, безусловно, влияло широкое распространение островных рифовых систем у побережий Южной Швеции и Эстонии.

Разнообразие современного бентоса Балтийского моря до настоящего времени изучено значительно хуже. Особенно мало внимания уделяется сравнению разнообразия беспозвоночных, и прежде всего моллюсков, в разных местах обитания (песчаные, илистые, покрытые водорослями и иные субстраты), хотя вполне очевидно, что бентос литорали менее разнообразен по сравнению с сублиторальным. Разнообразие фаун скальных грунтов сопоставимо с этим показателем для илистых и песчаных грунтов, а также грунтов, покрытых остатками двустворчатых моллюсков и ракообразных.

История развития Балтийского моря в четвертичном периоде также далеко еще не расшифрована. С одной стороны, этот бассейн считается очень молодым, но наиболее древние морские двустворчатые моллюски найдены в отложениях лихвинской (миндель-рисской) трансгрессии с арктическими *Portlandia arctica*, сменившихся бореальными осадками с *Mytilus edulis*. Эти отложения представлены различными морскими фациями и относятся к разным стадиям развития бассейна, который порой проникал в долины приморских рек и прибрежные понижения рельефа [1].

Более подробно изучены морские отложения следующего межледникового — микулинского. В этот период в Балтийской котловине существовало теплое Эмское море, которое сменило более холодноводный бассейн с *Portlandia*. Во время своего максимального распространения это море широкими проливами сообщалось с Атлантическим океаном на западе и Белым морем на севере. Возможно, именно в эту стадию в акваторию Балтики проникали арктобореальные виды моллюсков (в частности, из сем. *Cardiidae*).

Историю собственно Балтийского моря обычно изучают с начала деградации последнего ледникового покрова и образования системы приледниковых озер (БЛО). С началом беллингского

межстадиала (12,7 тыс. лет назад) образовалось Южно-Балтийское озеро. В ходе изучения позднечетвертичных осадков получены доказательства проникновения соленых вод в Балтику [5], выразившегося в увеличении содержания бора и повышении минерализации поровых вод. Солоноватоводная фауна моллюсков в этих условиях в массовом количестве не успевала развиваться, но тем не менее продолжала существовать.

Уровень БЛО в периоды Биллингенской катастрофы упал на 26 м и сравнился с уровнем океана [11]. Через Средне-Шведский пролив в Балтийскую котловину стали проникать морские воды. Лишь через 300 лет они достигли берегов Финляндии, когда образовалось Иольдиевое море. В связи с поднятием Фенноскандии это море постепенно превратилось в Анциловое озеро. Трансгрессия достигла максимума 8200–8400 лет назад, после чего уровень вод вновь превысил уровень океана [1].

Начальная фаза атлантической (фландрской) трансгрессии выделяется как стадия Мастоглоя (по диатоме *Mastogloia*). Ее признаки отмечены в южных районах Балтики, в Эстонии, Швеции и Финляндии. Конец этой фазы и начало следующей литориновой стадии соответствует регрессии, когда уровень моря был на 20 м ниже современного. Максимальный уровень Литоринового моря (на 3–4 м выше современного) был достигнут в эпоху климатического оптимума голоцена – около 6 тыс. лет назад. Наибольшее видовое разнообразие моллюсков, характеризующих эту эпоху, установлено по разрезам Северной Литвы [6]. Многочисленные *Cerastoderma edule*, *C. glaucum*, *C. crassum* превосходной сохранности, встреченные совместно с *Macoma calcarea*, *M. baltica*, *Mytilus edulis* и др., судя по ассоциации, обитали в солоноватоводном бассейне (5–10 ‰) на глубине 5–10 м.

Современная субфоссильная фауна балтийских двустворчатых моллюсков (от 4 тыс. лет и до наших дней) по составу видов значительно беднее и представлена на пляжах Южной Балтики штормовыми танатоценозами с *Mytilus edulis*, *Macoma baltica*, *Mya arenaria*, *Cardium rusticum*, что указывает на ухудшение экологических условий их обитания. Массовые выбросы створок *Mytilus edulis* на зеленоградский пляж, по наблюдениям авторов, происходили в конце января, в весенне-летний период (за исключением июля) и в сентябре 2009 г. Второй по численности вид *Macoma baltica* больше всего представлен в январских, февральских, майских и летних сборах. Третье место по численности занимали створки *Mya arenaria*, которые достигали максимальных значений в мае, июне и августе. *Cerastoderma rusticum* встречалась значительно реже, но в мае численность их створок достигала максимума.

Минимальные количества выбрасываемых на пляж раковин двустворок пришлись на начало декабря 2008 г. Значительные колебания их численности связаны, вероятнее всего, с сезонными изменениями температур и гидродинамических характеристик водной среды. По соотношению целых и поврежденных створок оказалось возможным судить об интенсивности волнения моря, а в отдельных случаях и о силе штормов.

В пяти пляжевых танатоценозах калининградского морского побережья *C. rusticum* L. представлены группами ювенильных, половозрелых и достигших возраста 5 – 6 лет створок. Они заметно различаются не только абсолютными размерами, но и средними значениями коэффициентов удлиненности ( $\alpha$ ), уплощенности ( $\beta$ ) и продолговатости ( $\gamma$ ), характерными для отдельных местонахождений. От юных до геронтических форм плавно возрастают коэффициент массы ( $\omega$ ) и высота завитка, а ширина полости раковины то увеличивается, то несколько уменьшается. Во всех исследованных танатоценозах количество ребер у *C. rusticum* варьирует в пределах от 17 до 23, а их модальное значение – 20 – указывает на высокую степень наследуемости этого показателя как в локальных популяциях, так и в их группировках [4].

Как видно из сравнения данных по современным беспозвоночным с получаемыми из геологической летописи, такой подход может дать богатую информацию о направленности изменений биоразнообразия и причинах этого процесса. Завершая обзор, еще раз подчеркнем, что разнообразие холодноводных морских беспозвоночных определяется в основном физическими и химическими факторами среды (температурой, соленостью, течениями и др.), а тропических гидробионтов – физиологическими и биогеохимическими факторами, включая биоконцентрирование элементов и их изотопов из морской воды. Тропические условия способствуют большему разнообразию симбиотических связей, включая взаимовыгодные (мутуалистические), которые резко снижают значение конкуренции организмов за пищу и пространство.

Во многих случаях весьма затруднительно решить, с чем связано биоразнообразие: с характером грунта, температурой, течениями, пищевыми ресурсами либо с наличием хищников, паразитов и т.д. Для более обоснованных выводов необходим многофакторный анализ всей доступной информации об условиях и образе жизни организмов и их сообществ в современных морях и бассейнах геологического прошлого.

#### Список литературы

1. Блажчишин А.И. Палеогеография и эволюция позднечетвертичного осадконакопления в Балтийском море. Калининград, 1998.
2. Буко А. Эволюция и темпы вымирания. М., 1979.
3. Голиков А.Н., Краснов Е.В., Москалев Л.Н., Наумов Д.В. Сравнительно-экологический анализ некоторых биоценозов верхних отделов островных шельфов в тропических водах западной части Тихого океана // Океанология. Т. 12, вып. 1. 1973. С. 158–172.
4. Краснов Е.В., Романчук А.Ю. Разнообразие моллюсков в геологической истории Балтийского региона (палеоэкологический аспект) // Материалы 56 сессии Палеонтологического общества при Российской академии наук. М., 2010.
5. Blazhchishin A.I. New data on the Baltic Paleohydrology during Late Pleistocene // Baltica. 1982. Vol. 7. P. 173–178.
6. Damusyte A. Fossil mollusks of the Baltic Sea, Lithuanian coast // Seventh Marine Geological Conference "The Baltic", April 21–27, 2002. Kaliningrad, 2002. P. 27.
7. Fischer A. G. Latitudinal variations in organic diversity // Evolution. 1960. №14. P. 50–73.
8. Kauffman E. G. Gtaceous Bivalvia // A. Hallam (ed.). Atlas of Paleobiogeography. Elsevier; Amsterdam, 1973. P. 353–384.
9. MacArthur R. H. Geographical Ecology. London, 1972.
10. Newell N. D. An outline history of tropical organic reefs // Am. Mus. Novitates. 1971. №2465. P. 37.
11. Nielsson E. On Late-Quaternary history of Southern Sweden and the Baltic basin // Baltica. 1970. Vol. 4. P. 11–31.
12. Pianka E. R. Latitudinal gradients in species diversity, A review of concepts // Am. Naturalist. 1966. №100. P. 33–46.
13. Stehli F. G., Wells J. W. Diversity and age patterns in hermatypic corals // Syst. Zool. 1971. №20. P. 115–126.
14. Stehli F. G., Douglas R. C., Newell N. D. Generations and maintenance of gradients in taxonomic diversity // Science. 1969. №164. P. 947–949.
15. Stehli F. G., McAlester A. L., Helsley C. E. Taxonomic diversity of Recent bivalves and some implications for geology // Bull. Geol. Soc. Am. 1967. №78. P. 455–466.
16. Taylor J. D. Reef-associated molluscan assemblages in the western Indian Ocean // D. R. Stoddart, S. M. Yonge (eds.). Regional Variation in Indian ocean Coral Reefs. London, 1971. P. 501–534.
17. Valentine J. W. Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic time // Palaeontology. 1969. №12. P. 684–709.
18. Valentine J. W. Resource supply and species diversity patterns // Lethaea. 1971. №4. P. 51–61.

#### Об авторах

Е. В. Краснов — д-р геол.-минерал. наук, проф., РГУ им. И. Канта, [ecogeography@rambler.ru](mailto:ecogeography@rambler.ru)  
А. Ю. Романчук — канд. биол. наук, доц., РГУ им. И. Канта, [annaroman@mail.ru](mailto:annaroman@mail.ru)

#### Authors

Prof. Ye. V. Krasnov, IKSUR, [ecogeography@rambler.ru](mailto:ecogeography@rambler.ru)  
Dr. A. Yu. Romanchuk, Associate Professor, IKSUR, [annaroman@mail.ru](mailto:annaroman@mail.ru)