

ЛИТОГЕННЫЙ ФАКТОР В ФОРМИРОВАНИИ И РАСПРОСТРАНЕНИИ ДОННЫХ БИОЦЕНОЗОВ (АПШЕРОНСКИЙ АРХИПЕЛАГ, КАСПИЙСКОЕ МОРЕ)

К.М. Петров

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: k.petrov@spbu.ru

Статья поступила в редакцию 09.07.2020; принята к печати 17.08.2020

Обобщены результаты многолетних проводившихся с 1960-х годов комплексных исследований по ландшафтно-биономическому картографированию и описанию подводных угодий Апшеронского архипелага. Дана характеристика пяти основным типам подводных угодий и связанных с ними биоценозов. Особое внимание уделено характеристике танатоценозов двустворчатых моллюсков, связанных с выходами коренных пород. На примере мелководья Апшеронского архипелага обоснована ведущая роль геолого-геоморфологического строения морского дна в формировании и распространении донных природных комплексов и биоценозов.

Ключевые слова: литогенный фактор, донные природные комплексы, бентос, танатоценозы двустворчатых моллюсков, Апшеронский архипелаг, Каспийское море.

THE LITHOGENIC FACTOR OF THE DEVELOPMENT AND DISTRIBUTION OF BOTTOM BIOCENOSES IN THE ABSHERON ARCHIPELAGO (THE CASPIAN SEA)

K.M. Petrov

Saint-Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

Email: k.petrov@spbu.ru

The results of decades of comprehensive investigations of the underwater landforms of the Absheron Archipelago (the Caspian Sea), including landscape and bionomic zoning, which started in 1960ies, are overviewed. The five main types of underwater landforms and associated biocenoses are characterized with special attention to bivalve tanathocenoses associated with pied outcrops of bedrocks. Based on these analyses, the leading role of geologic and geomorphologic structure of sea bottom in the development and distribution of natural complexes and biocenoses of sea bottom is suggested.

Keywords: lithogenic factor, natural complexes of sea bottom, benthos, bivalve tanathosenoses, Absheron Archipelago, Caspian Sea.

Введение

Традиционно морские геолого-геоморфологические и гидробиологические исследования проводятся независимо, и они не связаны между собой. Одним из первых опытов комплексного изучения дна морских мелководий в середине XX века были исследования, проведенные Лабораторией аэрометодов АН СССР (ныне Всероссийский научно-исследовательский институт аэрокосмометодов, ВНИИКАМ), в задачу которых входила разработка методов применения аэрофотосъемки морского дна с целью выявления нефтегазоносных структур у берегов Азербайджана. При написании статьи использованы материалы экспедиций этой лаборатории 1960-х годов в акватории Апшеронского архипелага (научный руководитель В.В. Шарков, начальник геоморфологического отря-

да З.И. Гурьева, начальник гидробиологического отряда К.М. Петров). Морские исследования включали эхолотное и геолокационное профилирование, а также взятие образцов грунта с помощью дночерпателя и драги. Подводные исследования, включавшие описание облика донных природных комплексов, подводное фотографирование, определение дешифровочных признаков, отбор образцов бентоса, горных пород и замер элементов залегания пластов проводились автором. Фактический материал, собранный в этих экспедициях, частично был опубликован ранее для обоснования отдельных методических и теоретических положений. Однако ниже в статье он впервые объединен в целостную ландшафтно-биономическую картину Апшеронского архипелага, позволяющую обосновать ведущую роль тектонического развития

локальных геологических структур в формировании и распространении донных природных комплексов (угодий) и связанных с ними группировок гидробионтов.

Методология комплексного изучения бентоса

Комплексное направление изучения бентали Мирового океана в европейских странах и США оформилось в 2001 году, когда при поддержке межправительственной океанографической комиссии ЮНЕСКО и научного комитета по океаническим исследованиям была учреждена первая международная исследовательская программа, положившая начало созданию международной Ассоциации морских ученых, изучающих геологические, биологические и океанографические процессы как индикаторы среды обитания сообществ донных организмов (GЕОНАВ = geo & habitat). Участники ассоциации, используя современные технические средства морских и подводных исследований, проводят многочисленные и всесторонние исследования в Мировом океане [17]. Однако, как показывает анализ публикаций по результатам исследований, представленных на недавней конференции, где автор выступал с докладом [15], они содержат в основном фактический материал без теоретического обобщения. В то же время Российская школа морских исследований большое внимание уделяет разработке теории ландшафтно-биономического изучения морских мелководий, что позволяет представлять материалы экспедиционных исследований в виде системы знаний об экологических факторах, определяющих формирование и распространение донных сообществ.

Комплексный ландшафтно-биономический подход к изучению донных сообществ предполагает рассмотрение отдельных компонентов природы как экологических факторов, определяющих биономические (экологические) типы бентали, которые на ландшафтном уровне складываются из системы морфологических единиц подводных ландшафтов: донных природных комплексов (подводных угодий). Последние представляют биотопы, характеризующиеся определенным рельефом, грунтом, гидрологическим режимом и связанными с ними биоценозами.

Методология биономических исследований бентали, опирающаяся на общую теорию ландшафтоведения, была обоснована во второй половине XX века Е.Ф. Гурьяновой [3] и К.М. Петровым [10] и получила дальнейшее развитие в работах В.А. Мануйлова [7], Н.Н. Митиной и Е.В. Чуприной [8], М.В. Пенно [9] и др.

Большие возможности ландшафтно-биономического изучения и картографирования дна морских мелководий в середине XX века открылись в связи с использованием материалов аэрофотосъемки [1, 2].

Новую эру в изучении Мирового океана открыли методы дистанционного зондирования Земли из космоса. Космические снимки дают изображение больших акваторий в широкой зоне солнечного спектра с детальностью изображения, близкой к аэрофотоснимкам [13]. В настоящее время перспективы связаны с применением беспилотных летательных аппаратов (дронов), позволяющих оперативно производить крупномасштабную аэросъемку морских мелководий [6, 11].

Ландшафтно-биономическое картографирование Апшеронского архипелага

Апшеронский полуостров и мелководье Апшеронского архипелага формируются на восточном продолжении мегаантклинория Большого Кавказа. Акватория Апшеронского архипелага представляет ландшафт, где распространение угодий разного типа контролируется геологическим и геоморфологическим строением [12]. Дно обширного мелководья доступно для аэрофотосъемки, при этом угодья разного типа получают характерное аэрофотоизображение, благодаря чему их контуры легко дешифрируются и переносятся на основу морских карт [2].

Рассмотрим особенности дешифрирования и картографирования на примере подводных угодий скал и камней, которые формируются на месте локальных структур, испытывающих поднятие. Водолазные работы на ключевых участках позволили установить, что на аэрофотоснимках темные детали изображения соответствуют каменным грядам, обросшим водорослями, а светлый тон соответствует песчано-ракушечным наносам (рис. 1а). С помощью несложных преобразований аэрофотоизображение может быть представлено в графической форме как карта донных природных комплексов (рис. 1б).

Итогом дешифрирования аэрофотоснимков в процессе морских и подводных исследований явилась ландшафтно-биономическая карта акватории Апшеронского архипелага (рис. 2). Раскроем тесную связь образования и распространения основных типов подводных угодий с геолого-геоморфологическим строением морского дна (рис. 3).

Так, контуры абразионно-аккумулятивной равнины (см. рис. 3, условный знак 2) совпадают с контурами угодий полей ракуши (см. рис. 2, условный знак 4); контуры абразионного скульптурно-грядового рельефа (см. рис. 3, условный знак 4) и растущих локальных антиклинальных поднятий, выраженных в рельефе (см. рис. 3, условный знак 10), совпадают с контурами угодий скал и камней (см. рис. 2, условный знак 1) и т. п.

Приведем краткую характеристику подводных угодий, показанных на карте (см. рис. 2).

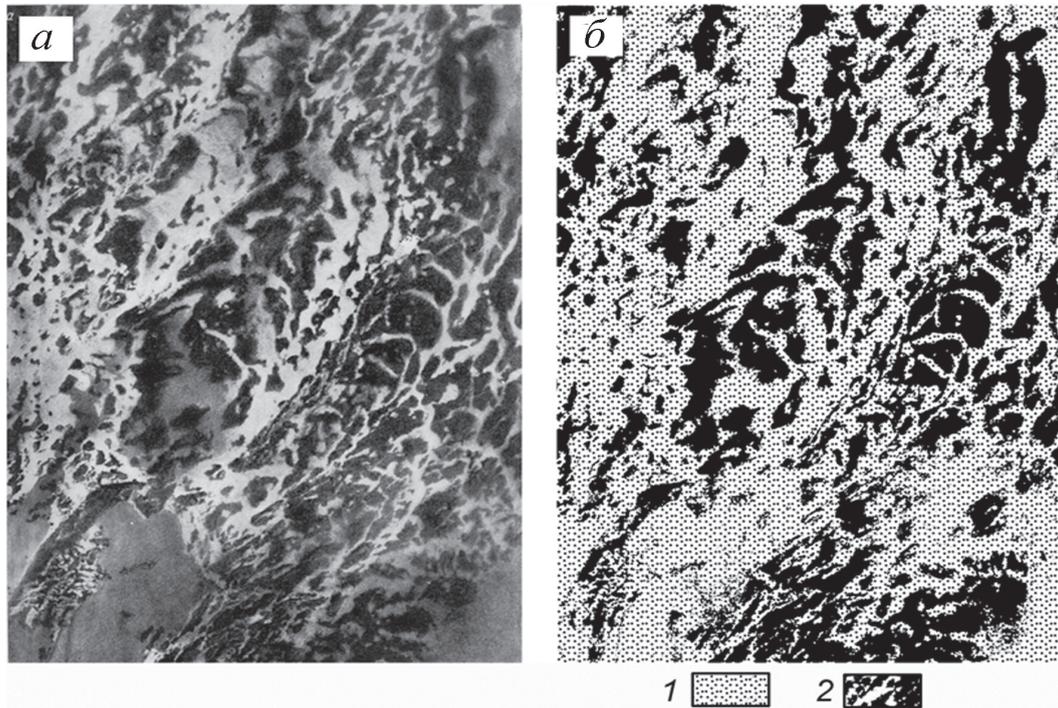


Рис. 1. Угодье скал и камней с сообществами литофильных гидробионтов, развитое на месте антиклинальной складки: а – аэрофотоизображение (м-б 1:15000), темные элементы изображения соответствуют грядам, обросшим водорослями, светлые элементы – выровненным участкам дна, покрытым песчано-ракушечными наносами; б – карта донных природных комплексов: 1 – выровненные участки дна, покрытые песчано-ракушечными наносами, 2 – каменные гряды, обросшие водорослями

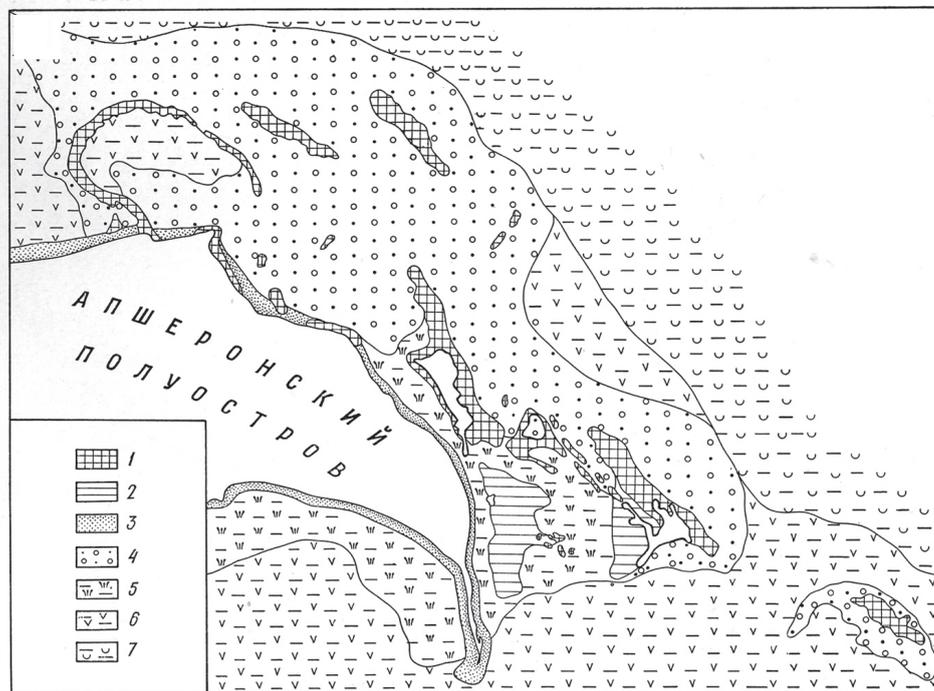


Рис. 2. Ландшафтно-биоэкономическая карта. Подводные угодья: 1 – скал и камней; 2 – равнин, покрытых литифицированной коркой; 3 – береговых валов; 4 – полей ракуши; 5 – лугов морских трав; 6 – илистых равнин береговой зоны; 7 – илистых равнин за пределами береговой зоны на глубине свыше 20 м

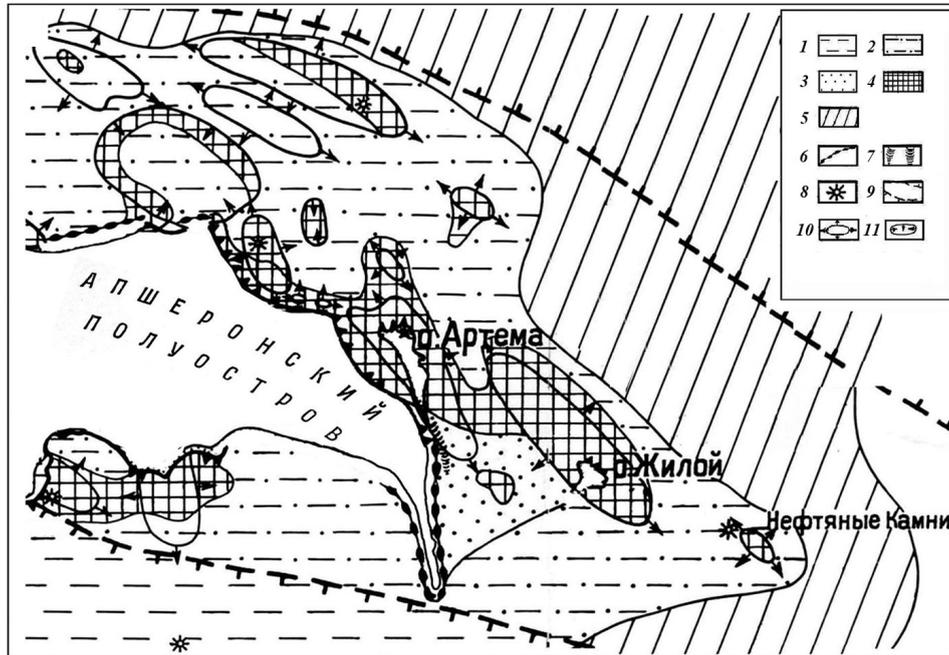


Рис. 3. Геоморфологическая карта по В.В. Шаркову [12]: 1 – аккумулятивные равнины; 2 – абразионно-аккумулятивные равнины; 3 – аккумулятивные равнины под защитой выступов берега; 4 – абразионный скульптурно-грядовый рельеф; 5 – аккумулятивные равнины неволновой аккумуляции, нижняя часть шельфа; 6 – подводные прибрежные песчаные валы; 7 – подводные песчаные косы; 8 – подводные конусы грязевых вулканов; 9 – границы подводного продолжения мегантиклинория Большого Кавказа; 10 – растущие локальные антиклинальные поднятия, выраженные в рельефе; 11 – обращенные формы рельефа, приуроченные к локальным синклиналям

Подводные угодья Апшеронского архипелага

При описании фитобентоса подводных угодий обилие видов определялось по принятой в геоботанике шкале О. Друде. Макробентос песчано-илистых грунтов определялся в дночерпательных пробах после промывки грунта.

Ландшафтно-биономические особенности Апшеронского архипелага определяются следующими главными типами подводных угодий: скал и камней; полей ракушки; равнин, покрытых литифицированной коркой; лугов морских трав; илистых равнин береговой зоны и илистых равнин за пределами береговой зоны на глубине свыше 20 м.

Отметим особенности донных зооценозов, свойственных названным типам подводных угодий. Доминирование моллюсков *Mytilaster lineatus* и усоногих рачков *Balanus improvisus* в сообществах обрастателей каменистых грунтов фиксировалось визуально во время подводных наблюдений. Доминирующую роль в зообентосе береговой зоны сразу ниже уровня моря во всех угодьях играет эвритопный двустворчатый моллюск *Mytilaster lineatus*. Неконтролируемая инвазия и массовое размножение этого вида в 20–30-е годы XX века привели к гибели ряда абриген-

ных видов и изменению структуры зообентоса [4]. Интродукция двустворчатого моллюска *Abra ovata* обогатила инфауну угодий лугов морских трав и илистых равнин береговой зоны [5].

Угодья скал и камней представлены абразионно-скульптурными формами рельефа, обусловленными выходами пластов крепко сцементированных пород в коренном залегании и отторгнутыми от них обломками (см. рис. 2, условный знак 1). Они являются биотопом литофильных гидробионтов: водорослей и беспозвоночных животных (рис. 4).

Среди зарослей водорослей в массе селятся питающиеся диатомовыми обрастаниями брюхоногие моллюски *Theodoxus pallasii*. Сразу ниже уровня моря под покровом водорослей камни и скалы сплошь покрыты щеткой двустворчатых моллюсков *Mytilaster lineatus*. По мере увеличения глубин покров водорослей исчезает, и облик биоценоза в нижней сублиторали определяется щеткой мителестра и обрастающим створки моллюсков усоногим рачком *Balanus improvisus* (рис. 5).

Угодья полей ракушки представлены песчано-ракушечными осадками, покрывающими абразионно-аккумулятивную равнину (см. рис. 2, условный знак 4). Они занимают наибольшую площадь в ландшафте

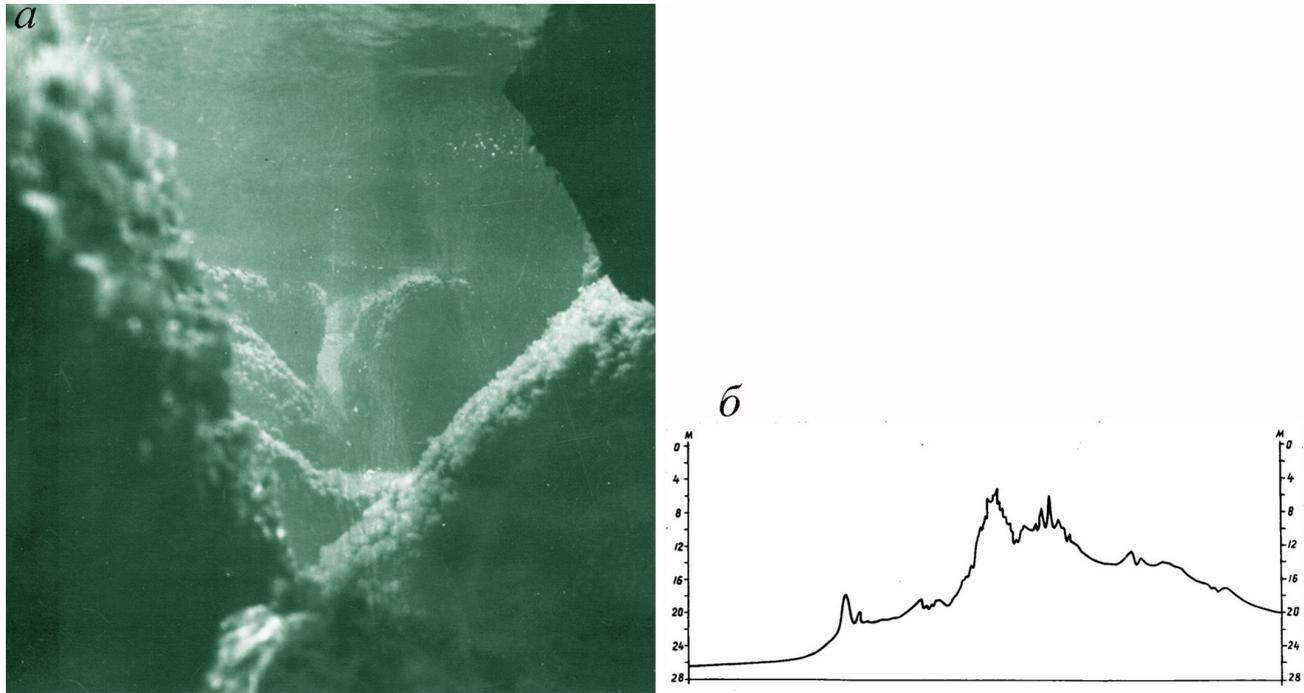


Рис. 4. Угодье скал и камней: а) вершина банки в верхней сублиторали, обросшая водорослями, фитоценоз *Cladophora*+*Enteromorpha*+*Ceramium elegans*+*Laurencia caspica* (подводное фото); б) профиль банки

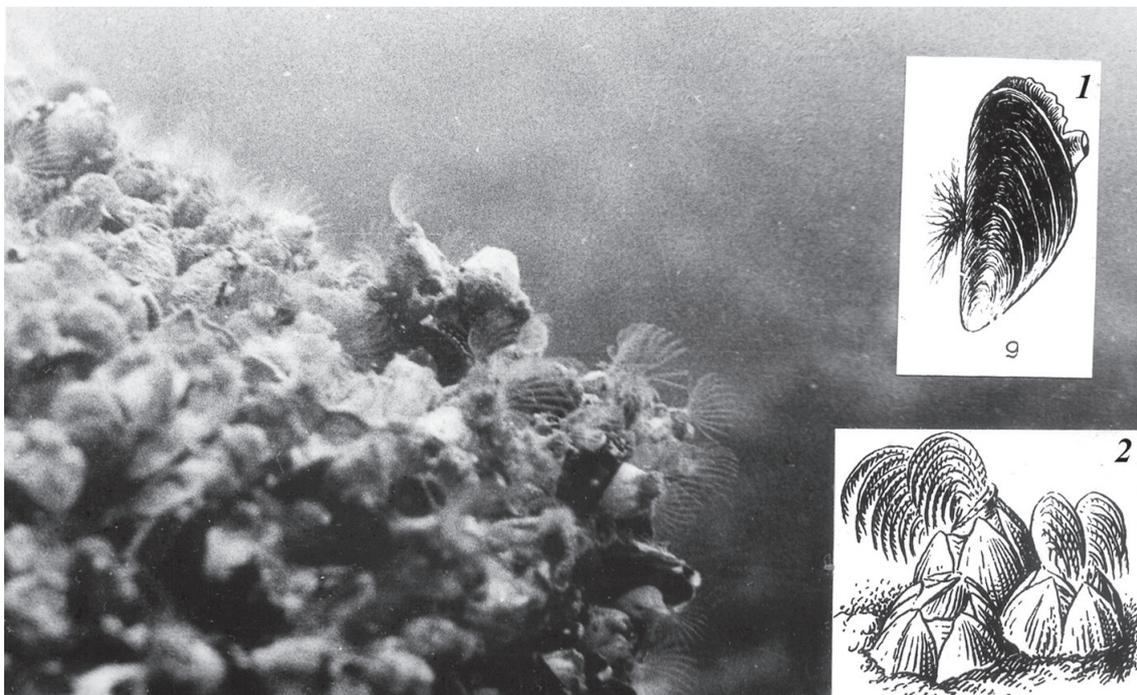


Рис. 5. Угодье скал и камней. Щетка двустворчатых моллюсков *Mytilaster lineatus*, обрастающая каменные поверхности в нижней сублиторали (подводное фото): 1 – *Mytilaster lineatus*; 2 – усонogie раки *Balanus improvisus*, обрастающие створки моллюска

Апшеронского архипелага. Формирование осадочного покрова происходит здесь без участия выноса флювиального терригенного материала с Апшеронского полуострова. Накоплению мощной толщи осадков препятствует унаследованное поднятие восточного продолжения мегаантиклинория Большого Кавказа, определяющее образование мелководья Апшеронского архипелага в целом. Основным компонентом осадков является биогенный материал (ракуша) и хемогенные осадки (оолитовые пески и карбонатные илы), а также осадки, образующиеся в результате абразии коренных пород.

Выравненные пространства дна, покрытые мало-мощным слоем песчано-ракушечных наносов, сочетаются с абразионно-скульптурными формами. В осадкообразовании ведущую роль играет ракуша, поступающая в результате осыпания раковин отмерших моллюсков, обрастающих скалы и образующих своеобразный танатоценоз¹ (описание см. ниже). Осадки образованы в основном целой и битой ракушей, местами в смеси с детритусовым песком (рис. 6). На отдельных участках под воздействием волн и течений создаются разнообразные аккумулятивные формы. В условиях умеренной гидродинамической обстановки в нижнем этаже сублиторали плотные популяции на грунте образует митилястр, отдельными кустиками, прикрепленными к раковинам, селится красная водоросль *Ceramium diaphanum*.

¹ Термин «танатоценоз», означающий сообщество мертвых, предложен для обобщения, определения и описания собранного ракушечного материала признанный специалист-малоколог Я.И. Скоробогатов.

Угодья лугов морских трав формируются в прозрачной воде на глубине до 5–6 м под защитой от волн и течений выступами берега, островами и каменистыми грядами (см. рис. 2, условный знак 5). Господствующими жизненными формами являются травянистые корневищные растения *Zostera minor* и *Ruppia maritima*, образующие заросли с высокой, иногда сплошной сомкнутостью на песчано-илистых с примесью ракуши грунтах (рис. 7). В качестве сопутствующих видов распространены харовые водоросли, а также красная водоросль *Ceramium diaphanum*, ведущая эпифитный образ жизни. На поверхности дна местами селится *Mytilaster lineatus*, в толще грунта обитают моллюски *Abra ovata*, *Cerastoderma lamarcki* и черви *Nereis diversicolor*. Моллюски, входящие в состав биоценоза, обогащают отложения автохтонным ракушечным материалом.

Угодья равнин, покрытых литифицированной коркой, формируются на глубине 2–5 м, в условиях умеренного волнового воздействия (см. рис. 2, условный знак 2). Литифицированная корка состоит из зерен оолитового песка, целой и битой ракуши, скрепленных известковым цементом, выпавшим в осадок из морской воды. Мощность корки колеблется от нескольких до десятков сантиметров. Литифицированные отложения являются новейшими образованиями, о чем свидетельствует наличие в их составе створок митилястра – моллюска, вселившегося в Каспийское море в 20-е годы XX века. Корка цементации залегает горизонтально на современных рыхлых осадках. Это угодье представляет биотоп зарослей нитевидной

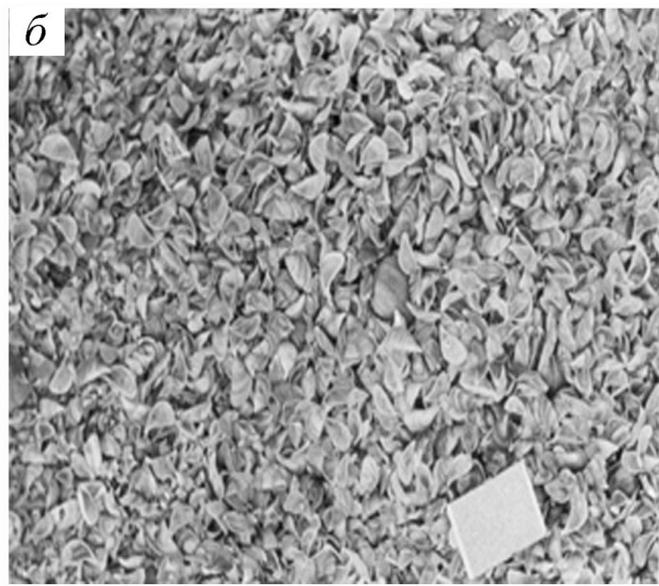


Рис. 6. Угодье полей ракуши: а) ракуша, образованная створками моллюсков *Didacna*, *Hypanis*, *Dreissena elata*, *Mytilaster lineatus* (подводное фото); б) детритусовый песок (фото образца)



Рис. 7. Угодье лугов морских трав, фитоценоз *Ruppia maritima*–*Zostera minor* (подводное фото)



Рис. 8. Угодье равнины, покрытой литифицированной коркой, сообщество красной водоросли *Ceratium diaphaum*, скрывающее биоценоз *Mytilaster lineatus*+*Balanus improvises*, обрастающий корку цементации



красной водоросли *Ceramium diaphaum* и плотных поселений *Mytilaster lineatus*+*Balanus improvises* (рис. 8). На участках, открытых волнению, на выравненной поверхности корки цементации образуются разнообразные формы аккумулятивного рельефа, сложенные песчано-ракушечными наносами.

Угодья илистых равнин береговой зоны формируются в процессе накопления илов (см. рис. 2, условный знак 6), компенсирующих унаследованное погружение локальных структур, а также на мелководьях под защитой от волн и течений выступами берега, островами и каменистыми грядами.

Илистые отложения (мягкие грунты) являются биотопом инфауны моллюсков, червей и ракообразных. На глубине до 20–25 м доминируют моллюски *Cerastoderma lamarcki*, *Abra ovata*, *Pyrgula* и черви *Nereis diversicolor*, *Oligochaeta*, *Hypania*. Своеобразную популяцию на поверхности дна местами образует *Mytilaster lineatus*, на створках последнего в массе селится *Balanus improvises* (рис. 9). Высокая продуктивность моллюсков обеспечивает обогащение осадков автохтонным ракушечным материалом.

Без резких изменений илистые равнины простираются за пределы береговой зоны (см. рис. 2, условный знак 7).

На глубинах свыше 25–30 м в элиторали формируется угодье илистых равнин, в котором господствующее положение приобретает моллюск *Dreissena rostriformis*, его створки доминируют в танатоценозе современных осадков. Массовое развитие получают черви *Oligochaeta*, характерным компонентом являются селящиеся в трубочках бокоплавы *Corophium*.

Танатоценозы Апшеронского архипелага

Раковины отмерших моллюсков образуют на подводном склоне танатоценозы (сообщества мертвых), свойства которых определяются естественно-историческими и современными ландшафтными особенностями морского дна. Изучение танатоценозов представляет самостоятельный интерес. Знание закономерной связи танатоценозов с определенными природными условиями позволяет использовать их как в качестве индикатора ландшафтной структуры морского дна, так и при палеогеографических реконструкциях.

При выделении и описании танатоценозов работы выполнялись по следующей методике. В полевой сезон образцы современных морских осадков отбирались дночерпателем Петерсена (1/40 и 1/25). Пробы про-



Рис. 9. Угодье илистой равнины в нижней части берегового склона, пятна-щетки поселений мителястра на поверхности дна (подводное фото)

мывались через сита (1 и 2 мм). Остаток, состоявший в основном из целых и битых раковин двусторчатых моллюсков, этикетировался и откладывался для лабораторной обработки. В дневнике описывались природные условия на месте взятия образца (глубина, рельеф, грунт, биоценоз). Была создана сеть станций до глубины 40–50 м. Для увязки свойств танатоценозов с рельефом дна и глубиной станции располагались на профилях, проводившихся одновременно с работой эхолота. Для описания танатоценозов было отобрано около 200 характерных проб.

В камеральный период определялся видовой состав² и производился количественный учет моллюсков в образцах. Глазомерно оценивалось относительное обилие каждого вида по шестибальной шкале: 6 – масса, господство одного вида; 5 – очень много, при среднем участии других видов; 4 – много, с большим количеством других видов; 3 – среднее количество; 2 – мало; 1 – единично. На каждый образец заводилась карточка, в которую заносились список видов, данные количественного учета и характеристика природных условий на месте взятия образца. По видам, имеющим максимальное обилие, составлялось название танатоценоза.

Конкретные танатоценозы, сходные по составу господствующих видов, объединялись в типические группы. Для каждой группы составлялась сводная таблица, содержащая общий список видов и характеристики конкретных танатоценозов по станциям. На основании этих данных получалась характеристика типов танатоценозов.

Количественная характеристика типов танатоценозов производилась по общепринятой методике количественной характеристики биоценозов донных беспозвоночных с той разницей, что пересчет особей и определение их веса были заменены глазомерной оценкой относительного обилия особей каждого вида. Для типов танатоценозов по данным сводных таблиц определялись:

– процент встречаемости каждого вида (p) – отношение числа станций, на которых вид встречен, к общему числу станций, объединяемых в данной типической группе;

– среднее относительное обилие (v) – частное от деления суммы значений относительного обилия данного вида на разных станциях на число станций;

– индекс плотности (\sqrt{pv}) – корень квадратный из произведения встречаемости вида на его среднее обилие.

Значения индексов плотности оформлялись в виде гистограмм. На основе количественных характеристик, полученных для каждого типа танатоценозов,

² Видовой состав моллюсков, образующих танатоценозы, был определен в 1960 году доктором биологических наук, старшим научным сотрудником ЗИН АН СССР Я.И. Старобогатовым.

определялась их структура. Выделялись виды, принимающие различное участие в строении танатоценозов: 1) образующие ядро со стопроцентной встречаемостью, с наивысшим обилием (5–6 баллов), на гистограммах им соответствуют колонки, резко возвышающиеся над другими; 2) характерные – со встречаемостью выше 50%, с высоким обилием (2–4 балла), им соответствуют колонки, образующие высокие ступени; 3) второстепенные – со встречаемостью значительно меньшей 50%, с обилием обычно не выше 1 балла, им соответствуют нисходящие части гистограмм индексов плотности.

На мелководье Апшеронского архипелага танатоценозы двусторчатых моллюсков представлены тремя типами: *Dreissena elata*+*Mytilaster lineatus*, *Mytilaster lineatus*+*Dreissena elata* и *Mytilaster lineatus*+*Dreissena elata*+*Cerastoderma lamarcki*.

Танатоценоз *Dreissena elata*+*Mytilaster lineatus* (рис. 10а) состоит из раковин, принадлежащих 13 видам моллюсков (65% от общего числа видов). Ядро танатоценоза образовано раковинами *Dreissena elata*, *Mytilaster lineatus* (индексы плотности соответственно 23,24; 20,00); к характерным видам относятся *Didacna longipes* и *Cerastoderma lamarcki* (индексы плотности 7,55 и 6,40). Среди второстепенных видов следует отметить *Hypanis caspia*. Танатоценоз образует чистые ракушечные осадки, иногда в смеси с битой ракушей, ракушечным и оолитовым песком (см. рис. 6) на глубине от 3–4 до 10–15 (20) м. Ракуша светлого буро-охристого цвета. У нижней границы распространения осадки слегка заилены.

Образование танатоценозов этого типа происходит в условиях формирования подводных абразионно-аккумулятивных равнин и неустойчивого осадконакопления. Выровненные пространства дна, покрытые маломощным слоем рыхлых осадков, сочетаются с выходами абразионно-скульптурных форм рельефа, образованных выходами пластов твердых коренных пород и скоплениями крупных каменистых глыб. В осадкообразовании ведущую роль играет ракуша, поступающая в основном в результате осыпания раковин отмерших моллюсков, селящихся на скалах. В составе танатоценоза преобладает аллохтонная ракуша, продуцированная биоценозами скал. Инвазия *Mytilaster lineatus* из Черного моря и массового развития его популяции в 20–30-е годы XX века привела к гибели аборигенного моллюска *Dreissena elata* [4]. Створки последнего доминируют в танатоценозе. В настоящее время поступление ракуши продолжается за счет продукции *Mytilaster lineatus*, который обрастает скалы, а также занимает биотоп ракуши. Часть ракуши поступает за счет продукции биоценозов из соседних угодий лугов морских трав, занимающих аккумулятивные участки подводного склона.

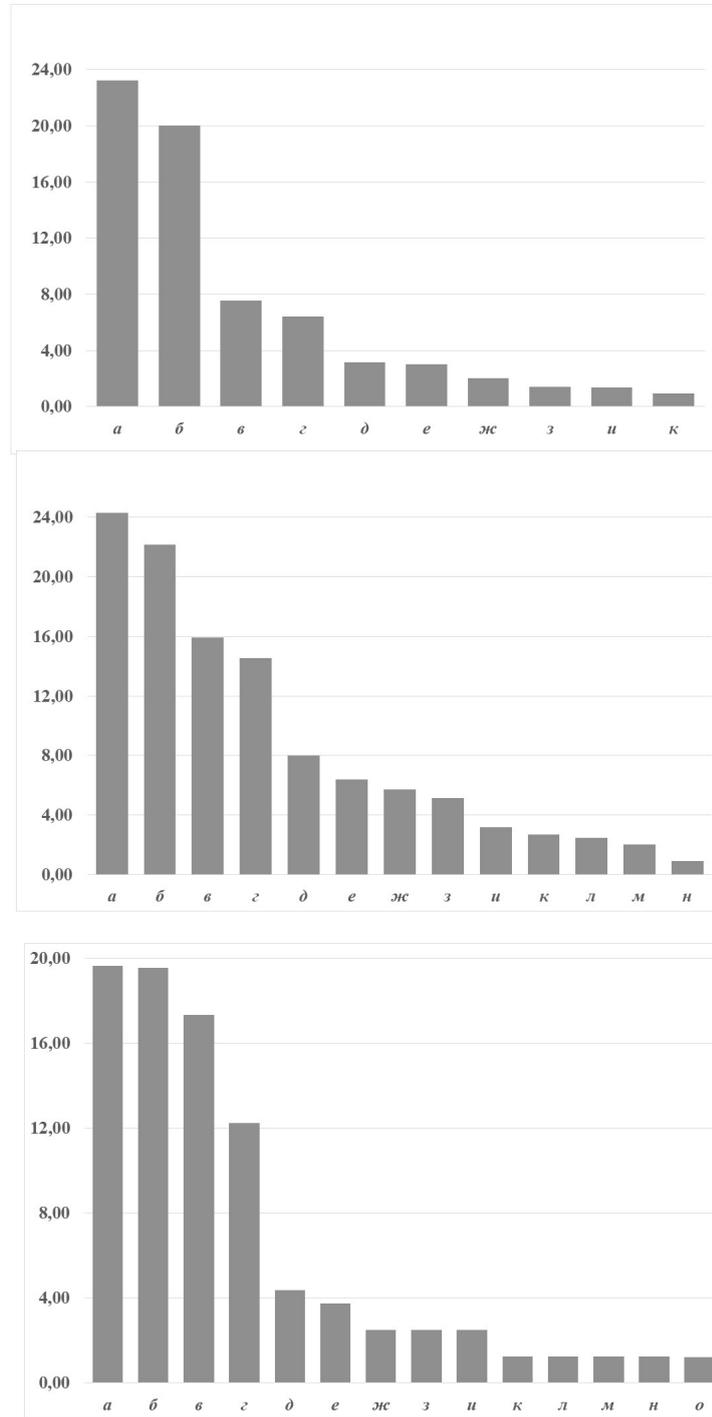


Рис. 10. Гистограммы индексов плотности двустворчатых моллюсков в танатоценозах Апшеронского архипелага: а) танатоценоз *Dreissena elata*+*Mytilaster lineatus*: а – *Dreissena elata*, б – *Mytilaster lineatus*, в – *Didacna longipes*, г – *Cerastoderma lamarcki*, д – *Didacna barbotdemarnyi*, е – *Abra ovata*, ж – *Didacna baeri*, з – *Dreissena rostriformis pontocaspica*, и – *D. rostriformis distincta*, к – прочие виды; б) танатоценоз *Mytilaster lineatus*+*Dreissena elata*: а – *Mytilaster lineatus*, б – *Dreissena elata*, в – *Abra ovata*, г – *Cerastoderma lamarcki*, д – *Hypanis albida*, е – *Didacna barbotdemarnyi*, ж – *Hypanis angusticostata acuticosta*, з – *Didacna longipes*, и – *Dreissena rostriformis pontocaspica*, к – *Didacna trigonoides praetrigonoides*, л – *D. baeri*, м – *Dreissena polymorpha*, н – прочие виды; в) танатоценоз *Mytilaster lineatus*+*Dreissena elata*+*Cerastoderma lamarcki* в угодье лугов морских трав: а – *Mytilaster lineatus*, б – *Dreissena elata*, в – *Cerastoderma lamarcki*, г – *Abra ovata*, д – *Didacna longipes*, е – *Hypanis albida*, ж – *Didacna barbotdemarnyi*, з – *Hypanis caspia*, и – *H. angusticostata acuticosta*, к – *Dreissena rostriformis distincta*, л – *D. rostriformis pontocaspica*, м – *Hypanis plicata*, н – *H. semipellucida*, о – *Didacna baeri*

Танатоценоз *Mytilaster lineatus*+*Dreissena elata* (рис. 10б) состоит из раковин, принадлежащих 17 видам моллюсков. Ядро танатоценоза образовано раковинами *Mytilaster lineatus*, *Dreissena elata* (индексы плотности соответственно 24,29; 22,14); к характерным видам относятся *Abra ovata* и *Cerastoderma lamarcki* (индексы плотности 15,93 и 14,53). Среди второстепенных видов можно отметить *Hypanis vitrea vitrea*. Танатоценоз входит в состав песчано-илистых осадков с примесью ракушки или является господствующим компонентом в илисто-ракушечных осадках на глубине от 8–10 до 22–24 м, в средней части аккумулятивного подводного склона Апшеронского архипелага, к югу от о. Жилого. Ракуша буро-серого, черного цвета.

Образование танатоценозов этого типа происходит в условиях устойчивого осадконакопления и формирования аккумулятивных равнин. Танатоценозы, помимо названных условий, образуются в нижней аккумулятивной части подводного склона на глубинах, малодоступных воздействию волнения, а также на аккумулятивных равнинах в пределах мелководий, блокированных от волн открытого моря скалистыми банками и островами.

В составе танатоценозов преобладает автохтонная ракуша, продуцированная местными биоценозами *Mytilaster lineatus*+*Abra ovata*+*Cerastoderma lamarcki*. Популяции *Mytilaster lineatus* образуют плотные щетки на поверхности илистого дна (см. рис. 9) и характеризуются наиболее высокой продуктивностью по сравнению с остальными компонентами биоценоза. Значительное участие в составе танатоценоза принимает аллохтонная ракуша *Dreissena elata*, продуцированная в прошлом соседними угодьями скал и камней.

Танатоценоз *Mytilaster lineatus*+*Dreissena elata*+*Cerastoderma lamarcki* (рис. 10в) состоит из раковин, принадлежащих 14 видам моллюсков (70% общего числа видов). Ядро танатоценоза образовано раковинами *Mytilaster lineatus*, *Dreissena elata*, *Cerastoderma lamarcki* (индексы плотности соответственно 19,62; 19,54; 17,32); характерным видом является *Abra ovata* (индекс плотности 12,24).

Танатоценоз входит в состав угодья лугов морских трав, на глубине 5–7 м, располагающегося между восточной оконечностью Апшеронского полуострова и островами Артема и Жилого.

Особенностью осадконакопления является ограниченное поступление терригенного материала, вместе с тем благодаря спокойной гидродинамической обстановке здесь создаются благоприятные условия для накопления хемогенных карбонатных илов. Значительное участие в осадкообразовании принимает ракуша. В составе танатоценоза преобладает автохтонная ракуша, продуцированная местным биоце-

нозом *Mytilaster lineatus*+*Cerastoderma lamarcki*+*Abra ovata*, а также аллохтонная ракуша *Dreissena elata*, продуцированная в прошлом угодьем скал и камней.

Заключение

Материалы комплексного изучения морских мелководий у западных берегов Среднего Каспия показывают ведущую роль литогенного фактора в формировании и распределении донных биоценозов на мелководье Апшеронского архипелага. При сопоставлении составленной ландшафтно-биономической карты с геоморфологической картой Апшеронского архипелага наблюдается тесная связь образования и распространения основных типов подводных угодий с геолого-геоморфологическим строением морского дна. Литогенный фактор выступает в качестве прямо и косвенно действующего экологического фактора. Прямо действующим фактором для биоценозов обрастателей является каменистый субстрат; косвенно действующим фактором служат унаследованные поднятия локальных структур, что в условиях мелководий Апшеронского архипелага ведет к абразии дна и формированию угодий скал и камней. Наибольшую площадь на мелководье Апшеронского архипелага занимают угодья полей ракушки на абразионно-аккумулятивной равнине. Накоплению здесь мощной толщи осадков препятствует унаследованное поднятие восточного продолжения мегаантиклинория Большого Кавказа. Ракушечные осадки, которые представляют особый танатоценоз, образуются за счет биоценоза сессильной фауны при осыпании раковин моллюсков, обрастающих скалы. В составе изученных танатоценозов господствуют створки *Dreissena elata* и *Mytilaster lineatus*, они указывают на близость выхода коренных пород. Однако следует отметить, что биоценоз *Dreissena elata* в настоящее время полностью вытеснен черноморским вселенцем *Mytilaster lineatus*. Можно прогнозировать, что высокая продуктивность последнего со временем приведет к абсолютному господству его створок в составе танатоценозов полей ракушки.

Из сопоставления геоморфологической карты (рис. 3) и карты подводных угодий (рис. 2) следует, что угодья скал и камней с биоценозом обрастателей совпадают с абразионным скульптурно-грядовым рельефом и растущими локальными антиклинальными поднятиями. Общеизвестно, что в береговой зоне моря на глубинах, доступных волновому воздействию абразионно-скульптурные формы рельефа формируются на месте растущих антиклинальных поднятий. Связь угодий скал и камней с биоценозами обрастателей с растущими антиклинальными структурами закономерна. Также закономерна связь угодий полей ракушки и угодий равнин, покрытых литифицированной коркой с абразионно-аккумулятивной равниной на месте подводного продолжения, испытывающего поднятие,

мегаантиклинория Большого Кавказа. В синклинальных депрессиях под защитой выступов берега и островов формируются угодья лугов морских трав. В нижней части подводного берегового склона на глубинах свыше 30 м формируются угодья илистых равнин.

Морфологическая структура ландшафта мелководий Апшеронского архипелага определяется пятью типами подводных угодий с характерными биоценозами: скал и камней – биоценоз обрастателей красной водоросли *Ceramium elegans* и беспозвоночных *Mytilaster lineatus*+*Balanus improvisus*; полей ракуши – танатоценоз *Dreissena elata*+*Mytilaster lineatus*; лугов морских трав – фитоценоз *Zostera minor*+*Ruppia maritima* в толще грунта биоценоз *Abra ovata*+*Cerastoderma lamarcki*–*Nereis diversicolor*; равнин, покрытых литифицированной коркой, – биоценоз обрастателей крас-

ной водоросли *Ceramium diaphaum* и беспозвоночных *Mytilaster lineatus*+*Balanus improvisus*; илистых равнин береговой зоны – в толще грунта биоценоз моллюсков *Cerastoderma lamarcki*+*Abra ovata*+*Pyrgula* и червей *Nereis diversicolor*+*Hupania*.

Таким образом, существует тесная связь образования и распространения подводных угодий и соответствующих биоценозов с геолого-геоморфологическим строением морского дна, с унаследованным дифференцированным развитием локальных структур, контролирующими процессы абразии или аккумуляции осадков.

К изменению структуры аборигенного состава зообентоса мелководья Апшеронского архипелага привели инвазия *Mytilaster lineatus* и интродукция *Abra ovata*.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Гурьева ЗИ, Петров КМ, Рамм НС, Шарков ВВ. Геолого-геоморфологическое изучение морских мелководий и берегов по материалам аэрофотосъемки. Методическое руководство. Л.: Наука; 1968.
2. Гурьева ЗИ, Петров КМ, Шарков ВВ. Аэрофотометоды геолого-геоморфологического исследования внутреннего шельфа и берегов морей. Атлас аннотированных аэрофотоснимков. Л.: Недра; 1976.
3. Гурьянова ЕФ. Теоретические основы составления карт подводных ландшафтов в Вопросы биостратиграфии континентальных толщ. В кн.: Тр. Третьей сессии Всесоюзного палеонтологического о-ва. М.: Госгеолтехиздат; 1959. С. 52-61.
4. Зарбалиева ТС, Ахундов ММ, Касимов АМ, Надиров СН, Гусейнова ГГ. Воздействие инвазивных видов на аборигенную фауну Каспийского моря в прибрежных водах Азербайджана. Российский журнал биологических инвазий. 2016;2:33-47.
5. Зенкевич ЛА, Бирштейн ЯА, Карпевич АФ. Первые успехи планомерной реконструкции фауны Каспийского моря. Рыбная промышленность СССР. 1945;1:40-4.
6. Макаров АВ, Курков МВ, Барымова АА. Сравнительный анализ результатов картирования литорали побережья Белого моря по материалам, полученным космической съемкой и аэросъемкой при помощи БПЛА «Геоскан

401». 2018. <https://www.geoscan.aero/ru/blog/844> (дата обращения: 12.08.2019).

7. Мануйлов ВА. Подводные ландшафты залива Петра Великого. Владивосток: Изд-во ДВГУ; 1990.
8. Митина НН, Чуприна ЕВ. Подводные ландшафты Черного и Азовского морей: структура, гидроэкология, охрана. Москва: Типография Россельхозакадемии; 2012.
9. Пенно МВ. Развитие научных представлений о морских ландшафтах. Экополитика и геодинамика регионов. 2014;10(1):166-72.
10. Петров КМ. Подводные ландшафты: теория, методы исследования. Ленинград: Наука; 1989.
11. Самсонова НВ, Боричевский АБ. Сущность аэрофотосъемки с использованием беспилотных летательных аппаратов. В кн.: Актуальные направления научных исследований: от теории к практике. Чебоксары; 2016. С. 226-7.
12. Ткаченко КС. Использование аэрокосмической съемки в гидробиологических исследованиях. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012;14(1):15-31.
13. Шарков ВВ. Геология подводного склона западного берега Каспийского моря. Москва-Ленинград: Наука; 1964.

Общий список литературы/Reference List

1. Guryeva ZI, Petrov KM, Ramm NS, Sharkov VV. Geologo-Morfologicheskoye Izucheniye Morskikh Melkovodiy i Beregov po Materialam Aero-fotosyomki. [Geological and Geomorphological

- Study of Marine Shallow Waters and Shores Based on Aerial Photography. Methodological manual]. Leningrad: Nauka; 1968. (In Russ.)
2. Guryeva ZI, Petrov KM, Sharkov VV. Aerofofotometriya Geologo-Geomorfologicheskogo Issledovaniya Vnutrennego Shelfa i Berregov Morey. Atlas Annotirovannykh Aerofotocnimkov. [Aerophotomethods in Geological and Geomorphological Studies of the Inner Shelf and Coasts of Seas. Atlas of Annotated Aerial Photographs]. Leningrad: Nedra; 1976. (In Russ.)
 3. Guryanova YeF. [The theoretical basis for underwater landscape mapping]. In: Voprosy Biostratigrafii Kontinentalnykh Tolshch. Trudy Tretyey Sessii Vsesoyuznogo Paleontologicheskogo Obshchestva. Moscow: Gosgeoltekhizdat; 1959. P. 52-61. (In Russ.)
 4. Zarbaliyeva TS, Akhundov MM, Kasimov AM, Nadirov SN, Guseynova GG. [Impact of invasive species on the native fauna of the Caspian sea in the coastal waters of Azerbaijan]. Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy. 2016;2:33-47. (In Russ.)
 5. Zenkevich LA, Birshtejn YaA, Karpevich AF. [The first successes of systematic reconstruction of the Caspian sea fauna]. Rybnaya Promyshlennost' SSSR. 1945;1:40-4. (In Russ.)
 6. Makarov AV, Kurkov MV, Barymova AA. [Comparative analysis of the results of mapping the littoral of the White sea coast based on the materials obtained by space survey and aerial survey using the UAV «GEOSCAN 401»]. 2018. <https://www.geoscan.aero/ru/blog/844>. (In Russ.)
 7. Manuylov VA. Podvodnye Landshafty Zaliva Petra Velikogo. [Underwater Landscapes of Peter the Great Bay]. Vladivostok: DVGU; 1990. (In Russ.)
 8. Mitina NN, Chuprina EV. Podvodnye Landshafty Chernogo i Azovskogo Morey: Structura, Gidroekologiya, Okhrana. [Underwater Landscapes of the Black and Azov Seas: Structure, Hydroecology, and Protection]. Moscow; 2012. (In Russ.)
 9. Penno MV. [Development of scientific ideas about marine landscapes]. Ekopolitika i Geodinamika Regionov. 2014;10(1):166-72. (In Russ.)
 10. Petrov KM. Podvodnye Landshafty: Teoriya, Metody Issledovaniya. [Underwater Landscapes: Theory and Research Methods]. Leningrad: Nauka; 1989. (In Russ.)
 11. Samsonova NV, Borichevskiy AB. [The essence of aerial photography using unmanned aerial vehicles]. In: Aktualnye Napravleniya Nauchnykh Issledovaniy: Ot Teorii k Praktike. Cheboksary; 2016. P. 226-7. (In Russ.)
 12. Tkachenko KS. [The use of aerospace survey in hydrobiological studies]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk. 2012;14(1):15-31. (In Russ.)
 13. Sharkov VV. Geologiya Podvodnogo Sklona Zapadnogo Berega Kaspiyskogo Moria. [Geology of the Underwater Slope of the Western Shore of the Caspian Sea]. Moscow-Leningrad: Nauka; 1964. (In Russ.)
 14. Harris PT, Baker EK. GeoHab atlas of seafloor geomorphic features and benthic habitats: Synthesis and lessons learned. In: Seafloor Geomorphology as Benthic Habitat. London; Elsevier; 2012. P. 871-90.
 15. Petrov KM. Geological and geomorphological elements that form shelf benthic communities. In: Annual conference «GeoHab 2019 – Marine Geological and Biological Habitat Mapping»: Abstracts (May 13–17, 2019, St. Petersburg, Russia). Saint Petersburg: VSEGEI; 2019. P. 157-8.