

УДК 551.48:591.524.11

**А. Д. Наумов**

Зоологический институт АН СССР

## **К ВОПРОСУ ОБ ИЗУЧЕНИИ БИОЦЕНОЗОВ МАКРОБЕНТОСА БЕЛОГО МОРЯ**

С помощью предложенного автором индекса олигомиксности, основанного на изучении вариационного ряда биомасс выборочного биоценоза, выделяются олиго-, мезо- и полимиксные биоценозы, а также население области экотона. Обсуждаются вопросы континуальной и биоценотической концепций строения природных сообществ макробентоса.

### **Введение**

Предложенное Мебиусом в 1877 г. понятие о биоценозе весьма по-разному понималось различными исследователями. Не вдаваясь в подробности дискуссии по поводу употребления этого термина, что может послужить темой для большого и интересного исследования в области филологии и истории науки, отметим, что к настоящему времени сложилась традиция понимать биоценоз как такой комплекс организмов, в котором существует определенная структура, проявляющаяся в стабильности топических, трофических и иных связей между его сочленами, а также в том, что некоторые организмы, обладающие наибольшей биомассой, становятся центральными, создают лицо биоценоза. Изучение системы связей между растениями и животными в природном сообществе крайне сложно, так как подразумевает тщательное исследование аутоэкологии каждого входящего в него вида. Таким образом, наиболее полное представление о комплексе организмов, основанное на знании его видового состава и взаимоотношений отдельных его членов, на современном уровне проведения биоценологических исследований может быть составлено только в ущерб полноте описания изучаемой территории или акватории в целом: не удивительно поэтому, что исследователи в большинстве случаев оказываются вынужденными обращаться к различным интегральным характеристикам, способным дать хотя и не полную, но в той или иной мере верную картину структуры биоценоза.

Чаще всего для каждого входящего в биоценоз вида определяются некоторые параметры, а затем члены сообщества располагаются в иерархическом порядке, так что получается некий ряд, структура которого в известной мере отражает структуру исследуемого комплекса организмов. Наиболее часто употребляемые для этой цели характеристики суть следующие: биомасса, встречаемость, индекс плотности и продукция. Использование каждого из них для изучения биоценозов имеет свои преимущества и неудобства. Встречаемость, хорошо описывающая обычность вида, не несет никакой информации о его обилии. Этому недостатка лишен индекс плотности, представляющий собой произведение встречаемости и биомассы, однако его применение затруднено тем, что он предполагает равномерное распределение организмов. Между тем это в общем случае неверно: животные и растения распределяются по большей части агрегированно или случайно. Наиболее объективный способ изучения структуры биоценоза был бы такой, который в качестве основного критерия использовал бы продукцию. Это особенно важно для тех случаев, когда руководящими формами служат организмы с коротким жизненным циклом, однако практическое применение таких способов встречает огромные методические трудности. Таким образом, чаще всего приходится в качестве основного критерия использовать биомассу. Следует отметить, что для макробентоса, где жизненные циклы большинства организмов длятся не менее года, этот прием вполне приемлем. Предлагаемая работа как раз и посвящена изучению структуры биоценоза на примере бентосного населения Белого моря, причем в основу примененных методов положен анализ иерархического ряда биомасс.

Вопрос о границах биоценоза не менее важен, чем вопрос о его структуре. По этому поводу в литературе существуют два различных мнения. Одно из них заключается в том, что биоценоз, как правило, четко ограничен в пространстве, причем можно выделить его ядро, занимающее основную часть площади, покрываемой сообществом, и область, пограничную с соседними биоценозами. Эта сравнительно узкая полоса получает название экотона. На ней встречаются представители обоих граничащих сообществ: нет видов, резко доминирующих по биомассе над остальными; и видовой состав богаче, чем в ядрах. Совокупность таких особенностей получает название краевого, или экотонного эффекта.

Другая точка зрения, также весьма широко распространенная, заключается в том, что четко оформленных биоценозов в природе не существует, а имеется континуум, обусловленный распределением отдельных видов в зависимости от абиотических условий. Согласно таким взглядам, связи между отдельными видами в большинстве случаев крайне слабы и факультативны, а в местах, где условия наиболее благоприятны для развития того или иного организма, он достигает расцвета, подавляет другие виды, что и

создает впечатление ядра биоценоза, как его понимают сторонники первой концепции. Предлагаемая работа посвящена также попытке разобраться и в этом вопросе.

В статье рассматриваются лишь общие характеристики структуры биоценозов, описание же конкретных сообществ — тема самостоятельного исследования.

### Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужили сборы бентоса из Онежского, Двинского и Мезенского заливов, а также из Горла и примыкающей к Терскому берегу части Бассейна Белого моря. Кроме того, ряд проб взят в различных губах Кандалакшского залива и в районе Средних луд (рис. 1). Материал собран автором совместно с В. В. Луканиным и В. В. Федяковым в 1981—1986 гг. с борта э/с Беломорской биостанции Зоологического института АН СССР «Картеш». Помимо указанных данных, в анализ включены сведения, любезно предоставленные Н. Л. Семеновой. Этот материал был получен во время VI рейса э/с биостанции

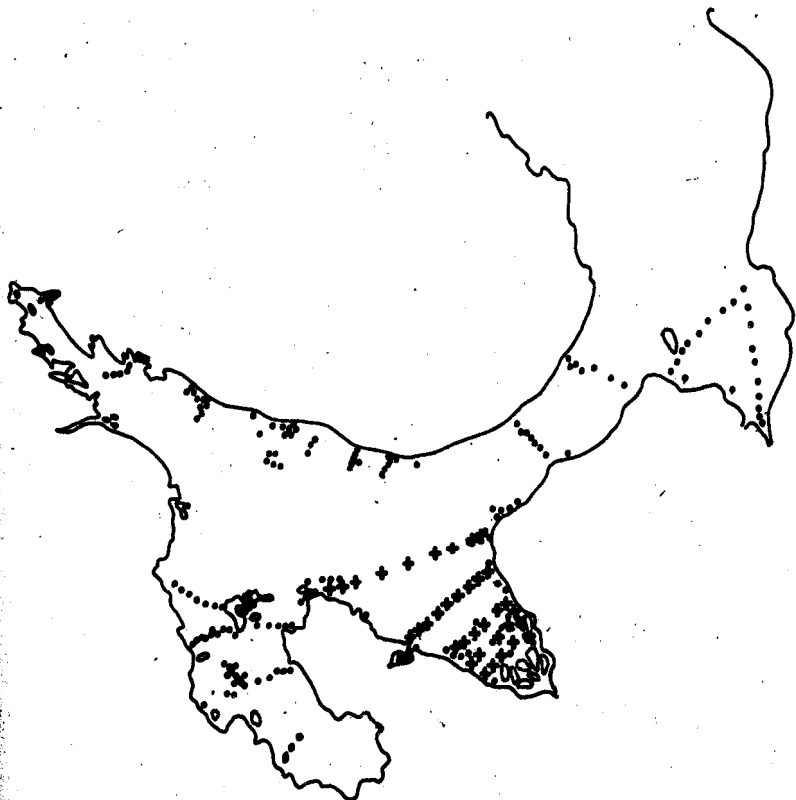


Рис. 1. Схема расположения станций  
Кружками отмечены станции э/с «Картеш», крестиками — э/с СЧС-2032

Московского государственного университета СЧС-2032 в Двинский залив летом 1974 г. Пользуясь случаем, приношу всем названным лицам свою искреннюю благодарность.

На глубоких местах пробы брались дночерпателем «Океан» с площадью захвата  $0.25 \text{ м}^2$ , а на мелководьях — водолазным пробоотборником (площадь захвата —  $0.05 \text{ м}^2$ ). Сборы на литорали проводились вручную с помощью рамки  $0.025 \text{ м}^2$  или же (на песчаных и илистых грунтах) водолазным пробоотборником. Растения и животные из проб определялись до вида. Исключения составляли некоторые семейства Hydrozoa и Polychaeta, а также Nemertini, Oligochaeta, корковые мшанки и некоторые губки. Мелкие организмы взвешивались на торсионных весах с точностью до  $0.001 \text{ г}$ , более крупные — на чашечных весах с точностью до  $0.1 \text{ г}$ . Во всех случаях определялся живой вес после подсушивания объекта на фильтровальной бумаге. Моллюски взвешивались вместе с раковинной, кольчатые черви извлекались из домиков. Всего проанализированы 239 гидробиологических станций, в каждой из которых было встречено по 4 и более вида животных и растений макробентоса. Станции с меньшим числом видов не рассматривались.

Вид, главенствующий по биомассе, считался доминантным. Те организмы, биомасса которых превышала треть биомассы доминантного вида, принимались содоминантами, а виды с биомассой, лежащей в пределах  $1/10$ — $1/3$  от обилия первой доминанты, считались субдоминантами. Если среди доминант или субдоминант оказывались крупные хищники или некрофаги, то они не учитывались. Поступая так, я руководствовался следующими соображениями. Очевидно, что в любой трофической пирамиде консументы высших порядков не обладают высокими биомассами. Между тем среди них нередко встречаются весьма крупные формы, которые попадая в орудие сбора, при формальном подходе, будучи пересчитаны на  $1 \text{ м}^2$  дадут совершенно фантастические значения биомасс и плотностей поселения, поэтому, не располагая истинной информацией о распределении крупных хищников, правильнее исключить их из анализа вообще, тем более, что в реальном биоценозе их масса, как можно предполагать, исходя из общетеоретических соображений, должна быть как минимум на порядок ниже, чем у представителей предыдущего трофического уровня.

### Некоторые общие замечания

Проведение биоценологических исследований, а в особенности обсуждение их результатов зачастую затрудняется нечеткостью отдельных терминов. В первую очередь это касается того обстоятельства, что взятая в природе проба, в той или иной мере отражающая состав реального комплекса, понимается как сам биоценоз. Между тем и видовой состав, и структура пробы во многом зависят от особенностей устройства орудия сбора, поэтому отождествление ее с биоценозом неправомерно. С другой стороны, проба, взятая с соблюдением всех методических правил исправным орудием, дает о биоценозе достаточно верное представление. В этом смысле перенесение на нее термина «биоценоз» практически удобно. Для того, чтобы избежать некорректности, введем понятие «выборочного биоценоза», который представляет собой содержимое орудия

сбора. Реальный биоценоз, обитающий в своем биотопе, назовем «генеральным». В дальнейшем во всех случаях, когда это не оговаривается особо, под термином «биоценоз» будет подразумеваться биоценоз выборочный.

Необходимо оговорить и другой не менее важный терминологический вопрос: как будет пониматься в этой статье «генеральный биоценоз». Под этим термином я имею в виду такой комплекс организмов, в котором имеются отчетливо выраженные доминантные виды, что означает заметный разрыв в значениях биомасс между ними и рядовыми членами. При этом будет предполагаться, что генеральный биоценоз достаточно ясно очерчен в пространстве. Что же касается населения экотона, где снижение значений биомасс от одного вида к другому происходит относительно постепенно, то оно будет именоваться «сообществом». Слово «комплекс» не будет придаваться какой-либо определенный биоценотический смысл.

Для оценки структуры комплекса видов очень важно выбрать удобный показатель. В работе такая оценка проводится методами вариационной статистики. В основу теоретических построений была положена нулевая гипотеза, гласящая, что все виды распределены в море случайно и не формируют никаких агрегаций, биоценозов и т. п. Из этого следует, что если нулевая гипотеза верна, то распределение биомасс в каждой выборке не должно значительно отличаться от нормального. Такое распределение описывается параметром, представляющим собой среднее квадратичное отклонение. Этот показатель, содержащий информацию о структуре вариационного ряда, может быть весьма удобным, однако в данном случае применение его осложняется тем, что он в значительной степени зависит от суммарной биомассы комплекса.

Для получения более приемлемого индекса реальное значение среднего квадратичного отклонения биомасс удобно нормировать значением, максимально возможным для данного комплекса. Очевидно, что это последнее будет наблюдаться в том гипотетическом случае, когда вся биомасса сосредоточится в одном виде, а биомассы остальных окажутся нулевыми. Тогда квадрат суммы биомасс и сумма их квадратов совпадут, так как будут состоять всего из одного ненулевого слагаемого, численно равного биомассе комплекса видов. Следовательно, формула максимально возможного значения среднего квадратичного отклонения запишется в виде

$$\sigma_{\max} = \frac{B}{\sqrt{S}},$$

где  $B$  — биомасса доминантного вида, равная биомассе комплекса, а  $S$  — число видов в нем. Отсюда примененный в работе индекс равен

$$I_o = \frac{\sigma_B}{B} \sqrt{S},$$

где  $\sigma_B$  — среднее квадратичное отклонение эмпирического ряда биомасс в рассматриваемом комплексе. Показатель  $I_0$  определен в области  $0 \leq I_0 \leq 1$ , причем при  $S=1$  он не имеет смысла.

Как уже говорилось, любая проба не отражает состава генерального биоценоза полностью, поэтому индекс  $I_0$ , рассчитанный по эмпирическим данным, может рассматриваться как выборочный показатель. Ошибка выборочности определяется как

$$m_{I_0} = \frac{I_0}{\sqrt{2S}}$$

Нетрудно видеть, что предлагаемый индекс в известной мере отражает степень разнообразия биоценоза, а именно при абсолютном разнообразии, когда комплекс представлен видами, имеющими равные биомассы,  $I_0=0$ , а при полном единообразии, когда вся биомасса сосредоточена в одном из видов,  $I_0=1$ . Введение показателя, описывающего разнообразие, требует серьезного обоснования, так как к настоящему времени уже предложено довольно много индексов такого рода. Рассмотрим те из них, которые чаще других используются в биоценологических исследованиях.

Индекс Маргалефа, вычисляемый по формуле

$$I_m = -\frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{\prod_{i=1}^s N_i!},$$

где  $N_i$  — численность  $i$ -го вида, а  $N$  — суммарная численность всех видов в комплексе, неприменим для работы с биомассами, так как требует целочисленных значений показателей обилия. Что же касается других показателей, то они пригодны для использования как биомасс, так и плотностей поселения.

Индекс Макинтоша

$$I_{mi} = \sqrt{\sum_{i=1}^s B_i^2}$$

определен в области  $\sqrt{\frac{B^2}{S}} \leq I_{mi} \leq B$  и коррелятивно связан с показателями обилия (на нашем материале  $r=0.90 \pm 0.03$ ). При менение этого показателя затруднено неудобной областью определения и невозможностью сравнения биоценозов с различной биомассой.

Несколько удобнее индекс Симпсона, оперирующий не квадратами показателей обилия, а квадратами их вероятностей —

$$I_{s_n} = \sum_{i=1}^s \left( \frac{B_i}{B} \right)^2,$$

однако и его область определения в случае использования биомасс

$(\frac{1}{S} \leq I_{S_n} \leq 1)$  не достаточно удобна. Этим же недостатком обладает и индекс Реньи-Рао, вычисляющийся как отрицательный двоичный логарифм от индекса Симпсона. Этот показатель определен в диапазоне  $0 \leq I_{RR} \leq \infty$ . Оба последних индекса практически линейно связаны с наиболее часто используемым показателем разнообразия — индексом Шеннона-Уивера (коэффициенты корреляции на нашем материале равны соответственно  $0.84 \pm 0.03$  и  $0.98 \pm 0.04$ ). Рассмотрим этот важнейший показатель разнообразия. Так же, как и индекс Реньи-Рао, он представляет собой меру информации, определен в том же диапазоне и вычисляется по формуле

$$H = - \sum_{i=1}^S \frac{B_i}{B} \log_2 \frac{B_i}{B}$$

Строго говоря, этот индекс есть мера информационной энтропии и отражает степень беспорядка в биоценозе. Чем выше значение этого показателя, тем меньше упорядоченность комплекса видов. Возможность описать количество информации в битах, приходящейся на каждый грамм биомассы (или на каждую особь, если он вычисляется для плотности поселения), обеспечило индексу Шеннона-Уивера широкое применение в биоценологических исследованиях. Следует, однако, заметить, что неудобная область определения затрудняет использование его для сравнения биоценозов с сильно различающимися биомассами.

Рассмотрим теперь зависимость названных индексов от числа видов в исследуемом комплексе. Эти зависимости для случая абсолютного разнообразия (все виды имеют равную биомассу) при фиксированной суммарной биомассе представлены на рис. 2. Хорошо видно, что все показатели, кроме  $I_0$ , который в данном случае равен нулю при любом  $S$ , существенно изменяются с ростом видов, причем индексы Макинтоша и Симпсона асимптотически приближаются к нулю, а Реньи-Рао и Шеннона-Уивера стремятся к бесконечности.

Какова же зависимость рассматриваемых показателей от структуры комплекса? На рис. 3 представлены графики таких зависимостей для модели, в которой биомасса доминантного вида линейно возрастает. Видно, что все индексы, кроме  $I_0$ , связаны со структурой комплекса криволинейными зависимостями.

Таким образом, предлагаемый показатель имеет по сравнению с другими рассмотренными индексами некоторые преимущества — имеет весьма удобную область определения и линейно зависит от изменения структуры биоценоза. При возрастании доли биомассы доминантного вида на 10%  $I_0$  также возрастает на 10%. В то же время этот индекс при сохранении структуры биоценоза, хотя и зависит от  $S$ , но весьма незначительно. При изменении числа видов на 10% в области малых значений (порядка 10)

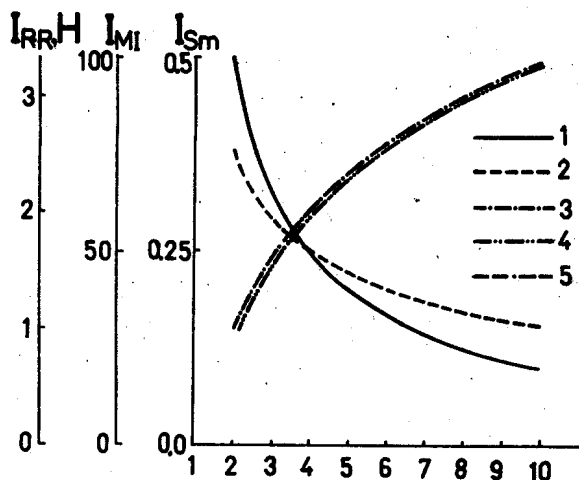


Рис. 2. Зависимость некоторых индексов разнообразия от числа видов в биоценозе при постоянной биомассе. Случай полного единообразия  
 По оси абсцисс — число видов, по оси ординат — значения индексов: 1 — индекс Макинтоша, 2 — индекс Симпсона, 3 — индекс Реньи-Рао, 4 — индекс Шеннона-Уивера, 5 — индекс олигомикности

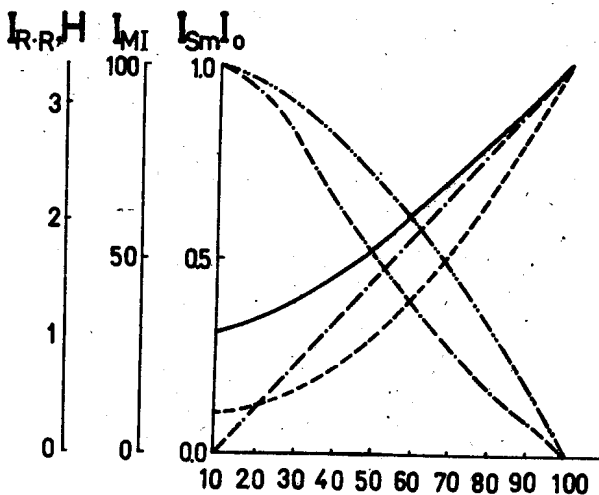


Рис. 3. Зависимость некоторых индексов разнообразия от структуры биоценоза при постоянном числе видов  
 По оси абсцисс — доля биомассы доминирующего вида, %; по оси ординат — значения индексов. Обозначения как на рис. 2

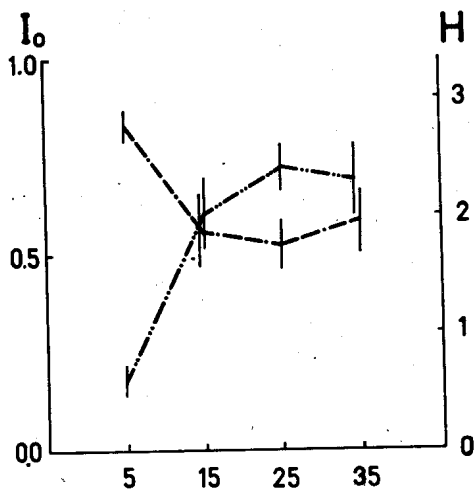


Рис. 4. Зависимость индекса Шеннона-Уивера и индекса олигомиктности от числа видов в биоценозе по эмпирическим данным  
Все обозначения как на рис. 2

он изменяется приблизительно на 3%, а в области высоких значений (порядка 100) — лишь на десятые доли процента. То же самое и на эмпирических данных. Судя по результатам дисперсионного анализа,  $0.37 \pm 0.01$  дисперсии  $I_o$  объясняется числом видов в биоценозе, причем, если взять только те из них, где  $S > 10$ , то доля дисперсии, зависящая от числа видов, снижается до  $0.02 \pm 0.01$ . Последнее значение статистически незначимо. Аналогичный анализ, проведенный для показателя Шеннона-Уивера, дает значения  $0.60 \pm 0.01$  для всех биоценозов и  $0.08 \pm 0.01$  для случая  $S > 10$ . Зависимость обоих индексов от числа видов представлена на рис. 4.

В то же время предлагаемый индекс описывает разнообразие комплекса видов не хуже показателя Шеннона-Уивера, с которым связан коррелятивной зависимостью, равной на нашем материале  $-0.92 \pm 0.01$ .

Таким образом, правомочность введения нового показателя, описывающего степень видового разнообразия в биоценозе, может считаться вполне обоснованной.

### Результаты и обсуждение

Интересно проанализировать частотное распределение индекса  $I_o$ . Если стать на точку зрения сторонников гипотезы видового континуума, то логично ожидать, что распределение этого показателя будет близко к нормальному. Если же принять биоценотическую концепцию, то естественно предположить, что оно будет характеризоваться заметной отрицательной асимметрией. Между

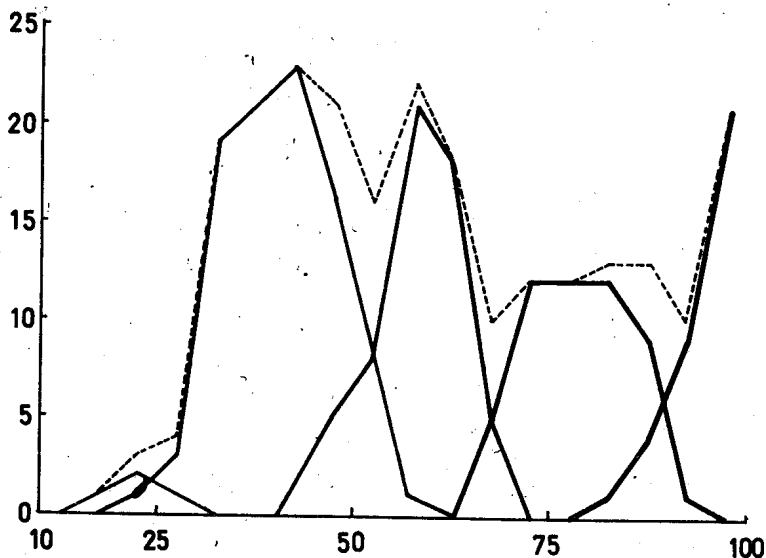


Рис. 5. Частотное распределение индекса олигомиксности по данным для Белого моря  
 По оси абсцисс значения индекса, %; по оси ординат — частоты. Пунктиром показано суммарное распределение

тем эмпирические данные не подтверждают ни то, ни другое предположение. Как хорошо видно на рис. 5, частотное распределение  $I_0$ , вычисленное для изученных проб беломорского макробентоса, имеет ярко выраженный полимодальный характер и складывается, как минимум, из четырех трансгрессирующих рядов. Это свидетельствует о том, что биоценотическая картина в Белом море сложнее, чем она обычно представляется, и комплексы донных организмов группируются в несколько типов, различающихся по своей структуре. Попробуем рассмотреть эти типы по отдельности.

Трудная, как правило, задача отнесения вариант из зоны трансгрессии к тому или иному ряду в данном случае облегчается тем, что каждая из них, кроме значения  $I_0$ , может быть описана дополнительно несколькими характеристиками. В качестве рабочей гипотезы было принято, что первая мода отвечает сообществам, обитающим в экотоне. Экотон, будучи областью перехода от одного биоценоза к другому, представляет собой зону, где обитает комплекс видов, по определению лишенный доминант, поэтому логично ожидать, что здесь не встретятся значительные разрывы между биомассами ведущих и второстепенных форм. Относительная равномерность распределения биомассы между членами такого сообщества должна вызывать низкое значение  $I_0$ . Кроме того, это же обстоятельство неминуемо должно отразиться на количестве со- и субдоминант. Следует ожидать, что таких видов будет относительно много. Сочетание названных признаков

позволяет выделить группу сообществ, характеристики которой приведены в табл. 1. В пределах этой группы выделяются 4 станции с чрезвычайно низкими биомассами ( $3.22 \pm 0.52$  г/м<sup>2</sup>) и крайне невысоким значением  $I_0$  ( $23.47 \pm 1.91$ ), но представленные относительно большим числом видов ( $16.00 \pm 6.62$ ). Число доминант в этих сообществах равно  $6.75 \pm 2.10$ , субдоминант —  $3.00 \pm 1.22$ . Встречены они на глубине, в среднем равной  $12.55 \pm 2.55$  м. Возможно, в лице таких сообществ мы имеем дело с другим, более редким вариантом населения экотона, однако мизерность материала не позволяет судить об этом вопросе более определенно.

По исключении сообществ экотона в частотном распределении  $I_0$  остается еще три моды. В литературе давно, хотя и не слишком часто, встречаются термины «олигомиксный» и «полимиксный» биоценозы. Смысл их всем интуитивно ясен, однако мне не удалось найти работу, в которой приводились бы определения этих понятий. Не удалось также найти источник, в котором эти термины были предложены впервые. Крупнейшие экологи, такие, как, например, Ю. Одум, избегают их употреблять. Между тем хорошо выраженная полимодальность частотного распределения  $I_0$  служит подтверждением реального существования в природе групп биоценозов с различными типами структуры. Это обстоятельство может послужить основанием для закрепления названных терминов за комплексами видов, относящихся к тому или иному из трех трансгрессирующих рядов. Биоценозы с наиболее высокими значениями  $I_0$  (порядка 95%) назовем олигомиксными, те, у которых составляет около 80%, обозначим как мезомиксные, а комплексы, где этот показатель приближается к 60%, условимся считать полимиксными. Приняв во внимание то обстоятельство, что значения  $I_0$  при переходе от полимиксных биоценозов к олигомиксным возрастают, этот показатель можно назвать индексом олигомиксности.

Нетрудно видеть, что хотя ряды, относящиеся к трем типам биоценозов, заметно трансгрессируют, применение принципов, аналогичных тем, которые использовались для выделения сообществ экотона, позволяет отнести те или иные станции из зон трансгрессий к конкретным распределениям. В результате были получены характеристики поли-, мезо- и олигомиксных биоценозов макробентоса Белого моря (табл. 2, 3, 4).

Было бы весьма интересно выяснить, каково частотное распределение  $I_0$  в других морях. Такой анализ проведен по данным Воробьева (1949) для макробентоса Азовского моря (рис. 6). Видно, что картина, наблюдавшаяся в этом водоеме, чрезвычайно напоминает ту, которая получена для Белого моря. Распределение индекса олигомиксности биоценозов Баренцева моря, построенное по сведениям, взятым из работ Броцкой и Зенкевича (1939) и Лейбсон (1939) и представленное на рис. 7, отличается лишь сниженной долей мезо- и олигомиксных биоценозов, в то время как полимодальный характер графика полностью сохраняется.

Таблица 1

## Характеристика сообществ области экотона из исследованных районов

Характеристики	Терский берег	Ковляца	Онежский залив	Двинский залив	Горло	Мезенский залив
Глубина	36.64 ± 5.84	22.33 ± 3.89	22.44 ± 4.48	48.31 ± 7.54	54.25 ± 8.25	18.71 ± 2.91
Число видов	22.68 ± 2.85	25.67 ± 3.66	44.17 ± 5.17	24.96 ± 1.82	44.25 ± 14.96	22.43 ± 2.81
Биомасса	73.77 ± 23.43	149.47 ± 26.35	1251.02 ± 653.72	31.05 ± 6.42	70.92 ± 30.99	82.64 ± 44.72
Индекс олигомиксности	39.79 ± 1.40	41.34 ± 2.12	38.68 ± 1.82	41.80 ± 1.52	41.02 ± 3.69	44.99 ± 1.53
Число доминант	2.86 ± 0.35	3.08 ± 0.57	2.94 ± 0.24	2.92 ± 0.27	1.25 ± 0.25	2.57 ± 0.43
Число субдоминант	3.14 ± 0.40	3.08 ± 0.42	4.06 ± 0.68	2.92 ± 0.33	3.50 ± 1.44	2.00 ± 0.44
Всего станций	22	12	18	26	4	7

Таблица 2

## Характеристики полимиксных биоценозов из исследованных районов

Характеристики	Терский берег	Ковляца	Онежский залив	Двинский залив	Горло	Мезенский залив
Глубина	16.00 ± 6.70	11.43 ± 6.97	17.67 ± 4.91	30.57 ± 7.38	45.50 ± 32.00	16.40 ± 2.99
Число видов	17.25 ± 2.27	17.71 ± 5.46	41.20 ± 7.13	21.36 ± 3.96	28.25 ± 4.42	17.80 ± 4.92
Биомасса	118.76 ± 53.02	309.17 ± 87.77	1388.38 ± 603.29	43.81 ± 9.70	149.17 ± 41.45	110.58 ± 61.31
Индекс олигомиксности	58.21 ± 1.70	65.86 ± 0.90	57.54 ± 1.47	56.16 ± 1.15	53.12 ± 1.76	61.92 ± 2.29
Число доминант	1.38 ± 0.26	1.14 ± 0.14	1.67 ± 0.16	1.71 ± 0.16	1.75 ± 0.25	1.00 ± 0.00
Число субдоминант	1.88 ± 0.55	1.43 ± 0.43	1.20 ± 0.17	1.28 ± 0.28	1.00 ± 0.41	1.60 ± 0.51
Всего станций	8	7	15	14	4	5

Таблица 3

## Характеристики мезомиксных биоценозов из исследованных районов

Характеристики	Терский берег	Колванца	Онежский залив	Двинский залив	Горло	Мезенский залив
Глубина	2.67	13.00 ± 10.76	11.00 ± 3.72	20.65 ± 4.86	6.38 ± 4.59	13.00 ± 2.70
Число видов	13.33	10.33 ± 2.97	31.22 ± 6.50	16.59 ± 2.58	15.25 ± 3.46	11.40 ± 3.09
Биомасса	2420.31	8937.12 ± 8768.13	1885.58 ± 729.79	248.77 ± 1475.57	4991.77 ± 2831.45	365.70 ± 261.39
Индекс олигомиксности	75.86	81.63 ± 3.52	80.84 ± 1.99	78.00 ± 1.49	76.32 ± 2.66	81.87 ± 3.51
Число доминант	1.00	1.17 ± 0.17	1.00 ± 0.00	1.12 ± 0.08	1.25 ± 0.16	1.20 ± 0.20
Число субдоминант	1.00	0.16 ± 0.16	0.44 ± 0.18	0.53 ± 0.17	0.62 ± 0.18	0.40 ± 0.24
Всего станций	3	6	9	17	8	5

Таблица 4

## Характеристики олигомиксных биоценозов из исследованных районов

Характеристики	Терский берег	Колванца	Онежский залив	Двинский залив	Горло	Мезенский залив
Глубина	-0.25 ± 0.11	3.00	5.75	11.67 ± 2.88	-2.00	17.80 ± 6.13
Число видов	5.67 ± 0.61	7.30	185.50	11.67 ± 2.73	13.00	20.00 ± 5.23
Биомасса	3935.55 ± 439.76	7971.75	14350.55	723.98 ± 499.06	33566.58	628.36 ± 447.27
Индекс олигомиксности	97.50 ± 0.59	97.57	92.10	92.64 ± 0.93	98.18	90.12 ± 2.51
Число доминант	1	1	1	1	1	1
Число субдоминант	0	0	0	0	0	0
Всего станций	6	3	4	6	1	5

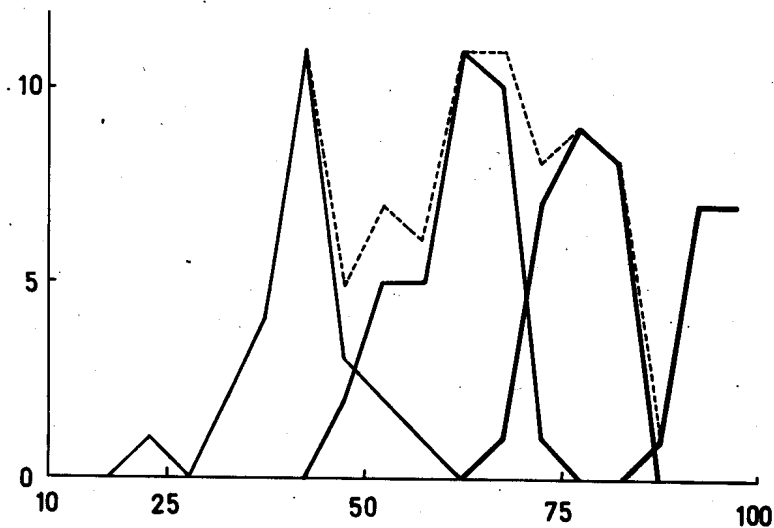


Рис. 6. Частотное распределение индекса олигомиктности по данным для Азовского моря  
 Обозначения как на рис. 5

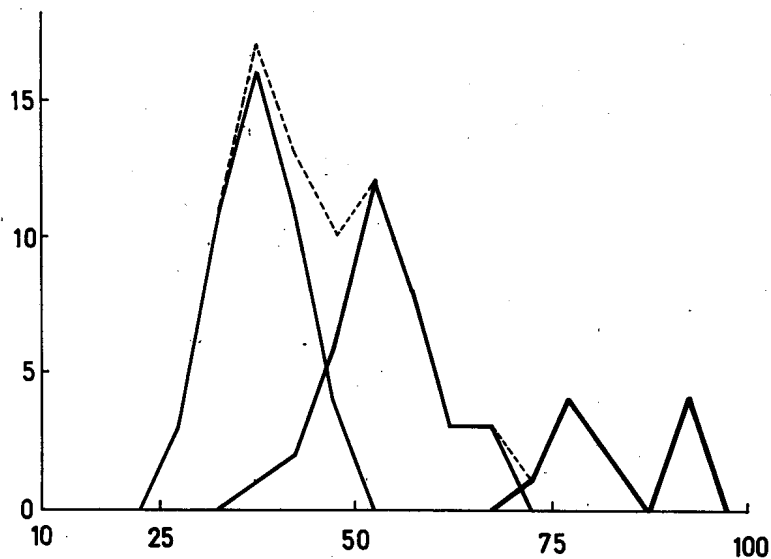


Рис. 7. Частотное распределение индекса олигомиктности по данным для Баренцева моря  
 Обозначения как на рис. 5

Таблица 5

## Характеристики сообществ экотона из разных морей

Характеристики	Белое	Азовское	Баренцево	Карское
Число видов	28.72 ± 1.77	27.66 ± 7.50	30.45 ± 1.50	29.00 ± 10.37
Биомасса	412.97 ± 167.99	25.72 ± 5.93	192.52 ± 23.55	23.15 ± 10.48
Индекс олиго-миксности	41.14 ± 0.75	43.50 ± 1.25	38.37 ± 0.85	35.54 ± 4.55
Число доминант	2.48 ± 0.15	3.00 ± 0.29	3.20 ± 0.18	2.00 ± 0.41
Число субдоминант	3.32 ± 0.20	2.14 ± 0.29	3.43 ± 0.29	6.25 ± 2.70
Всего станций	92	22	45	4

Примечание. Во всех случаях для данных, почерпнутых из литературных источников, биомасса, вычисленная на основании спиртового веса, приведена к сырому.

Таблица 6

## Характеристики полимиксных биоценозов из разных морей

Характеристики	Белое	Азовское	Баренцево	Карское
Число видов	25.63 ± 2.59	12.00 ± 1.53	27.92 ± 1.71	26.00 ± 6.35
Биомасса	467.54 ± 172.91	234.61 ± 49.07	284.40 ± 41.41	150.40 ± 39.63
Индекс олиго-миксности	58.41 ± 0.70	61.51 ± 1.18	55.98 ± 1.47	61.51 ± 3.24
Число доминант	1.51 ± 0.08	1.69 ± 0.09	2.02 ± 0.14	1.00 ± 0.00
Число субдоминант	1.40 ± 0.14	0.86 ± 0.15	1.08 ± 0.15	2.00 ± 0.00
Всего станций	57	35	35	3

Примечание. То же, что к табл. 5.

Малое количество биоценозов с ярко выраженным доминированием небольшого числа видов в этом случае, возможно, объясняется тем, что в материале, собранном с борта э/с «Персей», отсутствовали сборы с мелководий, где такие комплексы распространены чаще, чем на глубинах, если судить по беломорским данным (см. табл. 1—4). На небольшом материале из Карского моря, приведенном в статье Филатовой и Зенкевича (1957), удастся выявить только сообщества экотона и полимиксные биоценозы. Характеристики комплексов видов различного типа по отдельным морям приведены в табл. 5—8.

Объединение данных по всем четырем морям не приводит к искажению полимодальности распределения  $I_{0i}$ , хотя и увеличивает несколько области трансгрессий (рис. 8). Средние характеристики комплексов видов различного типа, полученные с привлечением всех 425 использованных в анализе точек, приведены в табл. 9, а доли станций, принадлежащих тем или иным биоце-

Таблица 7

## Характеристики мезомиксных биоценозов из разных морей

Характеристики	Белое	Азовское	Баренцево
Число видов	18.00 ± 1.82	13.16 ± 2.31	28.93 ± 3.80
Биомасса	3154.87 ± 1208.96	357.57 ± 74.04	155.34 ± 45.85
Индекс олигомиксности	78.07 ± 0.97	77.07 ± 0.99	76.77 ± 2.51
Число доминант	1.14 ± 0.05	1.00 ± 0.00	1.00 ± 0.00
Число субдоминант	0.51 ± 0.08	1.01 ± 0.11	0.36 ± 0.04
Всего станций	51	20	7

Примечание. То же, что в табл. 5.

Таблица 8

## Характеристики олигомиксных биоценозов из разных морей

Характеристики	Белое	Азовское	Баренцево
Число видов	10.91 ± 1.45	13.25 ± 2.32	20.25 ± 2.19
Биомасса	6883.78 ± 1698.12	809.19 ± 145.33	297.00 ± 86.56
Индекс олигомиксности	95.05 ± 0.70	92.64 ± 1.26	93.01 ± 0.79
Число доминант	1	1	1
Число субдоминант	0	0	0
Всего станций	35	15	4

Примечание. То же, что в табл. 5.

нозам, как по отдельным морям, так и во всем использованном материале — в табл. 10.

Вернемся к конкретному беломорскому материалу. Попробуем оценить, насколько точно полученная картина отражает ситуацию, реально имеющую место в море. Как следует из табл. 1—4, каждый из выделенных типов видовых комплексов более или менее определенно приурочен к той или иной глубине. В табл. 11 представлено распределение классов глубин на изученной акватории в процентах от всей обследованной площади. Сравнение доли станций, приходящейся на те же классы глубин, показывает, что в нашем материале литораль изучена на порядок подробнее, глубины 5—20 м вдвое подробнее, 0—5 и 50—100 м менее подробно, чем это требует пропорциональное соотношение глубин. Учитывая известную приуроченность разных типов биоценозов к определенным глубинам, можно попытаться, хотя и довольно грубо, вычислить теоретическое распределение выявленных типов по изученной акватории (рис. 9). Проверка методом  $\chi^2$  показывает хорошее соответствие полученных кривых эмпирическим данным; теоретические распределения с вероятностью 99.9% не отличаются от нормального.

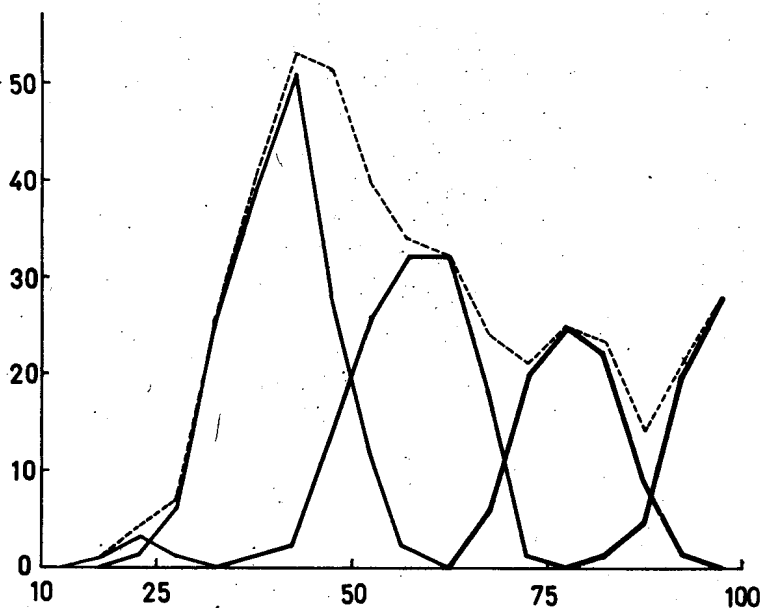


Рис. 8. Частотное распределение индекса олигомиктности по всем данным  
Обозначения как на рис. 5

Таблица 9

Средние характеристики биоценозов различных типов

Характеристики	Сообщества экотона	Полимиксные биоценозы	Мезомиксные биоценозы	Олигомиксные биоценозы
Число видов	$29.06 \pm 1.48$	$22.58 \pm 1.41$	$17.74 \pm 1.44$	$12.25 \pm 1.20$
Биомасса	$209.28 \pm 95.54$	$348.20 \pm 77.94$	$2168.42 \pm 803.01$	$4708.57 \pm 1168.46$
Индекс олигомиктности	$40.56 \pm 0.54$	$58.66 \pm 0.62$	$78.00 \pm 0.72$	$94.23 \pm 0.59$
Число доминант	$2.74 \pm 0.11$	$1.69 \pm 0.06$	$1.09 \pm 0.03$	$1.00 \pm 0.00$
Число субдоминант	$3.21 \pm 0.17$	$1.18 \pm 0.09$	$0.63 \pm 0.07$	$0.00 \pm 0.00$

Попробуем использовать полученные результаты для анализа биоценотической ситуации в изученной части акватории Белого моря. Прежде всего следует отметить, что характер комплекса видов с высокой степенью достоверности влияет на число составляющих его видов и на биомассу биоценоза. По данным дисперсионного анализа, тип биоценоза определяет  $13.11 \pm 1.10\%$  дисперсии числа видов и  $13.22 \pm 1.09\%$  дисперсии биомассы. Это хоть и небольшое, но все же заметное влияние, которым нельзя пренебрегать.

Доля биоценозов различных типов в изученном материале, %

Тип биоценоза	Белое	Азовское	Баренцево	Карское
Сообщества экотона	$38.5 \pm 3.2$	$23.5 \pm 4.2$	$49.4 \pm 2.6$	$57.1 \pm 7.4$
Полимиксные биоценозы	$23.8 \pm 2.8$	$36.7 \pm 4.8$	$38.5 \pm 2.5$	$42.9 \pm 6.4$
Мезомиксные биоценозы	$11.4 \pm 2.3$	$26.5 \pm 4.4$	$7.7 \pm 0.7$	—
Олигомиксные биоценозы	$14.6 \pm 2.3$	$15.3 \pm 3.6$	$4.4 \pm 0.4$	—

Примечание. Кроме приведенных в таблице типов биоценозов, встречен еще один с весьма низкими биомассами и  $I_0$  20%. В Азовском море доля этих сообществ составляет  $1.0 \pm 1.0\%$ , а в Белом —  $1.7 \pm 1.3\%$ . В Баренцевом и Карском морях на имеющемся материале они не отмечены.

Таблица 11

Изученность Белого моря по глубинам

Глубина	Доля глубин данного класса от площади изученной части моря, %	Доля станций от числа всех взятых, %	Число взятых станций	Число станций, необходимое для пропорционального описания данного класса глубин
—2—0	1	13	32	3
0—5	25	12	30	60
5—20	20	31	73	49
20—50	31	31	74	74
50—100	20	10	25	49
100—200	3	3	4	4

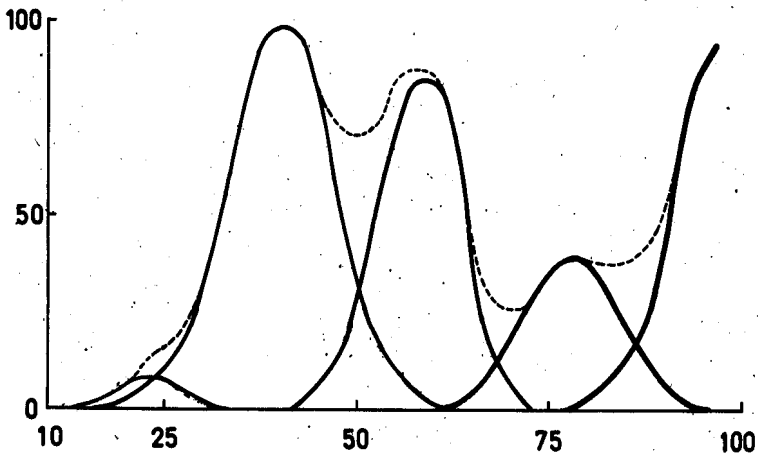


Рис. 9. Теоретическое частотное распределение индекса олигомиктности по данным для Белого моря с учетом неравномерности изученности различных классов глубин. Обозначения как на рис. 5

Доля станций с различным типом биоценозов  
в изученных районах Белого моря, %

Район	Сообщества экотона	Полимиксные биоценозы	Мезомиксные биоценозы	Олигомиксные биоценозы
Терский берег	56.4	20.5	7.7	15.4
Колвица	15.0	20.0	15.0	50.0
Онежский залив	39.1	32.6	19.6	8.7
Двинский залив	41.3	22.2	27.0	9.5
Горло	23.5	23.5	47.1	5.9
Мезенский залив	31.9	22.7	22.7	22.7
Море в целом (с учетом поправки на долю глубин)	39.3	28.2	15.8	15.0

Примечание. 1.7% всей изученной площади приходится на долю сообществ с крайне низкими биомассами и значением  $I_0$  около 20%.

Интересные результаты дает сравнение доли станций, пришедшихся на сообщества экотона и ядра биоценозов (табл. 12). Видно, что около 40% площади изученной акватории приходится на границы между биоценозами. Вдоль Терского берега эта цифра еще выше — более 50%. Отмеченное обстоятельство заставляет внимательно относиться к данным конкретных станций при биоценологическом анализе макробентоса. С другой стороны, оно же требует уделять больше внимания населению экотона, которым по сложившейся традиции зачастую пренебрегают, считая его несущественным в общем балансе донных организмов, более того, нехарактерным. Между тем оказывается, что сообщества экотона наиболее характерны для Белого моря; видовых комплексов других типов заметно меньше. Таким образом, пренебрегать населением экотона нельзя: помимо того, что оно в изученном месте занимает около половины площади дна, биомассы, создаваемые им, весьма значительны и в среднем составляют около 400 г/м<sup>2</sup> (см. табл. 1). Кроме того, не исключено, что в будущем удастся по обитателям экотона определять, какие биоценозы можно ожидать поблизости.

Дальнейший анализ данных табл. 12 показывает, что доля исследованной нами площади, занимаемая полимиксными биоценозами, довольно стабильна; мезомиксными — наиболее высока в Горле и низка вдоль Терского побережья. Что же касается доли олигомиксных биоценозов, то она максимальна в Кандалакшском заливе. Это последнее обстоятельство объясняется, скорее всего, не исключительностью названного района, а непропорционально высокой изученностью мидиевых банок: в нашем материале они составляют основную часть данных для Кандалакшского залива. Пока трудно сказать, какими причинами вызвано резкое увеличение доли сообществ экотона у Терского берега и мезомиксных биоценозов в Горле. Для этого требуются исследования абиотических условий обитания в данных регионах, что выходит за рам-

ки настоящей статьи. Можно лишь отметить, что вдоль Терского побережья идет резкий свал глубин, что неминуемо должно вызвать значительный градиент многих экологических факторов, в первую очередь температуры и солености. Понятно, что в таких условиях по мере удаления от берега одни виды быстро сменяются другими, что неминуемо должно способствовать вытягиванию биоценозов вдоль береговой линии. В таком случае на поперечных разрезах можно ожидать резкую смену биоценозов и повышение доли площади, занятой сообществами экотона. В Горле наблюдается другая картина. Условия там на весьма значительных пространствах довольно ровные, и градиенты факторов относительно плавные. В то же время неблагоприятный гидродинамический режим препятствует поселению многих видов, что, в свою очередь, приводит к пышному развитию тех форм, которые способны его выдерживать. Следовательно, можно предположить, что при резких градиентах факторов среды значения  $I_0$  смещаются в низкую область за счет преобладания сообществ экотона, а при плавных лимитирующие факторы способствуют образованию биоценозов со значительным доминированием немногих видов: индекс же олигомиксности смещается в область высоких значений.

В связи с только что сказанным хотелось бы обсудить и последнюю проблему — границ генерального биоценоза. Ясно, что, если 40% площади дна занято экотонами, рубежи видовых комплексов неминуемо оказываются чрезвычайно размытыми. Из этого факта довольно недвусмысленно вытекает справедливость положений гипотезы видовой континуума, а относительно немногие случаи резкого доминирования тех или иных видов легко объясняются удачными сочетаниями факторов среды и общей конкурентоспособностью этих форм. С другой стороны, полимодальность распределения индекса олигомиксности, прослеженная на материале, собранном на четырех морях, с наименьшей убедительностью свидетельствует о тенденции донного населения группироваться в биоценозы, обладающие определенной структурой, причем три ее типа оказываются наиболее предпочтительными и обладают несколько более высокой устойчивостью по сравнению с другими. Нас, однако, не должна смущать противоречивость полученных данных, она, скорее всего, говорит о том, что истина заключается в сочетании биоценотической и континуальной концепций: то, какая из двух тенденций организации донного населения в комплексы видов превозобладает в данном конкретном месте, зависит от условий обитания в том или ином районе.

## ЛИТЕРАТУРА

- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А.* Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Труды ВНИРО, 1939. Т. 4. С. 5—127.
- Воробьев В. П.* Бентос Азовского моря // Труды АзЧерНИРО, 1949. Вып. 13. С. 1—279.
- Лейбсон Р. Г.* Количественный учет донной фауны Мотовского залива // Труды ВНИРО, 1939. Т. 4. С. 128—192.
- Филатова З. А., Зенкевич Л. А.* Количественное распределение донной фауны Карского моря // Труды Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1957. Т. 8. С. 3—67.

### Summary

A. D. Naumov

### ON THE MACROBENTHOS COMMUNITIES INVESTIGATION

Oligo-, meso- and polymixed communities as well as ecoton regions were defined by means of the oligomixity index suggested in this paper. Theories of continual and discret distribution of the bottom communities are discussed.