

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

P.P. Shirshov Institute of Oceanology
of Russian Academy of Sciences

THE WHITE SEA SYSTEM

Volume IV

The processes of sedimentation, geology and history

Moscow
Scientific World
2017

СИСТЕМА БЕЛОГО МОРЯ

Том IV

**Процессы осадкообразования,
геология и история**

Москва
Научный мир
2017

та; 2) продукция макрофитов в виде **РОВ**; 3) влияние зарослей на прибрежную **гидродинамику, температуру и химизм воды**; 4) влияние на **осадконакопление** в зарослях; 5) **стабилизация** рыхлых грунтов морскими травами и, соответственно, глобальные изменения во всей структуре беломорского макрофитобентоса после деградации их зарослей; 6) **перенос** мелкообломочного материала талломами водорослей; 7) влияние штормовых выбросов на **биогеохимические характеристики** литоральных грунтов; 8) **расселение** как самих макрофитов, так и ассоциированной с ними фауны за счет плавающих «островов» отделенных от субстрата талломов.

В заключение – цитата из работы А.Д. Зиновой: «В наиболее хорошо изученных районах наших морей – на Мурманском побережье, в Белом море, на материковом побережье Японского моря, в Крыму – состав водорослевой флоры нам известен примерно процентов на 80» [Зинова, 1962: стр. 88]. Спустя 55 лет мы все еще можем повторить эти слова.

3.5. Особенности макрозообентоса

А.Д. Наумов

Систематическое изучение беломорского макрозообентоса началось около полутора столетия назад со времени организации Н.П. Вагнером биостанции Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей в начале 80-х годов XIX столетия. В дальнейшем такие исследования в масштабах всего моря или отдельных его заливов проводились крупнейшими отечественными зоологами и гидробиологами, в первую очередь Н.М. Книповичем, К.М. Дерюгиным и их учениками. Работы этих ученых заложили фундамент наших современных представлений о донном населении Белого моря. В послевоенные годы обширный материал был получен Л.А. Кудерским и коллективом Беломорской биостанции МГУ под руководством К.В. Беклемишева. Необходимо отметить, что именно в этот период количественные методы исследования стали решительно преобладать над качественными. К сожалению, собранные данные были опубликованы лишь частично.

Помимо этого тщательные и весьма плодотворные исследования проводились в окрестностях Беломорской биостанции МГУ, Беломорской биостанции ЗИН РАН, Кандалакшского заповедника и полевого стационара Санкт-Петербургского государственного университета. Все названные работы проводились с использованием различных методов сбора и обработки материала, что затрудняет их сравнительный анализ.

Этим объясняется то, что в данной работе используются в основном материалы Беломорской биостанции ЗИН РАН, собранные по единой методике в 1982–2014 гг. на всей акватории Белого моря и хранящиеся в базе данных «Бентос Белого моря», реализованной автором на алгоритмическом языке Clipper 5.0 и интегрированной информационной системе «Marine Benthos» (создана группой московских, петербургских и петрозаводских исследователей при поддержке гранта РФФИ № 15-29-02507-офи_м; руководитель А.И. Азовский). Первая база данных включает сведения приблизительно о 1200 бентосных пробах, в том числе около пяти десятков станций, взятых сотрудниками Беломорской биостанции МГУ в 1974 и 2013 гг., вторая – приблизительно о 3600 пробах.

Поскольку Белое море не имеет такого большого хозяйственного значения, как другие арктические водоемы, финансирование на его изучение выделяется в гораздо меньшем объеме. Вследствие этого на его акватории почти не проводились планомерные бентосные съемки, как это делается, например, в Баренцевом море. В результате имеющаяся в нашем распоряжении сетка станций весьма неравномерна.

Не вдаваясь в геоморфологические особенности Белого моря, отмечу лишь, что его глубоководная впадина, образованная Кандалакшским грабеном, весьма однородна по своим абиотическим условиям и донному населению. Поэтому она далее в тексте рассматривается как единое целое под именем Центрального желоба, который условно ограничен 100-метровой изобатой. Соответственно, под Кандалакшским и Двинским заливами в данной работе понимаются акватории, лежащие к северо-западу и юго-востоку от этой изобаты.

Поскольку данные по вертикальной зональности донных сообществ были ранее опубликованы [Наумов, 2012], в этом разделе рассматриваются только различные общие аспекты распределения беломорской фауны (а в ряде случаев, где необходимо, и флоры).

Одна из наиболее общих характеристик бентоса – зависимость числа видов от глубины. Эта зависимость по отдельным районам моря рассматривалась и ранее [Наумов, 2001]. Было показано, что в наиболее изученном Кандалакшском заливе она имеет четыре пика, причем первый из них приходится на глубину порядка 0,5, второй – 8, третий – 40, а четвертый – 200–300 м. Два средних пика прослеживаются в Онежском заливе, а предпоследний – в Двинском заливе, Бассейне и Горле. Мезенский залив стоит в этом отношении несколько особняком.

Первый пик, приходящийся на глубину около 0,5 м, в цитируемой работе объясняется фаунистическим комплексом, связанным с зоной сублиторальных фукоидов. То, что он был отмечен только в Кандалакшском заливе, неудивительно. Соответствующие глубины Онежского залива, Бассейна и Горла изучены еще недостаточно, а в Двинском и Мезенском заливах эти глубины подвержены постоянному волновому воздействию и почти полностью лишены как макрофито-, так и макрозообентоса.

Второй пик числа видов на глубине около 8 м автор связывает с фаунистическим комплексом зоны ламинарий и багрянок [Naumov, 2001]. Он хорошо прослеживается в Кандалакшском и Онежском заливах. Соответствующие глубины Двинского залива, а также Горла и Бассейна изучены довольно плохо, а в Мезенском заливе на этих глубинах грунт представлен подвижными перемытыми песками, препятствующими развитию сообществ макробентоса [Наумов и др., 1986а].

Третий пик, который отчетливо прослеживается повсюду, кроме Мезенского залива, по предположению автора [Naumov, 2001], представлен фаунистическими комплексами жестких и мягких грунтов, обитающими в сублиторали глубже зоны фитали. В Мезенском заливе, где соответствующие глубины отсутствуют, эти комплексы смещены несколько выше.

Наконец, четвертый пик числа видов приходится на максимальные глубины Кандалакшского залива и Бассейна. Его, по предположению автора, обеспечивает глубоководный арктический комплекс морских организмов.

Таковы были выводы, полученные для отдельных районов Белого моря. Интересно рассмотреть обобщенную для всего моря зависимость числа видов бентоса от глубины. Для этой цели материал, собранный на всей акватории моря, был проанализирован как единый массив данных. Из него были изъяты пробы, взятые в пределах полуизолированных губ с порогом на входе и Мезенского залива, так как в этих районах из-за своеобразных гидрологических условий нарушается характерное для Белого моря вертикальное распределение донных организмов [Книпович, 1893; Гурвич, 1934; Гурьянова, 1957; Наумов, 1979, 2006, 2012; Наумов и др., 1986а,б, 1995; Наумов, Ошурков, 1982; Голиков и др., 1982; Нинбург, 1990; Луканин и др., 1995; Naumov, Fedyaev, 2000]. Интересующая нас зависимость приведена на рис. 3.5.1. Как видно, полученные результаты несколько отличаются от прежних. Пик числа видов на 0,5 м не прослеживается, а экстремум в

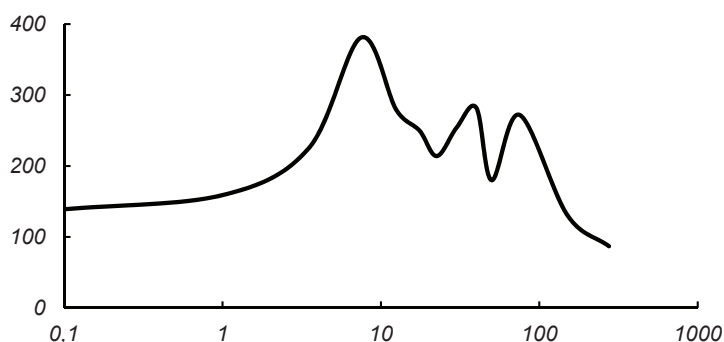


Рис. 3.5.1. Зависимость числа видов от глубины. По оси абсцисс – десятичный логарифм глубины, м; по оси ординат – число видов

глубоководной области сместился со 150 м на 75. В то же время пики на глубинах 8 и 40 м сохраняются. Полученные отличия объясняются, скорее всего, несколькими обстоятельствами: во-первых, объединение данных по всему морю сгладило пик вблизи нуля глубин, на имеющемся материале прослеживающийся лишь для Кандалакшского залива; во-вторых, за 10 с лишним лет, прошедших со времени написания процитированной выше работы [Naumov, 2001], накопился обширный дополнительный материал, уточняющий результаты; в-третьих, различная группировка относительно немногочисленных проб, взятых в глубоководной части Белого моря, может приводить к заметному смещению пика в этой области по чисто методическим причинам; в-четвертых, на объединенном материале весьма заметно сказывается влияние Онежского залива с его максимумом видов в Соловецких салмах на глубинах 60–70 м. В целом можно считать, что результаты, полученные ранее, неплохо согласуются с современными (с учетом сделанных оговорок).

Не менее важно рассмотреть пространственное распределение числа видов (рис. 3.5.2). По числу обнаруженных видов на имеющемся в нашем распоряжении материале первое место занимает Онежский залив, однако за эталон, с которым надлежит сравнивать локальные фауны отдельных районов Белого моря, следует избрать население Центрального желоба, так как именно оно складывается из всех обитающих в море фаунистических комплексов (подробнее о них см. ниже).

В целом общее число видов, обнаруженных в каждом из районов Белого моря, статистически неразличимо, и только в Мезенском заливе по критерию Фишера отличается от среднего значения в меньшую сторону.

Как было сказано, наиболее богато видами донное население Онежского залива, хотя следует еще раз отметить, что отклонение числа обнаруженных в нем форм от среднего статистически незначимо, хотя и близко приближается к уровню вероятности $P_1 = 0,05$.

В этом нет ничего удивительного, так как Онежский залив — во всех отношениях наиболее благоприятный для донной фауны регион. Не слишком глубокий, но и не слишком мелкий, хорошо прогреваемый летом почти до самых максимальных глубин за счет интенсивной конвекции и приливного перемешивания, он характеризуется умеренными течениями и относительно высокой для Белого моря прозрачностью воды.

По числу обнаруженных видов к Онежскому заливу близок Центральный желоб. Следует, однако, помнить, что именно в этом районе наблюдаются батимальные глубины с присущей им арктической фауной, отсутствующей, кроме него, в Белом море повсеместно, за исключением ряда полуизолированных губ с порогом на входе. Принимая это обстоятельство во внимание, можно сказать, что в целом фауна Центрального желоба заметно беднее фауны Онежского залива, хотя статистически это показать затруднительно.

Кандалакшский и Двинский заливы, а также Горло несколько беднее видами, что и понятно, так как в их пределах нет условий для обитания арктических форм,

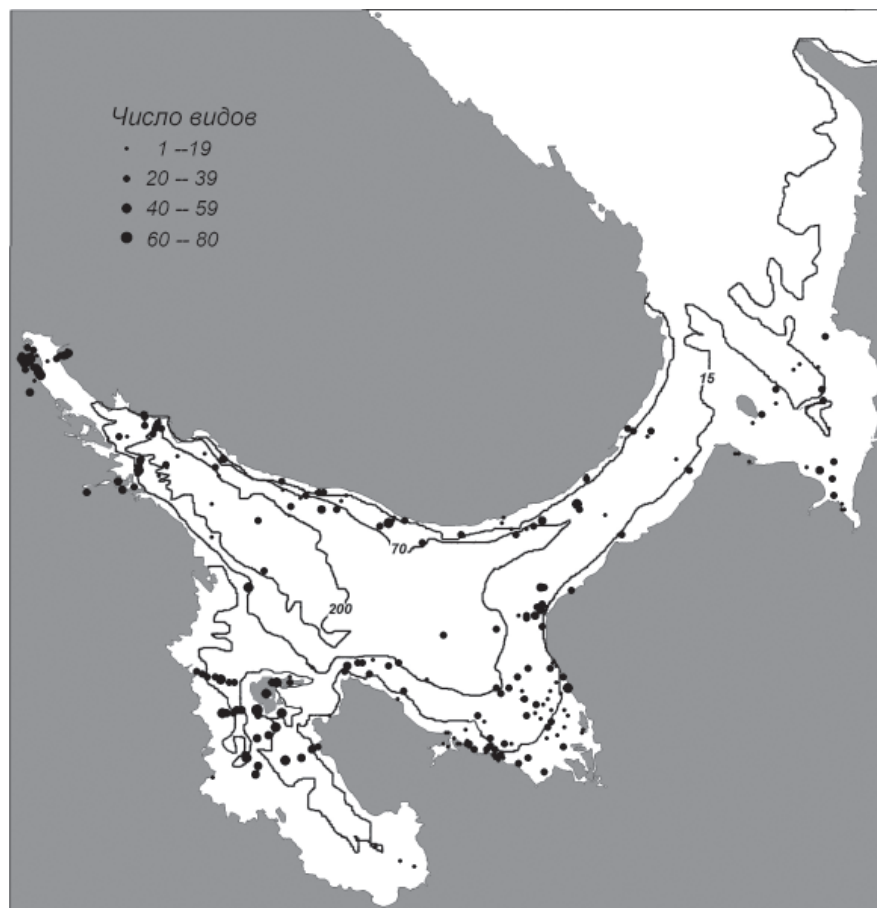


Рис. 3.5.2. Пространственное распределение числа обнаруженных видов. Здесь и далее на аналогичных рисунках проведены изобаты, ограничивающие среднюю сублитораль, нижнюю сублитораль и батиналь. Изобаты границ литорали, полосы приобя и верхней сублиторали расположены близко к береговой линии и при данном масштабе не могут быть показаны

а условия для обитания бореальных и бореально-арктических не столь хороши, как в Онежском. В особенности это относится к Горлу, где своеобразие гидродинамического режима приводит к выпадению целого ряда бентических форм [Наумов, 2006].

Самый бедный в фаунистическом отношении район Белого моря – Мезенский залив. Число встреченных в нем видов настолько невелико, что его отличие от средней величины надежно демонстрируется статистически. Причины этого явления подробно рассмотрены нами ранее [Наумов и др., 1986а]. По-видимому,

основной, а может быть и единственной причиной бедности фауны Мезенского залива по сравнению с соседними районами Белого моря оказывается чрезмерная гидродинамическая активность его вод. С одной стороны, сильные течения не позволяют удерживаться на поверхности дна многим вагильным формам, а с другой, препятствуют накоплению тонкодисперсных фракций в донных осадках, столь необходимых для существования инфауны.

Число найденных видов различных систематических групп во всех районах Белого моря приведено в табл. 3.5.1.

Как следует из этой таблицы, различные таксономические группы представлены в отдельных районах неодинаковым числом видов. В Центральном желобе на 95%-м уровне вероятности (рассчитано с помощью критерия Фишера) видов *Anthozoa*, *Polychaeta* и *Bivalvia* больше, чем на остальной акватории Белого моря. То же самое можно сказать о *Decapoda* и *Holothuroidea* из Двинского залива. Особенно много статистически значимо преобладающих групп в Онежском заливе. К ним относятся *Hydrozoa*, *Pantopoda*, *Bryozoa* и *Tunicata*. Скорее всего, это объясняется преобладанием песчаных и гравийных грунтов, а также достаточно высокой гидродинамической активностью придонных вод, что создает благоприятные условия сидячим сестонофагам. Разнообразие морских пауков, по-видимому, обеспечивается обильным развитием гидроидных полипов, служащих хозяевами для паразитирующих личинок и пищей для взрослых пикногонов. В Кандалакшском заливе и Горле статистически преобладающих таксономических групп не обнаружено.

Ряд групп, наоборот, в отдельных районах представлен числом видов, достоверно меньшим среднего. Так, в Горле наблюдается статистически достоверный дефицит видов *Anthozoa*, а в Мезенском заливе – *Anthozoa*, *Polychaeta*, *Gastropoda*, *Bivalvia*, *Pantopoda*, *Amphipoda*, *Cumacea* и *Ophiuroidea*. Автор с коллегами [Наумов и др., 1986а] объясняют этот факт прямым воздействием чрезвычайно интенсивных в этом заливе гидродинамических процессов, однако в ряде случаев последние влияют на отдельные группы опосредованно через биотические факторы. Так, небольшое число видов морских пауков и отсутствие некоторых представителей брюхоногих моллюсков семейств *Trochidae*, *Littorinidae* и *Naticidae* в значительной степени обусловлено узостью их пищевого спектра и бедностью кормовой базы, обусловленной сильными придонными течениями.

Представители отдельных систематических групп в некоторых районах не были обнаружены вовсе. Это относится к Двинскому заливу, где не встречены *Brachiopoda*, и к Мезенскому, где не найдены виды, относящиеся к *Priapulida* и *Pantopoda*. Надо думать, что это объясняется в первую очередь эдафическими, а во вторую – гидродинамическими условиями.

Простого сравнения числа видов по районам, однако, недостаточно для описания особенностей донного населения, поэтому его полезно дополнить сведениями о распределении организмов различных экологических форм.

Таблица 3.5.1

Таксономический состав по числу видов донного населения в различных регионах
Белого моря

| Группа | Центр. глупоководный желоб | Мелководная ч. Кандалакшского залива | Онежский залив | Мелководная ч. Двинского залива | Горло | Мезенский залив |
|-----------------|----------------------------|--------------------------------------|----------------|---------------------------------|-------|-----------------|
| Porifera* | 3 | 3 | 3 | 3 | 6 | 7 |
| Hydrozoa | 28 | 11 | 37 | 10 | 24 | 10 |
| Scyphozoa | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Anthozoa | 7 | 5 | 4 | 5 | 1 | 1 |
| Plathelminthes* | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Nemertini* | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 |
| Priapulida | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 0 |
| Sipunculida | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| Polychaeta | 122 | 107 | 92 | 86 | 68 | 49 |
| Oligochaeta* | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| Hyrudinea | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Aplacophora* | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| Polyplacophora | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| Gastropoda | 45 | 43 | 49 | 36 | 28 | 18 |
| Bivalvia | 35 | 28 | 29 | 31 | 24 | 21 |
| Pantopoda | 1 | 4 | 8 | 3 | 2 | 0 |
| Cirripedia | 4 | 4 | 4 | 3 | 4 | 2 |
| Isopoda | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 2 |
| Thanaidacea | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| Amphipoda | 44 | 53 | 49 | 46 | 39 | 20 |
| Cumacea | 9 | 8 | 8 | 8 | 5 | 2 |
| Decapoda | 1 | 3 | 5 | 5 | 2 | 2 |
| Insecta* | 1 | 3 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Bryozoa* | 14 | 15 | 45 | 5 | 23 | 3 |
| Kamptozoa* | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Brachiopoda | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| Enteropneusta | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Asteroidea | 5 | 5 | 4 | 3 | 3 | 3 |
| Ophiuroidea | 5 | 3 | 5 | 5 | 3 | 2 |
| Echinoidea | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| Holothuroidea | 3 | 2 | 2 | 4 | 3 | 3 |
| Tunicata | 7 | 8 | 12 | 4 | 5 | 7 |
| Phaeophyta | 15 | 12 | 14 | 12 | 16 | 1 |
| Rhodophyta | 26 | 19 | 18 | 19 | 21 | 4 |
| Chlorophyta | 6 | 4 | 4 | 4 | 5 | 0 |
| Angiospermae | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Всего видов | 397 | 358 | 407 | 310 | 294 | 164 |

Виды в группах, отмеченных знаком *, либо не определялись, либо определялись лишь частично

Преимущественное развитие прикрепленных форм в районах с интенсивными течениями четко показывается сравнением встречаемости таких видов в локальных фаунах отдельных участков Белого моря. В Кандалакшском заливе, где наблюдаются более разнообразные условия, она составляет $17,37 \pm 2,17\%$. Еще выше этот показатель в Центральном желобе – $24,58 \pm 3,25\%$ и в Двинском заливе ($26,45 \pm 3,68\%$). В Онежском заливе, более активном в гидродинамическом отношении, встречаемость сидячих организмов достигает $38,40 \pm 6,62\%$, а в Горле, где имеет место, по образному выражению К.М. Дерюгина, практически речной режим, – $38,77 \pm 8,48\%$. Наконец, в Мезенском заливе с его интенсивными приливно-отливными течениями встречаемость прикрепленных организмов достигает $43,35 \pm 9,20\%$.

Встречаемость видов эпифауны хорошо коррелирует со встречаемостью сидячих видов ($r = 0,943 \pm 0,042$, что достоверно на уровне вероятности $P_2 = 0,01$). В Двинском заливе – $32,53 \pm 3,90\%$, в Кандалакшском – $36,68 \pm 2,76\%$, в Центральном желобе – $37,11 \pm 3,64\%$, в Горле – $57,72 \pm 8,60\%$, в Онежском заливе – $61,23 \pm 6,63\%$, а в Мезенском заливе – $64,12 \pm 8,91\%$.

Бросается в глаза, что усредненная для Горла, а также Онежского и Мезенского заливов встречаемость эпифаунных ($60,87\%$) видов в среднем вдвое выше, чем на остальной акватории моря ($35,44\%$). Это наблюдение надежно подтверждается проверкой по t-критерию Стьюдента. Полученный результат находится в хорошем соответствии с выводами В.В. Федякова [1986] и А.Д. Наумова [2006] о сходстве донного населения северной части Белого моря с Онежским заливом.

Вертикальное распределение биомассы бентоса представлено на рис. 3.5.3, где хорошо видно, что максимальные биомассы характерны для литорали, а минимальные – для глубин свыше 75 м. В промежуток идет относительно плавное

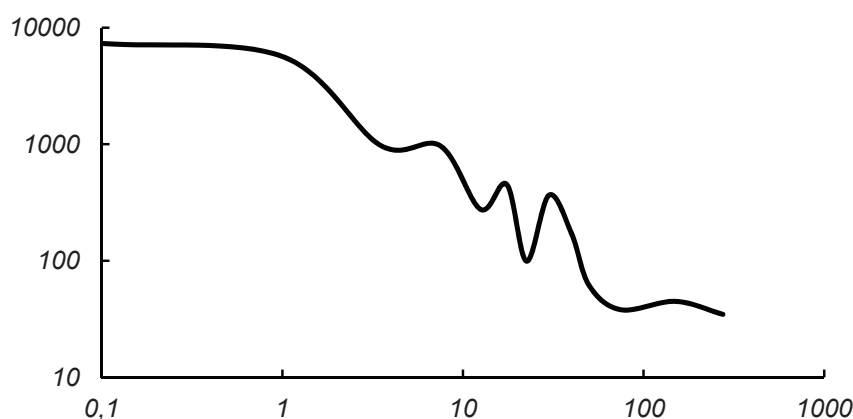


Рис. 3.5.3. Зависимость биомассы бентоса от глубины. По оси абсцисс – десятичный логарифм глубины, м; по оси ординат – десятичный логарифм биомассы, г/м²

снижение этого показателя. Небольшие колебания биомассы в области 8, 20 и 30 м, скорее всего, отражают методические погрешности сбора и графического представления материала. Таким образом, распределение биомассы на нашем материале не подтверждает приуроченность донных организмов к водным массам, выделяемым А.Н. Пантюлиным [1974], и вызвано, надо полагать, прогрессивным снижением с увеличением глубины освещенности, температуры и разнообразия стадий.

Пространственное распределение биомассы бентоса приведено на рис. 3.5.4.

Уже больше столетия вопрос о биогеографическом облике беломорской фауны и флоры остается предметом оживленной дискуссии [Герценштейн, 1885; Книпович, 1891; Дерюгин, 1928; Кудерский, 1963, 2007; Зенкевич, 1963; Федяков, 1980;

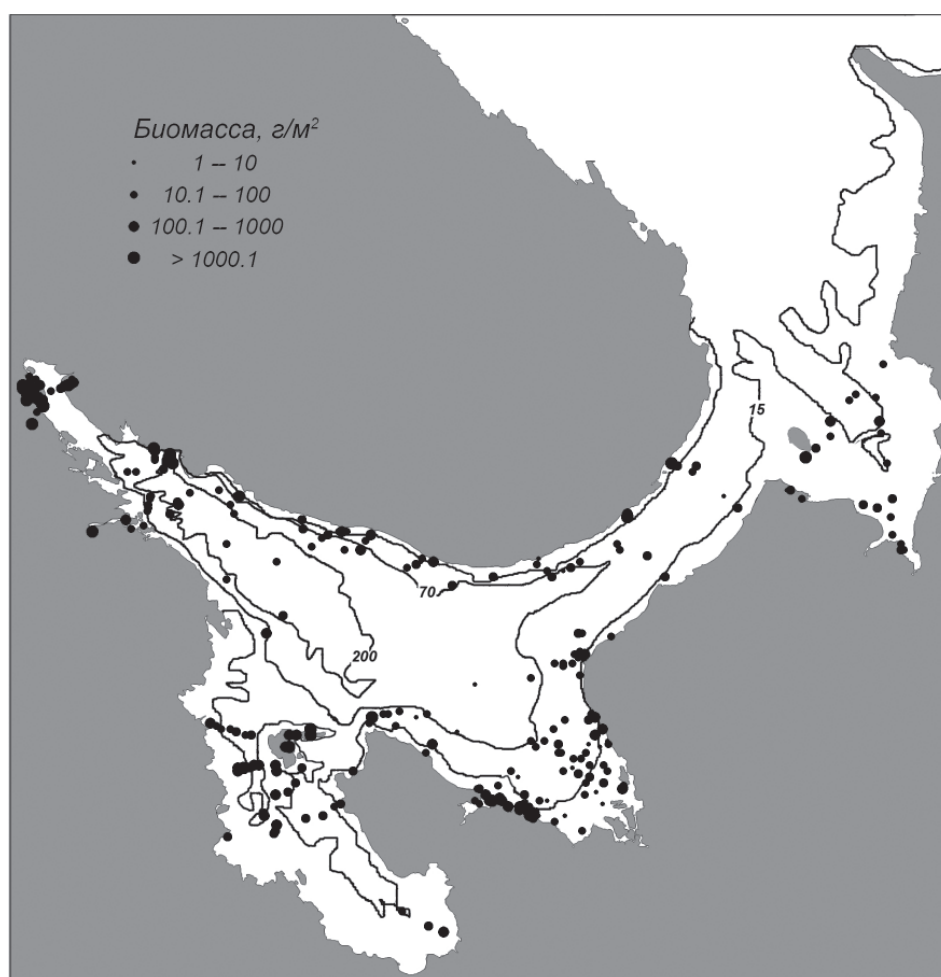


Рис. 3.5.4. Пространственное распределение биомассы беломорского бентоса

Бергер и др., 1995а; Наумов, 2001; Наумов, 2006 и др.]. Гетерогенность пелагического и донного населения Белого моря, пути заселения этого водоема в голоцене и генетическая связь беломорской фауны и флоры с населением других морей (североатлантических, арктических и дальневосточных) в сочетании с особенностями гидрологического режима самого Белого моря определяют его вертикальную зональность, что и объясняет пристальное внимание исследователей к данному вопросу. Начиная с работ Н.М. Книповича [1891, 1893], в литературе установилось мнение о двойственном происхождении его населения: с одной стороны, бореальном, а с другой – арктическом.

По традиции изучение биогеографического состава фауны проводится на основании анализа видовых списков. Уже К.М. Дерюгин [1928], анализируя списки видов беломорских животных, отметил, во-первых, что в Белом море доля бореальных видов неожиданно высока, и, во-вторых, что значительный процент его фауны составляют не только арктические, но и бореально-арктические формы.

В.В. Федяков [1980], анализируя сходство видового состава двустворчатых моллюсков в Белом море на разных глубинах, делит этот водоем по вертикали на две основные зоны. Первая из них в среднем по морю занимает глубины от –2 до 2 м, т.е. отвечает литорали и самой верхней части сублиторали, где еще заметно сказывается влияние волнового воздействия. Вторая зона распространяется в среднем от 10 м до максимальных глубин. Между этими зонами расположен промежуточный пояс, который характеризуется сменой биогеографического и видового составов двустворчатых моллюсков и не имеет характерных, только ему свойственных видов. Вторую зону В.В. Федяков разделяет на три горизонта. Верхний из них занимает в среднем область между 10 и 80 м. Далее следует средний горизонт с глубинами от 80 до 240 м. В.В. Федяков считает, что его население – обедненная фауна верхнего горизонта. Нижний горизонт, по В.В. Федякову, занимает глубины от 240 до 343 м и населен обедненной фауной среднего.

Автор [Наумов, 2006], в целом соглашаясь с этими взглядами, предложил иную трактовку выделенных В.В. Федяковым зон, а именно: зону глубин от –2 до 2 м он предлагает считать областью, заселенной двустворками бореального фаунистического комплекса, зону глубин от 10 до 80 м – областью, заселенной бореально-арктическим комплексом, а глубины свыше 240 м – областью, заселенной арктическим комплексом двустворчатых моллюсков. Между этими областями располагаются переходные зоны.

Не оспаривая значимости и информативности анализа видовых списков, отмечу, что поскольку в наиболее благоприятных абиотических условиях организмы достигают наивысшего расцвета, имеет смысл провести биогеографический анализ донного населения Белого моря на основе суммарной биомассы видов различных биогеографических группировок.

В проводимом ниже биогеографическом анализе беломорского донного населения нас не будет интересовать происхождение видов, поэтому нет большого

смысла делить их на атлантические и тихоокеанские по их происхождению, на амфибореальные и циркумполярные по их современному распространению. Нас будет интересовать только обобщенная характеристика термоплатии, поэтому на основании современных ареалов, которые и являются в некотором смысле ее отражением, в данной работе выделяются всего три биогеографические категории бентосных видов: бореальные, бореально-арктические и арктические.

Распределение доли биомасс видов беломорского бентоса, принадлежащих к различным биогеографическим группировкам, по глубинам приведено на рис. 3.5.5. Нетрудно видеть, что, начиная с литорали, до глубины 2 м по биомассе преобладают бореальные формы (в среднем около 95%), а на глубинах от 25 до 150 м – бореально-арктические (в среднем около 45%).¹ Начиная приблизительно с 200 м, доминирующей биогеографической группировкой становятся арктические виды, доля биомассы которых на этих глубинах превышает 50%. На глубинах от 2 до 25 м и от 150 до 200 м наблюдается смена биогеографического состава донного населения. По данным А.И. Бабкова и А.Н. Голикова [1984], смена

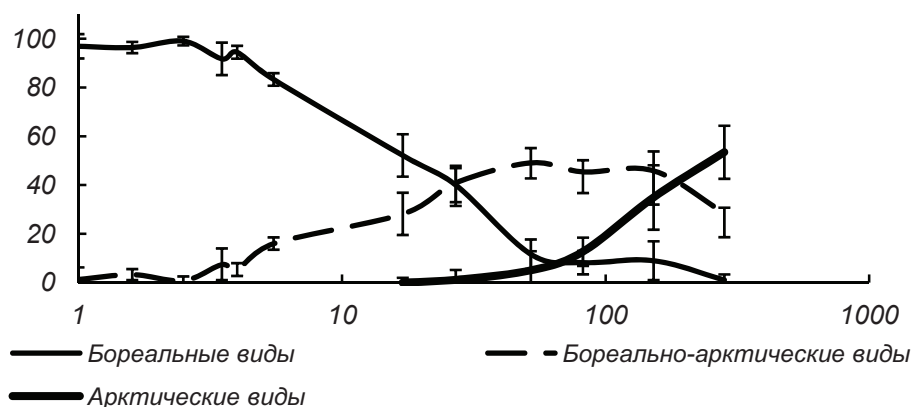


Рис. 3.5.5. Зависимость доли биомассы видов различной биогеографической принадлежности от глубины. По оси абсцисс – десятичный логарифм глубины, м; по оси ординат – доля биомассы, %. Вертикальными отрезками показана ошибка доли. Все значения глубины увеличены на 2 м, чтобы избежать логарифмирования ее отрицательных значений выше нулевых глубин.

¹На приведенном графике даже на взгляд видно, что сумма долей биомасс видов различной биогеографической принадлежности на глубинах 15–50 м не достигает 100%. Это объясняется тем, что в данном поясе встречено значительное количество форм (около 20% по биомассе), биогеографическая принадлежность которых не ясна.

доминирующих биогеографических группировок в различных районах Белого моря приходится на глубины, близкие к тем, которые указаны выше. Это позволяет выделить в Белом море три биогеографических пояса, соответствующих населяющим их биогеографическим комплексам, и две зоны, промежуточные между этими поясами. Глубины, на которых встречены рассматриваемые фаунистические комплексы, довольно близки к тем, которые получены В.В. Федяковым на основе анализа списков видов двустворчатых моллюсков. Различия объясняются, скорее всего, особенностями термопатии самих двустворок, разницей в методических подходах и различной группировкой по глубинам относительно немногочисленного в обоих случаях материала.

Сравнение населения выделенных фаунистических поясов и зон, переходных между ними, приведено в табл. 3.5.2. Видно, что в Белом море наиболее богат видами бореально-арктический фаунистический комплекс, а наиболее беден – арктический. При этом максимальные биомассы наблюдаются в пределах бореального комплекса на литорали и в самой верхней сублиторали до глубины около 2 м. Они создаются в основном мидией (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 – в среднем более 2000 г/м²) и фукоидами (*Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 и *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, 1863 – суммарно порядка 2500 г/м²). Впрочем, на долю остальных видов остается порядка 650 г/м², что тоже следует считать достаточно большой величиной.

В первой промежуточной зоне биомасса бентоса также весьма значительна. На материале автора, доминирующим в этой зоне видом оказывается мидия (в среднем около 2000 г/м²). Следует, однако, заметить, что по ряду методических причин в этом материале практически не представлены сообщества с доминированием ламинариевых водорослей, также дающих высокие биомассы (в среднем около 2000 г/м²) [Мягков, 1974, 1975, 1978; Коренников, 1991].

Таблица 3.5.2

Некоторые общие характеристики населения различных фаунистических поясов Белого моря и зон, промежуточных между ними

| Фаунистический пояс | Число видов | Биомасса, г/м ² | Доля вагильных видов по биомассе, % | Доля эпифаунных видов по биомассе, % |
|------------------------|-------------|----------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|
| Бореальный | 236 | 8490 | 2,05±0,96 | 98,74±0,75 |
| 1-я промежуточная зона | 397 | 1460 | 6,58±1,53 | 94,23±1,44 |
| Бореально-арктический | 527 | 180 | 36,69±3,67 | 68,42±3,54 |
| 2-я промежуточная зона | 246 | 37 | 75,55±7,48 | 33,94±8,24 |
| Арктический | 87 | 35 | 86,47±7,46 | 20,30±8,78 |

Общая биомасса вычислялась как сумма усредненных биомасс отдельных видов по всему поясу или по всей зоне, поэтому в данной таблице она лишена статистической погрешности

Биомассы, отмеченные в бореально-арктическом поясе, на порядок ниже. Ведущими формами здесь оказываются усонogie ракообразные *Balanus crenatus* Brugueiére, 1789 и *Verruca stroemia* (O.F. Müller, 1776), суммарно достигающие почти 200 г/м². Во второй промежуточной зоне биомасса еще раз снижается на порядок. Здесь доминируют двустворчатые моллюски *Portlandia arctica* (Gray, 1824) и *Nuculana pernula* (O.F. Müller, 1779), суммарно дающие всего около 10 г/м². Такую же биомассу создает *Portlandia arctica* в арктическом поясе, где она оказывается единственным лидирующим видом. Пространственное распределение сообществ, в которых преобладают те или иные биогеографические группировки, приведено на рис. 3.5.6. По видовому составу население выделенных поясов и про-



Рис. 3.5.6. Пространственное распределение сообществ с преобладанием по биомассе видов различной биогеографической принадлежности

межуточных зон заметно различается. Для анализа этих различий был использован следующий метод. Для каждого из изучаемых пяти горизонтов было выбрано по 20 наиболее характерных видов, обладающих максимальными биомассами, плотностями поселения и встречаемостью.

Видовое сходство между населением рассматриваемых горизонтов рассчитывалось на основе полученных таким способом списков, а остальные виды не учитывались с целью исключения влияния случайных и нехарактерных форм. В качестве меры сходства использовался индекс Сёренсена [Sørensen, 1948]. Полученная матрица попарных сравнений подвергалась кластеризации методом взвешенных средних. Полученная кладограмма приведена на рис. 3.5.7. Хорошо видно, что бореально-арктический пояс и вторая промежуточная зона по составу населения мало отличаются друг от друга. В результате получают 2 кластера, содержащих по два фаунистических комплекса: в первый из них входит население литорали и верхней

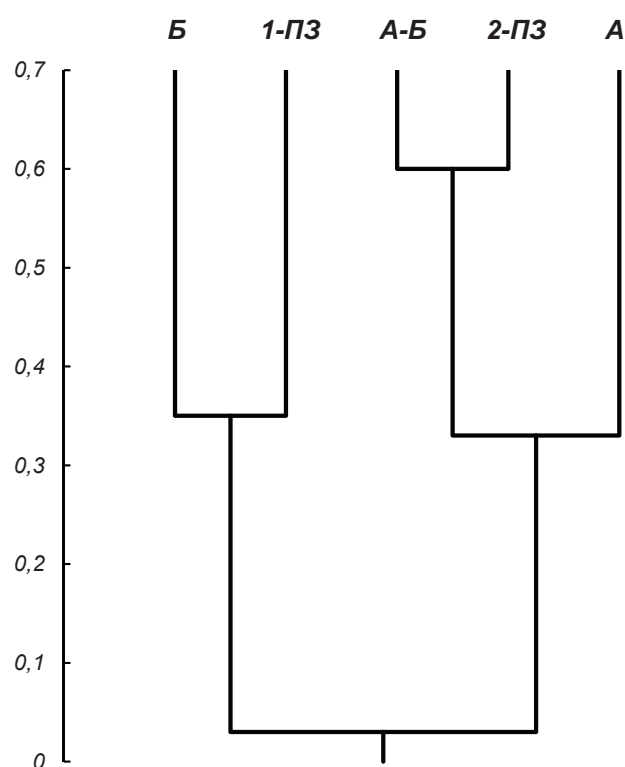


Рис. 3.5.7. Сходство видового состава различных биогеографических поясов и зон, промежуточных между ними. По оси ординат – сходство по Сёренсену. Б – бореальный пояс, 1-ПЗ – 1-я промежуточная зона, А-Б – бореально-арктический пояс, 2-ПЗ – 2-я промежуточная зона, А – арктический пояс

сублиторали, во второй объединяются обитатели средней и нижней сублиторали, с одной стороны, и батииали – с другой. Сходство между полученными двумя кластерами пренебрежимо мало.

В Белом море на всех глубинах по биомассе доминируют моллюски (рис. 3.5.8), однако другие типы представлены на разных поясах в различных пропорциях. Если

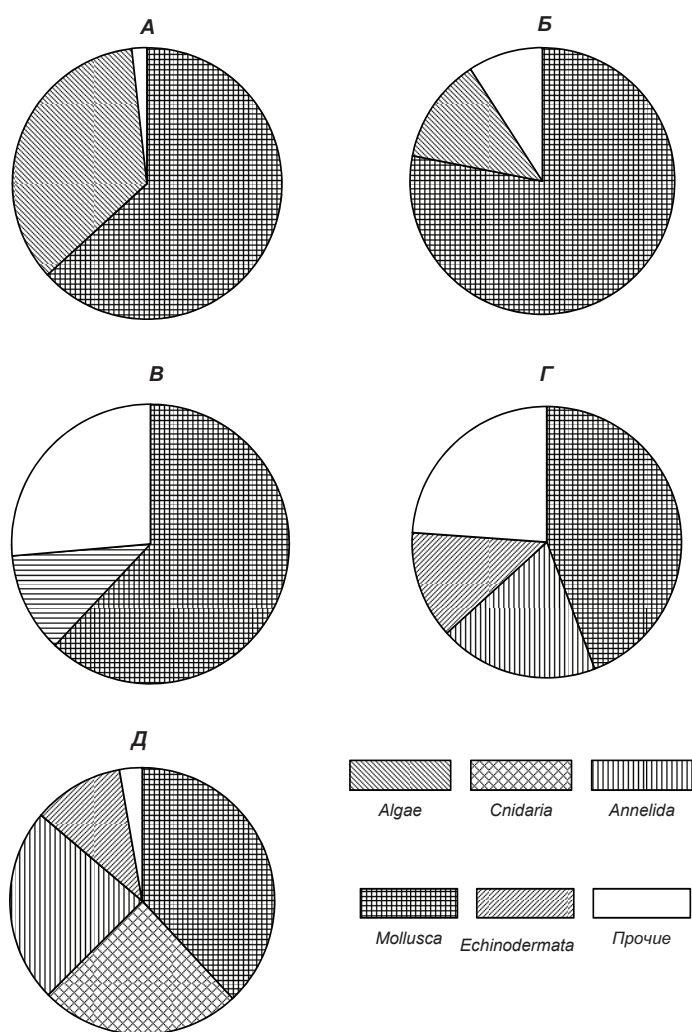


Рис. 3.5.8. Доля по биомассе различных типов донных организмов в разных биогеографических зонах Белого моря: А – бореальная; Б – 1-я промежуточная; В – бореально-арктическая; Г – 2-я промежуточная; Д – арктическая

в бореальном поясе и первой промежуточной зоне второй по значимости группой оказываются макрофиты, то в бореально-арктическом поясе их место занимают различные членистоногие. Во второй промежуточной зоне их сменяют кольчатые черви, а в арктическом поясе второе по биомассе место они делят с кишечнополостными (в основном инфаунными актиниями).

Итак, донная фауна Белого моря представлена не двумя, как это обычно считают, а тремя самостоятельными фаунистическими комплексами, каждый из которых обитает на свойственных ему глубинах, что определяется гидрологическим режимом этого водоема. Между поясами распространения всех трех комплексов имеются промежуточные зоны.

Уместно сравнить распределение трех выделенных фаунистических комплексов с зависимостью числа видов от глубины. В свете новых данных, полученных на более солидном материале, обработанном не по отдельным районам, а для моря в целом (см. выше), этот вывод требует пересмотра, тем более что повышенное число видов скорее можно ожидать в зоне смешения фаунистических комплексов, как это имеет место в областях экотона [Одум, 1975; Дажо, 1975; Пианка, 1981]. Несложно видеть, что в области бореального пояса число видов составляет около 150, а первый пик их числа, достигающий 380, приходится на 1-ю промежуточную зону (см. рис. 3.5.1). В пределах бореально-арктического пояса число видов в основном близко к 200, однако посреди нее на глубине около 40 м оно резко возрастает до 280, формируя второй пик. Аналогичный максимум наблюдается и на глубине 75 м. Учитывая погрешности, возникающие в процессе расчетов числа видов за счет группировки проб по диапазонам глубин, а также неточность определения границ 2-й промежуточной зоны и то обстоятельство, что в анализ был включен Онежский залив, в котором на соответствующих глубинах встречено около 250 видов бореально-арктического комплекса [Наумов, 2001], можно принять, что этот экстремум кривой принадлежит ее верхней области. Далее, в пределах 2-й промежуточной зоны и арктического пояса идет плавное снижение числа видов, вызванное, скорее всего, прогрессивным снижением разнообразия эдафических условий. Встает вопрос: если на границах биогеографических поясов в областях, переходных между ними, действительно увеличивается число видов за счет процессов, близких к тем, которые вызывают краевой эффект, то чем же в таком случае следует объяснять наличие экстремума на глубине около 40 м почти посредине бореально-арктического пояса? Можно предположить, что это связано с распределением не биогеографических, а экологических группировок бентоса, а названный горизонт лежит как раз несколько глубже области фитали с ее характерным комплексом видов. Если это действительно так, то бореально-арктический комплекс видов должен быть разделен на два подкомплекса, характерных для фотической и афотической зон. Таким образом, с учетом последнего соображения можно сделать предварительный вывод, что распределение числа видов по глубине в целом неплохо отвечает вертикальной биогеографической зональности. Для проверки этого заключения требуются дополнительные исследования.

Биогеографическая принадлежность вида в известной мере отражает его термопатию, следовательно, нет ничего удивительного в том, что с увеличением глубины и, соответственно, со снижением среднегодовой температуры донное население Белого моря приобретает все более арктический характер. В литературе уже высказывались соображения о трехслойности беломорского бентоса [Беклемишев и др., 1975, 1977, 1980; Семенова, 1983], причем она объяснялась распределением трех водных масс, постулировавшихся А.Н. Пантюлиным [1974]. Соответствие зональности бентоса водным массам исследователями школы К.В. Беклемишева устанавливалось следующим образом. На материале вертикального распределения 267 видов для каждого из них были определены диапазоны глубин, на которых они встречены. Экстремумы частотного распределения верхних и нижних границ этих диапазонов принимались границами распространения фаунистических комплексов. По данным этих исследователей, экстремумы верхних границ вертикальных диапазонов лежат в ядрах поверхностной и промежуточной водных масс (0 и 30–50 м), а экстремум нижних границ – на поверхности раздела промежуточной и глубинной водной массы, т.е. около 60 м [Беклемишев, Семенова, 1978; Семенова, 1983]. Таким образом, две из выделяемых ими границ близко напоминают результаты, полученные на основе приведенного выше анализа вертикального распределения числа видов. Впрочем, учитывая, что их материал в основном был собран в Кандалакшском заливе и Центральном желобе, этот результат лучше сравнивать с данными по этому же региону [Naumov, 2001]. Как было сказано выше, на моем материале максимумы числа видов в нем наблюдаются на глубинах 0,5, 8, 30 и 250 м, что уже серьезно расходится с результатами школы К.В. Беклемишева. В связи с этим есть смысл проследить частотное распределение верхних и нижних границ вертикальных диапазонов встречаемости донных видов по данным автора. Для этой цели из имеющегося материала были изъяты виды, представленные единичными находками, а также не определенные до вида формы. В результате в анализе были использованы сведения относительно 517 видов. Как хорошо видно на рис. 3.5.9, полученные данные не подтверждают результаты исследований К.В. Беклемишева и его учеников. Кривая частотного распределения верхних границ вертикальных диапазонов встречаемости видов показывает лишь, что большинство сублиторальных видов не встречается выше 8-метровой изобаты. Экстремум частотного распределения нижних границ расположен на глубине около 75 м,² что дает основание считать, что виды, нуждающиеся хотя бы в кратковременном прогреве воды до положительных температур, в Белом море достаточ-

²Небольшие вторичные экстремумы обеих кривых, обеспеченные не более чем одной точкой, объясняются, скорее всего, неадекватной группировкой глубин по классам, что вызвано неравномерностью вертикального распределения взятых проб. Иными словами, эти экстремумы, по-видимому, отражают не природную закономерность, а методические погрешности исследования.

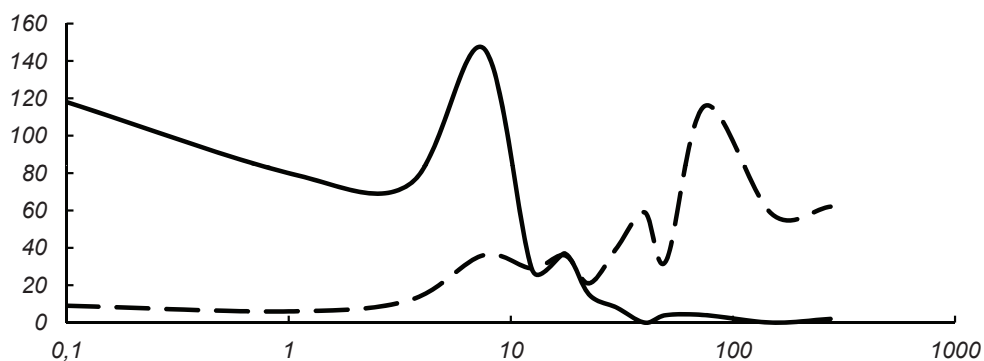


Рис. 3.5.9. Зависимость частот верхних (сплошная линия) и нижних (пунктирная линия) границ вертикальных диапазонов встреч различных видов от глубины. По оси абсцисс – десятичный логарифм глубины, м; по оси ординат – частоты соответствующих границ.

но многочисленны. Их неспособность пересечь рубеж, за которым температура круглый год отрицательна, и создает наблюдающийся экстремум. Примечательно, что никаких сколько-нибудь выраженных гидрологических границ или градиентов абиотических условий на этих глубинах не наблюдается. Надо полагать, что вертикальное распределение фаунистических комплексов обеспечивается в основном плавным градиентом факторов среды. Этим, по-видимому, объясняется и весьма широкий диапазон глубин, занимаемых переходными зонами.

Рассмотреть трофическую зональность беломорского бентоса на имеющемся материале подробно не удастся. Это связано, с одной стороны, с неравномерностью распределения взятых станций, а с другой – характерной для Белого моря высокой степенью мозаичности в распределении грунтов, особенно в мелководных частях заливов [Невесский и др., 1977]. Кроме того, способ питания и характер предпочитаемой пищи неизвестны для очень многих видов. В результате относительно надежно удастся выделить всего 4 трофические группировки: фотосинтезирующие формы; виды, питающиеся взвешенным в воде материалом (фильтраторы и седиментаторы); поедатели грунта (без разделения на сортирующих и безвыборочно глотающих детритофагов); плотоядные организмы (без разделения на хищников и некрофагов).

Трофический состав донного населения, определенный в указанных выше категориях, заметно меняется с глубиной (рис. 3.5.10). Если на литорали в среднем биомасса фотосинтетиков достигает 40%, то на верхних отделах sublиторали безусловно лидируют фильтрующие и седиментирующие формы. В нижней sublиторали и батии на первое место выходят детритофаги, что объясняется преобла-

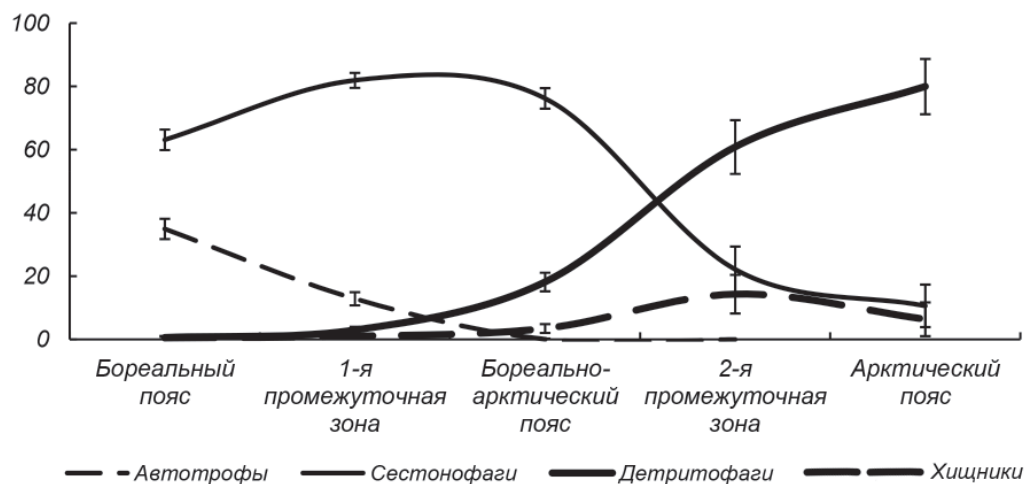


Рис. 3.5.10. Трофический состав фаунистических комплексов, обнаруженных в различных биогеографических поясах Белого моря. По оси абсцисс – биогеографические пояса; по оси ординат – доля биомассы видов различных трофических групп, %. Вертикальными отрезками показана ошибка доли

данием в этих зонах илистых грунтов. Границей между областями доминирования этих двух трофических группировок можно считать верхние отделы 2-й переходной зоны, где биомассы составляющих их видов одинаковы. Доля плотоядных форм повсюду низка и в пределах ошибки наблюдения одинакова. Пространственное распространение преобладающих трофических группировок показано на рис. 3.5.11.

Итак, в донных сообществах Белого моря по биомассе чаще всего преобладают сестонофаги и детритофаги. Поскольку моллюски – доминирующая группа беломорских организмов (см. выше), нетрудно найти те виды, которые создают основную биомассу выше 2-й переходной зоны и глубже нее. Таковыми оказываются *Mytilus edulis* и *Portlandia arctica*. Оба вида в тех биоценозах, где они обнаружены, создают биомассы, как минимум на порядок превышающие массу всех остальных форм, вместе взятых.

Съедобная мидия представляет собой sessильный, бореальный, эвритермный и эвригалинный вид, обильно представленный в литоральных и сублиторальных сообществах. Она представляет собой первое звено в пастбищных пищевых сетях, так как ее основной пищевой объект – микрофитопланктон, который она извлекает из среды с помощью хорошо развитого фильтрующего аппарата. Как следствие этого, мидия играет весьма важную роль в биологической очистке прибрежных вод. В то же время, извлекая из толщи воды значительное количество механических приме-

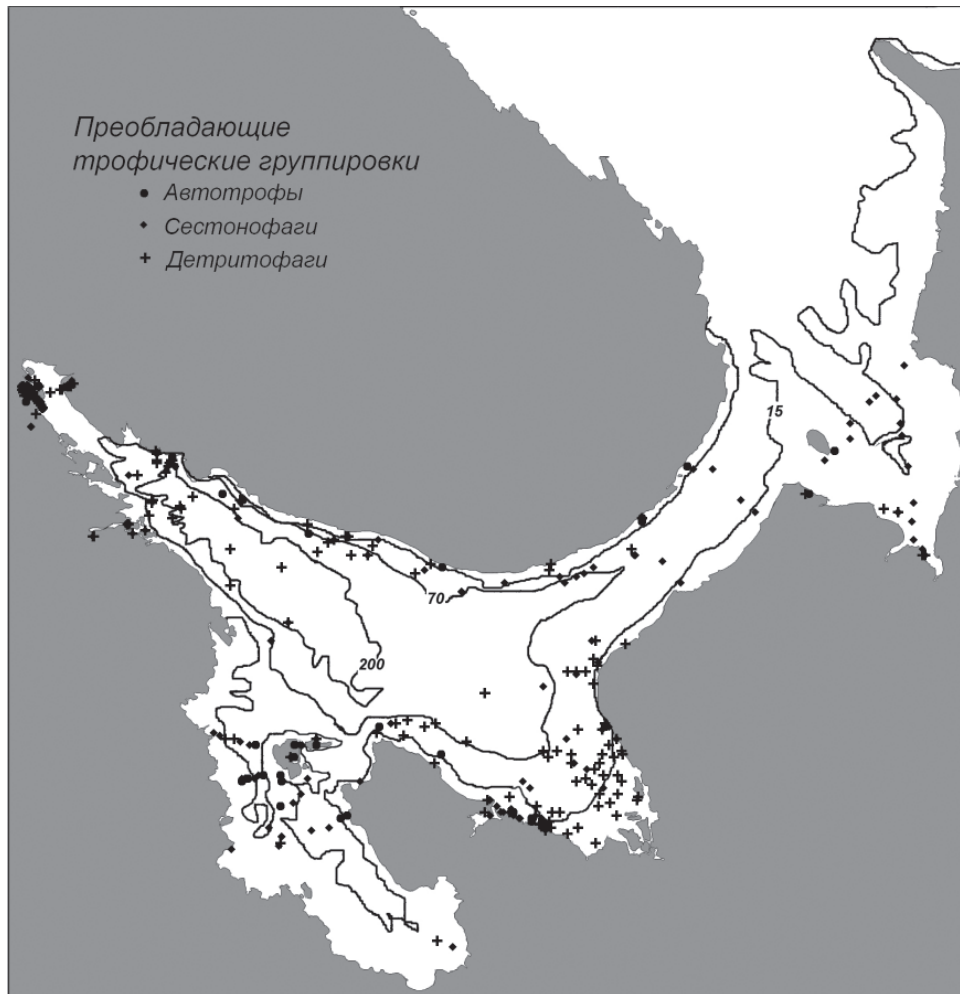


Рис. 3.5.11. Пространственное распределение сообществ с преобладанием по биомассе видов различных трофических групп

сей и заключая их в псевдофекалии, она способствует интенсивному заилению биотопа, в котором обитает. В местах постановки экспериментальных хозяйств по ее выращиванию мидия интенсивно формирует обильное органическое загрязнение, приводящее к полной деградации обитающих под хозяйством донных сообществ [Чивилев, Миничев, 1993; Иванов и др., 2009; Ivanov et al., 2013].

Что касается портландии, то она является практически полной противоположностью мидии. Это – вагильный, арктический, стенотермный и стеногалинный вид [Наумов, 1976, 1977], обитающий на максимальных беломорских глубинах. Вид

этот, будучи собирающим детритофагом, играет исключительно важную роль в детритной пищевой сети. Его средообразующая роль может быть охарактеризована как умеренное возмущение донных осадков.

При этом ни один другой вид макрозообентоса, кроме названных выше, не создает столь обширную общую массу, а следовательно, и не играет столь важной роли в энергетическом балансе донных сообществ Белого моря. Поэтому представляется важным хотя бы приблизительно рассчитать запас этих двух видов, тем более что первый из них – мидия – представляет собой потенциальный объект марикультуры. Расчет такой может быть проведен весьма грубо, так как многие необходимые параметры на имеющемся материале не определяются с достаточной точностью, однако очевидно, что погрешность не будет превышать порядка величин.

Длина береговой линии Белого моря, измеренная по коренному берегу, составляет около 5100 км [Бергер и др., 1995б]. По сведениям баз данных «Бентос Белого моря» и «Marine Benthos», приблизительно 40% ее пригодно для поселения мидий. Ширина прибрежной полосы, на которой обнаруживаются плотные поселения этого моллюска, варьирует от нескольких метров до 1 км [Наумов, 2011]. Хотя в других работах размеры мидиевых поселений не указываются, но по визуальной оценке можно принять, что в среднем эта полоса не превышает 100 м. Ее общая площадь равна приблизительно 200 км². При средней биомассе мидий, приведенной в упомянутой базе данных, в $2,4 \pm 0,4$ кг/м² это дает запас порядка 490 тыс. т. Поскольку моллюски взвешивались с раковиной и мантийной жидкостью, необходимо взять поправку на долю мягких тканей, так как только они участвуют в метаболизме и, следовательно, только через них идет поток вещества и энергии. Доля эта составляет около 18% [Сухотин, 1989]. Таким образом, общий запас живого вещества беломорских мидий составляет порядка 88 тыс. т.

Портландия в Белом море встречается, начиная с глубин около 60 м, до наиболее глубоких котловин, но в разных местах имеет и разную биомассу. Так, в диапазоне 60–100 м (его общая площадь, рассчитанная по карте в равновеликой проекции, составляет около 13125 км²) средняя биомасса этого вида составляет $3,2 \pm 1,4$ г/м²; в диапазоне 100–150 м (площадь 10000 км²) – $26,8 \pm 3,1$ г/м²; в диапазоне 150–340 м (площадь 6250 км²) – $10,1 \pm 1,1$ г/м² (биомассы приведены по базам данных «Бентос Белого моря» и «Marine Benthos»). Суммарный запас получается около 435 тыс. т. Поправка на долю мягких тканей составляет 43% [Полоскин, 1995]. Таким образом, запас живого вещества портландий можно оценить приблизительно в 187 тыс. т. Следовательно, живая масса портландий в Белом море превышает таковую мидий приблизительно вдвое.

Поскольку в Белом море нет других бентосных видов, которые формировали бы столь значительные запасы, можно считать, что мидия и портландия представляют собой наиболее характерные формы, играющие решающую роль в переносе вещества и энергии в донных сообществах. При этом складывается вполне определенное впечатление, что значение детритных цепей в целом превосходит значимость пастбищных.