

Беломорская биологическая станция МГУ
Институт океанологии РАН

Комплексные исследования
Бабьего моря,
полуизолированной
беломорской лагуны:
геология, гидрология, биота —
изменения на фоне
трансгрессии берегов

(Труды Беломорской биостанции МГУ т. 12)

*Под общей редакцией
В.О. Мокиевского, А.И. Исаченко,
П.Ю. Дгебуадзе, А.Б. Цетлина*

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2016

Сублиторальные сообщества макробентоса Бабьего моря

А.Д. Наумов¹, В.О. Мокиевский², А.И. Исаченко³, О.Н. Савченко^{1,4}, К.Л. Биягов¹, Д.А. Аристов¹

¹ Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, ² Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, ³ Московский университет им. М.В. Ломоносова, Москва, ⁴ Петрозаводский университет, Петрозаводск. E-mail: andrewnmv@gmail.com.

Subtidal communities of macrobenthos of the Babye More

A.D. Naumov, V.O. Mokievskiy, A.I. Isachenko, O.N. Savchenko, K.L. Biyagov, D.A. Aristov

На основе результатов количественных сборов бентоса Бабьего моря в 2013 г. построена общая картина распределения донного населения этого водоема. По литературным данным рассмотрено изменение видового состава донных сообществ за 80 лет. Высказывается предположение, что эти изменения вызваны вяло текущей сукцессией. Приводятся соображения в пользу охраны биоразнообразия беломорских ковшовых губ.

The results of quantitative sampling of Babye More benthos in 2013 allowed to built the general pattern of distribution of sea floor communities in this water-body. Changes in species composition within last 80 years were investigated. A weak succession was considered as a reason of the process mentioned. The White Sea scoop inlets should be protected to keep biodiversity untouched.

Введение

Среди беломорских губ с мелководным порогом на входе и глубинами в кутových отделах, значительно превышающими этот порог, встречаются такие, где ярко выражена летняя стратификация вод и, как следствие этого, в их котловинах обнаруживается арктическая фауна. История изучения подобных водоемов насчитывает уже более 120 лет, но, тем не менее, далеко не все известные нам подобные губы достаточно изучены и в гидрологическом, и в биоценологическом отношении. Более того, можно сказать, что в целом они представляют собой почти что белое пятно в общем объеме наших представлений о Белом море и распространении в нем донных сообществ.

Первая такая лагунная губа ковшового типа (по терминологии Г.С. Гурвича, 1934, принятой в настоящей работе) — губа Долгая на Соловецком о-ве, была открыта и довольно подробно описана Н.М. Книповичем (1893). В дальнейшем она была исследована трижды: Н.А. Ливановым (1911) и К.П. Чудновым (1926), что не внесло сколько-нибудь значительных дополнений к качественным данным Н.М. Книповича, и, позже, Е.А. Нинбургом (1990), впервые применившим количественные методы исследования бентоса этой губы.

Следующим был достаточно тщательно изучен ковшовый лагунного типа пролив, называемый Бабьим морем (Гурвич, 1934; Соколова, 1934), отделяющий о. Великий от материка. Исследования бентоса проводились качественными методами, одновременно, впервые для подобных беломорских водоемов, был получен небольшой, но тщательно обработанный гидрологический материал, включавший измерения температуры, солености и содержания кислорода на различных глубинах. В работе В.А. Броцкой с соавторами (1963), посвященной, в частности, и Бабьему морю, для изучения донных сообществ использовались количественные методы.

В 1970-х гг. А.Д. Наумовым (1979) в гидрологическом и в биоценотическом отношении была весьма подробно изучена ковшовая Лов губа, расположенная на Кандалакшском берегу. К сожалению, по ряду причин среди всех групп бентоса в этой работе количественно были обработаны только моллюски, что затрудняет сравнение полученных результатов с данными, известными для других подобных водоемов. Впрочем, впоследствии в этой губе был собран дополнительный, пока не опубликованный материал.

Несколько позже в вершине Кандалакшского залива была обследована лагунная Палкина губа (Голиков и др., 1982), обладающая сходной с названными выше водоемами стратификацией вод и аналогичным распределением донного населения. Эти наблюдения были впоследствии подтверждены неопубликованными до сих пор данными авторов этого сообщения.

Особый интерес вызывает губа Колвица, самая глубокая из известных к настоящему времени ковшовых такого рода (Наумов и др., 1986а). Губа находится в северной части Кандалакшского залива, глубины ее входной котловины достигают 70 м. Изучена летняя структура вод и распределение донных сообществ, а также по обширным литературным сведениями подробно описано геоморфологическое строение ее ложа.

Аналогичная ковшовая губа Никольская обнаружена на Карельском берегу неподалеку от Керетского архипелага. К сожалению, еще до начала каких бы то ни было исследований гидрологической структуры водоема и его донных сообществ в нем было установлено экспериментальное хозяйство по разведению мидий. В результате уже через пару лет арктическое донное население губы было полностью уничтожено возникшим органическим загрязнением, и запоздалые бентосные работы свелись к описанию деградации, практически полной гибели и последующего восстановления донных биоценозов после прекращения антропогенной нагрузки (Чивилев, Миничев, 1993; Иванов и др., 2009). М.В. Иванов с соавторами (Ivanov et al., 2013) сообщают, что теперь арктическое сообщество полностью восстановилось, однако, поскольку его первоначальное состояние неизвестно, это утверждение несколько сомнительно.

Прежде к ковшовым губам принадлежала и Канда губа, однако в настоящее время она перегорожена двумя дамбами, по которым проложены железная и автомобильная дороги, практически полностью уничтожившими в губе морскую фауну (Чеченков и др., 1982; Юрченко, Корякин, 2012).

По сути дела, к ковшовым водоемам с выраженной летней стратификацией вод следует причислить и Великую салму (Броцкая и др., 1963; Мардашева, Мокиевский, 2012), хотя порог на ее входе не столь отчетлив, как в других случаях.

Вполне возможно нахождение в будущем и других беломорских водоемов, подобных названным выше.

Степень изолированности ковшовых водоемов зависит от эвстатического и изостатического уровней моря. Поскольку в настоящее время Балтийский кристал-

лический щит, особенно в своей западной части, испытывает поднятие (см., напр.: Кошечкин, 1979, Репкина, Романенко, 2016), береговая линия Белого моря, по крайней мере, в районе Кандалакшского залива, постепенно понижается. Этот процесс должен с течением времени приводить к уменьшению глубин порогов вплоть до полного их осушения.* Таким образом, на месте ковшовых губ должны возникать реликтовые, сперва осолоненные, а затем и пресные озера. Их историческая связь с ковшовыми губами была отмечена еще Г.С. Гурвичем (1934). В настоящее время реликтовые озера морского происхождения, сохранившие в той или иной степени его следы, интенсивно изучаются сотрудниками МГУ (Краснова, Пантюлин, 2013; Краснова и др., 2013, 2016). Есть на беломорском побережье и совершенно пресные озера морского происхождения. Таково, например, оз. Кривое вблизи Беломорской биостанции Зоологического института РАН. В его донных отложениях обнаружены раковинки морских фораминифер (собственные наблюдения). Более подробно в этом отношении озеро не изучалось. Геоморфологическое строение района кутовой части упомянутой выше губы Колвицы дает возможность вполне обоснованно предположить, что в относительно недавнем прошлом оз. Колвицкое было третьим по счету от моря ковшом этой губы. Эти и, возможно, другие аналогичные пресноводные озера еще ждут своего исследователя.

Таким образом, ковшовые и лагунные водоемы представляют большой интерес для изучения истории формирования как окружающего Белое море ландшафта, так и самого моря в целом.

Помимо временного, очень важен пространственный аспект. Если рассматривать Белое море как ковшовую лагуну Арктического бассейна первого порядка, то порядок ковшей таких губ, как Долгая, Палкина и Никольская окажется вторым. В губах Лов, Колвице, а до постройки дамб, и Канде кутовые котловины можно считать третьим порядком ковшей. Самая длинная, из известных к настоящему времени, цепочка, состоящая из центральной котловины Белого моря, Великой салмы и двух депрессий Бабьего моря достигает четвертого порядка. Во всех названных ковшах, имеющих общие черты геоморфологического строения, наблюдается сходная летняя стратификация вод; есть основания полагать, что и гидродинамические процессы, к ней приводящие, в известной мере, аналогичны; схоже и распределение донного населения. Таким образом, по крайней мере, по четырем параметрам беломорские ковши всех четырех известных ныне порядков обладают самоподобием. На это обстоятельство указывал А.Д. Наумов (1979), отмечая, что обе котловины Лов губы, Бабье море и Долгая губа Соловецкого острова представляют собой миниатюрные модели Белого моря в целом. Аналогичное фрактальное распределение структуры вод и донного населения встречается и в других морях (Gislén, 1930; Thorson, 1934). Реликтовую систему внутренних морских водоемов, возникшую в результате закрытия палеоокеана Тетис, и состоящую из Средиземного, Мраморного и Черного морей, также можно рассматривать в этом аспекте, причем Каспийское море при таком подходе оказывается заметно осолоненным реликтовым озером, возникшем из ковша IV порядка. Следовательно, изучение подобных водоемов имеет достаточно общее значение и не ограничивается решением узкорегionalных беломорских задач.

* Эвстатическое понижение уровня моря привело, например, к превращению пролива Сухая салма, еще середине XIX столетия разделявшего о-ва Кереть и Большой Горелый (Керетский архипелаг), в лагунную губу.

Описание места исследований

Бабье море – почти прямоугольный водоем, лежащий в координатах $66^{\circ}34,4' - 66^{\circ}38,8' \text{ N}$, $33^{\circ}9,0' - 33^{\circ}15,2' \text{ E}$. Его протяженность с SSW на NNE, составляет приблизительно 4 морские мили (около 7 км), а с WSW на восток — ENE приблизительно 3,3 морской мили (около 6 км). Площадь зеркала воды порядка 40 km^2 .

Грунты в основном илстые и илисто-песчаные (Крупская и др., 2016).

Сложность строения дна Бабьего моря отмечают все его исследователи (Гурвич, 1934; Соколова, 1934; Бороцкая и др., 1963; Лоция..., 1983; Репкина, Романенко, 2016; Старовойтов и др., 2016), однако подробные описания его батиметрических особенностей в литературе отсутствуют. Единственным источником, по которому можно судить о макрорельефе этого водоема, остаются навигационные карты (рис. 1). По-видимому, они достаточно точны, так как в процессе наших работ оказалось, что лишь в одном случае из 23 глубина, измеренная на местности, заметно отличалась от показанной на карте. Подробнее рельеф дна для северной и южной частей Бабьего моря описан в статье Старовойтова с соавторами (2016).

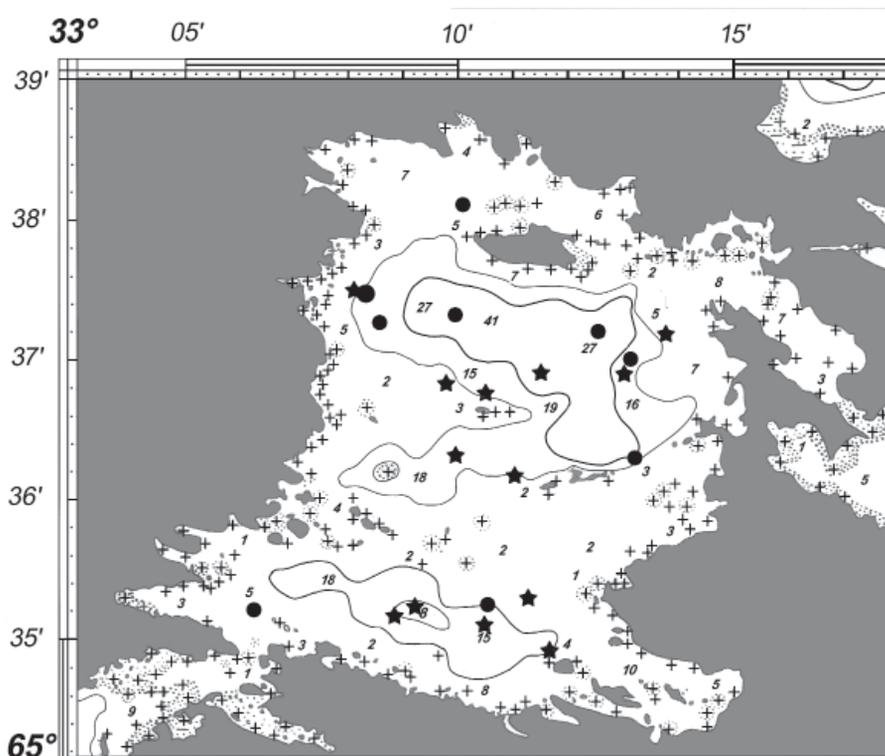


Рис. 1. Батиметрическая карта Бабьего моря с нанесенными на нее точками, где проводились бентосные исследования 2013 г. Звездочками отмечены станции, взятые сотрудниками МГУ, кружками — сотрудниками ББС ЗИН РАН. Отточиями показана осушенная полоса, крестиками — навигационные опасности, цифрами — глубины, м. Тонкая линия — изобата 10 м, толстая линия — изобата 20 м. Картографическая основа — навигационная карта № 657 «Южная часть Кандалакшского залива» издания 1968 г. по съемке 1961 г.

В Бабьем море имеется несколько десятков мелких островков, луд и корг, а также бесчисленное множество камней разной величины, представляющих собой навигационные опасности. Камни располагаются в основном вблизи берегов и островов, но встречаются и на относительно открытых пространствах. Глубины менее 10 м занимают 72%, 10–20 м — 20%, более 20 — 8% общей площади водоема.

Обширными 2–3-метровыми мелководьями и цепью островов, проходящими приблизительно в южной трети водоема, Бабье море разделено на 2 относительно глубоководные части. Южная из них, разделенная в свою очередь надвое 10-метровым поднятием, достигает глубины 19–23 м (Старовойтов и др., 2016.). На картосхеме, приводимой Г.С. Гурвичем (1934), в этом районе имеется даже отметка в 30 м. Проверить это сложно, так как названная схема очень неточна, не имеет координатной сетки и либо взята из какого-то старого издания, либо глазомерно составлена по береговым ориентирам в процессе работы. Указанные на ней изобаты и расположение островов ни в чем не соответствуют современным представлениям. Вызывает сомнение также глубина в 29 м, указанная на этой схеме несколько южнее острова, который Г.С. Гурвич (op. cit.) называет Сенным, и который, видимо, можно отождествить с Кучеровским.

Северный глубоководный участок заметно больше по площади и намного глубже южного. Г.С. Гурвич (1934) указывает здесь глубину в 38 м, навигационная карта дает 41 м, в процессе наших работ была обнаружена точка с глубиной 45 м, результаты сейсмоакустических исследований дают еще большую глубину в этом районе — около 50 м (Старовойтов и др., 2016). С западной стороны в эту котловину узким мысом вдается мелководная коса с глубинами не более 3 м, оканчивающаяся приблизительно по центру водоема о-вом Кучеровским и обильными навигационными опасностями.

Таким образом, можно считать, что глубоководные участки водоема разделены весьма мелководным порогом, глубины которого не только не достигают пикноклина, но даже и нижней границы слоя полного ветрового перемешивания (Наумов, Мартынова, 2016; там же см. общее гидрологическое описание водоема). Это неминусом должно сказываться как на всем характере водообмена, так и на донных сообществах обеих котловин.

Материалы и методы

Настоящее исследование основано на материале 22 бентосных станций, взятых в июле 2013 г. с постановкой на якорь, по 2 пробы на каждой, с борта НИС ББС МГУ «Студент». На одной из станций взята всего одна проба. Всего в итоге в анализе использовано 43 пробы. 25 из них взято сотрудниками МГУ, 18 — сотрудниками ББС ЗИН РАН (рис. 1). В качестве орудия сбора использовался дночерпатель Дзя с рабочей площадью 0,1 м². Взятые пробы промывались на капроновом сите с размером ячеей 1 мм по стороне квадрата. Промытые пробы фиксировались 4%-ным раствором формальдегида, забуференным мелом для предотвращения растворения раковин моллюсков. Полученный материал был разобран студентами биофака МГУ под руководством преподавателей студенческой практики и сотрудниками ББС ЗИН РАН.

Собранные морские организмы просчитывались и взвешивались с точностью 0,01 г в случае разборки на ББС МГУ или с точностью 0,001 г на ББС ЗИН РАН.

Полученные данные были внесены в интегрированную информационную систему «Бентос Белого моря» (реализована А.Д. Наумовым на алгоритмическом языке

Clipper-5.0) и «Marine benthos» (разрабатывается в настоящее время частью коллектива авторов настоящей статьи). При обработке полученного материала были использованы, в частности, результаты экспресс-анализов, встроенных в обе системы.

Для сравнения арктического донного населения Бабьего моря с таковым Центрального желоба Белого моря, а также губ Лов, Колвицы и Палкиной взяты данные ББС ЗИН РАН за разные годы, хранящиеся в названных информационных системах. Во всех названных местах пробы брались дночерпателем конструкции Петерсена «Океан-50» с рабочей площадью 0,25 м². В остальном методы сбора и обработки не отличались от описанных выше.

Для сравнения среднего веса руководящего вида беломорского арктического комплекса организмов *Portlandia arctica* (Gray, 1824), из Долгой губы Соловецкого острова и Вороньей губы с нашими данными использован материал, любезно предоставленный Е.А. Нинбургом, за что авторы, пользуясь случаем, выражают ему сердечную признательность. Отличия методов сбора и обработки в этом случае заключались в использовании в Долгой губе шлюпочного дночерпателя конструкции Петерсена с площадью захвата 0,025 м².

Все полученные количественные данные приведены к квадратному метру. Названия видов всюду употребляются те, которые в настоящее время считаются validными, даже при цитировании старых работ, где использованы устаревшие ныне имена или сочетания.

Весь материал обработан математически. Используются общепринятые методы линейной вариационной статистики и некоторые другие, описанные ниже. Нулевая гипотеза во всех случаях отвергалась на доверительном уровне $P_1 = 0,05$.

Важную проблему составляет выделение сходных проб, на основе которого строится оценка сообществ определенного типа. Для этой цели чаще всего используют различные методы либо кластеризации, либо ординации. Оба подхода в принципе дают сходные результаты, однако и тот, и другой по своим алгоритмам направлены на выявление различий, а в данном случае нужно не разделять, а объединять, что совсем не одно и то же. Кроме того, различные методы кластеризации в сочетании с использованием разных мер сходств или расстояний, особенно на больших первичных матрицах, дают настолько противоречивые результаты, что возникают сомнения в адекватности применения этих методов для поставленной задачи. Ординационные же методы, как правило, дают довольно размытую и трудно интерпретируемую картину.

В данной работе применяется метод поиска и объединения сходных описаний, разработанный основоположником нумерической систематики Я. Чекановским (Czekanowski, 1909). За первичное описание принимался логарифмированный ранжированный ряд биомасс каждой отдельной пробы $[\ln(B + 1)]$, где B — биомасса. Далее для перехода к нормированной структуре вычислялась доля каждого отдельного вида в таком ряду. На основе этих трансформированных данных строилась квадратная симметрическая матрица сходств описаний с использованием индекса Чекановского. Полученная матрица подвергалась диагонализации методом Браун-Бланке. Квадратные фрагменты полученной матрицы (диаграммы Чекановского), лежащие на главной диагонали и обладающие средним сходством описаний, превышающим 50%, считались набором однотипным проб, взятых в пределах единого сообщества (Naumov, 2013).

Для сравнения видовых списков использовался индекс Сёренсена (Sørensen, 1948), представляющий собой вариант индекса Чекановского для качественных данных.

Для оценки ожидаемого в сообществах числа видов, которые могут быть обнаружены применяемыми методами, была использована предложенная ранее функ-

ция накопления числа видов по мере увеличения эмпирических данных (Наумов и др., 1986б; Karakassis, 1995):

$$S = S_{\infty}(1 - e^{-kN}),$$

где S — число видов, N — количество изученных проб, e — основание натуральных логарифмов, k и S_{∞} — коэффициенты. Коэффициент S_{∞} представляет собой асимптоту функции и может трактоваться как ожидаемое число форм. Алгоритм расчетов описан ранее (Наумов, 2006).

Поскольку арктические донные сообщества ковшовых губ встречаются в не совсем обычных для них условиях, особый интерес получает возможность оценки их состояния. Чаще всего для этой цели применяют k -доминатный, или ABC -анализ (Warwick, 1986; Warwick et al., 1987), позволяющий оценить, находится сообщество в стабильном состоянии, или же подвержено некоему стрессу, неотличимому, кстати говоря, от обычного сукцессионного процесса. Достоинства и недостатки этого метода подробно описаны С.Г. Денисенко (2006). Он предлагает другой способ решения этой проблемы, основанный на вычислении разности индексов Шеннона (Shannon, 1948), нормированных их максимально возможным значениям, рассчитанных по биомассе и плотности поселения. Полученный показатель он называет разностью выравнивания. Этот метод представляется более обоснованным биологически и более корректным с математической точки зрения. В настоящей работе применяется сходный показатель, но основанный не на информационной энтропии, а на статистической оценке выравнивания иерархических рядов биомасс и плотностей — индексе олигомиксности (Наумов, 1991):

$$I_o = \frac{\sigma_A}{A} \sqrt{S},$$

где I_o — индекс олигомиксности; σ_A — среднее квадратичное отклонение показателя обилия всех видов сообщества; A — суммарное обилие видов, которое может быть выражено любым показателем, как биомассой, так плотностью поселения; S — число видов в сообществе. Статистическая погрешность определяется по формуле

$$m_{I_o} = \frac{I_o}{\sqrt{2S}},$$

где m_{I_o} — статистическая ошибка индекса олигомиксности. Для удобства представления в настоящей работе и сам индекс, и его ошибка умножаются на 100, т.е. выражаются не в долях единицы, а в процентах. Индекс олигомиксности статистически описывает уровень выравнивания видов в сообществе по обилию. При преобладании равнообильных видов он стремится к 0, а при резко выраженном доминировании отдельных форм — к 100%. Его дополнение до 100% представляет собой статистическую меру разнообразия в сообществе.

Использующийся в работе показатель стабильности сообщества, названный разностью олигомиксности, вычисляется как

$$R_o = I_{oB} - I_{oD}$$

где R_o — разность олигомиксности; I_{oB} и I_{oD} — индекс олигомиксности, вычисленный, соответственно, по биомассе (B) и по плотности поселения (D). Стабильному

состоянию сообщества соответствуют положительные значения показателя. Нестабильность может быть вызвана различными причинами: сукцессионными процессами, ухудшением условий среды по естественным причинам или же в результате загрязнения антропогенного происхождения. Для решения этого вопроса следует пользоваться дополнительными сведениями.

Разность олигомиксности определена в области $-1 \leq R_o \leq 1$. Ее статистическая ошибка равна

$$m_{R_o} = \sqrt{m_{I_{об}}^2 + m_{I_{од}}^2},$$

где m_{R_o} — ошибка разности олигомиксности. Более подробно этот показатель описан ранее одним из авторов данной работы (Наумов, 2013).

Сравнение биогеографического, трофического и таксономического составов выделенных сообществ выполнено не по числу видов, а по биомассе, поскольку предлагаемая работа — не фаунистическая, а биоценологическая.

Результаты

Поскольку работы велись с борта судна, мелководья были не затронуты. Диапазон исследованных глубин составляет 5–31 м. На указанном диапазоне применявшимися методами видовой состав донного населения изучен достаточно полно (рис. 2). Проверка критерием χ^2 (его значение равно 7,18 при числе степеней свободы 39) показывает, что эмпирическая и теоретическая кумуляты на принятом доверительном уровне вероятности достоверно не различаются. Всего в водоеме обнаружено 92 вида бентосных организмов, асимптота аппроксимирующей функции составляет 94,34; таким образом, можно считать, что в пределах возможностей применявшихся методов видовой состав исследован на 97,5%.

Число видов в каждой отдельной станции, вычисленное как среднее из 2 проб, сравнительно невелико и в большинстве случаев колеблется в пределах от 10 до 15 видов (рис. 3). Видно, что в более глубоководных районах число видов на станцию обычно меньше, чем в мелководных, однако небольшой объем материала не позволяет провести более строгий анализ.

Биомасса донного населения довольно низка (рис. 4), причем глазомерно обнаруживается тенденция к уменьшению ее с ростом глубины. Статистическая оценка этой тенденции затруднена по причине недостаточности данных.

На всей обследованной акватории преобладают в основном слабо структурированные полимиксные комплексы (I_o по биомассе менее 60%), в одном месте обнаружено

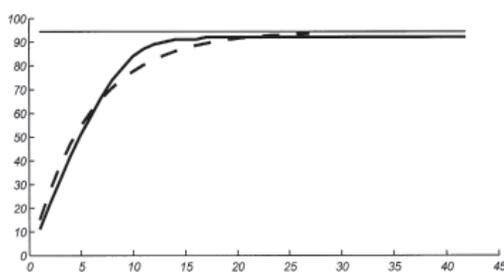


Рис. 2. Степень изученности донного населения Бабьего моря на диапазоне глубин от 5 до 31 м. Сплошная линия — эмпирическая, штриховая — теоретическая кумуляты числа видов в зависимости от числа взятых проб. Тонкая прямая линия — асимптота аппроксимирующей функции. По оси абсцисс — число взятых проб, по оси ординат — число накопленных видов.

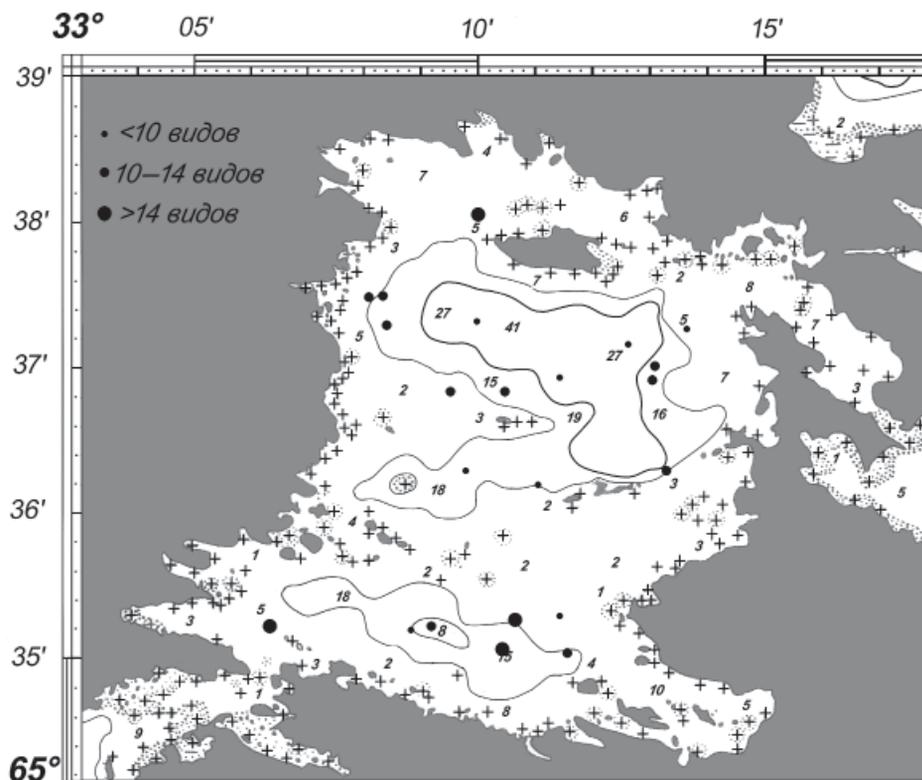


Рис. 3. Пространственное распределение станций с различным количеством видов.

ярко выраженное олигомиксное сообщество (I_0 по биомассе более 90%), в остальных случаях донное население обнаруживает промежуточные мезомиксные черты (рис. 5).

Построенная диаграмма Чекановского позволяет выявить в Бабьем море на изученных глубинах два четко выраженных типа сообществ, между которыми обнаружены 2 пробы промежуточного характера. Еще 7 проб либо тяготеют к одной из выделенных групп, но с пониженным сходством, либо имеют очень низкое сходство со всеми. Эти 9 проб исключены из анализа основных характеристик обнаруженных типов сообществ. Среднее сходство в пределах выделенных группировок составляет $62,58 \pm 1,08\%$ в одном случае и $56,25 \pm 1,01\%$ — в другом. Сходство же между группировками в среднем равно $9,14 \pm 0,36\%$. Таким образом, можно считать, что объединение проб в комплексы проведено достаточно надежно.

Выделенные типы сообществ — относительно мелководный, с преобладанием бореальных видов, и глубоководный, где арктические формы составляют почти половину биомассы, четко различаются по локализации, таксономическому составу на уровне видов и таксонов высокого ранга, а также целому ряду общих характеристик (рис. 6, 7; табл. 1, 2, 3).

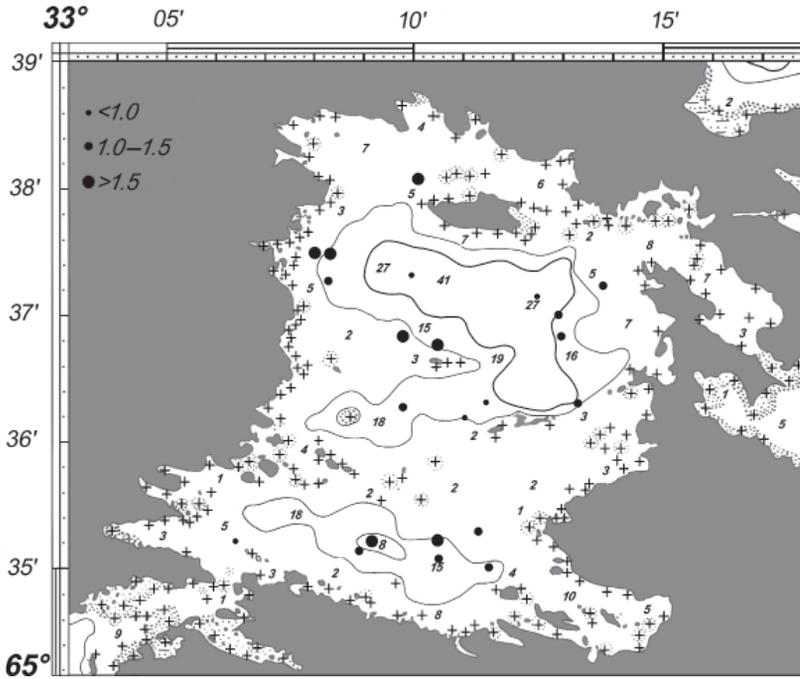


Рис. 4. Пространственное распределение биомассы (lnB) донного населения.

Таблица 1. Мелководное сообщество с доминированием *Alitta virens*

Вид	Биомасса	Плотность поселения	Средний вес
<i>Alitta virens</i>	48,036 ± 16,005	59,3 ± 19,9	0,8759 ± 0,2644
<i>Scoloplos acutus</i>	1,358 ± 0,468	267,9 ± 101,4	0,0068 ± 0,0022
<i>Aricidea nolani</i>	1,322 ± 0,458	825,0 ± 254,7	0,0016 ± 0,0005
<i>Pontoporeia femorata</i>	0,669 ± 0,29	220,7 ± 97,1	0,0055 ± 0,0026
<i>Nephtys neotena</i>	0,511 ± 0,281	568,6 ± 263,8	0,0009 ± 0,0003
<i>Terebellides stroemi</i>	0,511 ± 0,241	76,4 ± 33,2	0,0063 ± 0,0024
<i>Nephtys minuta</i>	0,416 ± 0,221	677,9 ± 426,7	0,0010 ± 0,0005
<i>Paraonella nordica</i>	0,074 ± 0,05	32,9 ± 20,8	0,0025 ± 0,0014
<i>Onoba aculeus</i>	0,056 ± 0,041	22,1 ± 16,3	0,0025 ± 0,0022
<i>Corophium bonelli</i>	0,029 ± 0,021	32,1 ± 25,9	0,0018 ± 0,0015
<i>Cossura longicirrata</i>	0,024 ± 0,013	15,7 ± 9,9	0,0032 ± 0,0024

Примечание. Виды, средняя плотность поселения которых ниже разрешающей способности орудия сбора (10 экз./м²), приведены списком, так как их количественные характеристики ненадежны.

Ampelisca macrocephala, *Ampharete acutifrons*, *Ampharete* sp., *Axinopsida orbiculata*, *Boltenia echinata*, *Brachiastylis resima*, *Chone infundibuliformis*, *Clinocardium ciliatum*, *Cylichna occulta*, *Diastylis glabra*, *Diastylis rathkei*, *Diastylis sulcata*, *Diplocirrus longisetosus*, *Eulalia viridis*, *Gattyana cirrosa*, *Harmothoe imbricata*, *Harmothoe rarispina*, *Hiatella arctica*, *Lumbrineris fragilis*, *Lyssianassidae*, *Minuspio cirrifera*, *Mya truncata*, *Nereimira punctata*, *Neoamphitrite figulis*, *Oediceratidae*, *Pectinaria hyperborea*, *Philine lima*, *Pholoe minuta*, *Polychaeta* (фрагменты), *Pontoporeia affinis*, *Portlandia arctica*, *Saccoglossus mereschkowskii*, *Serripes groenlandicus*, *Tharyx marioni*.

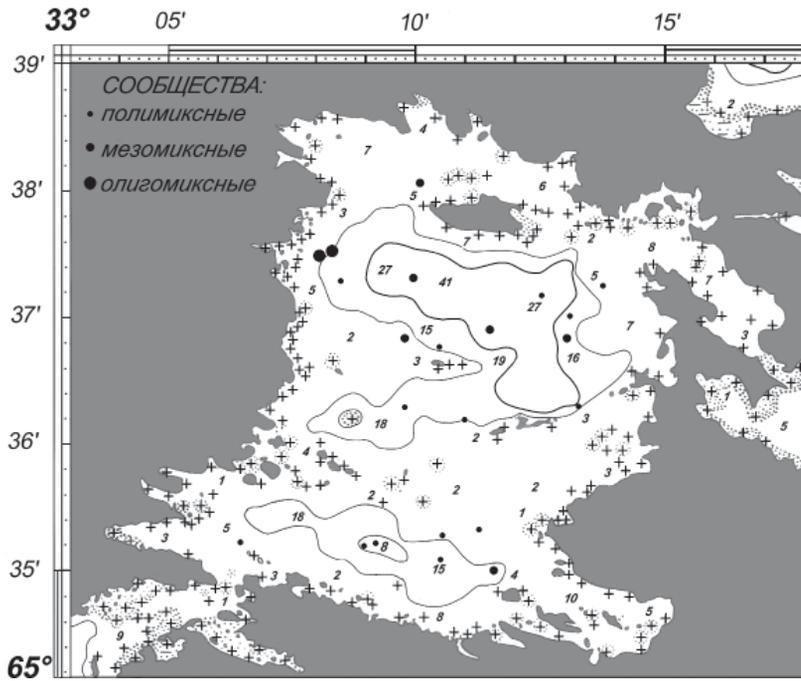


Рис. 5. Пространственное распределение структурированности донных сообществ.

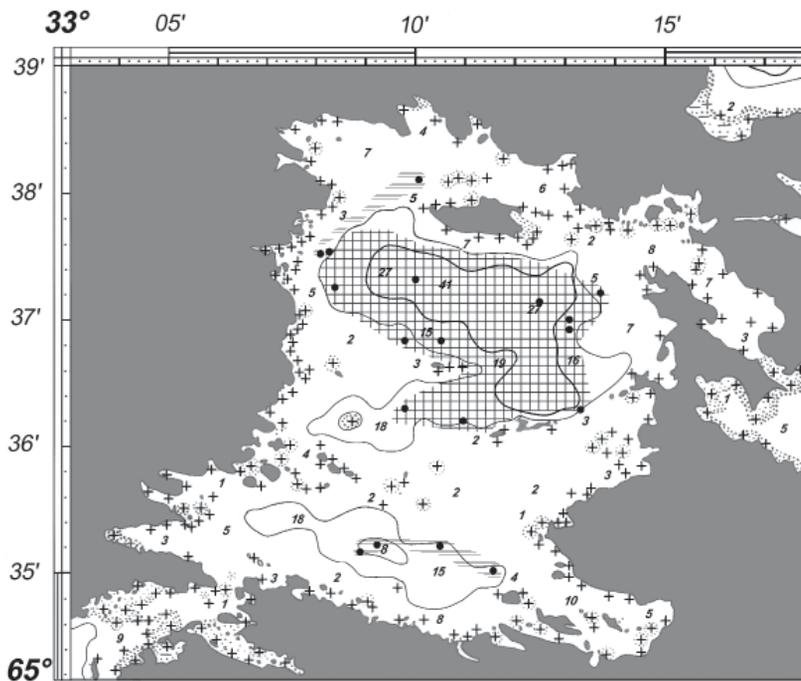


Рис. 6. Области, занимаемые двумя обнаруженными типами сообществ: мелководным бореальным (токая горизонтальная штриховка) и глубоководным арктическим (крупная сетка).

Таблица 2. Мелководное сообщество с доминированием *Portlandia arctica* и *Minuspio cirrifera*

Вид	Биомасса	Плотность поселения	Средний вес
<i>Portlandia arctica</i>	7,428 ± 2,029	123,8 ± 30,8	0,0611 ± 0,016
<i>Minuspio cirrifera</i>	4,196 ± 1,074	700,0 ± 181,4	0,0063 ± 0,002
<i>Aricidea nolani</i>	0,358 ± 0,104	146,7 ± 43,8	0,0035 ± 0,001
<i>Cossura longicirrata</i>	0,325 ± 0,251	150,5 ± 71,6	0,0022 ± 0,001
<i>Nephtys neotena</i>	0,078 ± 0,032	90,0 ± 41,0	0,0013 ± 0,001
<i>Galathowenia oculata</i>	0,067 ± 0,042	11,0 ± 5,4	0,0078 ± 0,006
<i>Nephtys minuta</i>	0,056 ± 0,019	92,4 ± 34,6	0,0015 ± 0,001

Примечание. Виды, средняя плотность поселения которых ниже разрешающей способности орудия сбора (10 экз./м²), приведены списком, так как их количественные характеристики ненадежны.

Acanthostephea malmgreni, *Aceroides latipes*, *Antinoella* sp., *Atylus carinatus*, *Axinopsida orbiculata*, *Brachidiastylis resima*, *Chaetozone setosa*, *Cylichna alba*, *Cylichna occulta*, *Diaphana minuta*, *Diastylis rathkei*, *Golfingia margaritaceum*, *Halitholus yoldiaearcticae*, *Leptognathia sarsi*, *Lyssianassidae*, *Mya truncata*, *Mysis* sp., *Nemertini*, *Nemidia torelli*, *Nephtys* sp., *Oenopota* sp., *Owenia fusiformis*, *Philine lima*, *Polychaeta* (фрагменты), *Porifera*, *Praxillella praetermissa*, *Saccoglossus mereschkowskii*, *Scoloplos acutus*, *Spionidae*, *Stegophiura nodosa*, *Syllidae*, *Terebellidae stroemi*, *Tharyx marioni*, *Thyasira gouldi*, *Tunicata*, *Weyprechtia pinguis*.

В мелководном типе сообществ резко доминирует многощетинковый червь *Alitta virens* (M. Sars, 1835). Эта хищная полихета в отсутствие достаточного количества животной пищи легко переходит к детритофагии (Fauchald, Jumars, 1979; Хлебович, 1996), что, несомненно, и происходит в условиях Бабьего моря. Доминантные виды глубоководного комплекса — *Portlandia arctica* и *Minuspio cirrifera* (Wirén, 1883) — облигатные детритофаги (Бубнова, 1971, 1972; Fauchald, Jumars, 1979). Таким образом, основной поток вещества и энергии на изученных глубинах Бабьего моря идет через детритную пищевую цепь.

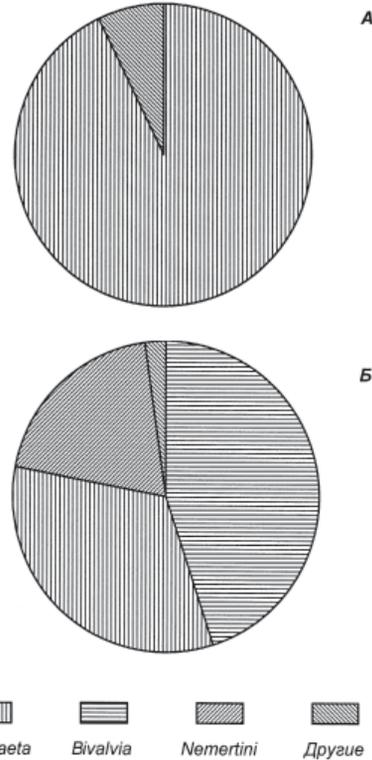


Рис. 7. Таксономический состав выделенных типов сообществ рассчитанный по биомассе таксонов высокого ранга. А — бореальный мелководный тип, Б — арктический глубоководный тип.

Оценка стабильности донных сообществ показывает, что мелководный бореальный тип биоценозов достаточно стабилен, в отличие от глубоководного арктического (табл. 3). В то же время, если рассчитать разность олигомиксности без учета доминантных видов, картина несколько меняется: мелководный комплекс оказывается менее стабильным, чем глубоководный (табл. 3). Такой результат может объясняться некоторым угнетением обоих типов сообществ под влиянием неблагоприятных абиотических условий или медленными сукцессионными процессами, вызванными другими причинами, например, длительными квазициклическими процессами. Подробнее этот вопрос будет рассмотрен ниже.

Таблица 3. Основные характеристики встреченных сообществ

Характеристика	Тип сообщества	
	Мелководный	Глубоководный
Число взятых проб	14	21
Диапазон глубин, м	5–13	11–31
Диапазон температуры, °С	+1 – +16,2	–0,7 – +5,3
Диапазон солености, ‰	23,0–26,7	25,1–27,6
Грунт	Алевро-пелит	Пелит
Обнаруженное число видов	45	44
Ожидаемое число видов	47	46
Средняя биомасса, г/м ²	56,84	16,654
Индекс разнообразия (Shannon, 1948), бит/г	1,15	2,23
Индекс олигомиксности (Наумов, 1991), ‰	84,39 ± 9,00	53,42 ± 5,83
Разность олигомиксности (Naumov, 2013)	42,74 ± 7,21	–0,24 ± 6,21
Разность олигомиксности без доминант	–9,43 ± 4,19	–1,85 ± 6,79
Бореальные виды, ‰	84,82 ± 9,64	25,25 ± 9,48
Бореально-арктические виды, ‰	7,65 ± 7,10	4,41 ± 4,48
Арктические виды, ‰	1,25 ± 2,97	45,61 ± 10,87
Сестонофаги, ‰	5,53 ± 6,11	0,15 ± 0,84
Детритофаги, ‰	91,19 ± 2,97	97,90 ± 3,13
Хищники и некрофаги, ‰	0,80 ± 2,32	1,19 ± 2,37
Омнифаги, ‰	1,25 ± 2,97	0,28 ± 1,15
Инфауна, ‰	97,77 ± 3,95	98,58 ± 2,58
Вагильные виды, ‰	99,24 ± 2,32	97,95 ± 3,09

Примечание: индексы и доли рассчитаны по биомассе.

Обсуждение

В первую очередь следует выяснить, изменилась ли фауна Бабьего моря со времен работ Г.С. Гурвича (1934), и, если да, то насколько. К сожалению, сделать это весьма затруднительно. Г.С. Гурвич (op. cit.) видовых списков не приводит вообще, а в работе В.А. Броцкой с соавторами (1963) дан общий перечень, включающий все виды, встреченные от литорали до максимальных глубин. Важность поставленной задачи, тем не менее, заставляет решить ее хотя бы приблизительно. Для этой цели были составлены списки упоминаемых в тексте статьи Г.С. Гурвича (1934) видов для диапазона глубин 7–15 м, а также для глубоководной части водоема. Необ-

ходимо отметить, что для последней он практически не перечисляет обнаруженных многощетинковых червей. По работе В.А. Броцкой с соавторами (1963) на основе общего перечня также были составлены списки для соответствующих глубин с учетом аутоэкологических особенностей входящих в него форм. Полученные списки сравнивались с наши данными при помощи индекса Сёренсена. Полностью отдавая себе отчет в крайней неточности такого подхода, приведем, тем не менее, полученные результаты.

Для горизонта 7–15 м, занятого мелководным бореальным типом сообществ, сходство видовых списков для 1930-х и 1950-х годов оказалось равным 51,5%; для 1950-х и современным состоянием — 46,7%. Сходство же наших данных с результатами Г.С. Гурвича (1934) составило всего 21,6%.

Аналогичная картина наблюдается и для арктического типа сообществ. Если исключить полихет из данных В.А. Броцкой с соавторами (1963) и из нашего материала, то сходство между списками Г.С. Гурвича и В.А. Броцкой составит 56,3%, между списком В.А. Броцкой и нашим — 57,1%, а между данными Г.С. Гурвича и нашими — 18,2%. Включение в сравнение многощетинковых червей мало меняет дело: в этом случае сходство списка В.А. Броцкой с нашим оказывается равным 59,6%.

Несмотря на всю грубость проведенной оценки, она позволяет сделать предположение, что фауна Бабьего моря постепенно изменяется.

Это предположение подтверждается и вербальными описаниями обнаруженных нашими предшественниками сообществ.

На глубинах от 6–7 до 13–15 м Г.С. Гурвич (1934) описывает сплошные заросли *Phyllophora* Greville с *Saccharina latissima* (Linnaeus) C.E. Lane et al., *Desmarestia aculeata* (Linnaeus) J.V. Lamouroux и другими водорослями. Он указывает также, что это сообщество развивается на заиленном песке и что руководящий вид животных на этих глубинах — *Ophiura robusta* (Auges, 1851). По его данным это — наиболее богатый видами участок sublitorали Бабьего моря, где он обнаружил более 70 бентосных форм. Описанный им тип биоценозов вполне характерен для зарослей багрянок и широко распространен в беломорской фитоценозе (Дерюгин, 1928; Naumov, 2001). В.А. Броцкая с соавторами (1963) описывает в этой области весьма сходное сообщество с общей биомассой (надо полагать, без водорослей) 76,92 г/м².

На указанных глубинах мы не обнаружили ничего похожего на сообщества, описанные нашими предшественниками. Грунты здесь сложены теперь не заиленными песками, а алевро-пелитами. Единственный таллом *Phyllophora* был поднят со дна 40-метровой впадины — явный результат сноса или ледового транспорта. Разреженные заросли филлофоры были найдены в ходе водолазного погружения у о. Еловый на глубине 5 м. Никакие другие водоросли не найдены вообще, также как и *Ophiura robusta*. Биомасса сообщества составляет 56,84 г/м², из которых 48,04 г/м² (табл. 1) приходится на крупного многощетинкового червя *Alitta virens*, не отмеченного ранее никем. Сходные сообщества были нами ранее встречены в некоторых частях Двинского залива (Луканин и др., 1991).

То же можно сказать и о глубоководном арктическом типе сообществ. Г.С. Гурвич (1934) отмечает в нем 7 видов двустворчатых моллюсков, обилие *Ophiura robusta* и *Stegophiura nodosa* (Lütken, 1854) (последняя по его данным преобладает), а также практически полное отсутствие гастропод. В работе В.А. Броцкой и др. (1963) описание этого типа сообществ уже существенно отличается. Единственной общей чертой можно назвать доминирование *Portlandia arctica*. В качестве характерных форм названы *Minuspisio cirrifera*, *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791),

Terebellides stroemi Sars, 1835, *Pectinaria hyperborea* (Malmgren, 1866) и *Scoloplos acutus* (Verrill, 1873). Офиуры не упоминаются. Средняя биомасса в этом биоценозе была 23,24 г/м².

По нашим данным в обсуждаемом типе сообществ также доминирует *Portlandia arctica*. *Minuspio cirrifera* можно считать содоминантой или субдоминантой, а в качестве характерных форм следует упомянуть *Aricidea nolani* (Webster et Benedict, 1887) и *Cossura longicirrata* Webser et Benedict, 1887. *Macoma calcarea* в соответствующем диапазоне глубин была обнаружена всего на одной станции, имеющей довольно низкое сходство остальными и исключенной поэтому из анализа. В отличие от материала Г.С. Гурвича (1934), найдено 5 видов брюхоногих моллюсков, в основном заднежаберных (табл. 2). В этом типе сообществ нами найдено несколько экземпляров *Stegophiura nodosa*. По нашим данным средняя биомасса составляет 16,54 г/м², что близко к данным В.А. Броцкой с соавторами (1963).

Глубже 25-метровой изобаты Г.С. Гурвич (1934) отмечает черные илы, пахнущие сероводородом, но указывает, что гидрологические данные не позволяют говорить о заморной зоне. Здесь им встречено всего 4 вида, каждый в единственном экземпляре: *Ophiura robusta*, *Stegophiura nodosa*, *Pectinaria hyperborea* и *Harmothoe* sp. Наличие зоны с черными илами, издающими запах сероводорода, подтверждается и работами В.А. Броцкой с соавторами (1963). Они отмечают здесь всего 8 видов, причем *Portlandia arctica* в их число не входит. Глубины зоны в этой работе не указаны, но, судя по приведенной карте (крайне, впрочем, неточной), она приходится на северную котловину Бабьего моря в пределах 20-метровой изобаты. Биомасса в ней по этим авторам составляет 4,25 г/м².

Области черных илов нами обнаружены не были, хотя мы и работали до глубины в 31 м. Не встретили мы и грунтов, пахнущих сероводородом. Все станции, взятые глубже 15 м, за исключением одной, переходной к мелководному типу сообществ, и одной с присутствием *Macoma calcarea*, о которой было сказано выше, довольно однотипны и мало чем отличаются друг от друга и по набору основных видов, и по структуре, и по биомассе.

Итак, встает вопрос: чем же вызваны столь серьезные отличия трех рассматриваемых бентосных съемок?

Причин, на наш взгляд может, быть несколько. Первая из них — разные методы сбора первичного материала. Г.С. Гурвич работал шлюпочной драгой и не указывает, через какое сито он промывал свои пробы. В.А. Броцкая с соавторами — дночерпателями конструкции Маринеску с площадью захвата 0,025 и 0,05 м², а также Петерсена (какой именно дночерпатель использовался в Бабьем море, не указано), мы — дночерпателем Дайса, оба последних имели рабочую площадь 0,1 м². И в том и в другом случае использовалось промывочное сито, имеющее ячею 1 мм. Конечно, методические различия неминуемо сказываются на получаемых результатах, однако методы, использованные В.А. Броцкой с соавторами и нами, много ближе между собой, чем к качественным методам Г.С. Гурвича. Тем не менее, различия видового состава между съемками В.А. Броцкой с соавторами и Г.С. Гурвича с одной стороны, и нашей — с другой, приблизительно одинаковы. Так что дело не только в том, что небольшие по площади захвата дночерпатели не могут принести крупных иглокожих, а дражные сборы теряют мелкие формы. Различия касаются и тех организмов, которые одинаково хорошо улавливаются любыми методами. Следовательно, разницу, выявленную в результате анализа всех трех съемок, не удастся полностью списать на методические особенности исследований.

Вторая возможная причина обнаруженных отличий может заключаться в наличии в рассматриваемых сообществах квазициклических процессов. Такие процессы для некоторых беломорских сообществ показаны в ряде мониторинговых исследований (Луканин и др., 1986а, б, 1989; Наумов, 2007; Наумов и др., 2009; Халаман, Наумов, 2009). В этом случае при нерегулярном пробоотборе можно получить различные результаты: от стабильности и стохастических колебаний до направленных изменений. В нашем случае достаточно маловероятно, что в двух (или даже трех) зонах, сменяющих друг друга по вертикали и обладающих заведомо разным гидрологическим режимом (Наумов, Мартынова, 2016), квазициклические процессы идут синхронно.

Можно выдвинуть и третье предположение: в результате вполне стабильного тектонического поднятия кристаллического фундамента прогрессивно снижается глубина протоков, связывающих Бабье море с прилежащими акваториями, что приводит к направленным изменениям водообмена, и, следовательно, к постоянной постепенной смене всех абиотических условий в водоеме. В этом случае мы должны были бы наблюдать повышение изобаты, начиная с которой развивается заморная зона. Однако, как мы видели, это не так, следовательно, и такая гипотеза маловероятна.

Наконец, еще одно возможное объяснение заключается в медленно текущей, но относительно стабильной сукцессии, вызванной, в первую очередь, биотическими факторами. Эта гипотеза косвенно подтверждается тем, что разность олигомиксности для сообществ этого пояса в случае исключения из расчетов *Alitta virens* оказывается отрицательной и, к тому же весьма низкой (табл. 3), что указывает на их значительную нестабильность. Расчет разности олигомиксности с учетом доминантного вида в этом случае дает неправдоподобно высокую оценку стабильности (табл. 3), что объясняется превышением его биомассы над всеми остальными видами вместе взятыми в 5,5 раза.

Описанный Г.С. Гурвичем (1934) тип мелководных бореальных сообществ в 1930-х гг., судя по всему, процветал, причем гидрологические условия с тех пор не изменились (Соколова, 1934; Наумов, Мартынова, 2016). Тем не менее, уже 1950-х гг. наметился вполне очевидный сдвиг (Броцкая и др., 1963). В настоящее время здесь нет ничего похожего на то, что встретил Г.С. Гурвич 80 лет тому назад. Вместо зарослей багрянок на илисто-песчаном грунте с доминированием *Phyllophora* и обилием *Ophiura robusta* мы имеем теперь полихетный комплекс на алевро-пелитовых осадках с *Alitta virens* во главе (табл. 1).

Изменение эдафических условий может объясняться постепенным заилением, вызванным жизнедеятельностью и отмиранием в течение нескольких десятилетий (или столетий, этого мы оценить не можем) донных организмов в условиях низкой гидродинамической активности придонного слоя вод. То, что эта активность низка, сомнений не вызывает: слабый береговой сток не способствует интенсивному водообмену (Наумов, 2016), бурные приливные течения (до 2 узлов; Гурвич, 1934) Городецкого порога входят в широкую лагуну и неизбежно резко теряют скорость, а волновая деятельность в Бабьем море слаба (Наумов, Мартынова, 2016).

Таким образом, гипотеза наличия сукцессии, по крайней мере, для мелководного бореального типа сообществ Бабьего моря, представляется наиболее вероятной из предложенных.

Сложнее обстоит дело с глубоководным арктическим комплексом. Не исключено, что здесь причины обнаруженных почти вековых изменений в донных сообществах кроются в динамике кислородного режима, но, к сожалению, со времен исследований Е.В. Соколовой (1934) измерения содержания кислорода в водах Бабьего моря проводились только один раз, в 2002 г. (Пантюлин, 2016), и его результаты не были проанализированы с синэкологической точки зрения.

Можно, однако, протестировать общую благоприятность абиотических условий холодноводных биотопов, анализируя средний вес ведущего вида всех беломорских арктических комплексов — *Portlandia arctica* (табл. 4). Имеющийся в нашем распоряжении и хранящийся в упомянутых выше информационных системах материал показывает, что средний вес портландий из Бассейна, Двинского залива, Великой Салмы, кутовой котловины Лов губы и губ Колвица и Палкина достаточно высок, и для всех названных районов статистически не различается. При этом для входной котловины Лов губы, Бабьего моря и Долгой губы Соловецкого острова (данные Е.А. Нинбурга) этот показатель статистически достоверно ниже и различается для каждого из названных водоемов. Портландии из Вороньей губы (данные Е.А. Нинбурга) занимают промежуточное положение: с одной стороны они неотличимы от первой группы, с другой — от моллюсков из входной котловины Лов губы. Из этого следует, что в первой группе водоемов абиотические условия для этого вида вполне благоприятны, а во второй — нет, причем Бабье море занимает в этом отношении предпоследнее место. Не исключено, что одной из причин угнетения портландий в трех последних водоемах может служить неблагоприятный кислородный режим, эмпирически показанный, по крайней мере, для Бабьего моря (Соколова, 1934).

Таблица 4. Средний вес *Portlandia arctica* из различных местообитаний

Место	Средний вес экземпляра, г	Объем выборки, станции	Источник информации
Губа Колвица	0,243 ± 0,058	8	ИИС «Бентос Белого моря»
Двинский залив	0,203 ± 0,058	12	—«—
Палкина губа	0,189 ± 0,005	12	—«—
Бассейн	0,172 ± 0,021	32	—«—
Лов губа, кутовая котловина	0,167 ± 0,018	12	—«—
Велика Салма	0,166 ± 0,058	8	Мардашова, Мокиевский, 2012
Воронья губа	0,115 ± 0,048	17	Данные Е.А. Нинбурга
Лов губа, входная котловина	0,111 ± 0,017	8	ИИС «Бентос Белого моря»
Бабье море	0,070 ± 0,009	28	—«—
Долгая губа	0,027 ± 0,005	31	Данные Е.А. Нинбурга

Степень стабильности глубоководных арктических сообществ из разных биотопов, оцененная по разности олигомиксности, заметно отличается. Так, по материалам, хранящимся в наших информационных системах, для Палкиной губы этот показатель составляет $11,20 \pm 7,65\%$, а для Лов губы — $10,34 \pm 4,93\%$. Таким образом, эти сообщества можно считать достаточно стабильными. В Центральном желобе, в Бабьем море и губе Колвице наблюдается иная картина: $-18,06 \pm 7,76\%$ для первого из этих водоемов, $-0,24 \pm 6,21\%$ для второго и $-3,20 \pm 5,87\%$ для третьего. Напомним, что в котловине Белого моря и Колвице портландии не испытывают угнетения, напротив, они там крупнее, чем в других местах (табл. 4). Следовательно, нестабильность донных сообществ в этих местах не объясняется неблагоприятными абиотическими условиями. Скорее можно предполагать наличие медленно текущих сукцессионных процессов. Не исключено, что и для Бабьего моря это вполне вероятное объяснение обнаруженных изменений.

Достаточно важно оценить сходство видового состава и структуры изученных нами к настоящему времени арктических донных сообществ Белого моря. Во всех пяти из них встречено 6 форм — *Cylichna occulta* (Mighels, 1841), *Halitholus yoldiaarcticae* (Birula, 1897), Nemertini, *Philine lima* (Brown, 1827), *Portlandia arctica* и *Scoloplos acutus*, которых, по-видимому, можно считать облигатными для такого рода биоценозов. Еще 13 вполне для них характерны: они обнаружены в четырех обсуждающихся местообитаниях. Это *Aceroides latipes* (Sars, 1883), *Admete couthouyi* (Jay, 1839), *Aricidea nolani*, *Chaetozone setosa*, *Cossura longicirrata*, *Galathowenia oculata* (Zachs, 1922), *Lumbrineris fragilis* (Müller, 1776), Nemertini, *Enipo torelli* (Malmgren, 1865), виды рода *Nephtys*, виды семейства Spionidae, *Tharyx marioni* (St. Joseph, 1894) и *Urasterias lincki* (O.F. Müller et Troschel, 1842). При этом в Центральном желобе Бассейна, а также в губах Палкиной и Лов не найдено по одному из перечисленных характерных видов, в Бабьем море — 3, а в Колвице — 6. Интересно, что это именно те два водоема, в которых можно предполагать наличие сукцессионных процессов.

Облигатные и характерные формы составляют 15,2% от общего списка видов арктических биотопов.

Среднее сходство полных видовых списков сообществ губ Лов, Палкиной, Лов, Колвицы и Центрального желоба по индексу Сёренсена составляет 45,40%, что несколько выше, чем сходство этой группы с донным населением Бабьего моря, которое составляет 37,33%. Оценить эти различия статистически не представляется возможным из-за малого объема выборки биотопов. Ближе всего друг к другу оказываются биоценозы из Центрального желоба, губ Лов и Палкиной, дальше всего — Колвицы и Бабьего моря (26,97%), опять же биотопов, где предполагаются слабые сукцессионные изменения.

Аналогичная картина наблюдается и при сравнении структуры иерархических рядов долей логарифмированных биомасс в интересующих нас водоемах с помощью индекса Чекановского, с той лишь разницей, что сходство структур Центрального желоба и Лов губы заметно превышает остальные (52,76%). Выделяется та же группа биотопов со средним сходством 39,71%, которой противопоставлено Бабье море, сходное с ней лишь на 26,51%. Сходство структуры ряда биомасс сообществ Колвицы и Бабьего крайне низко — 13,16%.

Итак, можно сказать, что, несмотря на специфику глубоководных арктических сообществ в каждом конкретном месте, донное население рассмотренных полуизолированных водоемов действительно вполне близко к таковому Центрального желоба, а их гидрологический режим во многом напоминает особенности структуры вод Белого моря (Наумов, Мартынова, 2016). Следовательно, высказанное ранее предположение, что такие водоемы можно рассматривать в качестве миниатюрных моделей моря в целом (Наумов, 1979), вполне оправдано.

Заключение

Водоемов, подобных Бабьему морю, немного. Большая часть из них либо не изучена вовсе, либо изучена слабо. Между тем эти уникальные объекты представляют собой исключительный теоретический интерес. Они могут быть использованы в качестве модельных для решения многих задач, касающихся вопросов водообмена, формирования структуры вод, распределения и становления фауны Белого моря как такового. Что касается их практического значения, которое чаще всего понимают как коммерческую перспективность, то оно крайне невелико и едва ли выходит за пределы возможностей любительского рыболовства. При этом чаще всего

никто не вспоминает о необходимости сохранения биоразнообразия, которая представляет собой задачу сугубо практическую, хотя и не приносящую доходов в денежной форме.

Затрудненный водообмен делает донные (и не только донные) сообщества ковшовых и лагунных водоемов крайне уязвимыми. В качестве примера можно привести уже упоминавшуюся Никольскую губу. Небольшое мидиевое хозяйство, установленное над котловиной водоема, органическим загрязнением и вызванным им сероводородным заражением полностью погубило арктическую фауну губы не более чем за три года. Точные сроки неизвестны, так как исследования донных сообществ были начаты, когда плоты-коллекторы уже некоторое время стояли (Чивилев, Миничев, 1993). Уже через несколько лет от прежнего богатства арктической фауны не осталось и следа. Ее полностью сменил единственный вид, *Capitella capitata* (Fabricius, 1780), прежде здесь не отмечавшийся (Иванов и др., 2009). По наблюдениям М.В. Иванова с соавторами (Ivanov et al., 2013), для восстановления арктического сообщества потребовалось 15 лет. Уместно заметить, что единственным надежно регистрировавшимся параметром был редокс-потенциал, указывающий на то, что в настоящее время восстановительные процессы в грунте губы сменились на окислительные. Утверждение авторов процитированной выше статьи, что арктическое сообщество восстановилось полностью и в прежнем виде, совершенно бездоказательно: никаких сведений о том, каким оно было, не существует. Но, даже если это и так, генетическому разнообразию, несомненно, нанесен непоправимый ущерб.

Ковшевые и лагунные водоемы Белого моря не имеют статуса памятников природы, но являются ими фактически. Именно поэтому их строгая охрана и запрещение установки в них мидиевых хозяйств, рыборазводных садков и любого иного антропогенного воздействия (как, например, постройка дамб, подобных имеющимся в Канда губе; см. выше), нарушающего ход естественных процессов, крайне желательны.

Благодарности

Авторы выражают свою искреннюю признательность директору ББС МГУ А.Б. Цетлину за предоставленную возможность проводить исследования на руководимой им биостанции, а также К.Е. Николаеву, Д.М. Мартыновой и В.А. Чаве за неоценимую помощь во время полевых наблюдений, и студентам МГУ, участвовавшим в сборе и первичной обработке полученного материала. Работа проводилась по разрешению и при содействии Кандакшского природного заповедника в рамках договора о научном сотрудничестве, причем хочется особо отметить благожелательное отношение и всестороннюю поддержку со стороны заместителя директора Заповедника А.С. Корякина. Особая благодарность экипажу НИС ББС МГУ «Студент».

Работа финансировалась из нескольких источников: в качестве плановой темы ЗИН РАН, по заданию Программ фундаментальных исследований Отделения общей биологии РАН «Биологическое разнообразие», Подпрограмма «Биоразнообразие: инвентаризация, функции, сохранение», Направление «Динамика биоразнообразия и механизмы обеспечения устойчивости биосистем. 1. Изменения климата и биоразнообразия» и по Договору № 2-ЗИН-РАН от 1 июня 2012 г. «Экологический мониторинг акватории Морского специализированного порта Витино» между ББС ЗИН РАН и ООО «Морской специализированный порт Витино», а также частично по грантам РФФИ № 15-29-02507-офи_м и № 15-04-01870-а.

Литературы

- Броцкая В.А., Жданова Н.Н., Семенова Н.Л. 1963. Донная фауна Великой салмы и прилежащих районов Кандалакшского залива Белого моря // Тр. Кандалакш. гос. запов. Вып.4; Тр. Беломорской биол. станции МГУ. Т.2. С.159–182.
- Бубнова Н.В. 1971. Рацион и усвояемость пищи детритоядным моллюском *Portlandia arctica* // Океанология. Т.11. № 2. С.303–305.
- Бубнова Н.В. 1972. Питание детритоядных моллюсков *Macoma baltica* (L.) и *Portlandia arctica* (Gray) и их влияние на донные осадки // Океанология. Т.14. № 4. С.1084–1090.
- Голиков А.Н., Аверинцев В.Г., Бабков А.И., Меншуткина Т.В., Федяков В.В., Шошина Е.В. 1982. Биоценозы губы Палкина Белого моря // В.С. Короткевич (ред.). Беспозвоночные прибрежных биоценозов Северного Ледовитого и Тихого океанов // Исслед. фауны морей. Л. Т.29(37). С.3–11.
- Гурвич Г.С. 1934. Распространение животных на литорали и в сублиторали Бабьего моря // Исслед. морей СССР. Т.20; Работы Беломорской методологической станции ГГИ. № 2. С.15–32.
- Денисенко С.Г. 2006. Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского бентоса) // Б.И. Сиренко, С.В. Василенко (ред.). Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Исслед. фауны морей. СПб. Т.56(64). С.35–46.
- Дерюгин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исслед. морей СССР. Вып.7–8. С.1–511.
- Иванов М.В., Чивилев С.М., Банкин О.Е., Кругликов О.Е., Смагина Д.С. 2009. Многолетняя динамика нарушения и восстановления структуры бентосных сообществ при сильной органической нагрузке от марикультуры мидий (Белое море, Кандалакшский залив, губа Никольская) // Вестн. СПб. ун-та. Сер.3. Вып.3. С.122–133.
- Книпович Н.М. 1893. Несколько слов относительно фауны Долгой Губы Соловецкого острова и физико-географических ее условий // Вестн. Естествозн. Т.1–2. С.44–57.
- Кошечкин Б.И. 1979. Голоценовая тектоника восточной части Балтийского щита. Л.: Наука. 158 с.
- Краснова Е.Д., Пантюлин А.Н. 2013. Кисло-сладкие озера, полные чудес // Природа. № 2. С.39–48.
- Краснова Е.Д., Пантюлин А.Н., Рогатых Т.А., Воронов Д.А. 2013. Инвентаризация отделяющихся от моря водоемов на Карельском берегу Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Петрозаводск. С.164–167.
- Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Кокрятская Н.М., Пантюлин А.Н., Рогатых Т.А., Самсонов Т.Е., Фролова Н.Л. 2016. Исследования отделяющихся водоемов на побережье Белого моря // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.211–241.
- Крупская В.В., Закусин С.В., Доржиева О.В., Лукша В.Л., Соловьева М.А., Гаранина С.В., Якушев А.И., Сятковский А.Р., Никитин М.А., Назарова О.В. 2016. Состав донных отложений и их распределение // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.17–35.
- Ливанов Н.А. 1911. Фауна Глубокой (Долгой) губы Соловецкого острова // Прилож. к протоколамъ засед. О-ва Естествоиспыт. при Казанском универ. № 268. С.1–9.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1986а. Динамика размерной структуры поселения беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.) // Докл. АН СССР. Т.287. № 5. С.1274–1277.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1986б. Цикличность развития поселений *Mytilus*

- edulis* (L.) в Белом море // В.В. Федяков, В.В. Луканин (ред.). Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л. С.50–63.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1989. Многолетние структурные и функциональные изменения одного из эстуарных поселений мидии в Белом море // Журн. общ. биол. Т.50. № 3. С.366–371.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1995. Особенности распределения бентоса в Двинском заливе // В.Я. Бергер (ред.). Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. СПб. Ч.1. С.232–236.
- Мардашова М.В., Мокиевский В.О. 2012. Макробентос глубоководной части Великой салмы по данным дночерпательной съемки 2006 г. и видеонаблюдений // В.О. Мокиевский, В.А. Спиридонов, А.Б. Цетлин, Е.Д. Краснова (ред.). Комплексные исследования подводных ландшафтов в Белом море с применением дистанционных методов // Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.11. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.74–87.
- Наумов А.Д. 1979. Донная фауна губы Лов (Белое море, Кандалакшский залив) и ее особенности // Экология донного населения шельфовой зоны. М. С.128–136.
- Наумов А.Д. 1991. К вопросу об изучении биоценозов макробентоса Белого моря // А.Д. Наумов, В.В. Федяков (ред.). Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. Тр. Зоол. ин-та РАН. Т.233. Л. С.127–147.
- Наумов А.Д. 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа // Исслед. фауны морей. СПб. Т.59(67). 367 с.
- Наумов А.Д. 2007. Многолетние исследования литорального бентоса Белого моря в губе Чупа (Кандалакшский залив): сезонная и многолетняя динамика биомассы взморника *Zostera marina* // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-европейского бассейна. Вып.2. Апатиты. С.493–502.
- Наумов А.Д. 2016. Предварительные соображения о темпах водообмена Бабьего моря // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.48–54.
- Наумов А.Д., Бабков А.И., Федяков В.В. 1986а. Биоценозы губы Колвица Кандалакшского залива Белого моря // В.В. Федяков, В.В. Луканин. (ред.). Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л. С.91–122.
- Наумов А.Д., Бабков, А.И., Луканин В.В., Федяков В.В. 1986б. Гидрологическая и биоценологическая характеристика Мезенского залива Белого моря // В.В. Федяков, В.В. Луканин. (ред.). Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л. С.64–90.
- Наумов А.Д., Мартынова Д.М. 2016. Летняя структура вод Бабьего моря. Сравнительный анализ данных двух разных десятилетий // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.55–67.
- Наумов А.Д., Халаман В.В., Фокин М.В. 2009. Многолетняя динамика обилия некоторых литоральных полихет в двух небольших губах Кандалакшского залива (Белое море) // Биол. моря. Т.35. № 5. С.337–343.
- Нинбург Е.А. 1990. Долгая губа: естественная и искусственная изоляция // Природа. № 1. С.44–49.
- Пантюлин А.Н. 2016. Особенности структуры вод в Бабьем море и условия ее формирования // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.48–54.
- Репкина Т.Ю., Романенко Ф.А. 2016. Рельеф побережий Бабьего моря и о. Великого: история развития и современные изменения // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне

- трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.177–210.
- Соколова Е.В. 1934. Материалы к гидрологии Бабьего моря // Исслед. морей СССР. Т.20; Работы Беломорской методологической станции ГГИ. № 2. С.33–42.
- Старовойтов А.В., Токарев М.Ю., Потемка А.К., Токарев А.М. 2016. Опытнo-методические сейсмоакустические исследования в губе Бабье море // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: Т-во науч. изданий КМК. С.5–16.
- Халаман В.В., Наумов А.Д. 2009. Многолетняя динамика массовых видов полихет в сообществах обрастания Белого моря // Биол. моря. Т.35. № 6. С.410–419.
- Хлебович В.В. 1996. Многощетинковые черви семейства Nereidae морей России и сопредельных вод // Фауна России и сопредельных стран. № 140 (новая серия). Многощетинковые черви. Т.3. СПб.: Наука. 224 с.
- Чеченков А.В., Иванов Н.О., Легович Н.А., Шустова Н.К. 1982. Основные черты гидролого-гидрохимической и биологической структуры губы Канды Белого моря // Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Матер. первого координац. совещ. Л. С.23–25.
- Чивилев С.М., Миничев Ю.С. 1993. Воздействие беломорского мидиевого хозяйства на бентос // А.А. Сухотин (ред.). Исследования по марикультуре мидий Белого моря // Тр. Зоол. ин-та. РАН. Т.253. С.110–122.
- Чуднов К. 1926. Глубокая губа и ее особенности // Соловецкие о-ва. № 2–3. С.159–170.
- Юрченко С.В., Корякин А.С. 2012. Техногенные воздействия на губу Канда, Белое море // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Матер. IV Всероссийской науч. конф. с межд. участием. Часть 2. Апатиты: КНЦ РАН. С.171–173
- Gislén T. 1930. Epibioses of the Gullmarfjord II // Kristianberg zoologiska station 1877–1927. Skriftaerie utvigen av Svenska vetenskapsakademien, 4. Uppsala. 380 pp.
- Czekanowski J. 1909. Zur differential Diagnose der Neandertalgruppe // Korrespbl. Dtsch. Ges. Anthropol. Bd.40. S.44–47.
- Fauchald R., Jumars P. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. Vol.17. P.193–284.
- Ivanov M.V., Smagina D.S., Chivilev S.M., Kruglikov O.E. 2013. Degradation and recovery of an Arctic benthic community under organic enrichment // Hydrobiologia. Vol.706. P.191–204.
- Karakassis I. 1995. S'_{∞} : a new method for calculating macrobenthic species richness // Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol.120. P.299–303.
- Naumov A.D. 2001. Ch. 4. Benthos // V. Berger, S. Dahle, K. Galaktionov, X. Kosobokova, A. Naumov, T. Rat'kova, V. Savinov, T. Savinova (eds.). White Sea. Ecology and environment. St. Petersburg–Tromsø: Derzavets Publisher. P.41–53.
- Naumov A.D. 2013. Long-term fluctuations of soft-bottom intertidal community structure affected by ice cover at two small sea bights in the Chupa Inlet (Kandalaksha Bay) of the White Sea // Hydrobiologia. Vol.706. P.159–173.
- Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication. Urbana. 117 pp.
- Sørensen T.A. 1948. A new method of establishing groups equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Kgl. Dan. Videnskab. Selskab. Biol. Skr. Bd.5. Nr.4. S.1–34.
- Thorson G. 1934. Contributions to the animal ecology of the Scoresby Sound fjord complex (East Greenland) // Medd om Grønland. Bd.100. Nr.3. P.1–68.
- Warwick R.M. 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities // Mar. Biol. Vol.92. P.557–562.
- Warwick R.M., Pearson T.H., Ruswahyuni. 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance/biomass method // Mar. Biol. Vol.95. P.193–200.