

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Программа «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы
рационального использования»

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE OF RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Program «Biological Resources of Russia: Fundamental Bases of Rational Management»



S. G. Denisenko

BIODIVERSITY
AND BIORESOURCES
OF MACROZOOBENTHOS
IN THE BARENTS SEA

*Structure and Long-Term
Changes*



Saint Petersburg
«NAUKA»
2013

С. Г. Денисенко

БИОРАЗНООБРАЗИЕ
И БИОРЕСУРСЫ
МАКРОЗООБЕНТОСА
БАРЕНЦЕВА МОРЯ

*Структура и многолетние
изменения*



Санкт-Петербург
«НАУКА»
2013

УДК 574
ББК 28.082
Д33

Денисенко С. Г. Биоразнообразие и биоресурсы макрозообентоса Баренцева моря: Структура и многолетние изменения. — СПб.: Наука, 2013. — 284 с.

ISBN 978-5-02-037149-1

В монографии представлен ретроспективный и современный материал, демонстрирующий многолетнюю изменчивость количественных характеристик макрозообентоса Баренцева моря, обусловленную преимущественно влиянием тралового промысла рыбы и климатическими флуктуациями. Рассматриваются распределение в водоеме общей биомассы и биоресурсов ключевых видов, а также трофическая структура зообентоса. Анализируются пространственная конфигурация показателей биоразнообразия и местоположение границы между бореальной и арктической биогеографическими областями на фоне температурно-ледового режима водоема. Излагаются гипотезы о механизмах формирования продукционного потенциала зообентоса Баренцева моря и факты, их подтверждающие. Оценивается совместное и раздельное влияние рыбного промысла и климата на донное население водоема в целом и его отдельных районов, таких как Кольский меридиан, Приновоземельское мелководье и Печорское море.

Книга предназначена для работников академической и прикладной науки, а также и для студентов вузов и аспирантов, изучающих курсы гидробиологии, биоразнообразия, биогеографии и общей экологии. Библиогр. 551 назв. Ил. 100. Табл. 37.

Ответственный редактор —
директор Зоологического института РАН
чл.-кор. РАН *О. Н. Пугачев*

Рецензенты: *В. Я. Бергер, В. В. Скворцов*

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Программы фундаментальных исследований
Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России:
фундаментальные основы рационального использования»*

© Денисенко С. Г., 2013
© Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки Зоологический институт Российской академии
наук, 2013
© Редакционно-издательское оформление. Издательство «На-
ука», 2013

ISBN 978-5-02-037149-1

ВВЕДЕНИЕ

Исследование многолетней изменчивости морских экосистем под влиянием климатических флуктуаций является в настоящее время одним из актуальнейших направлений в гидробиологии. Оно тесно связано с проблемой динамики природных биосистем под воздействием нарастающего антропогенного пресса. Повышенный интерес к этой проблеме обусловливается неоднозначным толкованием изменений общепланетарного климата и связанных с ними явлений. Вопрос о причинах локальных и глобальных климатических изменений окончательно еще не разрешен, но в настоящее время принято считать, что на современном историческом этапе естественные факторы преобладают над антропогенными по степени своего влияния на глобальный климат (Ландсберг, 1974). При этом существующие климатические флуктуации объясняют преимущественно колебательными процессами в системе атмосфера—океан—полярные льды (Хромов, 1973; Morison et al., 2000). Полагают, что многие выводы о «потеплениях» или «похолоданиях» могут быть существенно подкреплены фактами климатически обусловленных изменений в морских биосистемах надорганизменного уровня. С другой стороны, на основе моделей климатических флуктуаций (Кляшторин, Любушин, 2005) продолжают достаточно успешные работы по прогнозированию состояния биоресурсов хозяйственно значимых гидробионтов.

Хорошим индикатором и интегратором многолетних изменений окружающей среды является макрозообентос (далее по тексту в качестве синонимов могут употребляться термины: «бентос», «зообентос», «донная фауна» и «донное население»), большинство представителей которого ведет малоподвижный образ жизни и имеет достаточно длительный жизненный цикл. В отличие от многолетних изменений фаунистического и биогеографического состава изменения качественных и количественных характеристик зообентоса изучены пока еще недостаточно. Много неясного существует и в оценках закономерностей количественного распределения зообентоса в Баренцевом море вследствие слабой подкрепленности этих оценок фактическим материалом и статистическими выкладками, а также дискуссионности и неоднозначности выводов. Исследования изменений донного населения под воздействием антропогенных факторов начаты сравнитель-

но недавно и пространственно ограничены. Абсолютно неясны многие последствия интродукции в Баренцево море хозяйственно ценных видов из водоемов других биогеографических областей, в частности прогрессирующего увеличения в нем численности камчатского краба.

Настоящая монография посвящена выявлению и причинной оценке многолетних изменений качественных и количественных характеристик зообентоса и обуславливающих эти изменения факторов в Баренцевом море на трансрегиональном и региональном уровнях. При этом зообентос рассматривается не только как индикатор климатических изменений, но и как кормовая база бентосоядных рыб, птиц, млекопитающих, а также как совокупность самостоятельных хозяйственно значимых биоресурсов.¹

Автором выполнены поиск и оценка валидности ретроспективных материалов; проанализированы особенности сбора и обработки коллекций; выбраны полигоны для многолетних наблюдений; осуществлены сбор и обработка нового фактического материала; выявлены общие закономерности распределения зообентоса в арктических морях; уточнены качественные и количественные характеристики донного населения Баренцева моря и отдельных его регионов; оценена роль климатических флуктуаций и антропогенных факторов в многолетних изменениях зообентоса в водоеме; показано, что донное население реагирует на них как на биоценотическом, так и на популяционно-организменном уровне. Кроме того, в работе оценивается влияние тралового лова рыбы и дражного промысла двустворчатых моллюсков на донные экосистемы водоема в целом и в отдельных его районах, а также рассматриваются некоторые последствия акклиматизации камчатского краба.

Публикуемое исследование практически не касается вопросов сопоставления, состава и картирования донных сообществ, а лишь ограничивается рассмотрением пространственного распределения биомассы регионально доминирующих видов, крупных фонообразующих таксонов и преобладающих трофических групп. На основе количественных фаунистических материалов, собранных отечественными экспедициями за последние 85 лет, приводятся предварительные обобщенные оценки биоресурсов зообентоса Баренцева моря. По степени значимости в суммарной биомассе (по биоресурсам) выделяются ключевые виды² зообентоса, крупные таксоны (преимущественно в ранге класса) и трофические группы, даются картосхемы их количественного распределения в водоеме. Впервые для всего моря приводятся оценки продуктивности зообентоса на основе расчетов скорости оборота его биомассы.

¹ «Биологические ресурсы включают генетические ресурсы, организмы или их части, популяции и любые другие биотические компоненты экосистем, имеющие фактическую или потенциальную полезность или ценность для человечества» (Конвенция о биологическом разнообразии, 1992). При этом виды организмов, которые пока не причислены к биоресурсам, не являются посторонней для них частью, поскольку в любой момент могут перейти из категории потенциальных в категорию реальных биоресурсов.

² Ключевые виды (key species) — наиболее важные для структуры и функции экосистем (например, по биомассе, численности, продуктивности или другой функциональной роли) и контролирующие многие синэкологические процессы, включая потоки энергии (Pirania et al., 2002).

Автор считает своим приятным долгом выразить благодарность всем своим коллегам и друзьям, оказавшим помощь в выполнении настоящей работы: Ю. И. Галкину (ЗИН РАН) — за консультации и предоставление архивных материалов 1925—1935 и 1958—1959 гг.; А. Ф. Алимову (ЗИН РАН); Г. Г. Матишову (ММБИ КНЦ РАН) и Б. Г. Ванштейну (ВНИИОкеангеология) — за общее содействие и организацию экспедиций; С. В. Василенко, А. Ю. Воронкову, С. Ю. Гагаеву, Ю. И. Галкину, А. А. Голикову, С. Д. Гребельному, Н. В. Денисенко, З. В. Кунцевич, В. В. Петряшову, В. В. Потину, И. В. Пылило, Б. И. Сиренко, А. В. Смирнову, И. С. Смирнову, В. В. Хлебовичу, Н. Л. Цветковой, Е. М. Чабан (ЗИН РАН) — за участие в сборе и обработке материалов в 1992—1993 и 2003 гг.; Н. А. Анисимовой, Е. Н. Гудимовой, Н. В. Денисенко, Е. Н. Лупповой, О. С. Любиной, П. А. Любину, Е. Г. Митиной, Н. Н. Пантелеевой, Д. А. Пинской, Е. А. Фроловой, А. В. Фролову (ММБИ КНЦ РАН) — за участие в сборе и обработке материалов в 1988—1997 и 2003 гг.; И. А. Андреевой (ВНИИОкеангеология), Ю. В. Касабову, Н. В. Маркиной (МАГЭ) и Г. А. Тарасову (ММБИ КНЦ РАН) — за предоставление подводных фотоматериалов и гранулометрических данных; Т. В. Антиповой, В. Ф. Брызгину, Б. И. Беренбойму (ПИНРО) и А. П. Кузнецову (ИО РАН) — за предоставление архивных материалов 1924—1935, 1949 и 1968—1970 гг.

Глава 1

ИСТОРИЯ МНОГОЛЕТНИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗООБЕНТОСА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

В исследованиях бентоса Баренцева моря изучение многолетних изменений занимает одно из важнейших мест. Официально изучение зообентоса Баренцева моря было начато во второй половине XVIII в., когда Н. Озерцовский (1804) выполнил сборы морских животных у берегов Мурмана. В дальнейшем подобные работы проводились разными исследователями, но все их можно рассматривать как обычные зоологические сборы, преследовавшие целью описание отдельных видов. В последней четверти XIX столетия в связи с интенсификацией рыбного промысла началось планомерное изучение видового состава и распределения донных беспозвоночных в Баренцевом море. Помимо таксономического важнейшим направлением этих исследований являлось эколого-фаунистическое, нацеленное на изучение роли отдельных факторов среды в распределении организмов. Всего за дореволюционный период отечественными исследователями выполнено более 2000 бентосных станций, зарубежными — около 1000 (Галкин, 1979; Алексеев, Галкин, 1981).

Результаты проведенных промыслово-биологических исследований (Книпович, 1902, 1904) заложили научные основы эксплуатации биоресурсов Баренцева моря и прилегающих районов Северной Атлантики. Многочисленные зоологические сборы позволили впервые осуществить биогеографическое районирование моря и констатировать факт увеличения количества тепловодных атлантических элементов в фауне Кольского залива за период с 1893 по 1908 г. (Дерюгин, 1915).

Прерванное революционными событиями изучение донной фауны Баренцева моря возобновилось уже в 1920—1921 гг.; вскоре для этого региона были выполнены зоогеографические построения (Дерюгин, 1925б; Шорыгин, 1928), а затем рядом авторов было высказано предположение, что температурные изменения вызывают смещение биогеографических границ в Баренцевом море (Танасийчук, 1927; Шорыгин, 1928).

С 1924—1925 гг. в исследованиях бентоса помимо качественных орудий лова применяются дночерпатели и отработывается методика количест-

венного учета донной фауны, что позволило в 20—30-х годах впервые выполнить достаточно полную и подробную бентосную съемку Баренцева моря, результаты которой послужили хорошей основой для изучения характера питания бентосоядных рыб (Зенкевич, Броцкая, 1931; Зацепин, 1939). Приоритетной задачей таких широкомасштабных исследований было объявлено изучение кормовой базы тресковых рыб, хотя основным промысловым объектом в этой группе и объектом соответствующих исследований была атлантическая треска (Васнецов, 1974), почти не питающаяся бентосом. В результате анализа полученных материалов были выявлены закономерности распределения отдельных таксономических групп и всего зообентоса в целом, даны аутоэкологические описания наиболее массовых видов и оценены биопродукционные характеристики бентали, выделены донные комплексы животных (сообщества) и выполнен зоогеографический анализ накопленного материала с учетом количественного распределения доминирующих и характерных форм (Зенкевич, Броцкая, 1937; Филатова, 1938; Броцкая, Зенкевич, 1939).

В целом в довоенный период было выполнено около 5000 бентосных станций, из которых около 200 приходится на долю зарубежных экспедиций (Галкин, 1979), но архивные материалы с соответствующими фаунистическими описаниями того или иного качества существуют менее чем для половины этих станций.

Во второй половине 40-х годов XX в., сразу же после окончания войны, силами ПИНРО были возобновлены широкомасштабные экспедиционные исследования бентоса Баренцева моря. Результаты кропотливой обработки собранных коллекций позволили коллективу талантливых таксономистов опубликовать под редакцией Н. С. Гаевской первую всеобъемлющую сводку-определитель по беспозвоночным и водорослям северных морей (Определитель..., 1948). На примере разных таксономических групп зообентоса была подтверждена гипотеза о возможности температурно обусловленного смещения биогеографических границ в Баренцевом море (Гурьянова, 1947; Черемисина, 1948), положение которых впервые обозначил еще К. М. Дерюгин (1924). Многочисленные количественные сборы позволили детально изучить донные сообщества прибрежной зоны Мурмана и проанализировать трофическую структуру зообентоса в целом (Турпаева, 1948; Зацепин, 1962; Зацепин, Риттих, 1968а, 1968б; Кузнецов, 1970). При этом было показано, что произошедшие в 40—50-х годах изменения в донной фауне вызваны эффектом «потепления» (Зацепин, 1962). Наблюдения за донной фауной на разрезе «Кольский меридиан», продолженные в 40-х и 50-х годах, послужили основой для глубокого анализа многолетних изменений донного населения в этом районе (Несис, 1960).

На Мурмане интенсивные исследования зообентоса были развернуты Мурманской биологической станцией (МБС) ЗИН (с 1958 г. — ММБИ КФ АН СССР) в пос. Дальние Зеленцы. Помимо изучения популяционной экологии и жизненных циклов массовых видов литоральных и сублиторальных беспозвоночных (Кузнецов, Матвеева, 1948; Матвеева, 1948) в 50-х годах сотрудники МБС стали проводить многолетние сборы бентоса на шести стандартных разрезах в 30-мильной прибрежной зоне Восточно-го Мурмана (Пергамент, 1957). В конце 50-х годов ими была осуществлена

подробная бентосная съемка юго-восточной части Баренцева моря (Галкин, 1964), которая позволила охарактеризовать состояние донной фауны этого района в период наибольшего потепления Арктики.

В 1949—1959 гг. многочисленные бентосные траления были выполнены вокруг о-ва Медвежий и у западных берегов Шпицбергена в ходе английских научно-промысловых исследований. Отмеченные в этом районе изменения донной фауны по сравнению с первыми наблюдениями 1878—1914 и 1923—1931 гг. были объяснены потеплением Арктики (Blacker, 1957, 1965).

С начала 60-х годов XX в. в России получил развитие водолазный метод гидробиологических исследований, в результате чего детально были изучены донные экосистемы верхней сублиторали в некоторых губах и заливах Восточного и Западного Мурмана, в Чёшской губе, в районе Земли Франца-Иосифа и Новой Земли (Пропп, 1966; Пушкин, 1968; Биоценозы шельфа..., 1977; Голиков, Аверинцев, 1977). В этот же период экосистемный подход в исследованиях зообентоса распространился и на сообщества литоральной зоны, что позволило изучить не только структуру, но и закономерности функционирования экосистем илисто-песчаных отмелей (Стрельцов и др., 1974). В дальнейшем упомянутые исследования послужили основой для анализа многолетней изменчивости сообществ зообентоса в ряде губ и заливов Баренцева моря.

В 1968—1970 гг. сотрудниками ПИНРО в сжатые сроки и по единой методике была выполнена тотальная бентосная съемка Баренцева моря, основным результатом которой стала констатация существенного понижения биомассы зообентоса в указанный период по сравнению с 20—30-ми годами. В качестве единственной причины этого понижения рассматривалось предшествующее похолодание (Антипова, 1975а).

В один из следующих периодов похолодания (1978—1981 гг.) английская экспедиция повторила бентосные траления в западной части моря в тех же районах, что и в 1949—1959 гг. Однако сопоставление полученных результатов с более ранними не позволило подтвердить (Dyer et al., 1984) заключение о наличии в середине XX в. изменений, обусловленных потеплением (Blacker, 1957, 1965).

В 70-х и 80-х годах отечественные бентосные исследования в Баренцевом море с применением количественных орудий лова расширяются. Результаты этих работ с учетом многолетних изменений характеристик зообентоса легли в основу рекомендаций по рациональной эксплуатации биоресурсов северной креветки и исландского гребешка в Баренцевом море (Брызгин, 1981; Антипова и др., 1984; Денисенко, 1987, 1988, 1989; Денисенко, Близниченко, 1989; Близниченко и др., 1990; Беренбойм, 1992а; Денисенко и др., 1995а).

В конце 80-х и в 90-х годах российские геологические организации начали осуществлять так называемую ландшафтно-экологическую съемку шельфа (Гуревич, Казаков, 1989) с применением количественных орудий лова и подводной фотосъемки. По результатам одной из таких съемок в 1989—1991 гг. в восточной части Баренцева моря были отмечены существенные различия в распределении суммарной биомассы и сообществ зообентоса на принозовом шельфе в 30, 60 и 80-х годах (Денисенко и

др., 1995a). По результатам другой съемки, выполненной по очень неравномерной сетке станций в 1991—1993 гг., сделано заключение, что состояние зообентоса в Баренцевом море в 90-х годах мало отличалось от такового в 20—30-х годах (Kiyko, Pogrebov, 1997).

Наряду с научно-промысловым изучением отдельных видов продолжались и классические исследования зообентоса, однако их основной задачей стало уточнение фонового состояния морской биоты в районах предполагаемой интенсификации хозяйственной деятельности или охраняемых территорий (Денисенко и др., 1993, 1998; Averintzev, 1993; Luppova et al., 1993; Denisenko S. et al., 1995; Денисенко, 1996; Denisenko N. et al., 1996a, 1996b, 1997, 2003, 2006; Денисенко, Сочнев, 1997; Rachor, Denisenko, 1997; Dahle et al., 1998b). Эти работы выполнялись преимущественно экспедициями ММБИ в кооперации с зарубежными и российскими партнерами. Полученные результаты выявили существенные расхождения в распределении суммарной биомассы и донных сообществ в Печорском море в 20, 60 и 90-х годах. В предпоследнее десятилетие предпринимались также попытки возобновить регулярные наблюдения за донной фауной на разрезе «Кольский меридиан», что позволило выявить в этом районе климатически обусловленные флуктуации донных сообществ (Денисенко, 2005a).

По предварительной оценке, количество выполненных бентосных станций за послевоенный период до 1999 г. (без учета подводных фоторабот) превышает 7000. К сожалению, описания маршрутов экспедиций и материалов проводившихся при этом исследований еще не сведены воедино, а поэтому работа по их историко-хронологическому анализу еще далека от завершения.

Существующие и предполагаемые изменения в количественной представленности зообентоса, видовой структуре и пространственном распределении донных сообществ в различные периоды текущего столетия помимо естественных флуктуаций могут быть вызваны причинами, связанными с эксплуатацией биоресурсов или загрязнением морской среды. Антропогенное воздействие как фактор, негативно влияющий на биоту, все заметнее проявляется во многих регионах планеты и уже рассматривается в качестве основной причины многолетних изменений зообентоса в Северном море (Kroncke, 1995). В Баренцевом море концентрации поллютантов относительно невелики (Larsen et al., 1992), поэтому натурные исследования изменений зообентоса, вызванных загрязнением, начали развиваться сравнительно недавно и носят локальный характер. Однако в целом негативный спектр антропогенно индуцированных воздействий на морские экосистемы водоема весьма широк (Семенов, 1991a).

В Кольском заливе была отмечена устойчивая и повсеместная деградация донного населения, возникшая предположительно в результате нефтяного загрязнения (Голиков, Аверинцев, 1973, 1977; Антипова, 1984; Фролова, 1991), которое в 90-х годах в результате промышленного спада уменьшилось, и биота постепенно стала восстанавливаться (Фролова и др., 1997).

В губе Черная (южная оконечность Новой Земли), где в 50—60-х годах проводились открытые испытания ядерного оружия, в 1992 г. не было отмечено существенных отличий в структуре фауны и биоразнообразии зообентоса на уровне крупных таксонов (Матишов, Денисенко, 1996) по срав-

нению с 30-ми годами (Гурьянова, Ушаков, 1928). В то же время здесь были обнаружены нарушения в структуре сообществ микробентоса, которые проявились в появлении уродливых форм одноклеточных животных — инфузорий (Pogrebov et al., 1997).

Кроме загрязнения локальное воздействие на зообентос оказывают нарушения естественного водообмена, переотложения донных осадков и дампинг. Так, в губе Дальне-Зеленецкая отмечены изменения в населении илисто-песчаной литорали в результате антропогенно индуцированного переотложения терригенных осадков (Жуков, 1988). В зарегулированной губе Кислая в 80-х годах наблюдались как негативные, так и позитивные тенденции в развитии населения илисто-песчаной литорали в результате управляемых изменений водообмена с открытым морем (Семенов, 1991б). Прогнозные и мониторинговые оценки последствий буровых и дноуглубительных работ в местах планируемой газонефтедобычи при отсутствии вторичного загрязнения позволяют квалифицировать эти воздействия на зообентос как локальные и непродолжительные (Денисенко, 1997а; Денисенко, Семенов, 1997; Матишов и др., 1997, 1998а).

В то же время изучение особенностей промысла донных рыб показало, что негативное воздействие тралений на донные сообщества в Баренцевом море является весьма существенным и приводит к значительному изъятию непромысловых беспозвоночных, сопоставимому с объемами вылова рыбы или превышающему таковой (Денисенко Н., Денисенко С., 1991; Denisenko, 2001). Огромный ущерб донным сообществам наносится также в результате неудовлетворительного регулирования промысла исландского гребешка в Баренцевом море (Денисенко, 1989; Золотарев, 1997а, 1997б).

Зарубежные исследования флуктуаций зообентоса, кроме упомянутых выше, выполнялись исключительно за пределами Баренцева моря, но и они, как правило, свидетельствуют о превалировании антропогенно индуцируемых факторов над естественными (Kroncke, 1995).

В главах настоящей монографии, посвященных детальному исследованию отдельных районов Баренцева моря, приводятся дополнительные исторические сведения по соответствующим акваториям.

Глава 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Информационная база исследований

При анализе изменений в функциональных характеристиках зообентоса, как правило, пользуются результатами обработки количественных проб. Однако в фаунистических и биогеографических исследованиях использование этих материалов часто бывает затруднительным, поскольку архивные списки существенно короче современных по причине несовершенства конструкций старых дночерпателей, более высокой квалификации современных таксономистов и поступательного развития систематики. В связи с этим сопоставимость качественных списков, несмотря на их неполноту, часто оказывается более высокой, поскольку в них фигурируют в основном крупные массовые формы, хорошо облавливаемые простыми орудиями лова. Кроме того, за счет большей облавливаемой площади вероятность попадания в них редких животных гораздо больше, а именно на них следует обращать внимание при поиске индикаторов потепления или похолодания (Зенкевич, 1963).

В целом не все материалы бентосных сборов, выполненных когда-либо в Баренцевом море, сохранены в виде коллекций. Еще меньшая их доля полностью и квалифицированно обработана таксономистами и зарегистрирована в соответствующих каталогах. Сравнительно репрезентативные списки видов, пригодные для качественного и количественного анализа многолетних изменений фаунистического и биогеографического состава зообентоса, имеются лишь для части станций. Гораздо больше существует списков предварительных определений (в экспедиционных условиях) массовых форм, которые наряду с частыми ошибками содержат весьма приблизительную информацию о количественном составе фауны.

В качестве примера можно рассмотреть структуру имеющихся архивных материалов по Баренцеву морю для довоенного периода (1921—1940 гг.). Автору удалось отыскать регистрационные записи по 2700 станциям, на которых отечественными экспедициями применялись донные орудия лова (рис. 1). Большая часть этих станций (около 83 %) была вы-

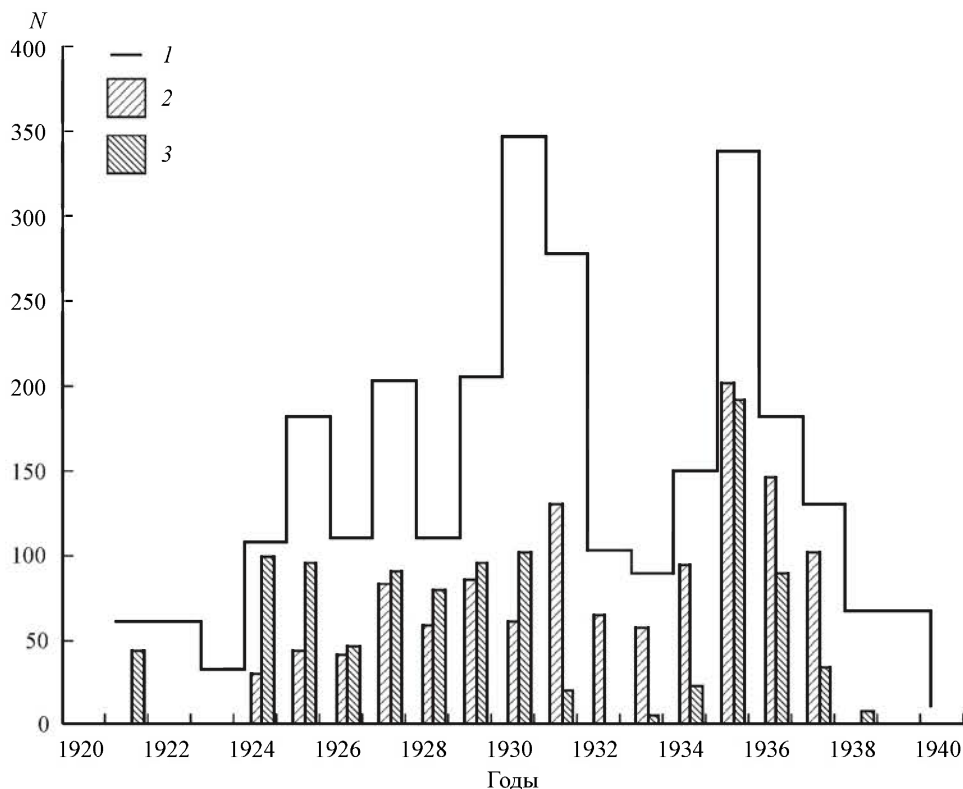


Рис. 1. Количество гидробиологических станций (N), выполненных в Баренцевом море в 1921—1940 гг.

1 — общее количество станций; 2 и 3 — в том числе с выполнением дночерпательных (2) и траловых (дражных) (3) работ по сбору зообентоса.

полнена на судне «Персей» Плавающим морским научным институтом (с 1928 г. — Морской научный институт, с 1929 г., после слияния с Мурманской биологической станцией Ленинградского общества естествоиспытателей, — Мурманское отделение Государственного океанографического института, с 1933 г., после объединения с Мурманской сельдяной экспедицией, — Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии).

В изучении зообентоса в названный период исследований отчетливо прослеживаются наращивание объемов работ вплоть до начала 30-х годов, затем спад и вновь быстрое возвращение в 1935 г. к уровню 1930 г. с последующим спадом и фактическим прекращением работ к 1938—1939 гг. Спад в начале 30-х годов был связан, по-видимому, с преобразованием Мурманского отделения ГОИН и Мурманской сельдяной экспедиции в ПИНРО. Прекращение работ в 1938—1939 гг. могло быть вызвано как всеобщими репрессиями властей по отношению к интеллигенции, так и военными действиями на западных границах СССР.

На карте плотности станций хорошо видно, что наименее изучены были северная и северо-восточная части моря (рис. 2). Последнее, очевид-

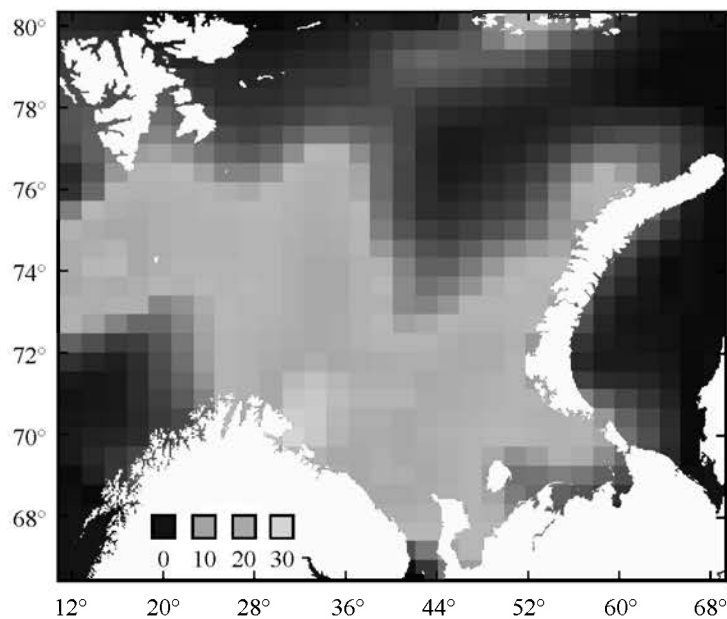


Рис. 2. Плотность гидробиологических станций в 1921—1940 гг.

В легенде указано количество точек, или станций, в ячейках $0.5^\circ \times 2.0^\circ$. Здесь и далее на всех картосхемах: по оси абсцисс — восточная долгота, град; по оси ординат — северная широта, град.

но, обуславливалось малой хозяйственной значимостью этих районов, а не тем, что они большую часть года закрыты льдами.

Качественные, количественные или оба типа фаунистических описаний донного населения имеются для 69 % выполненных станций. Преобладающая часть их охватывает основные районы рыбного промысла и расположена вдоль разрезов, направленных от Кольского залива на юго-восток, северо-восток, север, северо-запад и запад (рис. 3).

Количественные описания, которых не намного больше, чем качественных, выполнены преимущественно для наиболее важных рыбопромысловых районов, локализованных вдоль западного, северо-западного, северо-восточного и юго-восточного разрезов (рис. 4). Качественные описания даны в основном для широкой полосы районов вдоль северного разреза (рис. 5). Таким образом, в планировании и осуществлении отечественных бентосных исследований в довоенный период отчетливо прослеживается рыбопромысловая целесообразность. Именно в эти годы, как было уже отмечено, началось интенсивное изучение питания и кормовой базы бентосоядных рыб.

Материалы, полученные в другие периоды исследований, аналогично рассмотренным выше, также не равнозначны по качеству. Наибольшие различия в методах сбора и обработки зообентоса характерны для 80—90-х годов, что во многом затрудняет сопоставление полученных результатов с более ранними. Для решения этой проблемы необходимо проведение стандартизации архивных данных, заключающейся в оценке их статистической валидности и совместимости.

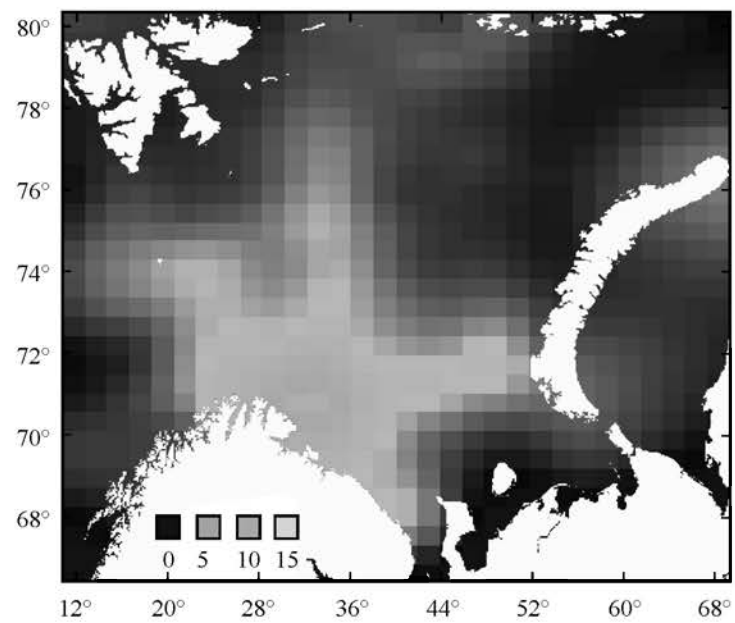


Рис. 3. Плотность бентосных станций в 1921—1940 гг.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

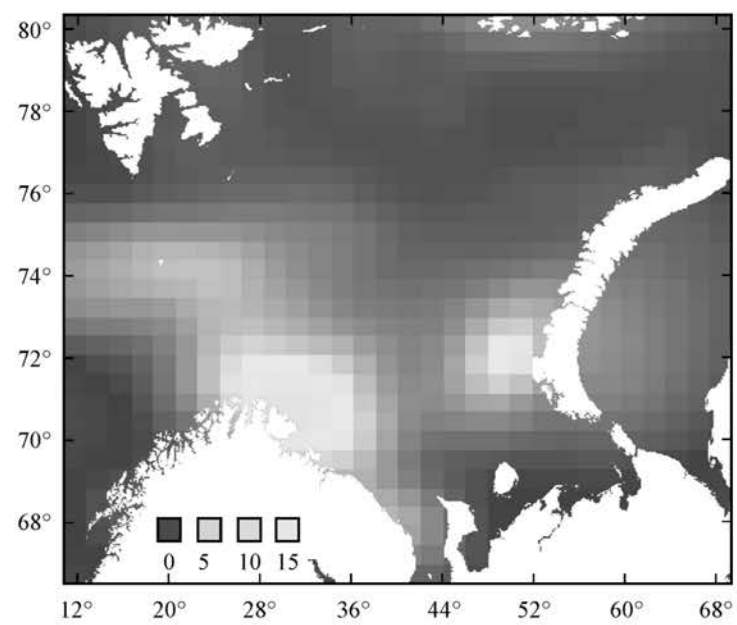


Рис. 4. Плотность дночерпательных станций в 1921—1940 гг.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

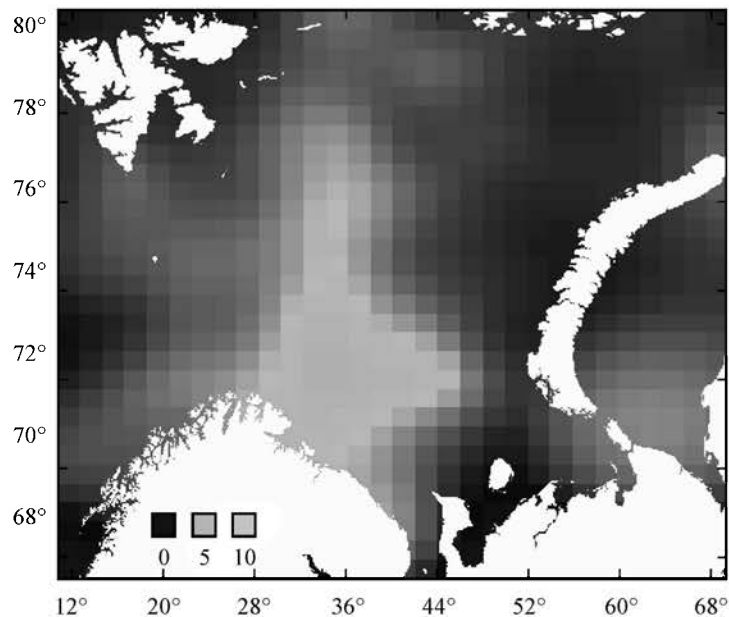


Рис. 5. Плотность траловых и дражных станций в 1921—1940 гг.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

Кроме того, вполне реальна опасность ложных заключений в результате методических погрешностей в определении местоположения судна, а также в отборе, промывке, сортировке и хранении бентосных проб.

Действительно, неточное определение местоположения судов вдали от берегов (в основном по счислению), практиковавшееся почти до середины 80-х годов, может быть причиной некоторых расхождений в локализации сообществ согласно материалам разных лет (Denisenko, 2000). По мнению специалистов, ошибки в определении местонахождения судна без контроля по секстанту, системе спутниковой навигации или системе радиомаяков в течение 2—3 дней могли достигать 20—30 миль. В. А. Васнецов (1974) указывает, что в экспедициях на судне «Персей» в 20—30-х годах ошибки в счислениях за несколько дней могли составлять даже 70 миль! Поэтому смещение локализации тех или иных сообществ по материалам разных лет наблюдений на указанное расстояние может быть следствием навигационных погрешностей.

Таким образом, при анализе возможных изменений в донной фауне Баренцева моря вследствие климатических или других естественных причин по материалам различных периодов наблюдений следует особое внимание обращать на качество исходного материала и состояние окружающей среды, поскольку от них непосредственно зависит объективность тех или иных сопоставлений.

В основу настоящей работы положены материалы таксономических определений, а также оценки плотности поселений и биомассы в пробах зообентоса, собранных в различные периоды прошлого и в начале текущего столетия отечественными экспедициями (рис. 6 и 7).

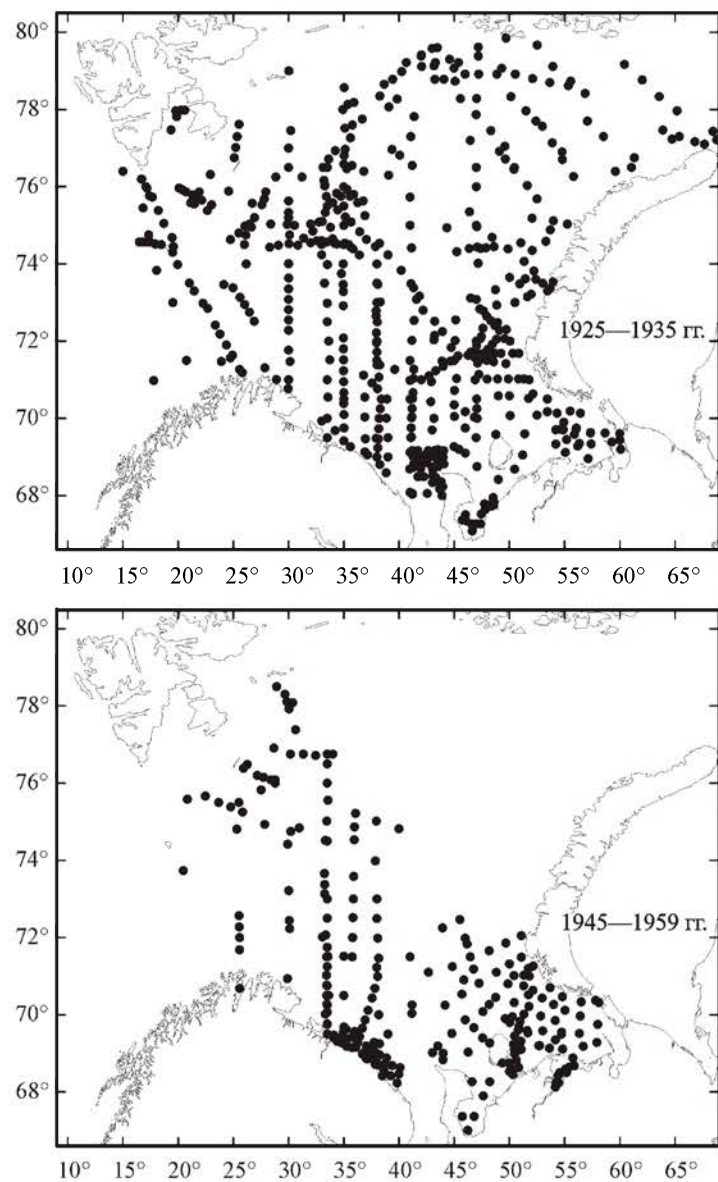


Рис. 6. Расположение в Баренцевом море количественных бентосных станций в разные периоды исследований.

Материалы бентосных сборов 1924—1932 и 1945—1959 гг. характеризуют распределение зообентоса в основном в период повышения температуры воды в Баренцевом море, а в 1968—1970 гг. — в завершающую фазу ее значительного понижения. Более поздние сборы (начиная с 1979 г.) характеризуют период преимущественного повышения температуры воды, которое сейчас принято рассматривать как следствие глобального потепления.

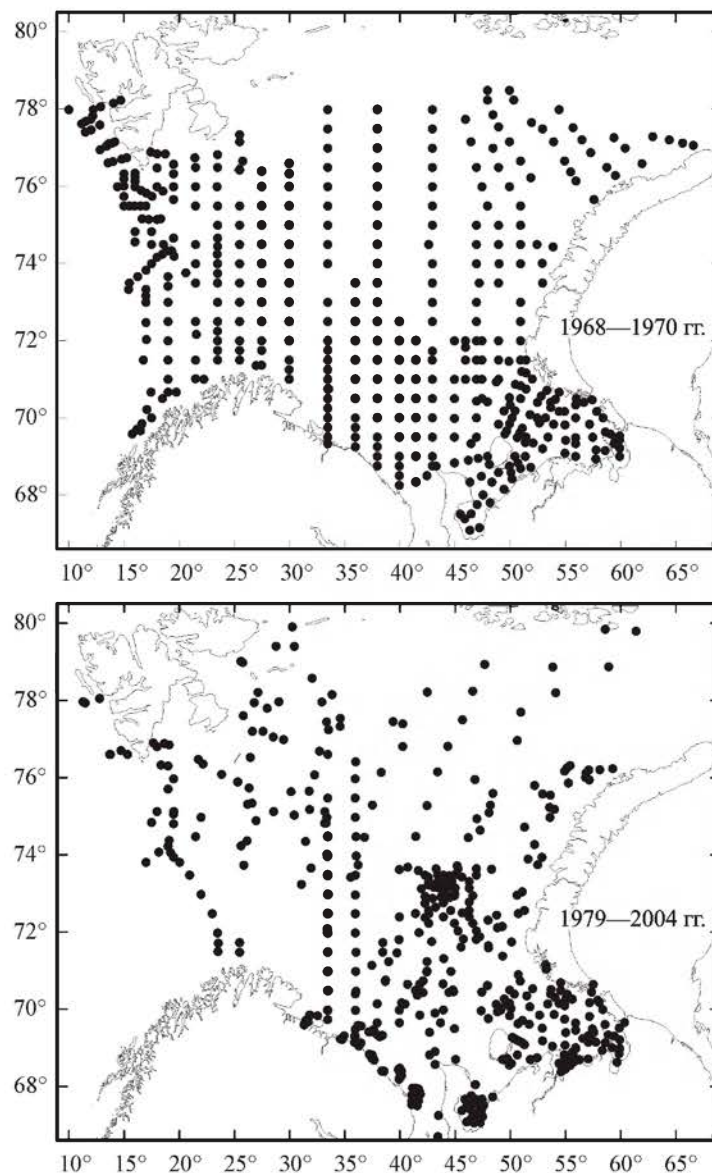


Рис. 7. Расположение количественных бентосных станций в Баренцевом море в разные периоды исследований; для последнего периода показаны только станции, выполненные при участии автора.

Помимо обширных архивных материалов автор в настоящей работе использовал материалы собственных сборов и таксономических определений. В течение 1979—2004 гг. в Баренцевом море при непосредственном участии автора были осуществлены количественные сборы зообентоса более чем на 800 станциях (рис. 7) и качественные — более чем на 600 станциях. Автором персонально выполнена таксономическая идентификация двусторчатых моллюсков из сборов 1979—2003 гг. (более 1700 дночерпа-

тельных и дражных проб), дешифровано более 1500 подводных фотографий участков дна площадью около 1 м² каждый.

Глубины на станциях сбора зообентоса в разные периоды исследований варьировали от 9 до 350 м. Количественные пробы до 1993 г. отбирались дночерпателем Петерсена (0.1—0.2 м²) или его отечественной модификацией — «Океан-50» (0.25 м²), а позже — преимущественно дночерпателем ван Вина (0.1 м²) в 2—10-кратной повторности в зависимости от площади захвата орудия лова. Благодаря своим конструктивным особенностям последний дночерпатель (van Veen, 1933) имеет почти такую же глубину проникновения в грунт, как и гораздо более тяжелый дночерпатель «Океан-50» (Лисицын, Удинцев, 1955). Качество сбора фаунистического материала (количество видов, общая биомасса и численность на равной площади) у обоих устройств примерно одинаковое (Denisenko et al., 2005).

Пробы осадка с животными промывались через стальную или капроновую сетку с размером стороны ячейки 0.75—1.00 мм. Во всех случаях окончательная фиксация материала осуществлялась 70%-ным этиловым спиртом. Первичная разборка и таксономическая идентификация зообентоса, подсчет численности и определение биомассы таксонов выполнялись в стационарных лабораторных условиях.

Наряду с дночерпательными пробами на многих станциях были выполнены дополнительные сборы с применением драг или бентосных тралов. Как правило, драгирование выполнялось с целью проверки надежности работы дночерпателей в местах с тяжелыми грунтами (на плотных песках и каменистых россыпях) и с целью уточнения видового состава донной фауны в целом.

Из всего массива доступных данных для анализа отобраны лишь те, которые могут достаточно полно характеризовать многолетние изменения зообентоса в центральной части Баренцева моря, в Печорском море и вдоль разреза «Кольский меридиан» (табл. 1). При этом в первую очередь учитывалось качество материала, для чего оценивались адекватность орудий лова и удовлетворительность их работы, а также адекватность методов промывки, сортировки и таксономической обработки проб.

Было принято во внимание, что при работе как с коробчатыми или цилиндрическими дночерпателями, так и с дночерпателем ван Вина различия в оценках биомассы в одной и той же точке опробования могут достигать 10—15 % (Jensen, 1987), т. е. в случае использования последнего устройства, которое при одинаковой площади захвата проникает в грунт на меньшую глубину, этот разброс существенно больше. Кроме того, учтено, что дночерпатель «Океан» на плотных прибрежных песках может многократно занижать биомассу закапывающихся двусторчатых моллюсков (Нейман, 1988). Система внутренних блоков и тросовых тяг, а также заметно отклоняющаяся от вертикали наружная поверхность врезающихся в грунт створок снижают эффективность «Океана» на плотных песках даже по сравнению с дночерпателем ван Вина.

В настоящем исследовании рассматривается материал, собранный без использования коробчатых и цилиндрических пробоотборников. Учитывая, что области дна, покрытые осадками с долей песка, превышающей 75 %,

Таблица 1

Перечень количественных сборов и соответствующих коллекционных и архивных материалов, привлеченных к анализу при проведении настоящего исследования

Период исследований, годы	Организация* экспедиций	Судно	Количество станций
1924—1935	ПЛАВМОРНИН	«Персей»	475
1958—1959	МБС, ММБИ	«Профессор Дерюгин»	125
1947	ПИНРО	«Саратов»	25
1968—1970	То же	«Водник»	65
1968—1970	» »	«Николай Маслов»	352
1978	ММБИ	«Дальние Зеленцы»	10***
1980	То же	«Торос»	200***
1984	» »	«Помор»	200***
1984	» »	«Дальние Зеленцы»	12**
1987	ПИНРО	«Онего»	715***
1988	МАГЭ	«Карачаевск»	110***
1989	ММБИ	«Помор»	15**
1991	МАГЭ	«Академик Александр Карпинский»	20***
1992	ММБИ, APN	«Дальние Зеленцы»	58***
1992	МАГЭ, FIMR	«Профессор Куренцов»	22**
1993	ММБИ, FIMR	«Дальние Зеленцы»	38***
1995	ЗИН	«Профессор Владимир Кузнецов»	6**
1995	ММБИ, FIMR	«Геофизик»	25***
1995	ММБИ	«Ясногорск»	12**
1997	То же	«Дальние Зеленцы»	11***
2003	ВНИИОГ, ЗИН, APN	«Иван Петров»	47***
2003—2004	APN	«Ян-Майен»	12**

Примечание. * ПЛАВМОРНИН — Плавучий морской научно-исследовательский институт; МБС — Мурманская биологическая станция; МАГЭ — Мурманская арктическая геологоразведочная экспедиция; ММБИ — Мурманский морской биологический институт; ПИНРО — Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича; ЗИН — Зоологический институт РАН; ВНИИОГ (ВНИИОкеангеология) — Всероссийский научно-исследовательский институт геологии и минеральных ресурсов Мирового океана; APN — Akvaplan-niva AS (Норвегия); FIMR — Финский институт морских исследований.

** При участии автора в обработке собранного материала.

*** Сбор и обработка материала осуществлялись при непосредственном участии и под руководством автора.

составляют только 8 % от общей площади водоема (см. разд. 3.1, рис. 11), следует полагать, что недооценка общей биомассы вероятна только в отдельных районах моря, где могут жить крупные, закапывающиеся в песок животные. Такую погрешность можно рассматривать как систематическую и не способную существенно повлиять на результаты анализа многолетних изменений количественного развития зообентоса на региональных и более крупных географических уровнях.

Вместе с тем достаточно обширные материалы (принадлежащие преимущественно геологическим организациям и гидрометеорологическим службам) по количественному учету донной фауны Баренцева моря не рас-

смаатриваются в настоящей работе, поскольку были получены для отдельных локальных районов и значительно отстоящих друг от друга временных интервалов либо собраны и обработаны методами, значительно отличающимися от стандартных (редкая сетка станций, одна дночерпательная проба на станции, промывка через сетку со стороны ячейки 3—5 мм и т. п.).

Трофические характеристики животных взяты из литературы (Hunt, 1925; Enequist, 1949; Зацепин, Риттих, 1975; Fauchald, Jumars, 1979; Josefson, 1985; Lopez, Levinton, 1987; Dunton et al., 1989; Claret et al., 1999; De Broyer et al., 1999; Pearson, 2001, и др.), при этом наряду с источником пищи учитывалась и подвижность организмов.

Биогеографические характеристики также заимствованы из публикаций (Anisimova, 1989; Fedyakov, Naumov, 1989; Golikov, 1989; Gontar, Denisenko, 1989; Petryashov, 1989; Stepanjants, 1989; Vassilenko, 1989; Hobson, Welch, 1992; Miller et al., 1992; Денисенко, Галкин, 1996; Фролова, 1996, 2003а, 2003б; List of species..., 2001; Список видов..., 2004; Gagaev et al., 2006, и др.). При этом для картографических построений все разнообразие арктических, бореальных и бореально-арктических ареалов было сведено к этим трем названным типам.

Материалы по гранулометрическому составу донных осадков и содержанию в них органического углерода были любезно предоставлены автору сотрудниками ВНИИОкеангеология, и охватывают более 610 станций, выполненных в Баренцевом море на судах «Академик Александр Карпинский», «Геолог Ферсман», «Профессор Логачев» и «Иван Петров» в 1991—2003 гг.

Информация ВНИИОкеангеология по содержанию в осадках органического углерода дополнена опубликованными данными (Горшкова, 1931, 1957, 1975; Кленова, 1938; Гуревич, 1976; Loring et al., 1995).

Данные по содержанию в донных осадках фитопигментов были получены сотрудниками NIVA (Норвегия, Тромсе) и любезно предоставлены автору как участнику совместного исследовательского проекта. Кроме того, использовались опубликованные отечественные данные (Кленова, Ястребова, 1938; Ястребова, 1938), собственно и послужившие основой для одной из гипотез, разрабатываемой в настоящем исследовании.

Многолетние данные по температуре, солености и насыщенности вод кислородом взяты из ряда публикаций и из других информационных источников (Терещенко и др., 1985; Терещенко, 1997; Матишов и др., 1998б; Состояние биологических сырьевых ресурсов..., 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006; Ледовые карты, 2003).

Данные по многолетней изменчивости стока р. Печора также заимствованы из литературных источников (Государственный водный кадастр..., 1985, 1988; R-ArcticNet..., 2001; Global Runoff..., 2004).

Использованные в работе материалы по климату Северного полушария представлены многолетними рядами по изменениям ежегодных индексов Североатлантической осцилляции (*NAO*), Арктической осцилляции (*AO*), Атлантической мультидекадной осцилляции (*AMO*) и по изменениям уровня атмосферных осадков в Печорском море. Последние данные взяты из интерполяционных таблиц с шагом 0.5° ввиду отсутствия инструменталь-

ных наблюдений такой дискретности для открытого моря. Вся климатическая информация была заимствована из общедоступных Интернет-источников.¹

2.2. Основные вычислительные и графические методы

В настоящей работе к анализу были привлечены многократно верифицированные автором материалы по общей биомассе и численности зообентоса, общей биомассе и численности основных таксономических и трофических групп, биомассе и численности составляющих их видов (таксонов). Все данные пересчитаны для площади в 1 м². Единичные представители мегабентоса, изредка попадавшие в дночерпательных пробах, рассматривались как возможная причина появления «выскакивающих» (Magurran, 1991) значений биомассы. Как правило, такие крупные животные исключались из величин общей биомассы и численности для количественных проб.

Число видов в количественных пробах взаимно сравнивалось и использовалось для картографических построений только при условии сбора материала однотипными орудиями лова с одинаковой площадью захвата грунта.

Вместе с данными по абиотическим условиям среды вся исходная информация была организована в виде единой базы данных в среде ACCESS Microsoft Office 2003, содержащей в общей сложности 46 723 строчных записи и управляемой запросами по трем взаимосвязанным электронным таблицам: «станции», «таксоны», «численность и биомасса».

С целью характеристики того или иного сообщества находилась средняя биомасса составляющих его таксонов в их поселениях, т. е. для тех станций или проб сообщества, на которых конкретный таксон был зарегистрирован. Можно было бы вычислять среднюю биомассу по всем станциям, занимаемым сообществом, для видов со встречаемостью, превышающей 50—70 %, полагая, что на станциях (или участках — для проб), где их присутствие не отмечено, все-таки проживает некоторое количество особей, не попавших по тем или иным причинам в орудия лова. Однако в отношении животных, встреченных менее чем на 10—20 % станций (или проб), такие вычисления явно абсурдны и равносильны вычислению «урожайности кукурузы по всему району», включающему, к примеру, болота, перемежающиеся с полями злака. В этом случае для тех видов, которые не входят в состав доминирующих форм, величина биомассы оказывается ничтожно малой. Вместе с тем приводимая частота встречаемости таксонов по станциям (или пробам) в сообществе оставляет возможность при желании рассчитать и эту величину.

Термин «сообщество» в настоящей публикации употребляется лишь для общего обозначения совокупности совместно живущих бентосных организмов, в большинстве своем не связанных какими-либо облигатными взаимоотношениями (аргументация такого подхода изложена автором в разд. 5.4).

¹ <http://www.cru.uea.ac.uk/cru/data/nao.htm>

Пересчет влажной фиксированной массы зообентоса в органический углерод осуществлялся на основе конверсионных коэффициентов для 45 таксономических групп в ранге от семейства до класса. Коэффициенты были заимствованы из литературных источников или рассчитаны по опубликованным результатам инструментальных определений для нескольких сотен видов животных (Brawn et al., 1968; Tyler, 1973; Rumohr et al., 1987; Wacasey, Atkinson, 1987; Dauvin, Joncourt, 1989; Голиков и др., 1990; Brey, 1999).

Все элементарные статистические расчеты и соответствующая графика выполнены в среде Excel Microsoft Office 2003, 2007 с помощью встроенных функций и авторских макросов, преимущественно для двухмерных таблиц форматом 1000 строк × 1500 столбцов. Все виды корреляционных и регрессионных анализов осуществлялись с помощью лицензионной статистической программы Systat 9.0. Если при построении простых нелинейных графиков использовалось сглаживание, то применялся только «сплайн-метод» (Электронный учебник..., 2001).

Проблема ненормального статистического распределения данных решалась двумя способами. В тех случаях, когда была полная уверенность, что объем выборки достаточно велик, смело использовались тесты, основанные на предположении о нормальности распределения. «Такая возможность основана на чрезвычайно важном принципе, позволяющем понять популярность тестов, основанных на нормальности, а именно: при возрастании объема выборки форма выборочного распределения (т. е. распределение выборочной статистики критерия, этот термин был впервые использован в работе Фишера; см.: Fisher, 1928) приближается к нормальной, даже если распределение исследуемых переменных не является нормальным» (Электронный учебник..., 2001). По мере увеличения размера выборки, причем даже в случае явно выраженного отклонения от нормальности (заметно асимметричным), распределение выборочного среднего приближается к нормальному. «При размере выборки $n = 30$ выборочное распределение „почти“ нормально. Этот принцип называется центральной предельной теоремой (впервые этот термин, по-немецки „Zentraler Grenzwertsatz“, был использован в работе Поли; см.: Pólya, 1920). Главное здесь состоит в том, что когда выборки становятся большими, то выборочные средние подчиняются нормальному закону, даже если исходная переменная не является нормальной или измерена с погрешностью» (Электронный учебник..., 2001).

При построении линий регрессий для переменных с ненормальными распределениями асимметричность устранялась простым логарифмированием или потенцированием. При сравнении распределений с нелинейной шкалой измерений кроме среднего арифметического использовалось и геометрическое среднее — статистика, вычисляемая по формуле (Лакин, 1973; Глотов и др., 1982)

$$\bar{x} = \sqrt[n]{x_1 \cdot x_2 \cdot \dots \cdot x_n}$$

Кроме того, наряду с параметрическими использовались и альтернативные «непараметрические» критерии, которые имеют меньшую мощность при меньшей гибкости (Электронный учебник..., 2001). Применя-

лись они только для выборок с $n < 30$, имеющих явно выраженное отклонение распределения от нормального.¹

Оценка продукции. Среднемноголетние величины годовой первичной продукции для конкретных точек в Баренцевом море были рассчитаны О. В. Титовым (1994, 1995а, 1995б) по стехиометрической модели трансформации питательных веществ в живое органическое вещество с использованием оригинальной схемы, учитывающей пространственные и временные масштабы ассимиляции и рециклинга биогенов, а также их транспорт постоянными течениями. В более поздней работе (Денисенко, Титов, 2003) продукционные расчеты были усложнены учетом положения ледовой кромки. Вероятность начала вегетационного периода в каждом узле регулярной сетки отождествлялась с вероятностью освобождения соответствующего участка акватории моря от ледового покрова. Данные о среднемноголетней вероятности распространения границы плавучих льдов на акватории Баренцева моря заимствованы из литературы (Сборник карт..., 1982; Гидрометеорология..., 1990). Такой учет ледовитости, по мнению О. В. Титова, улучшил оценку среднемноголетних величин первичной продукции в районах, находящихся под ледовым покровом часть вегетационного периода.

В целом для расчетов величин первичной продукции были использованы данные около 15 000 вертикальных профилей содержания фосфатов и температуры, полученных в 1957—1998 гг. в более чем 300 экспедициях ПИНРО. В течение указанного временного интервала имели место как теплые, так и холодные годы (Терещенко, 1997). При этом большинство представителей зообентоса в арктических морях имеет достаточно большую продолжительность жизни (до 10 лет и более), и если они реагируют на температурные изменения понижением или повышением биомассы, то только с запаздыванием. Поэтому использование рассчитанных среднемноголетних величин годовой первичной продукции в анализе пространственного распределения биомассы донного населения в разные климатические периоды представляется нам вполне корректным. В то же время возможность использования в качестве статистической основы столь большого массива данных по всей водной толще можно считать существенным преимуществом по сравнению с другими методами оценки среднемноголетних величин первичной продукции.

¹ «Многие утверждения... элементарных понятий статистики можно доказать математически, но некоторые из них не имеют теоретического обоснования и могут быть продемонстрированы только эмпирически, с помощью так называемых экспериментов Монте-Карло. В этих экспериментах большое число выборок генерируется на компьютере, а результаты, полученные из этих выборок, анализируются с помощью различных тестов. Этим способом можно эмпирически оценить тип и величину ошибок или смещений, которые получаются, когда нарушаются определенные теоретические предположения используемых тестов. Исследования с помощью методов Монте-Карло интенсивно использовались, для того чтобы оценить, насколько тесты, основанные на предположении нормальности, чувствительны к различным нарушениям предположений нормальности. Общий вывод этих исследований состоит в том, что последствия нарушения предположения нормальности гораздо менее фатальны, чем первоначально предполагалось» (Электронный учебник..., 2001).

Модель расчета первичной продукции предварительно была успешно верифицирована (Титов, 1995б) для конкретных районов и дат по результатам натурных определений продукции (Хромов, 1981; Бобров, 1982; Савинов, Бобров, 1990, 1995), выполненных разными методами. Следует, однако, иметь в виду, что прямых методов определения первичной продукции не существует. Все они основаны на расчетных соотношениях между органическим веществом (углеродом) и потребляемыми или выделяемыми в процессе фотосинтеза субстанциями.

Вертикальный поток детрита, образуемый отмирающим и потребляемым фитопланктоном, был рассчитан автором по эмпирической модели, построенной на основе результатов регрессионного анализа данных о содержании органической взвеси в водах Баренцева, Карского, Норвежского и Гренландского морей на различных горизонтах (Романкевич и др., 1982; van Bodungen et al., 1990; Lochte, 1992; Legendre et al., 1993; Lochte et al., 1993; Wassmann, Slagstad, 1993; Лисицын и др., 1994; Незлин, Шушкина, 1996; Keck, Wassmann, 1996). При этом использовались среднееголетние величины годовой первичной продукции, рассчитанные О. В. Титовым (1994, 1995а, 1995б) по стехиометрической модели трансформации минерального фосфора в живое органическое вещество с использованием схемы, учитывающей регенерацию фосфора и его транспорт постоянными течениями, а также данные о положении ледовой кромки (Денисенко, Титов, 2003).

Было найдено (Денисенко, Титов, 2003), что уменьшение концентрации взвешенного в воде органического вещества в процессе его седиментации и биологической деградации может быть аппроксимировано следующим эмпирическим уравнением ($R = 0.77$ при минимально допустимом значении $R = 0.49$ для $n = 28$):

$$C_h = T_{\Delta t} \cdot 24.85 \cdot C_p \cdot (D_h - D_p + 21.90)^{-1.041},$$

где C_h — содержание взвешенного органического вещества (г С/м^3) в воде на горизонте h ; $T_{\Delta t}$ — температурная поправка для скоростей биологических процессов (Ивлева, 1981) как функция отклонения среднееголетней температуры водного столба в конкретной точке от соответствующего среднееголетнего значения в апреле—октябре для всего моря в целом ($+2.45^\circ\text{C}$); C_p — содержание взвешенного органического вещества в воде у верхней границы пикноклина (г С/м^3); D_h — глубина горизонта (м); D_p — глубина залегания сезонного пикноклина (м). Значение переменной D_p , связанной с глубиной моря (D_s) в конкретной точке (Голубев, Дженюк, 1990), вычислялось по формуле обратной экспоненты ($R = 0.96$ при минимально допустимом значении $R = 0.135$ для $n = 400$):

$$D_p = 65.17 \cdot [1 - \exp(-0.00807 \cdot D_s)].$$

При выводе обоих уравнений были использованы многолетние эмпирические данные по среднесезонной термогалинной структуре водных масс Баренцева моря в вегетационный период (Матишов и др., 1998б).

Конечная формула для расчета ежегодного потока детрита на дно (F_b , г С/м² в год) после подстановки второго уравнения в первое, замены C_p на $PPtot_{yr}$ и допущении, что слой фотосинтеза ограничивается пикноклином, имеет следующий вид:

$$F_b = T_{\Delta t} \cdot 24.85 \cdot PPtot_{yr} \cdot [D_s - 39.14 + 65.17 \cdot \exp(-0.00807 \cdot D_s)]^{-1.041},$$

где $PPtot_{yr}$ — первичная продукция планктона (г С/м² в год). В целом полученное выражение отображает обратно экспоненциальную зависимость концентрации взвешенного органического вещества от глубины, свойственную и другим районам Мирового океана (Романкевич и др., 1982), но входящие в это выражение константы, по-видимому, достаточно специфичны для Баренцева моря.

Продукция донных сообществ находилась суммированием продукции видовых популяций, оценку которой выполняли с помощью эмпирической мультирегрессионной модели Т. Брея (Brey, 1990, 2001) для вычисления соотношения P/B в популяциях морского зообентоса:

$$\begin{aligned} \log_{10}(P/B) = & 10.154 - 0.271 \cdot \log_{10}(W) - 2824.247 \cdot [1 : (T + 273)] - \\ & - 0.063 \cdot \log_{10}(D + 1) + 0.130(DL) + 0.076(DD) - 0.311(DT_M) - \\ & - 0.154(DT_C) - 0.266(DT_P) - 0.472(DT_E), \end{aligned}$$

где P/B — соотношение продукции и биомассы таксона в пробе (на станции); W — средняя индивидуальная масса таксона в пробе (на станции); T — среднегодовая температура (°C); D — глубина моря (м); DL — интервальная переменная (1 — подвижная эпифауна, 0 — другой образ жизни); DD — интервальная переменная (1 — хищники, 0 — другой тип питания); DT_M — интервальная переменная (1 — моллюски, 0 — другая группа); DT_C — интервальная переменная (1 — ракообразные, 0 — другая группа); DT_P — интервальная переменная (1 — полихеты, 0 — другая группа); DT_E — интервальная переменная (1 — иглокожие, 0 — другая группа).

Вышеприведенная модель была построена по данным о 899 популяциях донных беспозвоночных (Brey et al., 1996) и успешно верифицирована по результатам 547 определений продукции классическим методом когортно-возрастного анализа для 207 таксонов морского зообентоса из 170 местобитаний в Северном и Южном полушариях на глубинах от 0 до 930 м (Cusson, Bourget, 2005). Откорректированный коэффициент детерминации (R^2) для модели составляет 0.87.

Оценка биоразнообразия и экологического стресса зообентоса. Видовое разнообразие фауны на каждой станции оценивалось по индексу Шеннона (H' ; см.: Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1949), который основан на определении удельной доли каждого вида в общей численности всех организмов на станции:

$$H' = -k \sum_{i=1}^m p_i \cdot \log_2(p_i),$$

где H' — количество информации о системе; p_i — вероятность того, что система примет i -е состояние из m возможных; k — константа пропорциональности, зависящая от основания логарифма.¹ Значения индекса при этом рассматривались как среднее минимальное количество информации в битах (бинарных ответов типа «да» или «нет»), необходимое для таксономической идентификации одной особи или единицы биомассы из анализируемой коллекции или выборки (Денисенко, 2006б), структура которой описывается минимизированным, дихотомически упорядоченным бинарным массивом (например, определительной таблицей или соответствующим графом минимальной длины).

Степень экологического стресса, испытываемого зообентосом (Boesch, Rosenberg, 1981; Warwick, 1986; Magurran, 1991; Hummel et al., 1997), оценивалось с помощью показателя D_E , основанного на сопоставлении разнообразия видов по численности и биомассе (Denisenko, 2004b; Денисенко, 2005б, 2006б) с использованием информационной меры Шеннона (Shannon, 1948):

$$D_E = [H'(SpB) - H'(SpA)] : \log(N),$$

где $H'(SpB)$ — информационное разнообразие видов по биомассе; $H'(SpA)$ — информационное разнообразие видов по количеству особей; N — количество видов в выборке. Показатель варьирует от -1 (полное отсутствие стресса) до $+1$ (наличие сильного стресса). Вывод показателя и обоснование правомерности его применения были изложены ранее (Денисенко, 2006б).

Оценка влияния условий окружающей среды на зообентос. Влияние факторов среды на распределение и количественное развитие зообентоса изучалось с помощью мультирегрессионных моделей (Электронный учебник..., 2001). При этом методом пошагового восхождения рассчитывались два типа уравнений: со свободной константой и без нее. Для устранения возможной взаимной скоррелированности независимых переменных использовался алгоритм «ridge-regression» (гребневой мультирегрессии). Результаты вычислений оценивались по коэффициенту множественной детерминации (R^2), по величине (B) и достоверности (p) рассчитанных констант для независимых переменных. Сила влияния факторов характеризовалась значением β (стандартизированной величиной коэффициента B). Все заключения о валидности независимых переменных проверялись сопоставлением частных и парных корреляций зависимой переменной с независимыми. Частная корреляция между двумя переменными вычислялась после устранения влияния всех других переменных. В случае больших различий в значениях частой и парной корреляций независимая переменная выбраковывалась. Иногда для этих же целей использовался показатель толерантности переменной ($T = 1 - \text{«избыточность»}$), при этом под «избыточностью» понимался квадрат множественной корреляции независимой

¹ Аналогичная конструкция, деленная на логарифм числа гранулометрических фракций, использовалась для оценки информационного показателя несортированности донных осадков.

переменной с другими независимыми переменными в уравнении множественной регрессии.

Валидность результирующего уравнения множественной регрессии проверялась построением простой регрессии исходных и предсказанных значений с вычислением соответствующего коэффициента детерминации. Визуально также анализировался статистический характер распределения остатков, который в случае корректности вычислений должен приближаться к нормальному.

Для оценки зависимости распределения крупных и мелких таксонов и трофических группировок как дискретных качественных переменных использовался алгоритм Classification Tree (Электронный учебник..., 2001). Отобранные для анализа параметры окружающей среды включали средне-многолетние значения температуры воды в придонном слое и в водном столбе, соленость в придонных и поверхностных слоях воды, содержание кислорода в придонных слоях воды, содержание органического углерода в донных осадках, характер осадков и глубину на станциях. Суть метода заключается в дихотомическом дроблении анализируемой совокупности объектов на однородные в требуемой степени группы и очень близка по вычислительной процедуре к кластическим классификациям.

Все вычисления и графические построения выполнялись в офисном приложении Microsoft Excel 2010, Statistica 6 (Электронный..., 2001) и прикладном статистическом пакете PAST (Hummer, 2012).

Построение электронных карт и геостатистические расчеты.

Основная часть данных, использованных в настоящей работе, характеризует зообентос и абиотические параметры среды в пространственно разобщенных точках, а поэтому их прямое статистическое сравнение невозможно. Для устранения этой проблемы все данные были вынесены на плоскость географических координат геостатистическими методами (Isaaks, Srivastava, 1989; Cressie, 1991) с помощью ГИС-технологий (Surfer 7, 1999), позволяющими на основе массивов «хуз», нерегулярных в плоскости географических координат, получать регулярные. В результате на основе числовой информации для конкретных точек моря с использованием стандартного точечного интерполятора Крайгинга (Матерон, 1968) в составе лицензионного пакета картографических компьютерных программ Golden Software (Grapher 6, MapViewer 7, Surfer 8) были построены карты распределения биомассы зообентоса, годовых величин первичной продукции, вертикального потока детрита и параметров среды. При этом в качестве картографической основы использована электронная карта Баренцева моря цилиндрической проекции масштаба 1 : 1 000 000, заимствованная из электронных атласов (Terrain Base, 1995; GEBCO 97, 1997). Градации изолиний на полученных картах, представляющие собой проекции на плоскость границ горизонтальных срезов трехмерного тела, выбирались преимущественно методом «натуральных разрывов» Дженкса (MapViewer 7), позволяющим находить естественные границы в количественных значениях картируемых параметров.

На всех приведенных в настоящей работе картах географические координаты (восточная долгота и северная широта) даны в градусах и десятичных долях градусов. Значения долготы указаны на нижней горизонтальной оси, значения широты — на левой вертикальной оси.

Карты распределения количественных характеристик зообентоса и параметров среды строились по интерполяционной решетке 140×120 узлов. Радиус поискового эллипса для интерполятора Крайгинга превышал в 1.5—2.0 раза среднее расстояние между исходными точками. Соотношение большого и малого радиусов (A) составляло в среднем 3.49 и вычислялось для конкретной области построения по величине географической широты (N) с помощью формулы

$$A = 1 : \cos (N).$$

Для оценки степени и особенностей пространственной скоррелированности эмпирических данных в соседних точках и для последующего построения наиболее близкой к реальности интерполяционной поверхности предварительно строились вариограммы, графически и аналитически отображающие пространственную скоррелированность значений. В большинстве конкретных случаев при интерполяции использовались именно построенные вариограммы и лишь иногда — сферические вариограммы из опций пакета Golden Software, которые, как выяснилось (Maunou, 1998; Coyle et al., 2007), наиболее универсальны для гидробиологических данных.

Качество интерполяции проверялось вычислением средней разности между исходными данными и результатами интерполяции в географических точках, соответствующих исходным данным. Разность считалась удовлетворительной, если не превышала в среднем 1 %.

Средняя биомасса вычислялась как среднее для значений, полученных в интерполяционных узлах после применения интерполятора и построения карт изолиний. По этим же значениям вычислялось стандартное отклонение ($StDev$), которое использовалось для нахождения стандартной ошибки выборочной средней ($StErr$) по формуле

$$StErr = StDev : \sqrt{n},$$

где n — исходное количество значимых точек с биомассой больше 0.00001 г/м².

Значимость разницы выборочных средних для уровня вероятности нулевой гипотезы 0.05 оценивалась по формуле

$$t = (\bar{B}_1 - \bar{B}_2) : \sqrt{StErr_1^2 + StErr_2^2}.$$

Нулевая гипотеза отвергалась при $t \geq 1.96$.

Для оценки суммарной биомассы всего зообентоса, отдельных таксонов, видов или трофических групп вычислялся объем, заключенный между плоскостью географических координат и трехмерной поверхностью, построенной интерполятором (Surfer 7, 1999).

Сопоставление полученных карт помимо визуального метода выполнялось также несколькими геостатистическими приемами. Для одновременного анализа нескольких карт использовалась кластеризация с последую-

шей визуализацией результатов в виде дендрограмм и *MDS*-диаграмм (Электронный учебник..., 2001). В качестве мер сходства использовалось Евклидово расстояние, а характеристиками сравниваемых объектов являлись значения количественных характеристик зообентоса в узлах интерполяционных решеток.

Привязка интерполяционных значений к единой для всех карт интерполяционной решетке позволяет выполнять с картами арифметические и алгебраические манипуляции, что широко использовалось в настоящей работе. Кроме того, при парном сравнении карт применялся метод парной корреляции для количественных характеристик зообентоса в узлах интерполяционных решеток, а для анализа пространственной неоднородности парной корреляции в узлах интерполяционных решеток — метод скользящего корреляционного окна (Берлянт, 1986).

Во всех случаях геостатистических расчетов для устранения погрешностей, обусловленных нелинейным искажением пространства в картах цилиндрической проекции, использовались значения в узлах регулярной интерполяционной решетки (сторона прямоугольной ячейки 55 км) специально построенных карт конической проекции.

Когда прямое статистическое сравнение карт было затруднительным из-за статистического «шума», вызванного ошибками сбора и обработки информации, а также мозаичностью распределения зообентоса, автор использовал полиномиальное сглаживание исходных данных путем построения трендовых поверхностей. Если тренды полученных поверхностей оказывались близкими, то это свидетельствовало об их высокой корреляции (Берлянт, 1986).

В настоящей публикации отнюдь не впервые в гидробиологии используются картографические и картометрические методы исследований. Вместе с геостатистикой и ГИС-технологиями они применяются все шире и становятся мощным инструментом в познании многих природных явлений и закономерностей. Правильное картографическое отображение разного рода информации позволяет быстро и без использования громоздких статистических расчетов оценивать связи и взаимодействия между явлениями. Картометрические методы делают возможными достаточно точные расчеты многих количественных характеристик, что невозможно в обычной статистике. Единое географическое пространство позволяет анализировать различные независимые ряды наблюдений, имеющие разную координатную привязку.

Совершенно очевидно, что геостатистические методы и ГИС-технологии в ближайшем будущем займут одно из важнейших мест в исследовательском инструментарии морских биологов, особенно в тех случаях, когда приходится использовать дистанционные методы пробоотбора.

Глава 3

АНАЛИЗ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ ЗООБЕНТОСА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

3.1. Границы Баренцева моря, рельеф и донные осадки

Баренцево море расположено на Североевропейском шельфе и открыто к центральной части Арктического бассейна, Норвежскому и Гренландскому морям. Географические границы моря с севера, востока и юга хорошо обозначены береговыми линиями материка и островов архипелагов Шпицберген, Земля Франца-Иосифа и Новая Земля (рис. 8). Общепринятая западная граница проходит по линии мыс Нордкап—о-в Медвежий—мыс Зюйдкап (Западный Шпицберген). В пределах этих границ площадь моря составляет 1 469 800 км², объем — 267 900 км³ (Добровольский, Залогин, 1982). Вместе с тем более логичным было бы считать западной границей Баренцева моря меридиан 15° в. д., поскольку именно вдоль него глубины материковой отмели резко переходят в океанические глубины Норвежского и Гренландского морей, разделяя естественной границей эти различные по физико-географическим особенностям водоемы (Виноградова, Литвин, 1960). Видимо, поэтому к промысловым районам Баренцева моря отнесены склон Западного Шпицбергена, западный склон Медвежинской банки, район Копытова, Андей банка, Маланг банка, Фулей банка, Сёре банка. В настоящей работе наряду с геоморфологическим районированием (Виноградова, Литвин, 1960; Матишов, Ванюхин, 1979; Андреева и др., 2000) автор по мере необходимости будет придерживаться и промыслового районирования водоема.

Рельеф дна. Ложе Баренцева моря представляет собой многорасчлененную подводную равнину с неровной поверхностью, несколько покатой к западу и северо-востоку (рис. 9). В целом для водоема характерно чередование подводных плато и желобов, пересекающих его в разных направлениях и имеющих ступенчатые, обрывистые или пологие склоны.

Средняя глубина моря составляет 200 м, но при этом в Медвежинском желобе она достигает 600 м, а на прибрежных мелководьях не превышает 50—100 м. В центре моря расположено одно из обширных мелководий —

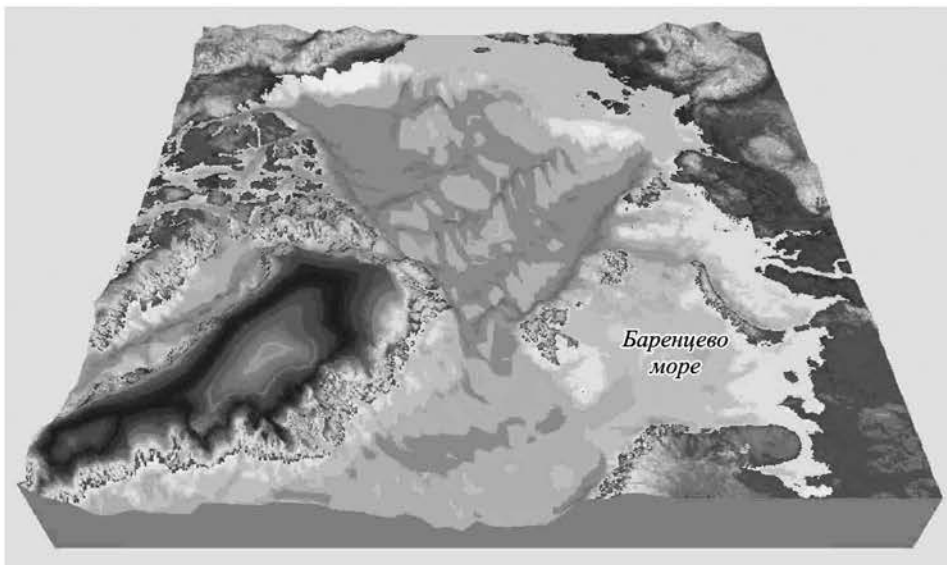


Рис. 8. Границы и рельеф дна Северного Ледовитого океана.

Центральная возвышенность с глубинами 130—160 м. Севернее Центральной возвышенности находится другое значительное по площади мелководье — возвышенность Персея с минимальными глубинами 70 м. Между островами Медвежий и Надежда простирается большое Медвежинско-Шпицбергенское мелководье, являющееся продолжением прибрежной отмели о-ва Эдж (Западный Шпицберген). Южнее Центральной возвышенности на глубинах менее 250 м расположено Центральное плато со своим западным отрогом — Демидовской банкой. В южной части моря к северу от Кольского полуострова находится также значительное по площади Мурманское мелководье.

Мурманское мелководье, Центральное плато, Центральная возвышенность и возвышенность Персея делят Баренцево море на две части: западную и восточную. Восточная часть более мелководна, чем западная.

В западной половине кроме Западного и Зюйдкапского желобов имеются и другие значительные впадины с глубинами более 300 м: Норвежский желоб и находящийся за пределами общепринятых границ моря желоб в юго-восточной части района Копытова.

В восточной половине моря наиболее крупным элементом рельефа является Центральная впадина с глубинами более 300 м. Существенно меньшими по площади являются Северо-Восточная впадина, бухта Полярного бассейна и впадина к юго-востоку от Земли Франца-Иосифа.

Вдоль берегов Новой Земли простираются два желоба — Южно-Новоземельский и Северо-Новоземельский, ответвляющийся в северо-восточном направлении непосредственно от Центральной впадины.

Центральная впадина отделена от Северо-Восточной впадины Новоземельской банкой, а от Северо-Новоземельского желоба — Северо-Новоземельским мелководьем.

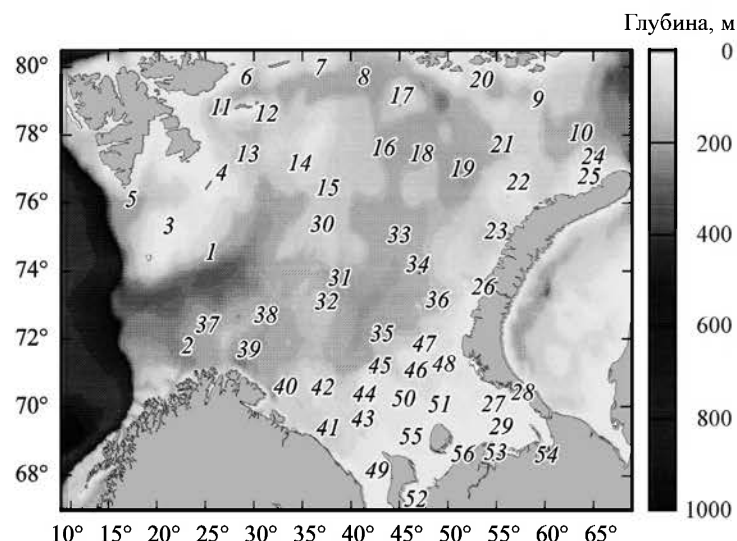


Рис. 9. Основные геоморфологические структуры Баренцева моря (по: Андреева и др., 2000, с изменениями и дополнениями).

1 — Медвежинский желоб; 2 — желоб Ингей; 3 — Шпицбергенская банка; 4 — Надеждинское плато; 5 — Зюйдкапский желоб; 6 — желоб Орла; 7 — плато Виктория; 8 — желоб Франц-Виктория; 9 — Северо-Восточная возвышенность; 10 — Северо-Восточный желоб; 11 — возвышенность Короля Карла; 12 — желоб Короля Карла; 13 — седловина Персея; 14 — возвышенность Персея; 15 — желоб Персея; 16 — Северная равнина; 17 — плато Альбанова; 18 — возвышенность Кленовой; 19 — впадина Альбанова; 20 — желоб Альбанова; 21 — Северо-Восточная седловина; 22 — возвышенность Адмиралтейства (Западно-Новоземельская); 23 — Западно-Новоземельский желоб; 24 — плато Литке; 25 — желоб Литке; 26 — Кармакульская терраса; 27 — Южно-Новоземельский желоб; 28 — седловина Карских ворот; 29 — Восточно-Печорская равнина; 30 — Центральная возвышенность; 31 — Демидовский желоб; 32 — Демидовская возвышенность; 33 — Центральная впадина; 34 — Безымянная (Лудловская) возвышенность; 35 — Гусиная терраса; 36 — Восточная терраса; 37 — Нордкинское плато; 38 — Финмаркенская равнина; 39 — Нордкинская впадина (Дьюпренна); 40 — Рыбачье плато; 41 — Кольский желоб; 42 — Мурманская возвышенность; 43 — Южно-Канинское плато; 44 — Канинский желоб; 45 — Северо-Канинское плато; 46 — Гусиный желоб; 47 — Гусиное плато; 48 — плато Моллера; 49 — Канинская ступень; 50 — Печороморская ступень; 51 — Колгуевская возвышенность; 52 — Чёшская губа; 53 — Печорская губа; 54 — Хайпудырская губа; 55 — Канино-Колгуевское мелководье; 56 — Поморский пролив.

Самые обширные мелководья располагаются на юго-востоке моря. Это Канино-Колгуевское и Печорское мелководья. Последнее также известно как Печорское море (Гидрометеорологические условия..., 1984). Печорское мелководье, постепенно понижаясь, переходит на северо-западе в мелководье Гусиной Земли, продолжением которой на западе является Гусиная терраса, отделенная от Канино-Колгуевского мелководья ответвляющимся желобом Центральной впадины.

Область, расположенная восточнее меридиана о-ва Колгуев, называется Печорским морем и представляет собой один из наиболее своеобразных и важных в хозяйственном отношении районов Баренцева моря. Она граничит с Карским морем, вбирает в себя значительный речной сток и является важнейшим участком Северного морского пути (Гидрометеорологические условия..., 1984).

Донные осадки. Наиболее полная схема распределения донных осадков в Баренцевом море впервые была дана М. В. Кленовой (1960). Позднее отдельно для западной, центральной и восточной частей моря были составлены более детальные схемы (Elverhoi, Solheim, 1983; Калининко, 1985; Павлидис, 1995). В настоящей работе приводятся карты осадков, построенные автором (рис. 10—14).

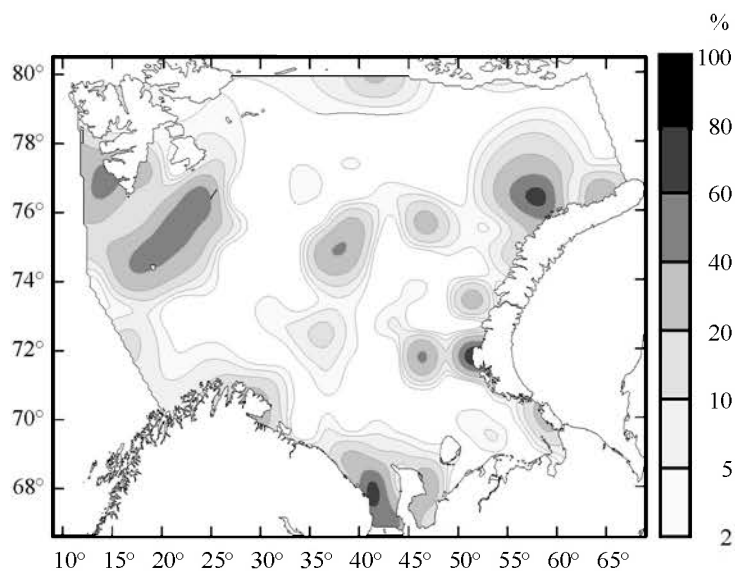


Рис. 10. Распределение доли гравия (%) в донных осадках.

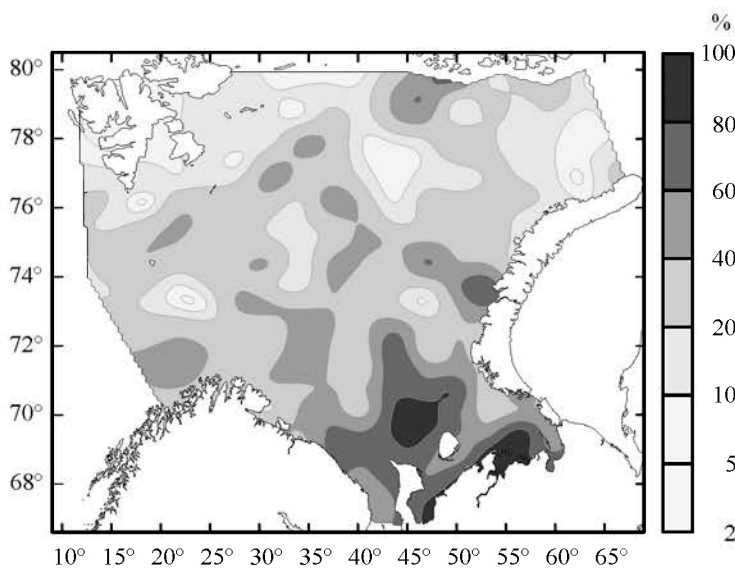


Рис. 11. Распределение доли песка (%) в донных осадках.

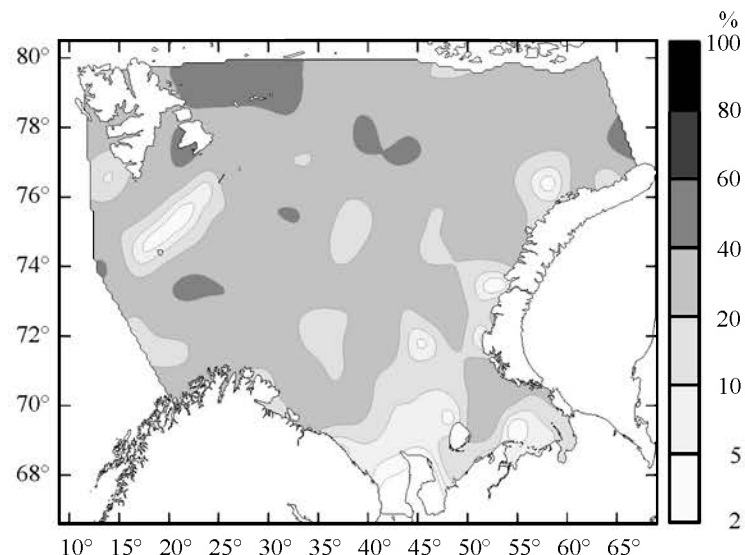


Рис. 12. Распределение доли алеврита (%) в донных осадках.

Характерной чертой донных осадков Баренцева моря является резкое преобладание в них терригенного разнотерного материала, поступающего с суши в результате разрушения коренных и осадочных пород. Содержание биогенного карбонатного материала в целом невелико, но в некоторых районах концентрации его повышены. Так, донные осадки мелководной зоны Медвежинско-Шпицбергенского мелководья, некоторых участков Гусиной банки и Печорского моря на 80—90 % состоят из фрагментов раковин двусторчатых моллюсков и домиков баянусов. Местами располагается чистый биогенный песок. Все эти биогенные компоненты имеют голоценовый возраст и мощность более 0.5 м.

Гравий, галька и валуны могут доминировать вплоть до глубин 300—400 м. В основном это имеет место на юго-восточном склоне Медвежинско-Шпицбергенского мелководья, вокруг Земли Короля Карла и о-ва Квитоя (Elverhoi, Solheim, 1983). В восточной части моря грубый материал отмечен на меньших глубинах — вокруг о-ва Колгуев и в узкой прибрежной полосе островов Новая Земля. Местами участки, богатые галечным материалом, встречаются и в Западном желобе (рис. 10). В центральной части моря распространение галек, гравия и валунов весьма незначительно.

Чистый песок располагается преимущественно в верхней части шельфа, как правило, до глубины 50 м, что соответствует зоне максимального волнового воздействия на дно. На северо-западе моря полоса песчаных отложений окаймляет острова архипелага Шпицберген, на юге оконтуривает берега Кольского полуострова и о-ва Колгуев, простираясь вплоть до о-ва Вайгач (рис. 11).

Пески с примесью более мелкого и крупного материала распространены на шельфе гораздо шире и прослеживаются до глубин 80—120 м.

В целом песчаные отложения представлены преимущественно мелкопесчаной фракцией, концентрация которой особенно велика в печорской

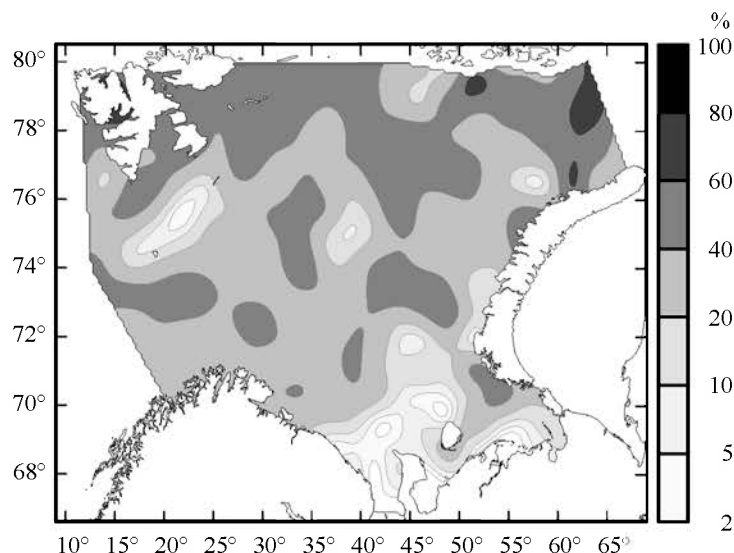


Рис. 13. Распределение доли пелита (%) в донных осадках.

части моря. Крупнозернистые пески залегают обычно в узкой прибрежной полосе, а также в районах с высокой придонной гидродинамической активностью.

В составе отложений Баренцева моря весьма распространен алевроит, однако в чистом виде этот тип осадков отмечен лишь в Зюйдкапском и Западном желобах, во впадинах вокруг Земли Короля Карла и о-ва Квитоя, на небольших участках Канинского мелководья и южнее о-ва Колгуев. Как примесь алевроит присутствует практически во всех отложениях, но максимальные его концентрации характерны для глубин 80—200 м, приходящихся на склоны подводных возвышенностей и мелководные впадины (рис. 12).

Самыми распространенными в Баренцевом море осадками являются глинистые илы, которые наиболее развиты в центральной и северной частях моря, во всех глубоководных котловинах и вблизи берегов Северного острова Новой Земли (рис. 13). Площадь распространения глинистых осадков превышает площадь распространения алевроитовых и песчаных отложений. В их составе доминирующая роль принадлежит пелитовой фракции, в которой преобладает тонкий пелит (ил). Доля коллоидной фракции невелика, хотя в центральной впадине она может достигать 55 % (Павлидис, 1995).

Наряду с вышеперечисленными в Баренцевом море развиты осадки смешанного гранулометрического типа, которые являются переходными между тонкими и грубыми отложениями. Чаще всего они встречаются на склонах подводных возвышенностей и впадин на глубинах от 80 до 200 м в восточной части моря и глубже 250—300 м — в западной его части.

Таким образом, общей тенденцией пространственного распределения осадков в Баренцевом море является уменьшение их размерности в направлении от берега в море. Наиболее неравномерно распределены гравий

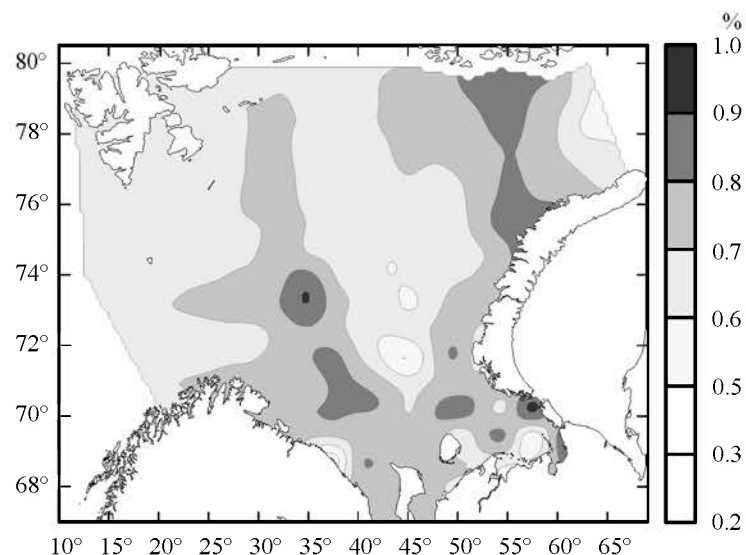


Рис. 14. Информационный показатель несортированности осадков.

и песок. При этом максимальное содержание песка наблюдается в южной части моря, а гравия — преимущественно на приматериковых и приостровных мелководьях. Наиболее равномерно распределен алевроит, содержание которого, так же как и пелита, увеличивается в северном направлении.

Валунный, галечный, гравийный материал, пески и глинистые илы могут быть встречены везде независимо от глубины их залегания. Наиболее несортированные осадки тянутся в северном направлении из южной части моря в виде двух широких полос к о-ву Виктории и к Земле Франца-Иосифа (рис. 14). Последнее обусловлено преобладающим или совместным действием таких факторов, как гидродинамическая активность, рельеф дна и ледовый разнос.

В Печорском море распределение осадков представляет достаточно сложную мозаику (Адров, Денисенко, 1996). Среди песчаных отложений южной прибрежной части Печорского моря, главным образом в небольших котловинах, встречаются участки дна с илистыми включениями и локально расположенными пятнами глинистых отложений.

В прибрежье островов Колгуев, Вайгач, Долгий и отчасти островов Новая Земля встречаются смешанные донные осадки с большим содержанием гравия и камней, образовавшиеся в результате эрозии складчатых пород береговой линии.

В центральной части пролива Карские Ворота среди полей алевроитопесчаных осадков встречаются небольшие пятна, занятые мелким щебнем и галькой, также терригенного происхождения.

Донные отложения более глубоководных северо-западной и северной частей Печорского моря однороднее, но и здесь на полях мягких илистых и глинистых отложений встречаются отдельные пятна смешанных осадков, где до 50 % приходится на песок и гальку. В глубоководной части

Южно-Новоземельского желоба и Восточно-Колгуевского прогиба отмечены преимущественно алевриты и пелиты.

Основная часть седиментационного материала привносится в Печорское море в результате размыва ледниковых гряд и прибрежной эрозии древних ледниковых отложений. Определенное значение в формировании структуры осадков имеют ледовый разнос терригенного и органического материала, а также вынос мелких фракций донного осадка, богатых органикой, из р. Печоры.

3.2. Течения, водные массы и ледовитость

Течения. Баренцево море как достаточно открытый водоем подвержено влиянию атлантических вод, вод Норвежского Прибрежного течения и арктических вод, поступающих с севера. Водообмен его с Карским морем ограничен благодаря узости и относительной мелководности проливов Югорский Шар, Карские Ворота и Маточкин Шар. Связь с Белым морем через пролив Горло Белого моря более свободная. Годовое поступление вод из соседних морских водоемов достигает 20 % от общего объема моря.

Атлантические воды, продвигаясь в северном направлении вдоль берегов Норвегии, на траверсе Тромсе разделяются на две ветви: одна направляется на север — Шпицбергенское течение, другая — в Баренцево море по Западному желобу — Нордкапское течение. Далее Шпицбергенское течение также разделяется, и правая ветвь его — Южно-Шпицбергенское течение — уходит в Баренцево море по Зюйдкапскому желобу (рис. 15).

Примерно на меридиане 30° в. д. Нордкапское течение разделяется на несколько ветвей. Самая северная из них проходит по Западному желобу на север вдоль Центральной возвышенности, погружается под арктические воды и вновь разделяется. Наиболее важная для моря ветвь Нордкапского течения — Мурманское течение — движется в восточном направлении и южнее Центрального плато разделяется на две дочерние ветви — южную и северную. Северная ветвь в годы обильного поступления атлантических вод может достигать Северного острова Новой Земли, а в годы слабого поступления атлантических вод она с трудом прослеживается восточнее 40° в. д. Южная ветвь смешивается с Норвежским Прибрежным течением и движется вдоль Мурманского берега.

С севера по желобу Франц-Виктория в Баренцево море проникает Восточно-Шпицбергенское течение, которое частично движется в сторону о-ва Надежда и Шпицбергенской банки, а частично смешивается с водами течения Персея. Последнее возникает на северо-востоке в результате смешения атлантических вод и арктических вод из Карского моря и идет в направлении о-ва Надежда, посылая на юг несколько холодных ветвей. Одна из них, смешиваясь с Восточно-Шпицбергенским течением, движется к о-ву Медвежий и по Западному желобу частично покидает Баренцево море.

Общий перенос трансформированных атлантических вод в Печорском море происходит с запада на восток в поверхностном слое (Гидрометеорологические условия..., 1984). Мощность этого слоя на юге составляет до

ностью выше 35.0 ‰ и температурой около 5 °С; сформировавшиеся в Баренцевом море придонные воды соленостью около 35.1 ‰ и температурой 1.5 °С; трансформированные, перемешанные с арктическими водами атлантические воды с низкой соленостью и температурой около 4 °С; прибрежные водные массы с низкой соленостью и температурой порядка 6 °С.

В восточной части Баренцева моря в придонных горизонтах преобладают атлантические воды с соленостью около 35.0 ‰ и температурой –1 °С. Северная часть моря занята арктической водной массой с соленостью 34.5—34.8 ‰ и температурой 0 °С. В летнее время поверхностный 50-метровый слой этих вод имеет более низкую соленость (ниже 33.5 ‰) из-за таяния льда и температуру несколько выше 0 °С. В целом же соленость вод в течение года на большей части акватории моря, за исключением Печорского района, остается высокой и варьирует в пределах 34.5—34.8 ‰.

В местах столкновения атлантических и арктических вод формируется хорошо различимый полярный фронт, положение которого обуславливается топографией дна. Он оконтуривает Зюйдкапский желоб, Медвежинско-Шпицбергенское мелководье, Западный желоб, Центральную возвышенность, Центральную впадину и Северо-Восточную впадину. Однако восточнее о-ва Надежда его положение становится изменчивым, а к северо-востоку от Гусиной банки идентифицировать его часто бывает трудно.

Роль материкового стока в формировании водных масс мала. Общий объем речного стока не превышает 163 км³ в год, что составляет менее 0.2 % от среднегодового поступления воды в море с входящей с запада ветвью Северо-Атлантического течения — Нордкапским течением. Около 50 % речного стока приходится на весну и начало лета. Впадающие в водоем реки характеризуются мелководностью, малой мутностью и низкой минерализацией, в результате чего прозрачность воды на большей части морской акватории весьма высокая. Исключение составляет Печорский район, на который приходится 80 % речного стока и где содержание взвеси в поверхностном распресненном слое может достигать 1.5—5.0 мг/м³.

Ежегодный сток р. Печоры составляет в среднем 131.4 км³. Его опресняющее воздействие распространяется до глубины 10 м, глубже 25 м располагаются морские воды. Однако в сфере влияния самой р. Печоры распреснение захватывает всю толщу до глубины 20 м. Наибольшее распреснение происходит в паводковый период, когда поверхностные воды с соленостью 26—28 ‰ достигают южной оконечности Новой Земли (Адров, Денисенко, 1996).

Годовой ход температуры воды в большинстве районов Баренцева моря имеет минимум в марте—апреле, а максимум — в августе. Наибольшая сезонная изменчивость свойственна поверхностным водам. Для большей части моря в зимний период характерна гомогенная по вертикали термодинамическая структура. В летнее время температура на поверхности увеличивается, начинается таяние льда, порождающее поверхностное распреснение. В результате возникает устойчивая стратификация, разрушающаяся только в осенне-зимний период. В разных водных массах процессы стратификации и перемешивания могут отличаться от этой общей упрощенной схемы.

В Печорском районе температура и соленость как на поверхности, так и в придонном слое водной толщи имеют значительные сезонные и пространственные изменения (Адров, Денисенко, 1996). В начале июня, т. е. в конце гидрологической зимы, придонная температура воды, как правило, ниже 0 °С на большей части бассейна Печорского моря. Но к концу гидрологического лета она достигает максимальных значений от –1 °С в Приновоземельском желобе до +6 °С в юго-западной части у берегов Большеземельской тундры.

Ледовые условия. Ледовый режим Баренцева моря обуславливается взаимодействием теплых атлантических и холодных арктических вод. Его юго-западная часть, за исключением отдельных фиордов Мурманского побережья, не замерзает. Кромка плавучего льда проходит зимой в 400—500 км от берега и примыкает к нему восточнее Кольского полуострова. Летом плавучие льды обычно тают и только в самые холодные годы сохраняются в средней и северной частях моря и у Новой Земли.

В ледовом режиме Баренцева моря прослеживается три типа флуктуаций: сезонные, короткопериодные и долгопериодные.

Сезонные флуктуации в разные годы сходны. Положение южной границы льда зимой обуславливается теплосодержанием атлантических вод, в то время как летнее таяние зависит в основном от местных метеорологических условий. Поэтому формирование ледяного покрова и его разрушение — процессы достаточно независимые. Максимальной площади льды достигают в марте—апреле, затем начинается таяние, в июле—сентябре в Баренцевом море обычно нет льда, но в конце сентября опять начинается льдообразование.

Короткопериодные флуктуации обычно менее значительны, нежели сезонные, но когда они имеют место, кромка льда может смещаться на 100 км и более в течение недели.

Долгопериодные изменения ледовитости моря следуют за гидрологическими и метеорологическими. При этом различия в положении кромки льда в разные годы могут достигать 500 км.

Максимальное распространение ледового покрова обычно ограничивается на севере 74°30'—75°00' с. ш., на востоке у Новой Земли — 46°00' в. д., на юге доходит до 36°00' в. д., захватывая всю юго-восточную часть. Льды, однако, не образуют сплошных ледяных полей, и в открытом море встречаются обширные полыньи. Толщина льда составляет около 30 см. Исключение составляют районы прикромочных областей и прибрежных районов, а также юго-восточная часть моря, где толщина льда может достигать 70—80 см.

Дрейф льда в зимний период под воздействием ветров юго-восточного и южного направлений происходит преимущественно в сторону северных окраин моря. Летом при преобладании северных и северо-восточных ветров льды смещаются на юг.

Прикромочные районы моря совпадают с гидрологическими фронтами и являются районами активного перемешивания, зонами конвекции. Ледяной покров служит своеобразным терморегулятором при взаимодействии атмосферы с водой. Здесь же формируются повышенные концентрации первичных продуцентов и питающихся ими зоопланктеров, что в конечном итоге приводит к скоплению рыбы.

3.3. Многолетние флуктуации гидрологического режима

Причины современных локальных и глобальных изменений климата изучены недостаточно. В настоящее время еще можно утверждать, что на современном историческом этапе естественные факторы по своему влиянию на глобальный климат однозначно преобладают над искусственными. Однако появляется все больше сведений о существенном вкладе антропогенной компоненты в климатический тренд последних десятилетий.

Единого мнения по этому поводу научное сообщество пока что не выработало, но очень многое указывает на то, что природа современных климатических возмущений имеет антропогенную обусловленность. Основная роль в общепланетарном повышении температуры отводится парниковому эффекту, обусловленному увеличением в атмосфере концентрации CO_2 . Поэтому многие видят единственную возможность уберечь планету от «перегрева» в снижении промышленных выбросов углекислого газа.

Общий ход многолетних изменений температуры воздуха в Северном полушарии имеет положительную направленность со второй половины XIX столетия и до середины XX, а возможно, и дальше (Galbraith, Green, 1992; D'Arrigo, Jacoby, 1993; Loeng et al., 2005). Глобальное повышение температуры в средних широтах за прошедшее столетие составило порядка 2°C и в текущем веке, возможно, превысит это значение (Feng, Epstein, 1996). Некоторые специалисты полагают, что наблюдаемое повышение температуры пока нельзя рассматривать как необычайно высокое, поскольку даже в последнем тысячелетии было несколько потеплений такого уровня (Хантемиров, 1999). Однако последние прогнозы ведущих мировых метеорологических агентств малоутешительны (рис. 16).

Следует отметить, что за прошедшие 3 десятилетия среднегодовая температура воздуха над акваторией Баренцева моря практически не изменилась, однако это не означает, что такая ситуация сохранится и в будущем и что в самом водоеме сохраняется прежний температурный режим. Теплосодержание водных масс Баренцева моря определяется двумя основными факторами — адвекцией тепла западными течениями и теплоотдачей в осенне-зимний период (Дрогайцев, 1959; Гирдюк, 1977), которые обуславливаются характером атмосферной циркуляции в Северном полушарии (Максимов, 1954). В свою очередь изменения атмосферной циркуляции происходят в результате перестройки барического поля над Арктикой вследствие изменений солнечной активности (Гирс, 1956; Саруханян, Смирнов, 1970). При высокой возмущенности Солнца происходит деакцентация Азорского и Исландского барических центров, что способствует интенсивному междуширотному воздухообмену (меридиональная циркуляция) в Северо-Восточной Атлантике и переносу тепла в высокие широты. Снижение солнечной активности вызывает уменьшение междуширотного воздухообмена (Максимов, 1954; Купецкий, 1975).

Разность нормализованных зимних (декабрь—март) значений атмосферного давления на уровне моря для Лиссабона (Португалия) и Стикшолмура (Исландия) была названа индексом *NAO* (North Atlantic Oscillation). Оказалось, что положительные значения индекса всегда сопровождаются повышением температуры и усилением штормов в районах Северо-Вос-

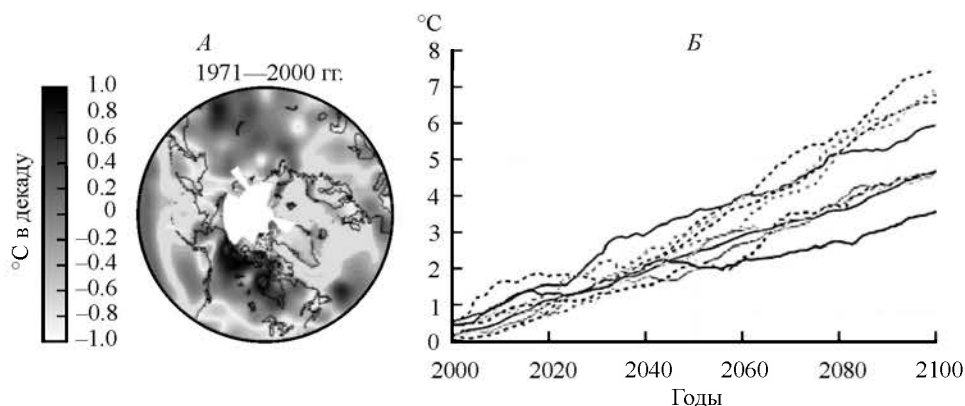


Рис. 16. Скорость глобального повышения температуры воздуха в Северном полушарии за последние 30 лет (А) и прогноз роста температуры воздуха в Арктике (Б) (по: ACIA, 2005).

точной Атлантики (Hurrell, van Loon, 1997; McCabe et al., 2001). При этом влияние *NAO* усиливается или ослабляется в зависимости от типа Арктической атмосферной циркуляции — *AO* (Arctic Oscillation). На рис. 17 хорошо видно, что между этими показателями существует достаточно выраженная положительная статистическая связь с коэффициентом корреляции 0.597 для линейного тренда.

При понижении атмосферного давления над Арктическим бассейном и соответствующем его повышении в средних широтах (позитивная фаза *AO*) атлантические шторма нагнетают теплый влажный воздух в районы Шотландии, Скандинавии и Аляски, в то время как сухой воздух поступает в районы Средиземноморья и в западные районы США (Proshutinsky, Jonson, 1997). Одновременно районы Гренландии и Ньюфаундленда охлаждаются более обычного. При повышении атмосферного давления в Арктике (негативная фаза *AO*) во всех перечисленных выше районах наблюдаются противоположные погодно-климатические процессы.

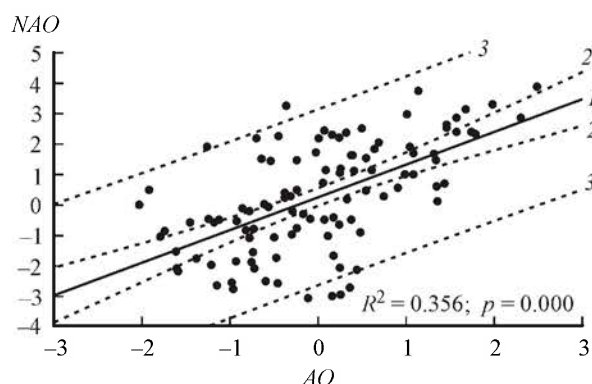


Рис. 17. Связь между *AO* и *NAO* (построено по данным: Hurrell, 2006).

1 — линия регрессии; 2 — доверительный 95%-ный интервал регрессии; 3 — доверительный 95%-ный интервал исходных данных.

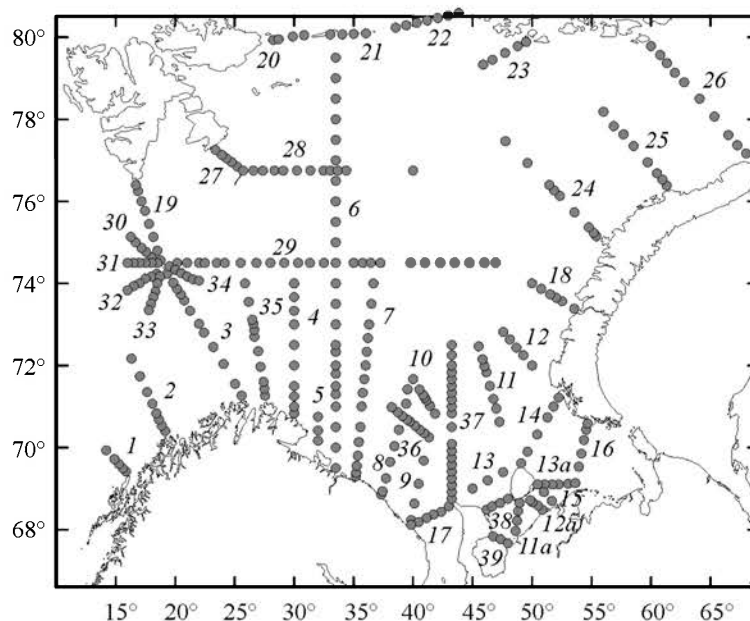


Рис. 18. Расположение и нумерация стандартных гидрологических разрезов (по: Педченко и др., 2008).

1—39 — номера разрезов.

В условиях меридиональной циркуляции восточного типа атлантические циклоны существенно усиливают адвекцию тепла в Баренцево море (Loeng, 1991). Блокировка таких циклонов и развитие над акваторией моря малоподвижных антициклонов вследствие преобладания широтной циркуляции западного типа уменьшают адвекцию тепла и усиливают выхолаживание водных масс за счет локального теплообмена (Hurrell, van Loon, 1997). Благодаря непостоянству потоков тепла в северном направлении в различных, достаточно далеко отстоящих друг от друга районах Арктики обычно наблюдаются более или менее выраженные температурные оппозиции (Захаров, 1981).

Роль адвекции и роль локального теплообмена в формировании теплового режима Баренцева моря различны. В холодный период года изменения температуры определяются главным образом поверхностным теплообменом, а в теплый — почти исключительно адвекцией атлантических вод (Гирдюк, 1977; Midttun et al., 1990).

Систематические наблюдения за температурой воды в Баренцевом море были начаты Н. М. Книповичем в 1900 г. в ходе рыбопромысловых исследований (Книпович, 1906). В дальнейшем с некоторыми перерывами и с разной частотой эти наблюдения многократно выполнялись на всей акватории моря по сети так называемых «стандартных» разрезов (рис. 18). Их расположение показывает, что все они не могут посещаться с одинаковой частотой. При этом вполне естественна наименьшая посещаемость разрезов, находящихся в районах сезонных льдов. Однако и на постоянно доступных разрезах не всегда ведутся регулярные наблюдения.

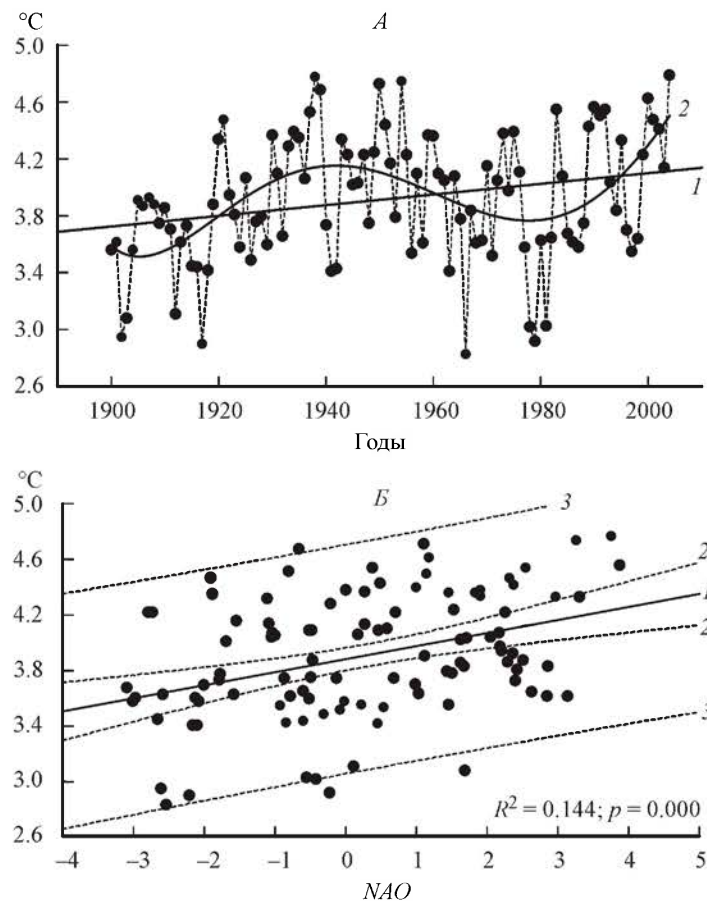


Рис. 19. Многолетние изменения среднегодовой температуры воды в слое 0—200 м на станциях 3—7 вдоль разреза «Кольский меридиан» (А) и зависимость среднегодовой температуры воды в слое 0—200 м на этих станциях от ежегодного индекса NAO (Б).

А — сплошной линией показаны линейные (1) и полиномиальные (2) тренды. Б: 1 — линия регрессии, 2 — доверительный 95%-ный интервал регрессии, 3 — доверительный 95%-ный интервал исходных данных.

В настоящий момент самым уникальным по длительности наблюдений за температурой воды Баренцева моря является разрез «Кольский меридиан», расположенный в его центральной части — 33°30' в. д. (Терещенко, 1997).

Данные наблюдений на разных станциях разреза в слое 0—200 м объективно отражают межгодовые изменения теплосодержания вод Мурманского Прибрежного (станции 1—3), Мурманского (станции 3—7) и центральной ветви Нордкапского (станции 8—10) течений и характеризуют термику Баренцева моря в целом (Бочков, 1964; Сарынина, 1967; Фукс, 1980; Терещенко, 1997).

Общая продолжительность наблюдений на разрезе составляет 97 лет, начиная с 1900 г. (рис. 19), однако исходная надежность данных для разных периодов неодинакова. Поэтому в настоящее время в качестве среднегодо-

вых значений за периоды 1900—1920 и 1941—1942 гг., когда наблюдения фактически не проводились, а также за 1921—1940 гг., когда наблюдения велись с большими перерывами, используются значения, восстановленные Ю. А. Бочковым и А. А. Зверевым корреляционными методами по непрямым наблюдениям и отрывочным данным (Бочков, 1982).

Общий ход среднегодовой температуры воды вдоль разреза «Кольский меридиан» за последние 100 лет следует положительному тренду, и общее его повышение за весь период наблюдений составляет около 0.38°C . В связи с этим возникает вполне закономерный вопрос, насколько существенны такие изменения для морских экосистем? Если соотнести наблюдаемый прирост среднегодовой температуры с сезонной вариабельностью температуры воды (Матишов и др., 1998б) на реперной станции 5 разреза «Кольский меридиан» (глубина 200 м — близкая к средней глубине моря), то получится, что он составляет $0.38^{\circ}\text{C} : (3.0 - 1.0)^{\circ}\text{C} = 0.19$ от межсезонной изменчивости. Аналогичная доля межсезонной изменчивости для наземных экосистем средней полосы Северного полушария, где температура в течение года меняется в среднем от -20 до $+20^{\circ}\text{C}$, составила бы в абсолютных величинах $0.19 \cdot [20.0 - (-20.0)]^{\circ}\text{C} = 7.6^{\circ}\text{C}$. Такая разница соответствует, например, разнице между среднегодовыми наземными температурами (Shonwiese, Rapp, 1997) для Северной Норвегии (0°C) и юга Центральной России (7.5°C), для Польши (7.6°C) и для южной части Средиземноморского побережья Турции (16°C).

К каким катастрофическим последствиям для наземной биоты привело бы такое повышение среднегодовой температуры в глобальных масштабах — представить трудно. Однако современное потепление воздуха в Северном полушарии за последние 30—40 лет на 2°C ощущается вполне реально, и наиболее показательным здесь является направленное изменение ледового покрова арктических морей. Последнее характеризуется уменьшением площади полярных льдов на 14—20 % за последние 20 лет прошлого столетия и соответствующим уменьшением толщины льда на 40 % за последние 30 лет (ACIA, 2005). Кроме того, известно достаточно много менее наглядных, но совершенно очевидных фактов, подтверждающих параллельные, как правило, негативные изменения на экосистемных уровнях. Все это позволяет рассматривать среднегодовое повышение температуры вод Баренцева моря за прошедшее столетие как весьма существенное и влияющее на морскую биоту.

Размах межгодовых изменений температуры в Баренцевом море вдоль Мурманского и центральной ветви Нордкапского течений в слое 0—200 м соответствует величине сезонных колебаний, а в глубинных слоях даже превышает ее. В то же время сезонные колебания температуры Мурманского Прибрежного течения превосходят межгодовые (Терещенко, 1997).

По среднемноголетним данным, сезонные изменения температуры вдоль разреза «Кольский меридиан» на всех стандартных горизонтах протекают в три фазы: охлаждение водной толщи; нагревание всей толщи; интенсивная теплоотдача в верхних слоях в сочетании с повышением температуры нижележащих. При этом прогрев воды в поверхностном слое 0—50 м продолжается 4—5 месяцев, в то время как в придонном — 7—8 месяцев.

Максимум температуры в слое 0—50 м наблюдается обычно в августе—сентябре и опережает аналогичный максимум в придонном слое на 4 месяца (Сарынина, 1967). Вместе с тем за последние 45 лет минимум температуры воды довольно часто наблюдался на 1—2 месяца раньше обычного, а максимум на 1—2 месяца позднее (Терещенко, 1997).

Развитие конвекции в глубинных слоях Мурманского течения, пересекающего разрез, протекает медленнее, чем в прибрежье. Летний прогрев деятельного слоя здесь слабее, но зимой его температура более высокая, что уменьшает размах межсезонных колебаний температуры. В стрекневой части течения в январе—феврале возникает температурная инверсия в глубинных слоях, обусловленная усилением адвекции тепла. В северной части разреза на температуру придонных слоев заметное влияние оказывают холодные воды Центральной впадины. Максимум адвекции на разрезе наблюдается в январе—феврале при отрицательной величине радиационного баланса. Второй пик адвекции приходится на август—сентябрь и обуславливается радиационным прогревом. Минимальная адвекция наблюдается в апреле при слабом притоке тепла с течением (Сарынина, 1967).

В целом среднегодовая температура воды на разрезе «Кольский меридиан» в значительной степени зависит от величин индекса *NAO*, хотя корреляция для этой связи небольшая (рис. 19). Однако если взять период наблюдений после 1930 г., когда температура и индекс изменялись практически синфазно, то для сглаженных рядов (4-летнее скользящее среднее) R^2 возрастает до 0.381.

Придонная температура в северо-восточной части моря за период с 1970 по 1990 г. коррелирует с *NAO* в 2.5 раза сильнее ($R^2 = 0.274$), чем с *AO*, и это подтверждает мнение, что водоем подвержен преимущественно влиянию синоптических флуктуаций в Атлантике, а не в Арктике.

Механизмом такого влияния в северных и северо-восточных районах моря может быть система течений, сформированных атлантическими водами, проникающими с севера в баренцевоморский бассейн по шельфовым желобам и глубоководным проливам архипелага Земли Франца-Иосифа (Матишов и др., 1992).

В прибрежном районе Кольского полуострова в зимний период южнее 72° с. ш. существует достаточно сильная корреляционная связь ($R > 0.7$) между значениями температуры воды в слое 50 м—дно на различных станциях стандартных разрезов. Для летнего периода корреляционный показатель такой связи редко превышает 0.5 (Кудло, 1970).

Среднегодовые значения температуры воды на основных гидрологических разрезах в Баренцевом море и в отдельных группах реперных станций в слое 0—200 м коррелируют между собой со значением $R > 0.75$ (рис. 20). Внутри таких групп, как «западная», «центральная», «южная мористая» и «южная прибрежная», взаимная корреляция превышает 0.90. Абсолютные амплитуды многолетних изменений температуры воды увеличиваются в направлении с запада на восток (Денисенко С., Денисенко Н., 1995; Адров, Денисенко, 1996).

Такая корреляция позволяет считать, что ход многолетних изменений среднегодовой температуры водной толщи в юго-восточной части Барен-

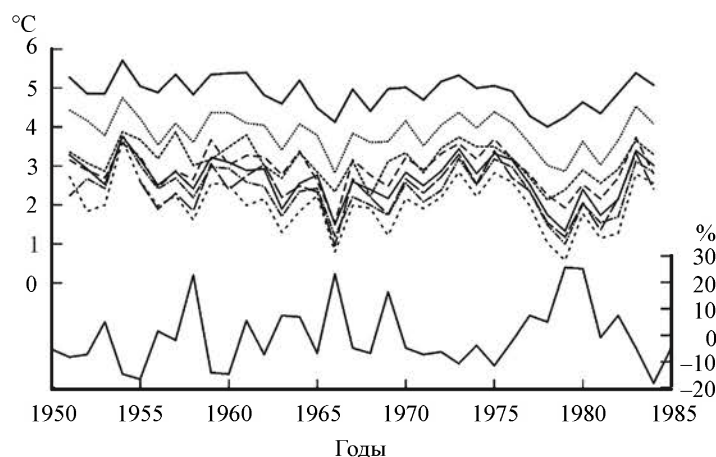


Рис. 20. Среднегодовые значения температуры воды (°C) в слое 0—200 м на стандартных гидрологических разрезах (см. рис. 18) 3—6, 8, 10, 29, 37 (вверху) и среднегодовые аномалии площади сезонных льдов (%; внизу) в Баренцевом море в период с 1950 по 1985 г. (по: Адров, Денисенко, 1996, с изменениями).

цева моря сопоставим с таковым в его южной части. При этом скоррелированность изменений теплосодержания вод юго-восточной и центральной частей Баренцева моря позволяет использовать результаты наблюдений за изменениями температуры вдоль разреза «Кольский меридиан» для характеристики термического режима Печорского моря.

Выяснилось, однако, что в оценках теплосостояния вод за отдельные годы могут быть существенные расхождения вследствие различного влияния локальных факторов на теплосодержание основных течений, пересекающих разрез. Причина подобных различий, по-видимому, кроется в разной для разных лет интенсивности сезонного выхолаживания и прогрева конкретных водных масс (Терещенко, 1997).

Кроме того, широко используемые показатели сходства для выделения отдельных периодов во временных рядах далеко не всегда дают адекватные результаты. Так, например, ряды с трендами одинакового наклона, но с разным возвышением могут иметь очень тесную корреляционную связь, характеризуя при этом разные температурные условия. Одинаковые суммы так называемых накопленных температур для отрезков с абсолютно противоположными трендами также будут отражать совершенно противоположные процессы.

В связи с этим представляется возможным, что для характеристики конкретных участков временных рядов необходимо применение показателей, отражающих не только абсолютные значения, но и тенденции изменений. Применение в подобных целях локальных трендов, как правило, осложняется проблемой выбора длины характеризуемого отрезка. Такого недостатка лишен метод Р. Вебстера — метод разделения рядов на относительно однородные зоны с использованием «подвижного делительного окна», — разработанный для целей геологического профилирования (Begnert et al., 1997).

Применение метода Вебстера позволило автору разделить ряд много-летней изменчивости температуры воды по разрезу «Кольский меридиан» на следующие отрезки, соответствующие периодам:

- относительно низких температур (1900—1908 гг.);
- повышающихся температур (1909—1933 гг.);
- относительно высоких температур (1934—1947 гг.);
- понижающихся температур (1948—1970 гг.);
- относительно низких температур (1971—1980 гг.);
- повышающихся температур (с 1981 г. по настоящее время).

Периоды понижения и повышения температуры могут быть разделены в свою очередь на дочерние, практически равновеликие отрезки — до и после пересечения ими общего линейного тренда.

Выделенные таким образом периоды далеко не однородны, и внутри них наблюдаются существенные колебания, нарушающие в той или иной степени общую картину. В то же время они являются более дробными, нежели выделенные ранее (Бочков, Терещенко, 1992), но фактически отражают те же самые закономерности многолетних изменений общего нелинейного тренда относительно положительного линейного. Более общее подразделение нелинейного тренда на периоды «потепления» и «похолодания» точно отражает его положение относительно общего линейного тренда.

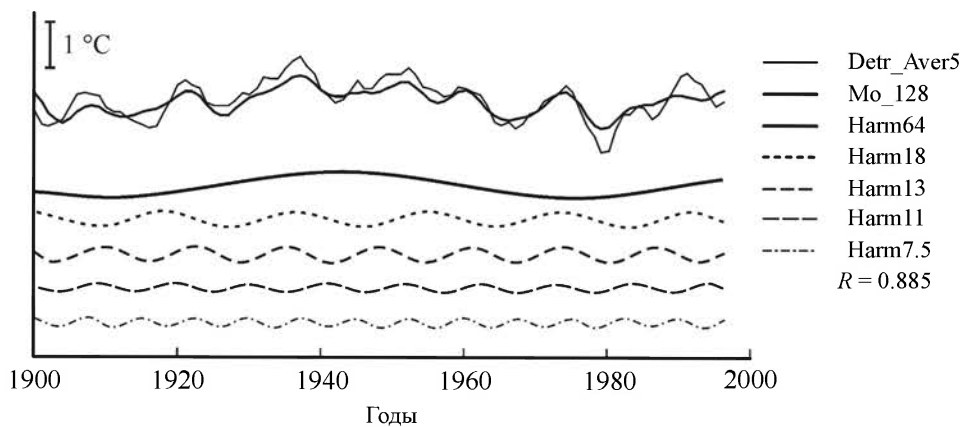
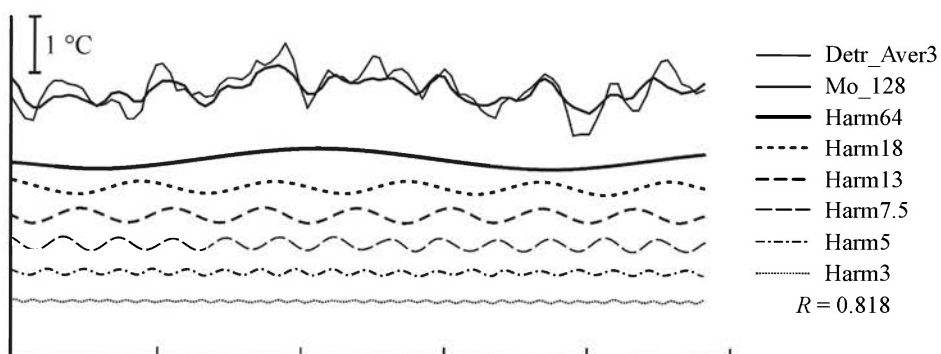
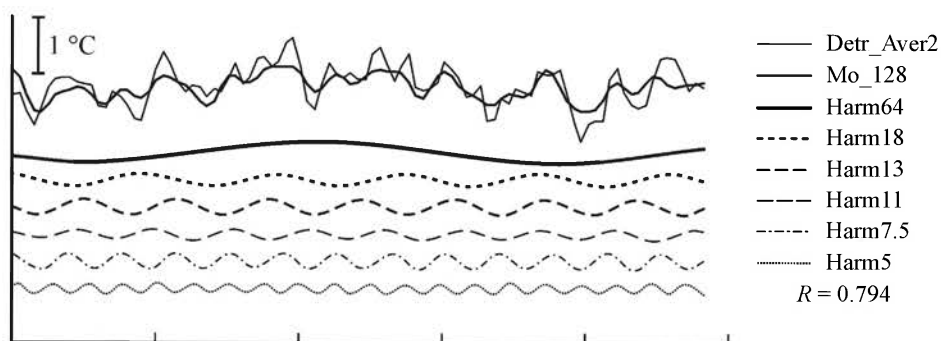
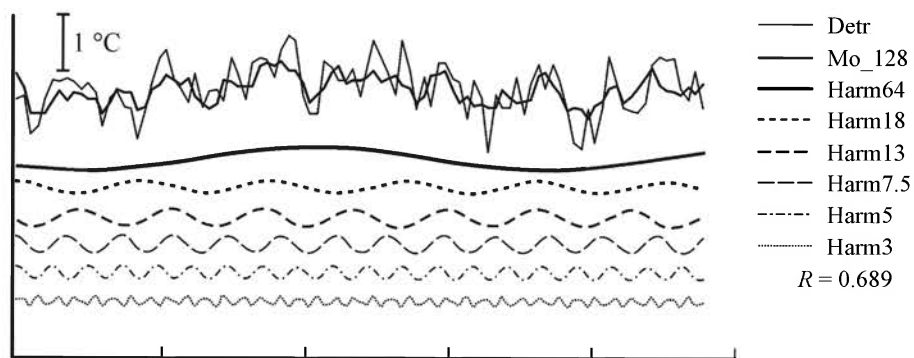
Результаты выполненного спектрального анализа по методу быстрых преобразований Фурье (рис. 21) показали, что визуально различимый нелинейный тренд может быть не чем иным, как колебательной составляющей продолжительностью 64 года. Помимо него уверенно выделяются периоды продолжительностью 18, 13 и 7—8 лет, менее уверенно — 5 лет, нечетко — 11 лет и 2—3 года. Корреляция аппроксимирующей функции, построенной на основании уравнений Фурье, по отношению к исходной кривой для нетрансформированного ряда с вычтенным линейным трендом составляет 0.642, для кривой, сглаженной 2-летними скользящими средними, — 0.794, 3-летними средними — 0.818, 5-летними средними — 0.885. Исключение 2—3-летнего периода из аппроксимирующего уравнения для нетрансформированного ряда повышает корреляцию до 0.689.

Каждое значение исходного ряда при этом может быть охарактеризовано фазовыми параметрами выделенных гармоник и отражать, таким образом, не только результирующие абсолютные величины, но и состояние физических процессов, порождающих эти колебания.

Периодические колебания имеют как земную, так и чисто космофизическую природу. Так, 11-летние циклы, т. е. циклы продолжитель-

Рис. 21. Многолетняя динамика среднегодовой температуры воды в слое 0—200 м на разрезе «Кольский меридиан» и результаты разложения ряда на гармонические составляющие.

Detr — ряд без линейного тренда; Detr_Aver2 (3, 5) — ряд без линейного тренда, сглаженный скользящей средней; Mo_128 — смоделированный ряд по нижеприведенным составляющим гармоникам; Harm64 — 64-летний период; Harm18 — 18-летний период; Harm13 — 13-летний период; Harm11 — 11-летний период; Harm7.5 — 7.5-летний период; Harm5 — 5-летний период; Harm3 — 3-летний период.



ностью от 8 до 15 лет (Бочков, 1964), и 22-летние циклы связывают с периодичностью солнечной активности (Зубакин, 1987); 7-летние циклы объясняют нутацией земной оси, а 18—19-летние циклы — деклимационными лунными приливами. Природа 4—5-летней цикличности обусловлена автоколебаниями системы Атлантический—Северный Ледовитый океаны (Зубакин, 1987). Не вполне понятны пока что причины 2—3-летних циклов.

Несмотря на то что ряд наблюдений для выделения 64-летнего цикла представляется нам недостаточно длинным, достоверность его вызывает мало сомнений, поскольку близкую продолжительность имеют циклы солнечной активности и ледовитости в Северной Атлантике (Максимов, 1954). Явное совпадение с нелинейным трендом исходного массива данных указывает также на то, что он может быть вершинной частью одной из составляющих гармоник, имеющих вековую или близкую к ней периодичность. Последнее позволяет надеяться, что вершина этой гармоник будет соответствовать долгожданному, более чем полувековому похолоданию. Однако этот прогноз может оправдаться только в случае естественных причин наблюдаемого потепления.

Хорошая воспроизводимость многолетнего ряда среднегодовых температур методом суммирования составляющих гармоник невольно вынуждает рассматривать данный метод как весьма перспективный в долгосрочном прогнозировании температурного режима. Попытки такого прогнозирования неоднократно предпринимались в 60, 70 и 80-х годах, когда научное сообщество не имело свободного доступа к мощной вычислительной технике (Бочков, 1966; Богданов, Кронин, 1985). Практическая проверка полученных прогнозов показывала их некоторое соответствие реальности только для 2—3-летнего периода (Бочков, 1966). Причина этого заключается в том, что рассчитываемые по разным рядам наблюдений гармоник, как правило, сохраняют свою периодичность, но амплитуда колебаний меняется. В результате прогнозируемые значения начинают все больше и больше отличаться от реальных. Так, например, глобальный тренд повышения температуры в Северном полушарии, наблюдаемый с начала 80-х годов (рис. 21), никак не может быть получен сложением типичных гармоник, составляющих ряды многих реальных гидрометеорологических наблюдений в предшествующие периоды. Это явление еще раз подтверждает необходимость изучения многолетних флуктуаций морской биоты именно в данный период общепланетарных климатических изменений.

Если западная часть Баренцева моря достаточно сильно подвержена влиянию синоптических процессов в Северной Атлантике, то в юго-восточной части Баренцева моря многолетние пульсации теплых, но уже трансформированных вод атлантического происхождения накладываются на пульсации стока р. Печоры, воздействие которого ощущается вплоть до Новой Земли. Сочетание максимальных температурных и соленостных градиентов позволяет рассматривать этот район моря как самый контрастный и изменчивый в гидрологическом отношении.

Опресняющее влияние Печоры дополняется здесь менее многоводными реками. Многолетние изменения стока р. Печоры, рассчитанные авто-

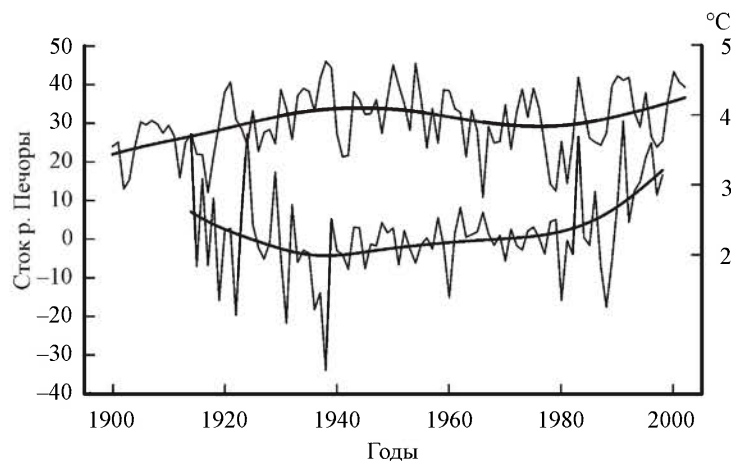


Рис. 22. Многолетняя динамика среднегодовой температуры воды в слое 0—200 м на разрезе «Кольский меридиан» (верхняя кривая) и ежегодный сток р. Печоры (нижняя кривая, доли от максимального).

Жирной линией показаны 10-летние скользящие средние.

ром по усредненным показателям для пяти гидрологических постов (Государственный водный кадастр, 1985, 1988), до 1980 г. фактически находились в противофазе (рис. 22) с многолетними изменениями температуры воды в Баренцевом море (Адров, Денисенко, 1996).¹

Ежегодное весенне-летнее распреснение с последующим интенсивным летним прогревом и глубоким зимним охлаждением создают невероятную по сложности и непостоянству условий среду обитания для всех представителей зообентоса. Изменчивость и контрастность этой среды в ближайшем будущем, вероятно, будет только усиливаться, поскольку начиная с 80-х годов XX в. в стоке р. Печоры наблюдается достаточно устойчивый положительный тренд (рис. 22), коррелирующий с ростом температуры воды в Баренцевом море и ростом температуры воздуха в Северном полушарии. Такое нарушение противофазного хода многолетних изменений стока Печоры и температуры воды в Баренцевом море может быть еще одним свидетельством глобального потепления.

Данное явление вполне укладывается в прогностическую схему, разработанную экспертами ACIA (2005), согласно которой сток северных рек будет увеличиваться с ростом температуры в Северном полушарии. Возможно, последующее понижение солености Северного Ледовитого океана и усиление льдообразования снизят или остановят темпы глобального потепления, а может быть и вовсе повернут эту негативную тенденцию вспять.

¹ Интересно, что именно с 1980 г. общепринято начинать отсчет современного глобального потепления.

3.4. Биогенные элементы, кислород и органическое вещество

Биогенные элементы. Необходимые для микроводорослей и макрофитов питательные соли — фосфаты, нитраты, нитриты и кремний — ежегодно поступают в водную толщу в основном из глубинных слоев в ходе осенне-зимнего вертикального перемешивания водных масс (Гидрометеорология..., 1990). При этом концентрации биогенов в центральной части Баренцева моря достигают значений, близких к максимальным для арктических вод. В прибрежных водах Кольского полуострова концентрации несколько ниже, особенно нитратов и фосфатов. Сезонная изменчивость в распределении и концентрациях биогенов обуславливается в основном гидрологическими условиями и интенсивностью продуцирования органического вещества микроводорослями и макрофитами.

Годовой цикл имеет следующие закономерности. В марте, когда еще нет вертикальной стратификации вод, распределение биогенов от поверхности до дна равномерное. В мае—июне развивается устойчивая вертикальная стратификация вод и концентрации питательных солей в поверхностных слоях уменьшаются благодаря фотосинтетической активности планктона. Придонные слои, наоборот, обогащаются биогенами за счет разложения отмирающих растений и животных. В сентябре стратификация остается достаточно сильной и запасы питательных веществ в поверхностных слоях окончательно истощаются, хотя в придонных слоях их концентрация может быть очень высокой. В ноябре—декабре стратификация ослабевает и начинается зимнее перемешивание.

Время достижения водными массами устойчивой вертикальной стратификации и ее полного разрушения в различных частях моря различно. Оба явления имеют место сначала в районах, прилегающих к кромке льда, затем вдоль берегов Финмаркена и Мурмана, и в последнюю очередь в центральной части моря.

Кислород. Годовой цикл содержания в воде растворенного кислорода, тесно связанный с процессами вертикальной стратификации, вертикального перемешивания и с фотосинтетической активностью фитопланктона, имеет максимум в июне и минимум в сентябре—октябре (Гидрометеорология..., 1990). Сезонные колебания наиболее значительны в слое 0—50 м, но с глубиной их амплитуда уменьшается. При этом в поверхностных водах концентрация кислорода всегда больше, чем в придонных. На протяжении всего годового цикла сохраняется тенденция к увеличению содержания кислорода с запада на восток и с юга на север, что прослеживается по всей толще воды. Однако в Печорском море из-за постоянного окисления выносимой пресными водами органики растворенного кислорода меньше, чем в соседних районах.

Органическое вещество. Распределение неживого органического вещества в водной толще Баренцева моря характеризуется двумя закономерностями: его количество возрастает в направлении с юга на север и уменьшается с увеличением глубины (Романкевич и др., 1982). Практически все органическое вещество продуцируется живыми организмами, более чем на 96 % оно представлено растворенными формами и лишь немногим более 3 % — взвешенными. Однако именно взвешенное органическое вещество

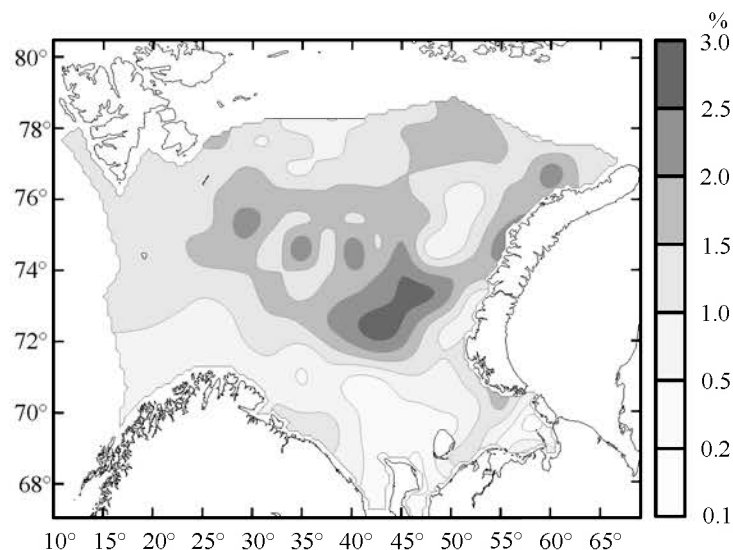


Рис. 23. Содержание органического вещества (%) в донных осадках.

является наиболее лабильным и легко усваивается гидробионтами (Романкевич и др., 1982). В процессе седиментации дна достигает порядка 20 % от массы органического вещества, находящегося в фотическом слое в форме взвеси. При этом огромное количество мертвой органики захоранивается в мелкозернистых донных осадках и в дальнейшем практически не поддается биологической утилизации. Вместе с тем именно поступающее на дно органическое вещество служит источником пищи для всех организмов зообентоса, но распределение его в донных осадках не всегда совпадает с распределением биомассы зообентоса, которое помимо фотосинтеза в конкретных районах моря зависит от глубины, гранулометрического состава осадков, степени их окисленности и некоторых других факторов.

Наиболее известная карта распределения органического углерода в донных осадках Баренцева моря была построена Т. И. Горшковой (1957) на основе данных для 167 станций по материалам 1927—1931 гг. Дополнив данные Т. И. Горшковой информацией для северо-западного, центрального и юго-восточного районов, автор построил более полную карту, отражающую распределение органического углерода практически на всей акватории моря (рис. 23). В целом содержание органического углерода в осадках пропорционально содержанию в них глинистых частиц, которые имеют тенденцию накапливаться в более глубоководных районах (Горшкова, 1957; Кленова, 1960).

Основную часть органического вещества современных осадков составляет его нерастворимая фракция, которая по своему составу непосредственно примыкает к гуминовым кислотам. По целому ряду показателей она соответствует торфяной или раннебуроугольной стадии преобразования. В то же время от 5 до 62 % органического углерода осадков представлено легкоусвояемыми (легкогидролизруемыми) формами, обеспечивающими биологическую активность (Бордовский, 1974). При этом доля легкогидро-

лизуемого углерода в его основном источнике — фитопланктоне превышает 70 % (Горшкова, 1961).

Для общего содержания органического углерода ($C_{\text{орг}}$) в поверхностных осадках была получена значимая мультирегрессия ($R = 0.71$) с другими абиотическими факторами:

$$C_{\text{орг}} = 1.16 - 0.178 \cdot T_{\text{bot}} + 0.00188 \cdot D + 0.00532 \cdot P + 0.0395 \cdot I - 0.782 \cdot Hu,$$

где T_{bot} — придонная температура ($^{\circ}\text{C}$); D — глубина моря (м); P — содержание пелита в осадках (%); I — продолжительность ледового покрова 20%-ной сплоченности (число месяцев); Hu — сортированность осадков.

Если связь содержания органического углерода с гранулометрической структурой осадков была известна сравнительно давно (Горшкова, 1957), то зависимость его от остальных рассмотренных факторов до сих пор не столь очевидна. Между тем их влияние на содержание органики в осадках может объясняться достаточно просто. Так, пониженная температура придонной воды замедляет деятельность микроорганизмов, разлагающих оседающий на дно детрит, и понижает интенсивность обмена веществ бентосных животных, питающихся оседающим или свежесевшим детритом. Длительное присутствие битого разреженного льда способствует увеличению первичной продукции планктона (Denisenko, 2002). Высокая степень сортированности осадков всегда свидетельствует об их размыве и вымывании мелких фракций, представленных пелитом и органическим детритом. Глубина, по-видимому, является фактором, маскирующим другой фактор — придонную гидродинамическую активность, прямыми данными относительно которой автор, к сожалению, не располагает. С ростом глубины гидродинамическая активность уменьшается, а седиментация мелких фракций осадка и частиц органического детрита повышается.

Ранжирование всех рассмотренных факторов по степени их значимости показывает, что наиболее значимой является придонная температура воды (обуславливает около 37 % регрессии для $p < 0.001$), далее следуют глубина моря (около 30 % регрессии для $p < 0.001$), доля пелита в осадках (около 17 % регрессии для $p < 0.001$), продолжительность ледового покрова (около 9 % регрессии для $p = 0.098$) и сортированность осадков (около 7 % регрессии для $p = 0.11$). Сильные различия между обычными и частными корреляциями, рассчитанные для доли пелита и сортированности осадков по отношению к содержанию органического углерода, могут свидетельствовать о том, что эти предикторы скоррелированы с некоторыми из других проанализированных факторов.

Органическое вещество активно участвует в физико-химических процессах, происходящих в донных осадках, создавая восстановительную среду, в которой высшие окислы железа и марганца переходят в закисные формы. Степень окисления железа и марганца, поступающего в море с речными водами, зависит от количества органического вещества в осадках. При этом полуторные окислы железа и отчасти марганца служат основным красителем горных пород и современных осадков. В коричневых осадках Баренцева моря соотношение окиси и закиси железа превышает 2, в зеленовато-серых оно меньше 2 (Горшкова, 1931). В южной части

моря на зеленовато-серых, восстановленных достаточным количеством органического вещества осадках поверхностная бурая пленка окислов неустойчива. Под нею сохраняется зеленовато-серая окраска, но в плотных осадках, т. е. при большом количестве органического вещества и ограниченном доступе кислорода, нижние слои окрашиваются в черный цвет сернистым железом (Кленова, 1960).

Аналогичным образом органическое вещество создает восстановительную среду и для образования растворимых закисных соединений марганца. При этом нерастворимые окислы марганца, подобно окиси железа, окрашивают осадки в коричневые тона вплоть до шоколадного (в Карском море). Однако преобладание такой окраски осадков в северных районах Баренцева моря объясняется, по нашему мнению, не столько привносом сюда железа и марганца водами сибирских рек в условиях замедленной обломочной седиментации (Кленова, 1960), сколько малым количеством оседающего органического вещества. Для моря Лаптевых автором показано, что зеленовато-серые осадки отчетливо и детально маркируют зоны влияния стока крупнейших рек, в частности р. Лены (Sirenko et al., 2004).

Г л а в а 4

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООБЕНТОСА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

Поиск закономерностей количественного распределения зообентоса в Баренцевом море был начат вскоре после успешного внедрения отечественными гидробиологами в практику морских исследований количественных орудий лова. Высказывались мнения об обратной связи глубины моря и биомассы донных животных в конкретном месте, о зависимости биомассы от интенсивности вентиляции придонных слоев воды, о важной роли седиментации органического вещества в развитии зообентоса и т. п. (Идельсон, 1933; Филатова, 1938; Броцкая, Зенкевич, 1939).

Эти положения, однако, не были подкреплены статистическими выкладками. Отсутствовали сведения о распределении первичной продукции и интенсивности процессов седиментации органического вещества. Все это обуславливало дискуссионность и неоднозначность выводов, которыми завершались попытки решения данной проблемы.

Современные статистические методы и геоинформационные технологии позволили автору провести комплексное исследование закономерностей количественного распределения зообентоса с учетом не только фактических данных по биомассе, численности, таксономическому и трофическому составу донного населения, параметрам среды, но и расчетных величин первичной и вторичной продукции.

К анализу были привлечены архивные материалы ЗИН РАН, ПИНРО и ПО РАН по количественному учету донной фауны Баренцева моря, собранные экспедициями ПЛАВМОРНИН, ГОИН и ПИНРО в 1924—1932 гг. на 550 станциях и в 1968—1970 гг. на 417 станциях. В обоих случаях результаты бентосных съемок в Баренцевом море характеризуют в основном распределение зообентоса в периоды, близкие по среднегодовой температуре воды, но разные по направлению гидролого-климатических трендов. Кроме того, использованы материалы одной из последних бентосных съемок северо-центральной части Баренцева моря (47 комплексных океанологических станций), организованной и выполненной в 2003 г. при непосредственном участии автора.

4.1. Распределение зообентоса и абиотические факторы

Построенные карты распределения биомассы зообентоса для разных периодов исследований (рис. 24) различаются в основном деталями и абсолютными интегральными значениями биомассы, но в целом отражают одинаковые закономерности генерального распределения донной фауны в Баренцевом море. Карты биомассы в единицах энергетического эквивалента очень сходны с картами влажной биомассы, поскольку связь энергетического эквивалента общей биомассы зообентоса с его влажной фиксированной массой близка к функциональной (Денисенко, Титов, 2003), несмотря на большую разницу в энергетической ценности разных животных. Регрессия для эмпирических значений влажной биомассы и ее энергетического эквивалента может быть аппроксимирована уравнением

$$C_{\text{орг}} = (0.056 \pm 0.002) \cdot M_{\text{в}}^{(0.906 \pm 0.007)},$$

а для интерполяционных узлов карты конической проекции — уравнением

$$C_{\text{орг}} = (0.045 \pm 0.003) \cdot M_{\text{и}}^{(0.944 \pm 0.012)},$$

где $M_{\text{в}}$ — влажная фиксированная биомасса зообентоса (г/м²). В обоих уравнениях значение константы-сомножителя¹ свидетельствует о более низкой калорийности морского зообентоса по сравнению с приводимой А. Ф. Алимовым (1989) для пресноводной донной фауны. Это может быть обусловлено преобладанием в фауне Баренцева моря двустворчатых моллюсков и иглокожих, в теле которых велика доля карбоната кальция. Заметное отличие показателя степени от 1 также может объясняться тем, что области с максимальными значениями биомассы в водоеме заселены в основном двустворчатыми моллюсками и усообразными.

На построенных картах распределения биомассы отчетливо выделяются зоны повышенных значений в районе Медвежинско-Шпицбергенского и Надеждинского мелководий, вдоль побережья Новой Земли, в Печорском море, Чёшской губе, к северу от Лофотенских островов и на Центральной возвышенности. Карта, построенная автором по материалам 1968—1970 гг., практически не отличается от карты, опубликованной Т. В. Антиповой (1975а) по этим же материалам, но рассчитанное автором значение средней биомассы составляет 59.5, а не 80 г/м² (Антипова, 1975а). Среднее значение биомассы, рассчитанное автором настоящей монографии по материалам 1924—1932 гг. (147 г/м²), практически совпадает с опубликованным ранее (Зенкевич, 1963). Однако карта, построенная автором по тем же материалам, отличается от карты, опубликованной В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939), что объясняется игнорированием названными исследователями некоторых материалов по северо-западной, западной и юго-западной частям моря (Броцкая, 1930; Идельсон, 1930; Филатова, 1938; Лейбсон, 1939). В своих более поздних работах Л. А. Зенкевич устраняет этот недостаток.

¹ Параметры уравнений рассчитаны с помощью профессионального статистического пакета Systat 9.0. Применение для этого общепользовательской программы Excel 2003 дает несколько иные результаты.

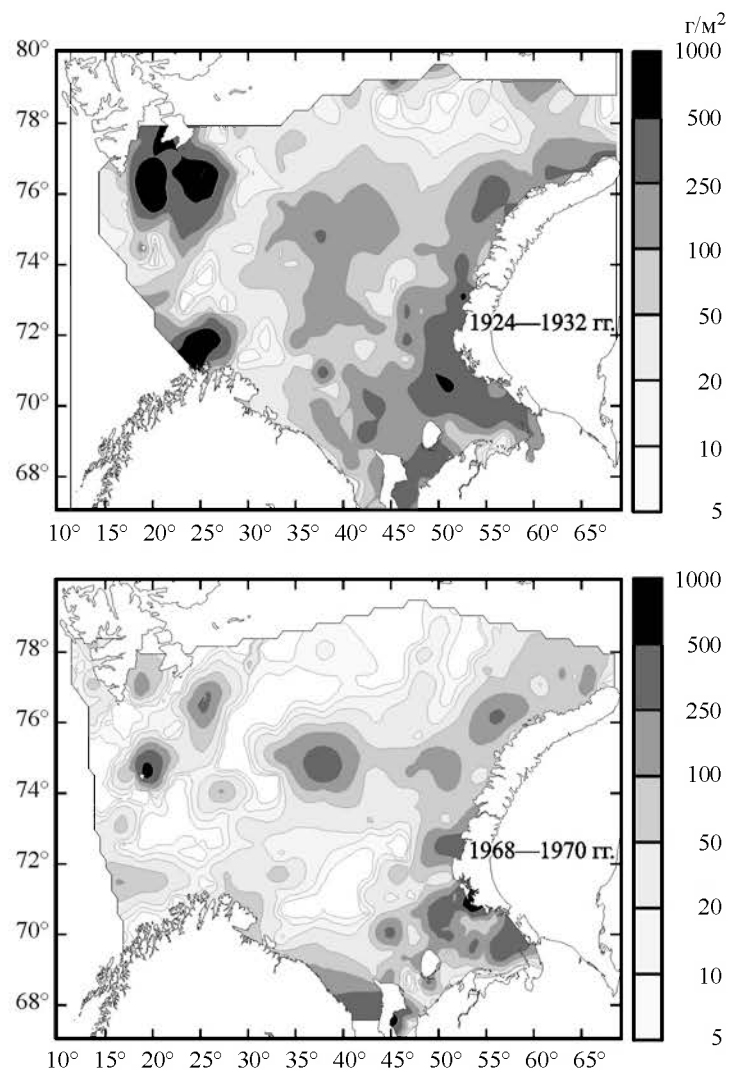


Рис. 24. Распределение общей биомассы зообентоса (г/м^2) в разные периоды исследований.

Различия в абсолютных значениях на обеих картах (1924—1932 и 1968—1970 гг.) в конкретных точках могут обуславливаться как различиями в методах пробоотбора и обработки фаунистического материала, так и многолетними флуктуациями донных экосистем. Кроме того, сетки станций количественного учета в разные периоды исследований были различными (см. гл. 2, рис. 6), хотя орудия лова и методика отбора проб в обоих случаях были одинаковыми (Антипова, 1975а). Более равномерно и компактно во времени работы выполнялись в 1968—1970 гг., однако в результате утраты материалов одного рейса НИС «Николай Маслов» (1968 г.) данные по южно-центральной части моря для этого периода отсутствуют. Сетка станций в 1924—1932 гг. была менее равномерна и компактна во

времени. Основные работы в этот период в открытой части моря были выполнены в 1927—1932 гг.

Несмотря на указанные различия, распределение биомассы зообентоса на обеих картах явно демонстрирует обратную зависимость от глубины моря (рис. 24). Одной из вероятных причин этого явления М. С. Идельсон (1933) считал «уменьшение количества органического вещества в придонном слое воды и в грунте». Наряду с этим В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич (1939) объясняли снижение биомассы зообентоса с глубиной уменьшением «вентиляции придонных слоев воды». Позднее Л. А. Зенкевич (1961) однозначно признал ведущую роль обилия пищи в распределении зообентоса и пришел к выводу, что «общий уровень плотности поселений зообентоса обуславливается количеством питательных ресурсов» (Зенкевич, 1970).

Обработка архивных материалов многолетних гидрологических наблюдений за последние 100 лет показала, что основные гидрологические факторы, определяющие количественную и качественную структуру зообентоса в открытых районах Баренцева моря, имеют достаточно четкую региональную выраженность. Температура наиболее значима в западной, юго-западной и южной частях моря, а соленость — только в юго-восточной.

Предпринятые автором прямолинейные попытки связать причины многолетних изменений качественных и количественных характеристик зообентоса Баренцева моря с многолетними изменениями температуры воды на основе наблюдений по разрезу «Кольский меридиан» дали неоднозначные результаты. Так, если принять за среднегодовую норму для этого разреза $3.88\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Терешенко, 1997), то получится, что средняя аномалия температуры воды в 1924—1932 гг. составляла $\text{минус } 0.05 \pm 0.10\text{ }^{\circ}\text{C}$, в 1963—1970 гг. — $\text{минус } 0.21 \pm 0.15\text{ }^{\circ}\text{C}$. Могла ли отрицательная, статистически незначимая разница в $0.16\text{ }^{\circ}\text{C}$ стать причиной более чем 2-кратного снижения общей биомассы зообентоса? Скорее всего — нет, но существенно повлиять на распределение видов, границы ареалов которых проходят по Баренцеву морю, могла.

В настоящее время единственным, давно опубликованным и не вызывающим сомнений результатом выполненных в Баренцевом море наблюдений за многолетними изменениями зообентоса является факт реакции некоторых видов бореальных беспозвоночных на современные гидрологические флуктуации (Черемисина, 1948; Несис, 1960). При этом, как правило, имеет место не изменение границ или площадей ареалов обитания, а изменение численности особей в пограничных популяциях (Зенкевич, 1963; Galkin, 1998).

Автором были проанализированы особенности количественного распределения зообентоса в Баренцевом море в зависимости от основных абиотических факторов в 1968—1970 гг. с использованием мультирегрессионного метода. Из факторов среды в качестве биологически наиболее значимых для анализа были выбраны глубина, среднемноголетние среднегодовые значения температуры воды в поверхностном (на глубине 2—5 м) и в придонном слоях и по всей водной толще, среднемноголетняя продолжительность ледового покрова 20%-ной сплоченности, степень сортированности донных осадков, доля в осадках песка, алеврита, пелита и органического углерода.

Из всех рассматриваемых абиотических факторов среды непосредственно с количественными характеристиками зообентоса коррелируют

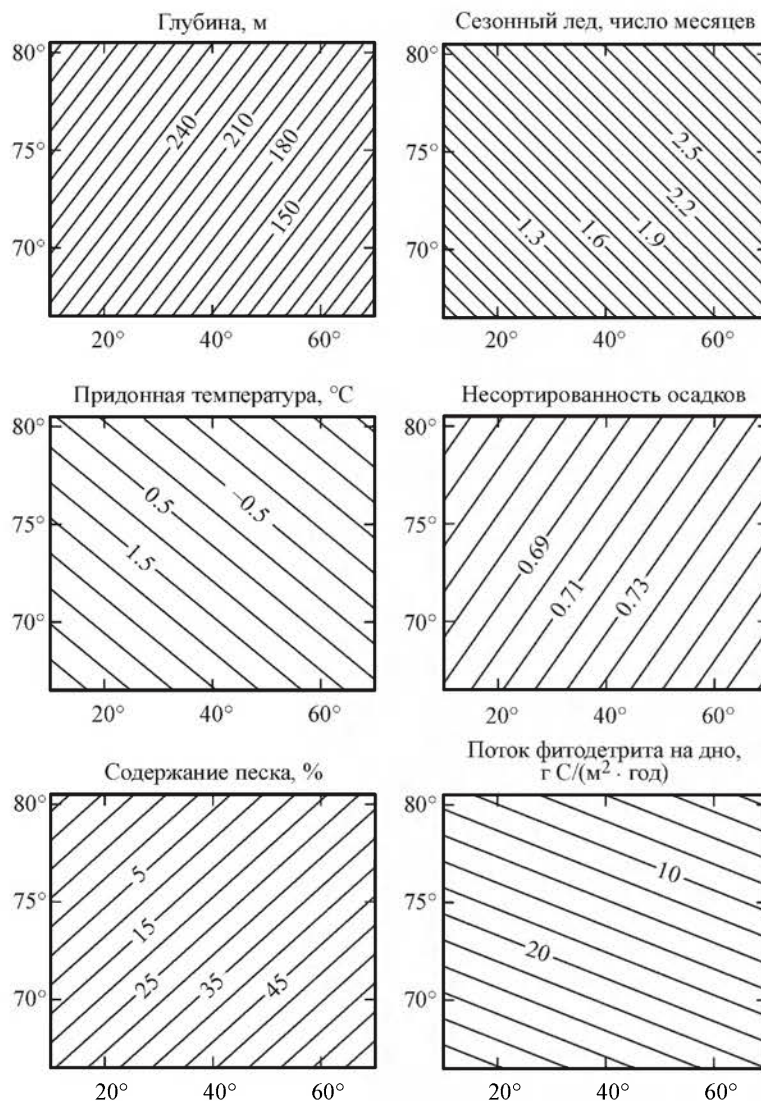


Рис. 25. Трендовые поверхности для основных абиотических факторов, первичной продукции, биомассы и продукции зообентоса в Баренцевом море.

По оси абсцисс — восточная долгота, град.; по оси ординат — северная широта, град.

лишь некоторые и только на уровне, соответствующем статистическим тенденциям ($R < 0.5$). Построенные трендовые поверхности для всех рассмотренных показателей и факторов демонстрируют, насколько они скоррелированы между собой (рис. 25). Близкий, одинаковый или противоположный наклон свидетельствует о наличии сильной корреляции (Берлянт, 1986).

Выполненный мультирегрессионный анализ позволил оценить индивидуальную силу влияния каждого из факторов на биомассу и продукцию зообентоса. Результаты вычислений стандартных мультирегрессий (со

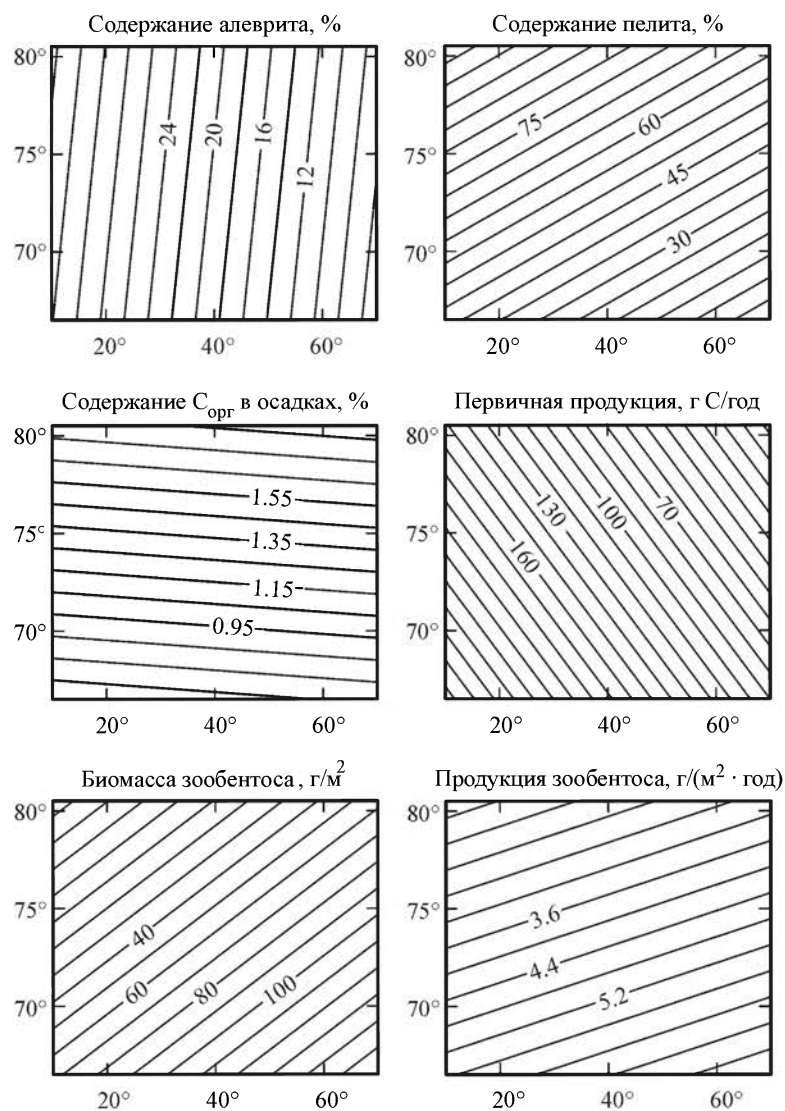


Рис. 25 (продолжение).

свободной константой и без нее) после отсеивания независимых взаимоскоррелированных переменных *ridge*-методом показали, что достоверно значимое влияние на общую биомассу зообентоса оказывают глубина и продолжительность ледового покрова 20%-ной сплоченности, среднегодовая придонная температура воды и содержание пелита в осадках (табл. 2 и 3).

Глубина и температура негативно влияют на зависимую переменную, причем влияние температуры в 1.5 раза слабее, чем влияние глубины. Последнее в сочетании с большей, чем у глубины, избыточностью и большим коэффициентом множественной детерминации может указывать на существенную связь придонной температуры с другими факторами.

Таблица 2

**Параметры гребневой регрессии со свободной константой
для зависимости общей биомассы зообентоса от абиотических факторов среды
(откорректированный $R^2 = 0.254$)**

Члены регрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	T	p
Свободная константа*	172.7	35.86	—	—	—	0.000
Глубина*	-0.266	0.063	-0.345	0.082	0.582	0.000
Продолжительность ледового покрова*	8.854	4.080	0.158	0.073	0.719	0.031
Поверхностная температура	7.792	4.163	0.187	0.010	0.264	0.063
Придонная температура*	-12.33	6.044	-0.212	0.102	0.263	0.043
Содержание в осадках:						
органического углерода	-13.94	12.22	-0.090	0.079	0.621	0.255
песка*	-0.892	0.412	-0.230	0.106	0.268	0.032
пелита*	-0.837	0.421	-0.223	0.112	0.302	0.048

Примечание. Здесь и далее, табл. 3—5, 7, 8, 15—17, 32—37: B — коэффициент в уравнении регрессии; β — стандартизованное значение B ; R^2 — коэффициент множественной детерминации для зависимой переменной (квадрат корреляции с другими переменными); T — толерантность переменной (1 — избыточность); p — вероятность нулевой гипотезы для переменной.

* Значимые члены регрессии ($p \leq 0.05$).

Помимо глубины и температуры по результатам анализа со свободной константой весьма значимым положительным регрессором оказывается продолжительность ледового покрова 20%-ной сплоченности. Раньше было показано, что этот фактор во многом определяет величину валовой первичной продукции планктона во всех арктических морях и тем самым положительно влияет на количественное развитие зообентоса (Denisenko, 2002, 2004a).

Таблица 3

**Параметры гребневой регрессии без свободной константы
для зависимости общей биомассы зообентоса от абиотических факторов среды
(откорректированный $R^2 = 0.439$)**

Члены регрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	T	p
Глубина*	-0.141	0.049	-0.333	0.116	0.226	0.004
Придонная температура	-10.37	6.887	-0.158	0.105	0.274	0.134
Температура водной толщи	6.852	5.810	0.154	0.131	0.177	0.240
Поверхностная температура	2.605	4.376	0.074	0.124	0.198	0.552
Продолжительность ледового покрова*	13.09	3.601	0.317	0.087	0.399	0.000
Несортированность осадков*	39.81	20.34	0.284	0.145	0.144	0.052
Содержание в осадках:						
алеврита	0.679	0.508	0.154	0.115	0.229	0.183
пелита	0.048	0.220	0.028	0.130	0.180	0.828
песка	0.417	0.269	0.132	0.085	0.419	0.123
органического углерода	-2.897	8.864	-0.040	0.122	0.204	0.744

Примечание. См. пояснения к табл. 2.

Несмотря на высокую статистическую значимость, из регрессии выпадает такой фактор, как содержание песка в осадках. Он имеет частную корреляцию, противоположную по знаку парной корреляции с зависимой переменной, и высокий коэффициент множественной детерминации, что однозначно указывает на его сильную скоррелированность с другими независимыми переменными. Содержание в осадках пелита, как и содержание песка, демонстрирует достаточно сильную негативную связь с биомассой зообентоса, но вероятность нулевой гипотезы для этого фактора приближается к критической, а коэффициент множественной детерминации почти так же высок, как и для содержания песка. Тем не менее чрезмерное содержание пелита в осадках действительно может отрицательно воздействовать на обилие зообентоса вследствие рыхлости, вязкости и легкой взмучиваемости грунта даже незначительными течениями. Обычно такие осадки формируются во впадинах с ярко выраженными застойными явлениями, и в связи с этим уместно вспомнить мнение Л. А. Зенкевича (Броцкая, Зенкевич, 1939) о важной роли вентилируемости придонных вод для количественного развития зообентоса.

Видимо не случайно в мультирегрессии без свободной константы оба вышеперечисленных гранулометрических фактора замещаются одним — общей несортированностью донных осадков с вероятностью нулевой гипотезы, равной критической. При этом корреляция данного фактора с содержанием пелита — отрицательная (рис. 25), а сама несортированность осадков (разнообразие гранулометрического состава), по-видимому, действительно положительно влияет на биомассу зообентоса, поскольку на неоднородных осадках могут жить разные мало конкурирующие между собой животные.

Примечательно, что сравнение карт гранулометрического состава донных осадков и распределения общей биомассы (см. выше, рис. 11, 14 и 24) действительно указывает на хорошо отсортированные песчаные осадки как наименее благоприятные для массового развития зообентоса. Наименьшая биомасса донных животных отмечена на чистых песках, распространенных у берегов Мурмана и в Печорском море. По нашему мнению, это является результатом преимущественно следующих причин. Вымывание более мелких частиц при сортировке песка приводит к уменьшению взаимного сцепления песчинок и увеличению подвижности осадка. Вследствие этого сами частицы песка (начиная с более мелких) становятся подвижными, перемещаясь по дну волочением или сальтацией (Романовский, 1977), и механически тревожат крупных животных, повреждая мелких. Вероятно, песчаная размерность осадка является той критической размерностью, начиная с которой большинство животных, особенно при пульсациях придонных течений, перестает выдерживать механическое воздействие со стороны движущихся по дну частиц осадка. Видимо, по этой же причине слабо заселены и более крупнозернистые отсортированные осадки.

В целом по результатам построенной мультирегрессии, включающей константу, глубина обуславливает 35 % регрессии, продолжительность ледового покрова — 16, придонная температура — 21, содержание пелита — 22 %. В случае мультирегрессии без константы все три регрессора (глубина, продолжительность ледового покрова и несортированность осадков) обуславливают примерно одинаковую долю регрессии — 17—20 %.

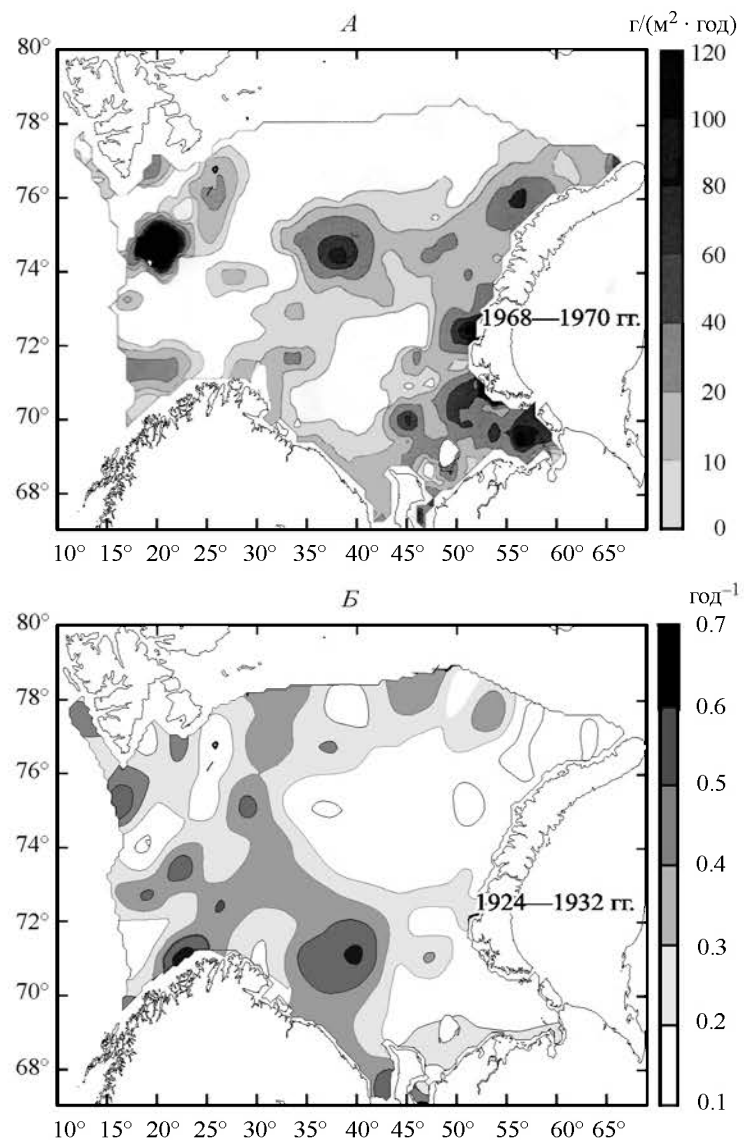


Рис. 26. Распределение общей продукции зообентоса (А; $\text{г}/\text{м}^2$ в год) и скорости оборота биомассы (Б; год^{-1}).

На общую продукцию зообентоса (рис. 26) значимо влияют только два фактора из рассмотренных — глубина и придонная температура (табл. 4 и 5). Влияние придонной температуры статистически менее достоверно и отрицательно. При этом влияние температуры водной толщи более достоверно, но данная переменная выпадает из регрессии из-за разных знаков парной и частой корреляции. Вместе с тем ее положительное влияние на продукцию вполне закономерно, в то время как непосредственное отрицательное влияние придонной температуры малообъяснимо.

Таблица 4

Параметры гребневой регрессии со свободной константой
для зависимости общей продукции зообентоса от абиотических факторов среды
(откорректированный $R^2 = 0.126$)

Члены регрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	T	p
Свободная константа	7.416	10.47	—	—	—	0.480
Глубина*	-0.027	0.007	-0.357	0.095	0.495	0.000
Придонная температура	-2.180	1.183	-0.387	0.210	0.102	0.067
Температура водной толщи	1.725	0.908	0.384	0.202	0.111	0.059
Продолжительность ледового покрова	0.589	0.474	0.109	0.088	0.589	0.215
Несортированность осадков	-2.061	9.733	-0.016	0.075	0.794	0.833
Содержание в осадках:						
алеврита	0.087	0.089	0.108	0.111	0.364	0.333
пелита	0.011	0.067	0.031	0.185	0.132	0.865
песка	-0.035	0.077	-0.094	0.204	0.109	0.645
органического углерода	0.001	1.449	0.000	0.097	0.479	0.100

Примечание. См. пояснения к табл. 2.

По-видимому, в случае с придонной температурой имеет место скоррелированность данного абиотического фактора с одним из неучтенных биотических факторов, например с увеличением дыхания самого макрозообентоса, с ускоренным разложением оседающего детрита бактериями и с поглощением его мейобентосом при повышении температуры. Наиболее интенсивно это должно происходить в теплые годы и в годы с аномально большим прогревом придонных слоев воды. Соответственно в холодные годы и в годы с аномально низкими придонными температурами зообентос

Таблица 5

Параметры гребневой регрессии без свободной константы
для зависимости общей продукции зообентоса от абиотических факторов среды
(откорректированный $R^2 = 0.313$)

Члены регрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	T	p
Глубина*	-0.027	0.007	-0.357	0.095	0.495	0.000
Придонная температура	-2.180	1.183	-0.387	0.210	0.102	0.067
Температура водной толщи	1.725	0.908	0.384	0.202	0.111	0.059
Продолжительность ледового покрова	0.589	0.474	0.109	0.088	0.589	0.215
Несортированность осадков	-2.061	9.733	-0.016	0.075	0.794	0.832
Содержание в осадках:						
алеврита	0.087	0.089	0.108	0.111	0.364	0.333
пелита	0.011	0.067	0.031	0.185	0.132	0.865
песка	-0.035	0.077	-0.094	0.204	0.109	0.645
органического углерода	0.001	1.449	0.000	0.097	0.479	0.999

Примечание. См. пояснения к табл. 2.

будет получать больше пищи из пелагиали, что должно положительно отражаться на его биомассе и продукции.

В пространственном распределении величин скорости оборота биомассы глубина и температура обуславливают не более 63 % регрессии (41 и 22 % соответственно для регрессии без константы). Однако на построенной карте (рис. 26) хорошо видно, что в наиболее холодных северо-восточных районах моря P/B -соотношение в несколько раз меньше, чем в юго-западных районах. Обычная пошаговая мультирегрессия дает гораздо меньший коэффициент множественной корреляции ($R^2 = 0.16$), но температура в ней играет в три раза большую роль, нежели глубина, что, по-видимому, и соответствует действительности.

4.2. Вертикальный поток фитодетрита и зообентос

Сравнительно высокая для приарктических широт рыбопродуктивность Баренцева моря обуславливается высокой первичной продуктивностью водоема (Skjoldal, Ray, 1989). Аналогичное объяснение может быть дано и большим биомассам зообентоса, характерным скорее для таких высокопродуктивных морей, как Берингово и Чукотское (Grebmeier, 1993). Общепринято считать, что первичная продукция в зонах влияния атлантических вод выше, нежели в зонах влияния арктических (Slagstad, Wassmann, 1996). Вместе с тем высокие значения биомассы зообентоса в некоторых высокоширотных районах Баренцева моря ставят под сомнение прямую зависимость количественного развития донной фауны от продукции фитопланктона. При этом наблюдаемые феномены могут объясняться как неверными оценками величин первичной продукции, так и меньшими потерями фитодетрита¹ при его осаднении на дно.

Исследования продукции фитопланктона Баренцева моря велись давно и разными методами, однако интегральные характеристики удалось получить лишь недавно. В России и в Норвегии были практически одновременно выполнены оценки первичной продуктивности на основе расчетов потребления фитопланктоном биогенов, их последующей регенерации и адвекции в фотическую зону. Так, по данным О. В. Титова (1995а, 1995б), среднегодовая первичная продукция фитопланктона в Баренцевом море составляет 118 г С/м². Д. Слагстад и П. Вассманн (Slagstad, Wassmann, 1996) получили несколько меньшие ее величины — 40—90 г С/м². При этом они показали, что в теплые годы в юго-западной прибрежной части моря продукция на 10 % ниже, чем в холодные годы, а в центральной части — на 30 % выше. Для сравнения нужно указать, что в других арктических морях среднегодовая первичная продукция фитопланктона меньше: в Карском море — 40 г С/м² в год, Лаптевых — 32, Восточно-Сибирском — 32, Чукотском — 20—200(?) г С/м² в год; в бореальных и высокобореальных эта величина выше: в Беринговом море — 400 г С/м² в год, Охот-

¹ В открытых районах морских водоемов фитопланктон продуцирует почти 100 % органического вещества, поступающего в бенталь в виде фитодетрита или органики, переработанной гетеротрофами.

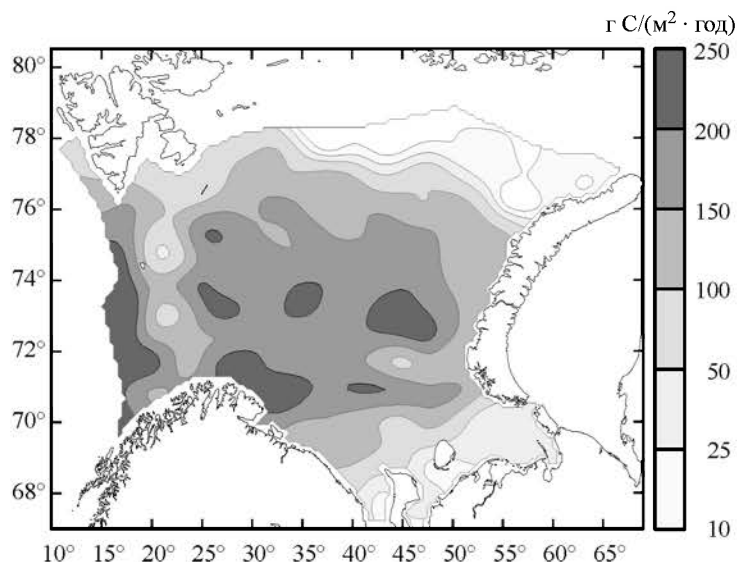


Рис. 27. Срединоголетние ежегодные величины первичной продукции ($\text{г C}/\text{м}^2$ в год) (по: Денисенко, Титов, 2003, с изменениями).

ском — 150, Исландском — 150 $\text{г C}/\text{м}^2$ в год (Sakshaug, 2003). Примерно такое же соотношение между величинами продукции для разных арктических морей России получается, если пересчитать на единицу площади данные самых последних отечественных сводок (Виноградов и др., 2000; Бергер, 2007; Бергер, Примаков, 2007): в Баренцевом море — 39 $\text{г C}/\text{м}^2$ в год, Белом — 33, Карском — 15, Лаптевых — 19, Восточно-Сибирском — 14, Чукотском — 71 $\text{г C}/\text{м}^2$ в год.

Распределение величин первичной продукции (рис. 27) на построенной карте практически никак не коррелирует с распределением биомассы зообентоса, что противоречит общей схеме для арктических морей (Golikov, Scarlato, 1989) и лишь указывает на то, что юго-западные районы Баренцева моря более продуктивны, нежели северо-восточные. Впрочем, такой же вывод можно сделать и при анализе карт распределения первичной продукции по данным из литературных источников (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977; Wassmann, Slagstad, 1993; Виноградов и др., 2000).

Несмотря на то что оценки годовых величин первичной продукции, полученные О. В. Титовым (Денисенко, Титов, 2003), превышают оценки, приводимые в других публикациях (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977; Wassmann, Slagstad, 1993; Виноградов и др., 2000), общие тенденции пространственного распределения первичной продукции на акватории Баренцева моря схожи. Ранее построенная карта пространственного распределения среднегоголетних величин первичной продукции в южной части моря, по данным за отдельные месяцы (Титов, 1994), неплохо согласуется с полями значений, полученных по результатам натурных наблюдений (Хромов, 1981; Бобров, 1982; Савинов, Бобров, 1990, 1995), выполненных разными методами в районах, свободных от ледового покрова. При этом величины продукции, полученные по данным об изменении со-

держания фосфатов, в целом также превышают данные натурных наблюдений.

Вместе с тем не только результаты математического моделирования (Wassmann, Slagstad, 1993; Slagstad, Stokke, 1994), но и инструментальные полевые наблюдения с параллельным использованием различных методов могут давать существенно различающиеся величины первичной продукции *in situ* (Сапожников и др., 2000). При этом часто отмечают, что радиоуглеродные измерения или измерения другими методами, откалиброванными по радиоуглеродным, могут занижать величины первичной продукции по сравнению с гидрохимическими методами (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977; Falkowski, Kiefer, 1985; Сапожников и др., 2000).

Учитывая допущения, сделанные при балансовых расчетах годовых величин первичной продукции в Баренцевом море, не следует рассматривать оценки, использованные в настоящей работе, как претендующие на большую достоверность по сравнению с другими. Вместе с тем вполне очевидным является и существенное преимущество рассматриваемых результатов, поскольку в их статистической основе лежит многолетний массив данных, полученных в результате инструментальных измерений по всей водной толще.

Отсутствие видимой корреляции распределения величин первичной продукции с распределением биомассы зообентоса в Баренцевом море противоречит конкретным результатам, полученным для Чукотского моря, где обнаружена явная зависимость распределения зообентоса от биомассы фитопланктона (Grebmeier, 1993). Причина этого, по нашему мнению, связана с различиями в характере донного рельефа сравниваемых морей. Дно Чукотского моря представляет собой уплощенную равнину с незначительным уклоном к центру при средней глубине немногим более 80 м. Дно Баренцева моря сильно расчленено, и для него характерны перепады глубин в сотни метров при средней глубине 200 м. Благодаря этому за счет биологической деградации в различных районах моря дна достигают разные доли органического вещества, продуцируемого фитопланктоном. В Чукотском море вследствие значительно меньших перепадов глубин эти доли в разных районах моря могут быть вполне сопоставимы. Поэтому связь количественного распределения зообентоса с распределением биомассы фитопланктона (которая пропорциональна величине первичной продукции) там не маскируется фактором глубины, а проявляется весьма отчетливо.

Слабое влияние первичной продукции на биомассу и продукцию зообентоса подтверждается помимо визуального сравнения карт распределения еще и мультирегрессионным анализом. Величины этих количественных показателей, как и следовало ожидать, оказались пропорциональными температуре воды и обратно пропорциональными продолжительности ледового покрова. Вероятно, основную роль в регулировании потока органического вещества из пелагиали на дно играют зоопланктон и специфические механизмы ускоренной доставки в бенталь отмершего фитопланктона.

Распределение величин потока детрита на дно в Баренцевом море (рис. 28) в отличие от распределения величин первичной продукции демонстрирует большее сходство с распределением биомассы зообентоса.

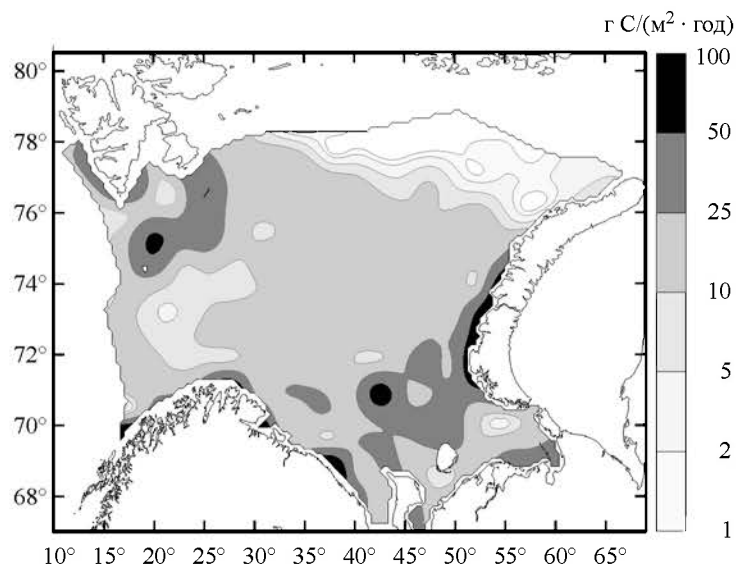


Рис. 28. Срединоголетние ежегодные величины потока фитодетрита на дно ($\text{г C}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$ в год) (по: Денисенко, Титов, 2003, с изменениями).

При этом четко выделяется три зоны интенсивной седиментации органического вещества: на северо-западе моря, в центре моря и в южной, юго-восточной и восточной его частях.

Значимая корреляция величин потока детрита и энергетического эквивалента биомассы зообентоса возрастает при уменьшении числа узлов интерполяционной решетки. Для 450 равноотстоящих узлов на полной карте Баренцева моря, выполненной в конической проекции, коэффициент корреляции составляет 0.38 при минимальном допустимом его значении 0.16, для 176 узлов на полной карте — 0.41 при минимальном допустимом значении 0.25, для 40 узлов — 0.57 при минимальном допустимом значении 0.49 и для 18 узлов — 0.75 при минимальном значении 0.68.

Данное явление автор объясняет сглаживанием случайных и неслучайных погрешностей в исходной информации, которые неизбежно возникают по целому ряду причин. Ими могут быть ошибки в координатной привязке местоположения станций (особенно в 20—30-х годах XX в.), неодинаковое качество работы орудий лова на разных донных осадках, незначительные неисправности орудий лова, потери части проб при работе в штормовых условиях, различия в методах промывки и сортировки зообентоса и т. п.

Необходимо отметить, что рассчитанные величины потока детрита не претендуют на абсолютную точность, но в целом соответствуют необходимым для обеспечения жизнедеятельности донной фауны количествам органического вещества. Соотношение ежегодного рациона и биомассы зообентоса, вычисленное автором для северо-западной части моря по экспериментальным данным (Piepenburg et al., 1995) и уравнениям связи биомассы, рациона, продукции и энергетических затрат в популяциях консументов (Алимов, 1989), составляет 1.53 при средних значениях P/B -коэф-

фициента 0.30 год^{-1} . При среднемноголетних для Баренцева моря значениях потока детрита на дно 18.95 г С/м^2 в год и средней биомассе в 20—30-х годах 147 г/м^2 (5.04 г С/м^2) поток энергии через донные сообщества составлял $5.04 \cdot 1.53 = 7.71 \text{ г С/м}^2$ в год, или немногим более 41 % от потока детрита. При аналогичных значениях потока детрита и средней биомассе зообентоса в 60-х годах 59.5 г/м^2 (2.06 г С/м^2) поток энергии через донные сообщества составлял $2.06 \cdot 1.53 = 3.15 \text{ г С/м}^2$ в год, или около 17 % от потока детрита. Таким образом, 60—80 % оседающего на дно органического вещества утилизируется бактериями и мейобентосом или захоранивается в донных осадках. Последняя составляющая, по-видимому, не превышает 1 % от величины первичной продукции планктона (Кузнецов, Троцюк, 1995).

Несоответствие небольших значений потока детрита и высокой биомассы зообентоса, особенно в Печорском море, наряду с причинами, обсуждаемыми ниже, может объясняться еще и возможными погрешностями работы модели расчета первичной продукции в относительно мелководных районах, где рециклинг биогенов всегда интенсивнее, чем в глубоководных. Последнее происходит благодаря штормовому перемешиванию и многочисленным мелкомасштабным явлениям подъема глубинных вод вследствие ветрового сгона и горизонтальных циклонических завихрений приливо-отливных и постоянных течений. На картах биомассы (особенно по материалам 20—30-х годов) обобщены данные для локальных районов моря, полученные в разные годы, в то время как оценка величин первичной продукции была проведена по обобщенным многолетним данным для всей акватории моря. Кроме того, следует помнить, что вследствие особенностей сезонной динамики продукционных процессов в разных районах Баренцева моря в различные климатические периоды доля первичной продукции, остающейся в пелагиали, может изменяться (Skjoldal, Rey, 1987, 1989). Используемая модель расчета потока детрита не учитывает возможного горизонтального транспорта органической взвеси и пространственной неоднородности полей зоопланктона — одного из основных потребителей фитопланктона. Многолетних данных о распределении зоопланктона по всей акватории Баренцева моря не существует, а использование информации, полученной в отдельные годы даже для достаточно обширных районов, представляется нам некорректным по причине эфемерности планктонных сообществ.

В то же время оцифровка и картирование автором данных С. С. Дробышевой (1990) по распределению в Баренцевом море таких представителей макрозоопланктона, как эвфаузииды, которые имеют смешанный характер питания и продолжительность жизни до 2 лет, дало весьма неожиданный результат (рис. 29). Среднемноголетнее за 1957—1987 гг. распределение этих рачков показывает гораздо большее сходство с распределением величин потока детрита, нежели с распределением первичной продукции. Последнее может свидетельствовать о преобладании детритофагии в питании эвфаузиид, что представляется весьма реальным, поскольку значительная часть их жизненного цикла проходит в придонных слоях воды (Тимофеев, 1996).

Заметное снижение биомассы зообентоса в области больших значений потока детрита относительно общего тренда на линиях регрессии является

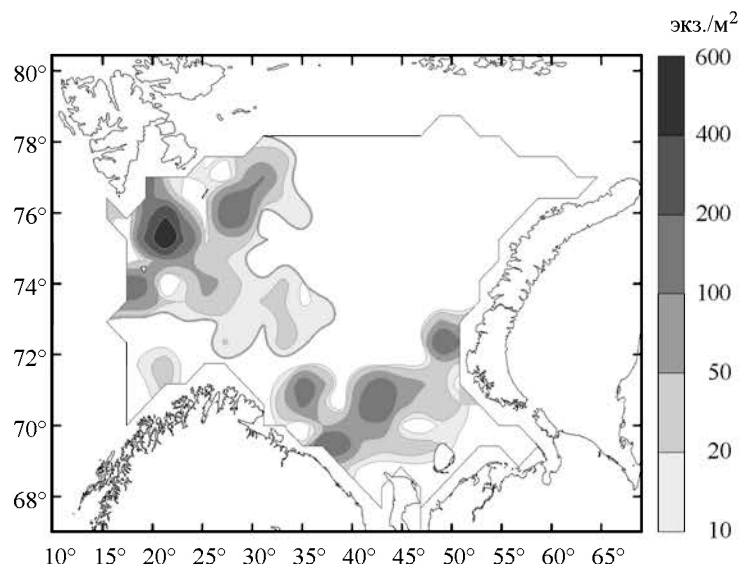


Рис. 29. Распределение численности эвфаузиид (экз./м²) (построено по: Дробышева, 1990).

отражением ситуации лишь в одном локальном районе с координатами центра 71° с. ш. и 43° в. д. Здесь отмечены высокая численность эвфаузиид и низкая биомасса бентоса, что, вероятно, может указывать на существование пищевой конкуренции между рачками и истинно донными животными.

Не утилизированный донными беспозвоночными детрит захоранивается в донных осадках. Наиболее интенсивно накопление органического углерода происходит в мелкозернистых осадках в зонах с пониженной придонной гидродинамикой. Крупнозернистые осадки, располагающиеся обычно в зонах с повышенной придонной гидродинамикой, накапливают в себе органический углерод в гораздо меньшей степени. Вместе с тем сопоставление карты-схемы содержания органического углерода в донных осадках Баренцева моря (см. рис. 23) с картой величин вертикального потока детрита показывает, что основные зоны максимальных концентраций $S_{\text{орг}}$ (северная часть Медвежинского желоба, Центральная впадина, Приноземельский желоб) совпадают с зонами минимальных величин потока. Здесь в донных сообществах, имеющих сравнительно низкую биомассу, преобладают грунтоеды и собирающие детритофаги (Кузнецов, 1970). Данный факт, по мнению автора, может объясняться горизонтальным транспортом из близлежащих районов и аккумуляцией в донных осадках впадин сильно гумифицированного и малопригодного для питания зообентоса органического вещества. Переход последнего во взвесь легко происходит вследствие меняющейся турбулентности придонных течений и жизнедеятельности гидробионтов. Результаты расширяющихся в последнее время исследований придонного нефелоидного слоя свидетельствуют в пользу именно такого объяснения.

Роль горизонтального транспорта органического вещества в функционировании сообществ зообентоса остается пока неясной, хотя для сестоно-

фагов данный фактор, безусловно, значим. Экспериментальные данные и мнения о том, как далеко может транспортироваться взвешенное в воде органическое вещество, весьма противоречивы по причине сложности механизмов, регулирующих этот процесс. Отмирающие клетки фитопланктона вопреки силе гравитации могут оставаться на одном и том же горизонте или даже подниматься в поверхностные слои воды при образовании так называемого морского «снега». Нам довелось наблюдать это явление именно в Печорском море, где так высоки значения биомассы зообентоса и относительно низки значения вертикального потока детрита на дно. Если образование морского «снега» происходит там достаточно регулярно, то высокая продуктивность местного зообентоса должна объясняться наряду с ускоренным рециклингом биогенов еще и горизонтальным транспортом органического вещества постоянными течениями из близлежащих высокопродуктивных районов к северо-западу от Печорского моря.

Таким образом, можно констатировать, что количественное распределение зообентоса и детритоядных форм макрозоопланктона в открытых частях Баренцева моря зависит в основном от интенсивности вертикального потока детрита, продуцируемого фитопланктоном. Интенсивность этого потока помимо величины первичной продукции обуславливается глубиной моря в конкретной точке, скоростью биологической деградации и возможностями горизонтального транспорта.

Автором было показано (Денисенко, 2007), что ежегодное количество оседающего на дно фитодетрита ($\text{г } C_{\text{org}}/\text{м}^2$ в год) действительно зависит не только от глубины, но и от других абиотических факторов и может быть описано достаточно значимой мультирегрессией ($R^2 = 0.49$):

$$F_b = 22.11 - 0.05 \cdot \text{Depth} + 2.55 \cdot T_{\text{strata}} + \\ + 1.50 \cdot \text{Ice} + 0.202 \cdot \text{Alevrit} + 0.134 \cdot \text{Sand},$$

где *Depth* — глубина моря (м); *T_{strata}* — среднегодовая температура в слое 0 м—дно (°C); *Ice* — продолжительность ледового покрова 20%-ной сплоченности (доля года); *Alevrit* — содержание алеврита в осадках (%); *Sand* — содержание песка в осадках (%).

Ранжирование всех рассмотренных факторов по степени их значимости показывает, что наиболее значимой является глубина моря (обуславливает около 32 % регрессии), далее следуют температура воды (27 %), доля песка в осадках (17 %), продолжительность ледового покрова (13 %) и доля алеврита в осадках (12 %). Все регрессоры значимы при $p < 0.02$. Отрицательное влияние глубины на вертикальный поток фитодетрита вполне закономерно, так как в толще воды происходят его выедание зоопланктоном и разложение микрофлорой. Более высокая температура, по-видимому, способствует ускорению стратификации водной толщи, что необходимо для начала фитопланктонного бльома (Ларионов, 1997), а продолжительность ледового покрова 20%-ной сплоченности маркирует кромку сезонного льда, где формируются наиболее интенсивные вертикальные потоки фитодетрита (Denisenko, 2002). Несколько непонятна роль содержания песка и алеврита в осадках. Возможно, эти факторы маркируют зоны повышенной гидродинамической активности и являются в какой-то степени скорре-

лированными с глубиной моря и положением фронтальных зон, которые часто повторяют положение кромки сезонного льда.

Кроме общей биомассы на предмет зависимости от условий среды были проанализированы и другие качественные и количественные показатели зообентоса. Оказалось, что все рассмотренные выше абиотические факторы на значимом уровне не коррелируют попарно ни с одним из соответствующих показателей зообентоса.

Из факторов смешанной природы значимым и единственным регрессором в мультирегрессии ($R = 0.57$) для биомассы фильтраторов вполне закономерно оказалось количество оседающего на дно детрита, для биомассы детритофагов ($R = 0.45$) — количество оседающего на дно детрита и содержание органического углерода в осадках.

Множественная регрессия ($R = 0.59$) для биомассы грунтоедов выявила единственный значимый регрессор — содержание органического углерода в осадках. Такая связь была известна и раньше (Горшкова, 1957), хотя неоднократно было показано, что максимумы содержания органического углерода и биомассы грунтоедов не всегда совпадают (Кузнецов, 1964, 1970; Денисенко, Титов, 2003). По-видимому, во многих случаях на статистическую оценку значимости этой связи влияет аккуратность отбора геологами проб осадка для анализа содержания в нем органики. По наблюдениям автора, в такие пробы часто попадают достаточно крупные животные инфавны, не говоря уже о многочисленных представителях мейобентоса, микрофитобентоса и бактериобентоса.

4.3. Зона ледовой кромки, сезонный лед и зообентос

Изучение льда как важного компонента морских экосистем имеет сравнительно непродолжительную историю. Мнение о том, что морской лед и льдообразование враждебны всему живому, все еще широко распространено, хотя уже известно, что это не так. Лед — это среда обитания многочисленных растительных и животных организмов, являющихся структурной основой так называемых криопелагических экосистем. Одноклеточные водоросли, обильно развивающиеся на нижней поверхности и в толще льда, служат пищей обитающим здесь же ракообразным, которые в свою очередь поедаются небольшими рыбами. Рыб поедают морские птицы и тюлени, обеспечивающие пищей белых медведей и часто сопровождающих их песцов. На льду происходит щенка тюленей. Вдоль кромки льда собираются косяки трески (Olafsson, Palsson, 1975; Ogilvie, Jonsdottir, 2000), концентрируются некоторые китообразные, моржи и бентосоядные птицы.

Сведения о роли морского льда в жизни донных организмов до недавнего времени были очень скудными. Было лишь известно, что на мелководьях арктических морей лед, переносимый течениями, может уничтожать обширные заросли водорослей и поселения беспозвоночных. Вмерзающие на отмелях в лед мелкие животные могут переноситься течениями на огромные расстояния. После таяния льда они часто попадают в несвойственные им районы обитания, иногда в живом состоянии, и создают тем самым биогеографические головоломки для зоологов.

Мысль о том, что морской лед является одним из основных факторов, обеспечивающих высокую продуктивность сообществ донных организмов в арктических морях, казалась до недавнего времени, мягко говоря, ненаучной, что объяснялось как субъективными, так и объективными причинами.

Так, российские данные о детальном положении сезонной кромки льда были труднодоступны из-за возможности их коммерческого использования гидрометеорологическими службами и близкими к ним организациями. Ситуация с доступом к этой информации кардинально изменилась после начала регулярных публикаций результатов спутниковых наблюдений, полученных в основном зарубежными океанографическими агентствами и институтами.

Сами биологические процессы, происходящие подо льдом и вдоль кромки льда, также были изучены весьма слабо из-за малодоступности соответствующих районов для обычных исследовательских судов. Длительное время в Арктике исследовались лишь открытые воды, причем исключительно в летний период, в то время как районы, покрытые льдом сезонно или круглогодично, стали изучаться только в последние 10—15 лет с ледокольных судов. Исследование покрытых льдом акваторий считалось малоинтересным, и общепринятым было мнение о том, что всякая жизнедеятельность подо льдом замедляется и даже приостанавливается, поскольку подледная первичная продукция незначительна из-за недостатка света и низкой температуры.

В ряде арктических морей наше внимание привлекли особенности распределения биомассы зообентоса, плохо в целом объясняющиеся воздействием таких обычных факторов, как температура, соленость, кислород и осадки.

Для анализа этих особенностей были привлечены архивные материалы по количественному учету донной фауны Баренцева, Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского морей, собранные в общей сложности на 950 станциях в 1932—1935, 1968—1970, 1975—1986 и 1993—1995 гг., а также результаты многолетних наблюдений за положением кромки морского льда в течение светового сезона в морях западного сектора российской части Арктики.

На построенных картах положения кромки льда и распределения биомассы зообентоса области высоких величин биомассы достаточно хорошо совпадают с положением изолиний среднегодовой продолжительности ледового покрова 20%-ной сплоченности и с местоположением стационарных полыней (рис. 30). Такие особенности в распределении зообентоса могут быть обусловлены только большими величинами первичной продукции планктона и интенсивным потоком органического вещества на дно в районах с соответствующей ледовой обстановкой.

Массовое развитие фитопланктона в районах отсутствия сезонных льдов и в прикромочных районах отличается весьма существенными деталями. В обоих случаях необходимым фактором для запуска процесса вегетации является достаточная инсоляция водной толщи. При этом в открытых мелководных или прибрежных районах начало «цветения» индуцируют одноклеточные золотистые и диатомовые водоросли, споры которых зимуют в грунте, а в прикромочных районах — диатомовые водоросли, развивающиеся на нижней поверхности льда (Савинов, 1997).

Обычно к моменту «цветения» в поверхностных водах открытых районов в результате инсоляции формируется слой температурного скачка, а в прикромочных областях в результате таяния льда — слой плотностного скачка. Эти слои сильно замедляют погружение живых клеток и детрита на дно и препятствуют перемешиванию поверхностных вод с глубинными, что ограничивает запас биогенов, доступных фитопланктону, и лимитирует тем самым сезонные величины первичной продукции. Поскольку толщина поверхностного слоя, ограничиваемого температурным резким перепадом, как правило, больше толщины слоя, ограничиваемого резким плотностным перепадом, принято считать, что открытые воды более продуктивны, нежели районы сезонных льдов.

Однако анализ опубликованной информации, особенно за последние 10—15 лет, показывает, что прикромочные районы по суточной величине первичной продукции не уступают (Hansen et al., 1996), а часто и превосходят районы постоянно открытых вод (рис. 31). Кроме того, показано, что в Беринговом и Баренцевом морях фитопланктонные сообщества прикромочной зоны могут создавать 40—50 % региональной годовой первичной продукции (McRoy, Goering, 1976; Wassmann et al., 2006).

Этому способствует воздействие ряда факторов и функционирование механизмов, характерных для прикромочных зон или зон плавучих льдов. Одни из них нивелируют дефицит биогенов в стратифицированных прикромочных водах, другие обеспечивают эффективную доставку фитодетрита на дно (табл. 6).

Высокая первичная продукция вод в зонах плавучего разреженного льда в течение всего вегетационного сезона может поддерживаться прикромочными апвеллингами (Smith, 1987), обеспечивающих постоянный приток биогенов. Похожий феномен наблюдается и в зонах постоянных полыней при достаточной инсоляции (Hirche et al., 1991), где формируются даунвеллинги, способствующие горизонтальному транспорту фитодетрита за пределы полыни (Honjo, 1990), а замещающие воды обеспечивают приток биогенов.

Другим фактором, обуславливающим высокую первичную продукцию в прикромочных зонах, являются вихревые гидрологические формации. Ледовая кромка в арктических морях, как правило, повторяет положение полярного фронта, если таковой имеется. Расстояние между ним и кромкой в Баренцевом море составляет в среднем несколько десятков километров (Забрускова, 1989). Здесь взаимодействие фронтальных водных масс проявляется в заглублении более плотных и богатых биогенами атлантических вод под более распресненные арктические воды.

Турбулентные вихри, обуславливаемые орографией дна, вызывают перемешивание соприкасающихся поверхностей водных масс, в результате чего вдоль кромки льда происходит обогащение биогенами верхнего стратифицированного слоя распресненных арктических вод за счет большего содержания биогенов в атлантических водах. Благодаря этому продолжительность вегетационного периода в прикромочной зоне увеличивается и становится менее зависимой от бюджета биогенов в распресненной фотической зоне. Сходный механизм пополнения биогенами прикромочных вод, очевидно, имеет место не только в Баренцевом море (Slagstad, Stokke,

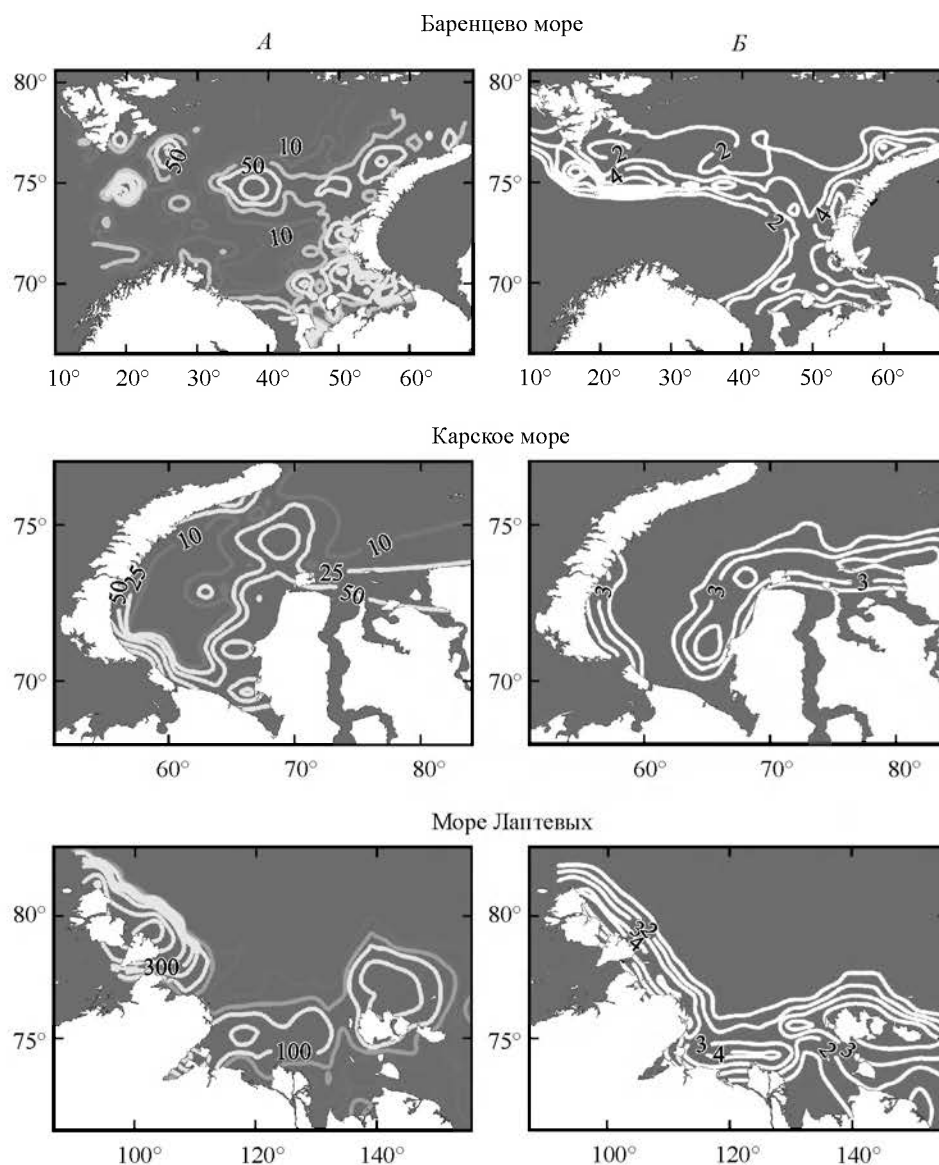


Рис. 30. Распределение биомассы (*A*; г/м²) и средней ежегодной продолжительности ледового покрова 20%-ной сплоченности (*Б*; мес) в арктических морях России.

1994), но и в Беринговом (Alexander, Neibauer, 1981), а также в восточной части Гренландского (Buckley et al., 1979).

Следующей причиной высокой первичной продукции в прикромочных зонах может быть повышенная прозрачность арктических вод в поверхностном распресненном слое, образующемся вследствие таяния льда в прикромочной области. При отсутствии вертикального перемешивания, необходимого для рециклинга биогенов, изначально бурное прикромочное «цветение» микроводорослей быстро затухает. В то же время под пикнокли-

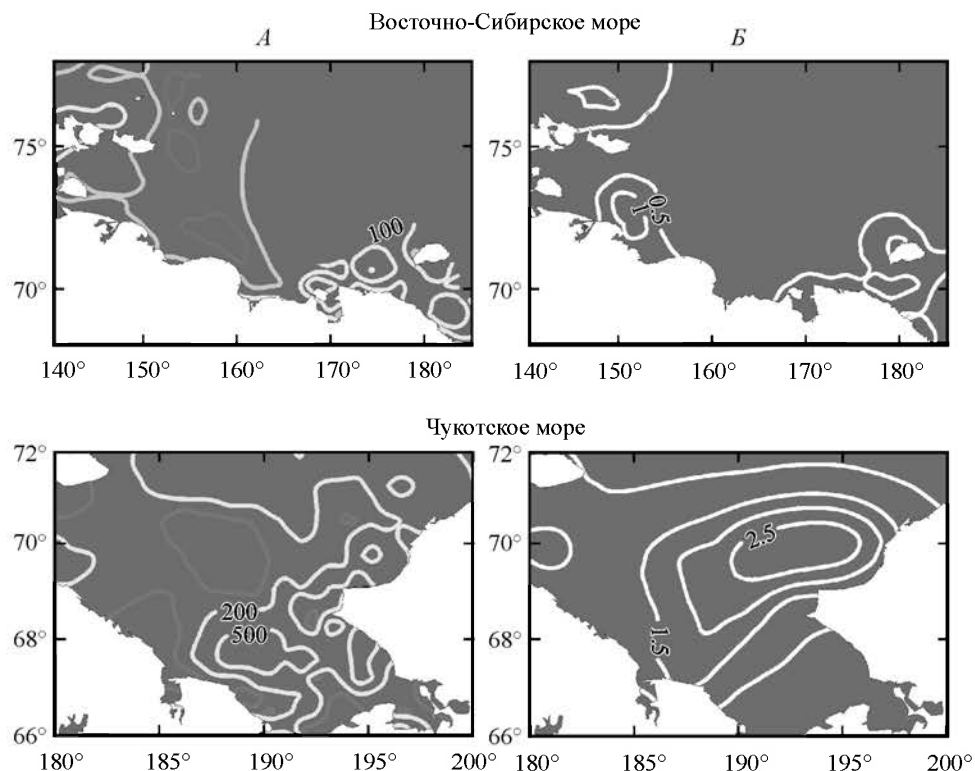


Рис. 30 (продолжение).

ном — на нижних горизонтах фотического слоя благодаря устойчивому и достаточному поступлению биогенов фитопланктон продолжает вегетировать (Савинов, 1997), и оседающие на дно микроводоросли становятся стабильным источником пищи для сообществ зообентоса.

Вместе с тем появляется все больше данных о том, что в условиях достаточной инсоляции при отсутствии снежного покрова на льду или при слабом его развитии продукция подледной микрофлоры может быть весьма высока и ее развитие не лимитируется дефицитом биогенов вплоть до начала интенсивного таяния льда (Мельников, 1989; Kristiansen, Farbrot, 1991; Grossmann, Gleitz, 1997; Макаревич, 1998; Зернова и др., 2000). При этом именно за счет криофлоры «цветение» микроводорослей в прикромочных районах, как правило, опережает «цветение» в постоянно безледных районах на 1—2 месяца (Strass, Noethig, 1996).

Непосредственное таяние самого льда также повышает концентрацию биогенов в прикромочном поверхностном слое арктических вод, поскольку концентрация питательных веществ в толще льда превышает таковую в воде (Gradinger, 1998).

Благодаря всем вышеперечисленным механизмам такое же интенсивное, как и весной, «цветение» фитопланктона в прикромочных зонах продолжается вплоть до образования нового льда (Hegseth, 1997). При этом повышение сплоченности льда свыше 20 % покрытия, видимо, ограничивает инсоляцию и ингибирует вегетирование.

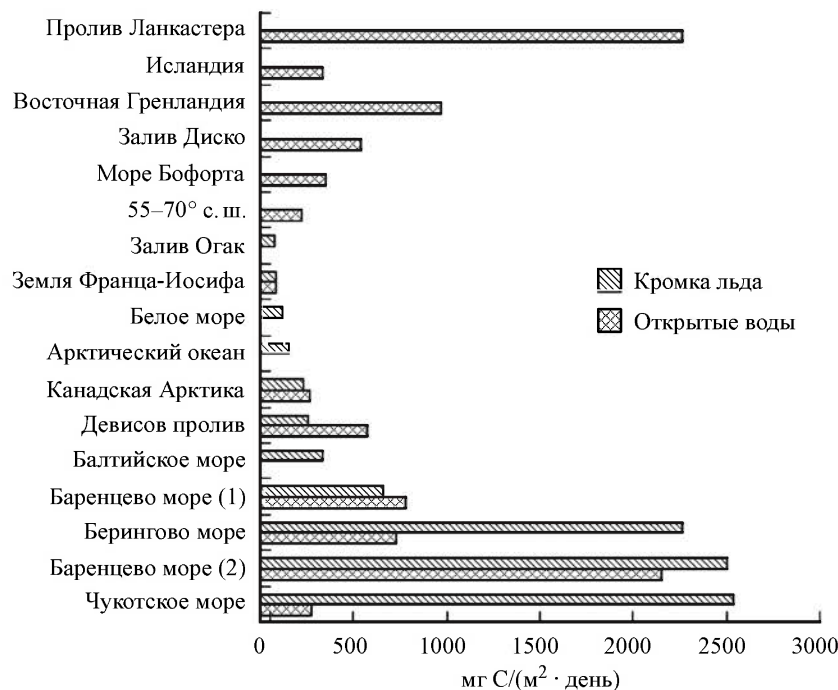


Рис. 31. Первичная продукция в различных арктических регионах (мг С/м² в день) (построено по: Andersen, 1989).

Таким образом, из вышеизложенного следует вывод, что для прикромочных зон действительно характерна высокая первичная продукция планктона.

Однако высокая первичная продукция, сопоставимая с продукцией постоянно открытых вод, сама по себе не может обеспечивать более высокие биомассы зообентоса по сравнению с другими районами. Для этого необходимы более эффективные, чем в открытых водах, механизмы доставки фитодетрита на дно. Что же обуславливает более эффективную доставку на дно органического вещества, продуцируемого фитопланктоном в прикромочных зонах?

Установлено, что при достижении определенной концентрации в воде клеток фитопланктона последние начинают выделять больше полисахаридов и слипаются в хлопья, которые оседают на дно гораздо быстрее одиночных клеток, избегая, таким образом, участи быть съеденными зоопланктоном или быть разрушенными бактериями в процессе седиментации (Smetacek, 1985).

При этом замечено, что при одинаковых величинах продукции интенсивность потока фитодетрита на дно больше в годы с предшествовавшими холодными зимами. Это происходит, потому что до весны доживает мало зимующего зоопланктона, а зоопланктон из более теплых районов не успевает в своей массе двигаться за отступающей кромкой льда (Hunt et al., 2002). Иными словами, растительоядные рачки медленно развиваются в холодных водах вблизи льдов и не успевают за отодвигающейся на север областью фитопланктонного бльома (рис. 32). В результате практически

Таблица 6
Факторы и явления, повышающие первичную продукцию
и увеличивающие поток фитодетрита на дно в постоянно открытых
и покрывающихся сезонными льдами районах арктических морей

Факторы и явления	Постоянно открытые воды	Прикромочные районы сезонного льда
Апвеллинги и даунвеллинги	?	+
Вихревые гидрологические формации	?	+
Фотосинтез под пикноклином	—	+
Подледная микрофлора	—	+
Обогащение вод биогенами при таянии льда	—	+
Интенсивная вегетация фитопланктона вплоть до нового льдообразования	—	+
Быстрая седиментация фитопланктона	—	+
Слабое выедание фитопланктона	—	+

Примечание. Факторы и явления присутствуют (+) или отсутствуют (—).

весь фитодетрит уходит на дно. При «цветении» на свободных ото льда и успевших хорошо прогреться пространствах такого не происходит.

В результате многие представители зообентоса в период «цветения» фитопланктона запасают в своем теле питательные вещества практически на весь предстоящий год, поскольку остальные сезоны характеризуются слабым первичным продуцированием. Так, например, двустворчатые моллюски *Chlamys islandica* (Müller) увеличивают массу мягких частей тела (преимущественно аддуктора) в этот период на 30 % (Денисенко, 1989).

Перечисленные механизмы (табл. 6) отсутствуют или не характерны для постоянно открытых арктических вод, а в конкретных прикромочных районах какие-то из них могут отсутствовать или работать менее эффективно.

В Баренцевом море, которое ежегодно почти полностью освобождается ото льда, области высокой биомассы совпадают с зоной наибольшей продолжительности ледового покрова 20%-ной сплоченности, которая проходит по линии: Шпицберген—о-в Медвежий—Новая Земля—юго-восточная часть моря (см. рис. 30). В этих районах из-за слабого речного стока и высокой прозрачности вод обильное развитие зообентоса обеспечивается как развитием криофлоры и первичным продуцированием под слоем пикноклина, так и прикромочным «цветением» фитопланктона.

В Карском море, которое раньше редко освобождалось ото льда полностью, разреженный плавучий лед и открытая вода обычно занимают юго-западные вдольбереговые пространства и центральную часть. Здесь области с наиболее высокой биомассой зообентоса также тяготеют к ледовой кромке. Однако вследствие обильного поступления замутненных речных вод, препятствующих первичному продуцированию под слоем пикноклина, обильное развитие донной фауны должно в основном определяться развитием криофлоры и прикромочным «цветением» фитопланктона.

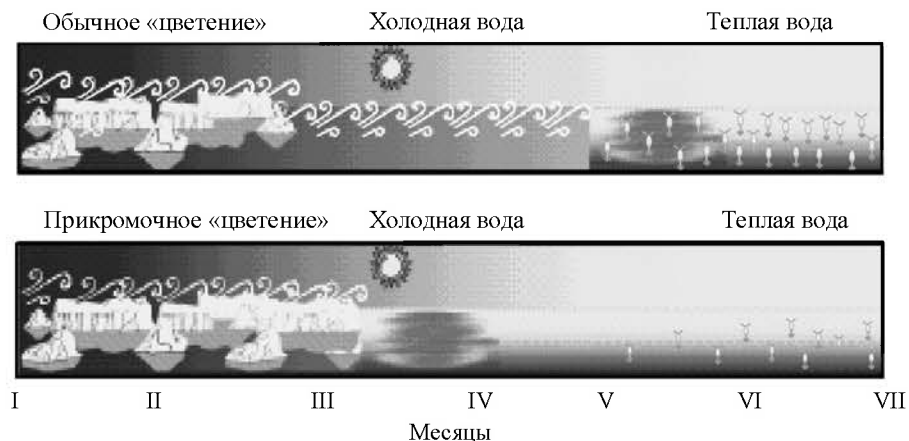


Рис. 32. «Цветение» фитопланктона и развитие зоопланктона в открытых и прикромочных районах арктических морей (по: Hunt et al., 2002, с дополнениями).

В морях Лаптевых и Восточно-Сибирском, лишь частично освобождающихся ото льда, максимальные биомассы зообентоса также совпадают с зоной плавучих льдов в южной части и с местоположением перманентной полыньи (см. рис. 30). Из-за малой прозрачности морских вод вследствие мощного речного стока обильное развитие донной фауны здесь также обусловливается развитием криофлоры и прикромочным «цветением» фитопланктона.

Ситуация в Чукотском море, по-видимому, близка к таковой в Баренцевом, где речной сток невелик и прозрачность вод высока, а обильное развитие зообентоса обеспечивается не только прикромочным «цветением» фитопланктона и развитием криофлоры, но и первичным продуцированием под слоем пикноклина.

В августе 2003 г. для подтверждения вышеизложенных положений о роли сезонной кромки льда как фактора формирования высокопродуктивных поселений зообентоса в рамках норвежско-российского проекта BASICC (Benthic communities at the Barents Sea ice edge in a changing climate — Бентосные сообщества у ледовой кромки в Баренцевом море в условиях меняющегося климата) автором настоящей работы была организована международная экспедиция на судне «Иван Петров» в Баренцево море. Проект финансировался Научно-исследовательским советом Норвегии (RCN), а участвовали в нем как сотрудники ЗИН РАН, ВНИИОкеангеология (Санкт-Петербург), так и сотрудники APN (Норвегия, Тромсе). Задачами экспедиции были оценка современного состояния зообентоса и оценка вертикального потока фитодетрита в северной и центральной частях моря (Cochrane et al., 2006).

Мы отказались от традиционных в таких случаях работ по измерению первичной продукции, поскольку величины последней сильно варьируют в зависимости от метеоусловий, не говоря уже об инструментальных погрешностях. Более или менее надежные данные можно было бы получить при постановке суточных или более длительных станций, но такого резер-

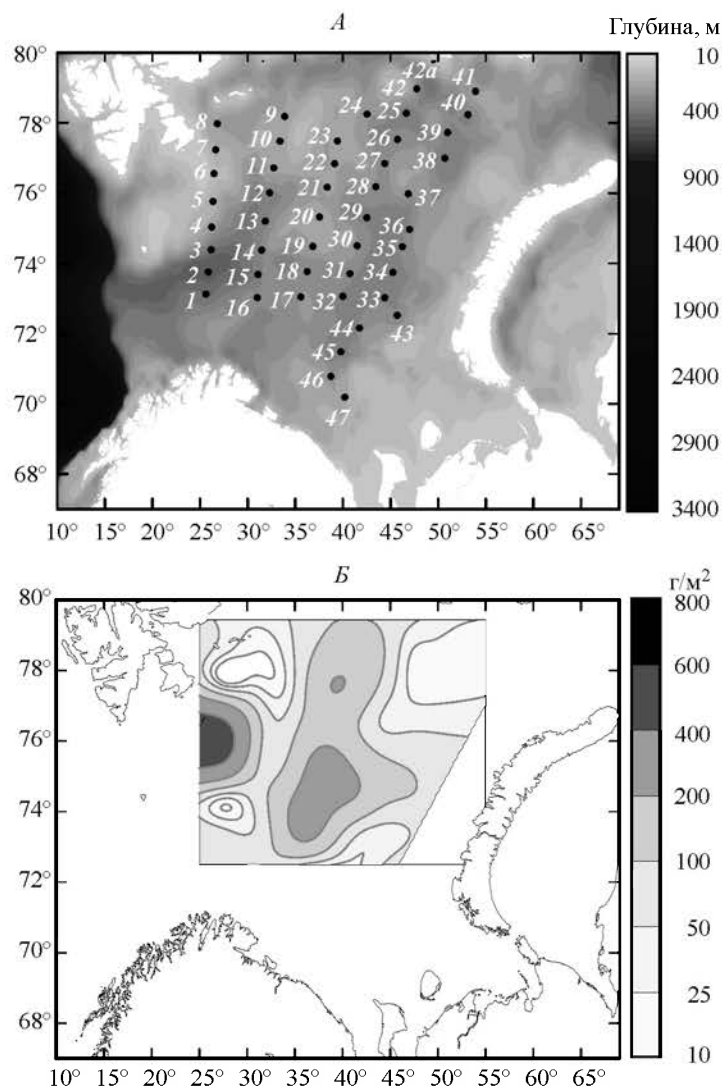


Рис. 33. Комплексные гидробиологические станции (цифры на картосхеме — номера станций), выполненные в ходе экспедиции 2003 г. (А), и распределение биомассы зообентоса (г/м^2) на них (Б).

ва времени у нас не было по чисто экономическим причинам. Поэтому было решено подойти к проблеме с другой стороны и оценить доступный пищевой ресурс зообентоса путем измерения содержания фитопигментов в донных осадках через 2—3 недели после начала фитопланктонного бльома, т. е. все сводилось к количественной оценке фитодетрита, осевшего на дно, по такой простой характеристике, как содержание хлорофилла в осадочном наилке. Наряду с очевидной экономией времени мы освобождались в дальнейшем от моделирования процесса потерь органического вещества в толще воды за счет выедания фитопланктона зоопланктоном и за

счет деструкции отмерших клеток бактериями, тем более что все это требует весьма объемных и продолжительных планктонных работ.

Всего было выполнено 47 комплексных станций (рис. 33). Судовые работы включали в себя отбор количественных проб зообентоса в 5-кратной повторности, проб зоо- и фитопланктона и донных осадков. Одновременно выполнялось вертикальное *CTD*-профилирование температуры, солености, концентрации растворенного кислорода и флуоресценции хлорофилла в водном столбе. Лабораторная обработка фаунистического материала осуществлялась по стандартной методике для количественных проб морского планктона и зообентоса. Для донных осадков определялись гранулометрический состав, а также содержание органического углерода, хлорофилла и феофитина (Denisenko S. et al., 2006).

Как видно на картосхеме (рис. 33), станции экспедиции располагались на глубинах порядка 300 м, хотя были и сравнительно мелководные точки с глубинами 130 м. Их объединяло то, что располагались они на участках недавнего местонахождения сезонных льдов. Мы двигались на судне так, чтобы успеть за отступающей кромкой льда, но при этом чтобы наше отставание составляло 10—15 дней. Это удалось сделать благодаря своевременному выходу судна в море, хорошей организации экспедиции и своевременному отслеживанию ледовой обстановки в Баренцевом море с помощью ледовых карт, регулярно публикуемых ААНИИ в Интернете (рис. 34). Непосредственно в лед мы заходили для взятия проб криофлоры, но это были, как правило, отдельные разрозненные поля или языки мелкобитого льда со сплоченностью не более 10 %. Однако в районе о-ва Эдж встречались и айсберги размером до сотни метров.

Данные, осмысленные на сегодняшний день, позволяют заключить, что пространственное распределение общей биомассы зообентоса в 2003 г. было сходным с таковым в 20-х и 60-х годах XX столетия (см. рис. 24, 33). Биомасса зообентоса, по нашим данным, варьировала от 17 до 580 г/м², более или менее укладываясь в пределы для предыдущих периодов исследований, а вот средняя биомасса, равная 166 г/м², превышала таковую как для 60-х, так и для 20-х годов, когда она была соответственно 142 и 59 г/м².

Основные максимумы биомассы зообентоса, по нашим данным (рис. 33), располагались на линии, условно проходящей от п-ова Гусиная Земля на Новой Земле к Стур-фиорду у Шпицбергена, а затем через Центральную возвышенность и Надеждинское мелководье. Отсутствие на картах, построенных по материалам 20-х и 60-х годов, обнаруженного в 2003 г. в районе возвышенности Персея северного максимума, может объясняться как многолетними изменениями характеристик зообентоса, так и редкой сеткой станций во время предыдущих исследований.

Найденные в донных осадках фитопигменты примерно на 60 % были представлены хлорофиллом и на 40 % — феофитином. Суммарное содержание фитопигментов варьировало от 0.18 до 6.16 мкг/г. Максимумы содержания этих пигментов в осадках совпадали с максимумами биомассы и максимально вероятным местонахождением кромки льда (рис. 34), но не полностью, и были частично сдвинуты в восточном направлении.

В распределении концентраций органического углерода донных осадков и в распределении общей биомассы зообентоса не было практически

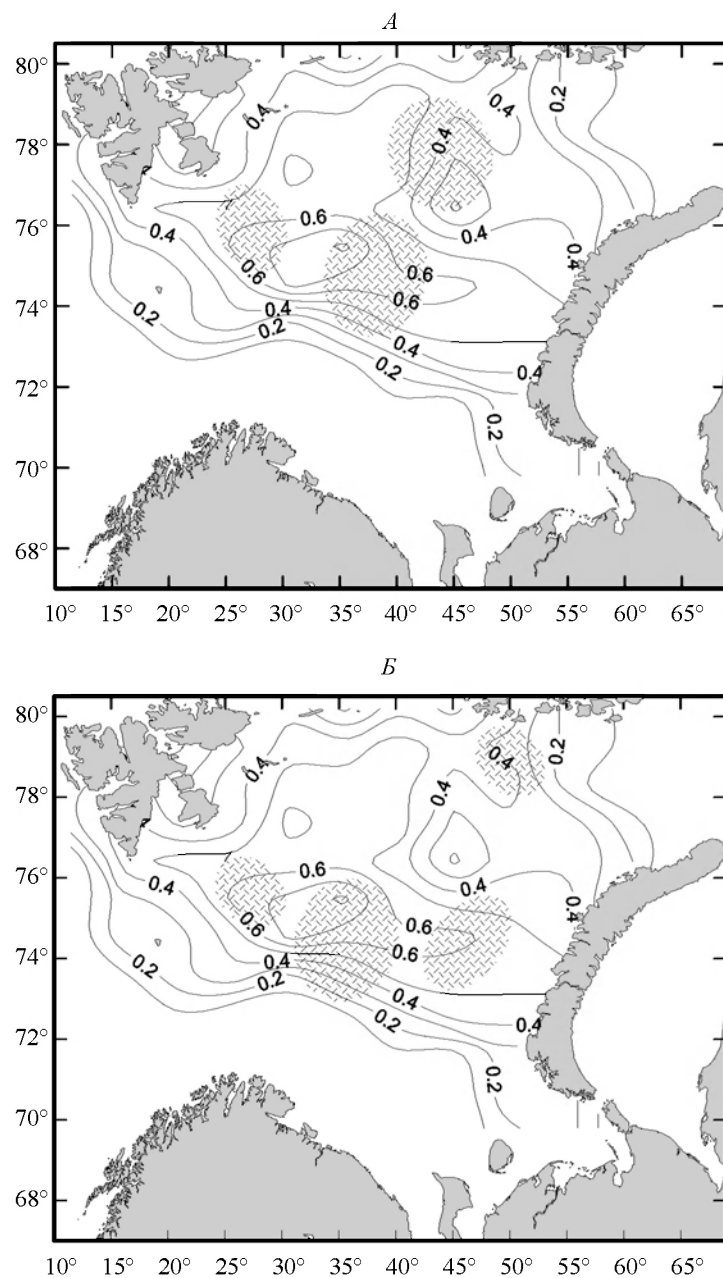


Рис. 34. Расположение максимумов (отмечено *штриховкой*) биомассы зообентоса (*А*) и концентрации хлорофилла (*Б*) в донных осадках в 2003 г. на фоне среднегодового положения ледовой кромки в предшествующие 3 года.

Изолиниями показана продолжительность присутствия ледовой кромки (доля года).

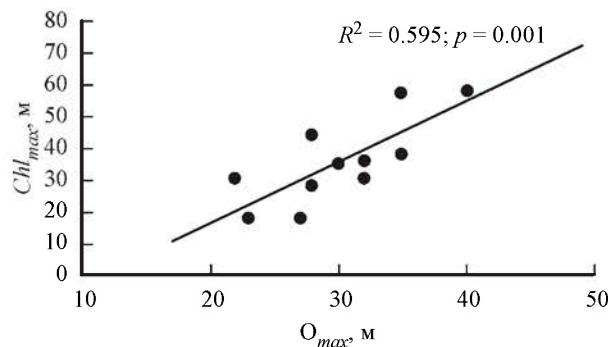


Рис. 35. Соотношение глубин залегания кислородных максимумов ($O_{\max}$, м) и максимумов содержания хлорофилла ($Chl_{\max}$, м) в 2003 г.

никакого сходства. Последнее представляется весьма закономерным, поскольку для сестонофагов, детритофагов и грунтоедов наиболее благоприятны осадки, содержащие разные количества органического углерода, и доступность последнего в качестве пищи не всегда одинакова (Нейман, 1963).

Как и предполагалось ранее (Denisenko, 2002), максимумы биомассы зообентоса вполне удовлетворительно совместились с положением изолиний максимальной в течение года продолжительности ледяного покрова 20%-ной сплоченности и с местоположением стационарных полыней (рис. 34). При этом вероятностные поля распределения разреженных тающих льдов, по данным 2-недельных наблюдений разных лет, были очень похожими.

Для зависимости общей биомассы зообентоса от абиотических факторов по результатам экспедиции 2003 г. получена мультирегрессия ($R = 0.49$):

$$B = 94.7 - 0.310 \cdot Depth + 10.2 \cdot Ice + 4.97 \cdot T_{strata},$$

где $Depth$ — глубина (м); Ice — продолжительность ледового покрова 20%-ной сплоченности (число месяцев); T_{strata} — средняя температура по всей водной толще ($^{\circ}\text{C}$). Продолжительность ледового покрова 20%-ной сплоченности во многом обуславливает валовую первичную продукцию планктона (Denisenko, 2002) и определяет более 43 % регрессии, глубина — 39, а температура — 16 %.

Вертикальные максимумы флуоресценции хлорофилла и концентрации растворенного кислорода (рис. 35) хорошо коррелировали друг с другом ($R = 0.772$) и свидетельствовали о том, что наиболее интенсивная фотосинтетическая активность фитопланктона на большей части обследованной акватории имела место под слоем пикноклина и не лимитировалась концентрацией биогенов.

Расположение максимумов биомассы зообентоса на возвышенностях морского дна подтвердило общее мнение о существенном влиянии глубины на интенсивность вертикального потока детрита, порождаемого отми-

Таблица 7

Результаты гребневого мультирегрессионного анализа зависимости концентрации хлорофилла в осадках от факторов среды в Баренцевом море в 2003 г. (с учетом свободной константы; откорректированный $R^2 = 0.185$; $n = 48$)

Члены мультирегрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	p
Свободная константа	0.801	0.725	—	—	0.276
Ледовая кромка*	1.884	0.739	0.364	0.143	0.014
Глубина*	-0.003	0.002	-0.267	0.137	0.058
Глубина температурного скачка	0.040	0.024	0.231	0.140	0.105

Примечание. См. пояснения к табл. 2.

рающим планктоном (см. рис. 33). Поэтому данный фактор наряду с продолжительностью разреженного ледового покрова был в первую очередь включен в мультирегрессионный анализ зависимости концентрации хлорофилла в донных осадках от абиотических факторов. Предварительные расчеты парных корреляций показали, что содержание хлорофилла в осадках коррелирует с содержанием органического вещества, но последнее было исключено из мультирегрессионного анализа как фактор, сильно скоррелированный с другими. Прочие гидрологические и литологические факторы, такие как температура, соленость, кислород, гранулометрия и показатели сортированности осадков, не вошли в мультирегрессию даже на малодостоверных уровнях значимости (табл. 7 и 8).

Расчеты мультирегрессии стандартным методом пошагового восхождения дали невысокий коэффициент детерминации (0.238) и еще более низкую величину его исправленного значения (0.185). Исключение из модели свободного члена дало коэффициент детерминации, равный 0.887, и величину его исправленного значения 0.773. В обеих моделях однозначно достоверными были два фактора, а достоверность третьего несколько превышала статистически приемлемый 10%-ный уровень погрешностей. В первом случае достоверными были факторы присутствия ледовой кромки и глубины, во втором — ледовой кромки и глубины залегания термоклина. В первом случае 10%-ный уровень погрешности был несколько превышен для глубины залегания термоклина, а во втором — для глубины моря. Выяснилось, как и на более раннем материале для всего Баренцева моря, что

Таблица 8

Результаты гребневого мультирегрессионного анализа зависимости концентрации хлорофилла в осадках от факторов среды в Баренцевом море в 2003 г. (без учета свободной константы; откорректированный $R^2 = 0.773$; $n = 48$)

Члены мультирегрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	p
Ледовая кромка*	2.455	0.529	0.656	0.141	0.000
Глубина	-0.002	0.001	-0.309	0.192	0.116
Глубина температурного скачка*	0.056	0.019	0.556	0.185	0.004

Примечание. См. пояснения к табл. 2.

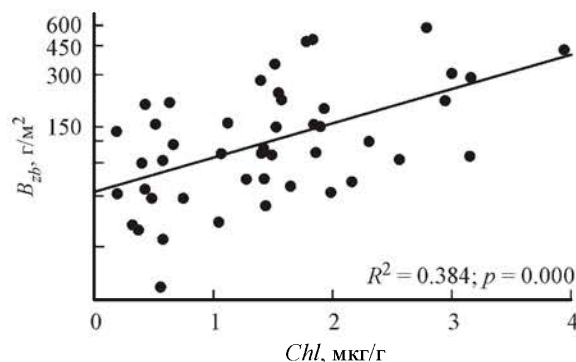


Рис. 36. Зависимость биомассы зообентоса ($B_{zb}, \text{г/м}^2$) от концентрации хлорофилла ($Chl, \text{мкг/г}$ сухого осадка) в донных осадках северо-центральной части Баренцева моря в 2003 г.

два этих фактора скоррелированы между собой, а поэтому неудивительно их такое взаимоперемещение по уровням достоверности в разных типах мультирегрессий.

Если глубина моря негативно влияет на результирующий поток фитодетрита на дно, то глубина залегания термоклина влияет положительно. Первое объясняется активным выеданием фитопланктона и бактериальной деструкцией отмерших клеток по мере их осадения на дно. Роль второго фактора становится понятной, если учесть, что чем глубже пикноклин, тем меньше путь, который должен пройти фитодетрит до дна, и тем меньше будут его потери. Кроме того, вертикальная мощность продукционного слоя на начальных и продвинутых этапах фитопланктонного бльома, еще до развития процесса «цветения» под слоем пикноклина, пропорциональна глубине залегания последнего.

Как было уже показано ранее (Денисенко, Титов, 2003), доля органического детрита, поступающего в бенталь из фотического слоя, существенно зависит от глубины. Сила влияния этого фактора как бы возрастает при уменьшении количества интерполяционных узлов сравниваемых *grid*-массивов, но последнее объясняется сглаживанием данных и соответствующим уменьшением влияния на регрессию так называемых «выскакивающих» вариантов. Такой прием не повышает реальную достоверность получаемых результатов, а всего лишь позволяет убедиться в правильности изначальных оценок.

Первый из этих факторов обуславливает около 60 % регрессии (при $p = 0.000$), второй — 27 % (при $p = 0.024$). Значимость влияния температуры недостоверна.

Большой соблазн был включить в модель биомассу зообентоса, поскольку количество фитодетрита на дне должно быть обратно пропорционально этой величине, но на самом деле они оказались связанными прямой зависимостью (рис. 36). Это означает, что поток детрита на дно был настолько велик или продолжителен, что зообентос не успевал его окончательно утилизировать даже за несколько недель, прошедших с начала «цветения» фитопланктона. Пропорциональность биомассы зообентоса содержанию

хлорофилла в осадках показывает, что отмирающий планктон везде поглощался донными животными примерно с одинаковой скоростью. Вероятно, если бы мы отобрали аналогичные пробы на том же самом месте через 2—3 месяца, когда эта «манна небесная» была бы уже почти съедена, связь между содержанием фитопигментов в осадках и биомассой зообентоса действительно стала бы обратной.

Прогностическая способность полученной мультирегрессионной модели невелика. Но в большинстве работ данный статистический прием, как например и дисперсионный анализ, используется только для оценки силы влияния факторов на зависимую переменную.

Если попытаться перевести полученные величины концентраций фитопигментов во влажную массу фитопланктона, а в среднем они составляют 2.48 мкг/г, то получится, что на 1 м² поверхностных осадков в момент наблюдений лежало около 9.5 г фитодетрита. Это небольшая цифра, но нужно понимать, что она характеризует лишь существовавшую в конкретный момент разницу между поступлением сверху и расходом за счет потребления зообентосом. Важно, что так было практически на всех станциях по всему району исследований, т. е. мы наблюдали своего рода летний «нагул» зообентоса после долгой зимней бескормицы. Еще в процессе работы с прибрежными донными сообществами Баренцева моря автором было показано, что моллюски-фильтраторы, обитающие на глубинах свыше 60 м, регулярно набирали массу тела в весенне-летнее время и теряли ее — в осенне-зимнее (Денисенко, 1989). По-видимому, в определенной степени это свойственно всем донным беспозвоночным, зависимым от сезонного поступления фитодетрита.

Зарегистрированное по результатам экспедиции пространственное распределение биомассы зообентоса и концентрации фитопигментов в донных осадках подтверждает ранее высказанную гипотезу (Denisenko, 2002) об определяющей роли кромки сезонного льда для количественного развития зообентоса в открытых районах арктических морей. Выявленные особенности в количественном распределении зообентоса обусловлены только большими величинами первичной продукции планктона и интенсивным вертикальным потоком органического вещества.

Таким образом, сезонную ледовую кромку следует рассматривать как один из основных факторов увеличения первичной продукции планктона и интенсификации вертикального потока фитодетрита, что в совокупности обуславливает существование в открытых районах арктических морей достаточно обширных максимумов продуктивности зообентоса. О значимости этой сезонной криосистемы для других живых существ уже говорилось выше, и сейчас с гораздо большим основанием можно утверждать, что прикромочная зона является поистине важнейшей составляющей морских экосистем и что какие-либо ее флуктуации, существенно выходящие за рамки сезонности, могут иметь очень неприятные последствия глобального характера.

Глава 5

КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗООБЕНТОСА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

5.1. Видовое богатство и биоразнообразие

Современная фауна Баренцева моря сформировалась в голоцене после установления гидрологического режима, близкого к современному. Формирование ее продолжается и в настоящее время, что связано в первую очередь с флуктуациями климата и изменениями объема и температуры поступающих в море атлантических вод (Galkin, 1998).

Первая количественная оценка видового богатства зообентоса Баренцева моря была дана К. М. Дерюгиным (1915) для Кольского залива по результатам многолетних работ МБС (Мурманской биологической станции — Александровск на Мурмане). Всего им было отмечено 1200 видов донных беспозвоночных, за исключением простейших ракушковых рачков. В 1924 г. по результатам нескольких экспедиций он публикует аналогичный список для районов Баренцева моря вдоль разреза «Кольский меридиан» ($33^{\circ}30'$ в. д., $69^{\circ}30'—75^{\circ}00'$ с. ш.), который насчитывает только 370 видов. В 1929 г. список видов, известных для Кольского залива, увеличивается до 1288 (Танасийчук, 1929).

Интересно, что для локальных районов Баренцева моря, сопоставимых по значимости с Кольским заливом и прилегающими к нему водами, впоследствии были опубликованы достаточно близкие цифры. Так, по данным Т. Brattegard, Т. Holthe (1997), для района Лофотенских островов и Варангер-фиорда известно 1563 вида. На 1090 бентосных станциях в несколько большем по площади Медвежинско-Шпицбергенском районе обнаружено немногим более 1600 видов (Gulliksen et al., 1999).

Весьма любопытна хронологическая динамика количества видов, опубликованная для Баренцева моря в целом. Как видно из табл. 9, в одной из своих первых сводок по морям СССР Л. А. Зенкевич (1951) для всего Баренцева моря указывал общее количество видов, примерно равное известному для Кольского залива (Дерюгин, 1915; Танасийчук, 1929). По-види-

Таблица 9

Количество видов макрозообентоса Баренцева моря, приводимое в публикациях разных лет (без простейших, гарпактицид и остракод)*

Группа	Количество видов в публикациях разных лет				
	Зенкевич, 1951	Зенкевич, 1963	Брызгин и др., 1981	Семенов, 1986	Sirenko, 2001
Ponfera	135	91	151	132	137
Cnidaria	110	139	164	160	189
Plathelminthes	—	27	52	60	105
Nemathelminthes	—	97	64	207	222
Nemertini	—	20	9	20	36
Annelida**	150	219	241	284	407
Arthropoda	250	391	464	446	536
Mollusca	224	248	288	267	386
Tentaculata	200	204	277	284	274
Echinodermata	62	62	86	85	94
Enteropneusta	—	1	1	1	1
Pogonophora	—	1	1	1	3
Tunicata	50	50	31	50	45
Прочие	165(?)	—	—	—	—
Всего	1181 (1346?)	1550	1829	1997	2435

Примечание. * — большинство представителей этих групп относится к микро- и мейобентосу; ** — вместе с *Priapulida*, *Sipunculida*, *Echiurida* и *Kamptozoa*.

тому, это было результатом того, что данный автор использовал только свои собственные материалы 1926—1938 гг., полученные в ходе экспедиций на судне «Персей». При очень большом объеме выполненных «Персеем» станций собранный бентосный материал невозможно было полностью и быстро идентифицировать до видового уровня. Именно поэтому видовые списки станций количественного учета тех лет, используемые в настоящей работе, насчитывают порядка 600—700 таксонов.

В своей последней сводке Л. А. Зенкевич (1963) для всего Баренцева моря указывает несколько большее количество видов — 1550. К этой цифре он пришел, вероятно, после анализа всех опубликованных к тому времени материалов, включая вышеупомянутые работы К. М. Дерюгина (1915) и Н. П. Танасийчука (1929).

В 1981 г. В. Ф. Брызгин с несколькими соавторами публикует сводку, обобщающую известные к тому времени литературные источники, а также материалы экспедиционных работ вплоть до 1970 г. В ней для Баренцева моря было указано уже 1829 видов. Но вскоре, с учетом новых опубликованных данных более чем двух десятков таксономистов (Жизнь и условия..., 1986). В. Н. Семенов (1986а) уточняет эти цифры, и количество видов макрозообентоса в Баренцевом море возрастает до 1997 (в основном за счет *Nematoda*, *Polychaeta* и *Amphipoda*).

И наконец, в последней сводке для Баренцева моря указывается 2435 видов (List of species..., 2001; Sirenko, 2001). В ней учтены как извест-

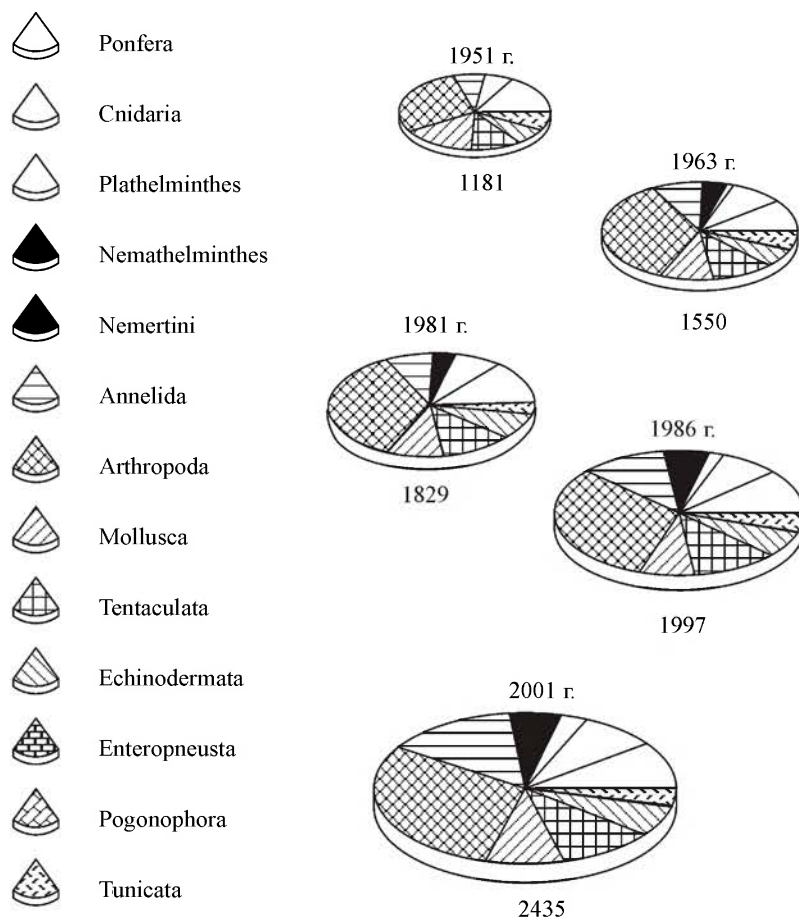


Рис. 37. Доля крупных таксонов в донной фауне Баренцева моря по опубликованным сводкам разных лет (см. табл. 9).

Цифры под диаграммами — общее число видов.

ные к тому времени публикации, так и материалы экспедиционных работ вплоть до 1995 г. При этом из списков по ряду групп почему-то исчезли вполне банальные и давно известные виды, не элиминированные в результате сведения синонимов. Так, например, в ней не указаны такие крупные двустворчатые моллюски, как *Cerastoderma edule*, *Cardium fasciatum*, *C. echinatum*, *C. elegantulum*, *Macra elliptica* и т. п., известные из многих более ранних публикаций (Зацепин, 1962; Галкин, 1964; Стрельцов и др., 1974; Антипова, 1975б, и т. д.).

По сводкам разных лет соотношение основных таксономических групп было заметно другим только для 1951 г. (Зенкевич, 1951). В этой сводке сравнительно мала доля членистоногих (преимущественно ракообразных), полностью отсутствуют плоские и круглые черви, а также немуртины (рис. 37). Возможно, эти группы не были идентифицированы до видового уровня и попали в категорию «прочие». В целом, однако, доля основных групп менялась мало, что отражало постепенное нарастание изученности видового

состава донной фауны Баренцева моря как за счет увеличения объема собранного фаунистического материала, так и в результате совершенствования методов его обработки, включая рост квалификации таксономистов.

Учитывая заведомую неполноту фаунистической информации, приведенной в списке 2001 г., можно допустить, что донное население Баренцева моря в момент опубликования названной сводки могло быть оценено примерно в 2500 видов. Насколько реальна эта величина? Если сопоставить ее с количеством видов, известных для Медвежинско-Шпицбергенского района по сводке Б. Гулликсена с соавторами (Gulliksen et al., 1999) — 1600 видов, и с количеством видов для Кольского залива (Дерюгин, 1915; Танасийчук, 1929) — 1200 видов, то напрашивается вывод, что 2500 видов для всего Баренцева моря — это либо мало, либо следует признать, что фауна моря с продвижением на восток резко беднеет. Последнее предположение, по-видимому, неверно, поскольку никак не следует из карты распределения количества видов в дночерпательных пробах (рис. 38) для разных периодов исследований. Кроме того, М. Кендалом (Kendall, 1995) показано, что фауна мягких грунтов в морях Северной Атлантики отнюдь не обеднена.

Распределение информационного разнообразия видов по количеству особей имело некоторое сходство с распределением количества видов лишь для 1968—1970 и 2003 гг. В довоенный период исследований по сравнению с послевоенным информационное разнообразие было заметно большим на значительной части акватории моря, причем количество видов на станциях было также большим (рис. 38). Аналогичная карта, построенная для 2003 г., имеет некоторое сходство только с картой для довоенных лет, и причина этого будет рассмотрена позже. Количество видов в пробе для этого периода максимально и объясняется в основном, как отмечено выше, современным развитием таксономии. Что касается карты 1968—1970 гг., то по сравнению с 1924—1932 гг. на ней наиболее четко просматривается уменьшение биоразнообразия на прибрежных мелководьях у Шпицбергена, Новой Земли и Кольского полуострова, где в осадках преобладает песчаная фракция (см. разд. 3.1, рис. 11).

Выполненный мультирегрессионный анализ материалов по Печорскому морю показал, что при $R = 0.884$ значимым предиктором количества обнаруженных видов является только количество выполненных станций. Дата экспедиции (или обработки материалов), которая косвенным образом характеризует степень развития таксономии и соответствующую квалификацию таксономистов, сильно скоррелирована с количеством станций и из-за большой разницы между показателями парной и частной корреляции не может рассматриваться в качестве самостоятельного или дополнительного предиктора. При этом, однако, нельзя отрицать, что методы сбора и качество обработки материала существенным образом влияют на результаты.

Хорошая статистическая, можно сказать, почти функциональная зависимость между количеством станций (проб) и количеством обнаруженных на них видов (Gleason, 1922; Preston, 1948), давно привлекала различных исследователей, пытавшихся оценить конечное число видов в локальных фаунах или флорах (Песенко, 1982; Наумов и др., 1986).

В настоящее время окончательно ясно, что полное количество видов в фауне Баренцева моря, как и в любом другом водоеме, не может быть

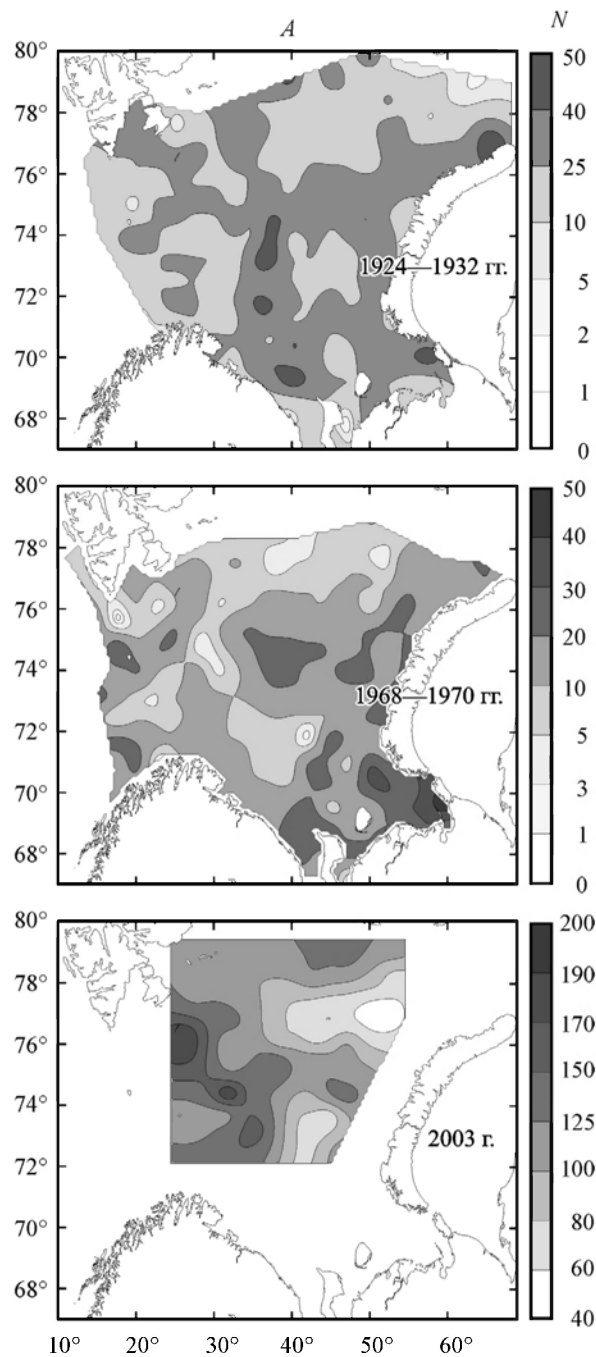


Рис. 38. Распределение количества таксонов (N ; преимущественно в ранге вида), идентифицированных в дночерпательных пробах зообентоса в разные периоды исследований (А), и распределение постанционных величин информационного разнообразия видов (Б; индекс Шеннона по числу особей, H' , бит/особь).

Здесь и далее, рис. 41—45, 47—52 и 54, в рамках — район исследований в 2003 г.

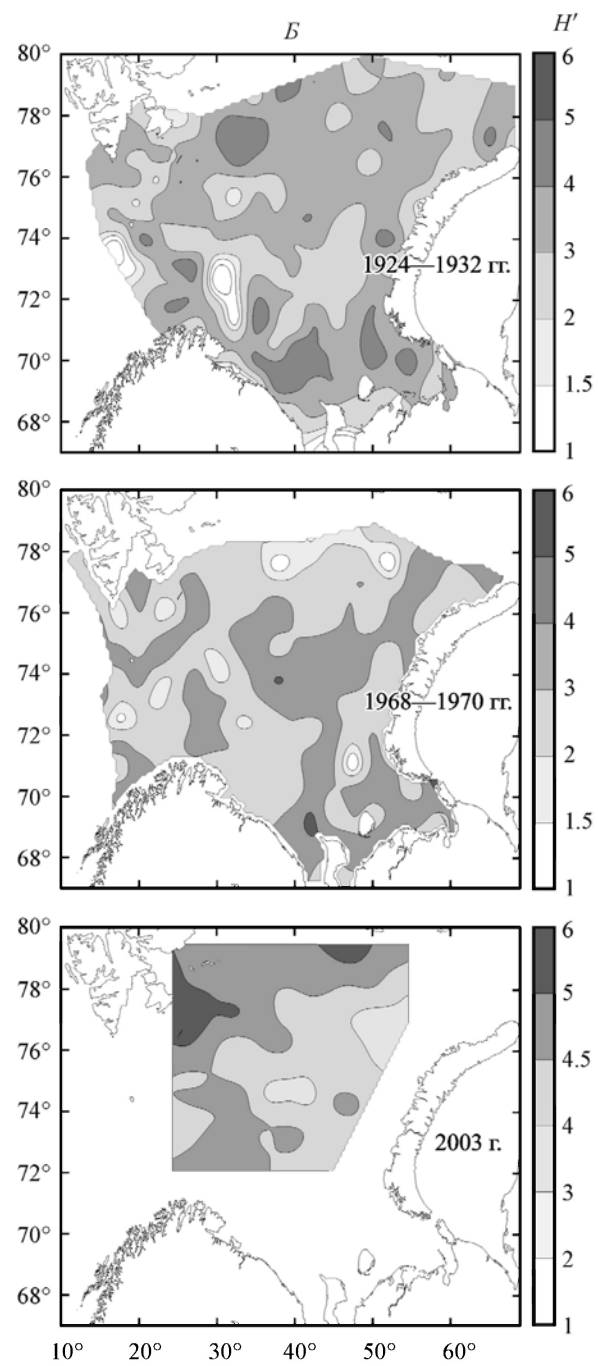


Рис. 38 (продолжение).

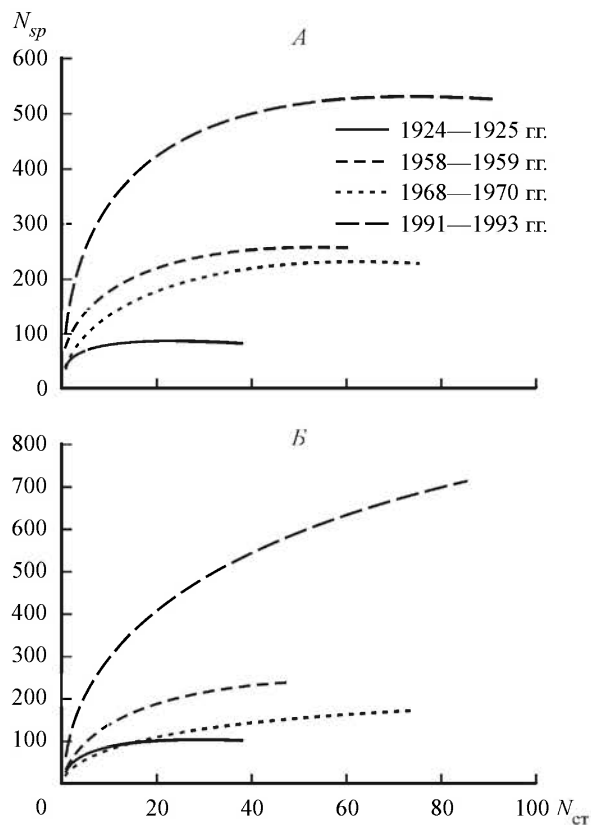


Рис. 39. Кумулятивные ранжированные (А) и пермутированные (Б) кривые накопленного количества видов (N_{sp}) в зависимости от количества станций ($N_{ст}$) в Печорском море в разные периоды исследований.

предсказано на основе асимптотических математических моделей, учитывающих кумулятивное количество видов, обнаруженных на пробных площадках, которые, как правило, не связаны пространственно. Этот метод может быть работоспособным только в том случае, когда особи разных видов распределены по всему району исследований равномерно или случайно. Такого в природе на относительно больших водных и наземных пространствах, как правило, не бывает. О невозможности подобных предсказаний в свое время писали Ю. А. Песенко (1982), В. П. Мелецис (1984), А. И. Кафанов и В. И. Жуков (1993), К. Кларк и Р. Уорвик (Clarke, Warwick, 2001) и др. Однако до сих пор появляются публикации, авторы которых пытаются определить конечное количество видов (или степень изученности видового состава) в фаунах тех или иных водоемов на основе различных асимптотических функций и данных о видовом составе пространственно не связанных проб.

Невозможность такого прогноза может быть наглядно продемонстрирована на материале из Печорского моря, для чего воспользуемся результатами количественных сборов зообентоса, выполненных в этом регионе в 1924–1925, 1958–1959, 1968–1970 и 1991–1993 гг. (рис. 39). Выход со-

ответствующих кривых на асимптоту обуславливается неотъемлемым свойством ранжированных кумулятивных кривых выходить на плато. Если станции (пробы) не ранжировать по убыванию найденных на них новых видов и при этом неоднократно переставлять в случайном порядке (пермутация), а затем усреднить все полученные кривые, то на результирующей кривой, как правило, не бывает никакого асимптотического плато. Именно пермутированная кривая (а не ранжированная кумулята) соответствует усредненной для исследуемого района зависимости количества обнаруженных видов от числа станций (проб). Заметная пологость кривой для 1924—1925 гг. (рис. 39) обусловлена, как это следует из публикации Л. А. Зенкевича (1927), тем, что материал, собранный в указанный период, идентифицировался в основном до ранга крупных таксонов, а до видового уровня определялись только обычные фонообразующие виды.

Можно ли использовать не асимптотические математические модели для подобного прогнозирования? Наиболее распространенными для этих целей функциями, выражающими зависимости количества видов от площади местообитаний, являются степенная и логарифмическая:

$$N_{sp} = a \cdot S^b \text{ и } N_{sp} = a + b \cdot \log(S),$$

где N_{sp} — количество видов; S — площадь местообитания; a и b — константы. К сожалению, использование этих функций, как и ранжированных кумулят, дает неудовлетворительные результаты. Например, аппроксимация пермутированных кривых «количество станций—количество видов» для материалов по Баренцеву морю за 1968—1970 гг. показывает явное несоответствие эмпирических и расчетных данных (рис. 40) даже в диапазоне наблюдаемых, а не расчетных значений. Степенная функция растет быстрее реальных величин, а логарифмическая — гораздо медленнее, и самое главное, что рост их в зависимости от количества проб (станций) — бесконечен. В противоположность этому показательно-степенная функция

$$N_{sp} = a \cdot S^{b \cdot S^{-c}},$$

где a , b , c — константы, демонстрирует хорошее соответствие эмпирическим кривым (рис. 40). При этом константа a как в степенной, так и в логарифмической функции соответствует количеству видов на площади, равной 1.

Максимум показательно-степенной функции для материалов 1968—1970 гг., охватывающих все море, соответствует примерно 1860 видам, которые могли бы быть обнаружены на 8 млн станций. Это очень близко к величине, опубликованной в сводке, обобщившей фаунистические материалы, известные к 1986 г. (Семенов, 1986а), но заметно меньше величины, опубликованной в 2001 г. (табл. 9). Последнее может объясняться тем, что сводка 2001 г. учитывала результаты исследований 1992—1995 гг., когда фаунистический материал был собран более современными методами, нежели в предыдущие периоды. При этом применялись более уловистые дночерпатели ван Вина и, хотя облавливаемая постанционная площадь оставалась прежней, количество проб было бóльшим в 2.5 раза. Пробы промыва-

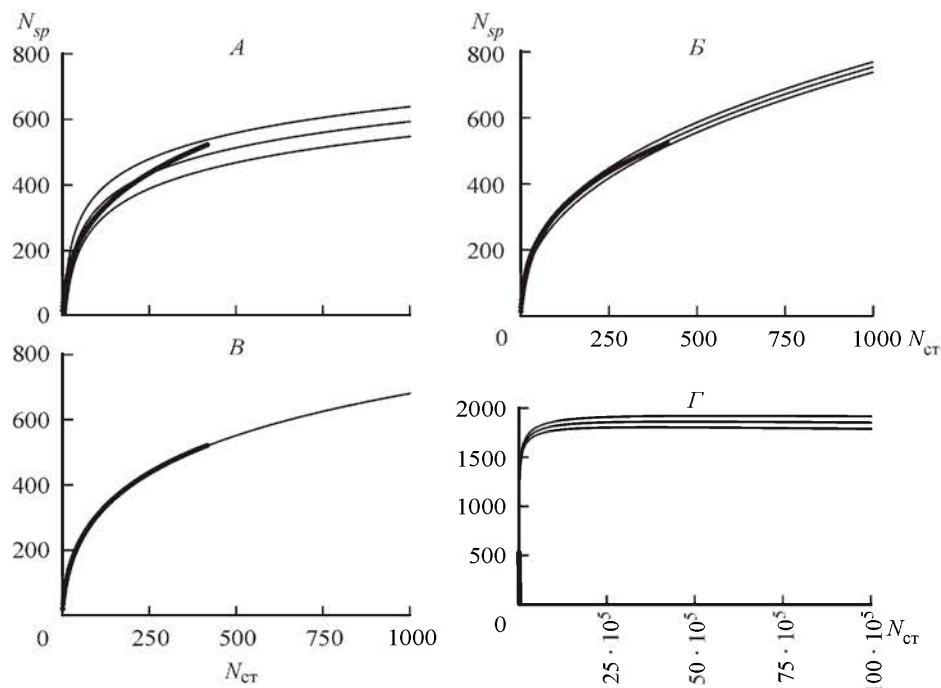


Рис. 40. Аппроксимация разными функциями пермутационной кривой накопленного количества видов (N_{sp}) макрозообентоса в зависимости от числа дночерпательных станций ($N_{ст}$) в Баренцевом море в 1968—1970 гг.

Функции: *A* — логарифмическая, *B* — степенная, *B* — показательно-степенная, *Γ* — показательно-степенная при очень большом количестве проб. *Жирная линия* проведена через эмпирические точки; *тонкие линии* показывают аппроксимирующие функции и соответствующие 95%-ные доверительные интервалы.

лись на судне, но разбирались в лабораторных условиях под микроскопом и идентифицировались более квалифицированными специалистами.

Для северо-центральной части Баренцева моря, где в 2003 г. современными орудиями лова на 47 станциях было собрано 235 количественных проб, обработанных полностью в лабораторных условиях, прогнозируемое количество таксонов составляет примерно 1630 на 90 000 станциях против 673 таксонов, обнаруженных в реальности. Интересно, что для близкого по площади района — Медвежинско-Шпицбергенского — опубликованное количество зарегистрированных видов на 1090 станциях составляет порядка 1600 (Gulliksen et al., 1999). К сожалению, невозможно сказать, каково было соотношение траловых, дночерпательных и водолазных сборов на этих станциях, но методы сбора на них были более разнообразны и облавливаемая площадь — гораздо больше по сравнению с нашими станциями. Именно поэтому приводимая величина найдена всего лишь по материалам 1090 станций.

Несмотря на правдоподобные результаты моделирования конечного количества видов в донной фауне с помощью показательно-степенной функции, широкое использование последней затрудняется отсутствием как

теоретического обоснования положения максимума, и так последующего снижения значений. Можно лишь предположить, что в реальной ситуации уменьшение значений при очень большом количестве станций после достижения максимума может быть результатом чисто физического изъятия наиболее редких видов.

С другой стороны, моделирование конечного числа видов в локальных фаунах или флорах по выборочным данным на основе моделей, учитывающих не только интенсивность сборов, но и влияние факторов среды на биоразнообразие, по-видимому, недостижимо на современном этапе развития науки. Поэтому все современные прогнозные оценки могут иметь только ориентировочный характер.

Таким образом, учитывая, что для каждого из трех примерно одинаковых по площади (около 400 000 км²) районов Баренцева моря (Медвежинско-Шпицбергенского, юго-западного и северо-центрального) известно и прогнозируется порядка 1600 видов зообентоса, можно полагать, что при возможном 50%-ном перекрытии ареалов в Баренцевом море (площадь 1 500 000 км²) обитает примерно $1600 \cdot 4 \cdot 0.5 = 3200$ (или, возможно, 3300) донных беспозвоночных (исключая фораминифер и остракод).

5.2. Фонообразующие таксоны высших рангов

В предыдущем разделе были рассмотрены общие характеристики видового богатства донной фауны моря. Выполненная обработка архивных материалов широкомасштабных исследований зообентоса Баренцева моря в 1968—1970 гг. геостатистическими методами (Матерон, 1968) с применением ГИС-технологий позволила получить другие, не менее важные количественные оценки зообентоса, характеризующие водоем в целом.

На основе статистических данных, взвешенных относительно площади, характеризваемой каждой станцией, показано, что из крупных таксонов для северо-центральной части Баренцева моря во все периоды исследований (табл. 10) было характерно заметное преобладание двустворчатых моллюсков (от 18 до 43 % биоресурсов зообентоса как по влажной массе, так и по энергетическому эквиваленту). В 1924—1932 гг. практически равной по значимости группой были губки и полихеты, а далее в порядке убывания: голотурии, гефиреи, офиуры, морские звезды и морские ежи. В 1968—1970 гг. доля губок сократилась на 1.5 порядка, в то время как доля моллюсков более чем удвоилась, гефирей — почти удвоилась, а значимость полихет уменьшилась примерно вдвое. В 2003 г. по сравнению с 1968—1970 гг. доля моллюсков несколько сократилась, а полихет — возросла в 2 раза, значимость гефирей упала почти в три раза, доля губок возросла на порядок. Доля голотурий во все периоды исследований была практически одинаковой.

Изменения для всего Баренцева моря в целом, произошедшие в 1968—1970 гг. по сравнению с 1924—1932 гг., были примерно такие же, как и в северо-центральной части, за исключением того, что биомасса губок уменьшилась не на 1.5, а на 1 порядок. Кроме того, довольно большую долю в донном населении приобрели усоногие ракообразные, ранее никогда не рассматривавшиеся как более или менее значимая группа в со-

Таблица 10

**Вклад крупных таксонов в суммарную биомассу зообентоса
в северо-центральной части Баренцева моря в разные периоды исследований**

Группа	1924—1932 гг.		1968—1970 гг.		2003 г.	
	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$
Porifera	18.9	24.19 ± 18.34	0.3	1.478 ± 0.649	3.4	6.402 ± 3.731
Polychaeta	18.5	$14.01 \pm 1.473^*$	8.6	$3.486 \pm 0.675^*$	17.3	$8.854 \pm 1.167^*$
Bivalvia	17.8	12.31 ± 1.851	43.3	17.37 ± 6.114	32.8	14.66 ± 5.418
Holothuroidea	8.9	23.42 ± 5.314	8.0	25.07 ± 14.16	8.4	5.558 ± 3.776
Gephyrea	8.6	7.352 ± 1.507	13.8	$12.91 \pm 3.053^*$	5.3	$2.622 \pm 0.641^*$
Ophiuroidea	5.9	4.424 ± 0.863	3.8	2.713 ± 0.696	7.9	5.414 ± 2.430
Asteroidea	5.5	9.075 ± 1.429	9.0	5.736 ± 1.356	5.4	5.087 ± 1.120
Echinoidea	4.6	10.09 ± 3.489	6.5	21.90 ± 17.13	7.6	23.87 ± 8.617
Cirripedia	3.7	58.57 ± 37.78	0.8	22.47 ± 6.484	1.2	10.69 ± 9.475
Gastropoda	2.3	1.764 ± 0.672	0.5	0.519 ± 0.109	1.0	0.844 ± 0.292
Bryozoa	1.5	1.572 ± 0.921	2.3	2.145 ± 0.890	2.5	1.374 ± 0.792
Cnidaria	1.2	1.338 ± 0.294	1.2	1.414 ± 0.401	1.6	0.996 ± 0.303
Прочие	2.6	—	1.9	—	5.6	—

Примечание. Здесь и далее, табл. 11—13, 19, 20: $B_{\%}$ — доля в суммарной биомассе зообентоса; $B_{av} \pm \text{ошибка}$ — средняя биомасса в поселениях (г/м²; влажная фиксированная биомасса) и статистическая ошибка средней.

* Группы, средние биомассы которых для разных периодов различаются попарно при $p > 0.95$.

вокупном зообентосе Баренцева моря (табл. 11). Доля полихет практически не изменилась, а доля моллюсков выросла в меньшей степени, нежели в северо-центральной части моря.

К сожалению, относительный вклад отдельных таксономических групп в донное население Баренцева моря не полностью характеризует многолетние изменения, так как он не учитывает биомассу этих таксонов. Так, например, более высокая доля двустворчатых моллюсков в суммарной биомассе для 60-х годов соответствует в реальности 1.5-кратному уменьшению их биомассы (табл. 11; рис. 41). При этом в северо-центральной части моря биомасса почти не изменилась за все три периода наблюдений. Конфигурация расположения максимумов в 2003 г. была как бы промежуточной для 1924—1932 и 1968—1970 гг.

Поселения губок в довоенный период исследований, а также в 1968—1970 гг. располагались преимущественно в западной части моря. Биомасса их в первом случае была почти на порядок большей, чем во втором (табл. 11). В северо-центральной части моря распределение максимумов биомассы было наиболее сходным в 1924—1932 и 2003 гг. Удельные значения в 1968—1970 гг. имели тот же порядок, что и в 2003 г., но для последнего периода исследований в отличие от предыдущих был характерен максимум в районе, расположенном южнее плато Виктория и желоба Франц-Виктория (рис. 41).

Поселения полихет в 1924—1932 гг. были самыми массовыми по всей акватории моря по сравнению с другими периодами исследований. В 1968—

Таблица 11
Вклад крупных таксонов в суммарную биомассу зообентоса
в Баренцевом море в разные периоды исследований

Группа	1924—1932 гг.		1968—1970 гг.	
	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$
Bivalvia	29.0	$41.5 \pm 3.806^*$	38.6	$26.32 \pm 3.209^*$
Porifera	24.0	$81.26 \pm 21.71^*$	2.3	$9.458 \pm 2.199^*$
Polychaeta	9.8	$15.28 \pm 0.970^*$	9.0	$4.624 \pm 0.411^*$
Holothuroidea	7.0	28.58 ± 14.41	7.2	27.99 ± 8.243
Cirripedia	6.0	127.6 ± 31.57	15.2	149.2 ± 70.38
Ophiuroidea	5.3	$8.241 \pm 1.065^*$	2.2	$2.220 \pm 0.252^*$
Echinoidea	3.9	19.05 ± 4.475	4.9	23.09 ± 8.669
Gephyrea	3.5	$7.275 \pm 0.910^*$	7.3	$13.96 \pm 1.534^*$
Bryozoa	2.6	$7.129 \pm 1.505^*$	3.2	$3.531 \pm 0.648^*$
Asteroidea	2.2	$9.375 \pm 0.941^*$	3.3	$6.083 \pm 0.769^*$
Brachiopoda	1.4	$7.618 \pm 2.644^*$	0.6	$2.073 \pm 0.508^*$
Gastropoda	1.3	$3.559 \pm 0.818^*$	1.0	$1.502 \pm 0.538^*$
Ascidacea	1.2	9.149 ± 2.321	0.9	5.595 ± 1.819
Cnidaria	0.8	2.503 ± 0.427	1.1	1.915 ± 0.322
Прочие	2.0	—	3.2	—

Примечание. См. пояснения к табл. 10.

1970 гг. их конфигурация практически не изменилась, но биомасса снизилась в 3 раза (табл. 11). Этот же порядок биомассы сохранился и 2003 г., но конфигурация максимумов была промежуточной для 1924—1932 и 1968—1970 гг. (табл. 10; рис. 42).

Поселения голотурий в 1924—1932 гг. располагались достаточно мозаично, но локальные максимумы их биомассы тяготели к центральной, северо-западной и северо-восточной частям моря. В 1968—1970 гг. количество этих максимумов, преимущественно в центральной части, заметно сократилось при сохранении биомассы в оставшихся поселениях примерно на прежнем уровне. В 2003 г. в северо-центральных районах вновь появились локальные максимумы, но значения биомассы были почти на 0.5 порядка ниже, нежели в предыдущие периоды (табл. 10; рис. 42).

Массовые поселения гефирей в 1924—1932 гг. простирались в направлении от Шпицбергена к Южному острову Новой Земли (рис. 43). В 1968—1970 гг. они занимали восточные и центрально-восточные части моря при почти в 2 раза меньших значениях биомассы, нежели в довоенный период (табл. 11). В 2003 г. распределение поселений гефирей в северо-центральной части было наиболее сходным с таковым в 1924—1932 гг., но значения биомассы были примерно в 2—3 раза меньше (табл. 10).

Массовые поселения усоногих раков в 1924—1932 и 1968—1970 гг. располагались примерно на равной площади при сходных значениях биомассы (табл. 11), но в довоенный период они практически отсутствовали в Печорском море, а в послевоенный период — в прибрежье Мурман (рис. 43). В 2003 г. поселения баянусов с биомассами того же порядка,

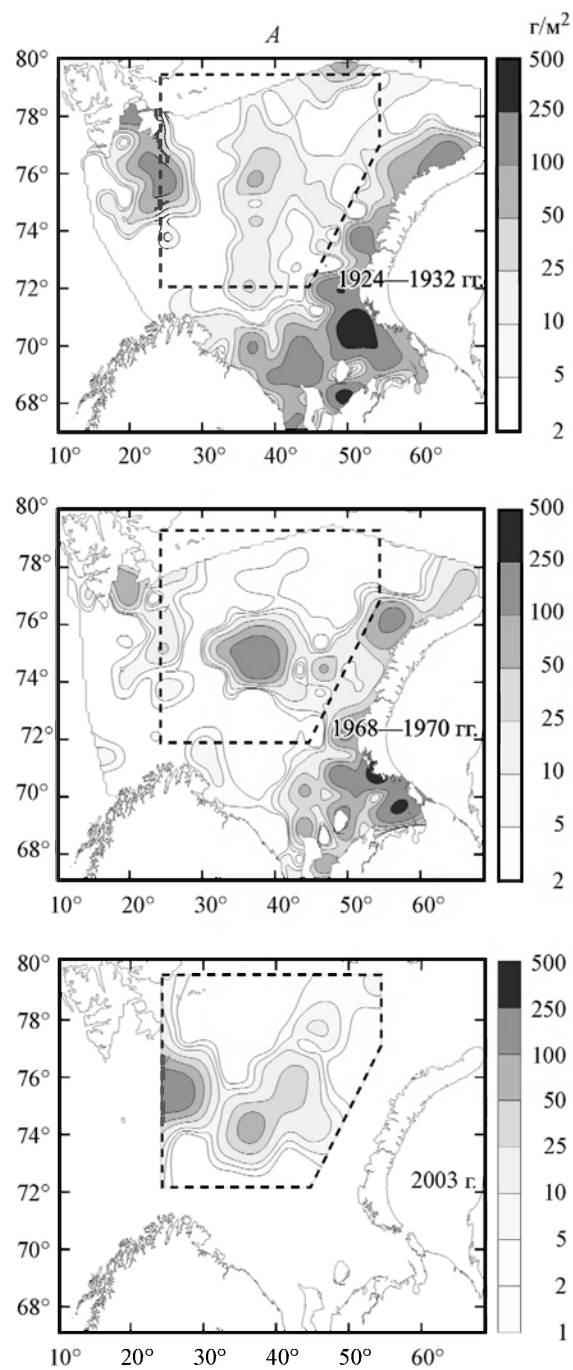


Рис. 41. Распределение биомассы (г/м^2) двусторчатых моллюсков (A) и губок (B) в разные периоды исследований.

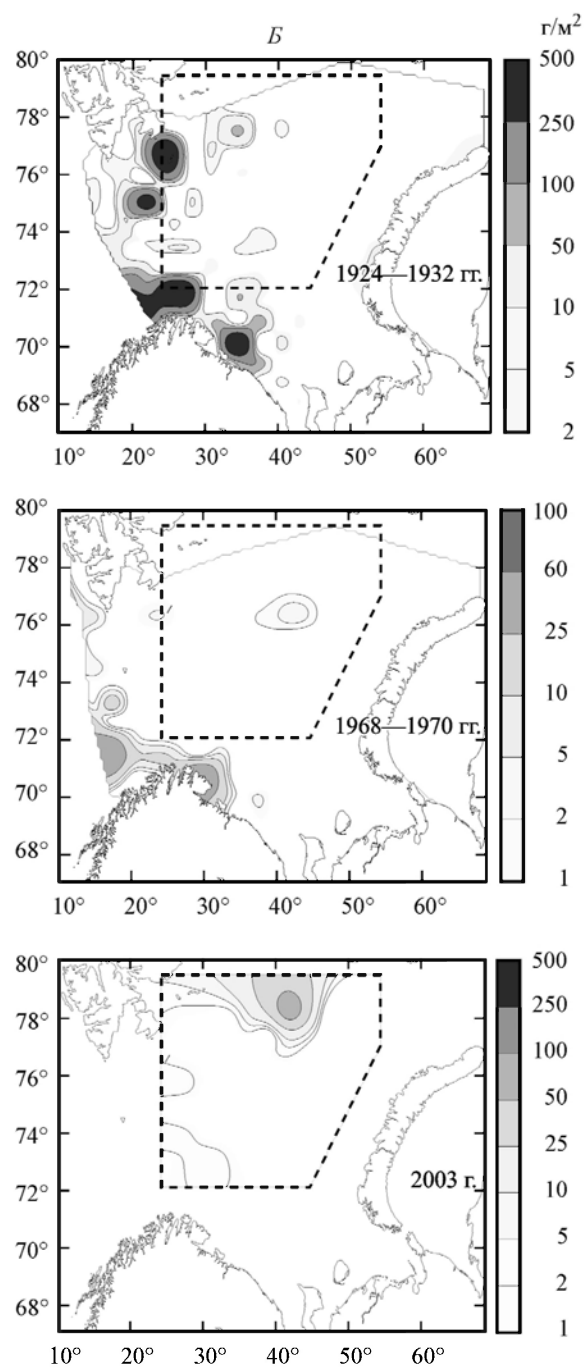


Рис. 41 (продолжение).

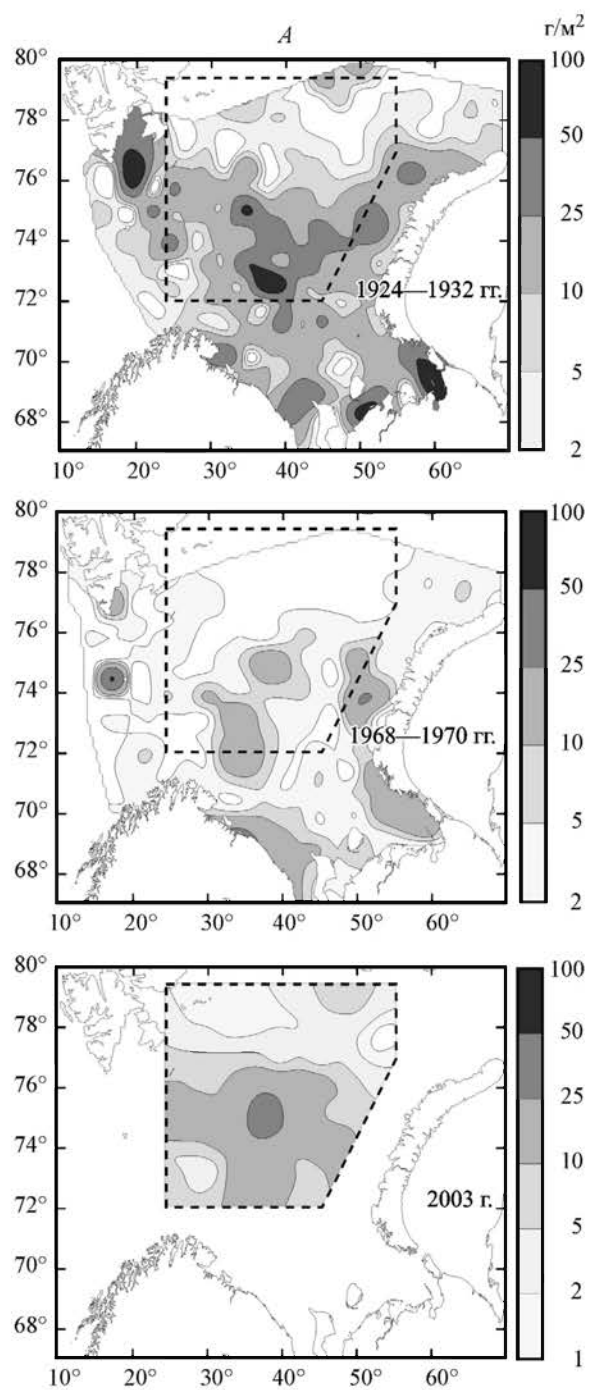


Рис. 42. Распределение биомассы (г/м²) полихет (А) и голотурий (Б) в разные периоды исследований.

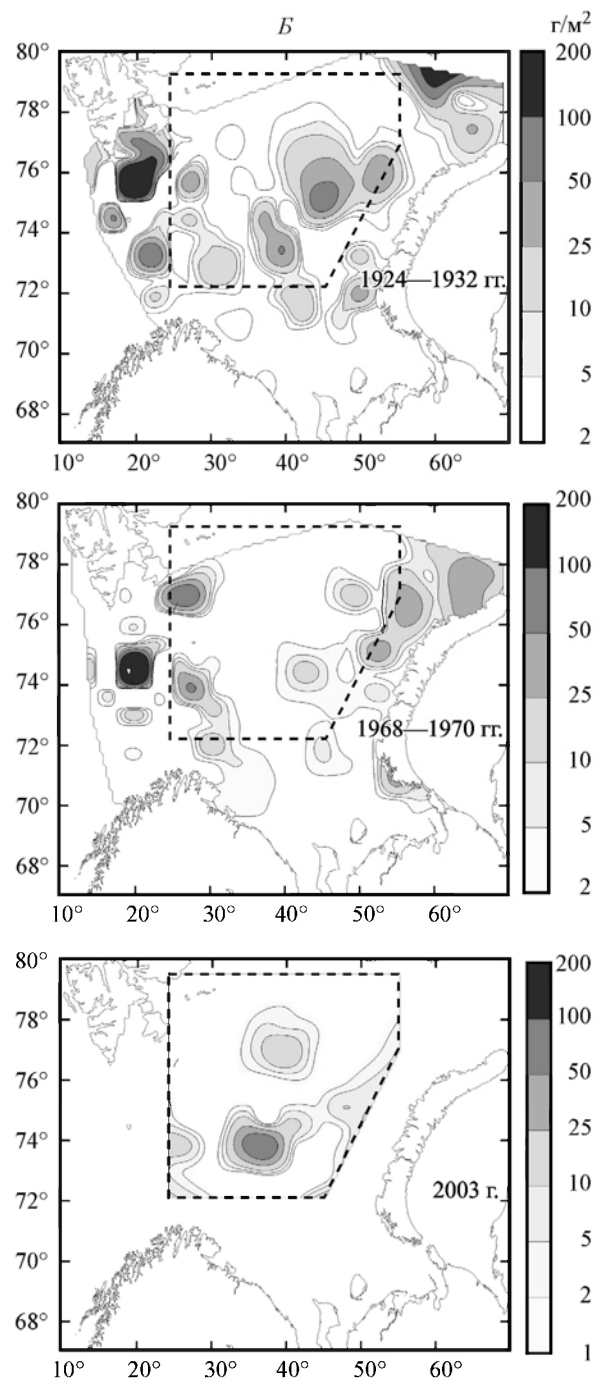


Рис. 42 (продолжение).

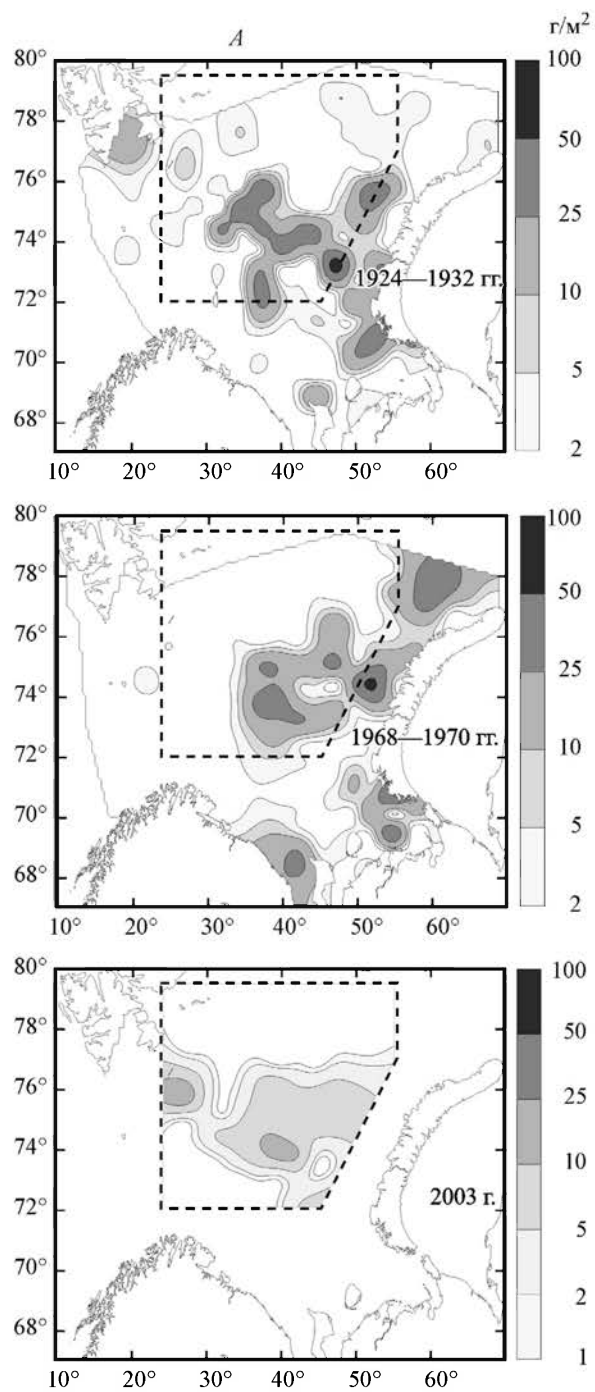


Рис. 43. Распределение биомассы (г/м^2) гефирей (А) и усоногих раков (Б) в разные периоды исследований.

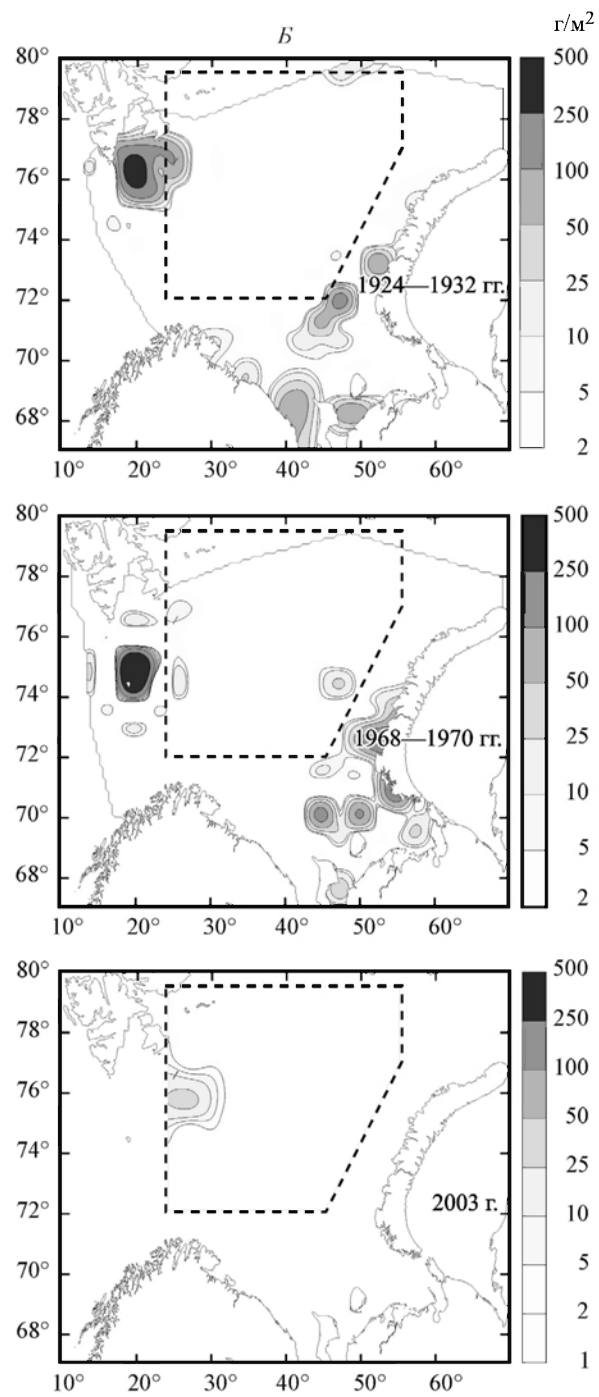


Рис. 43 (продолжение).

что и в 1968—1970 гг., были отмечены только к юго-западу от Надеждинского плато на склоне желоба Персея. В северо-центральной части их биомасса последовательно снижалась от одного периода исследований к другому (табл. 10).

Таким образом, согласно полученным результатам, поселения фонообразующих таксонов в Баренцевом море в разное время различались как по площади обитания и суммарной биомассе, так и по биомассе на 1 м².

Несмотря на заметные различия долей двустворчатых моллюсков в суммарной биомассе зообентоса в северо-центральной части Баренцева моря, их биомасса и расположение локальных максимумов в разные периоды исследований оставались достаточно близкими. Для водоема в целом их биомасса в 1968—1970 гг. существенно понизилась по сравнению с 1924—1932 гг. Губки, составлявшие в 1924—1932 гг. значительную часть зообентоса, в 1968—1970 гг. существенно сократили ареал своего массового развития, отступив далеко на запад и снизив биомассу в несколько раз. В 2003 г. они вновь появились на западной границе северо-центрального района, а также на севере при биомассах, сопоставимых с таковыми в 1968—1970 гг.

Полихеты при повсеместном своем распространении в Баренцевом море в 1968—1970 гг. снизили свою биомассу по сравнению с 1924—1932 гг. более чем в 2 раза. В 2003 г. их биомасса осталась сопоставимой с таковой в предыдущий период исследований, хотя доля в суммарной биомассе зообентоса выросла почти вдвое.

Биомасса голотурий в 1924—1932 и в 1968—1970 гг. была сопоставимой, хотя ареал их распространения в последнем случае существенно сократился. В 2003 г. в северо-центральной части отмечено снижение их биомассы на фоне расширения ареала.

Гефиреи имели наибольшую биомассу в 1968—1970 гг. как в целом по морю, так и в северо-центральной части при сходных ареалах распространения. Усоногие ракообразные в 1924—1932 и 1968—1970 гг. имели несколько различающиеся ареалы, но примерно одинаковую биомассу. При этом в северо-центральной части их биомасса последовательно уменьшалась от одного периода исследований к последующему при мало различающихся по площади ареалах.

В заключение нужно отметить, что компьютерные карты распределения биомассы моллюсков, полихет и иглокожих, построенные по материалам 1924—1932 гг., хорошо согласуются с ранее опубликованными картами, построенными ручным способом (Броцкая, Зенкевич, 1939).

5.3. Преобладающие трофические группы

По типу питания в северо-центральной части Баренцева моря в 1924—1932 гг. преобладали неподвижные, подвижные и малоподвижные фильтраторы, составлявшие около 50 % суммарной биомассы зообентоса (табл. 12). Грунтоеды и детритофаги составляли 40 %, а всеядные и хищники — 10 %, что вполне соответствует правилу классической пищевой пирамиды.

Таблица 12

Вклад основных трофических групп в суммарную биомассу зообентоса
в северо-центральной части Баренцева моря в разные периоды исследований

Группа	1924—1932 гг.		1968—1970 гг.		2003 г.	
	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$
Фильтраторы неподвижные	26.1	15.83 ± 1.098	16.6	10.08 ± 1.592	14.0	10.07 ± 3.730
Фильтраторы малоподвижные	13.1	9.330 ± 1.107	12.4	6.950 ± 0.879	9.8	6.048 ± 1.848
Грунтоеды подвижные	11.6	9.307 ± 1.390	16.3	7.631 ± 0.821	11.8	6.138 ± 1.638
Детритофаги подвижные	10.1	7.648 ± 0.656	14.7	$7.674 \pm 1.167^*$	8.6	$4.698 \pm 0.890^*$
Детритофаги неподвижные	9.3	$7.197 \pm 0.634^*$	2.0	$1.214 \pm 0.263^*$	9.6	$4.174 \pm 0.727^*$
Фильтраторы подвижные	7.9	17.41 ± 2.673	9.6	18.44 ± 3.682	14.7	9.047 ± 3.776
Хищники подвижные	5.4	$3.364 \pm 0.464^*$	2.0	$1.328 \pm 0.170^*$	9.6	$2.841 \pm 0.423^*$
Всеядные подвижные	3.8	2.970 ± 0.804	6.6	5.326 ± 2.233	3.1	8.332 ± 5.001
Грунтоеды неподвижные	2.8	2.352 ± 0.217	3.1	2.013 ± 0.316	3.5	1.617 ± 0.262
Детритофаги хищные подвижные	2.7	$2.956 \pm 0.590^*$	0.02	$1.176 \pm 0.315^*$	1.9	1.388 ± 0.457
Детритофаги фильтрующие подвижные	1.9	$5.967 \pm 1.237^*$	10.6	$66.63 \pm 10.86^*$	6.3	$18.37 \pm 14.59^*$
Детритофаги малоподвижные	1.2	1.341 ± 0.111	0.6	$2.276 \pm 0.483^*$	2.0	$0.932 \pm 0.167^*$
Всеядные малоподвижные	1.1	$1.561 \pm 0.259^*$	0.1	$0.158 \pm 0.027^*$	0.2	0.328 ± 0.103
Прочие	3.0		5.4		4.9	

Примечание. См. пояснения к табл. 10.

В 1968—1970 гг. доля фильтраторов несколько уменьшилась (до 45 %), а грунтоедов и детритофагов — столь же незначительно возросла (до 42 %) при почти прежней (9 %) доле хищников и всеядных.

В 2003 г. доля фильтраторов еще несколько понизилась (до 42 %), а грунтоедов и детритофагов — вернулась к уровню 1924—1932 гг. (40 %), доля хищников и всеядных составляла 12 %.

В целом по Баренцеву морю, так же как и в его северо-центральной части, в 1924—1932 гг. преобладали фильтраторы, составлявшие 65 % от суммарной биомассы зообентоса (табл. 13). Доля грунтоедов и детритофагов была немногим более 19 %, а хищников и всеядных — немногим меньше 8 %. В 1968—1970 гг. также преобладали фильтраторы, составляя около 62 %. Доля грунтоедов и детритофагов была немногим более 20 %, а хищников и всеядных — 9 %.

Таким образом, можно заключить, что трофическая структура зообентоса Баренцева моря во все периоды исследований характеризовалась заметной стабильностью в соотношениях биоресурсов животных с разными типами питания. В северо-центральной части моря фильтрационное питание донных животных лишь ненамного преобладало над детритным типом питания. В водоеме в целом однозначно превалировал фильтрационный тип питания, хотя в соответствии с гидродинамическими классификациями придонных вод (Зацепин, Риттих, 1968б; Кузнецов, 1970, 1980) в Ба-

Таблица 13

Вклад основных трофических групп в суммарную биомассу зообентоса
в Баренцевом море в разные периоды исследований

Группа	1924—1932 гг.		1968—1970 гг.	
	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$
Фильтраторы неподвижные	37.1	$59.73 \pm 10.789^*$	29.4	$15.70 \pm 2.832^*$
Фильтраторы малоподвижные	13.4	$20.35 \pm 2.059^*$	14.9	$13.30 \pm 1.828^*$
Фильтраторы подвижные	10.9	$33.35 \pm 8.844^*$	13.9	$22.75 \pm 4.314^*$
Детритофаги фильтрующие мало- подвижные	6.8	27.15 ± 3.838	7.6	23.36 ± 5.379
Грунтоеды подвижные	6.4	10.15 ± 1.114	9.1	8.142 ± 0.803
Детритофаги подвижные	5.9	9.081 ± 0.618	3.2	7.448 ± 1.185
Всеядные подвижные	3.8	6.746 ± 1.641	5.3	6.226 ± 2.375
Детритофаги неподвижные	3.9	$7.862 \pm 0.775^*$	1.4	$1.179 \pm 0.210^*$
Хищники подвижные	3.1	$4.887 \pm 0.638^*$	3.8	$2.623 \pm 0.443^*$
Грунтоеды неподвижные	2.2	$3.799 \pm 0.289^*$	3.1	$2.743 \pm 0.117^*$
Детритофаги хищные подвижные	1.3	$2.960 \pm 0.387^*$	0.5	$1.580 \pm 0.371^*$
Грунтоеды-собиратели подвижные	0.03	0.244 ± 0.073	3.5	0.856 ± 0.469
Прочие	5.2	—	4.3	—

Примечание. См. пояснения к табл. 10.

ренцевом море значимость фильтраторов должна быть близкой к значимости детритофагов и грунтоедов. Вместе с тем простой пересчет опубликованных А. П. Кузнецовым таблиц (Кузнецов, 1970, табл. 17; 1980, табл. 27) показывает, что по этим же данным в Баренцевом море 52 % суммарной биомассы зообентоса составляют фильтраторы (табл. 14).

Кроме того, из другой схемы этого же автора (см.: Кузнецов, 1980, табл. 58) ясно следует, что вся акватория Баренцева моря делится примерно на две равные по площади зоны — с активной и с замедленной придонной гидродинамикой. Последнее в соответствии с рассматриваемой трофико-гидродинамической классификацией (Кузнецов, 1980) означает, что области с преобладающим развитием сестонофагов и детритофагов примерно одинаково представлены в водоеме. В целом это соответствует схеме, предложенной А. А. Нейман (1961), согласно которой такое соотношение трофических зон должно быть свойственно морям с широким и пологим шельфом. Вместе с тем большая биомасса сестонофагов по сравнению с детритофагами, выводит их на первое место в трофической структуре зообентоса Баренцева моря в целом.

Пространственное распределение различных трофических групп зообентоса в разные периоды исследований не было одинаковым (рис. 44). В общем распределении фильтраторов наблюдалась их приуроченность к прибрежным районам и районам с глубинами до 200 м. Наиболее обильными они были в 1924—1932 гг., а в 1968—1970 гг. их биомасса снизилась более чем вдвое и достигла околонулевых значений в южно-центральной и северной частях моря. В 2003 г. поселения фильтраторов практически восстановились до уровня довоенного периода исследований.

Таблица 14

**Количественные характеристики
основных трофических групп зообентоса
в Баренцевом море (Кузнецов, 1970, 1980)**

Пищевые группировки и типы питания донных беспозвоночных	Площадь группировки, млн км ²	Общая биомасса группировки, г/м ²	Биомасса ланной группы в группировке, г/м ²	Биоресурсы в группировке, тыс. т	Доля в биомассе других группировок				Биоресурсы в других группировках, тыс. т	Биоресурсы всей группировки или группы, тыс. т
					(1)	(2)	(3)	(4)		
Неподвижные сестонофаги (1)	154	394	300.0	46200	—	0.025	0.023	0.047	3317	50076
Подвижные сестонофаги (2)	392	138	83.2	32614	0.089	—	0.165	0.047	8874	43854
Собирающие детритофаги (3)	378	61	35.3	13343	0.06	0.129	—	0.171	14340	31318
Глотающие детритофаги (4)	478	90	55.6	26576	0.006	0.083	0.111	—	5540	33979
Плотоядные*	—	—	—	—	0.06	0.116	0.073	0.098	12295	15824
Прочие*	—	—	—	—	0.024	0.044	0.05	0.02	4403	5799
Итого	1402	—	—	—	—	—	—	—	—	180850

Примечание. Данные взяты из табл. 17 в статье А. П. Кузнецова (1970) и из табл. 27 в монографии того же автора (Кузнецов, 1980).

* Группа плотоядных животных и группы животных с другими типами питания не могут образовывать самостоятельных группировок.

Распределение биомассы детритофагов и грунтоедов в разные периоды исследований было более или менее похожим, особенно в 1924—1932 и 1968—1970 гг. (рис. 45). В 1924—1932 гг. биомасса детритофагов была больше биомассы грунтоедов, а в 1968—1970 гг. произошло заметное уменьшение биомассы как детритофагов, так и грунтоедов, причем биомассы этих двух групп стали сопоставимыми. В 2003 г. в северо-центральной части моря биомасса обеих групп была также сопоставима, но распределение заметно различалось.

Максимумы биомассы всеядных и хищников во все периоды исследований совпадали с максимумами биомассы фильтраторов и значимо коррелировали с ними. В 1924—1932 гг. биомасса всеядных и хищников по всему морю и в северо-центральной части достоверно зависела от биомассы фильтраторов и детритоедов (табл. 15), а в 1968—1970 гг. — только от биомассы фильтраторов (табл. 16). В 2003 г. в северо-центральной части моря биомасса всеядных и хищников достоверно зависела только от биомассы детритофагов (табл. 17).

Примечательно, что коэффициент множественной корреляции закономерно возрастает с уменьшением временного интервала, в течение которого выполнялись сборы фаунистического материала. Тем не менее совершенно

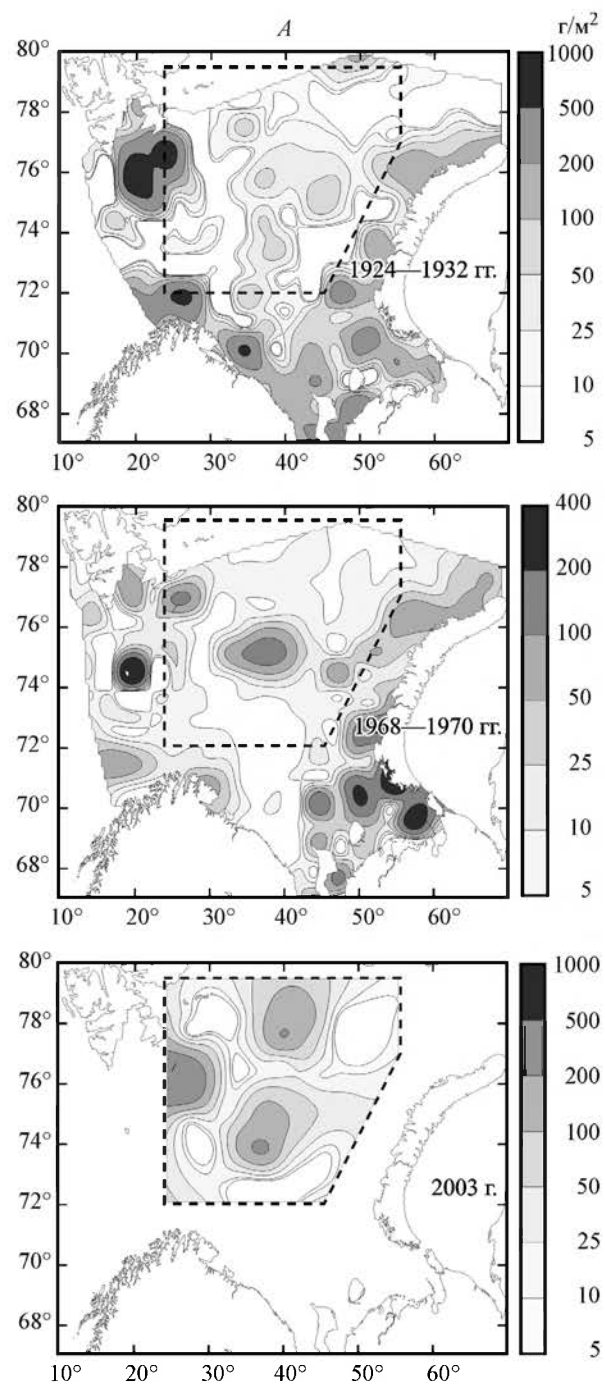


Рис. 44. Распределение биомассы (г/м^2) фильтраторов (А) и всеядных с хищниками (Б) в разные периоды исследований.

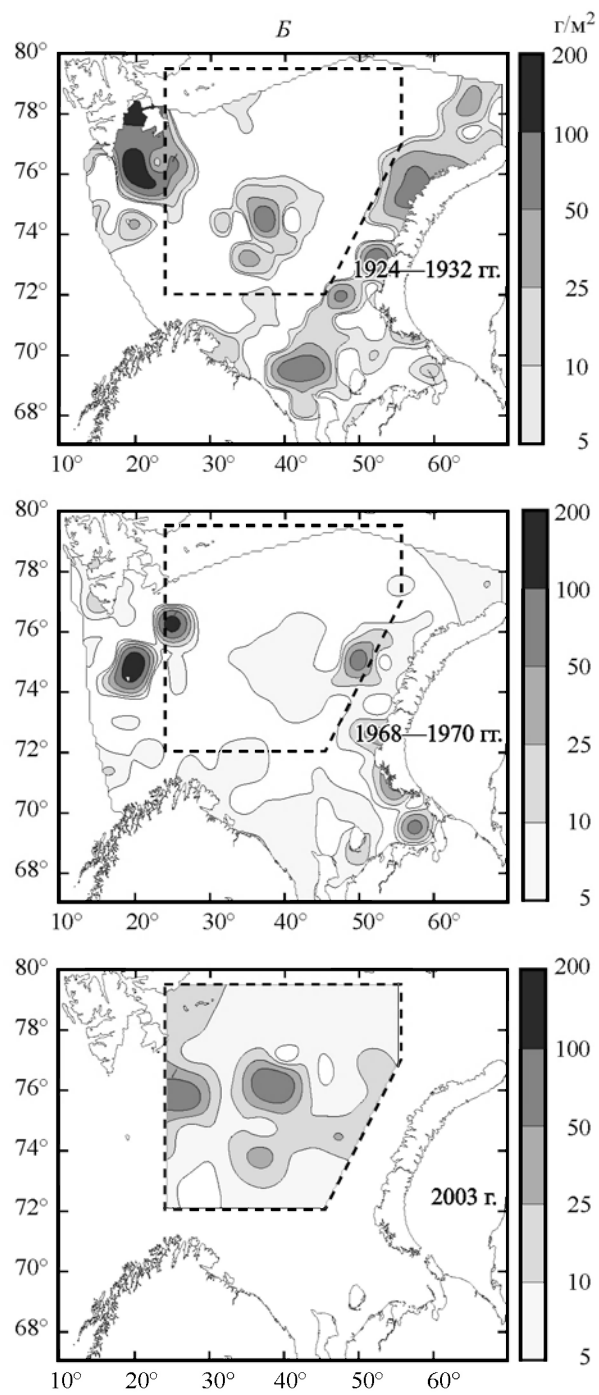


Рис. 44 (продолжение).

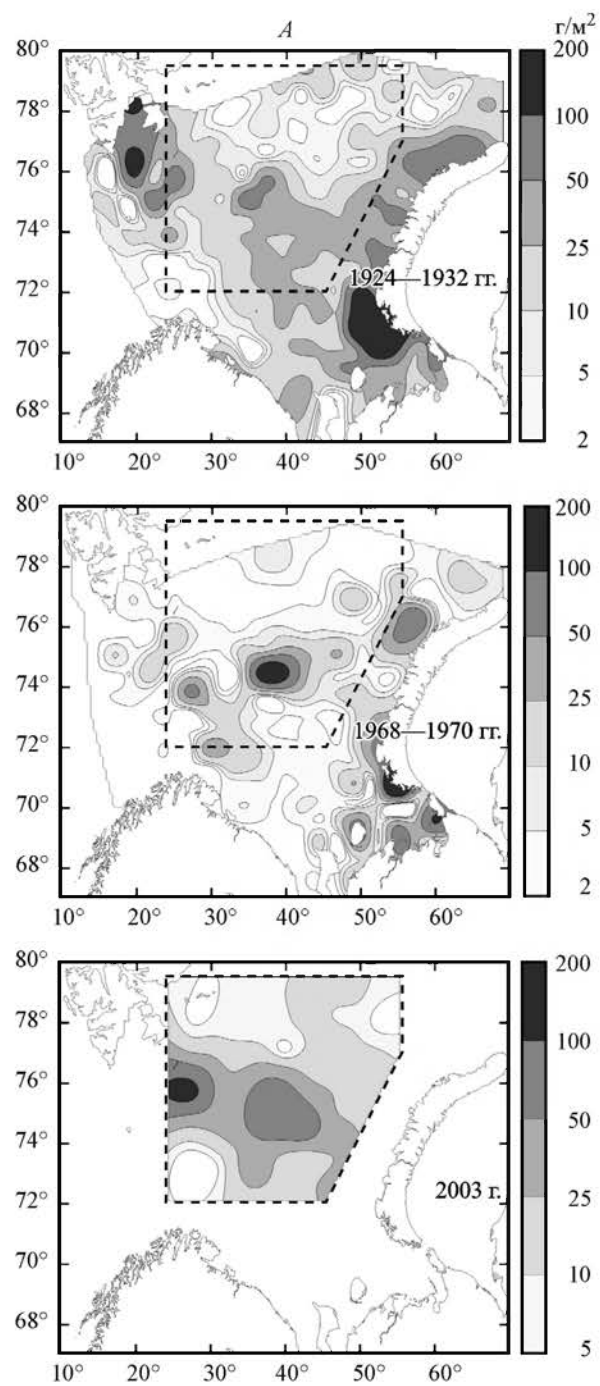


Рис. 45. Распределение биомассы (г/м^2) детритофагов (А) и грунтоедов (Б) в разные периоды исследований.

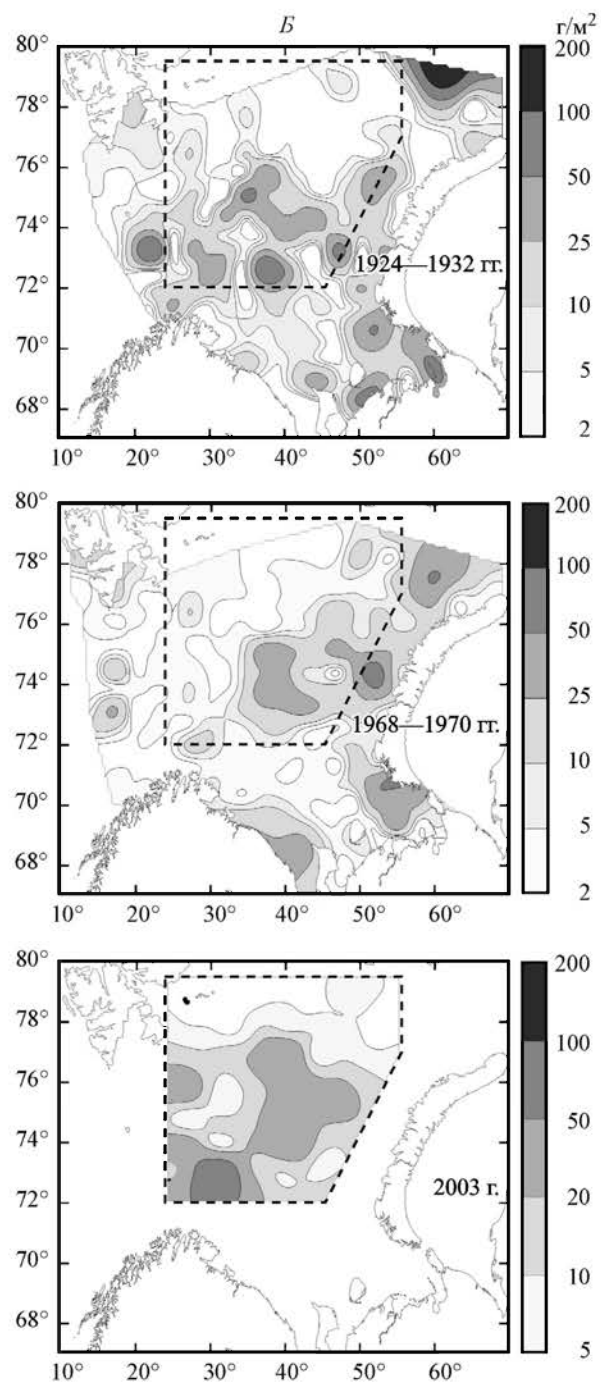


Рис. 45 (продолжение).

Таблица 15

Параметры гребневой мультирегрессии со свободной константой для зависимости биомассы всеядных и хищников от биомассы других трофических групп в Баренцевом море в 1924—1932 гг.
($R^2 = 0.088$)

Члены мультирегрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	p
Свободная константа*	5.446	1.696	—	—	0.001
Биомасса:					
фильтраторов*	0.025	0.005	0.235	0.046	0.000
детритофагов*	0.114	0.029	0.180	0.046	0.000
грунтоедов	0.006	0.049	0.005	0.046	0.910

Примечание. См. пояснения к табл. 2.

Таблица 16

Параметры гребневой мультирегрессии со свободной константой для зависимости биомассы всеядных и хищников от биомассы других трофических групп в Баренцевом море в 1968—1970 гг.
($R^2 = 0.103$; $n = 417$)

Члены мультирегрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	p
Свободная константа*	3.285	1.625	—	—	0.044
Биомасса:					
фильтраторов*	0.098	0.014	0.318	0.045	0.000
детритофагов*	−0.017	0.039	−0.019	0.045	0.671
грунтоедов	−0.019	0.082	−0.010	0.045	0.817

Примечание. См. пояснения к табл. 2.

Таблица 17

Параметры гребневой мультирегрессии со свободной константой для зависимости биомассы всеядных и хищников от биомассы других трофических групп в северо-центральной части моря в 2003 г.
($R^2 = 0.302$; $n = 48$)

Члены мультирегрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	p
Свободная константа*	−1.648	4.671	—	—	0.726
Биомасса:					
фильтраторов*	0.025	0.033	0.109	0.148	0.468
детритофагов*	0.454	0.132	0.511	0.148	0.001
грунтоедов	0.065	0.159	0.052	0.125	0.682

Примечание. См. пояснения к табл. 2.

Таблица 18

Степень пространственного перекрытия (%) поселений основных трофических групп (по Чекановскому—Серенсену) в Баренцевом море в различные периоды исследований

Трофическая группа	Площадь поселений				Изобенты			
	<i>F</i>	<i>S</i>	<i>D</i>	<i>C + O</i>	<i>F</i>	<i>S</i>	<i>D</i>	<i>C + O</i>
1924—1932 гг.								
<i>F</i>	100.0	—	—	—	100.0	—	—	—
<i>S</i>	98.3	100.0	—	—	27.6	100.0	—	—
<i>D</i>	95.5	96.4	100.0	—	13.1	36.2	100.0	—
<i>C + O</i>	98.5	97.7	95.5	100.0	17.2	34.2	28.5	100.0
1968—1970 гг.								
<i>F</i>	100.0	—	—	—	100.0	—	—	—
<i>S</i>	86.5	100.0	—	—	25.0	100.0	—	—
<i>D</i>	93.3	88.1	100.0	—	22.0	29.6	100.0	—
<i>C + O</i>	91.4	89.6	91.6	100.0	19.6	21.1	24.6	100.0
2003 г.								
<i>F</i>	100.0	—	—	—	100.0	—	—	—
<i>S</i>	100.0	100.0	—	—	42.0	100.0	—	—
<i>D</i>	100.0	100.0	100.0	—	27.9	48.8	100.0	—
<i>C + O</i>	100.0	100.0	100.0	100.0	25.0	52.5	45.6	100.0

Примечание. *F* — фильтраторы; *S* — детритофаги; *D* — грунтоеды; *C + O* — хищники и всеядные.

очевидно, что во все периоды исследований хищники питались преимущественно представителями эпифауны (фильтраторами и детритофагами), но не инфавуны (грунтоедомы и др.). В разд. 6.3 будет показано, что губительный для бентоса траловый лов рыбы в Баренцевом море был наиболее интенсивным в послевоенные годы. В связи с этим представляется, что в 60-х годах положительная связь между биомассами хищников и жертв сохранилась, по-видимому, только за счет районов с жесткими, непригодными для донных тралений грунтами. В районах интенсивного промысла с илисто-песчаными грунтами, где наиболее обильны детритофаги, эта связь могла быть нарушена вследствие деградации поселений как детритофагов, так и хищников.

Мультирегрессионный анализ ($R = 0.41$) для зависимости биомассы хищников от общих биологических показателей выявил в качестве значимых положительных регрессоров количество таксонов, количество трофических групп и среднюю массу одной особи. Интерпретация этого результата может быть следующей: хищники предпочитают крупных животных в качестве жертв, но не проявляют при этом достаточно узкой пищевой специализации как на таксономическом, так и на трофическом уровне.

Сравнение пространственного распределения биомассы беспозвоночных с различным типом питания (табл. 18) показывает, что в Баренцевом море не наблюдается четкого разграничения поселений тех или иных пи-

щевых группировок и площади их обитания практически полностью перекрываются (левая часть табл. 18). Изобенты животных с разным типом питания перекрываются в целом несколько больше, чем это было показано ранее (Кузнецов, 1980), причем степень перекрытия возрастает до 50 % при «квадратичном» сглаживании (Clarke, Warwick, 2001) «выбросов» в исходных данных.

Достаточно высокая степень перекрытия поселений животных с разными типами питания хорошо объясняется вертикальной схемой трофическо-ярусной структуры донных сообществ, предложенной Е. П. Турпаевой (Турпаева, 1953; Нейман, 1988). В соответствии с этой схемой самый нижний ярус (поверхностную толщу осадков) в сообществах занимают грунтоеды, более высокий ярус (поверхность осадков) — детритофаги, а самый высокий ярус (придонные слои воды) — фильтраторы. В зависимости от интенсивности придонной гидродинамики преимущественное развитие получают животные с тем или иным типом питания: в условиях сильных течений и крупнозернистых осадков — фильтраторы, при слабых течениях и мелкозернистых осадках — детритофаги и грунтоеды. Поскольку интенсивность гидродинамики снижается в придонных слоях за счет микрорельефа дна, донное население в одном и том же месте, как правило, бывает представлено разными по типу питания животными, располагающимися вышеобозначенными вертикальными ярусами.

5.4. Регионально доминирующие виды

Самым распространенным методом сопоставления качественных и количественных характеристик донной фауны для разных регионов и периодов исследований является ручное или компьютерное выделение (по результатам кластеризации или ординации) донных сообществ.

В отечественной морской биологии донные сообщества рассматриваются как основные структурно-системные единицы зообентоса надвидового уровня. Под биологическим сообществом большинство исследователей понимают совокупность популяций организмов, взаимодействующих друг с другом в пространстве их среды обитания и во времени (Moebius, 1877; Whitteker, 1975; Джиллер, 1988; Бигон и др., 1989). Такое сообщество обладает собственными свойствами, существенно отличающимися от простой суммы свойств слагающих его популяций и организмов (Бигон и др., 1989). Понятие «сообщество» достаточно абстрактно, поскольку сообщества, как правило, не имеют четких границ и незаметно переходят одно в другое (Пианка, 1981).

Для Баренцева моря наиболее известными отечественными работами, посвященными выделению и классификации сообществ зообентоса, являются публикации В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939), З. А. Филатовой (1938), В. И. Зацепина (1962). Автором также опубликованы материалы по сообществам Печорского моря (Denisenko S. et al., 2003). Однако критический анализ этих и других подобных публикаций показывает, что воспроизведение результатов, полученных всеми авторами, практически невозможно даже по оригинальным материалам. Правила и критерии выделения

сообществ в период, предшествовавший компьютеризации научных исследований, были нечеткими, основанными на разных процентных градациях и допускали субъективные оценки (Броцкая, Зенкевич, 1939; Воробьев, 1949; Кузнецов, 1963, и др.). В настоящее время, т. е. в эпоху глобальной компьютеризации науки, появилась масса статистических программ, в том числе и разработанных биологами, предлагающих для выделения сообществ более полусотни вариантов кластеризации или ординации и позволяющих в разной степени учитывать количественную представленность видов в пробах или на станциях. Большинство из них применительно к выделению сообществ зообентоса дает различающиеся, порой несопоставимые результаты. При этом никто из биологов не может четко и обоснованно сказать, какой из предлагаемых методов предпочтительнее.

Ситуация усугубляется и тем, что практически никто из исследователей, выделявших те или иные сообщества зообентоса, не проверял эти сообщества на соответствие условию реального взаимодействия слагающих их видовых популяций. В связи с этим представляется возможным, что в большинстве случаев мы имеем дело лишь с нечетко выделенными областями доминирования тех или иных массовых видов зообентоса. Видимо, сознавая такое положение вещей, В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич (1939) называли сообщества донными «комплексами». В зарубежной литературе термин «community» также постепенно вытесняется более нейтральным термином «association» (Бигон и др., 1989; Jorgensen et al., 1999). Однако терминологические уточнения никак не меняют результатов выделения (кластеризации) сообществ и не вносят ясности в карты и схемы их расположения. Вместе с тем именно карты сообществ, как правило, являются конечной целью кластеризационных построений, поскольку позволяют районировать целые водоемы и их отдельные участки одновременно по признакам видового состава и количественной представленности таксонов.

Согласно классическим представлениям о сообществах, последние должны быть визуально различимы за счет доминирования одного или очень небольшого числа видов (таксонов), которые маркируют участки с разными качественными и количественными показателями донного населения. При этом, однако, возникает ряд вопросов. Насколько консервативна качественная и количественная структура зообентоса этих участков, чтобы соответствовать понятию «сообщество»? Существуют ли стабильные связи между составляющими их таксонами? Не являются ли наборы видов, образующих такие сообщества, достаточно случайными в плане сопряженности этих видов?

В известном руководстве по изучению изменчивости морских экосистем (Clarke, Warwick, 2001) подчеркивается, что результаты кластеризации количественных выборок по представленности в них разных видов должны совпадать с результатами кластеризации видов по представленности в разных выборках. Однако подавляющее большинство исследователей ограничивается только кластеризацией выборок, по результатам которой выполняются все дальнейшие построения. При этом предлагаемые компьютерные программы легко позволяют методом перебора получить кластеризацию, наилучшим образом соответствующую практически любой изначально разрабатываемой гипотезе.

Не меньшую свободу действий при получении конечных результатов предоставляет и широко используемый в России «ручной» метод выделения сообществ В. П. Воробьева (1949). В частности, он предусматривает возможность варьирования в достаточно широких пределах минимальной доли доминирующих видов разных порядков, а в случае их отсутствия — интуитивное присоединение выборки к тому или иному кластеру на основании представленности других видов или информации об абиотических факторах среды (Кузнецов, 1963). Кроме того, считают, что информацию о временно отсутствующих в фауне конкретного местообитания видах можно восполнять, анализируя качественный и количественный состав танатоценозов (Месяцев, 1931). При этом, однако, не учитывают возможность транспортировки карбонатных остатков животных придонными течениями и морским льдом на значительные расстояния от истинного местообитания (Денисенко, Алексеев, 1988; Denisenko, Tarasov, 1992; Тарасов и др., 1993).

Обоснованность вышеизложенной критики методов «выделения сообществ» можно рассмотреть на примере широко известной схемы «донных комплексов» и «бентических группировок» Баренцева моря, опубликованной В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939). Все попытки автора настоящей работы построить такую же или близкую схему распределения сообществ зообентоса с использованием архивных материалов 1924—1935 гг. оказались неудачными. Представленная на рис. 46 схема была получена с применением ручной кластеризации по методу В. П. Воробьева (рис. 46, Б), но она имеет весьма отдаленное сходство с построенным тем же способом оригиналом (Броцкая, Зенкевич, 1939). Почти такое же отдаленное сходство с оригиналом имеет схема, сглаженная интерполятором (рис. 46, В), но схема для 30 кластеров (по числу «комплексов» у В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича) сильно отличается как от схемы «групп комплексов», так и от схемы входящих в них самих «комплексов».

Выполненные построения показывают, что при выделении «групп комплексов» авторы цитируемой работы пользовались чисто региональным делением акватории Баренцева моря, а при выделении самих комплексов помимо оценки степени доминирования видов руководствовались еще и принципами ландшафтного районирования, учитывая глубину, донные осадки, рельеф дна и т. п. Именно поэтому рассматриваемая схема (Броцкая, Зенкевич, 1939) выглядит очень обобщенной и даже несколько искусственной по сравнению с реальными результатами кластеризации сообществ зообентоса как методом В. П. Воробьева (1949), так и с применением современных компьютерных технологий. Аналогичным образом более детальные и мало совпадающие с опубликованной схемой (Броцкая, Зенкевич, 1939) результаты были получены и для принозовемельского шельфа Баренцева моря (Денисенко и др., 1995б). В Печорском море Л. А. Зенкевичем (1927) было выделено 7 «бентических комплексов», автором (Denisenko S. et al., 2003) — 10 «донных сообществ», тогда как В. Б. Погребовым с соавторами (Погребов и др., 1995) — 26 «сообществ макробентоса». Время сбора фаунистического материала в последних двух случаях совпало полностью (1991—1993 гг.).

Кроме неудовлетворительной воспроизводимости результатов большим недостатком как «машинного», так и «ручного» метода выделения со-

обществ является ничем не обоснованное и никогда не декларируемое в явном виде предположение о том, что дискриминантные (Clarke, Warwick, 2001) или доминирующие (Воробьев, 1949) виды имели, имеют и будут иметь одну и ту же количественную представленность в сообществах. В соответствии с таким допущением возможность каких-либо изменений в численности и биомассе их популяций негласно игнорируется, хотя многолетние изменения количественных показателей в поселениях многих видов донных беспозвоночных широко известны. В результате сопоставление распределения так называемых сообществ для разных районов моря и разных периодов исследований сводится в лучшем случае к условному сопоставлению степени доминирования в них немногих видов. Естественное циклическое уменьшение или увеличение биомассы таких видов, не вызванное существенными изменениями в условиях окружающей среды, может привести к отнесению выборки к другому сообществу и к поиску не существующих для этого причин.

Для получения ответов на вышеобозначенные вопросы и для разрешения существующих сомнений был выполнен статистический анализ сопряженности преобладающих видов с другими видами (таксонами) по материалам бентосной съемки 1968—1970 гг., осуществленной в Баренцевом море в наиболее сжатые сроки. Проведено двустороннее объединение станций и таксонов по методу Хартигана (Hartigan, 1975). Рассчитана корреляционная матрица взаимной сопряженности всех видов, встреченных не менее чем на трех станциях, по коэффициентам Пирсона и Спирмена. Проанализированы величины и достоверность полученных коэффициентов. К сожалению, результаты этих расчетов в полном объеме невозможно привести в монографии, поскольку соответствующие таблицы занимают более 1000 страниц, и будет уместным ограничиться лишь основными выводами.

Так, выяснилось, что ни один из видов не коррелирует значимо по биомассе ни с одним другим видом, способным составлять по уровню доминирования ядро того или иного сообщества в качестве доминанта или субдоминанта. Лишь около 1 % видов коррелируют друг с другом по биомассе на уровне 0.3 (коэффициент Пирсона) либо сопряжены друг с другом на уровне 0.2 (коэффициент Спирмена) при $p < 0.2$. Достоверно выявленные немногочисленные связи могут быть интерпретированы одинаковой тенденцией количественного распределения тех или иных видов вдоль градиентов абиотических факторов среды и только в редких случаях — возможным существованием жестких трофических связей. Примечательно, что взаимная встречаемость таких видов отмечена только на пяти станциях из 417.

На основании вышеизложенного можно заключить, что приводимые во многих работах описания донных сообществ рассматриваемого района характеризуют всего лишь необлигатные по составу комплексы и бентические группировки, облик которых определяется местообитанием и флуктуирующими (во времени и пространстве) факторами среды. Продолжительная неизменность таксономической структуры таких «сообществ» и количественной представленности составляющих их таксонов весьма сомнительна.

В настоящей работе не обсуждаются вопросы дискретности и континуальности морской биоты (Несис, 1977) ввиду сложности проблемы и необходимости для этого специальных самостоятельных исследований. Автор

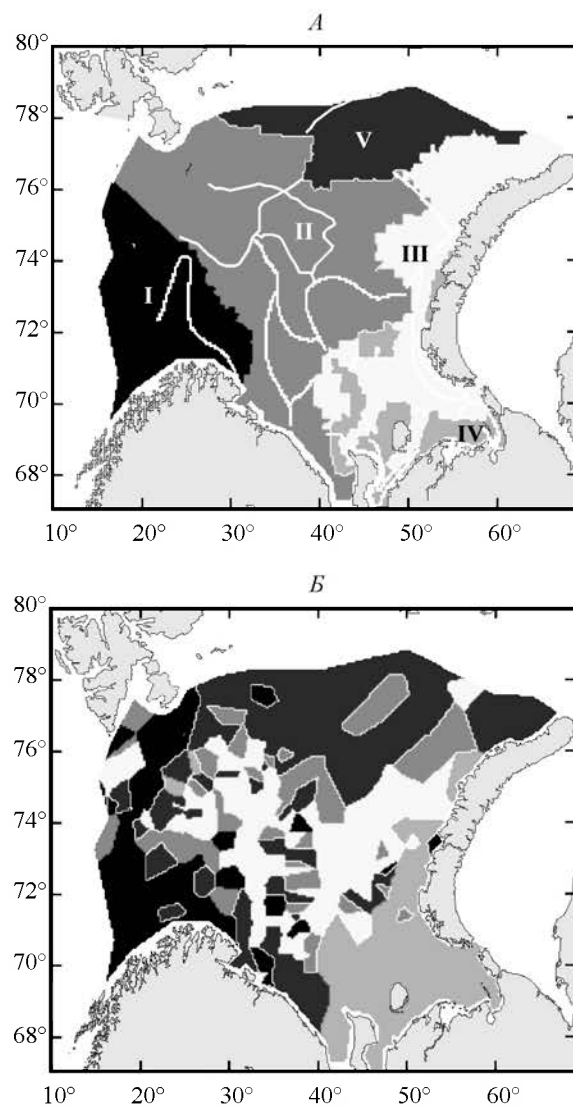


Рис. 46. Схема «донных комплексов» Баренцева моря по материалам 1924—1935 гг. I—V — группы «донных комплексов», разделенные белыми линиями на «комплексы» (по: Броцкая, Зенкевич, 1939). А — оцифровано по данным: Броцкая, Зенкевич, 1939; Б — пять кластеров, полученных автором; В — эти же кластеры, но после интерполяционного сглаживания; Г — 30 кластеров, полученных автором с применением сглаживания. Дополнительные объяснения см. в тексте с. 120.

не касается вопросов сопоставления, состава и картирования донных сообществ, а лишь ограничивается рассмотрением общего видового богатства и количественной представленности фонообразующих таксонов и преобладающих трофических групп. Для целей мониторинга и изучения многолетней динамики зообентоса предлагается анализ количественного распределения видов (таксонов), формирующих основную долю суммарной био-

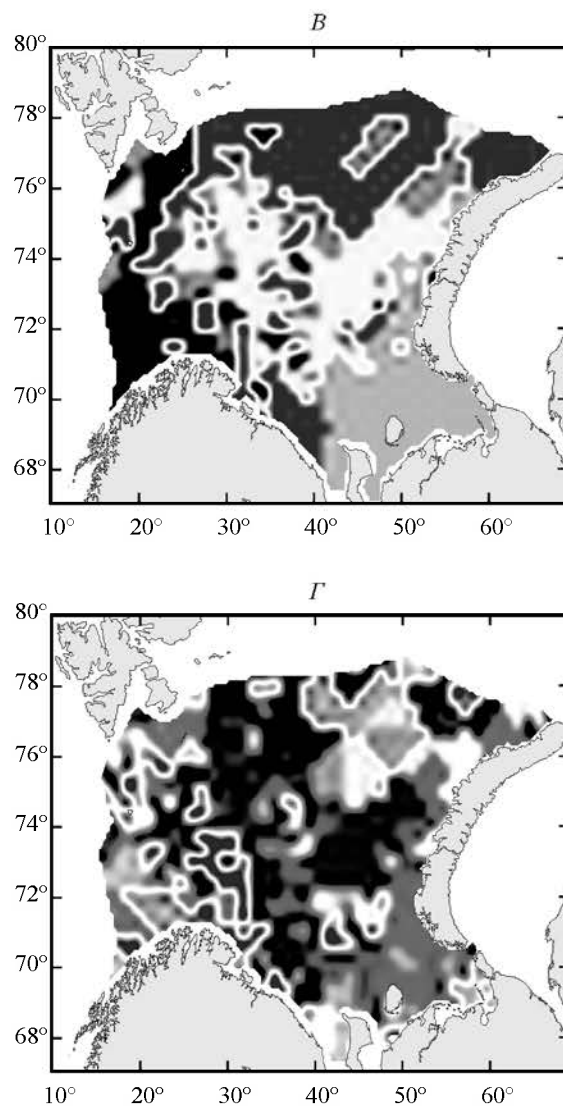


Рис. 46 (продолжение).

массы исследуемых районов. Как правило, в отдельно взятых арктических морях таких видов не более 20 (Denisenko, 2004b), из которых менее 10 образуют более 50 % биомассы зообентоса. По «западной» терминологии их можно рассматривать как «ключевые виды» (key species), т. е. как виды, важные для структуры и функции экосистем (например, по биомассе, численности, продуктивности или функциональной роли) и контролирующие многие синэкологические процессы, включая потоки энергии (Piraino et al., 2002). Оценка значимости этих видов может осуществляться стандартными методами картографической интерполяции, позволяющими оценивать не только площади, характеризующие той или иной станцией и занимаемые тем или иным видом, но и достаточно точно подсчитывать суммарную

Таблица 19

Вклад различных видов (таксонов) в суммарную биомассу зообентоса в северо-центральной части Баренцева моря в разные периоды исследований

Таксон	1924—1932 гг.		1968—1970 гг.		2003 г.	
	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$
<i>Spiochaetopterus typicus</i>	8.4	$7.752 \pm 0.920^*$	1.8	$1.179 \pm 0.570^*$	7.0	$3.510 \pm 0.680^*$
<i>Astarte crenata</i>	8.4	11.07 ± 1.674	8.0	6.600 ± 2.344	3.3	2.482 ± 0.521
<i>Psolus phantapus</i>	7.3	60.79 ± 13.36	< 1	39.65 ± 18.21	6.1	33.89 ± 22.01
<i>Golfingia margaritaceum</i>	6.7	22.03 ± 3.652	13.5	$27.51 \pm 4.372^*$	5.0	$6.866 \pm 0.953^*$
<i>Ctenodiscus crispatus</i>	5.4	$10.55 \pm 1.643^*$	9.0	$5.785 \pm 1.391^*$	4.9	3.753 ± 1.069
<i>Balanus</i> spp.	3.7	119.8 ± 49.43	0.84	22.79 ± 7.769	1.2	10.69 ± 9.475
<i>Strongylocentrotus</i> spp.	3.3	7.936 ± 5.909	< 1	21.90 ± 17.13	5.3	26.76 ± 9.970
<i>Ophiopleura borealis</i>	2.4	11.65 ± 2.907	1.4	14.08 ± 3.744	0.7	3.092 ± 1.386
<i>Macoma calcarea</i>	1.9	6.901 ± 2.966	10.6	83.76 ± 61.20	6.0	3.867 ± 6.510

Примечание. См. пояснения к табл. 10.

биомассу на этих площадях. При этом в отличие от разных методов кластеризации «сообществ», в том числе и ручного, предлагаемый подход практически гарантирует воспроизведение разными исследователями вполне однозначных результатов для одних и тех же данных и обеспечивает их объективный сравнительный анализ.¹ Кроме того, при картировании с применением любых методов интерполяции «выскакивающие» из статистических совокупностей значения в той или иной степени сглаживаются, корректируя, таким образом, возможные погрешности отбора проб и мозаичность расположения животных на дне.

Практическое применение предложенного подхода на основе статистически взвешенных относительно площади, характеризуемой каждой станцией, данных впервые позволило показать, что 75—80 % суммарной биомассы зообентоса Баренцева моря в конкретный период исследований образуют 15—20 таксонов, преимущественно в ранге вида (Denisenko, 2004b; Wassmann et al., 2006). При этом 40—50 % биомассы приходится на 7—10 видов.

В северо-центральной части моря такими видами являются *Spiochaetopterus typicus*, двустворчатые моллюски *Astarte crenata* и *Macoma calcarea*, голотурия *Psolus phantapus*, морская звезда (грунтоед) *Ctenodiscus crispatus*, сипункулида *Golfingia margaritaceum*, морские ежи рода *Strongylocentrotus*, офиура *Ophiopleura borealis* и усоногие раки рода *Balanus* (табл. 19).

В целом по Баренцеву морю к таким видам относятся двустворчатые моллюски *Tridonta borealis*, *Astarte crenata*, *Macoma calcarea* и *Ciliatocardium ciliatum*, усоногие раки рода *Balanus*, морские ежи, в основном *Strongylocentrotus pallidus*, голотурия *Cucumaria frondosa*, губки *Geodia baretii* и *Thenea muricata*, сипункулида *Golfingia margaritaceum* (табл. 20).

¹ Приведенные в разделе 5.2 (рис. 41 и 42) карты распределения биомассы двустворчатых моллюсков, полихет и иглокожих для 1924—1932 гг. полностью совпадают со схемами, опубликованными ранее (Броцкая, Зенкевич, 1939).

Таблица 20

Вклад различных видов (таксонов) в суммарную биомассу зообентоса
в Баренцевом море в разные периоды исследований

Таксон	1924—1932 гг.		1968—1970 гг.	
	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$	$B_{\%}$	$B_{av} \pm \text{ошибка}$
<i>Macoma calcaria</i>	6.7	28.43 ± 3.999	7.5	24.13 ± 5.637
<i>Tridonta borealis</i>	6.2	$65.28 \pm 7.850^*$	8.1	$44.80 \pm 6.761^*$
<i>Balanus</i> spp.	6.0	146.7 ± 34.21	15.2	177.3 ± 90.92
<i>Geodia baretii</i>	4.1	4749 ± 922.8	—	—
<i>Astarte crenata</i>	3.7	$13.24 \pm 1.716^*$	2.7	$5.695 \pm 1.218^*$
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	3.4	51.44 ± 9.812	6.6	32.88 ± 3.634
<i>Strongylocentrotus</i> spp.	3.5	18.85 ± 4.947	4.5	23.66 ± 9.074
<i>Cucumaria frondosa</i>	2.8	1795 ± 557.0	2.8	320.8 ± 94.51
<i>Thenia muricata</i>	2.5	514.1 ± 39.74	< 0.1	3.404 ± 1.261
<i>Golfingia margaritacea</i>	2.5	$20.54 \pm 2.115^*$	6.8	$28.38 \pm 2.284^*$

Примечание. См. пояснения к табл. 10.

Интересно, что в отличие от обычного распределения видов, анализ которых на примере двустворчатых моллюсков был выполнен Ю. И. Галкиным (Galkin, 1998), распределение биомассы регионально доминирующих видов отличается практически для всех периодов исследований. Рассмотрим несколько примеров для наиболее значимых видов (таксонов).

Губки (преимущественно *Geodia baretii* и *Thenia muricata*). Полученные результаты показывают, что если в 20—30-х годах средняя биомасса губок в юго-западной части моря превышала 500 г/м^2 , то в конце 60-х годов она на тех же участках составляла менее 5 г/м^2 (см. разд. 5.2, рис. 41). Суммарная биомасса этих примитивных фильтрующих организмов в Баренцевом море сократилась на 1.5 порядка, а из центральной части моря губки исчезли практически полностью. В работах А. В. Ересковского (Ereskovsky, 1995a, 1995b) также сделан вывод о существенном снижении биомассы губок в западной части моря, но всего лишь в 13 раз.

Необходимо отметить, что все районы уменьшения биомассы губок совпадают с местами наиболее интенсивного промысла демерсальных рыб (Денисенко Н., Денисенко С., 1991). Резкая деградация поселений губок, по нашему мнению, произошла в результате разрушения их колоний донными травами. Несмотря на довольно высокие темпы роста, особенно у представителей крупных видов, и их способность к частичной регенерации, биологические ресурсы данной группы в Баренцевом море катастрофически сократились.

***Golfingia margaritacea*.** В Баренцевом море максимальная биомасса грунтоедов *G. margaritacea* составляет 90 г/м^2 (Броцкая, Зенкевич, 1939). Средние биомассы до 25 г/м^2 могут быть встречены в достаточно широком диапазоне глубин (от 10 до 380 м) на больших пространствах в центральной части моря. Изменения в поселениях *G. margaritacea*, произошедшие с 20-х по 60-е годы, характеризуются статистически значимыми различиями средней биомассы (табл. 20) и достаточно существенными изменениями ареала распространения (рис. 47). Деградация поселений голфингии отме-

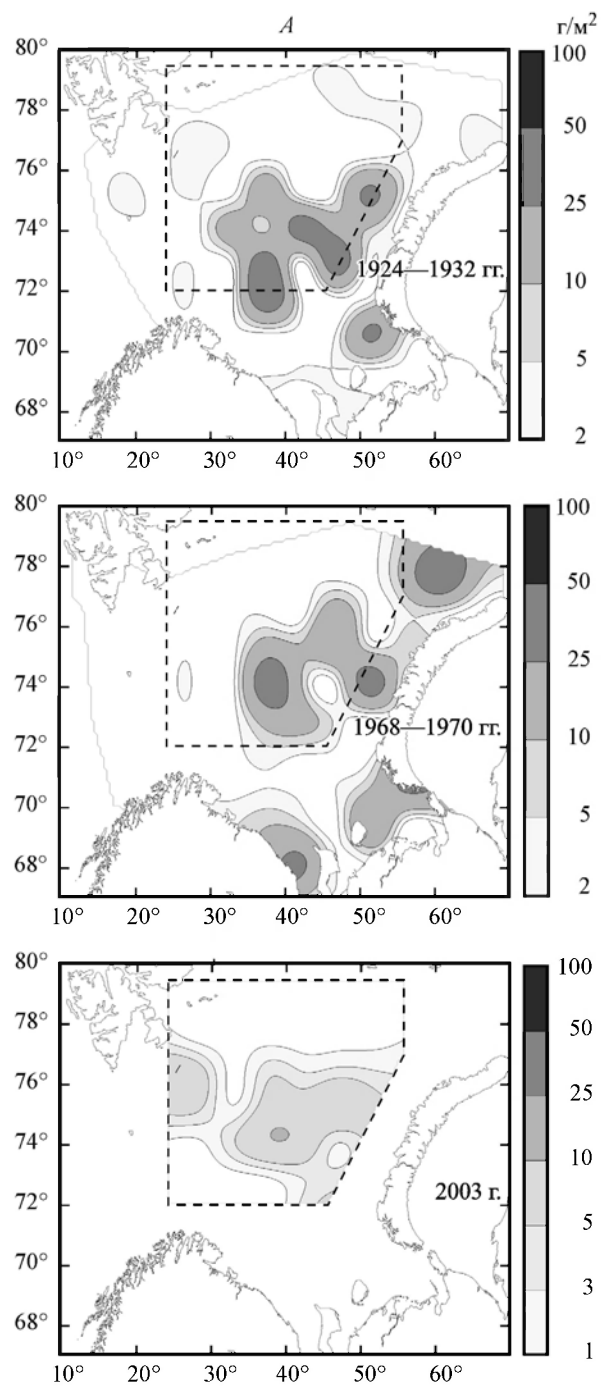


Рис. 47. Распределение биомассы (г/м²) *Golfigia margaritacea* (А) и *Spiochaetopterus typicis* (Б) в разные периоды исследований.

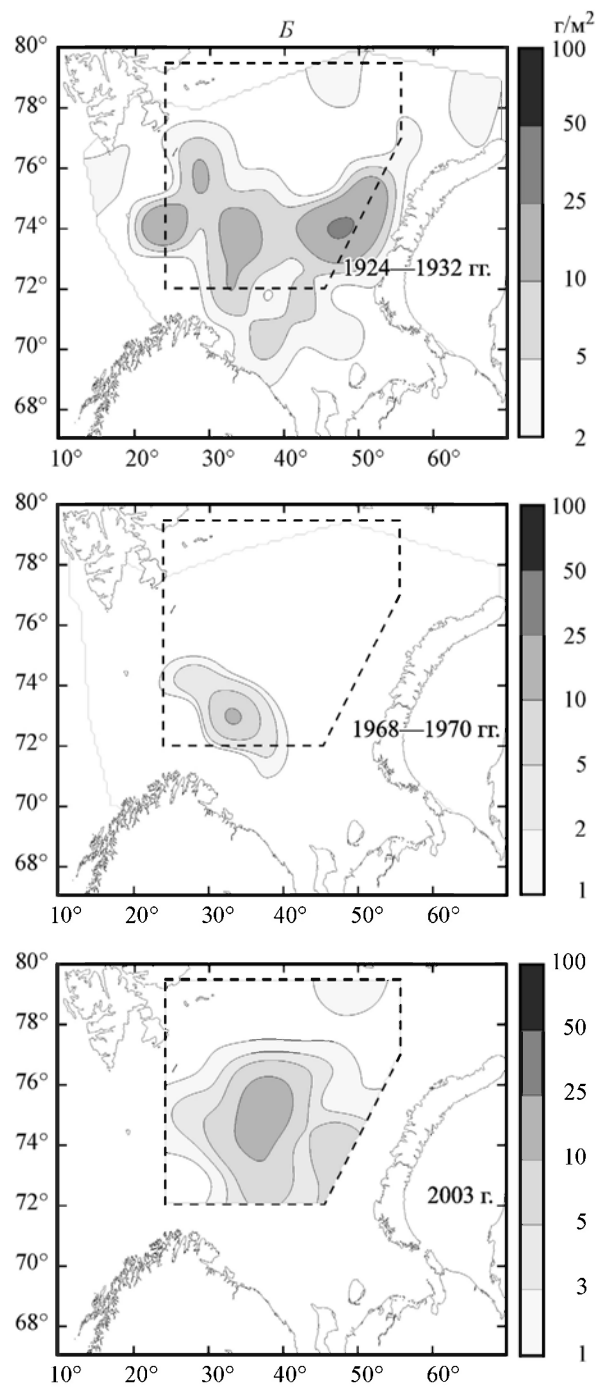


Рис. 47 (продолжение).

чена в западной части Баренцева моря, где, как уже отмечалось выше, расположены наиболее важные рыбопромысловые районы. В 2003 г. конфигурация ареала в северо-центральной части восстановилась полностью, но произошло это на фоне значительного понижения биомассы, что может быть связано с резким потеплением начала текущего столетия.

***Spiochaetopterus typicus*.** Для этого вида седентарных полихет с фильтрационным типом питания (в случае необходимости могут быть собирателями) в 60-х годах по сравнению с 20—30-ми отмечено существенное сокращение площади поселений, а также понижение биомассы и биоресурсов в целом (рис. 47). Снижение биомассы в 2—3 раза произошло практически повсеместно, а в южной части моря — до 4—5 раз. В 2003 г. в северо-центральной части отмечено восстановление ареала обитания, но при более низких биомассах, нежели в 1924—1932 гг.

Деградация поселений в 1968—1970 гг. частично могла быть вызвана климатическими флуктуациями, но, по нашему мнению, влияние климатических изменений безошибочно можно зарегистрировать только в районах, мало подверженных рыбному промыслу, таких, например, как Печорское море (Денисенко, 2006а). Поскольку же основная убыль биомассы отмечена именно в районах с наиболее интенсивным промыслом (Денисенко Н., Денисенко С., 1991), основной причиной деградации поселений этого вида следует считать траловый промысел донных рыб.

***Balanus* spp.** В рассматриваемом случае данная группа включает преимущественно два вида усоногих ракообразных — *B. balanus* и *B. crenatus*, весьма близких по своим эколого-биологическим особенностям и различающихся в основном соленостной толерантностью (Тарасов, Зевина, 1957; Зевина, 1972). В 60-х годах, по сравнению с 20—30-ми поселения этих фильтраторов практически полностью исчезли из южной части моря, а ареал поселения на Надеждинско-Медвежинском мелководье значительно сократился и несколько сместился в южном направлении (рис. 48, см. также разд. 5.2, рис. 43). Биомасса рачков при этом понизилась почти в 2 раза. Скорее всего, отмеченные изменения на северо-западе моря были обусловлены похолоданием 60-х годов, а в южной части моря — негативным воздействием тралового промысла.

***Astarte crenata*.** Поселения двустворчатого моллюска-фильтратора *A. crenata* были наиболее обширными и имели наибольшую биомассу (до 170 г/м²) в Баренцевом море в 1924—1932 гг. В 1968—1970 гг. и биомасса, и границы ареала этого моллюска значительно изменились. Особенно заметное снижение биомассы произошло в южной части моря, где располагаются основные районы промысла демерсальных рыб (рис. 49). По-видимому, промысел донными травами стал основной причиной деградации поселений *A. crenata* в Баренцевом море в 1968—1970 гг. Восстановления их не произошло даже в 2003 г.

***Tridonta borealis*.** В 1924—1932 гг. этот вид двустворчатых моллюсков-фильтраторов в Баренцевом море имел достаточно широкое распространение, преимущественно в восточных и юго-восточных районах, при максимальной биомассе до 450 г/м². В конце 60-х годов поселения в этих районах сохранились, но при заметно более низкой биомассе, а на севере и северо-западе исчезли полностью. Наиболее заметная деградация поселе-

ний произошла в районах, совпадающих с участками наиболее интенсивного промысла донных рыб (рис. 49). В 2003 г. наблюдалось некоторое восстановление ареала *T. borealis*, особенно в западной части моря.

Несмотря на то что данный вид моллюсков имеет массивную раковину, возможно препятствующую травмированию животных при прохождении тралов по дну, деградация их поселений в 60-х годах произошла, по-видимому, вследствие утраты благоприятных для обитания биотопов. Пересортировка осадков, неизбежно происходящая в результате перепахивания поверхностного слоя грунта донными тралами, могла лишить моллюсков привычных для обитания субстратов и доступа к пищевым ресурсам.

***Ciliatocardium ciliatum*.** По типу питания этот двустворчатый моллюск принадлежит к подвижным фильтраторам (Турпаева, 1953; Кузнецов, 1980). Основные скопления *C. ciliatum* в 20—30-х годах были зарегистрированы в южной и юго-восточной частях моря при биомассе до 200 г/м². В 1968—1970 гг. биомасса моллюсков в скоплениях уменьшилась почти вдвое, но ареал стал несколько больше за счет появления новых поселений в центральных районах. В 2003 г. в северо-центральной части моря расположение поселений и биомасса были как бы промежуточными для двух предыдущих периодов исследований (рис. 50), причем восстановилось разреженное поселение на Шпицбергенско-Надеждинском мелководье, отмеченное в 1924—1932 гг. В данном случае удовлетворительное объяснение обнаруженных изменений в результате промысловых воздействий может быть дано только для южной части моря, где донные траления были наиболее интенсивными (Денисенко Н., Денисенко С., 1991; Denisenko, 2001).

***Macoma calcarea*.** По типу питания этот вид двустворчатых моллюсков является детритофагом-собирателем, но может также успешно отфильтровывать сестон из придонных слоев воды (Турпаева, 1953). В 1924—1932 гг. поселения *M. calcarea* с биомассой в скоплениях до 240 г/м² располагались преимущественно на Шпицбергенско-Надеждинском мелководье и в юго-восточной части моря. В 1968—1970 гг. биомасса макомы в этих районах уменьшилась почти вдвое, но, как и в случае с *Ciliatocardium ciliatum*, появились довольно плотные поселения в центральной части моря (рис. 50).

В 2003 г. они не были зарегистрированы, но восстановились достаточно плотные (до 50 г/м²) поселения моллюсков на Надеждинском мелководье, отмеченные в 1924—1932 гг. Если появление поселений в центральных районах могло быть следствием отклонения Новоземельского течения к западу в результате усиления течения Литке при похолодании, то восстановление поселений на северо-западе в 2003 г. может отражать начавшееся потепление текущего столетия.

***Psolus phantapus*.** По типу питания эти голотурии относятся к малоподвижным фильтраторам (Кузнецов, 1980), хотя во взрослом состоянии они почти полностью зарываются в грунт. В 1924—1932 гг. биомасса *P. phantapus* в Баренцевом море не превышала 70 г/м², но поселения этого вида занимали достаточно обширные площади в северо-центральной и восточной частях моря. В 1968—1970 гг. ареал обитания голотурий сократился почти в 3 раза, сдвинувшись на крайний северо-восток моря, но биомасса в поселениях несколько возросла (см. рис. 48). Указанное уменьшение ареалов

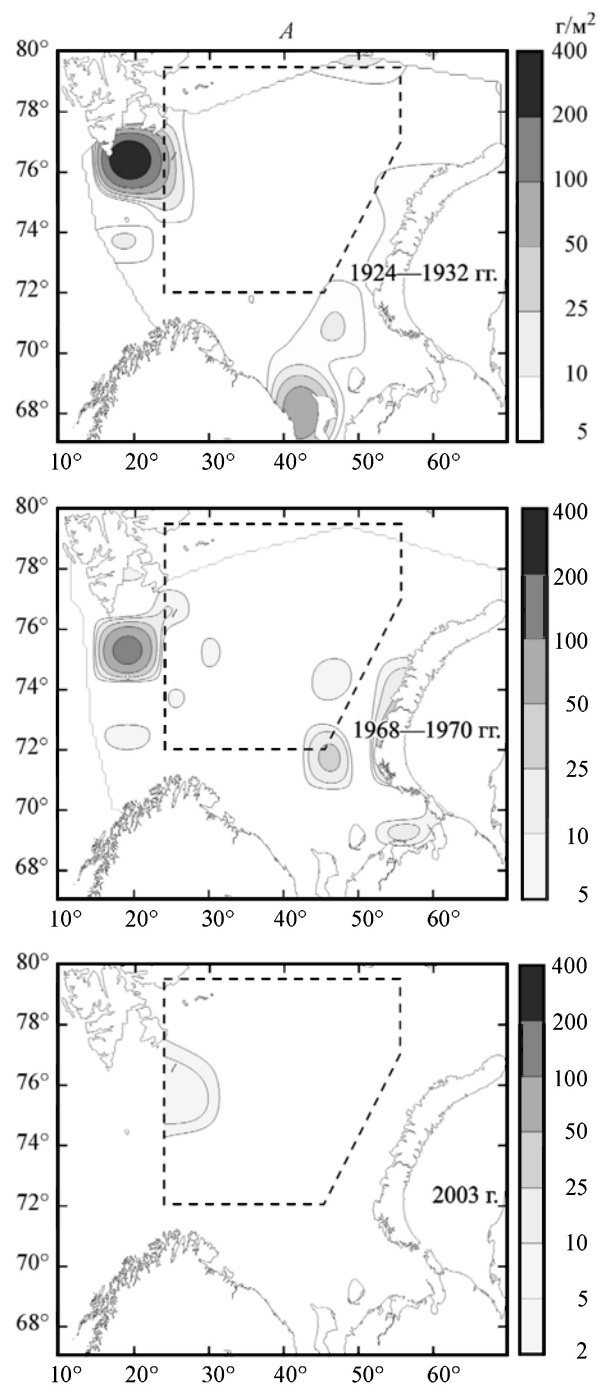


Рис. 48. Распределение биомассы (г/м²) *Balanus crenatus* (А) и *Psolus phantapus* (Б) в разные периоды исследований.

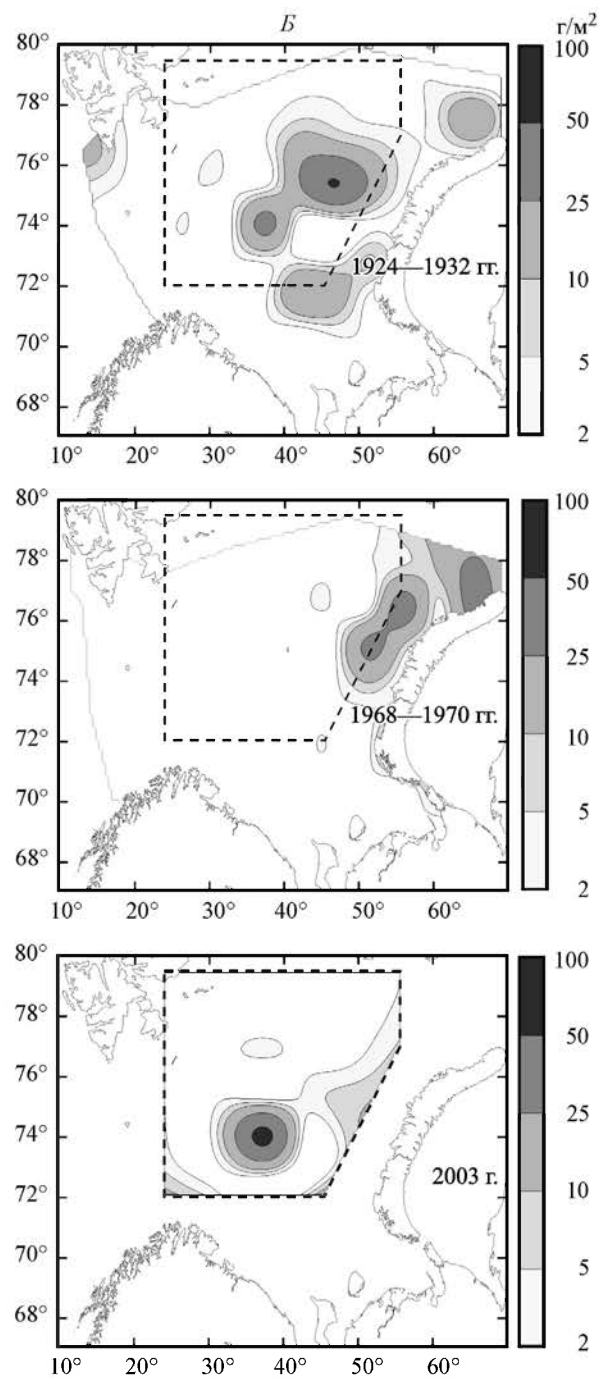


Рис. 48 (продолжение).

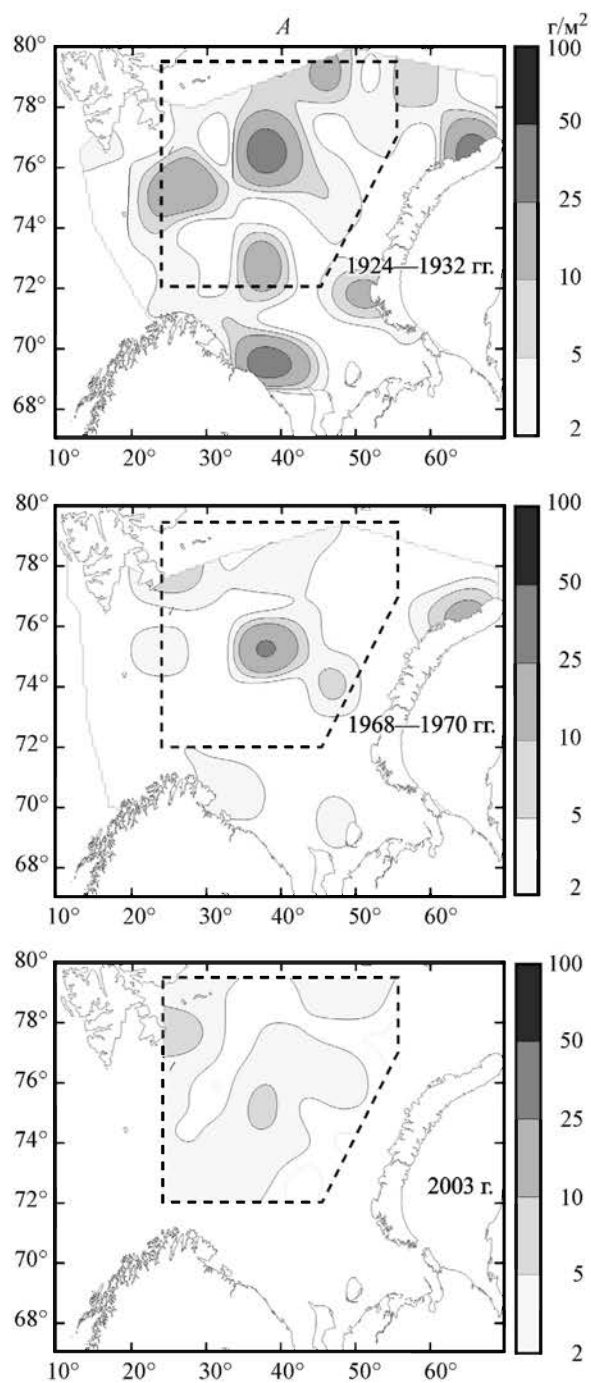


Рис. 49. Распределение биомассы (г/м²) *Astarte crenata* (А) и *Tridonta borealis* (Б) в разные периоды исследований.

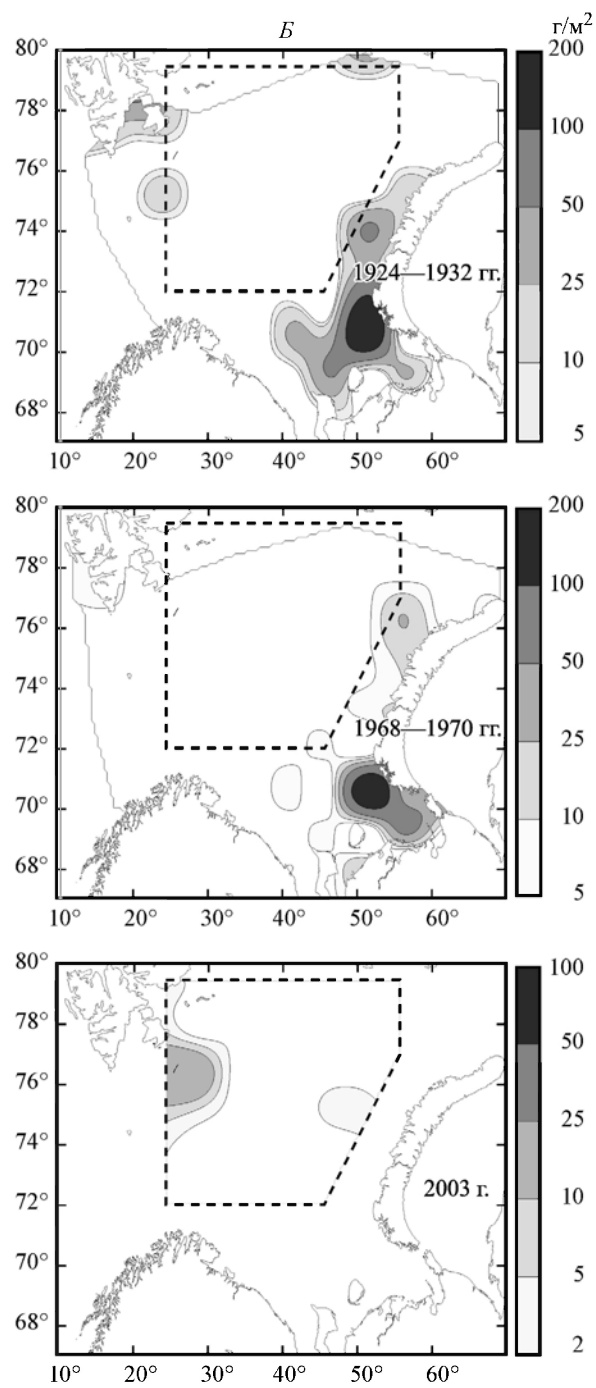


Рис. 49 (продолжение).

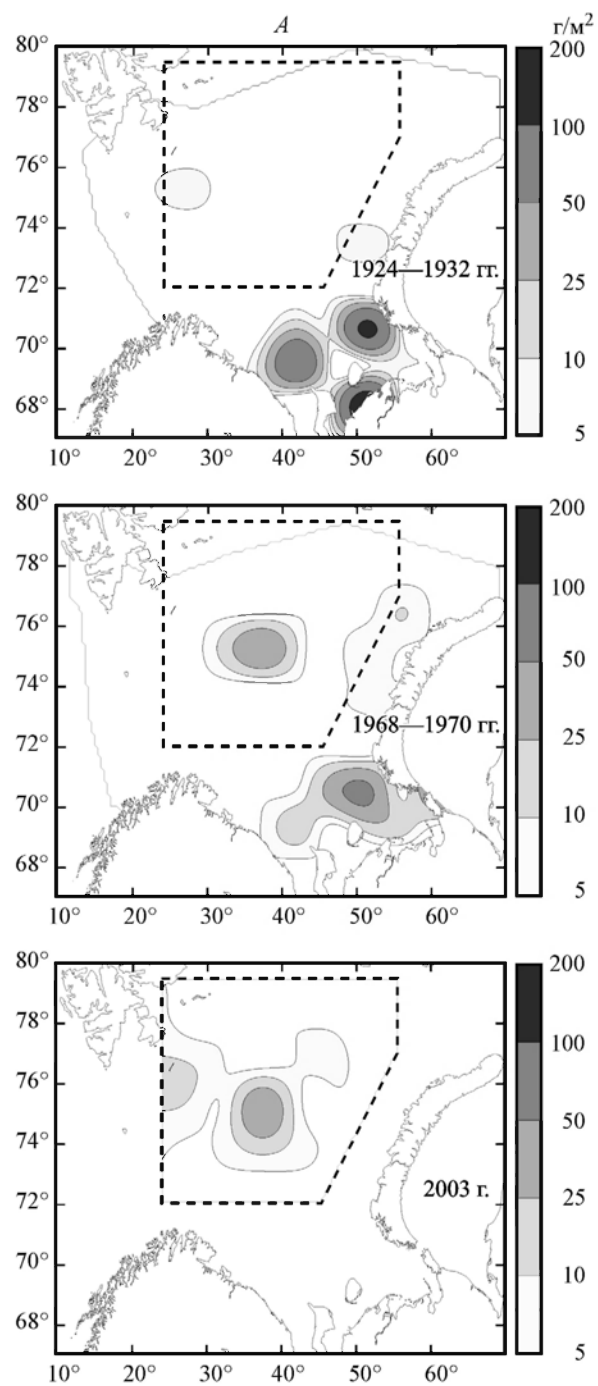


Рис. 50. Распределение биомассы (г/м²) *Ciliatocardium ciliatum* (А) и *Macoma calcarea* (Б) в разные периоды исследований.

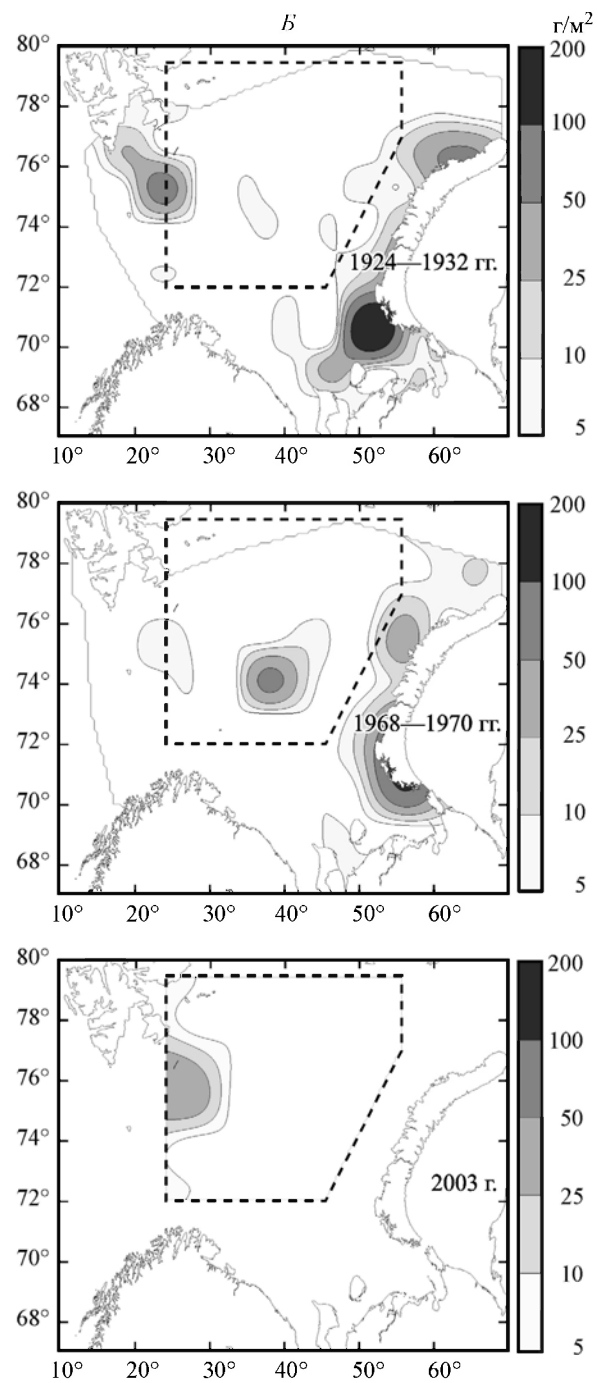


Рис. 50 (продолжение).

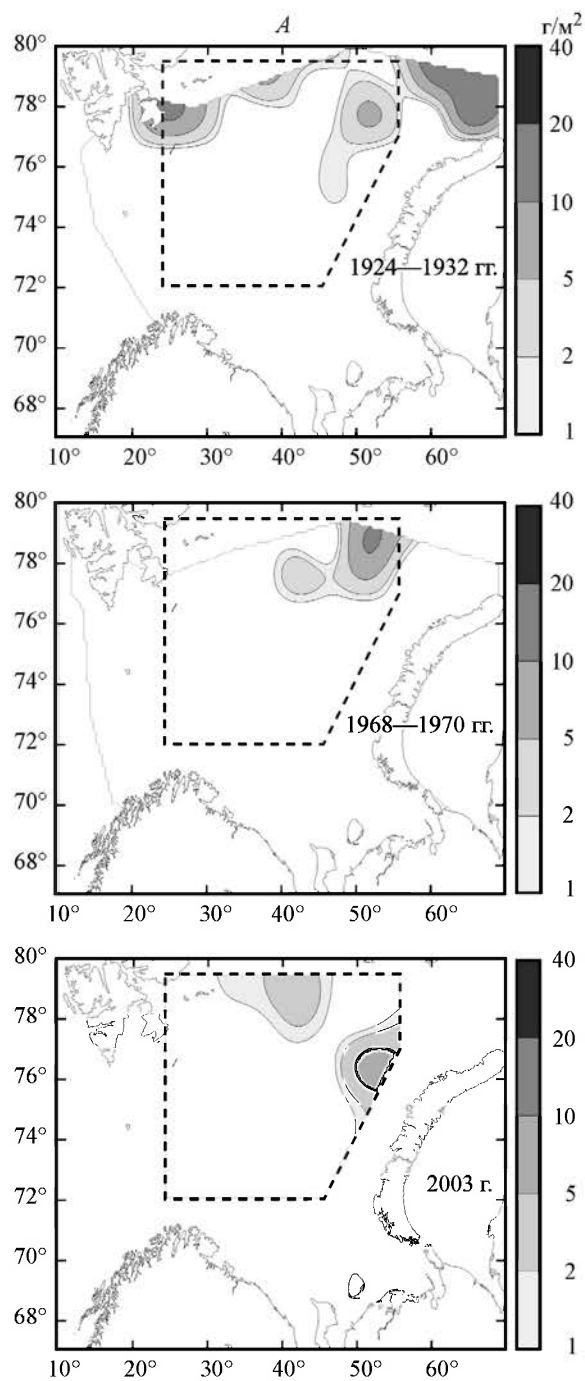


Рис. 51. Распределение биомассы (г/м²) *Ophiopleura borealis* (А) и *Cucumaria frondosa* (Б) в разные периоды исследований.

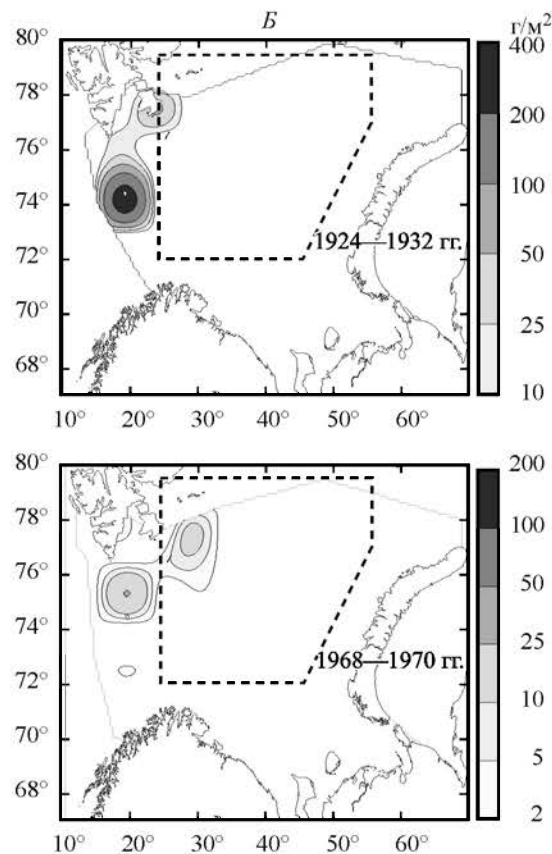


Рис. 51 (продолжение).

баренцевоморской популяции псолов, скорее всего, произошло по той же причине, о которой уже упоминалось выше. Распахивание морского дна донными травами не только уничтожило этих беспозвоночных, имеющих достаточно мягкое тело, но и лишило их биотопов, пригодных для существования крупных особей. Постепенное восстановление биомассы псолов, отмеченное в центральной части моря в 2003 г., является результатом сокращения промысловых усилий в Баренцевом море.

***Cucumaria frondosa*.** В Баренцевом море это самая крупная голотурия-фильтратор, обитающая на банках и в прибрежных водах на крупнозернистых осадках. По материалам 1924—1932 гг., наиболее плотные поселения *C. frondosa* располагались в западной части моря — в Медвежинском районе и у о-ва Эдж (рис. 51). В 1968—1970 гг. биомасса в обоих поселениях уменьшилась более чем на порядок, причем первое сместилось к северу, а второе — на восток. В сборах 2003 г. вид вовсе отсутствовал.

По данным А. А. Шорыгина (1948), в довоенные годы кукумарины были весьма многочисленны в Баренцевом море и часто мешали траловому лову рыбы. По личным наблюдениям автора, эти животные, обладающие мощ-

ным кожно-мускульным мешком, безболезненно переносят попадание в промысловые и исследовательские тралы и драги и по возвращении в привычную среду обитания, как правило, выживают. Особи, выброшенные обратно в море с постоянно перемещающихся судов, обычно оказываются в местах, достаточно удаленных от прежних местообитаний. В зимнее время длительное нахождение голотурий на палубе рыболовецких судов приводит к обморожению их кожных покровов и гибели.

Отсутствие *C. frondosa* в сборах 2003 г. вовсе не означает полной деградации их поселений в Баренцевом море. Вполне возможно, однако, что к настоящему моменту численность голотурий еще более сократилась, причем даже по сравнению с 1968—1970 гг., и вероятность их попадания в дночерпатели стала очень низкой. Подтверждение данному предположению дает карта, построенная по уловам промысловых и исследовательских драг и тралов на примерно 1000 станций в 1977—1988 гг. (Гудимова, Денисенко, 1995). В отличие от вышеприведенных карт на ней выделяются достаточно обширные поселения северо-восточного простираения в южных районах моря. Насколько естественны эти скопления кукумарий, сказать невозможно, однако несомненно, что их плотность и конфигурация формировались не без воздействия тралового промысла.

***Ctenodiscus crispatus*.** По типу питания эта морская звезда является грунтоедом (Турпаева, 1953; Соколова, 1958). В 1924—1932 гг. поселения *C. crispatus* с биомассой до 100 г/м² занимали большую часть моря, а в 1968—1970 гг. ареал обитания несколько сократился на фоне практически 2-кратного уменьшения биомассы поселений (рис. 52). В 2003 г. в северо-центральной части моря площадь поселений и биомасса ктенодискуса мало отличались от таковых в предшествующий период конца 60-х годов. По-видимому, основной причиной деградации поселений морской звезды в Баренцевом море, как и в случае с другими видами, был чрезмерно интенсивный промысел демерсальных рыб с использованием донных тралов.

***Ophiopleura borealis*.** Это самый крупный в Баренцевом море вид настоящих офиур с типично арктическим распространением и смешанным типом питания (подвижный хищник, детритофаг). В 1924—1932 гг. поселения *O. borealis* занимали практически всю северную окраину моря, а в 1968—1970 гг. были отмечены только к юго-западу от Земли Франца-Иосифа (рис. 51). Последнее, однако, может быть не следствием сокращения ареала офиур, а результатом разреженной сетки станций в 60-х годах в северных районах. Косвенно это подтверждается результатами сборов в 2003 г., когда вновь были отмечены поселения на севере моря между архипелагами Шпицберген и Земля Франца-Иосифа (рис. 51). Снижение биомассы в данном случае, возможно, было вызвано только резким потеплением в конце прошлого—начале текущего столетия, которое не могло не сказаться на количественном распределении этих арктических офиур.

***Strongylocentrotus* spp.** Скорее всего, данная группа включает два близкородственных вида морских ежей — *S. droebachiensis* и *S. pallidus*, которые достаточно плохо внешне различаются (Bluhm et al., 1998). В Баренцевом море оба вида встречаются повсеместно и их ареалы часто перекрываются, хотя *S. pallidus* предпочитает более глубоководные районы (Bluhm et al., 1998; Анисимова, 2000) и встречается на более мягких осад-

ках, что связано с характером его питания. *S. droebachiensis* — преимущественно растительноядный вид, а *S. pallidus* питается поверхностным детритом (Анисимова, 2000), но оба вида охотно поедают мелких животных. В нашем материале для открытых частей Баренцева моря, по-видимому, представлен в основном *S. pallidus*.

В 1924—1932 гг. морские ежи в Баренцевом море имели наибольший ареал обитания, биомассу — до 130 г/м² и были распространены преимущественно в северо-западной, восточной и южной частях моря (рис. 52). В прибрежье их биомасса могла достигать 1000 г/м² и более. В 1968—1970 гг. на фоне сокращения площади поселений биомасса ежей уменьшилась вдвое и они стали достаточно редкими в южных и центральных районах. В 2003 г. в северо-центральной части моря произошло не только восстановление ареалов обитания, но и существенное повышение биомассы морских ежей по сравнению с обоими предыдущими периодами исследований. Похолодание 60-х годов могло сказаться на деградации их поселений в южных частях ареала, а текущее потепление способствовало восстановлению ареала в 2003 г. В то же время почти повсеместное сокращение биомассы в 1968—1970 гг., скорее всего, было результатом чрезмерной траловой нагрузки на донные сообщества.

Завершая анализ многолетних изменений ареалов обитания и биомассы фонообразующих видов, можно заключить, что во многих из рассмотренных случаев наблюдаемые многолетние изменения в распределении таксонов и трофических групп труднообъяснимы с позиций климатического воздействия на биоту. Большая часть негативных изменений может быть объяснена губительным воздействием тралового промысла на донное население. Вместе с тем этот фактор почему-то совершенно не сказался на поселениях сердцевидки *Ciliatocardium ciliatum* и макомы *Macoma calcarea*, которые похожи в том, что имеют личинку с длительным планктонным развитием в несколько недель. Известно, что такие планктотрофные личинки в отличие от лецитотрофных, находящихся в планктоне от нескольких часов до нескольких дней, более избирательны при выборе субстрата для оседания. Вполне возможно, что им удастся находить участки дна, не нарушенные донными тралениями, и образовывать на них новые поселения.

5.5. Биогеографическая структура

Баренцево море известно как одно из наиболее сложных морей западного сектора российской части Арктики в плане пространственного расположения и сочетания различных биогеографических элементов донной фауны. Границы баренцевоморских ареалов разных видов и соотношение биогеографических групп в сообществах часто изменяются вследствие постоянных, климатически обусловленных смещений гидрологических фронтов. К настоящему времени для отдельных крупных таксонов в Баренцевом море построено более 20 биогеографических границ между Атлантической бореальной и Арктической биогеографическими областями. Практически все они проанализированы в сводке В. Н. Семенова (1986б), и в настоящем исследовании эта работа не повторяется.

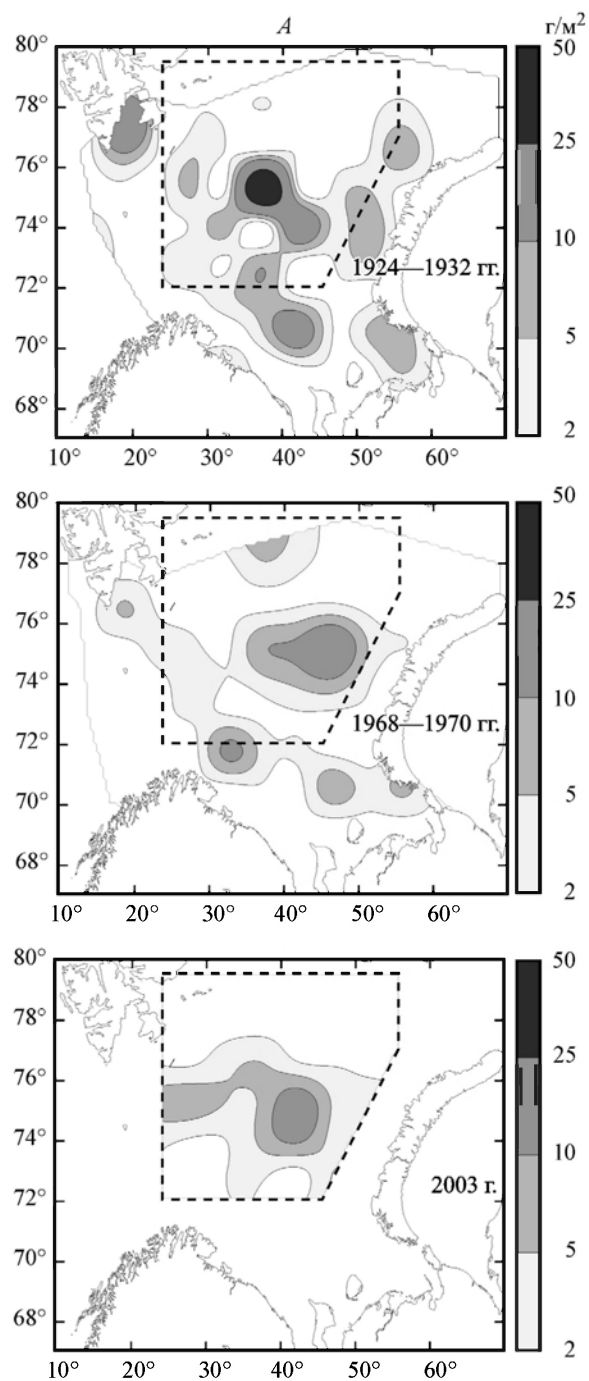


Рис. 52. Распределение биомассы (г/м²) *Ctenodiscus crispatus* (А) и *Strongylocentrotus* spp. (Б) в разные периоды исследований.

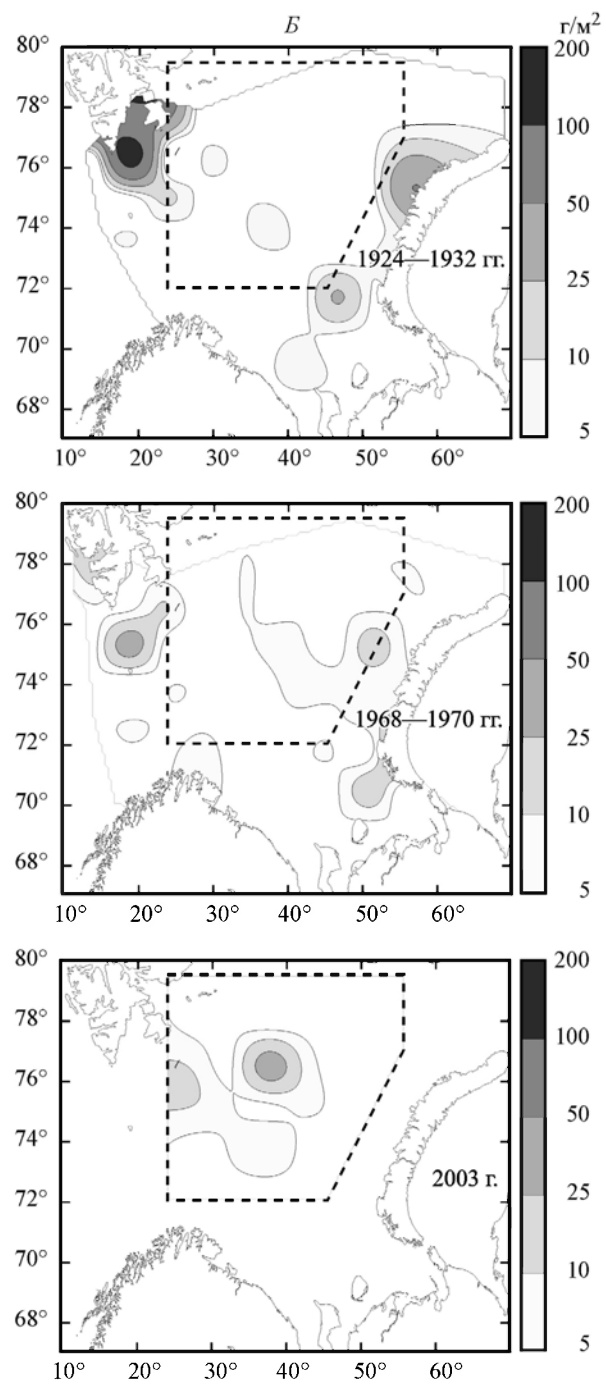


Рис. 52 (продолжение).

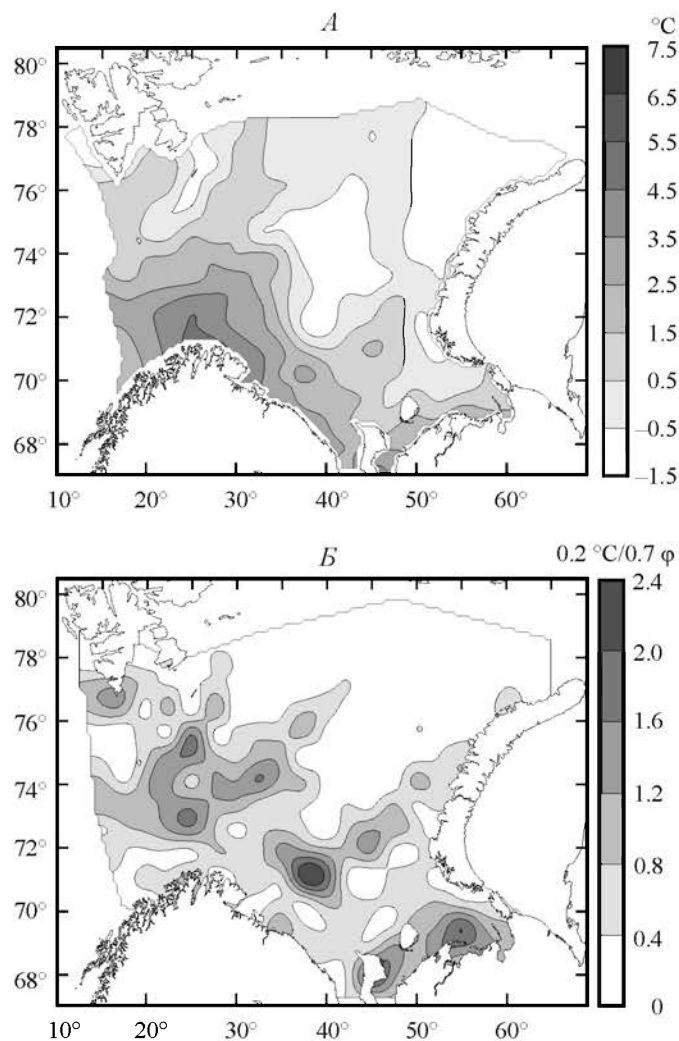


Рис. 53. Среднегодовая температура (*A*) и градиенты среднегодовой температуры (*B*) в придонном слое воды, среднегодовая температура в поверхностном слое воды (*B*) и биогеографические границы (*I*) в Баренцевом море (по: Антипова и др., 1989) на фоне статистически сглаженных (Gaussian) значений температурных градиентов ($2\text{ }^{\circ}\text{C}/0.7^{\circ}\text{ ф}$).

I — Норвежская провинция Атлантической бореальной области; *II* — условная граница между двумя биогеографическими областями, соответствующая 50%-ному соотношению бореальных и арктических видов; *III* — переходная зона между бореальной Атлантической и Арктической биогеографическими областями (объяснения см. в тексте, с. 144); *IV* — Баренцевоморский округ Западно-Сибирской провинции Арктической области.

Пунктирная линия — границы переходной области.

Несмотря на существование многочисленных биогеографических построений, до недавнего времени не было единого мнения о том, существует ли низкоарктическая подобласть как самостоятельный регион (Филатова, 1957; Антипова, 1975б), или основная часть акватории Баренцева моря представляет собой переходный район между двумя указанными биогео-

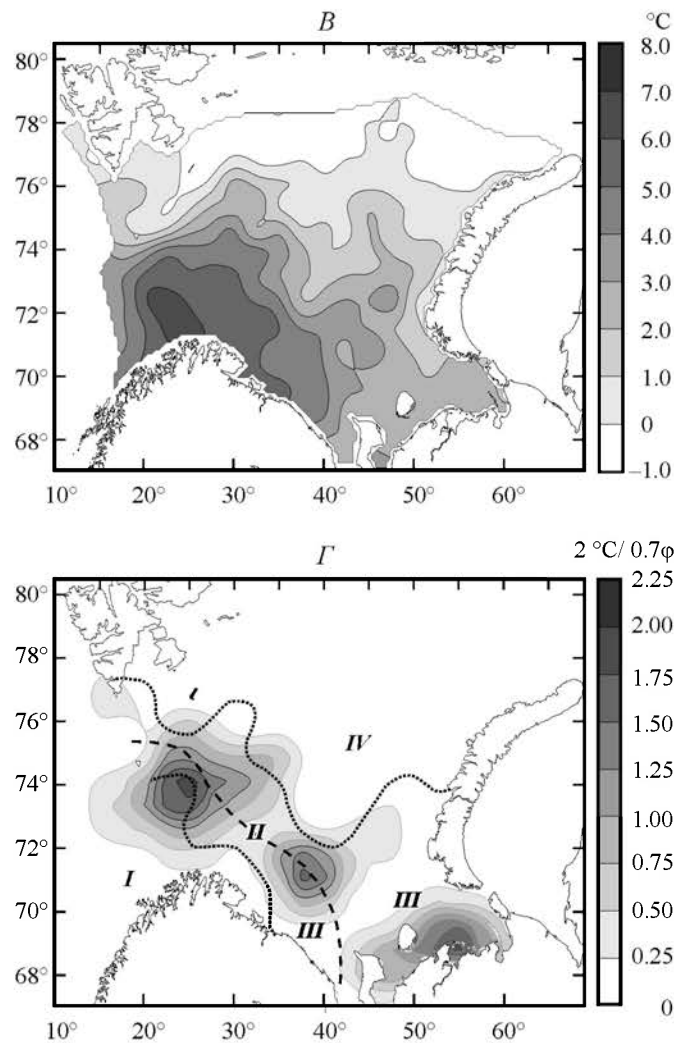


Рис. 53 (продолжение).

графическими областями (Жирков, 1984). В конце 80-х годов была предпринята попытка решить эту проблему, и по результатам биогеографического районирования для ряда групп беспозвоночных был выделен Баренцев округ, имеющий низший иерархический ранг в биогеографии (Антипова и др., 1989; Денисенко Н., 1990). Море, таким образом, лишилось статуса более высокого ранга, который имело ранее, и в его пределах была оконтурена переходная биогеографическая зона, имеющая статус переходного биогеографического округа в пределах Арктической области (Антипова и др., 1989; Денисенко Н., 1990; Анисимова, 2000).

Согласно выполненным ранее биогеографическим построениям, в Баренцевом море условная граница максимального проникновения арктических видов зообентоса на юго-запад проходит примерно по линии: п-ов Рыбачий—Западный желоб—Айс-фиорд (рис. 53). Ее положение со-

ответствует 50%-ному соотношению бореальных и арктических видов. От этой линии на расстоянии примерно 100 миль в северо-восточном направлении расположена условная граница максимального проникновения бореальных форм (Черемисина, 1948; Антипова и др., 1989; Денисенко Н., 1990). Многие границы, построенные другими авторами (Семенов, 1986б), проходят в том же направлении вблизи обозначенных выше зон. Некоторое отличие в расположении границ может объясняться возможными вариациями указанного соотношения биогеографических групп видов в связи с температурными флуктуациями водных масс под влиянием климатических изменений. Кроме того, на положении этих границ могли сказаться разная степень изученности групп, по которым проводилось районирование, а также их биологические особенности (например, характер личиночного развития).

Чтобы убедиться в правильности прежних построений и выяснить, в чем заключается причина наличия переходной зоны, автором были проанализированы гидрологические данные, собранные для Баренцева моря за предыдущее столетие (Матишов и др., 1998б). Оказалось, что распределение поверхностных и придонных среднегодовых среднесезонных изотерм не связано непосредственно с биогеографическим районированием Баренцева моря. Большинство границ между Арктическим и бореальным Атлантическим регионами на акватории Баренцева моря проходит по зонам расположения полей максимальных градиентов среднегодовой температуры воды в придонном слое (рис. 53). Температурные перепады порядка $2^{\circ}\text{C}/0.7^{\circ}\text{ф}$ диагонально пересекают практически все море и препятствуют массовому проникновению бореальных форм в северо-восточном направлении, а арктических — в юго-западном. Кроме того, следует особо отметить, что ширина зоны с таким резким перепадом температуры примерно вдвое больше, чем ширина переходной зоны между двумя биогеографическими областями, оконтуренной предшествующими исследователями (Антипова и др., 1989; Денисенко Н., 1990; Анисимова, 2000).

Примечательно, что граница максимального проникновения бореальных видов на северо-восток достаточно хорошо совпадает со среднесезонным положением полярного фронта, для которого характерны выраженные взаимодействия охлажденных полярных вод со сравнительно теплыми и более солеными атлантическими. В течение года фронтальные разделы в Баренцевом море имеют преимущественно термогалинный характер, но в придонном слое они существенно резче выражены в поле температуры, вклад которой в плотностный градиент превышает вклад солености (Забрускова, 1989). В летнее время при продвижении фронтальных зон на северо-восток моря максимальные соленостные градиенты наблюдаются в верхних водных горизонтах и располагаются намного впереди придонных, т. е. температурных, градиентов. Видимо, этот фронт, имеющий преимущественно соленостную природу, и является препятствием для распространения на северо-восток бореальных форм зообентоса с планктонными личинками. В то же время придонный фронт, имеющий преимущественно температурную природу и расположенный юго-западнее соленостного, препятствует распространению в этом направлении арктических форм с демерсальными (придонными) личинками. Сами изотермы, формирующие

фронтальные зоны, и их пространственно-временные флуктуации, по-видимому, не имеют прямого биологически обусловленного отношения к рассматриваемым биогеографическим границам и являются лишь одним из факторов, определяющих существование градиентных полей.

Конфигурация полей температурных градиентов показывает, что ширина переходной биогеографической зоны на самом деле может быть больше, нежели это показано на рис. 53. Для проверки этого предположения были заново проанализированы материалы по распространению бореальных и арктических видов зообентоса различных систематических групп с использованием геостатистических методов. Помимо традиционного соотношения количества арктических и бореальных видов для анализа было использовано также соотношение биомассы соответствующих биогеографических групп во всех крупных таксонах.

Выполненные таким методом биогеографические построения подтвердили прежде всего правильность более ранних исследований и позволили определить более четкую локализацию этих границ. Оказалось, что в случае учета биомассы, так же как и в случае учета простого соотношения бореальных и арктических форм, границы между бореальной и арктической областями четко соответствуют зонам расположения полей с температурным градиентом более чем в $2\text{ }^{\circ}\text{C}/0.7^{\circ}\text{F}$ (рис. 53). При этом положение границ, построенных как по соотношению количества видов, так и по их биомассе, в 1924—1932 гг. практически совпадали, в то время как в другие периоды исследований они несколько различались.

Судя по площади, занятой поселениями с преобладанием по биомассе бореальных видов, период с 1924 по 1931 г. был самым теплым. Две другие фазы наблюдений — в 1968—1970 и в 2003 гг. — характеризовались схожей степенью проникновения бореальных форм на север, но в первом случае отражалось взаимное расположение тепловодных и холодноводных элементов фауны после сильного похолодания в начале 60-х годов, а во втором (2003 г.) — после похолодания середины 90-х.

Заметное смещение локальных максимумов соотношения бореальных и арктических видов относительно максимумов соотношения биомассы этих же видов в северо-восточном направлении в 1968—1970 и в 2003 гг. (рис. 54), по-видимому, связано с особенностями пространственной экспансии бореальных и арктических видов.

Бореальные виды во взрослом состоянии способны переносить температуры от -1 до $+25\text{ }^{\circ}\text{C}$, в то время как арктические — только от -1.8 до $+6.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Голиков, Скарлато, 1972; Голиков, 1980; Скарлато, 1981). При этом основное влияние на жизнедеятельность организмов оказывают не среднегодовые температуры, а температуры биологически значимых сезонов (созревания, размножения, личиночного развития и т. д.). Оптимальный температурный диапазон для большинства беспозвоночных находится между максимальными значениями в летнее время у северных границ ареала и минимальными значениями в зимнее время у южных границ ареала.

Все это определяет темпы проникновения бореальных видов на северо-восток, а арктических — в юго-западном направлении. Кроме того, бореальные формы, как правило, имеют планктонную личинку с достаточно

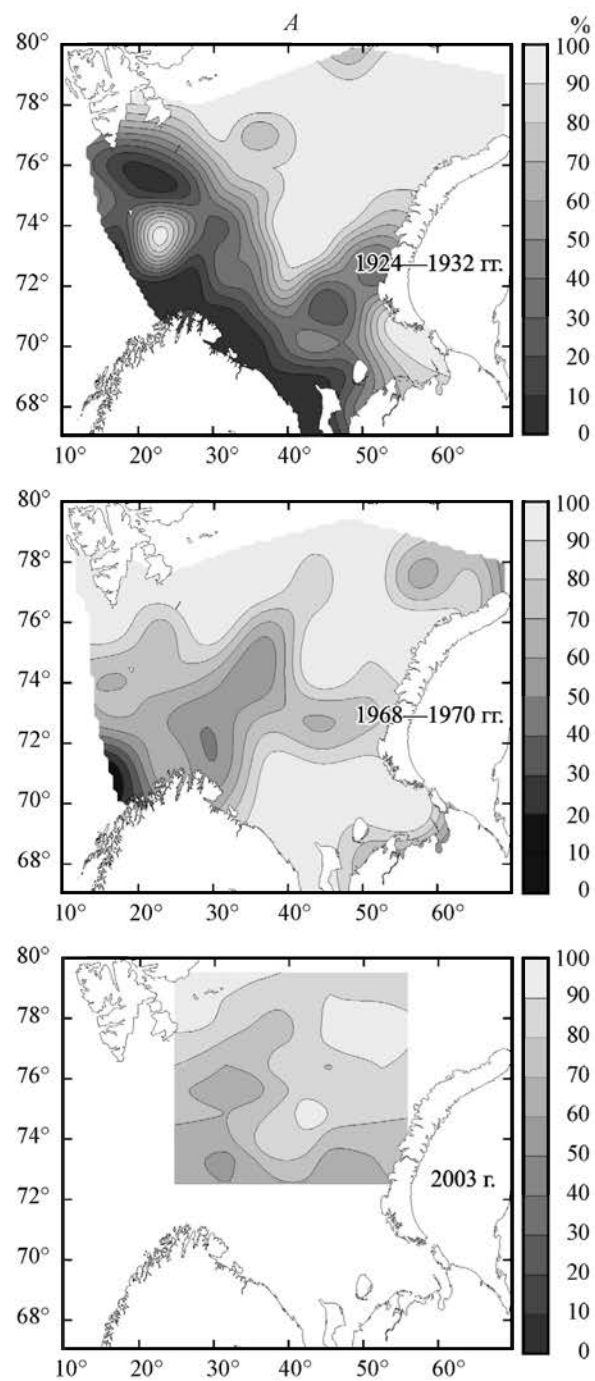


Рис. 54. Распределение соотношения (%) количества арктических и бореальных видов (А) и их биомассы (Б) в различные периоды исследований.

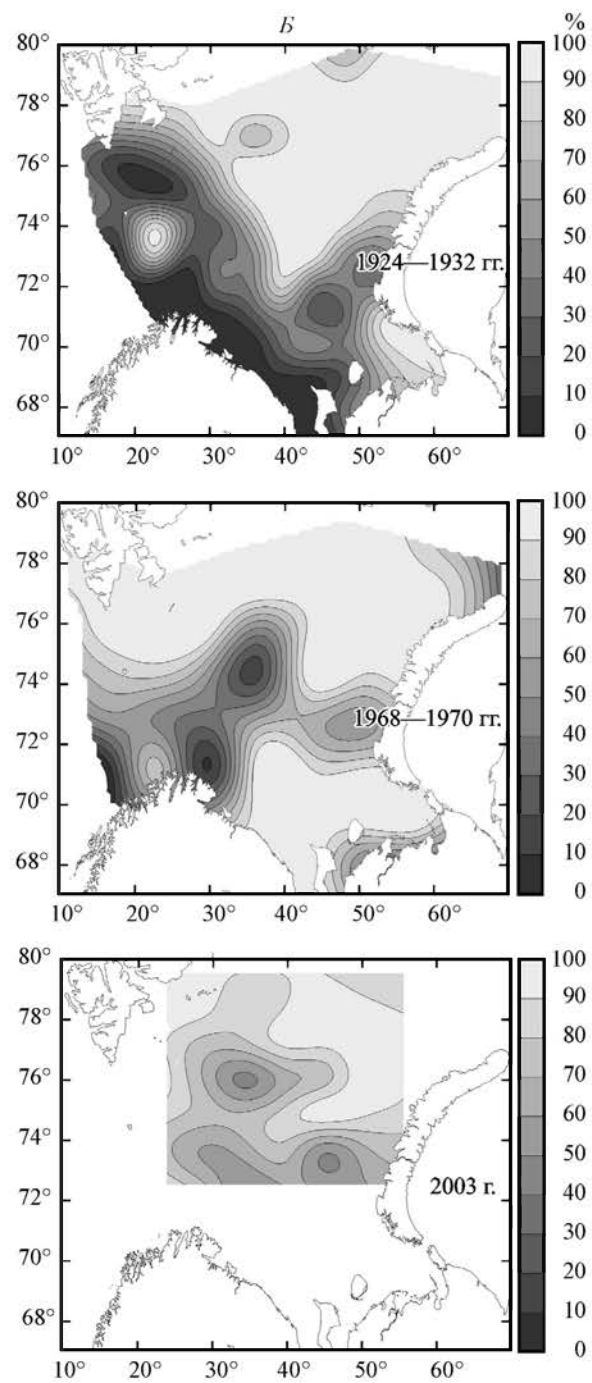


Рис. 54 (продолжение).

продолжительным периодом развития и, следовательно, могут длительно транспортироваться со струями постоянных течений в восточном и северо-восточном направлениях. Личинки арктических видов чаще всего характеризуются наличием лецитотрофных личинок, которым обычно не свойственно длительное пребывание в планктоне (Thorson, 1950; Несис, 1960).

В свое время автором было высказано предположение (Denisenko, 2000), что благодаря таким биологическим особенностям бореальные виды при потеплении должны довольно быстро распространяться вдоль струй теплых течений, а более stenothermные арктические формы соответственно довольно быстро гибнуть. При похолодании арктические виды из-за отсутствия длительных планктонных стадий должны достаточно медленно следовать за отступающими теплыми водами, а бореальные виды, способные переносить отрицательные температуры, — продолжать свое существование в этих районах.

О схожих тенденциях в распространении некоторых моллюсков Баренцева моря уже высказывались похожие предположения (Галкин, 1984; Galkin, 1998). При этом указывалось, что отсутствие в пробах представителей арктической или бореальной фауны может являться следствием уменьшения биомассы той или иной группы организмов, а не полного их исчезновения из рассматриваемого региона.

Выполненный анализ изменений в соотношении как числа бореальных и арктических видов, так и их биомасс наглядно подтверждает и предположения автора (Denisenko, 2000), и гипотезы, выдвинутые ранее. Местоположение биогеографических границ, построенных с использованием не только качественных, но и количественных материалов, хорошо соответствует расположению региональных фронтальных зон в Баренцевом море. При этом взаиморасположение областей преобладающего развития бореальных или арктических форм (по соотношению видов и по их биомассе) свидетельствует в пользу вышеупомянутой гипотезы о более быстрых и заметных изменениях в биогеографическом составе приграничной донной фауны после потепления, нежели после похолодания.

В то же время остается открытым вопрос, каким образом биогеографические флуктуации отражаются на функциональных характеристиках зообентоса. Очевидно, соответствующие изменения должны обуславливаться как продолжительностью жизни, так и биогеографической природой видов, составляющих донные сообщества. Насколько правильно такое заключение, покажут будущие исследования.

5.6. Соотношение количественных характеристик

Численное соотношение структурных показателей локальных и региональных донных экосистем трактуется многими исследователями как результат неких взаимосвязей между основными элементами биоты на разных уровнях ее организации. Автором были проанализированы многочисленные данные по общей биомассе и общему количеству особей, количеству видов и не идентифицированных до вида крупных таксонов, количеству

Таблица 21

**Парная корреляция Пирсона количественных показателей зообентоса
для интерполяционных узлов соответствующих карт,
построенных по материалам 1968—1970 гг.**

Показатель	N_{sp}	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)
Количество трофических групп (1)	0.79*										
Количество особей (2)	0.27	0.36									
Среднее количество особей одного вида (3)	0.01	0.11	0.82*								
Средняя масса одной особи (4)	0.15	0.03	0.2	0.09							
Общая биомасса (5)	0.57*	0.43	0.41	0.18	0.67*						
Общая продукция (6)	0.35	0.23	0.43	0.23	0.79*	0.79*					
Биомасса хищников (7)	0.33	0.25	0.16	0.04	0.26	0.41	0.37				
Биомасса грунтоедов (8)	0.48*	0.39	0.09	−0.02	0.13	0.33	0.17	0.08			
Биомасса фильтраторов (9)	0.49*	0.35	0.39	0.17	0.63*	0.84*	0.74*	0.34	0.11		
Биомасса детритофагов (10)	0.40	0.36	0.13	0.01	0.16	0.46*	0.28	0.16	0.09	0.30	
Индекс Шеннона	0.75*	0.69*	0.01	−0.18	0.09	0.29	0.18	0.12	0.33	0.24	0.21

Примечание. N_{sp} — общее количество видов, * — значения, превышающие 0.45.

трофических групп, биомассе фильтраторов, собирающих детритофагов, грунтоедов и хищников, разнообразию видов, вычисленному по количеству особей (индекс Шеннона) и по показателю экологического благополучия (D_E). Методом простых парных регрессий применительно к качественным и количественным характеристикам макрозообентоса удалось показать существование хороших статистических соотношений между рядом важнейших показателей (для дночерпательных проб) Баренцева моря (Denisenko, 2004b). Достоверная парная корреляция Пирсона во многих случаях превышала значение 0.5 или приближалась к нему (табл. 21).

Общая биомасса зообентоса для всех массивов рассмотренных данных была пропорциональна средней индивидуальной массе особей (рис. 55—57), что в чистом виде характерно только для популяций одновозрастных организмов, а количество трофических групп — общему количеству особей. Чем больше количество видов (таксонов), тем больше количество трофических групп, общее количество особей, больше общая биомасса, выше информационное разнообразие видов (таксонов) по количеству особей и биомассе, а также информационное разнообразие трофических групп по количеству видов (таксонов) и биомассе (рис. 55—57). В то же время с ростом общей численности и биомассы возрастает только информационное разнообразие трофических групп, рассчитанное по количеству видов (таксонов). Последнее, вероятно, указывает на существование дифференцирующих механизмов, обеспечивающих снижение конкуренции в плотных поселениях.

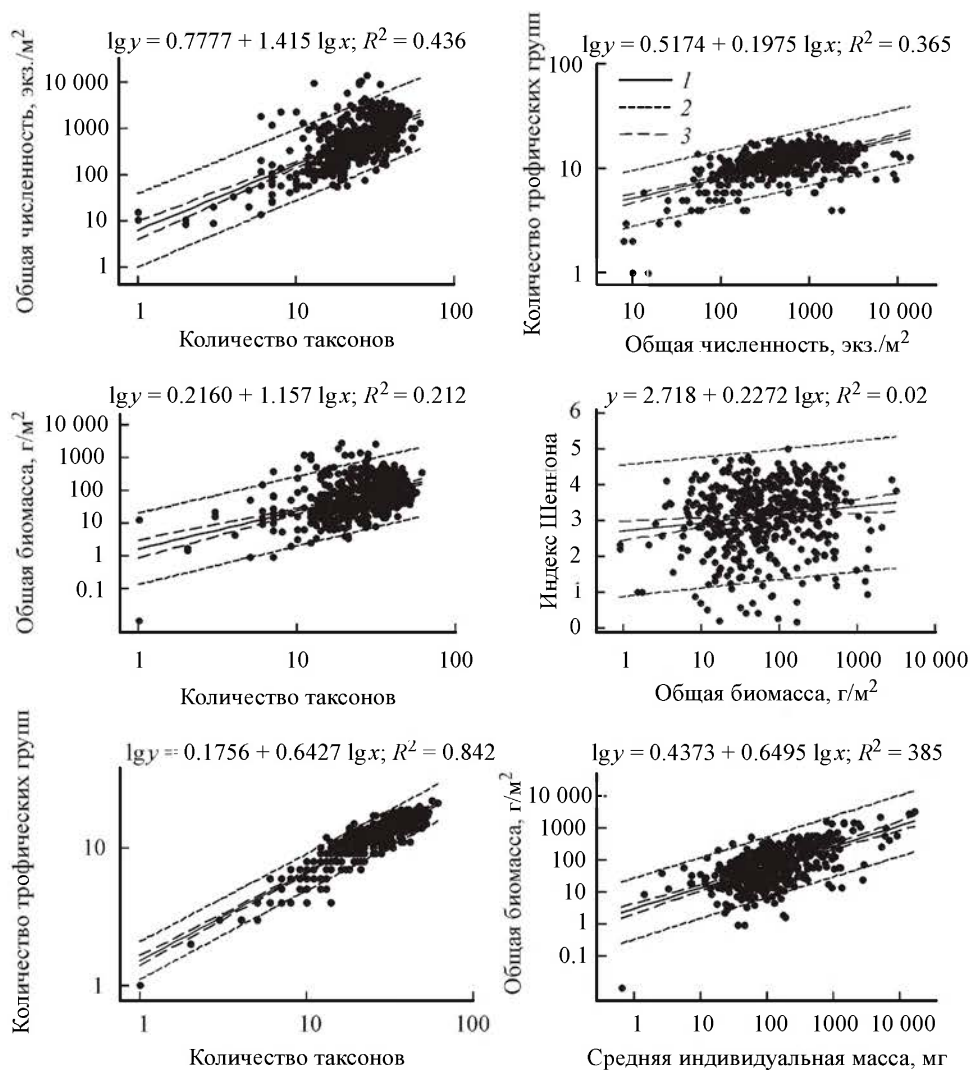


Рис. 55. Взаимосвязь структурных характеристик зообентоса для количественных проб, собранных в 1924—1932 гг.

1 — линия регрессии; 2 — 95%-ный доверительный интервал исходных данных; 3 — 95%-ный доверительный интервал предсказываемых значений.

Большинство из рассмотренных взаимосвязей было выявлено автором обычными методами регрессионного анализа, в том числе и для других морских регионов (Denisenko, 2004b; Денисенко Н. и др., 2006). При этом очень многие из вышеперечисленных соотношений достоверно были обнаружены и в меньших по размерам водных бассейнах (Горло Белого моря, Чёшская губа, Печорское море и т. д.).

К сожалению, в опубликованной литературе по морской биологии автору не удалось найти конкретного описания или обсуждения зависимо-

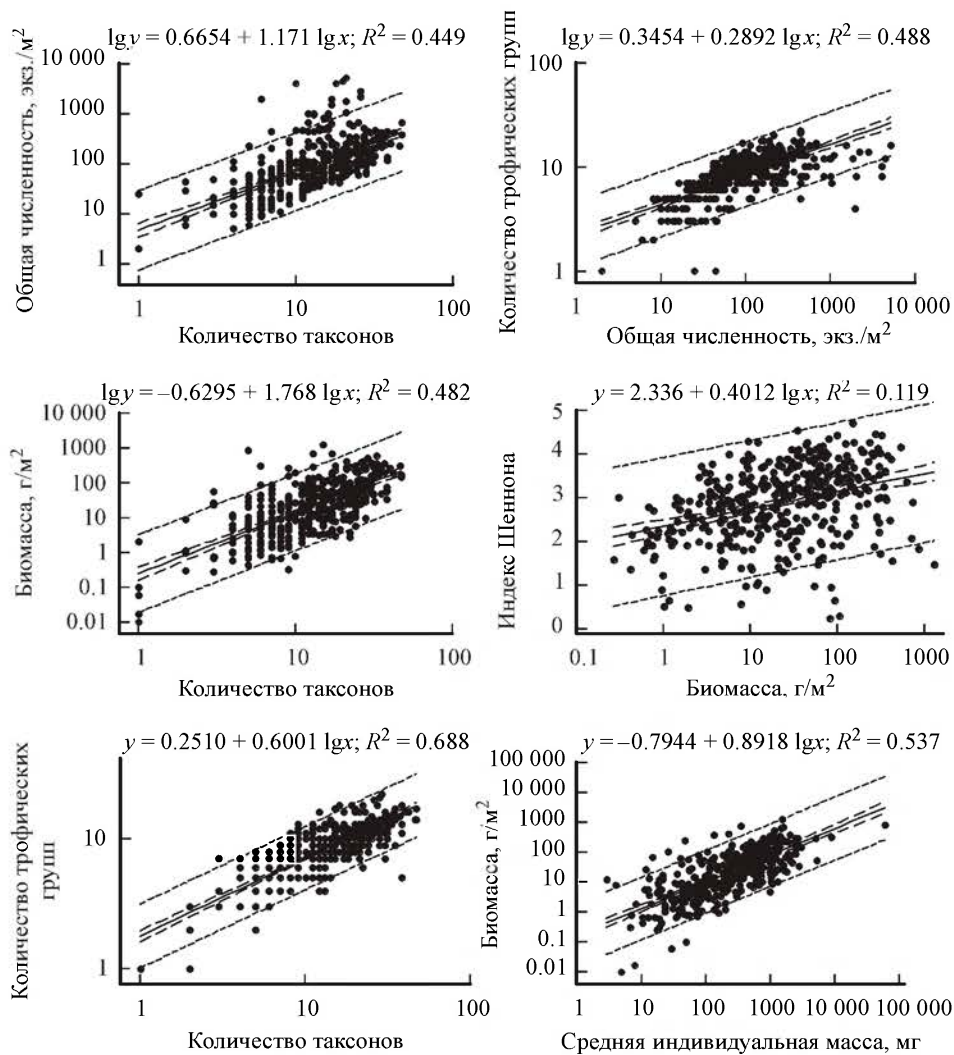


Рис. 56. Взаимосвязь структурных характеристик зообентоса для количественных проб, собранных в 1968—1970 гг.
Обозначения те же, что и на рис. 55.

стей, подобных выявленным. Из публикаций по близкой тематике можно указать лишь монографию А. М. Шереметьевского (1987), где приведен пример статистически значимой связи между численностью и биомассой представителей морской инфауны, а также монографию А. Ф. Алимова (2000), где рассмотрены соотношения индекса Шеннона с общей биомассой и средней индивидуальной массой животных в пресноводных сообществах зообентоса. Из более отдаленных примеров можно назвать книгу Е. Одума (Odum, 1971), где проиллюстрировано соотношение между общей численностью особей и количеством видов в сообществах соленых маршей и залежных земель, а также пособие А. П. Левича (1980), где при-

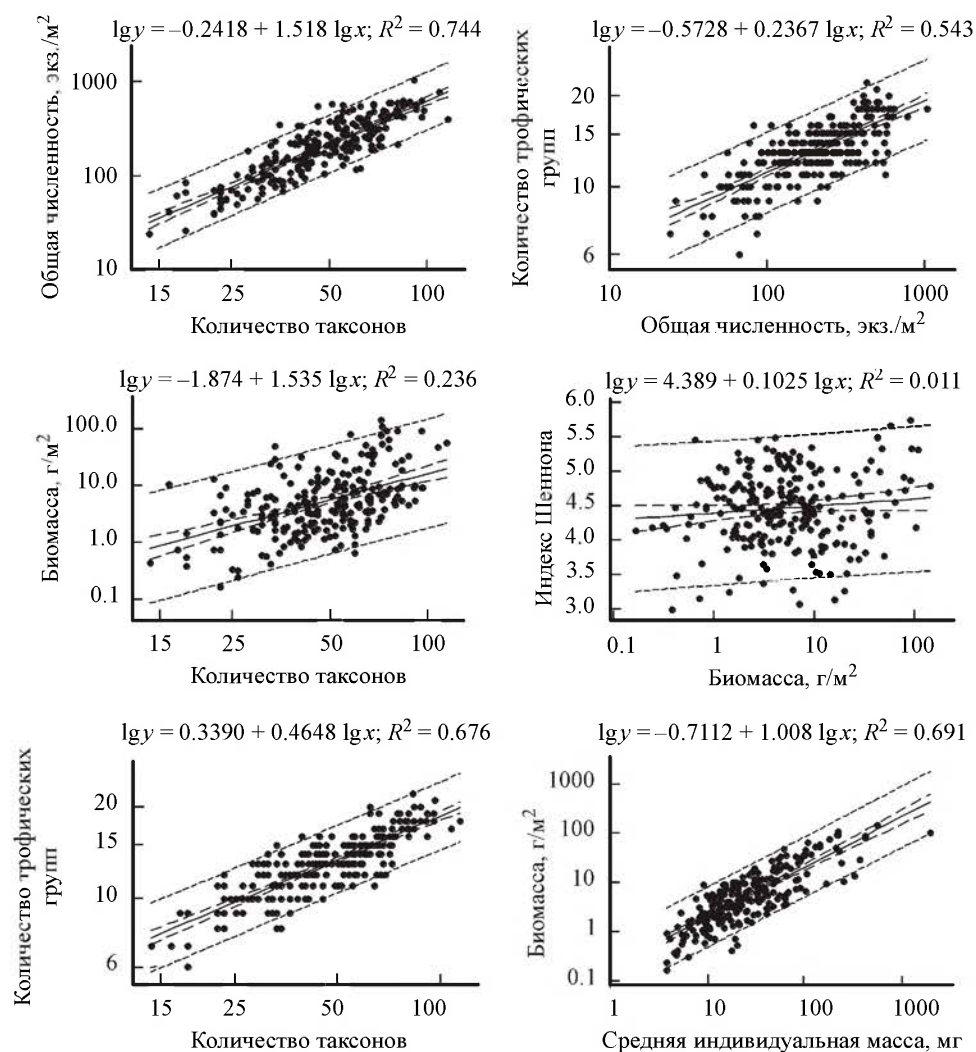


Рис. 57. Взаимосвязь структурных характеристик зообентоса для количественных проб, собранных в 2003 г.

Обозначения те же, что и на рис. 55.

ведены аналогичные соотношения для проб морского и пресноводного фитопланктона. В последнем случае высказывается предположение, что «обозримые практически выборки значительно меньше „полного” естественного сообщества», и поэтому «с ростом численности в сумме должны появляться новые виды» (Левич, 1980).

Полученные результаты показывают, что регрессия общей численности по количеству таксонов (видов) была наиболее выраженной в 1924—1932 гг., а наименее — в 1968—1970 и в 2003 гг. Коэффициент детерминации для последнего периода исследований был наименьшим. В свою оче-

редь количество трофических групп было хорошо сопряжено с общей численностью в 2003 г., хуже — в 1968—1970 и плохо — в 1924—1932 гг.

Наиболее выраженная регрессия общей биомассы по количеству таксонов (видов) получена для 1968—1970 гг., менее выраженная — для 1924—1932 и слабая — для 2003 г. В то же время статистическая тенденция зависимости информационного разнообразия видов по численности от биомассы наблюдалась только в 1968—1970 гг. В остальные периоды исследований регрессия между этими показателями практически отсутствовала.

Сопряженность количества трофических групп и количества таксонов (видов) была практически одинаковой в 1924—1932 и 1968—1970 гг. Соответствующий коэффициент регрессии для 2003 г. был наименьшим.

Наиболее выраженная регрессия общей биомассы по индивидуальной массе особей была получена для 1924—1932 гг., менее выраженная — для 2003 и слабая — для 1968—1970 гг.

В настоящий момент невозможно сказать, какие и чем обусловленные флуктуации влияют на результаты сравнения полученных регрессий. Кроме того, в выявленных изменениях абсолютно неясна возможная роль человеческого фактора, отвечающего за качество сбора и обработки фаунистического материала.

Тем не менее, несмотря на малое количество опубликованных примеров, иллюстрирующих зависимости, близкие к выявленным, многие из них логически не противоречат общим принципам организации и функционирования многовидовых биосистем. Действительное существование таких взаимосвязей однозначно подтверждается результатами статистической обработки не только многочисленных архивных, но и современных материалов (Денисенко Н. и др., 2006) по морскому зообентосу, представленных разного объема массивами данных.

Реальность обнаруженных зависимостей и тенденций дает возможность использования их статистических параметров для сравнительного анализа морской биоты как в межрегиональном, так и в хронологическом аспекте. По нашему мнению, это позволит конкретизировать и упростить процедуру изучения структуры донных сообществ морских водоемов, общая фауна которых только в Арктике приближается к 5000 видов (Sirenko, 2001). Сравнительный анализ параметров найденных зависимостей сделает намного более однозначными результаты мониторинговых наблюдений коротко- и долгопериодных изменений состояния зообентоса под влиянием естественных и искусственных факторов.

Глава 6

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООБЕНТОСА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

6.1. Обрастания на литорали и в верхних горизонтах сублиторали

Поток информации об особенностях развития и функционирования морских сообществ обрастания расширяется с каждым годом. Наиболее подробно в этом отношении изучены районы умеренных широт Атлантики и Тихого океана. Наблюдения за обрастанием в Баренцевом море были начаты давно, но касались в основном идентификации видового состава обрастателей (Зевина, 1962, 1972; Кузнецова, Зевина, 1967). Начало исследованиям баренцевоморского обрастания было положено в 1964 г. работой И. А. Кузнецовой (1967). Эти наблюдения в течение 1.5 лет позволили выяснить сроки оседания личинок на субстрат и количественное соотношение систематических групп в разные сезоны года в верхнем горизонте сублиторали (0.5—1.5 м ниже уреза воды). Аналогичные, но более продолжительные исследования были выполнены в 80-х годах на литорали и в сублиторали Восточного Мурмана (Денисенко Н., Денисенко С., 1992).

Развитие обрастания на литорали. Появление макрообрастания на искусственных субстратах впервые было зарегистрировано на пластинах из асбоцемента в конце мая—начале июня, через 3 месяца после их установки. На оргстекле обрастание появилось через 1 год и 3 месяца — в конце мая—начале июня 1983 г., а на металлических поверхностях — только в августе 1983 г. Изначально сравнительно гладкая поверхность двух последних материалов и медленные темпы разрушения их поверхности в морской воде препятствовали быстрому началу формирования сообщества. В дальнейшем скорости заселения гидробионтами поверхностей стали и оргстекла и продолжительности существования их поселений значительно различались.

На металлических поверхностях отмечалось прикрепление личинок гидроидов, мшанок и баянусов, которые спустя несколько недель погибали из-за электрохимических процессов, связанных с коррозией. Заселение

поверхности оргстекла происходило в такой же последовательности, как и поверхности асбоцементных пластин.

На асбоцементе, который по своим свойствам и степени шероховатости близок к природным субстратам, макрзоо- и фитобентос появляются раньше всего. Заселение пластин начинается с появления бурых нитчатых водорослей из рода *Dictyosiphon*. Они почти равномерно покрывают образцы, расположенные вертикально, или развиваются только на верхней, обращенной к свету стороне, если образцы установлены в горизонтальном положении. Эти водоросли отмечены на пластинах как в среднем, так и в нижнем горизонте литорали. Обилие нитчаток в обрастании зависит от сезона года. Наибольшего развития они достигают в начале лета, в осенне-зимний период их количество несколько уменьшается. Кроме нитчатых водорослей летом в фитообрастании появляются проростки ламинарий.

В конце мая—середине июня начинается первое оседание личинок беспозвоночных. Сроки их оседания могут изменяться. В более теплые годы их прикрепление происходит несколько раньше, в более холодные — задерживается. Личинки концентрируются на нижней поверхности горизонтально установленных пластин или в нижней части вертикально расположенных. Вначале из зоообрастателей появляются в основном полихеты и мшанки. Количество их невелико.

Второе оседание начинается в конце лета—начале осени. В это время кроме рекрутов полихет и мшанок появляются гидроиды и баянусы, которые оседают только раз в году. Среди вновь осевших мшанок отмечаются узкоспециализированные по отношению к субстрату виды, которые исчезают через 2 недели после прикрепления.

С сентября по декабрь видовой состав обрастания остается без изменений, хотя в конце этого периода значительно уменьшается число особей каждого вида. Последнее обусловлено быстрым понижением температуры воды, которое начинается уже с первой декады ноября. Новое пополнение сообщества отмечается в феврале, когда происходит третье оседание полихет рода *Spirorbis* при температуре около $+1.5^{\circ}\text{C}$. Однако дальнейшее охлаждение воды до отрицательных температур влечет за собой гибель почти всех животных. На пластинах остаются лишь единичные особи спирорбисов.

Восстановление эпибиоза макрообрастателей начинается с наступлением гидрологической весны, когда температура воды поднимается до $+2.5^{\circ}\text{C}$. Последовательность развития и сроки оседания животных и растений аналогичны тем, что отмечались в 1-й год существования сообщества, с той лишь разницей, что после летне-осеннего оседания личинок на пластинах появляется молодь двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

Кроме цикличности в оседании личинок на литорали наблюдается определенная периодичность и в изменениях биомассы как обрастания в целом, так и отдельных систематических групп (рис. 58). Несмотря на значительное ежегодное разрушение сообщества, постепенно проявляется довольно четкая тенденция к снижению доли одних обрастателей и возрастанию значимости других. За время наблюдений отмечено, что биомасса нитчатых водорослей с каждым новым циклом становится ниже. Если в 1-й год постановки опыта ее максимальное значение составляло 130 г/м^2 ,

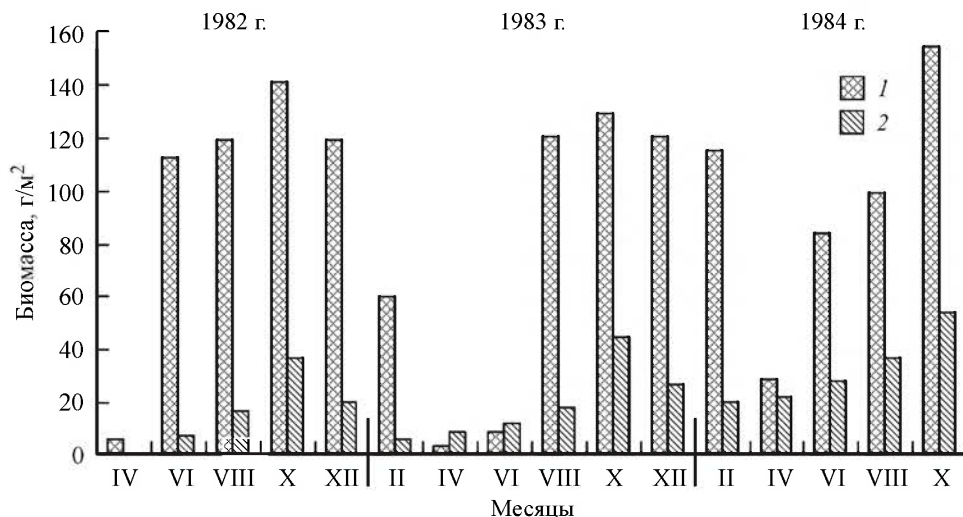


Рис. 58. Сезонные изменения общей биомассы (г/м^2) обрастания (1) и биомассы (г/м^2) зоообрастателей (2) в литоральной зоне Восточного Мурмана в разные годы.

то во 2-й эта величина была в 1.5 раза меньше (рис. 58), причем доля зоообрастателей в сообществе возросла.

Среди беспозвоночных также наблюдаются периодические снижения биомассы, вызванные воздействием низких температур и повышенной гидродинамической активностью в зимнее время. Самые высокие биомассы животных были зарегистрированы в конце гидрологического лета — в последней декаде сентября.

Доминирующей группой среди обрастателей первые 1.5 года были мшанки, но после оседания личинок мидий и других моллюсков в августе 1983 г. в сообществе произошла смена доминанты. В следующую весну 1984 г. мшанки и гидроиды погибли, более приспособленные мидии выжили. Мидии, будучи пищевыми конкурентами для вновь осевшей молодежи других сестонофагов, успешно препятствовали их росту.

Расчет информационного индекса Шеннона в сообществах обрастания выявил значительные изменения видового разнообразия за время наблюдений. Ежегодно значения индекса возрастали к концу лета, затем отмечался спад. Каждое новое оседание сопровождалось некоторым ростом значений, но максимум, составивший 2.2 бит/особь, был достигнут на 2-й год с момента установки пластин после летнего оседания молодежи (рис. 59).

Структура сообществ обрастания в сублиторали. В отличие от литоральной зоны развитие обрастания в сублиторали не исследовалось столь же детально, но имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют судить о возможных направлениях сукцессии сообществ. Для верхних горизонтов сублиторали (0.5—1.5 м ниже уреза воды) информация о сообществе обрастания получена при исследовании оброста стальных понтонов, простоявших в воде в течение 3 лет, а также оброста стальных пластин, время экспозиции которых составляло 10 лет.

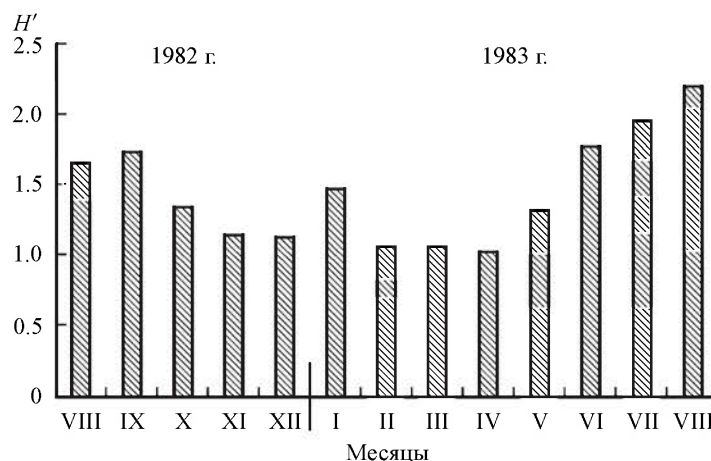


Рис. 59. Изменение индекса видового разнообразия Шеннона (H') в обрастании на литорали Восточного Мурмана в разные годы.

На понтонах доминировали водоросли (*Laminaria sacharina*, *L. digitata*), из эпифауны были представлены двустворчатые моллюски (*Mytilus edulis*, *Hiatella arctica*), несколько видов мшанок, спирорбисы, губки и асцидии. Биомасса обрастания достигала 6940 г/м², коэффициент видового разнообразия — 2.62 бит/особь. На пластинах, простоявших на той же глубине 10 лет, доминировали асцидии. Величина общей биомассы сообщества была значительно ниже и составляла 1029 г/м², хотя коэффициент видового разнообразия остался примерно таким же.

На глубине 10 м начальные этапы развития обрастания прослежены на пластинах из стекла, установленных у дна в конце октября 1987 г. и поднятых для анализа через 8 месяцев. Видовая структура образовавшегося оброста указывала на то, что данное сообщество находилось во II фазе сукцессии. Здесь присутствовали водоросли из рода *Dictyosiphon*, молодь спирорбисов и несколько видов мшанок (*Tubulipora minuta*, *Lishenopora* sp., *Proboscina major*). Оброст распределялся на пластинах относительно равномерно, однако по сравнению с литоралью его биомасса была в 2 раза ниже, хотя индекс информационного разнообразия видов, наоборот, был выше (табл. 22). Среди зоообрастателей, так же как и в зоне отлива, доминировали мшанки.

Несколько иная картина отмечалась в сообществе обрастания, сформировавшегося на этой же глубине, но достигшего возраста 5 лет. На деревянных бортах лодки «Дори», затонувшей в октябре 1985 г., присутствовали асцидии, мшанки, баянусы, гидроиды, двустворчатые моллюски и некоторые другие организмы. Биомасса сообщества в целом составляла 1012 г/м², видовое разнообразие было сравнительно низким — 1.28 бит/особь. Обрастание на больших глубинах (80—100 м) исследовано только на природных субстратах, причем с целью точного определения возраста сообществ основное внимание было уделено обрастанию раковин исландских гребешков *Chlamys islandica* (Müller), имеющих достаточно четкие годовые кольца роста (Денисенко, 1979).

Таблица 22

**Структура сообществ обрастания в зависимости от времени экспозиции биотопов
в периоды потепления и похолодания**

Биотоп	Возраст обрастания, лет	Глубина, м	Таксономическая структура сообщества	Доля групп в общей биомассе, %	Общая биомасса, г/м ²	Коэффициент видового разнообразия, H'
Пластины: из асбоцемента	2	0.2—0.3	Algae	35	135	2.2
			Bivalvia	29		
			Bryozoa	17		
			Hydrozoa	10		
			Polychaeta	9		
из стекла	0.66	10	Algae	38	66	1.9
			Bryozoa	12		
			Polychaeta	60		
из стали	10	1.0—1.5	Tunicata	76	1060	2.8
			Bivalvia	17		
			Bryozoa	9		
			Balanus	2		
Деревянные борта лодки «Дори»	4.9	10—15	Balanus	44	1063	1.3
			Bryozoa	41		
			Bivalvia	15		
Стальные понтоны	2—3	0.5—1.0	Laminaria	78	6941	2.6
			Bryozoa	9		
			Bivalvia	3		
			Hydrozoa	1		
			Porifera	1		

По видовому составу и количественному развитию обрастание гребешков весьма близко к прикрепленной и малоподвижной эпифауне сублиторали в прибрежье Восточного Мурмана. В нем обнаружено 77 видов беспозвоночных и водорослей, которые имеют следующую таксономическую принадлежность: 52 % видов представлено мшанками, 17 % — многощетинковыми червями, 10 % — колониальными гидроидными полипами, 7 % — двусторчатыми моллюсками, 8 % — губками, усоногими ракообразными и багряными водорослями, 6 % — корненожками, брюхоногими моллюсками, иглокожими, плеченогими и оболочниками.

Первоначальный видовой состав эпибионтов молодых гребешков, вероятно, определяется успехом оседания личинок. В дальнейшем количество видов, их встречаемость и обилие, по-видимому, зависят от процессов пополнения, с одной стороны, и от смертности в результате конкуренции за площадь и облавливаемое пространство — с другой.

В развитии сообщества наблюдается определенная последовательность. Количество видов в обрастании увеличивается вплоть до достижения моллюсками возраста 8—10 лет и в дальнейшем остается практически постоянным (рис. 60), хотя состав их может изменяться (Денисенко, Савинов, 1984). Первыми на раковинах молодых моллюсков появляются многощетинковые черви из родов *Spirorbis* и *Chitinopoma*, а также небольшие

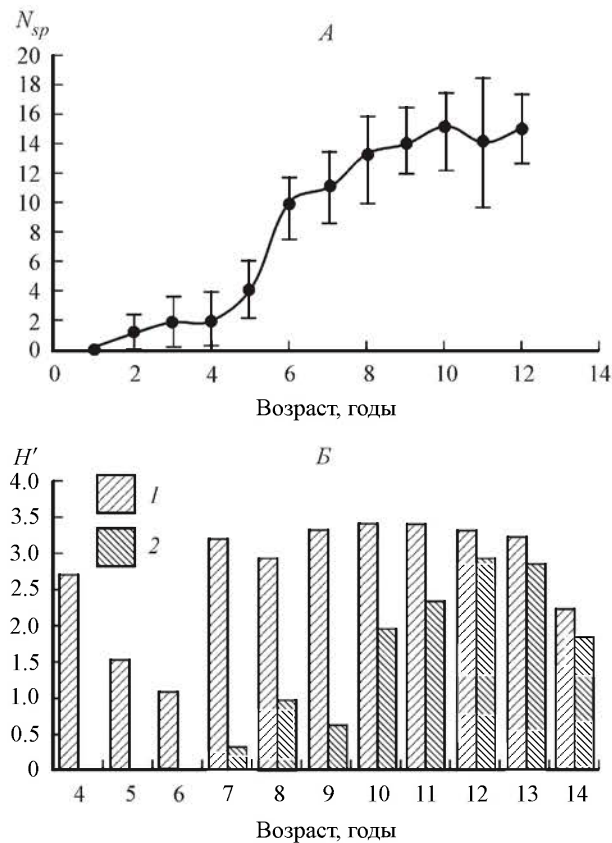


Рис. 60. Изменение количества видов (N_{sp} ; А) и информационного индекса видового разнообразия (H' ; Б) в обрастании исландского гребешка.

Створка: 1 — верхняя, 2 — нижняя.

количества корковых мшанок. Постепенно, по мере увеличения поверхности раковины, численность Bryozoa возрастает. После достижения гребешками возраста 6—7 лет на верхних створках начинают развиваться пышные колонии гидроидов (обычно *Abietinaria abietina*), иногда колонии свободнорастущих мшанок. Когда рост гидроидов на створках по какой-либо причине замедляется (сильное обрастание столонов корненожкой *Truncatulina lobata*, слабое оседание личинок), свободная поверхность заселяется усоногими ракообразными *Balanus balanus*, реже — *B. crenatus*.

В некоторых случаях баянусы, а также мшанки из рода *Lichenopora* поселяются на внутренней поверхности наружного края створок. Обычно такое сожительство наряду с поражением раковины перфораторами приводит к остановке роста моллюсков и скорой их гибели. Нижняя створка заселяется эпибионтами позже, чем верхняя, и первыми на ней появляются, как правило, корковые мшанки. Качественный и количественный состав обрастания здесь гораздо беднее.

Индекс видового разнообразия в обрастании гребешков возрастает в период интенсивного роста раковины моллюсков, затем стабилизируется,

характеризуя, по-видимому, климаксное состояние сообщества. К концу жизни гребешков, а следовательно и самого эпибиоза, информационное разнообразие видов проявляет заметную тенденцию к снижению (рис. 60). На последней стадии развития сообщества его биомасса часто превосходит массу самого моллюска.

Динамика индексов видового разнообразия для сообществ, формирующихся в литоральной и сублиторальной зонах, показывает, что в первом случае происходит периодическое обеднение качественного и количественного состава обрастания, а во втором — плавное нарастание как количества видов, так и численности каждого из них. При этом для литоральных сообществ на искусственных субстратах индекс видового разнообразия в 1.5 раза ниже, чем на природных субстратах жестких грунтов. В то же время, несмотря на постоянное увеличение поверхности раковины в течение большей части жизни гребешков, разнообразие эпибионтов на их створках мало отличается от видового разнообразия обрастаний твердых естественных субстратов в сублиторали.

Рассмотренная выше последовательность развития эпибиоза на антропогенных субстратах в литоральной зоне побережья Мурмана характеризуется рядом особенностей по сравнению с аналогичными процессами, происходящими в других районах Мирового океана. Обычно в умеренных и теплых водах формирование обрастания протекает последовательно в три фазы. Первая фаза характеризуется доминированием водорослей, вторая — преобладанием животных с относительно коротким жизненным циклом, третья — климаксным состоянием сообщества с доминированием моллюсков или других долгоживущих беспозвоночных. Два начальных этапа проходят сравнительно быстро и длятся, по литературным данным, от месяца до года (Голиков, Скарлато, 1975; Ошурков, 1985). Оседание молодёжи моллюсков, характеризующее переход к III фазе сукцессии, наблюдается к концу 1-го года заселения субстратов.

В исследованиях автора доминирование мидий зарегистрировано только на 3-м году существования сообществ, что указывает на растянутость во времени II фазы сукцессии. Преобладание свойственных для этой фазы мшанок, гидроидов и отчасти водорослей наблюдалось практически в течение 2 лет. При этом в зимние месяцы имело место ежегодное почти полное разрушение эпибиоза на литорали, что, по нашему убеждению, обусловлено воздействием низких отрицательных температур воды и воздуха. Последний фактор, скорее всего, оказывал наиболее разрушительное влияние, поскольку даже при охлаждении морской воды до -1.8°C , когда происходит образование льда, арктические и бореально-арктические формы не погибают.

Последующая весенняя регенерация исходного видового состава обрастателей в сообществе свидетельствует о повышенной устойчивости II фазы сукцессии. В литературе описано два типа равновесных состояний, наблюдающихся при развитии сообществ обрастания. Это приспособительная и стабильная устойчивость. Первая выражается в способности сообщества возвращаться к исходному состоянию после воздействия стрессовых ситуаций (Sutherland, 1975; Несис, 1977, и др.). Вторая характерна для сообществ, обитающих в местах с постоянными условиями среды, и

определяется главным образом взаимоотношением организмов (Menge, 1975; Ошурков, 1985).

Приспособительная устойчивость сообщества была отмечена на литорали во время наблюдений в 1982—1984 гг., когда экстремальные значения температуры воды были стрессовым фактором, а стабильная устойчивость — при формировании сообществ на створках гребешков и в верхней сублиторали.

Для выяснения причины растянутости начальных фаз развития ценоза обрастания на литорали Восточного Мурмана сукцессия была прослежена на фоне многолетних изменений температуры воды в Баренцевом море. Необходимость такого анализа была обусловлена еще и тем, что полученные материалы существенно отличались от результатов исследований, выполненных в первой половине 60-х годов. Согласно данным И. А. Кузнецовой (1967), в те годы поселение мидий в верхнем подповерхностном горизонте (0.5—1.0 м ниже уреза воды) развивалось уже в 1-й год существования сообществ и сукцессия обрастания шла обычным путем, не отличавшимся от такового в умеренных широтах.

В Баренцевом море в районе Восточного Мурмана проходит граница между Атлантической бореальной и Арктической биогеографическими областями (см. рис. 53). Сейчас уже общепризнанно, что положение ее нестабильно и может меняться под влиянием многолетних климатических флуктуаций. При потеплении она отклоняется на восток, при похолодании — в более западные районы моря. Наблюдая влияние этих флуктуаций на распространение различных биогеографических групп брюхоногих и двусторчатых моллюсков, Ю. И. Галкин (1986) установил, что в периоды отрицательных температурных аномалий, когда приток теплых вод Атлантики уменьшается, происходит сокращение количества или исчезновение бореальных форм в восточных и северных районах моря. При потеплении наблюдается обратная картина. Аналогичные явления, по-видимому, имеют место и в случаях с другими представителями донного населения.

Все наблюдения за развитием обрастания в Баренцевом море в 60-х и 80-х годах совпали по времени с периодами похолодания в регионе (см. разд. 3.3, рис. 19). В 60-х годах они пришлись на самое начало похолодания, но в 1964 и 1965 гг. вода еще прогревалась до среднемноголетней температуры, достаточной для размножения обитавших там мидий, а зимы еще не были чрезмерно морозными. Благодаря этому оседание моллюсков на пластины происходило в течение 1-го года с момента их установки.

Начало 80-х годов, напротив, пришлось на окончание периода похолодания, когда массовые поселения мидий на литорали исчезли и произошли существенные изменения в видовом составе литорального населения. Мидии отсутствовали в приливо-отливной зоне многие годы (Агарова, 1979), и это послужило причиной приостановки обычного хода сукцессии.

Завершение наблюдений совпало с повышением температуры воды, которое вызвало мощный приток личинок бореальных видов из западных районов моря и возобновление оседания молоди мидий в литоральных ваннах. Одновременно мидии появились и в обрастании, вследствие чего структура последнего вновь изменилась. Оно стало способным развиваться и в III фазе сукцессии и приобрело устойчивую стабильность, которая характеризовалась постоянным доминированием одной таксономической

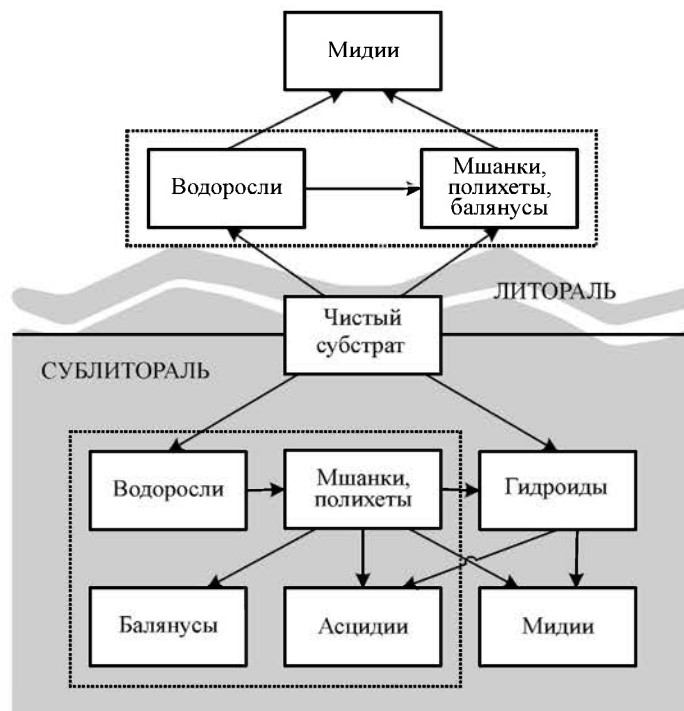


Рис. 61. Схема основных тенденций сукцессии обрастания в прибрежье Восточного Мурмана.

Пунктирный контур — фазы сукцессии в период похолодания.

группы над другими. Этот тип стабильности был отмечен и в сублиторали как на природных, так и на искусственных субстратах.

Таким образом, в отличие от литорали и верхней сублиторали на больших глубинах с более стабильными условиями обитания воздействие климатических флуктуаций на сообщества обрастания было менее выраженным. Колебания температуры по сравнению с поверхностными слоями здесь значительно слабее, поэтому вымирание долгоживущих видов в пограничных районах происходит постепенно. Сначала прекращается поступление молоди из местных популяций, при более длительном похолодании уменьшаются потоки личинок и извне. Восстановление прежнего ареала обитания при потеплении идет также постепенно.

Кроме того, в сублиторали, начиная с глубины 5—10 м, сообщества обрастания могут достигать климаксного состояния не только из-за доминирования моллюсков, но и за счет развития таких долгоживущих форм, как баянусы или асцидии. Последовательность смены фаз сукцессии от начальных к климаксной в данном случае соответствует обычному ходу формирования сообществ обрастания умеренных и субтропических широт (Голиков, Скарлато, 1975; Ошурков, 1985, и др.). Общая схема развития обрастания в Баренцевом море с учетом климатических флуктуаций представлена на рис. 61.

Таким образом, качественная и количественная структуры обрастания и последовательность его развития зависят не только от состава окружающей фауны и флоры и от происхождения субстрата, но и от степени влияния сезонных изменений температуры, сглаживающихся с увеличением глубины обитания, а также от воздействия многолетних климатических флуктуаций. В других, даже близлежащих морях, отличающихся по гидрологическому режиму, схема развития обрастания с участием практически тех же самых видов может быть иной (Ошурков, 1985; Халаман, Кулаковский, 1993).

В арктических регионах сукцессия, по-видимому, останавливается на ранних этапах, а в переходных зонах завершение полного сукцессионного цикла контролируется климатическими изменениями. Вышесказанное может стать отправной точкой при прогнозировании развития биообрастания различных технических сооружений, в конструкциях которых использованы природные и искусственные материалы.

6.2. Изменения зообентоса вдоль Кольского меридиана

Материалом для изучения многолетних изменений состояния зообентоса вдоль разреза «Кольской меридиан» послужили количественные сборы на 11 стандартных станциях, расположенных в юго-западной части Баренцева моря на расстоянии 30 миль друг от друга (см. разд. 3.3, рис. 18).

В результате проведенных исследований получены следующие результаты. В 1935 г. на пяти южных станциях разреза было обнаружено 59 таксонов донных беспозвоночных (40 были определены до вида), в 1947—1948 гг. на всех станциях — 159 таксонов (108 видов), в 1968—1969 гг. — 120 таксонов (88 видов), в 1984 г. — 81 таксон (71 вид), в 1995 г. — 204 таксона (159 видов), в 1997 г. — 316 таксонов (254 вида). В целом среднее количество таксонов (видов), обнаруженных на одной станции разреза, вплоть до 1984 г. монотонно падало, а после 1984 г. — росло.

Постанционное сравнение биоразнообразия показало, что наиболее богатая фауна обитает на станциях в южной части разреза ближе к берегу, а с возрастанием глубины и удалением от берега количество видов уменьшается (рис. 62). Максимальное число видов — 90 (1995 г.) и 93 (1997 г.) — было зарегистрировано на прибрежной станции 8, расположенной на смешанных илисто-песчаных осадках с подстилающей глиной, гравием и губками, приуроченных к местам размыва мелких фракций донного осадка.

Заметно большее разнообразие фауны на прибрежных станциях разреза «Кольский меридиан» можно объяснить не только лучшей уловистостью дночерпателя ван Вина, применявшегося при проведении отбора проб в 1997 г., — это может быть результатом роста числа бореальных и широко распространенных бореально-арктических форм, что происходит, как было отмечено ранее (Несис, 1960; Галкин, 1984), при повышении тепло-содержания водных масс.

Предпринятые автором попытки найти причины многолетних изменений качественных и количественных характеристик зообентоса в Баренцевом море на основе данных по разрезу «Кольский меридиан» дали следующие

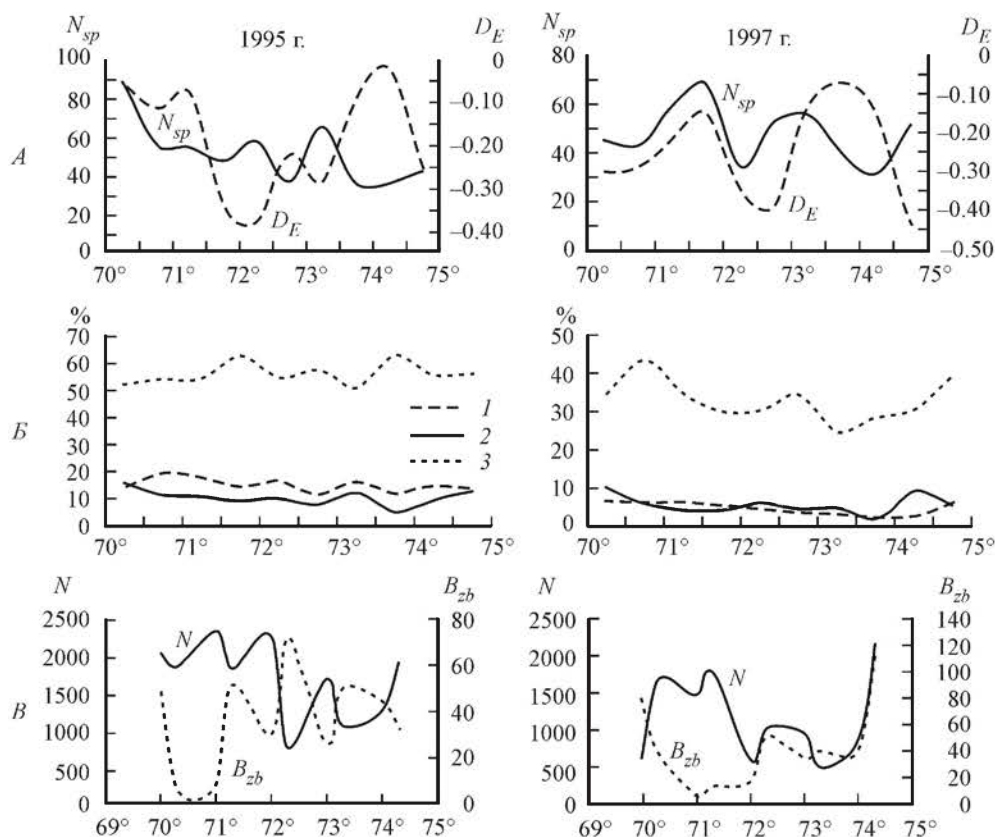


Рис. 62. Распределение (А) общего количества видов зообентоса (N_{sp}) и индекса D_E ; распределение (Б) долей (%) арктических (1), бореальных (2) и бореально-арктических (3) видов относительно общего числа видов; распределение (В) общей численности (N , экз./м²) и биомассы (B_{zb} , г/м²) вдоль разреза «Кольский меридиан» в 1995 и в 1997 гг.

По оси абсцисс — северная широта, град.

щие результаты. В 1947 и 1995 гг. на большей части станций вдоль разреза доминировала бореально-арктическая полихета *Spiochaetopterus typicus* (рис. 63). В 1935 г. этот вид также был среди доминирующих, но уступал бореально-арктической морской звезде *Ctenodiscus crispatus* и субтропическо-бореально-арктической полихете *Maldane sarsi*. Последний вид доминировал вдоль всего разреза также в 1969 г. На прибрежных станциях до 70° с. ш. *M. sarsi* была отмечена среди доминирующих форм во все периоды, что, вероятно, обусловлено более низкой в норме придонной температурой воды на первой станции по сравнению со второй. Кроме того, еще В. А. Броцкая и Л. А. Зенкевич (1939) указывали на возможность существования двух рас в популяциях *M. sarsi*, различающихся своей температурной толерантностью.

Таким образом, в периоды сравнительно устойчивого потепления (в середине 40-х и в конце 80-х—начале 90-х годов) видовой состав донной фауны в Баренцевом море вдоль разреза «Кольский меридиан» был сходным

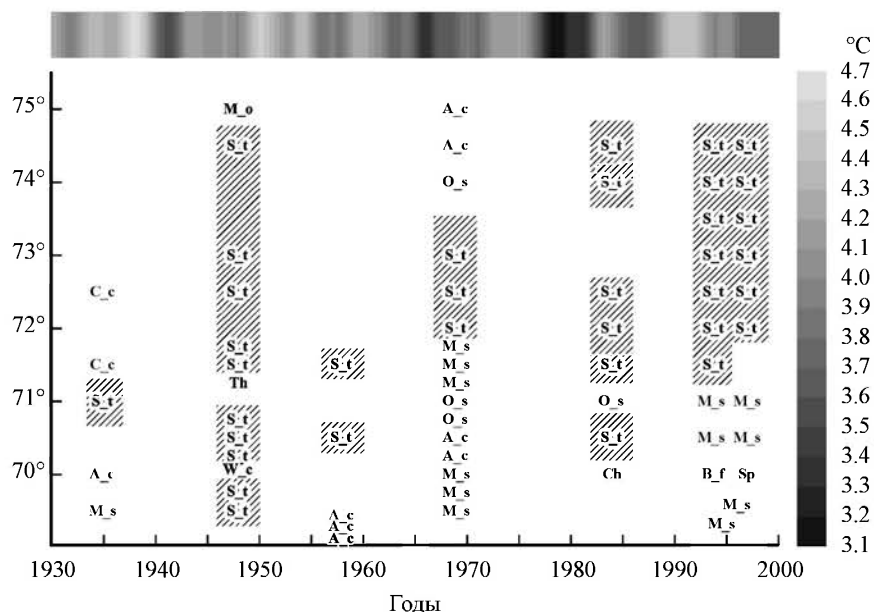


Рис. 63. Доминирующие виды на станциях разреза «Кольский меридиан» в разные периоды исследований.

C_c — *Ciliatocardium ciliatum*; S_t — *Spiochaetopterus typicus*; A_c — *Astarte crenata*; M_o — *Myriochele oculata*; Th — *Thracia* sp.; W_c — *Waldheimia cranium*; O_s — *Ophiura sarsi*; M_s — *Maldane sarsi*; Ch — *Chone* sp.; B_f — *Brisaster fragilis*; Sp — *Porifera* sp. Зауштрихованные участки маркируют доминирование *Spiochaetopterus typicus*. Верхний индикатор показывает многолетние изменения среднегодовой температуры воды в слое 0—200 м вдоль разреза, соответствующие шкале справа (°C).

и характеризовался доминированием по биомассе *S. typicus*. Интересно, что этот вид проникает в Карское море с теплыми заглубленными водами Атлантики через желоб Святой Анны, а в море Лаптевых — вдоль склона арктического бассейна. Непосредственно после похолодания в 60-х годах видовой состав зообентоса был другим и характеризовался доминированием *Maldane sarsi*, *Astarte crenata* и *Ophiura sarsi*. Последние три вида являются широко распространенными бореально-арктическими формами с достаточно широким температурным диапазоном толерантности, и их находки в сибирских морях (List of species..., 2001; Список видов..., 2004) подтверждают возможность отмеченного выше доминирования в ряде районов Баренцева моря после похолоданий.

Почему же в данном случае происходит смена доминирования между бореально-арктическими видами, а не между бореальными и арктическими? По-видимому, потому, что большая часть разреза «Кольский меридиан» находится в переходной зоне между Атлантической бореальной и Арктической биогеографическими областями, где нет существенного преобладания ни бореальных, ни арктических видов.

Небольшой объем материала, собранного в 1935 г., не позволяет однозначно судить о видовом составе и доминирующих формах зообентоса вдоль всего разреза в соответствующий период, однако можно утверждать,

что на станциях, расположенных южнее 72° с. ш., структура сообществ в 1935 г. была по своим характеристикам промежуточной относительно данных за 1947 и 1995 гг. Наблюдениям в 1935 г. предшествовали годы как с позитивными, так и с негативными температурными аномалиями.

В настоящий момент преждевременно делать какие-либо заключения о принадлежности тех или иных доминирующих форм к индикаторам периодов потепления или похолодания в Баренцевом море. Вполне возможно, что качественная и количественная структура донного населения, зарегистрированная в различные годы, отражает более тонкие гидрологические изменения, нежели анализируемые, либо является результатом межвидовых взаимодействий или следствием антропогенного воздействия.

Анализ результатов, полученных предыдущими исследователями, показывает, что сопоставление материалов фаунистических сборов, выполненных в разные периоды, часто приводит к неправильным выводам. Так, например, Р. Блэкер (Blacker, 1957, 1965), сравнивая распределение «атлантических» и «арктических» видов зообентоса по результатам наблюдений 1878—1914 (51 станция), 1923—1931 (129 станций) и 1949—1955 гг. (более 200 станций), выполненных разными методами и орудиями лова, пришел к выводу о расширении ареалов «атлантических» видов в результате потепления вокруг о-ва Медвежий и у западных берегов Шпицбергена. Позже М. Дайер с соавторами (Dyer et al., 1984) сопоставил результаты, полученные в 1978—1981 гг. (период похолодания), с результатами Р. Блэкера за 1949—1959 гг. и не смог полностью подтвердить выводы последнего. Причины этого, по-видимому, заключаются в разном объеме сравниваемого Р. Блэкером материала, в различиях орудий и методов лова, а также в рыбохозяйственной ориентации отдельных экспедиций.

В свое время Н. П. Танасийчук (1929) указывал, что количество видов, появление которых в Кольском заливе может быть связано с потеплением, очень невелико. При этом Е. Ф. Гурьянова (1927) в противоположность К. М. Дерюгину (1925) объясняла нахождение новых форм в заливе неполнотой предыдущих исследований или обитанием их в ранее не посещаемых местах. Она же показала, что на различных участках Кольского меридиана одновременно может происходить противоположно направленное расширение районов обитания бореальных и арктических форм. К сожалению, отсутствие каких-либо статистических критериев при анализе подобной информации вынуждает рассматривать большинство таких выводов как чисто субъективные.

Автор считает, что бореальные формы, среди которых много видов с планктонной личинкой, реагируют на повышение температуры изменениями конфигурации и размеров районов обитания гораздо быстрее, чем арктические формы реагируют на понижение температуры, поскольку личинки последних обычно лишены продолжительных планктонных стадий (Thorson, 1950). Основное влияние на жизнедеятельность организмов оказывают не среднегодовые температуры, а температуры биологически значимых сезонов (периодов созревания, размножения, личиночного развития и т. д.). Поэтому в результате климатических флуктуаций часто происходит не изменение границ или площадей районов обитания каких-либо видов, а изменение численности особей этих видов в пограничных попу-

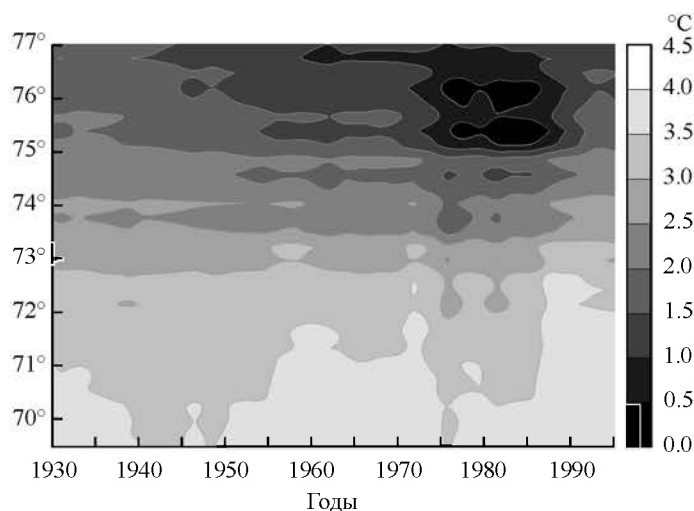


Рис. 64. Многолетние изменения среднегодовой придонной температуры воды (°C) вдоль разреза «Кольский меридиан».
По оси ординат — северная широта, град.

ляциях, с чем в основном и имеет дело большинство исследователей (Gal-kin, 1998).

Дополнительные затруднения возникают при выделении значимых для отдельных гидробионтов периодов потепления и похолодания по временным температурным рядам. Использование для этого локальных трендов, как правило, осложняется проблемой выбора длины отрезка, определяемого средней продолжительностью жизни поколений конкретных видов. Кроме того, ряды, имеющие тренды с одинаковым наклоном, но с разным возвышением, могут иметь очень тесную корреляционную связь и характеризовать, таким образом, разные температурные условия. Одинаковые суммы так называемых накопленных температур для отрезков с абсолютно противоположными трендами также будут отражать совершенно противоположные процессы. Некоторые минимумы и максимумы, ясно различимые на температурном ряде для слоя 0—200 м, на отдельных участках в придонном горизонте могут не прослеживаться (Denisenko, 2005), и наоборот (рис. 64, см. также разд. 5.5, рис. 53). Поэтому при анализе и прогнозировании распределения различных гидробионтов в Баренцевом море необходимо пользоваться более конкретной и детальной информацией, отражающей особенности биологии тех или иных организмов (Бочков и др., 1983).

Не все исследователи учитывают, что усиление или ослабление поступления атлантических вод из Норвежского моря сказывается на температурных условиях северо-восточных районов Баренцева моря с задержкой в 1 год. Процесс охлаждения этих водных масс за счет теплообмена с атмосферой протекает относительно самостоятельно и преимущественно в зимний период (Матишов и др., 1998б). В результате температурные аномалии атлантических вод, пересекающих с запада Кольский меридиан, мо-

гут не соответствовать по времени температурным аномалиям в более восточных районах моря, особенно в придонных слоях. Однако данное явление может рассматриваться лишь в качестве одной из возможных причин безуспешных попыток объяснить изменения в донной фауне восточных районов Баренцева моря лишь на основе анализа несмещенного по времени температурного ряда для слоя 0—200 м на 3—7 станциях разреза «Кольский меридиан».

Неверным выводам об изменениях в структуре донной фауны могут способствовать мозаичность в распределении поселений многих видов зообентоса, несовпадение местоположения станций сбора материала, большие погрешности в определении местонахождения судов (раньше это часто имело место), а также использование в качестве индикаторных видов мелких форм, которые могли быть не замечены более ранними исследованиями в связи с несовершенством орудий лова.

Возможны также и достаточно курьезные явления. Так, например, в аномально холодный 1997 г. было отмечено появление молоди бореально-го вида *Mytilus edulis* на глубоководных станциях разреза «Кольский меридиан» южнее о-ва Медвежий. По-видимому, личинки или только что осевшая на плавающие субстраты молодь этих типичных обитателей литоральной зоны были отнесены от северных берегов Норвегии сильным течением берегового стока. Интенсивность этого течения, как правило, возрастает в периоды похолодания и после снежных зим, и оно отжимает теплые атлантические воды от берега в северо-западном направлении (Кисляков, 1964).

Факт отклонения теплых атлантических вод от побережья Кольского полуострова был зарегистрирован и в 1998—1999 гг. (Моисеев, 1999). Несмотря на это, соотношение бореальных и арктических форм на разрезе в целом оставалось в 1997 г. практически неизменным по сравнению с 1995 г. Доля арктических видов составляла 20 и 22 %, а бореальных — 15 и 16 % соответственно. Некоторое уменьшение как бореальных, так и арктических форм, отмечавшееся в 1997 г., произошло в результате увеличения относительного числа эврибионтных видов бореально-арктического происхождения.

Изучение количественной представленности зообентоса на разрезе «Кольский меридиан» показало, что численность его изменяется от 500 до 2300 экз/м². Определенную тенденцию в изменениях этого параметра проследить достаточно сложно, однако общим для мониторинговых наблюдений 1995 и 1997 гг. является то, что наиболее низкая численность животных была отмечена в северной части района, особенно в глубоководном Медвежинском желобе. Вместе с тем следует отметить, что в северной части разреза значения численности более стабильны, а на станциях, расположенных вблизи струй теплых течений, — наиболее изменчивы в отдельные годы. Причем в самой южной части разреза повышенные значения плотности поселений донных животных были зарегистрированы в 1995 г. (см. рис. 62), в то время как в холодном 1997 г. почти повсеместно наблюдались более низкие значения численности. Что касается биомассы, то величины ее в оба периода исследований были примерно одинаковыми, причем на первых станциях разреза наблюдалось ее понижение. Наряду с высокой численностью последнее может свидетельствовать о негативном

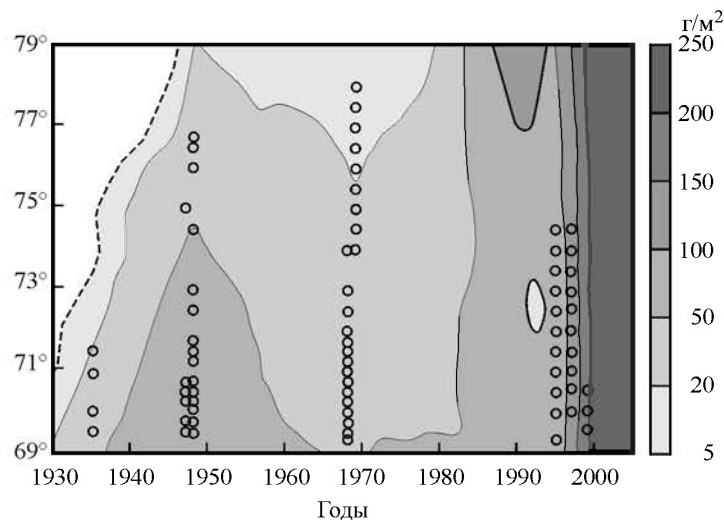


Рис. 65. Изолинии распределения биомассы зообентоса (г/м^2) на станциях (кружочки) разреза «Кольский меридиан» в разные периоды исследований.

воздействии тралового промысла рыбы на зообентос в соответствующем районе моря, что подтверждается значениями индекса D_E , вычисленного для рассматриваемого материала (см. рис. 62). Впрочем, значения индекса в 1995 г. были близки к критическим и в северной части разреза в отличие от центральной.

Сопоставление количественного распределения и видовой структуры зообентоса в различные периоды исследований вдоль разреза «Кольский меридиан» в Баренцевом море не позволило автору выявить какие-либо закономерности в изменениях общей биомассы в зависимости от температурных условий. Во все периоды ее усредненные значения в прибрежной зоне (до 72° с. ш.) были примерно одинаковыми (рис. 65). Что касается распределения биомассы вдоль разреза в целом, то наибольшие ее величины были отмечены в конце 40-х годов, а наибольшие вариации — в конце 60-х. Сходство распределения в прибрежных водах было наибольшим в середине 30-х и в середине 90-х годов.

Величина биомассы в районе исследования была невелика и колебалась на разных станциях от 5 до 70 г/м^2 в 1995 г. и от 6 до 115 г/м^2 в 1997 г. Определенной тенденции в межгодовых изменениях биомассы на станциях проследить не удалось, поскольку в разные годы наблюдений в южной части разреза были зарегистрированы ее значительные колебания. Разброс значений биомассы обусловлен главным образом мозаичностью распределения крупных форм зообентоса (например, морского ежа *Brisaster fragilis*), поселения которых сильно разрежены. Увеличение биомассы вида-эдификатора *Spiochaetopterus typicus* (с 8.55 до 28.97 г/м^2), доминирование которого в сообществах зообентоса отмечается в периоды потепления (Денисенко, 1997б), было зарегистрировано только на самой северной станции. Этот факт, а также перенос молоди мидий от берегов Финмаркена (Северная Норвегия) в открытые районы Баренцева моря, по-видимому,

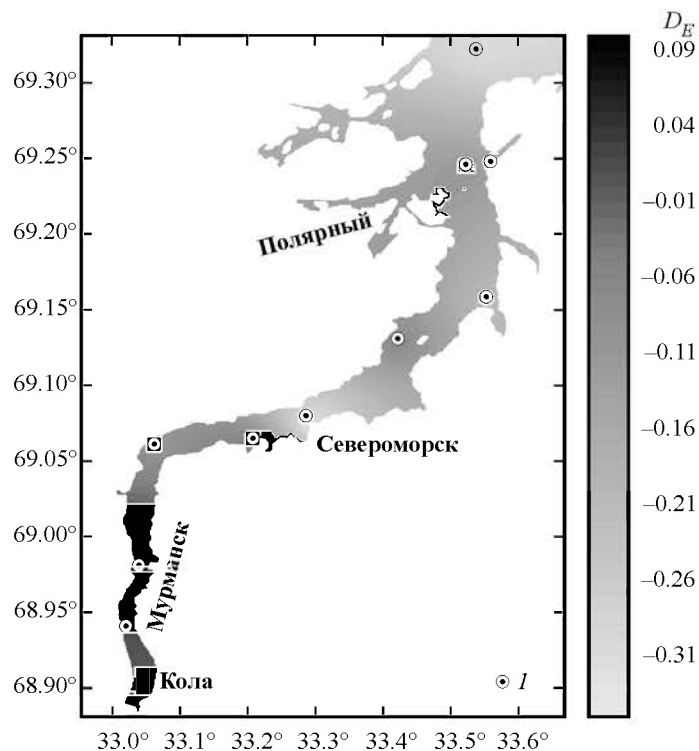


Рис. 66. Зоны неблагоприятного состояния зообентоса (индекс D_E) в Кольском заливе (по: Denisenko, 2004b; Денисенко, 2006б).

I — точки отбора проб. На осях: долгота (ось абсцисс) и широта (ось ординат) даны с десятичными долями градуса.

являются результатом необычайно снежной зимы 1996/97 г., породившей интенсивный береговой сток талых вод.

Таким образом, результаты анализа наблюдений на разрезе «Кольский меридиан» подтверждают ранее сделанные выводы о возможности использования макрозообентоса при оценках изменений климата. Материалы обработки сборов в юго-западной части Баренцева моря в 1995 и в 1997 гг. показали, что отклик фауны на изменения климатического фактора происходит довольно быстро. Реакция бентоса проявляется в изменении доли бореальных видов в фауне района исследований и в увеличении численности зообентоса в целом в результате интенсивного пополнения молодью как бореальных, так и бореально-арктических видов.

Вместе с тем результаты, полученные сотрудниками ММБИ КНЦ РАН (Фролова и др., 2007) при анализе реакций донных сообществ вдоль разреза «Кольский меридиан» на температурные изменения в период с 1995 по 2001 г., показывают, что к интерпретации такого рода материалов в данном районе нужно подходить весьма осторожно. Так, по данным вышеназванных авторов (Фролова и др., 2007), реакция общей биомассы зообентоса на температурные флуктуации оказалась обратной и в несколько раз короче, чем реакция большинства доминирующих видов. Совершенно

очевидно, что такое явление невозможно в естественных ненарушенных экосистемах и в данном случае подобные результаты свидетельствуют либо о некачественно собранном материале, либо о каких-то серьезных нарушениях в донных экосистемах района. Автор настоящей работы придерживается последнего мнения, и оно аргументируется в следующем разделе настоящей главы.

Самая южная станция разреза «Кольский меридиан» находится на выходе из Кольского залива — крупнейшего фиорда Кольского полуострова, на берегах которого расположено много населенных пунктов, в том числе и крупных. Фауна Кольского залива неоднократно исследовалась качественными и количественными орудиями лова, но в нашем распоряжении оказались лишь результаты наблюдений, выполненных в 1995 г., по которым, используя индекс D_E , можно уверенно идентифицировать зоны с неблагоприятными условиями существования зообентоса в сублиторали (рис. 66).

Во внешней и центральной частях залива они приурочены к городам и крупным населенным пунктам, таким как Кола, Мурманск, Североморск и даже Полярный, который расположен на выходе из залива, где водообмен с открытым морем наиболее интенсивен. В вершине залива, где донная фауна испытывает наибольший стресс, негативное воздействие антропогенной природы усиливается распресняющим влиянием стока рек Тулома и Кола (Denisenko, 2004b).

Совершенно очевидно, что многолетние изменения зообентоса Кольского залива за последние 70—80 лет, которые могут быть зарегистрированы гидробиологами, обусловлены в первую очередь изменениями антропогенной нагрузки на водоем. На этом мощном фоне достоверная оценка воздействия климатического фактора представляется просто нереальной.

6.3. Воздействие донного промысла на зообентос

Донные рыбопромысловые траления. Интенсивное развитие мирового рыболовства выдвигает в ряд важнейших биологических проблем морских бассейнов отрицательные последствия разрушения буксируемыми орудиями лова донных сообществ и биоценозов. Из всех технических устройств, применяемых для добычи морепродуктов, самое губительное воздействие на бентос оказывают тралы и драги, поскольку все их конструкции предусматривают максимальный контакт с грунтом. Повреждающий эффект их работы во многом усугубляется еще и тем, что траления и драгирования проводятся, как правило, на локальных высокопродуктивных участках шельфа с богатой донной фауной. Помимо уничтожения, травмирования и изъятия попадающих в зону облова бентических животных происходит изменение стратификации верхнего слоя осадков, что нарушает ход естественного развития биоценозов и отрицательно сказывается на кормовой базе бентосоядных рыб.

Вместе с тем конкретные данные, подтверждающие отрицательное воздействие тралов и драг на донное население, а также количественные показатели наносимого ущерба остаются до сих пор весьма малодоступны-

Таблица 23

**Показатель промысловой активности советских траулеров
в Баренцевом море в 1955—1985 гг. (по: Денисенко Н., Денисенко С., 1991)**

Год	Длина трасс тралений, тыс. км	Площадь тралений, км ²	Вылов донных рыб, т	Год	Длина трасс тралений, тыс. км	Площадь тралений, км ²	Вылов донных рыб, т
1955	2351	30566	589830	1971	1876	33197	195589
1956	2613	35538	556771	1972	2095	37498	159936
1957	2630	37349	299561	1973	2514	45511	480086
1958	2312	34212	223079	1974	2665	48775	582935
1959	2584	39795	256994	1975	2225	41158	447349
1960	2949	47184	283018	1976	1464	27524	241524
1961	3590	58162	372937	1977	1606	30669	219436
1962	3614	59275	495063	1978	1648	31980	197209
1963	3256	54051	399821	1979	1187	23386	104642
1964	2178	36584	204698	1980	1465	23306	115730
1965	1981	33668	202724	1981	755	15543	75332
1966	1885	32240	196362	1982	412	8739	33127
1967	2163	37199	280918	1983	384	8370	27082
1968	2986	51649	563701	1984	275	6165	22480
1969	2217	38581	405784	1985	431	9920	52554
1970	1737	30398	208856				

ми. Получение их затрудняется необходимостью проведения углубленных исследований морской биоты на популяционном и синэкологическом уровнях организации.

В Баренцевом море, одном из наиболее продуктивных морей европейского Севера России, такого рода работы никогда не проводились, хотя траловый лов рыбы существует здесь с конца прошлого столетия (Маслов, 1944), а в настоящее время осуществляется драговый промысел исландского гребешка (Денисенко, Близниченко, 1989; Золотарев, Шевелева, 2000; Золотарев, 2012).

Выполненные расчеты и их анализ показывают, что площадь дна, ежегодно облавливаемая советскими траулерами в Баренцевом море за период с 1955 по 1985 г., колебалась от 6.5 до 59.0 тыс. км². При этом начиная с 1960-х годов в изменениях рассматриваемых показателей наблюдается отрицательный тренд (табл. 23), что связано с соответствующим уменьшением отечественного вылова рыб, в основном трески. Наиболее интенсивно облавливаются районы Мурманской банки, побережья Северной Норвегии, Западного и Восточного Мурмана, наименее интенсивно — северо-восточные районы (рис. 67). Последнее может обуславливаться слабым проникновением в эти широты атлантических вод, вдоль струй которых совершает свои миграции треска, и неблагоприятной ледовой обстановкой, ограничивающей ежегодные сроки промысла. Относительно невысокая интенсивность облова высокопродуктивных западных районов объясняется, по-видимому, тем, что многие из них находятся в так называемых зонах совместного и спорного с Норвегией рыболовства. К сожалению, автор не

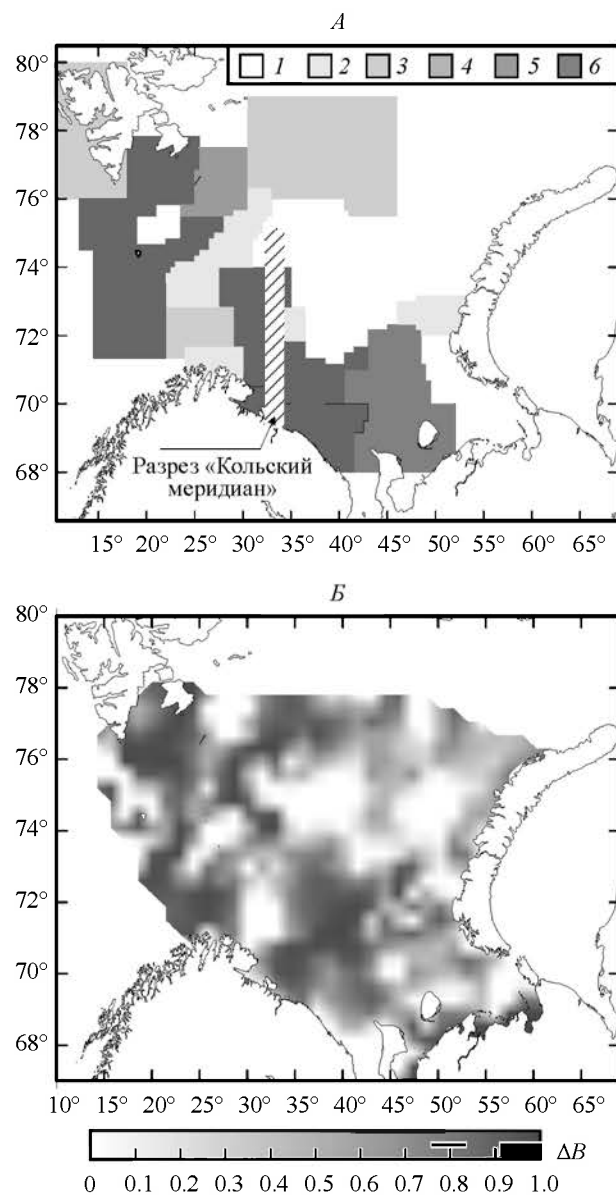


Рис. 67. Количество промысловых лет в стандартных рыбопромысловых районах Баренцева моря (*A*) и убыль биомассы зообентоса (*B*) в 1968—1970 гг. по сравнению с 1924—1932 гг.

Число лет, в течение которых район облавливался: 1 — 5, 2 — 6—10, 3 — 11—15, 4 — 16—20, 5 — 21—25, 6 — 26—30. Убыль биомассы (ΔB_{zb}) рассчитана по формуле $\Delta B_{zb} = 1 - B_{zb1}/B_{zb2}$, где B_{zb1} — биомасса зообентоса за 1924—1935 гг., B_{zb2} — его биомасса за 1968—1970 гг.

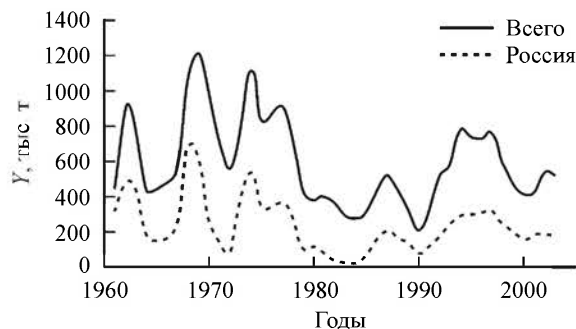


Рис. 68. Многолетняя динамика вылова (Y) трески в Баренцевом море по данным ICES (по: Козловский и др., 2005).

располагает полной статистической информацией о промысловой активности иностранных судов, однако достаточное представление о ней может дать динамика вылова основного объекта демерсального промысла — трески (рис. 68). Значимая высокая корреляция ($R^2 = 0.826$) отечественного и иностранного вылова трески (по материалам ICES) позволяет предположить, что площадь дна Баренцева моря, ежегодно облавливаемая зарубежными судами, превышала таковую для советских судов в 2.5—3.5 раза (при условии близких средних величин улова на единицу промыслового усилия).

Не располагая конкретными данными о воздействии тралового промысла на донные сообщества и биоценозы, автор попытался с помощью простой модели дать этому влиянию вероятностную количественную оценку. Логические рассуждения основываются на том, что лов рыбы обычно осуществляется группой судов, находящихся на довольно близком расстоянии друг от друга, вследствие чего трассы их тралений при облове достаточно больших скоплений частично перекрываются, особенно в небольших высокопродуктивных районах. При этом биомасса уничтожаемого, травмируемого и изымаемого бентоса (далее по тексту просто «изъятие») на пути движения орудий лова зависит от перекрытия трасс тралений (табл. 24).

В отсутствие перекрытия изъятию подвергается примерно 15 % донных организмов, в основном эпифауны (Коротков, 1983), хотя уловистость тралов для некоторых крупных беспозвоночных может быть выше (Мирошников, 1988).

Полагая, что в стационарных популяциях скорости элиминации постоянны, сопоставим расчетные величины изъятия (табл. 24) с величинами ежегодной смертности организмов. Последние могут быть найдены по значению удельной продукции и продолжительности жизни гидробионтов (Заика, 1983). Отмеченные в табл. 24 величины изымаемой биомассы соответствуют средним значениям ежегодной элиминации гидробионтов, имеющих максимальную продолжительность жизни до 25, 20, 15 и 10 лет. Между тем для поддержания численности эксплуатируемых промыслом популяций на уровне, обеспечивающем получение максимального стабильного урожая, рекомендуется ежегодное изъятие биомассы, не превышающей естественной смертности (Тюрин, 1967).

Таблица 24

**Изъятие макрозообентоса донными тралами в зависимости
от перекрытия трасс траления
(по: Денисенко Н., Денисенко С., 1991)**

Взаимное перекрытие трасс траления, %	Доля изымаемого бентоса на единице облавливаемой площади дна	Доля изымаемого бентоса на единице площади одного траления
0	0.151	0.150
15	0.161* (25)	0.149
30	0.172	0.147
45	0.187	0.145
60	0.205* (20)	0.144
75	0.226	0.142
90	0.255	0.140
100	0.278* (15)	0.139
200	0.386	0.129
300	0.478* (10)	0.120
400	0.556	0.111
500	0.665	0.111

Примечание. * Средние значения ежегодной элиминации гидробионтов;
в скобках — соответствующая максимальная продолжительность жизни.

Таким образом, для популяций редких долгоживущих видов (крупные морские звезды, ежи, голотурии, двустворчатые и брюхоногие моллюски) безопасной является тактика промысла, полностью исключающая в ходе путины перекрытие трасс донных тралений. Их взаимное перекрытие на 10—50 % в течение ряда лет может привести к резкому снижению численности указанных гидробионтов, среди которых есть и хозяйственно ценные виды; 2—3-кратное по площади перекрытие трасс тралений уже вызовет снижение численности и частичное исчезновение бентических организмов со средней продолжительностью жизни (десятиногие ракообразные, брюхоногие и двустворчатые моллюски, многие иглокожие и губки). Несмотря на то что для существенного снижения численности гидробионтов с коротким жизненным циклом (3—5 лет) необходимо многократное и полное перекрытие трасс тралений, отрицательные последствия промысла могут сказаться гораздо раньше.

Причина этого заключается в том, что большинство короткоживущих бентических организмов являются сравнительно мелкими представителями инфауны и отчасти эпифауны. Во время движения трала по дну они вымываются или выпаживаются из верхнего слоя грунта и становятся легкой добычей бентосоядных рыб. Так, например, после неоднократных тралений в течение 4 дней на одном и том же участке длиной 2.4 км в районе банки Кливер на юге Северного моря зообентос значительно обеднялся, усиливалось его выедание (Peterson et al., 1987). В приловах было поднято большое количество двустворчатых моллюсков и морских звезд. Количество выловленных животных уменьшалось от улова к улову, при этом все

больше попадалось раздавленных особей. В желудках морских камбал и ершеваток наряду с мелкими двустворками и офиурами, обычно доступными для выедания, стало встречаться больше раздавленных морских ежей. На это место собирались рыбы из близлежащих районов и питались извлеченными из грунта животными. После истощения этого пищевого ресурса район рыбой оскудевал.

Если для мелких организмов опасность изъятия донным тралом, сшитым, как правило, из крупноячеистой дели, практически равна нулю, то крупные гидробионты, причем нередко в больших количествах, поднимаются на палубы судов вместе с рыбой. Наиболее часто в приловах встречаются губки (юго-западные районы моря) и кукумарии (западные, юго-западные, южные и юго-восточные районы моря). Количество этих животных, вылавливаемых за одно траление, достигает порой нескольких тонн; но, не находя хозяйственного применения, все они выбрасываются за борт. Вместе с тем не только изъятие, но и перемещение большого количества животных на новое место обитания сопряжено с опасностью деформаций сложившихся трофических связей и с нарушением баланса энергии в донных сообществах и биоценозах.

Как было показано выше, попадание кукумарий в тралы в зимнее время губительно для этих животных, а выловленные губки обычно бывают сильно помяты или повреждены и после возвращения в воду, как правило, не выживают.

Чтобы найти ориентировочную величину ущерба, наносимого бентическим организмам донными тралениями, воспользуемся табл. 23 (колонка 3) и 24 (колонка 3).

Будем считать, что среднее перекрытие трасс тралений в исследуемый период для всех рыбопромысловых районов составляло 60 %, а биомасса организмов эпифауны оставалась на уровне 30-х годов XX в.

Несложные вычисления с учетом различий биомасс зообентоса в конкретных рыбопромысловых районах показывают, что за год в последние 30—35 лет при траловом промысле донных рыб в Баренцевом море советскими судами изымалось в среднем 1—1.5 млн т бентических организмов. Рассчитанная величина ненамного изменится при использовании других показателей из колонки 3 в табл. 24. В основном она будет определяться используемыми в вычислениях значениями биомассы. Однако даже если последняя в 50—80-х годах уменьшилась по сравнению с 30-ми годами, то оценочное изъятие бентоса по-прежнему будет превышать величину ежегодно вылавливаемой рыбы (табл. 25).

Следует также напомнить, что в расчетах автора совершенно не учтена промысловая активность иностранных судов, которая, как уже отмечалось выше, превышала активность отечественного промысла примерно в 3 раза, даже с учетом вылова части рыбы донными ярусами (Семенов, Кокорин, 1988).

На схеме, отражающей среднесуточное пространственное размещение и интенсивность промысла (рис. 68), привлекает внимание ряд небольших по площади районов в южной и юго-западной частях моря, которые подвержены значительной промысловой нагрузке. За многие годы промысла здесь, по-видимому, уже произошли нежелательные изменения в структуре донных сообществ и биоценозов. Вероятно, они затронули лишь

Т а б л и ц а 25
Возможные среднемноголетние изъятия зообентоса (эпифауна)
советскими траулерами в Баренцевом море в 1955—1985 гг.
(по: Денисенко Н., Денисенко С., 1991)

Рыбопромысловый район	Средняя биомасса донной эпифауны (по: Кузнецов, 1970), г/м ²	Возможное ежегодное изъятие бентоса, т
Восточный прибрежный	160	18871
Западный прибрежный	107	30981
Кильдинская банка	257	49175
Рыбачья банка	195	62930
Канино-Колгуевский район	37	4613
Мурманское мелководье	31	6010
Западно-центральный район	33	1694
Северо-центральный район	33	14121
Гусиная терраса	31	642
Северный склон Мурманско- го мелководья	26	7721
Мурманская банка	37	22063
Центральный желоб	30	1071
Демидовская банка	28	5965
Центральное плато	47	6343
Мурманский язык	14	2145
Финмаркенская банка	39	12735
Нордкинская банка	156	43605
Западный желоб	33	1398
Медвежинский район	603	534502
Центральная возвышенность	21	578
Район Надежды	797	257300
Западный Шпицберген	231	36345
Норвежский желоб	238	60682
Район Копытова	14	9529
Возвышенность Персея	32	986
Зюйдкапский желоб	93	12812*
Район п-ова Адмиралтейства	155	248078*
Новоземельский район	55	78852**
Всего:	—	1531747

Примечание. * Рассчитано по данным за 1972 г. ** Рассчитано по данным за 1971 г.

количественную представленность немногочисленных долгоживущих крупных форм, но из-за постоянного разрушения верхнего слоя осадков могло также уменьшиться пополнение и увеличиться естественная смертность более мелких недолгоживущих видов.

Главный вывод, сделанный Т. В. Антиповой (1975а) о сокращении биомассы зообентоса на 20 % в результате климатических флуктуаций, основан на сравнении результатов двух наиболее детальных бентосных съемок,

выполненных в Баренцевом море в 1924—1932 и в 1968—1970 гг. (см. разд. 2.1, рис. 6 и 7).

Анализ материалов этих двух съемок, выполненный автором, показал, что величина биомассы зообентоса в Баренцевом море в целом к концу 60-х годов прошлого столетия уменьшилась не на 20 %, как указывала Т. В. Антипова (1975а), а почти на 60 %. При этом изменениями величины первичной продукции вследствие климатических флуктуаций (Slagstad, Stokke, 1994) можно объяснить вариации биомассы зообентоса, не превышающие 30 %, и только при условии недостаточного количества пищи для животных. Различиями в применявшихся методах сбора и обработки материала можно объяснить, по расчетам автора, еще 4—5 % уменьшения биомассы, но не более.

Реальная причина уменьшения биомассы зообентоса в Баренцевом море в конце 60-х годов заключается в интенсивном траловом лове донных рыб, как это показано выше. Результаты картирования районов наиболее интенсивного промысла (Денисенко Н., Денисенко С., 1991) свидетельствуют о неравномерном воздействии донных тралений на зообентос в разных частях моря (рис. 67). Сопоставление карты, отображающей интенсивность промысловых усилий, с картой уменьшения биомассы зообентоса подтвердило сделанные выше выводы о негативном воздействии рыболовства, так как районы наиболее значительного уменьшения биомассы бентоса совпали с основными промысловыми районами. Тренды полученных поверхностей для траловых усилий и убыли биомассы оказались очень близкими, что свидетельствует об их высокой корреляции (Берлянт, 1986). Коэффициент детерминации (R^2) для интерполяционных узлов этих поверхностей значим на уровне вероятности нулевой гипотезы 0.001 и превышает 0.85.

Прямая оценка взаимосвязи промысловой активности и уменьшения биомассы оказалась крайне затруднительной вследствие значительного расхождения во времени и пространстве данных об интенсивности донных тралений и о распределении зообентоса. Поэтому более детальный анализ причин уменьшения биомассы был выполнен для района, ограниченного на момент исследований участками моря, прилегающими к разрезу «Кольский меридиан». Результаты анализа представлены на рис. 69 и позволяют сделать следующие выводы. Высокая степень корреляции ($R^2 = 0.987$) значений биомассы (при 4-летней задержке) и интенсивности донных тралений вдоль Кольского меридиана позволяет рассматривать эту связь как более сильную, чем просто статистическую. Расчеты нелинейной регрессии (отрицательной экспоненты) для этих же данных дают более низкое значение корреляции ($R^2 = 0.929$), но эта форма регрессии представляется более естественной и приближенной к реальности.

Точки значений, отображенные на диаграмме (рис. 69), демонстрируют тот факт, что наиболее напряженные в промысловом отношении годы сопровождались уменьшением биомассы зообентоса почти на 70 %. Эти расчеты близки к тем значениям, которые были получены при сравнении карт, иллюстрирующих количественное распределение зообентоса двух съемок, выполненных в 20—30-х и в 60-х годах прошлого столетия.

Полученная кривая уменьшения биомассы зообентоса в зависимости от интенсивности донных тралений (Denisenko, 2001) хорошо совпадает с мо-

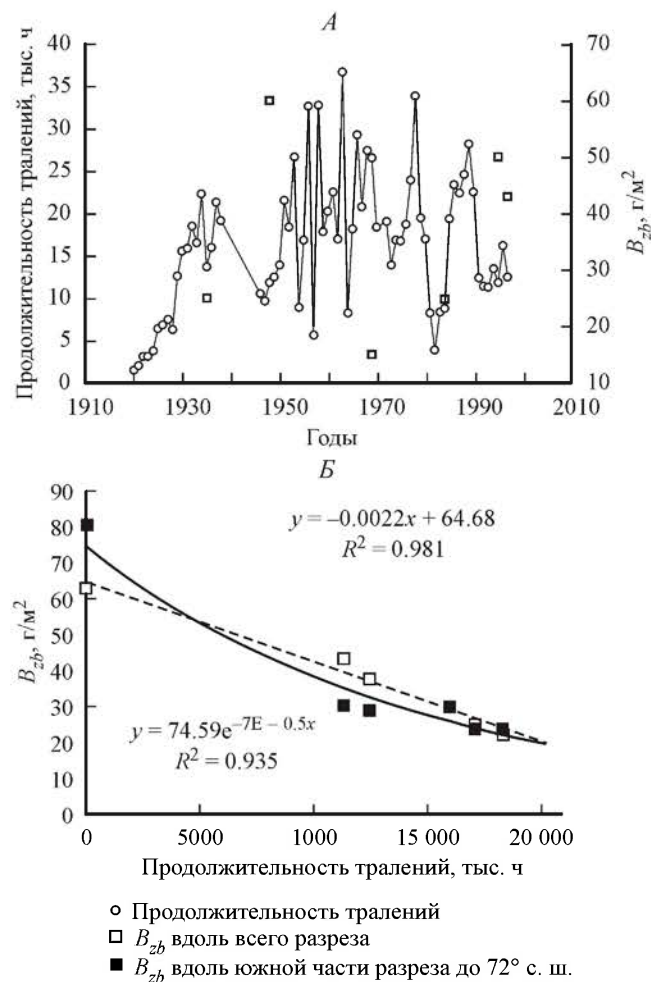


Рис. 69. Среднегодовая траловая активность (3-летние скользящие средние) и биомасса зообентоса (B_{zb}) вдоль разреза «Кольский меридиан» в период с 1920 по 1997 г. (А); соответствующая зависимость биомассы (4-летнее запаздывание) от траловой активности (В).

делью (Duplisea et al., 2002), появившейся в печати вскоре после публикации вышеизложенных результатов (рис. 70).

Авторы модели придерживаются мнения о независимости смертности от массы тела для животных с мягкими покровами и полагают, что для организмов с твердыми покровами смертность зависит от массы. Эта зависимость следует кривой, приближающейся к кривой логнормального распределения с положительной асимметрией. Правда, на рисунке зарубежных коллег, по-видимому, допущена грубая техническая ошибка — перепутаны местами названия вертикальных осей. Ежегодная продукция морского макрозообентоса не может в 3 раза превышать биомассу. В бореальных широтах это нереально, но на графике (рис. 70) получается именно так.

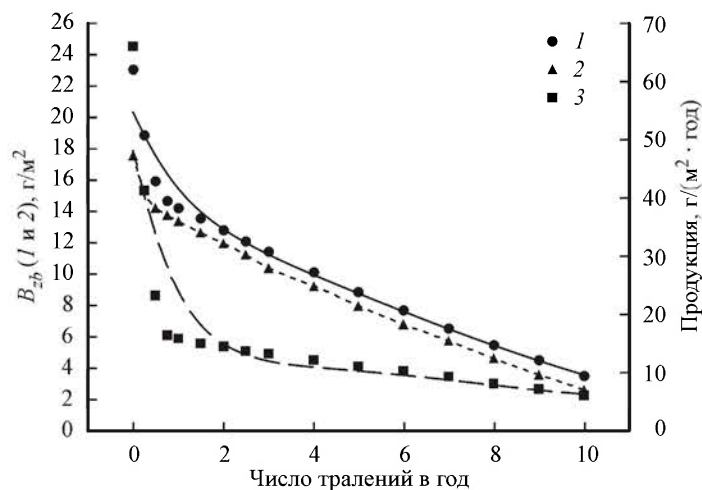


Рис. 70. Обратная зависимость биомассы зообентоса от интенсивности тралений для одного и того же участка дна (по: Duplisea et al., 2002).

1 — общая биомасса зообентоса; 2 — биомасса животных с массой тела более 1 г; 3 — продукция зообентоса.

Наблюдаемая 4-летняя задержка реакции зообентоса на выполненные донные траления, по-видимому, обусловлена средней ожидаемой продолжительностью жизни донных организмов, которая может быть оценена как величина, обратная скорости оборота биомассы (Методы определения продукции..., 1968). Скорость оборота биомассы, или P/B -коэффициент (отношение продукции к биомассе), для зообентоса Баренцева моря находится в пределах $0.2\text{—}0.3\text{ год}^{-1}$ (Броцкая, Зенкевич, 1939; Зенкевич, 1963). Исходя из этого средняя продолжительность жизни бентических организмов можно считать равной: $1 : 0.25\text{ год}^{-1} = 4\text{ года}$.

Основной вопрос, который возникает при анализе полученных результатов, — почему наблюдается именно задержка реакции биомассы зообентоса на траления, а не моментальная реакция? Предварительный ответ на него может быть следующим. Согласно табл. 24, даже при 50—60%-ном перекрытии трасс донных тралений изымается порядка 20 % биомассы донных беспозвоночных. Эта величина практически совпадает с ошибкой определения средней биомассы на станциях, поэтому достоверно зарегистрировать убыль биомассы зообентоса даже через год после выполненных рыбопромысловых тралений достаточно трудно, так как количество дночерпательных проб в конкретной точке ограничено. Совершенно очевидно, что уничтожению тралами в первую очередь подвержены крупные животные, дающие основной вклад в биомассу и пополнение видовых популяций. Вследствие этого биомасса зообентоса после тралений должна снижаться в течение нескольких лет за счет уменьшения пополнения молодью на фоне естественной убыли животных старших возрастов. Тренд биомассы при этом достигнет минимума, когда донные сообщества будут представлены наименьшим количеством половозрелых и крупных особей. В дальнейшем совокупные рост и созревание молоди будут постепенно

восстанавливать репродуктивный потенциал и биомассу видовых популяций, а следовательно, и всего зообентоса в целом.

Совпадение времени запаздывания реакции на донные траления и величины обратной скорости оборота биомассы представляется далеко не случайным, но детальное объяснение этого явления может быть дано лишь после многофакторного моделирования динамики численности и биомассы многовидовых сообществ.

В особенностях динамики популяций крупных животных, по-видимому, кроется и причина неспособности индекса D_E адекватно оценивать состояние зообентоса в районах рыболовства тралений. Построенные карты распределения индекса по материалам 1924—1932 и 1968—1970 гг. не указывают однозначно на наличие какого-либо стресса, испытываемого донными сообществами в местах интенсивного рыбного промысла.¹ Такой результат может объясняться тем, что спонтанное и мгновенное изъятие из сообществ крупных животных не приводит к изменению соотношения между информационной выравненностью видов по биомассе и по численности ни в момент импакта, ни после него вплоть до восстановления исходных биомассы и численности. Подобное явление возможно лишь при условии, что тралы, двигаясь по дну, одновременно уничтожают одинаковые доли биомассы и численности примерно одинакового количества видов. Это несколько не противоречит вышеизложенным утверждениям о преимущественном изъятии тралами крупных животных, поскольку именно они составляют основную часть биомассы сообществ. Вместе с тем гибель мелких животных в численном выражении также может быть весьма существенной, и данный параметр, как было указано выше, является одним из важнейших в наиболее реалистичной на сегодняшний день модели воздействия рыболовства тралений на зообентос (Duplisea et al., 2002). Исходя из этого можно заключить, что по крайней мере слабые и умеренные по интенсивности донные траления оказывают на зообентос своего рода псевдоэффект K -отбора, и именно это показывает индекс D_E .

Таким образом, результаты выполненного анализа позволяют сделать следующие выводы: донные траления являются одним из основных факторов, влияющих на многолетние изменения биомассы зообентоса, а следовательно, и на донные сообщества Баренцева моря. Отрицательная роль тралений сводится не только к уничтожению взрослых особей, но и к уничтожению их потенциального потомства. Отсутствие тралового промысла в Баренцевом море в период Великой Отечественной войны объясняет высокие значения биомасс донных организмов вдоль Кольского меридиана в конце 40-х годов, когда рыболовная отрасль народного хозяйства только начала восстанавливаться.

Настоящее заключение оспаривается некоторыми исследователями, которые рассматривают проведение умеренно интенсивных донных тралений в качестве стимулятора развития донной фауны или как фактор, негативное воздействие которого кратковременно и сопоставимо по силе воздействия с сезонными изменениями (Rijnsdorp, Leeuwen, 1996; Hansson et

¹ В настоящей работе эти карты не приводятся как не представляющие интереса.

al., 1998, и др.). Это может быть справедливо только в тех случаях, когда интенсивность тралений очень низка, что наблюдается на участках моря, находящихся вне традиционных районов рыбного промысла. Результаты расчетов автора позволяют придерживаться точки зрения другой группы исследователей, которые рассматривают донные траления как одно из важнейших антропогенных воздействий на донные сообщества в районах интенсивного рыболовства (см., например: Bergman, Hup, 1992; Philippart, 1998). Реальное воздействие тралов на дно в таких местах превосходит все теоретические и виртуальные оценки (рис. 71).

Ссылаясь на вышесказанное, следует особенно подчеркнуть острую необходимость создания более разносторонних программ морского мониторинга с целью получения результатов прямых наблюдений для оценки возможного влияния рыболовства на долгопериодные колебания и естественную сукцессию донных сообществ. Таких наблюдений пока немного, но и они демонстрируют разрушительное воздействие тралений на зообентос (рис. 72).

Количество регионов Баренцева моря, где отсутствует промысел донных рыб, относительно невелико. Один из них — Печорское море, где проводились траления только с целью научных исследований, а также был организован краткосрочный промысел полярной тресочки — сайки разноглубинными тралами, которые практически не затрагивают морского дна. Данный район Баренцева моря может служить хорошей отправной точкой для организации мониторинга донной фауны в будущем. Вместе с наблюдениями на разрезе «Кольский меридиан» эти наблюдения должны оказаться весьма полезными для оценки выявления не только климатических, но и антропогенных воздействий на многолетние изменения состояния зообентоса в Баренцевом море.

Донные драгирования. Влияние донных драгирований на зообентос было исследовано автором на примере промысла гребешков (*Chlamys islandica*) в районе Семи Островов (Восточный Мурман) и на северном склоне Гусиной террасы в 1987—1988 гг. В районе Семи Островов в 1986—1987 гг. проводился ограниченный экспериментальный промысел 2-метровыми драгами с ручной разборкой уловов на борту судна. На северном склоне Гусиной террасы в весенне-летний и летне-осенний периоды работали два фарерских гребешколова и один норвежский (рис. 73). Эти суда ловили гребешков тремя одновременно работающими 5-метровыми драгами и обрабатывали уловы на автоматических варочных линиях, куда попадал весь прилов, включая и моллюсков непромысловых размеров.

Результаты исследований, выполненных автором в указанных выше районах обитания гребешков в 1987 и 1988 гг. на НИС «Онего» и «Карачевск», не выявили существенных отрицательных последствий для поселений моллюсков в районе архипелага Семи Островов в результате экспериментального промысла в 1986 и 1987 гг. Размерный состав моллюсков в 1987 г. изменился по сравнению с 1980 г. в сторону уменьшения доли особей промысловых размеров. Однако уже в 1988 г. за счет перераспределения плотности поселений и небольшой площади промыслового участка восстановилась прежняя картина (рис. 74). Аналогичным образом не вызывает опасения состояние популяции, расположенной восточнее Семи Ост-

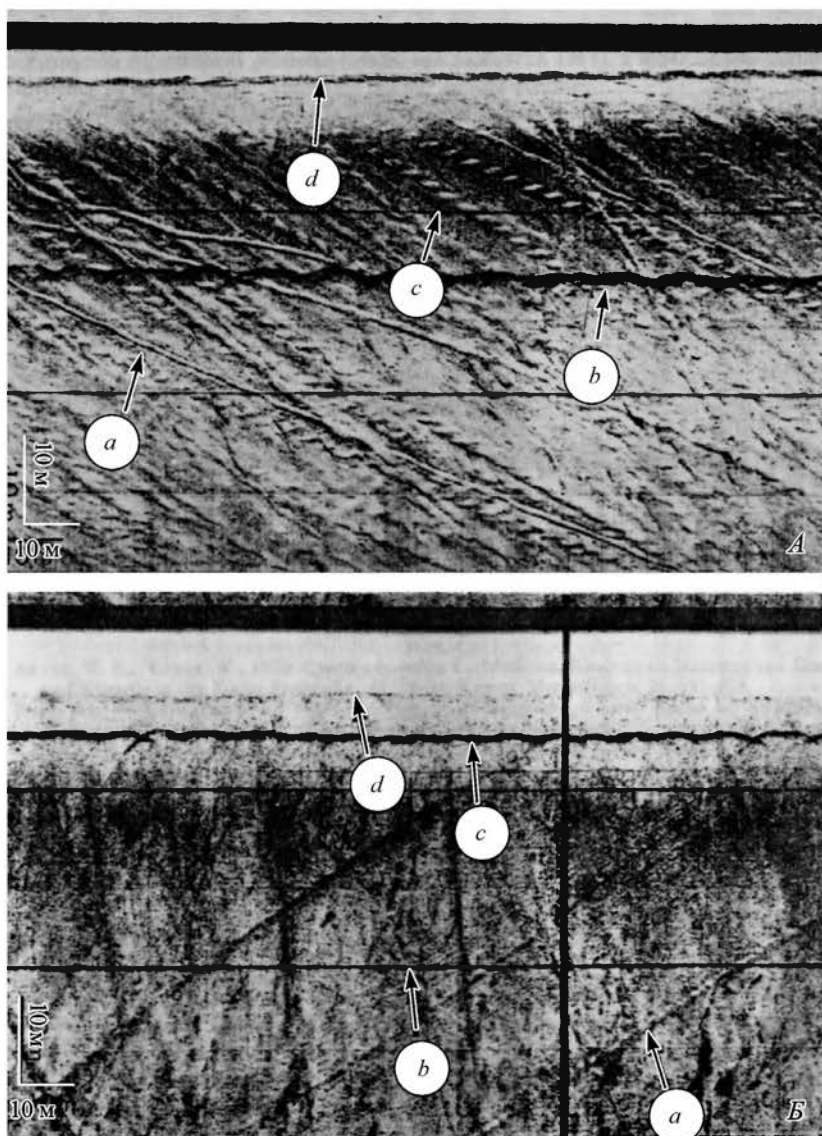


Рис. 71. Записи локатора бокового обзора, показывающие интенсивность тралений в Кильском заливе (по: Krost et al., 1990).

А: *a* — борозда от траловой доски (глубиной около 0.5 м); *b* — отражение поверхности моря; *c* — отпечатки прыгавшей траловой доски; *d* — профиль морского дна. *Б:* *a* — борозда от траловой доски (глубиной около 0.5 м); *b* — борозды, оставленные траловыми бóбенцами; *c* — отражение поверхности моря; *d* — профиль дна.

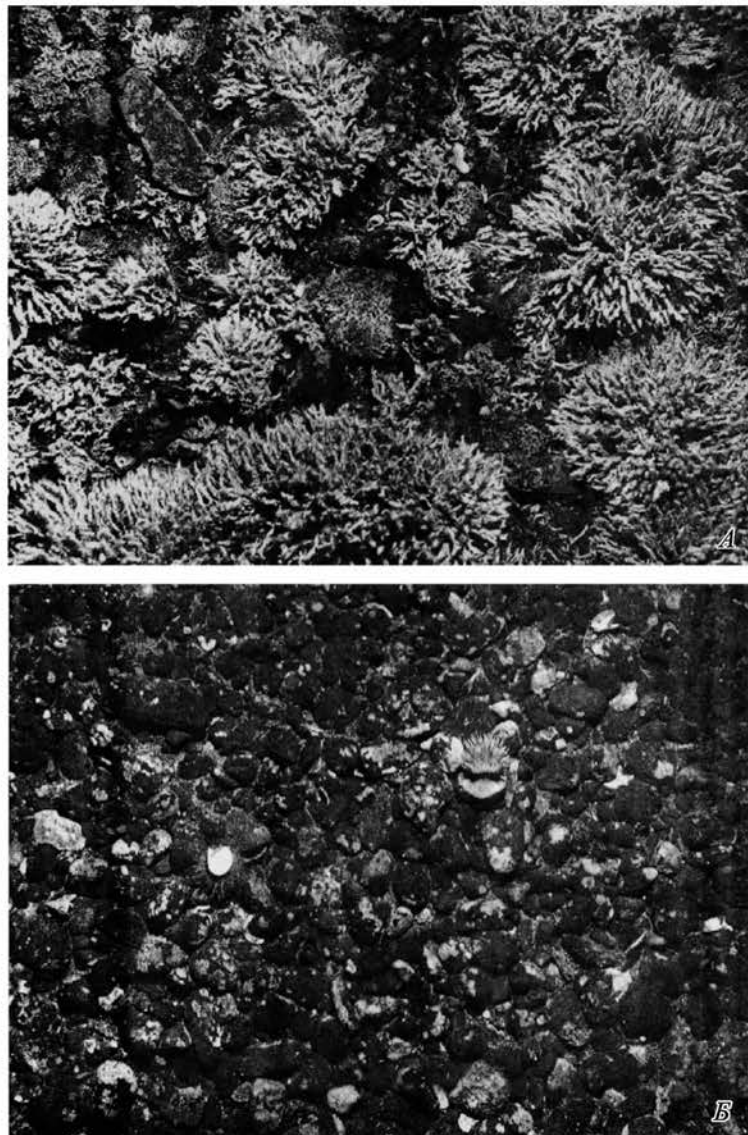


Рис. 72. Один и тот же участок на Джорджес банке до (А) и после (Б) травления, ноябрь 1994 г. (по: Collie et al., 1997).

А — богатое поселение строящих трубки полихет (*Flaegrand impala*); Б — только два морских ежа (по-видимому, мигрировали с участка, не подвергавшегося тралению, и подбирают фрагменты раздавленных животных. — Примеч. автора цит. работы).

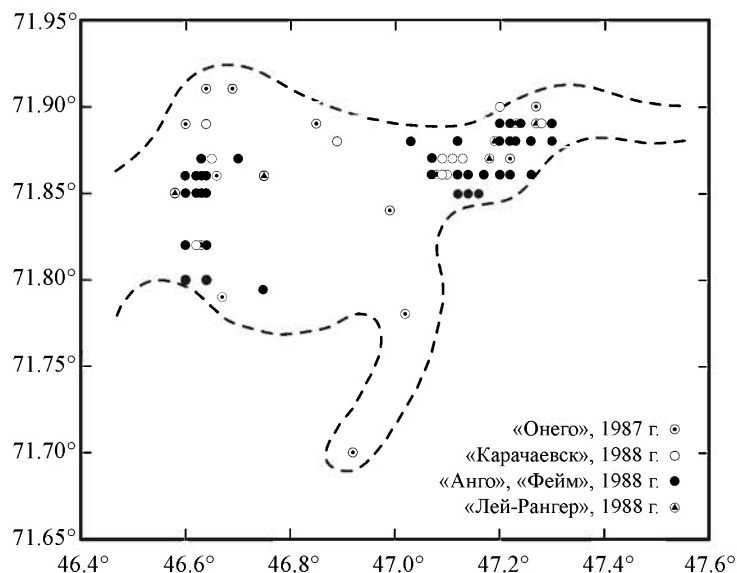


Рис. 73. Расположение участков драгирований исследовательскими судами («Онего» и «Карачаевск») и гребешколовами («Анго», «Фейм» и «Лей-Рангер») на северном склоне Гусиной террасы.

Прерывистая линия — ориентировочные границы поселений гребешка (по: Денисенко, Близниченко, 1989). На осях: долгота (ось абсцисс) и широта (ось ординат) даны с десятичными долями градуса.

ровов в районе губы Сидоровка (рис. 75), которая облавливалась промысловыми судами в те же годы, что и поселение в районе Семи Островов. Соблюдение рекомендованных автором допустимых норм вылова (Денисенко, 1988, 1989) в обоих случаях не повлекло за собой деградации указанных поселений.

Средняя биомасса моллюсков, рассчитанная по их размерам и численности на фотографиях, составляет 100.3 ± 14.6 г/м². По результатам исследований автора в 1987 г. (до промысла) биомасса моллюсков на этом участке была равной 201.2 ± 31.4 г/м². Принимая во внимание, что площадь, облавливаемая одной драгой (норвежской конструкции) шириной 5 м при скорости 3 узла, составляет $1852 \text{ м} \cdot 3 \cdot 5 \text{ м} : 6.5 = 4274 \text{ м}^2$, а начальная средняя производительность одного драгирования средней продолжительностью 9.2 минуты — 23 061 г мускула (т. е. без раковины), получаем, что уловистость драг достигала $2306 : 4274 : 0.088 : 201.2 : 0.8 = 0.38$. Кроме того, при автоматической обработке уловов (вместе с приловом) технологические потери мускула составляют в среднем 29 % (Близниченко и др., 1995), и это свидетельствует о том, что реальная уловистость драг составляла $0.38 : 0.71 = 0.54$.

В противоположность ситуации, сложившейся в результате промысла гребешков в побережье Восточного Мурмана, резко негативная картина была отмечена на северном склоне Гусиной террасы (рис. 76).

Анализ подводных фотоснимков, полученных в этом районе в сентябре—октябре 1988 г., показывает, что в результате промысла донные биоценозы подверглись там сильным повреждениям. Так, например, следы драг

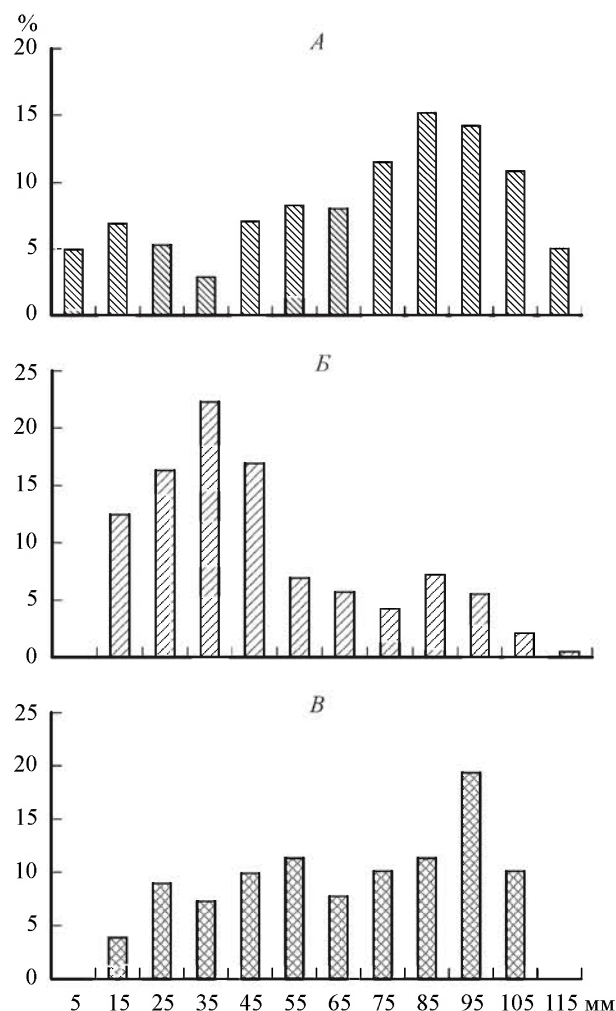


Рис. 74. Размерный состав дражных углов гребешков в районе о-ва Вешняк (Семь Островов Восточного Мурмана) в 1980 (А), в 1987 (Б) и в 1988 гг. (Б).

По оси абсцисс — высота раковины, мм; по оси ординат — доля в улове, %.

в виде вытянутых полос галечно-валунного материала и ракуши отмечены на 20 % сфотографированной площади дна (рис. 77). Неестественная гибель гребешков (лишенные обрастаний раковины и створки) отмечена на трети всех (всего 54) фотоснимков (рис. 77).

На жестких грунтах данный показатель оказался существенно выше соответствующего показателя для обычных гребешковых драг, применяющихся на малых судах. Более эффективная работа орудий лова норвежской конструкции объясняется, по-видимому, их массивностью (вес до 2 т) и достаточно высокими скоростями драгирования (до 4 узлов), что придает драге такой момент инерции, который сглаживает траекторию ее движения и обеспечивает больший контакт с грунтом по сравнению с контактом легких конструкций при меньших скоростях движения.

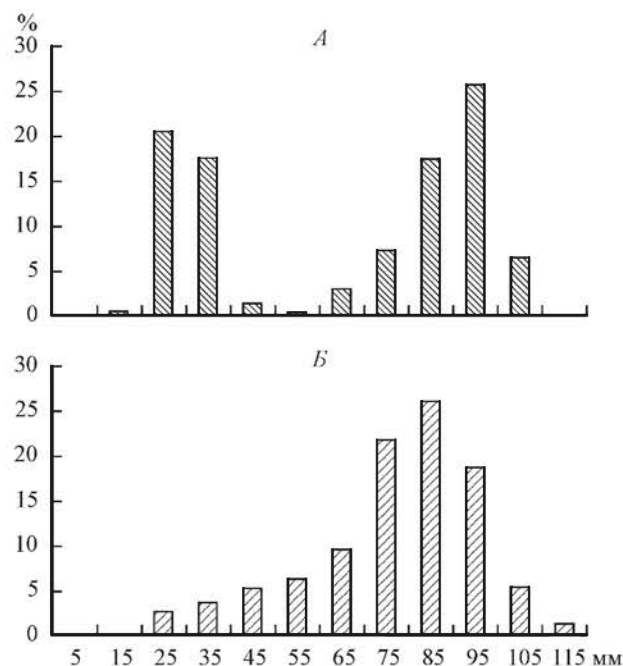


Рис. 75. Размерный состав дражных уловов гребешков в районе губы Сидоровка (Восточный Мурман) в 1987 (А) и в 1988 гг. (Б).

Обозначения те же, что и на рис. 74.

Учитывая оперативную информацию о ходе промысла гребешков (Сенников, Мухин, 1988), можно подсчитать, что уловы норвежского судна в том же районе, где раньше работали фарерские траулеры, была на единицу усилия ниже в 2.55 раза:

$$\frac{23\,061 : 0.088}{10\,230 : 0.100} = 2.56,$$

где 23 061 — средний выход мускула (г) из одного улова драги фарерского гребешколова; 10 230 — средний выход мускула (г) из одного улова драги норвежского гребешколова; 0.088 — доля мускула от общей массы гребешков в районе Гусиной террасы летом 1988 г.; 0.100 — доля мускула осенью 1988 г. Поскольку фарерские суда выполнили 1861 драгирование на 36 площадках, а норвежское — 1229 на 8 площадках (Сенников, Мухин, 1988), можно полагать, что меньшая эффективность работы последнего гребешколова была вызвана чрезмерным перекрытием трасс драгирований (примерно в 2.9 раза большим, чем у фарерских судов).

Если принять выживаемость моллюсков на продрагированных площадках равной выживаемости *Pecten maximus* (Gruffidd, 1972), а уловистость норвежских драг — 0.38, то зарегистрированная в 1988 г. биомасса гребешков при полном облове площади поселения моллюсков была бы равна: $(201.2 - 201.2 \cdot 0.54) \text{ г/м}^2 \cdot 0.7 = 64.8 \text{ г/м}^2$. Однако зарегистрированная био-

Таблица 26

**Количественные параметры промысла гребешков
на северном склоне Гусиной террасы в 1988 г.**

Наименование	Значение
Общая площадь участков, где работали гребешко- ловы (км ²)	15.54
Площадь (км ²), обловленная:	
фарерскими судами	7.95
норвежским судном	5.25
совместно всеми гребешколовами	2.52
Площадь, не обловленная ни одним гребешколо- вом, км ²	4.86
Средняя биомасса (г/м ⁻²) гребешков в районе до промысла	201.2
Остаточная биомасса (г/м ⁻²):	
на участках работы только фарерских судов	64.8
на участках работы только норвежского судна	64.8
на участках работы всех судов	20.9
в целом в районе промысла	100.3

масса больше, значит, поселение было обловлено не полностью, причем тремя судами. Трассы драгирования фарерских судов, работавших одновременно, по-видимому, не перекрывались, а вот норвежское судно несомненно драгировало многие из тех же участков, что и его предшественники. В соответствии с вышеприведенной графической схемой (см. рис. 73), и несложными вычислениями количественные параметры промысла гребешков представляются близкими к указанным в табл. 26.

Поскольку вылов гребешков иностранными судами в результате неумелого планирования со стороны отдела добычи ВРПО «Севрыба» значительно превысил рекомендуемую норму (Денисенко, 1988, 1989), целесообразно попытаться оценить ущерб, нанесенный этим промыслом поселениям моллюсков. Приняв величину средней биомассы гребешков на продрагированном участке до промысла равной 201.2 г/м², а после промысла — 100.3 г/м², получаем, что суммарная убыль биомассы моллюсков в результате работы иностранных судов составляет: $(201.2 - 100.3) \cdot 15\,540\,000 = 1816.2$ т. При этом на производство конечного продукта было использовано только $1861 \cdot 23.061 : 0.088 + 1229 \cdot 10.25 : 0.1 = 613.17$ т, т. е. одна треть, или в 2 раза меньше, чем погибло из-за повреждений, полученных при драгировании, попало с приловом в варочные котлы линий автоматической обработки сырья, утеряно в результате технологического брака. Поскольку допустимая норма вылова для всего поселения моллюсков на северном склоне Гусиной террасы (общая площадь около 941 км²) не должна быть больше 1590 т сырца в год (0.029 % от биоресурсов; см.: Денисенко, 1988, 1989), то реальный вылов для рассматриваемого участка превысил допустимый в $(941 : 1590) : (15.54 : 1816) = 69$ раз! Предполагая, что до промысла популяция гребешков находилась в стационарном состоянии и биомасса ее была близка к максимальной, воспользуемся уравнением Ферхюль-

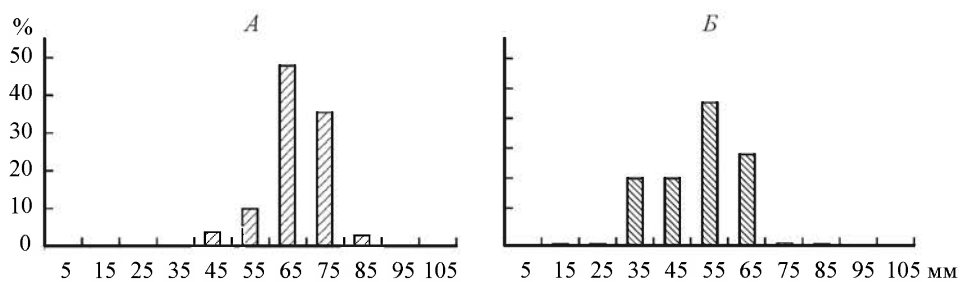


Рис. 76. Размерный состав дражных уловов гребешков на северном склоне Гусиной террасы в районе работы иностранных гребешколовов в августе 1987 г. (*A* — до промысла) и в сентябре 1988 г. (*B* — после промысла).
Обозначения те же, что и на рис. 74.

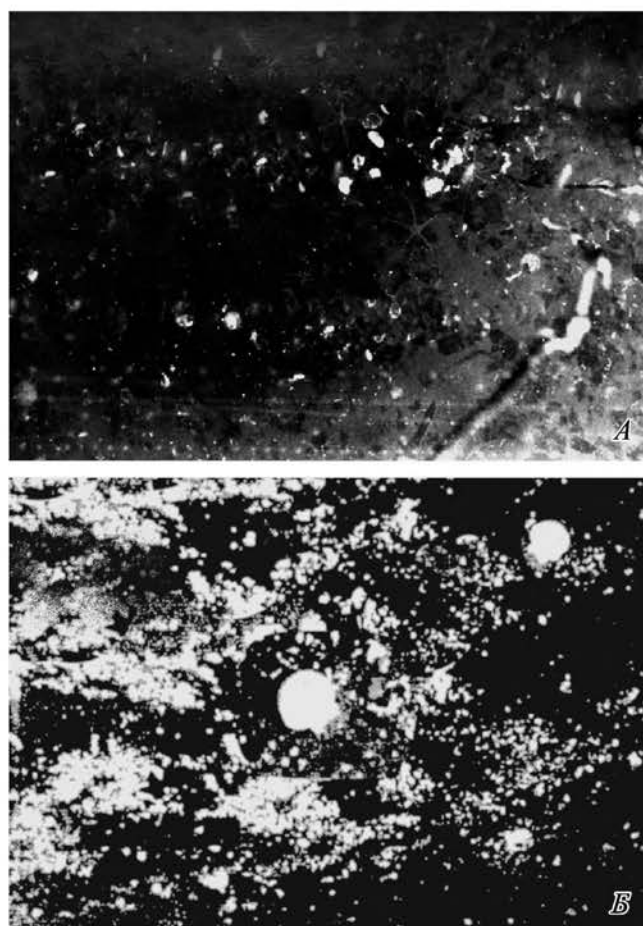


Рис. 77. Следы драги на дне (*A*) и разобщенные раковины недавно погибших гребешков (*B*) на северном склоне Гусиной террасы в октябре 1988 г.

ста—Пирла в модификации М. Грэхема (Рикер, 1979) и вычислим время восстановления исходного уровня биомассы (B_∞) и численности по формуле

$$t - t_0 = \ln [(B_\infty : B_t) - 1] : (-r),$$

где B_t — биомасса в момент времени t ; t_0 — точка перегиба кривой роста популяции; B_∞ — предельная биомасса; r — максимальная удельная скорость увеличения биомассы при плотностях, близких к нулю. Взяв $r = 0.6945 \text{ год}^{-1}$ (вычислено по среднему времени генерации; см.: Денисенко, 1988) и приняв B_∞ равной биомассе до начала промысла (201.2 г/м^2), получаем, что для достижения уровня биомассы $B_t = 200 \text{ г/м}^2$ потребуется не менее 7 лет.

Промысел гребешков на северном склоне Гусиной террасы не ведется до сих пор, поскольку эксплуатируются другие, более продуктивные поселения этих моллюсков в Баренцевом море (Денисенко, 1989). Однако даже в случае его возобновления по рациональной схеме возможные финансовые потери для рыбодобывающей промышленности в результате вынужденного 7-летнего моратория на работу в данном районе составили бы $15\,540\,000 \cdot 201.2 \cdot 0.029 \cdot 0.1 \cdot 7 \cdot 12 = 0.762$ млн \$ исходя из экспортных оптовых цен на филе мускула исландского гребешка (12 \$ за 1 кг).

Помимо чисто экономического ущерба перелов гребешков на северном склоне Гусиной террасы мог иметь серьезные последствия и биологического характера. Поскольку промысловая смертность моллюсков (прямая и косвенная) за малый промежуток времени составила больше половины исходной биомассы, а средние размеры выживших особей значительно уменьшились (рис. 76), вполне возможно, что высвободившиеся пищевые ресурсы и жизненное пространство могли быть использованы другими видами бентоса.

Мониторинговые наблюдения за промыслом гребешков в Святоносском районе Баренцева моря, выполненные ПИНРО в 90-х годах, полностью подтвердили выводы автора о пагубном влиянии перелова моллюсков как на состояние самих эксплуатируемых популяций, так и на состояние донных сообществ (Золотарев, 1997а, 1997б; Золотарев, Шевелева, 2001). Показано, что в середине 90-х годов на участках названного поселения произошла серьезная деформация трофической структуры донного населения в целом. Там в десятки раз по сравнению с естественными возросли плотность и биомасса поселений хищных морских звезд *Asterias rubens*, питавшихся преимущественно гребешками, поврежденными драгами, и отходами автоматической обработки уловов. Этими же отходами питались и скапливающиеся здесь треска и пикша, которых ловили донными травами рыболовные суда. В результате вылов 1 т рыбы сопровождался травмированием 4 т гребешков (Золотарев, 1997а).

В заключение следует еще раз подчеркнуть, что рекомендованные автором нормы допустимого вылова гребешков (Денисенко, 1988, 1989) изначально учитывали отрицательные последствия разрушения драгами донных сообществ и биоценозов. Несмотря на то что разработаны они были исходя из чисто теоретических положений, результаты промысла в прибрежье Восточного Мурмана и на северном склоне Гусиной террасы подтвердили их биологическую обоснованность и правомерность использования при организации и ведении рационального вылова моллюсков (Золотарев, Шевелева, 2000).

6.4. Состояние зообентоса в прибрежье Новой Земли

Западный приновоземельский шельф. Систематические комплексные исследования бентоса в прибрежье Новой Земли начались после 1880 г., когда были проведены датская и русская экспедиции у юго-западных берегов архипелага и в проливе Маточкин Шар (Галкин, 1979). В 1893 и 1894 гг. Н. М. Книповичем на крейсере «Наездник» были взяты пробы на нескольких станциях в южной части приновоземельского шельфа. В 1889—1906 гг. с организации Экспедиции для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана началось изучение южной части моря до 76° с. ш. Работы выполнялись под руководством Н. М. Книповича и охватывали почти всю акваторию, называемую приновоземельским шельфом. В 1901 г. на первом русском ледоколе «Ермак» были проведены исследования донной фауны у северной оконечности архипелага, позже, в 1910 г., здесь было выполнено еще 10 станций. Юго-западное прибрежье архипелага было охвачено сборами бентоса в 1914 г., но уже с борта ледокола «Вайгач».

В 20-х годах, после окончания Гражданской войны, исследования донной фауны Баренцева моря были возобновлены. С целью уточнения имеющихся данных по гидрографии, гидрологии и гидробиологии прибрежья Новой Земли в этом районе работали экспедиции под руководством авторитетных российских гидробиологов (Дерюгин, 1927; Крепс, 1927; Гурьянова, Ушаков, 1928; Ушаков, 1931). Последующая организация Плавучего морского научного института позволила начать систематические бентосные работы по всей акватории Баренцева моря, включая и прибрежье Новой Земли. Они осуществлялись на ледоколе «Малыгин» и исследовательском судне «Персей» под руководством И. И. Месяцева, а с середины 30-х годов — Л. А. Зенкевича.

В послевоенные годы к изучению донной фауны приновоземельского района гидробиологи вернулись только в конце 60-х годов, когда Полярным институтом рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО) был организован ряд морских экспедиций, охватывающих почти всю акваторию Баренцева моря, включая и приновоземельский шельф.

В конце 80-х—начале 90-х годов Мурманской арктической геологоразведочной экспедицией (МАГЭ) совместно с Мурманским морским биологическим институтом (ММБИ) было выполнено несколько экспедиций по изучению приновоземельского шельфа, которое включало исследование видовой и биоценотической структуры донного населения традиционными методами и методом подводной фотосъемки. Кроме этого, была выполнена фотосъемка морского дна камерой высокого разрешения на нескольких станциях разреза Новая Земля—пос. Дальние Зеленцы во время 48-го рейса НИС «Дальние Зеленцы» (Фролова, 2000).

Основу настоящего раздела составили материалы, полученные в течение летних сезонов 1989—1991 гг. экспедициями на судах «Березкин» и «Карачаевск». Всего было выполнено более 650 станций для исследования донных осадков и зообентоса с помощью дночерпателей и подводной фотосъемки. Расстояние между соседними станциями составляло не более 15 миль (см. разд. 2.1, рис. 7).

Фотосъемка осуществлялась малосерийной глубоководной фотокамерой ГФК-6, укрепленной на дночерпателе «Океан-50». Фотографирование дна производилось на расстоянии 1.5 м от грунта до момента опускания на него дночерпателя, фотографируемая площадь при этом составляла 1 м². Камеральная обработка фотоснимков включала идентификацию зарегистрированных на них донных осадков, представителей инфауны и эпифауны, а также некоторых придонных животных.

Параллельно с фотографированием более чем на 110 станциях были отобраны количественные пробы бентоса.

Батиметрия приноземельского шельфа Баренцева моря характеризуется достаточно расчлененным рельефом дна с перепадами глубин от 100 до 300 м на значительном удалении от берега (см. разд. 3.1, рис. 9). Основными рельефообразующими элементами здесь являются Западно-Новоземельский желоб и расположенное к северо-западу от него Новоземельское мелководье, опускающееся к западу на Центральную равнину, в которую на широте пролива Маточкин Шар выходит своим устьем Западно-Новоземельский желоб. На Новоземельском мелководье преобладает холмисто-грядовый ледниковый рельеф с глубинами 100—250 м, в то время как поверхность равнины имеет пологоволнистый характер с глубинами над поднятиями от 170 до 250 м (Матишов, 1986).

Выполненная фотосъемка дна показала, что результаты гранулометрического анализа неудовлетворительно характеризуют донные осадки в точках опробования и без привлечения фотоматериалов не могут самостоятельно использоваться для объяснения закономерностей распределения бентосных организмов. Так, оказалось, что наряду с глиной, алевроитом и супесью практически вся площадь Новоземельской прибрежной равнины, Новоземельского мелководья, поднятия Кленовой и плато Моллера в большей или меньшей степени покрыта крупной галькой и разновальными валунами. Присутствие последних на дне хорошо объясняет факт частого развития в зонах преобладания мягких мелкозернистых осадков не только многочисленных детритофагов, но и прикрепленных сестонофагов, использующих в качестве субстрата крупнообломочный материал. Обсуждение вопроса о происхождении этих крупнообломочных включений не входит в задачи настоящей работы и является скорее предметом специальных литодинамических исследований. Тем не менее необходимо отметить, что присутствие гальки и валунов на поверхности мелкозернистых осадков может маркировать как зоны с повышенной гидродинамикой у дна (зоны размыва), так и избирательно-постоянные зоны вытаивания обломочного материала из льдин и айсбергов, выносящих камни и гальку с литорали и верхней сублиторали.

Помимо дополнительной информации о характере донных осадков подводная фотосъемка позволила уточнить видовую структуру ряда бентосных сообществ, обитающих на мелкозернистых осадках. В частности, благодаря большей площади опробования фотосъемка зарегистрировала такие немногочисленные, но крупные формы беспозвоночных, как морские ежи, асцидии, роговые кораллы, губки и десятиногие ракообразные. Кроме того, отмечено, что на фотографиях, как правило, насчитывается на 1.5—2.0 порядка больше мелких офиур, чем в дночерпательной пробе в

пересчете на 1 м². Соответствующая коррекция биомассы часто выводит эту группу иглокожих в ранг доминирующих форм.

Автор не стал сравнивать общую плотность поселений зообентоса и количество видов, обнаруженных на принозовомельском шельфе в разные периоды исследований, поскольку, как было сказано выше, методы сбора материала были различными и явно влияли на оценку названных показателей. В то же время информационное разнообразие видов, общая биомасса зообентоса и биомасса фонообразующих видов наименее подвержены влиянию методов сбора, в связи с чем ниже рассматриваются именно эти показатели.

Распределение информационного разнообразия видов по численности в разные периоды исследований было разным, но отражало постепенную тенденцию к снижению значений на параллелях 72° и 73°. Эти участки совпадают с зонами развития неблагоприятных для зообентоса, наименее сортированных осадков (см. разд. 3.1, рис. 14), формирование которых может быть вызвано оползневой и лавинной седиментацией (Козлов, Неизвестнов, 2000). Кроме того, они маркируются локальными фронтальными зонами, образующимися при взаимодействии теплого Новоземельского течения (см. разд. 3.2, рис. 15) с усиливающимся при похолоданиях течением Литке (на юге) и течением Макарова (на севере).

Для первых двух периодов исследований в распределениях показателя информационного разнообразия и общей биомассы зообентоса наблюдается некоторая обратная тенденция (рис. 78). Для третьего периода распределения показателя разнообразия и биомассы следует рассматривать, скорее всего, как достаточно близкие, но однозначного объяснения этому у нас пока нет. Можно предположить, что такие результаты были получены вследствие дополнительного использования информации с подводных фотоснимков.

Согласно результатам геостатистических вычислений для принозовомельского шельфа Баренцева моря средние значения общей биомассы бентоса в начале 30-х годов составляли 181 г/м², в 1968—1970 гг. — 105 и в 1989—1991 гг. — 144 г/м². Эти величины несколько отличаются в меньшую сторону от величин, полученных ранее с использованием обычной параметрической статистики (Денисенко и др., 1995б). Тем не менее, как и раньше, наблюдаемые расхождения в оценках средней биомассы автор склонен объяснять двумя причинами: различиями в методике сбора первичного материала и возможными климатическими флуктуациями, повлекшими за собой снижение обилия бентоса за счет деградации поселений относительно теплолюбивых форм в период наблюдавшегося в 60-х годах похолодания.

Вместе с тем в распределении общей биомассы бентоса на принозовомельском шельфе Баренцева моря для разных лет исследований наблюдается общая картина. Во всех трех случаях выделяется два основных района с повышенной биомассой бентоса на глубинах до 100 м (рис. 78). Первый из них располагается на мелководье в южной части района исследований — на Гусином плато и плато Моллера (рис. 78; см. также разд. 3.1, рис. 9). По данным В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевича (1939) и по нашим материалам, биомасса бентоса здесь достигает 200—300 г/м², а в

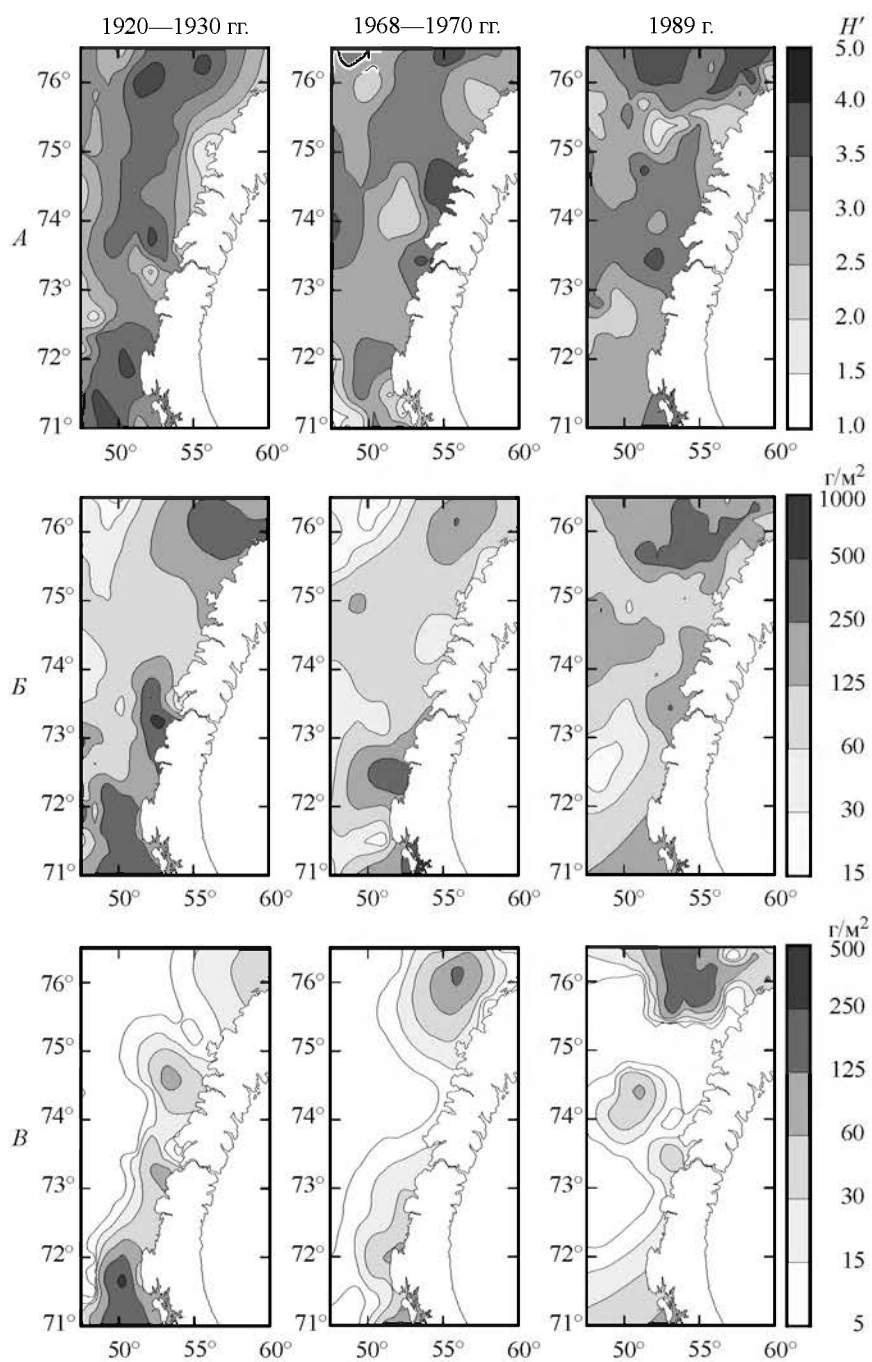


Рис. 78. Распределение информационного разнообразия видов зообентоса по их численности (H' , бит/особь) (А), общей биомассы (г/м^2) зообентоса (Б) и биомассы (г/м^2) *Macoma calcarea* (Б) в разные периоды исследований.

отдельных местах превышает 500 г/м². По материалам съемки ПИНРО, в этом районе также отмечены высокие по сравнению с другими районами значения биомассы, но величины ее существенно ниже и не превышают 300 г/м².

Другой участок с повышенными значениями биомассы отмечен на мелководье в северной части района — на Адмиралтейской возвышенности (рис. 78; см. также разд. 3.1, рис. 9), где величины ее нередко достигают 400—500 г/м². Глубины здесь составляют 100—150 м, а донные отложения представлены алевритами с галькой или с отдельно лежащими крупными валунами. В центральной части района на глубине 100 м и алевритовых с редкой галькой осадках также отмечается повышение биомассы бентоса до величин 200—300 г/м² по результатам исследований 30-х и 80-х годов и до 200 г/м² по материалам 60-х годов.

Понижение биомассы бентоса отмечено в глубоководном Западно-Новоземельском желобе, идущем вдоль Северного острова архипелага (рис. 78; см. также разд. 3.1, рис. 9) на глубине 200—300 м, с пелитовыми донными отложениями. Величина ее здесь только на отдельных редких участках составляет 200 г/м², тогда как в основном не превышают 100 г/м². Минимальные значения биомассы — менее 100 г/м² — отмечены в северо-восточной части района исследования на глубинах от 150 до 250 м и песчано-алеврито-пелитовых донных отложениях.

Сходная в целом для разных периодов исследований картина в распределении биомассы бентоса на принозовемельском шельфе не противоречит предположению о возможном снижении ее в результате имевшего место похолодания, поскольку участки с повышенными значениями маркируют лишь наиболее высокопродуктивные зоны, которые остаются таковыми, по мнению автора, вне зависимости от мелкомасштабных климатических флуктуаций. В то же время деградация поселений относительно теплолюбивых форм без последующей замены их поселениями относительно холодолюбивых видов представляется маловероятной. Тем не менее понижение биомассы в конце 60-х годов могло быть вызвано именно предшествовавшим сильным похолоданием. Отрицательные температурные аномалии в 1964, 1966 и 1967 гг. способны были существенно (до 30—35 %) снизить первичную продуктивность принозовемельского шельфа (Slagstad, Stokke, 1994). Именно поэтому средняя биомасса в 60-х годах была ниже средней биомассы в 20—30-х годах. Аналогичным образом более низкая биомасса в 1989 г. могла быть результатом предшествовавшего похолодания в 1984—1987 гг., менее выраженного, чем в середине 60-х годов. Негативного влияния промысла на зообентос здесь практически не было (см. разд. 6.3, рис. 68).

Анализ распределения доминирующих видов с использованием материалов трех указанных выше съемок в свое время дал ряд расхождений при сопоставлении бентических группировок, описанных В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939), с выделенными автором (Денисенко и др., 1995б). Последнее было связано не только с иными подходами к кластеризации доминирующих форм, но и с самим понятием доминанты в биологическом сообществе. Так, например, в непосредственной близости от архипелага Новая Земля, практически напротив пролива Маточкин Шар, к доминантам автором отнесены прикрепленные сестонофаги — баянусы и асци-

дии, а не всеядные и подвижные раки-отшельники (Броцкая, Зенкевич, 1939). И по-видимому, не случайно для этого района П. В. Ушаков (1931) описал группировку *Stegophiura nodosa*, в которой помимо названной офиуры преобладали также фильтраторы-сестонофаги.

Учитывая неоднозначность результатов, которые дает кластеризация донных сообществ, что уже обсуждалось в предыдущей главе, рассмотрим многолетнюю изменчивость распределения основных доминирующих видов зообентоса. Основная доля всей биомассы в районе принозовоземельского шельфа Баренцева моря образована поселениями двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* (рис. 78). Конфигурация и расположение максимумов его биомассы достаточно хорошо совпадают с таковыми соответствующих максимумов общей биомассы зообентоса во все периоды исследований. При этом наибольшее сходство конфигураций отмечается для 20—30-х годов и для 1989 г., возможно, потому, что наблюдения в 1968—1970 гг. отражали последствия наиболее сильного похолодания.

Распределения биомассы следующего по значимости доминирующего вида — *Golfingia margaritacea* — различались во все три периода наблюдений, но были наиболее сходными с распределением общей биомассы зообентоса в 1989 г. (рис. 79). Для распределения биомассы в 20—30-х годах был характерен один локальный минимум в прибрежье Северного острова архипелага и один — к западу от северной части Южного острова. В 1968—1970 гг. картина была противоположной — один минимум располагался в прибрежье северной части Южного острова, а второй — к западу от северной части Северного острова. При этом в отличие от других периодов наблюдений в прибрежье южной оконечности Северного острова наблюдался достаточно большой локальный максимум. В 1989 г. был лишь один большой и сильно фрагментированный минимум, но не в прибрежье, а к западу от центральной части архипелага. Отмеченные флуктуации биомассы голфингии на принозовоземельском шельфе, по-видимому, объясняются биологическими особенностями и воздействием климатического фактора.

Распределение биомассы зарывающейся голотурии *Psolus phantapus* в разные периоды исследований представляет собой последовательность перемещения двух слабо фрагментированных локальных максимумов. В 20—30-х годах один из них располагался в прибрежье северной оконечности Южного острова, а второй — и к западу от Северного острова. В 60-х годах южный максимум несколько деградировал и сместился к северу, соединившись с северным максимумом, переместившимся на восток. В 1989 г. оба максимума несколько акцентировались, но северный при этом стал разворачиваться по часовой стрелке. Такое пространственное поведение локальных максимумов, по-видимому, свидетельствует об их перемещении вследствие меандрирования и флуктуации мощностей теплых и холодных течений в районе принозовоземельского шельфа.

Распределение биомассы *Spiochaetopterus typicus* в 60-х годах сильно отличалось от ее распределения в 20—30-х годах и в 1989 г. и характеризовалось величинами, снизившимися на 1.5 порядка, что хорошо объясняется предшествовавшим сильным похолоданием. Фрагментированное распределение достаточно больших значений биомассы в 1989 г., по-видимо-

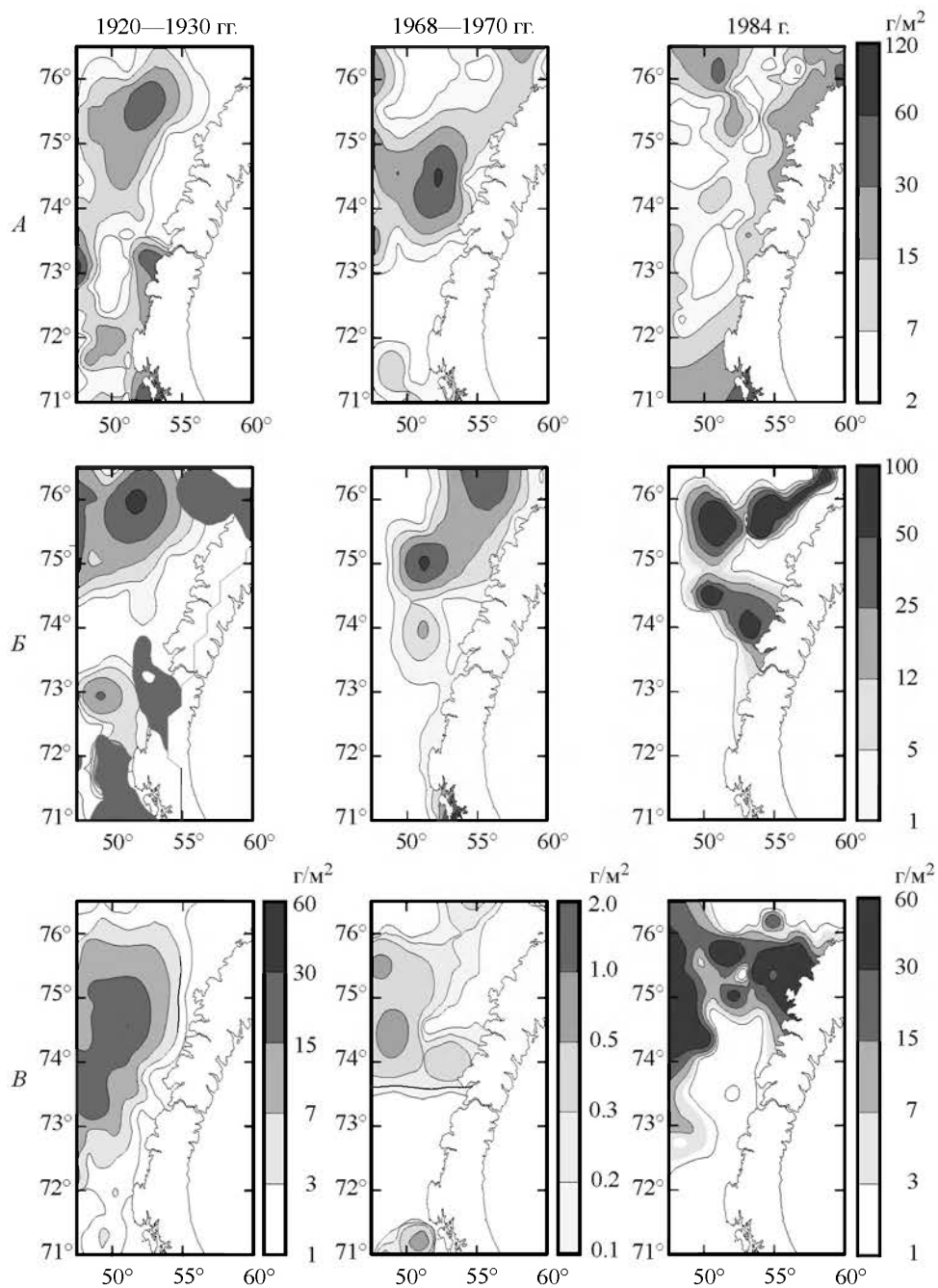


Рис. 79. Распределение биомассы (г/м^2) *Golfiginia margaritacea* (A), *Psolus phantapus* (B) и *Spiochaetopterus typicis* (B) в разные периоды исследований.

му, отражает быстрое восстановление поселений спиохетоптеруса в зоне влияния теплых вод Новоземельского течения, а также последствия их деградации в зоне влияния холодных течений Литке и Макарова.

Анализируя существующие различия в количественной представленности бентоса, видовой структуре и пространственном распределении донных сообществ в различные периоды прошлого столетия, можно разделить вызвавшие их причины на две категории. Первая категория — это естественные флуктуации, преимущественно связанные с климатическими изменениями. Вторая категория — это методические причины, связанные с отбором, промывкой, сортировкой и хранением бентосных проб, определением местоположения судна и т. п.

Возможная роль естественных флуктуаций уже частично обсуждалась выше. По-видимому, она может быть весьма значительной, но лишь в плане казуальности пространственной локализации и структурных изменений донных сообществ на таксономическом уровне. Способность климатических изменений существенно сказываться на суммарной биомассе бентоса, по нашему мнению, маловероятна.

Как уже отмечалось выше, неточное определение местоположений судов вдали от берегов (в основном по счислению), практиковавшееся почти до середины 80-х годов, также могло быть причиной некоторых расхождений в локализации сообществ согласно материалам разных лет.

Поэтому необходимо еще раз подчеркнуть, что при анализе возможных изменений в донной фауне Баренцева моря вследствие климатических или других естественных причин по материалам различных периодов наблюдений следует особое внимание обращать на качество исходного материала, которым и будет в основном определяться объективность тех или иных сопоставлений.

Относительно вышерассмотренной ситуации можно констатировать, что при оценке каких-либо прямых изменений в количественных характеристиках зообентоса проанализированный материал должен использоваться весьма осторожно. Более смело он может применяться для анализа структурных изменений в сообществах на таксономическом уровне, особенно если ограничиться регионально доминирующими видами. Достоверность оценки изменений в локализации их поселений будет в данном случае определяться лишь пространственной дискретностью наблюдений и точностью их местоположений.

Район губы Черная (Южный остров Новой Земли). Впервые исследования донной фауны губы Черная, расположенной на южной оконечности Новой Земли, были выполнены в 1925 и 1927 гг. известными отечественными гидробиологами Е. Ф. Гурьяновой и П. В. Ушаковым. Губа вдаётся в глубь Южного острова на 10 км в северо-западном направлении и представляет собой типичный фиорд с глубинами до 80 м. Исследования этого залива, предпринятые в 20-х годах, носили неслучайный характер и были продиктованы ростом хозяйственных интересов нашей страны в арктических регионах, изобиловавших пушным и морским зверем, ценными породами рыб и водоплавающей дичью. В послевоенные годы большая часть исследований Новой Земли была прекращена в связи с развернутыми на ней испытаниями ядерного оружия. Один из испытательных полигонов

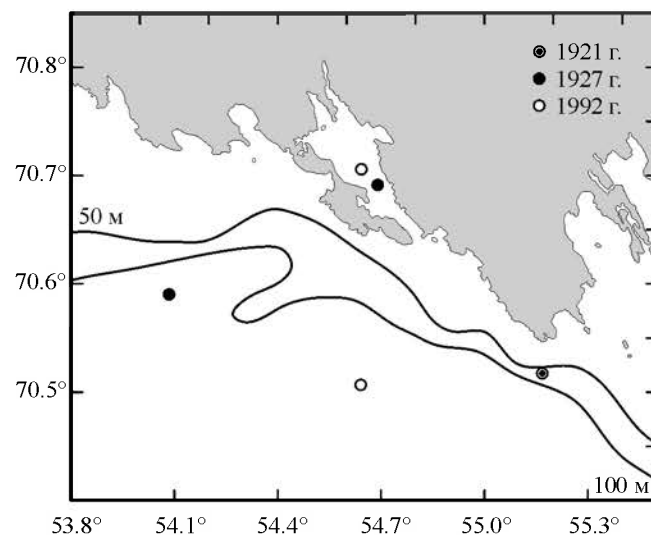


Рис. 80. Расположение станций отбора проб зообентоса в губе Черная и в прилегающих водах (юго-западная оконечность Южного острова Новой Земли).

На осях: долгота (ось абсцисс) и широта (ось ординат) даны с десятичными долями градуса.

был сооружен в губе Черная. Здесь локальные концентрации радиоизотопов в донных осадках и биоте до сих пор достигают несколько тысяч беккерель на 1 кг (Матишов и др., 1994).

Вновь российские и даже зарубежные ученые получили возможность возобновить исследования Новой Земли лишь в начале 90-х годов. При этом, естественно, основное их внимание было направлено на оценку современного состояния биоты и радиоэкологической ситуации как на самом архипелаге, так и в прилегающих водах, где затоплено немало контейнеров с радиоактивными отходами (Матишов и др., 1994).

Автор попытался выявить возможные изменения донной фауны губы Черная за последние 70 лет, которые могли произойти там вследствие антропогенного воздействия. Для этого были проанализированы 24 количественные пробы зообентоса, собранные в ходе комплексной экспедиции Мурманского морского биологического института в юго-восточной части Баренцева моря (рис. 80) в июле 1992 г. на научно-исследовательском судне «Дальние Зеленцы».

Для сравнения фаун в разные годы использованы видовые списки зообентоса дражных и траловых уловов из района губы Черная, опубликованные Е. Ф. Гурьяновой и П. В. Ушаковым (1928). Как наиболее репрезентативные, из них были отобраны два списка для предгорлового района открытого моря (станция 1 — судно «Таймыр», 1921 г.; станция 28¹ — судно «Эльдинг», 1927 г.) и два списка для центральной части губы (близко расположенные станции 30 и 31, судно «Эльдинг», 1927 г.).

¹ Координаты этой станции (70°35' с. ш. и 55°05' в. д.) в статье названных авторов указаны неверно, поскольку соответствуют точке на суше. Судя по глубине и характеру грунта, долгота станции должна соответствовать 54°05'.

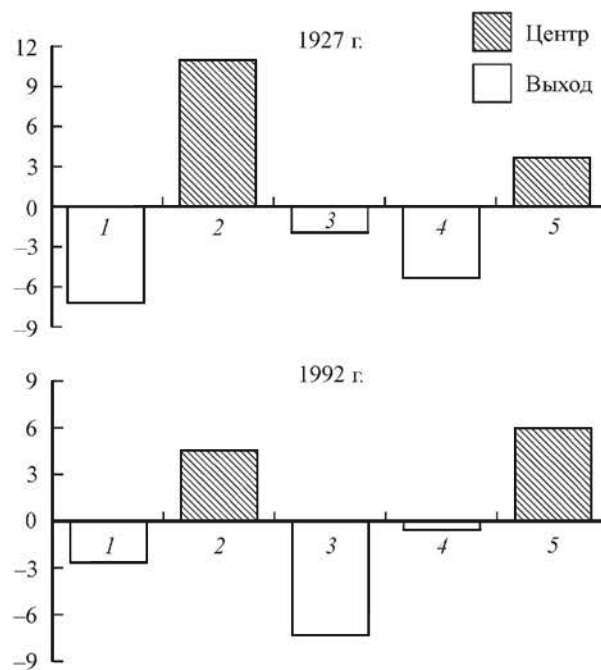


Рис. 81. Разница в количестве видов основных таксономических групп в качественных (1927) и количественных (1992) пробах зообентоса в центре губы Черная и на выходе из нее.

1 — Polychaeta, 2 — Crustacea, 3 — Mollusca, 4 — Echinodermata, 5 — прочие.

В количественных пробах зообентоса, собранных в 1992 г., идентифицировано 142 вида, в то время как в качественных пробах, собранных драгами в 1921 и 1927 гг., — 125 видов. Соотношение числа видов основных таксономических групп в дночерпательных пробах показывает, что в центральной части губы по сравнению с предгорловым районом открытого моря доля полихет и моллюсков несколько меньше, а доля ракообразных и представителей других групп (категория «прочие») — больше (рис. 81). Аналогичное сопоставление для дражных уловов в 1927 г. дает сходные результаты.

Коэффициент корреляции Спирмена для значений приведенных на рис. 81 диаграмм отклонения составляет 0.68 и подтверждает их визуальное сходство. Видовые списки дражных уловов в 1921—1927 гг. для центра губы и открытого моря, согласно результатам вычисления симметричных мер включения (Песенко, 1982), взаимно перекрываются всего лишь на 41.8 %, в то время как списки дночерпательных уловов для тех же районов — на 74.5 %. Это показывает, что на качественном уровне по результатам дночерпательного опробования в 1992 г. донное население центра губы и открытого моря практически не отличалось по своему видовому составу. В то же время по результатам драгирований донное население этих районов в 1921—1927 гг. существенно различалось. Такое расхождение логично объяснить разной уловистостью драг и дночерпателей для многочисленных мелких и редко встречающихся крупных животных, а также бо-

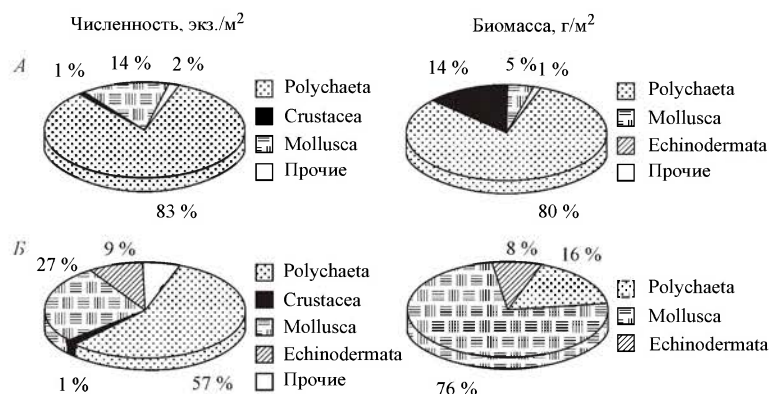


Рис. 82. Соотношение основных таксономических групп в количественных пробах зообентоса, собранных в 1992 г. в центре губы Черная (А) и на выходе из нее (Б).

лее совершенной методикой отбора дночерпательных проб с использованием однотипных орудий лова. Драгирования выполнялись разными судами и, по-видимому, разными орудиями лова (драга, трал Сигсби?). Кроме того, фаунистические различия могли иметь место и вследствие естественных сукцессий донных сообществ, на разные стадии которых, возможно, и приходились драгирования в 1921 и 1927 гг.

Вместе с тем кластеризация дночерпательных проб показывает, что донная фауна этих районов вследствие различной плотности поселений и биомассы видов представлена хотя и разными, но очень близкими группировками. В центральной части губы обитает донное сообщество с доминированием полихет *Spiochaetopterus typicus*, *Maldane sarsi*, *Chaetozone setosa* и средней биомассой 107 г/м². В составе сообщества насчитывается не менее 98 видов животных. В предгорловом мористом районе обитает сообщество с доминированием полихет *Spiochaetopterus typicus* и *Maldane sarsi* и двустворчатого моллюска *Tridonta borealis*, средняя биомасса сообщества 179 г/м². Количество видов животных в составе сообщества не менее 81.

По численности особей как в центре губы, так и на выходе преобладают полихеты и в меньшей степени — моллюски (в основном двустворчатые). Для биомассы в центре губы наблюдается такое же соотношение, но на выходе имеет место совершенно противоположная картина (рис. 82) — моллюски составляют 76 %.

Результаты кластеризации дражных (траловых) уловов также свидетельствуют о разной структуре донных сообществ в центральной и мористой частях губы. Однако доминирующими формами в этом случае (по численности) являются двустворчатые моллюски: в центре губы — *Tridonta borealis* и *T. montagui*, в мористом районе — *Batharca glacialis*. Отсутствие полихет среди доминирующих видов в дражных уловах, по-видимому, обусловливается плохой их сохранностью при интенсивном перемешивании грунта в момент движения драги или трала по дну. Кроме того, возможное использование для промывки уловов крупной сетки (с ячейками более 1 × 1 мм) также могло привести к значительным потерям этих животных.

Вследствие этого, вероятно, старые материалы не могут быть использованы для выводов о каких-либо изменениях донной фауны губы Черная за последние 70—75 лет. Однако наряду с результатами последних исследований они указывают на определенную разницу в составе бентосных сообществ центрального и мористого участков залива.

Наблюдаемые современные различия, по мнению автора, имеют естественную природу и не являются следствием проводившихся в районе губы Черная в 50—60-х годах испытаний ядерного оружия, несмотря на высокое содержание искусственных радионуклидов в донных осадках (Матишов и др., 1994). Преобладание в самом заливе собирающих детритофагов *Spiochaetopterus typicus*, *Chaetozone setosa* и грунтоедов *Maldane sarsi* указывает на то, что в центральной впадине губы происходит интенсивная седиментация терригенного материала, привносимого реками, ручьями и приливо-отливными течениями. На выходе из фиорда, несмотря на большую глубину, среди доминирующих форм помимо собирающих детритофагов и грунтоедов зарегистрирован подвижный сестонофаг *Tridonta borealis*, что указывает на существование здесь более интенсивной придонной гидродинамики и менее активной седиментации. Этим же может объясняться и наличие здесь большей биомассы бентоса.

В связи с вышеизложенным вполне обоснованным представляется вывод о том, что донное население губы Черная на момент исследований в 1992 г. не имело каких-либо заметных аномалий в фаунистических, трофических или биоценотических характеристиках. Это, однако, не исключает возможности обнаружения последствий ядерных испытаний на популяционно-генетическом уровне организации морской биоты. И действительно, в 1993 г. В. Б. Погребовым с соавторами (Pogrebov et al., 1997) на фоне повышенного радиоактивного фона в кутовой части губы были обнаружены микробентические инфузории *Euplotes* sp. с дефектами реснично-двигательного аппарата. За пределами губы в открытом море эти простейшие не имели подобных дефектов.

6.5. Некоторые последствия акклиматизации камчатского краба

Идея акклиматизации тихоокеанского бореального вида *Paralithodes camtschaticus* в Баренцевом море возникла в конце 20-х годов XX века. Эксперименты по транспортировке камчатского краба и его личинок из Тихого океана в районы Восточного Мурмана предпринимались в 30-х и 50-х годах прошлого века. Целенаправленные работы по интродукции *P. camtschaticus* в Баренцевом море осуществлялись в 1961—1969 гг. Пересадочный материал перевозился самолетами (28 рейсов) и в вагонах по железной дороге (6 рейсов). Большая часть крабов для акклиматизации была отловлена в заливе Петра Великого (Японское море), меньшая часть — у западного побережья Камчатки (Охотское море). Всего в Баренцево море было выпущено 1.5 млн личинок, 10 тыс. экземпляров молодых крабов и более 3 тыс. половозрелых особей (Орлов, 1962, 1977).

В 1961—1969 гг. привезенных с Дальнего Востока крабов выпускали в ряде бухт Кольского залива и в открытых районах Баренцева моря, непо-

средственню примыкающих к заливу. К концу XX в. ареал *P. camtschaticus* в Баренцевом море вышел за пределы побережья Кольского полуострова и на востоке охватывал акватории от западного побережья Воронки Белого моря до Канино-Колгуевского мелководья и Гусиной банки. В Баренцевом море распространение камчатского краба во многом обусловлено распределением теплых атлантических вод. Он обитает на глубинах до 320 м на гравийно-галечных грунтах, переходящих с глубиной в илисто-песчаные, при температуре воды от 0.4 до 7.0 °C и солености 34.4—34.7 ‰ (Кузьмин, Лободенко, 1997). Эти условия хорошо укладываются в толерантный диапазон абиотических факторов для тихоокеанских популяций *P. camtschaticus* (Родин, 1985; Клитин, 1996). Распространение камчатского краба в восточном и северо-восточном направлениях, вероятно, достигло своего предела. Этого нельзя сказать о юго-западной и северо-западной границах ареала в регионе. После успешного заселения шельфа Норвежского моря крабы, возможно, уже проникли в Северное море и в районы, расположенные к югу от Шпицбергена.

После интродукции первый камчатский краб в Баренцевом море был пойман в 1974 г. В последующие годы с увеличением ареала *P. camtschaticus* в регионе увеличивалась и его численность (рис. 83). Общая тенденция к увеличению численности камчатского краба, вероятно, сохраняется и в настоящее время, но на нее накладываются долгопериодные колебания: за годами с резким увеличением численности следуют годы с ее значительным сокращением. В целом за последние годы количество крабов в Баренцевом и Норвежском морях возросло с 212 тыс. экз. в 1993 г. до 7263 тыс. экз. в 1998 г. (Кузьмин, 1999).

Согласно содержимому желудков, важную роль в питании *P. camtschaticus* в Баренцевом море играют двустворчатые (до 39.4 % наполнения желудка) и брюхоногие (до 35.2 %) моллюски, иглокожие (до 66.2 %), в меньшей степени — полихеты, а в весенний период — икра рыб (до 5.6 %). Возможно, камчатский краб является трофическим конкурентом атлантического крабоида *Lithodes majus*.

По обобщенным данным, суточный рацион крабов составляет в среднем около 1 % от массы их тела (Kuzmin et al., 1996). Во время летнего 5-месячного нагула на прибрежных мелководьях каждая взрослая особь способна уничтожить в зависимости от пола от 1.5 до 2.5 кг морских ежей, которые тем не менее легко восстанавливают свою численность (Павлова, 2006). В последние годы спектр питания крабов в прибрежье Мурмана резко сместился в сторону отходов рыбопереработки (Манушин, Анисимова, 2006), что заметно снижает пресс этих хищников на донные экосистемы.

В свою очередь молодые особи камчатского краба активно поедаются треской, полосатой зубаткой (*Anarhichas lupus*) и колючим скатом (*Raja radiata*) (Герасимова и др., 1996).

Кроме того, *P. camtschaticus* становится важным промысловым объектом в Баренцевом море. До недавнего времени он добывался только в качестве прилова, при этом в российских водах вылов крабов с 1996 по 1999 г. увеличился с 2 до 38 тыс. экз. (Кузьмин, 1999). В норвежских водах вылов в 1997 г. составил 95 тыс. экз., в 1998 г. — 36 тыс. экз. (Sundet, 1998; 1999).

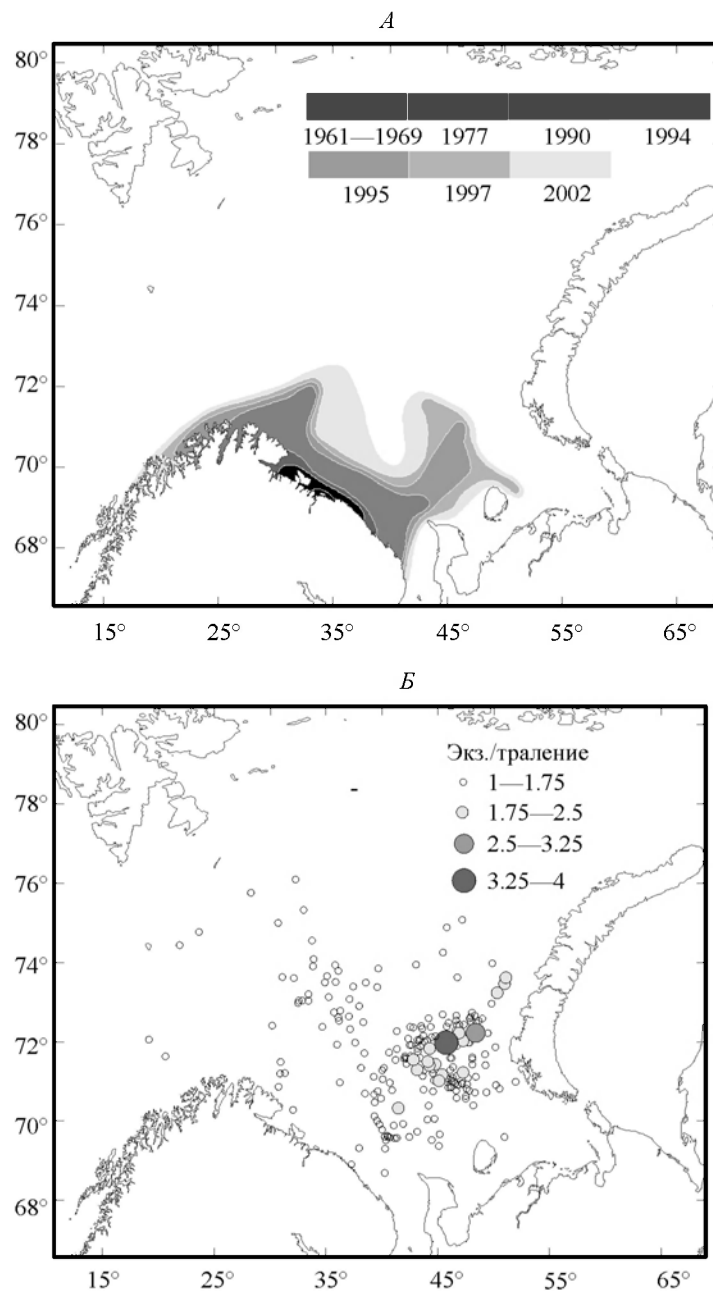


Рис. 83. Расселение камчатского краба в Баренцевом море в 1961—2002 гг. (*A*; по: Беренбойм, 2003, с изменениями) и приловы краба-стригуна в 1996—2005 гг. (*B*; по: Павлов, 2006).

Neaeromya compressa

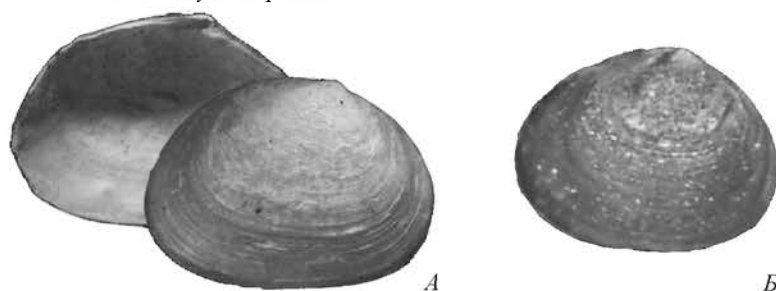


Рис. 84. Изображение *Neaeromya compressa* из Берингова моря (А; по: Coan et al., 2000) и фото моллюска из Баренцева моря (Б; материал 2003 г.).

По оценкам специалистов (Кузьмин, 1999), при специализированном промысле общий допустимый улов камчатского краба только в российских водах при 25%-ном промысловом изъятии (т. е. вылове 25 % самцов с шириной карапакса более 150 мм) в 2000 г. мог бы составить 377 тыс. экз. (около 1.5 тыс. т).

Таким образом, создается впечатление, что интродукция камчатского краба в Баренцево море произошла весьма успешно и не вызвала никаких отрицательных последствий экологического характера. И действительно, ресурсы его выросли до объемов, способных поддерживать длительную и стабильную промысловую эксплуатацию, и это не привело к заметной деформации сложившихся пищевых цепей баренцевоморского зообентоса благодаря способности крабов питаться постоянно возобновляемыми отходами рыбопереработки. Вместе с тем результаты таксономической обработки фаунистического материала, собранного в северо-центральной части моря в 2003 г., выявили присутствие в водоеме других, возможно чужеродных, фаунистических элементов, попавших в водоем вместе с *P. camtschaticus*.

Так, в количественных пробах зообентоса, собранных в северо-центральной части Баренцева моря, впервые для водоема обнаружен типично тихоокеанский двустворчатый моллюск *Neaeromya compressa* (Dall, 1899), распространенный от южной части Чукотского моря до Калифорнийского полуострова, в Беринговом и Охотском морях (рис. 84).

Предпочитаемые *N. compressa* глубины обитания находятся в довольно широких пределах: по одним данным — 0(50)—117 м (Скарлато, 1981; Forster, 1991), по другим — 10—700 м (Coan et al., 2000). Согласно указаниям Е. Кона с соавторами (Coan et al., 2000), этого моллюска часто ошибочно принимают за *Pseudopythina compressa* (Dall, 1899). Этот же автор со ссылкой на Агассиза (Agassiz, 1838, цит. по: Coan et al., 2000) утверждает, что *Neaeromya compressa* является комменсалом крупных зарывающихся беспозвоночных, в частности морского ежа *Brisaster letifrons*. Однако О. А. Скарлато (1981) со ссылкой на У. Дола (Dall, 1921) указывает, что *Pseudopythina* (*Neaeromya*) *compressa* является комменсалом ракообразных и прикрепляется к их брюшке или к ножкам брюшка.

В настоящий момент не совсем понятно, какой моллюск оказался в наших пробах: *Neaeromya compressa* или *Pseudopythina compressa*. Если это

синонимы одного и того же вида и он действительно впервые найден в Баренцевом море, то сведения о комменсализме, приведенные в работе О. А. Скарлато (1981), могут объяснить его появление в Баренцевом море. Вероятно, он попал в этот водоем вместе с интродуцированным камчатским крабом, который мог привнести с собой в северо-восточную Атлантику и других, в том числе менее безобидных, вселенцев.

Возможно также, что *N. compressa* попала в Баренцево море вместе с другим тихоокеанским видом — крабом-стригуном (снежным крабом) *Chionoecetes opilio*. Несмотря на то что этот крупный краб, по официальным сведениям, не был интродуцирован человеком, ареал его распространения охватывает уже весь водоем южнее линии, соединяющей Южный Шпицберген и пролив Маточкин Шар на Новой Земле (Павлов, 2006). Впервые в Баренцевом море *Ch. opilio* был обнаружен в 1996 г. (Кузьмин и др., 1998), но темпы расширения его ареала значительно превысили темпы расширения ареала камчатского краба, и в районе Гусиной террасы он встречается в приловах донных тралов уже десятками и сотнями (Павлов, 2006).

По мнению С. А. Кузьмина с соавторами (1998), личинки *Ch. opilio* попали в Баренцево море с судовыми балластными водами из районов северо-западной Атлантики, входящих в естественный ареал краба-стригуна.

С другой стороны, внезапное появление и быстрое размножение западно-тихоокеанского бореально-арктического *Ch. opilio* в Баренцевом море могло быть следствием продолжающегося потепления, которое позволило ему преодолеть суровые восточно-арктические моря и из Чукотского моря проникнуть в северо-восточную Атлантику.¹ Не исключено также, что из-за невнимательности работников, занимавшихся акклиматизацией *P. camtschaticus*, крабы-стригуны попали в Баренцево море не с балластными водами, а вместе с последней партией переселенных из Охотского моря камчатских крабов, но стали интенсивно размножаться только после начала устойчивого потепления.

Представляется вероятным, что успешная интродукция *P. camtschaticus* и экспансия *Ch. opilio* в Баренцевом море были бы невозможны в условиях обратной климатической тенденции, нежели та, что наблюдается последние 20 лет.

Дальнейшая судьба этих вселенцев и характер возможных последствий их появления в водоеме во многом будут зависеть от будущего тренда глобальных климатических изменений.

¹ До середины 90-х годов прошлого столетия *Chionoecetes opilio* встречался в российской части Арктики только в морях Чукотском, Восточно-Сибирском и Лаптевых (List of species..., 2001).

Глава 7

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЗООБЕНТОСА ПЕЧОРСКОГО МОРЯ

Юго-восточная часть Баренцева моря, так называемое Печорское море, часто рассматривается как самостоятельная акватория Баренцева моря ввиду значительного своеобразия условий среды обитания донной фауны (Адров, Денисенко, 1996). Этот относительно мелководный район граничит с Карским морем и является важнейшим участком Северного морского пути (см. разд. 3.1, рис. 9). Для Печорского моря характерны сильные сезонные колебания температуры и солености воды, только здесь отмечается сильное распреснение в прибрежной зоне за счет интенсивного берегового стока, обусловленного преимущественно водами р. Печоры (Перлюк, Цехоцкая, 1983; Терещенко и др., 1985). Сюда поступает более 80 % всех речных стоков, принимаемых Баренцевым морем в целом. Дно Печорского моря образовано рядом крупных и многочисленными мелкими геологическими структурами, формирующими его макрорельеф. Характерными особенностями мезорельефа являются древние русла стока талых вод, тянущиеся от материка к Новой Земле, и песчаные гряды, располагающиеся преимущественно в южной части моря и севернее о-ва Колгуев. Многочисленные поднятия, депрессии, равнины и котловины обуславливают здесь разную придонную гидродинамику, которая в свою очередь определяет интенсивность осадконакопления и гранулометрический состав поверхностных отложений (Кленова, 1960; Адров, Денисенко, 1996; Тарасов и др., 2000).

В отличие от остальной акватории Баренцева моря для Печорского моря имеются данные количественных сборов, выполненных в 20, 50, 60 и 90-х годах прошлого столетия. Кроме того, здесь за последние 80 лет были выполнены четыре достаточно полноценные бентосные съемки и практически никогда не существовало интенсивного промысла донных рыб, за исключением лова сайки, который был начат в 1969 г. (Печеник и др., 1973).

В течение длительного периода многие представления о биоценотической структуре донной фауны Печорского моря основывались на материа-

лах публикаций Л. А. Зенкевича (1927, Броцкая, Зенкевич, 1939), в которой были представлены результаты первой количественной съемки, выполненной в 1924—1927 гг. В 1958—1959 гг. Мурманский морской биологический институт (ММБИ) организовал вторую, достаточно детальную бентосную съемку в Печорском море, однако результаты обработки проб бентоса, собранных в течение нескольких рейсов, не были опубликованы. В литературе имеются сведения о видовом составе и количественной представленности только отдельных систематических групп (Галкин, 1964; Ходкина, 1964; Стрельцов, 1966). В 1970 г. Полярный институт рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО) выполнил третью съемку в Печорском море, результаты которой были опубликованы несколькими годами позже (Антипова, 1973). В этой публикации представлены сведения о количественном распределении зообентоса и о биоценотической структуре донной фауны. Доминирующие виды и соответствующие им донные сообщества были выделены (Антипова, 1973) на основе учета постанционной доли биомассы для каждого элемента фауны. Наиболее полное представление об особенностях структурной и пространственной организации зообентоса дала бентосная съемка, выполненная в 1992—1993 гг. Этому способствовали развитие приборной базы исследований и разработка новых методических подходов к изучению зообентоса.

Ранее было показано, что значимые многолетние изменения биомассы зообентоса в Баренцевом море могут быть обусловлены интенсивными рыбопромысловыми тралениями (Denisenko, 2001). В связи с этим одной из задач настоящего исследования было выявление причин многолетних изменений состояния зообентоса в Печорском море — юго-восточной части Баренцева моря, которая может рассматриваться как самостоятельная акватория ввиду значительного своеобразия условий среды. В целом по результатам вышеупомянутых бентосных съемок было опубликовано достаточно много работ (Sandler et al., 1993, 1994; Denisenko S. et al., 1995, 1997a, 1997b, 1997c, 2003, 2005; Denisenko N. et al., 1996b; Dahle et al., 1998b), отражающих количественную представленность всего зообентоса и его отдельных таксономических групп. Однако материалы, доступные в свое время в рамках предшествующих исследований, не позволили их авторам выполнить целенаправленный и полноценный анализ многолетней изменчивости соответствующих количественных показателей.

К анализу многолетних изменений состояния зообентоса в Печорском море были привлечены архивные материалы вышеупомянутых съемок, выполненных стандартными, легко сопоставимыми методами: в 1924—1925 гг. — 38 станций, в 1958—1959 — 64, в 1968—1970 — 74 и в 1992—1993 гг. — 73 станции (табл. 27; рис. 85).

Видовой состав, соотношение и количественная представленность основных таксономических групп, а также трофическая и биогеографическая структура фауны изучены на основе наиболее полных материалов, собранных в 90-х годах прошлого столетия.

К анализу наряду с фаунистическими описаниями были привлечены количественные данные по суммарной биомассе зообентоса, суммарной биомассе основных таксономических групп и биомассе фонообразующих видов.

Таблица 27

Перечень архивных материалов по Печорскому морю, использованных в работе

Год	Судно	Экспедиция	Количество станций	Сбор материала	Обработка материала
1924	«Персей»	ПЛАВМОРНИН	24	ПЛАВМОРНИН	ПЛАВМОРНИН
1925	То же	То же	14	То же	То же
1958	«Профессор Дерюгин»	МБС	30	МБС	МБС
1959	То же	ММБИ	34	ММБИ	ММБИ
1968	«Николай Маслов»	ПИНРО	1	ПИНРО	ПИНРО
1970	То же	То же	73	То же	То же
1992	«Профессор Куренцов»	МАГЭ, FIMR	18	FIMR	ММБИ
1992	«Дальние Зеленцы»	ММБИ, APN	17	ММБИ	ММБИ, APN
1993	То же	ММБИ, FIMR	38	То же	ММБИ, ЗИН
1995	«Профессор Владимир Кузнецов»	ЗИН	7	ЗИН, ММБИ	ЗИН, ММБИ

7.1. Таксономическая и биогеографическая структура

Распределение зообентоса в Печорском море крайне неоднородно и, в общем, соответствует тем закономерностям, которые были известны ранее (Зенкевич, 1927; Броцкая, Зенкевич, 1939). Однако эти авторы писали о сравнительной бедности бентофауны Печорского моря и насчитывали в ее составе только 220 видов. Число таксонов, найденных в результате экспе-

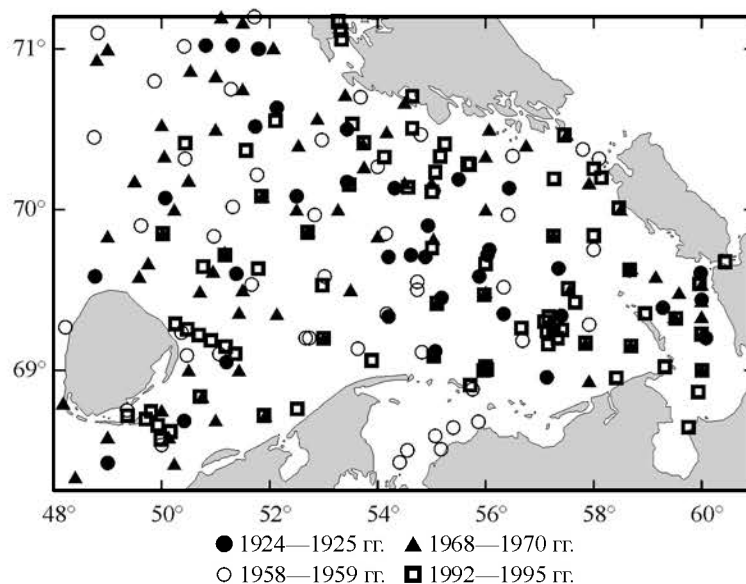


Рис. 85. Расположение станций и время сбора бентосного материала в Печорском море.

диционных исследований на 87 станциях в 90-е годы, составило более 712 (505 определены до вида), что более чем в три раза превышает соответствующее количество для исследований 1925—1932 гг. и на четверть больше числа видов, зарегистрированных С. Дале с соавторами (Dahle et al., 1998b) на 17 станциях в 1992 г. Тем не менее количество видов, зарегистрированных в фауне Печорского моря к настоящему времени, не превышает 40 % от общего числа видов, известных для всего Баренцева моря (List of species..., 2001).

Карта распределения биомассы донных организмов в Печорском море, составленная с учетом всех сборов, выполненных в 90-х годах (Denisenko S. et al., 1995, 1997d, 2005; Денисенко Н., Денисенко С., 1996), имеет некоторое сходство с картой, построенной по предварительным результатам исследований, проводившихся в этом районе в 1970 г. (Антипова, 1973), и отображает значения, очень близкие к значениям биомассы, приводимым Л. А. Зенкевичем (1927) для Печорского моря, хотя список видов в двух последних работах был значительно короче.

Распределение численности организмов разных систематических групп может быть сопоставлено только по материалам экспедиций, осуществлявшихся в 90-х годах (см.: Dahle et al., 1998b), поскольку в более ранних отечественных публикациях анализ изменений данной характеристики не проводился. Выполненное сопоставление демонстрирует существенное сходство этих распределений, несмотря на несколько различающиеся методы сбора фаунистического материала и статистической обработки данных.

Таксономический состав донной фауны достаточно разнообразен. Полихеты насчитывают 176 таксонов (127 идентифицировано до вида), моллюски — 139 (101 вид), ракообразные — 157 (129 видов), мшанки — 83 (71 вид), иглокожие — 27 (22 вида) и книдарии — 40 (29 видов). Оставшиеся систематические группы, такие как фораминиферы, губки, нематоды, сипункулиды и туникаты, были определены только до родового уровня.

Относительно малое число таксонов (10—20) было обнаружено в Приновоземельском желобе на глубине 189—210 м на очень мягких разжиженных донных осадках и на выходе из Печорской и Хайпудырской губ, а также на участках сублиторали с илисто-песчаными донными осадками и сильным влиянием берегового стока. На мелководьях Печорского моря, на песчаных осадках центральных и южных его районов, число видов в пробах было относительно высоким (50—65 видов).

В целом по району число видов было больше на участках с более высоким содержанием органического углерода в донных осадках. В то же время при чрезмерно высоких концентрациях $C_{орг}$ в осадках происходит обеднение фауны. Наиболее богатые видами сообщества были найдены в районе пролива Карские Ворота и у о-ва Долгий на смешанных донных осадках. Напротив, численность видов донных организмов наиболее высока на мягких, преимущественно илистых осадках (Dahle et al., 1998b).

Разнообразие фауны в сочетании с обилием каждого таксона обуславливают высокие значения информационного разнообразия видов (2—5 бит/особь), которые характерны для большей части акватории моря (рис. 86). Это свидетельствует о стабильности поселений и об устойчивых связях между видами в выделенных сообществах, поскольку сходные зна-

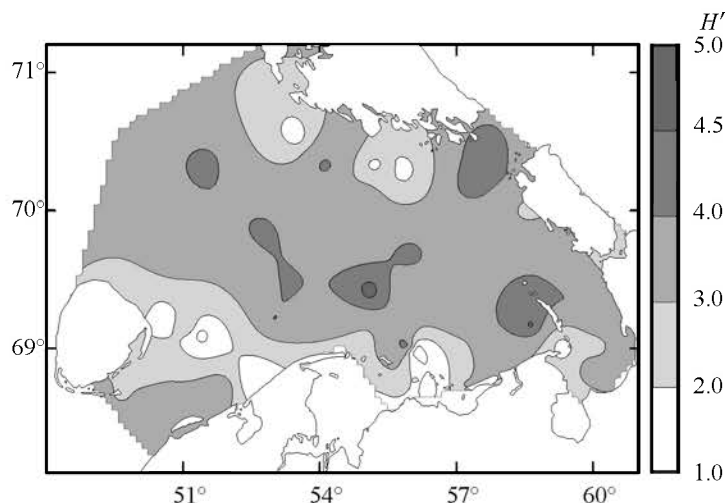


Рис. 86. Распределение информационного разнообразия видов зообентоса по их численности (H' , бит/особь) в 1991—1995 гг.

чения индекса видового разнообразия донных сообществ отмечались и в других арктических морях (Бабков, Голиков, 1985; Stewart et al., 1985; Sejr et al., 2000).

Значения индекса видового разнообразия Шеннона (H') на большей части акватории Печорского моря превышали 3 бит/особь. Самые высокие значения ($H' > 5$) наблюдались на участках дна, характеризующихся смешанными донными осадками с высоким содержанием крупнозернистых фракций (гравия и гальки), главным образом на северо-западе моря и в районе пролива Карские Ворота. Участки дна с $H' < 2$ были отмечены близ о-ва Колгуев и во внешней части заливов, наиболее сильно подверженных влиянию речных вод.

В фауне Печорского моря доминируют бореально-арктические формы, доля которых составляет около 70 % всех зарегистрированных таксонов, определенных до видового уровня (табл. 28). На долю бореальных и арктических приходится 11 и 15 % соответственно. Оставшиеся 5 % объединяют субтропическо-бореально-арктические и космополитические формы.

В районе исследования бореальные виды не были найдены на участках, где температура воды была ниже +1 °C. Влияние вод атлантического происхождения на фауну Печорского моря отражается в относительно большой доле бореально-арктических (79 видов — 14.9 %) и бореальных (25 видов — 4.0 %) форм атлантического происхождения среди бореально-арктических и бореальной групп донных животных (см. разд. 4.1, табл. 3). На мелководьях южной и юго-восточной частей моря, в Печорской губе и в проливе Югорский Шар, в зоне влияния прибрежной теплой водной массы (+5—6 °C) бореальные виды доминируют над арктическими формами. Однако арктические виды значительно превосходят все остальные биогеографические группы, что типично для арктических мелководий, которые часто подвергаются распреснению и обычно замерзают в зимнее время на мелководных участках этих заливов (Denisenko et al., 1999).

Таблица 28

Биогеографическая структура зообентоса в Печорском море

Биогеографические характеристики видов	Количество видов	Доля от общего числа видов, %
Бореальные:	60	11.2
амфибореальные	19	3.5
широко распространенные бореальные	16	3.0
атлантические бореальные	16	3.0
атлантические высокобореальные	9	1.7
Арктические:	80	14.9
циркумполярные арктические	64	11.9
западно-арктические	9	1.7
восточно-арктические	7	1.3
Бореально-арктические:	371	68.9
широко распространенные и циркумполярные бореально-арктические	274	50.9
атлантические бореально-арктические	53	9.9
атлантические высокобореально-арктические	27	5.0
тихоокеанские бореально-арктические	17	3.1
Субтропическо-бореально-арктические	23	4.3
Космополиты	4	0.7

Доминирование арктических видов также отмечается в районе Приноземельского желоба и у о-ва Колгуев, где бореальные формы отсутствуют совсем, и на самых мелководных станциях Печорской и Хайпудырской губ. В то же время в южной части открытого моря, к юго-востоку от о-ва Колгуев, и в проливе Югорский Шар бореальные формы преобладают над арктическими (рис. 87).

Данная карта достаточно наглядно демонстрирует, что паритет или преобладание бореальных видов над арктическими имеет место в основном в западной и южной частях моря в зоне влияния относительно теплых трансформированных атлантических и беломорских вод. В зоне влияния холодного приноземельского течения Литке доминируют арктические виды. Судя по их большой доле восточнее о-ва Колгуев, можно предположить, что названное течение периодически отклоняется на юго-восток.

В северо-восточной части моря арктические формы обычно более многочисленны по сравнению с бореальными. Эти участки моря, расположенные к югу от Новой Земли, находятся под влиянием арктических вод, проникающих из Карского моря через Карские Ворота и распространяющихся вдоль прибрежной зоны Новой Земли на север Баренцева моря, и баренцево-морских трансформированных вод, имеющих атлантическое происхождение (рис. 87). Взаимодействие между восточной частью Баренцева моря и Северной Пацификой проявляется в присутствии в Печорском море небольшого числа бореально-арктических видов тихоокеанского происхождения.

Вместе с тем доминирование в Печорском море широко распространенных бореально-арктических видов и присутствие небольшого количе-

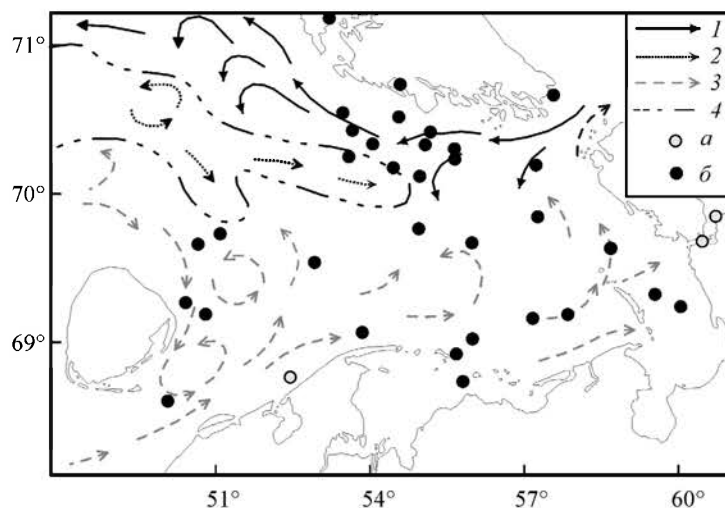


Рис. 87. Соотношение долей бореальных (*а*, более 50 %) и арктических (*б*, более 50 %) видов в зообентосе Печорского моря на станциях отбора количественных проб.

Стрелки — основные течения (по: Потанин, 1981): 1 — холодные арктические воды, 2 — трансформированные атлантические воды, 3 — теплые беломорские воды, 4 — граница воздействия атлантических вод.

ства высокобореально-арктических подтверждают существующее мнение (Антипова и др., 1989) о том, что эта часть Баренцева моря является в целом переходной зоной между Атлантической бореальной и Арктической биогеографическими областями и не принадлежит к типично арктическим регионам, как это считалось ранее (Филатова, 1957; Антипова, 1975б).

Выше было показано, что сильное влияние на гидрологический режим Баренцева моря оказывает Атлантический океан. Межгодовые флуктуации теплосодержания атлантических водных масс (Адров, Денисенко, 1996), по-видимому, способны существенно влиять на биогеографическую структуру донной фауны даже в юго-восточной части водоема, куда они поступают уже заметно трансформированными. Отклик зообентоса на гидрологические флуктуации должен проявляться в увеличении или уменьшении доли атлантических видов в Печорском море в течение периодов потепления и похолодания, и данные о таких изменениях на примере группы моллюсков уже опубликованы (Галкин, 1964; Galkin, 1998).

7.2. Количественное развитие и трофическая структура

Общая численность зообентоса изменялась в районе исследования в широких пределах (384—6732 экз./м²). Самая высокая плотность поселений отмечена на станциях в юго-восточной части Печорского моря (илисто-песчаные донные осадки, глубина 25—50 м). Районы с относительно низкими значениями численности организмов расположены недалеко от Печорской и Хайпудырской губ (на глубинах менее 20 м) на хорошо промываемых песчаных и песчаных с небольшой примесью ила донных осад-

ках. Такие осадки характеризуют зоны интенсивного перемешивания вод в результате суммарного воздействия постоянных приливо-отливных и ветровых течений. На северо-западе Печорского моря на разрезе от Новой Земли до Поморского пролива величины плотности поселений зообентоса были средними. Здесь по числу особей доминировали полихеты, плотность поселений которых варьировала от 200 до 500 экз./м². Среди моллюсков наиболее плотные поселения были сформированы двустворками из рода *Macoma* (250—650 экз./м²). Что касается других систематических групп, то только иглокожие, в частности офиуры, имели сопоставимую численность с моллюсками и полихетами, в то время как в поселениях ракообразных плотных скоплений отмечено не было.

Величина биомассы зообентоса варьировала в пределах Печорского моря значительно сильнее по сравнению с численностью организмов (1.5—536 г/м² влажного веса) (рис. 88). Наиболее высокие значения (более 500 г/м²) были зарегистрированы в северо-западной части района исследований на глубинах порядка 100 м и в юго-западной относительно мелководной части моря (50—400 г/м²). На мелководьях с хорошо промываемыми песками в районе Печорской губы биомасса зообентоса была очень низкой (30 г/м²).

Моллюски значительно превалировали по биомассе среди остальных обнаруженных групп донных животных. Самая большая биомасса была отмечена в северо-восточной части Печорского моря — между Новой Землей и о-вом Колгуев. Полихеты были второй наиболее значимой группой зообентоса Печорского моря в целом и его северо-западной части — в частности, но доминировали по биомассе только в Приновоземельском желобе. Иглокожие играли наиболее значимую роль в биомассе также в северо-западной части моря и, кроме того, в районе пролива Карские Ворота, где были найдены морские ежи рода *Strongylocentrotus*. Картину, схожую с распределением биомассы иглокожих, демонстрировало и пространственное распределение биомассы ракообразных — наиболее высокие значения были отмечены также в северо-западной части моря и близ Карских Ворот. В южной части моря, характеризующейся наиболее разреженными поселениями зообентоса, основная доля в общей биомассе, составляющая в среднем 30 %, принадлежит мшанкам.

Подвижные крупные иглокожие, брюхоногие моллюски и десятиногие ракообразные, многие из которых являются хищниками и редко попадают в дночерпатель, могут быть причиной значительного локального увеличения биомассы зообентоса в пробе и даже на станции в целом. Однако плотность поселений таких видов иглокожих, как например морская звезда *Henricia scorici*, очень низка не только в Печорском море, но и в арктических морях в целом (Piepenburg, Schmidt, 1997). Средняя для Печорского моря биомасса иглокожих, рассчитанная по траловым пробам, не превышает 50 г/м² (Ходкина, 1964).

Распределение общей биомассы зообентоса и доминирование в нем тех или иных таксонов в Печорском море существенно зависят от интенсивности вертикального и горизонтального потоков органического детрита. В районах интенсивной седиментации значительная часть биомассы зообентоса сформирована поселениями полихет, которые обычно доминиру-

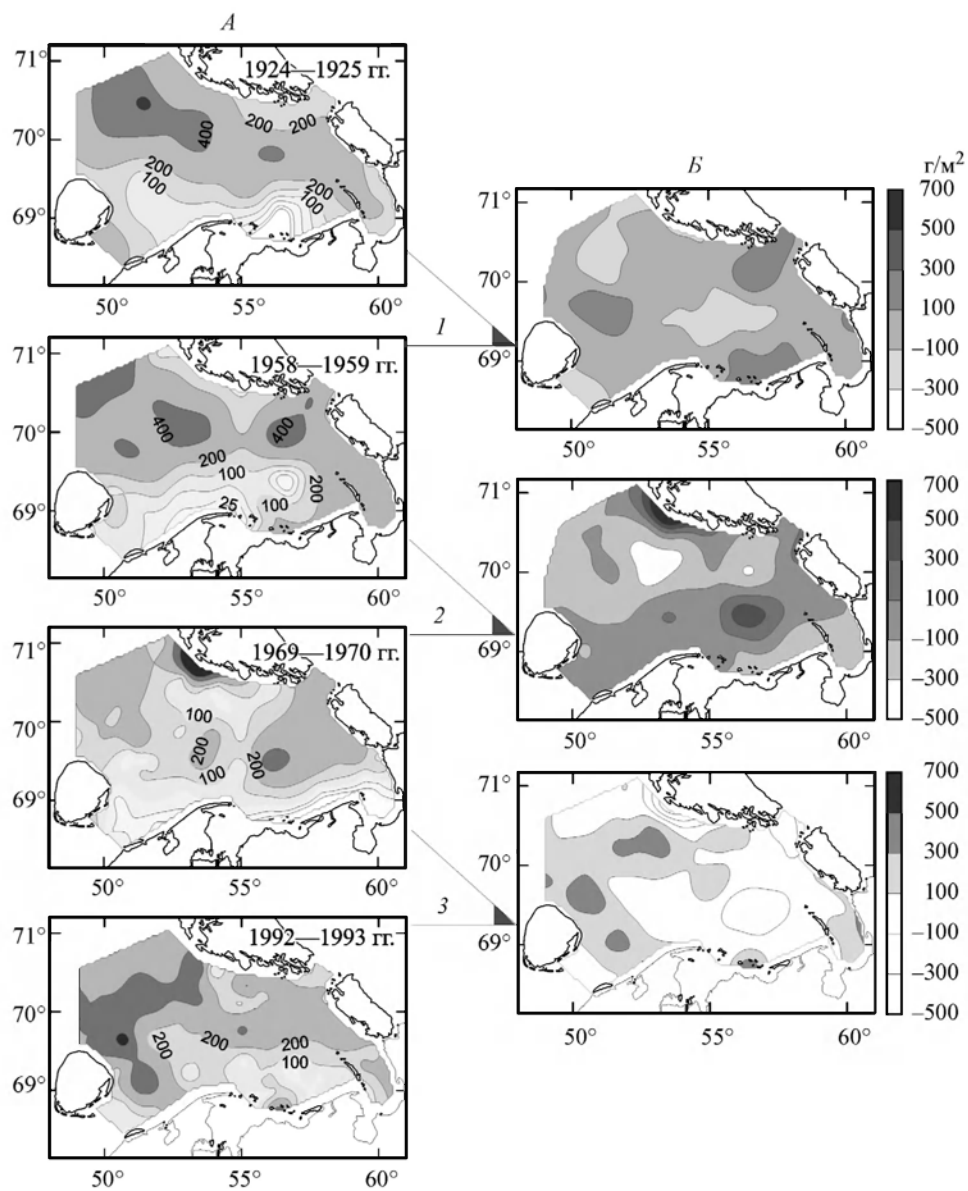


Рис. 88. Биомасса зообентоса в Печорском море в разные периоды исследований (А) и многолетние изменения биомассы зообентоса в Печорском море (Б).
1—3 — разность биомасс (г/м^2) между указанными годами исследований.

ют на очень мягких илистых донных осадках, где крупные моллюски с тяжелой раковиной, такие как *Tridonta borealis* и *T. montagui*, не способны выживать, поскольку постоянно погружаются в глубь осадка. Зоны аккумуляции, характеризующиеся большой долей мелких фракций в донных осадках и соответственно высоким содержанием органики, расположены в Поморском проливе и в Приновоземельском желобе (Горшкова, 1957; Loring et al., 1995).

Участки открытого моря с относительно низким содержанием органического углерода в донных осадках и более интенсивной динамикой вод заселены преимущественно моллюсками и мшанками — животными-сес-тонофагами, поселения которых характеризуются средними биомассами. Это районы проливов Югорский Шар и Карские Ворота, а также мелководья с глубинами менее 15 м к северу от побережья Большеземельской тундры. В самой южной части моря, где наблюдается интенсивное перемешивание вод за счет взаимодействия постоянных и приливо-отливных течений, а также волнового перемешивания, содержание органического углерода в осадках, частично находящихся в движении, очень низкое. Здесь обитают исключительно организмы-фильтраторы, извлекающие пищевые частицы из водной толщи.

В то же время на более крупнозернистых осадках к юго-западу от Новой Земли высокие значения численности и биомассы зообентоса, согласно Л. А. Зенкевичу (1963), обусловлены поступлением большого количества фитодетрита из зарослей макрофитов в прибрежной зоне архипелага.

Определенное влияние на количественное развитие зообентоса и на его структурные характеристики может оказывать органическое вещество, привносимое с пресными водами р. Печоры из эстуария Печорской губы, которое, согласно теории «маргинального фильтра» (Лисицын, 1994), может распространяться на десятки и сотни километров по морскому шельфу. Однако напротив выхода из Печорской губы локализовано нехарактерное для этой части моря и таксономически сильно обедненное сообщество с доминированием *Ophelia limacina* и большой долей организмов-детритофагов. Сообщество сформировалось под влиянием берегового стока, с которым поступает как органическое вещество, так и неорганические частицы, оседания которых как раз и следует ожидать в районе обитания рассматриваемого сообщества (Лисицын, 1994). Похожие по таксономической бедности и количественному развитию сообщества отмечены и в Карском море в районах, подверженных влиянию интенсивного берегового стока: на разрезе Обская губа—открытое море и на разрезе Енисейский залив—открытое море (Denisenko S. et al., 1999, 2003). Все это, несмотря на обилие аллохтонной органики, подтверждает известное мнение о том, что северные эстуарии бедны фауной (Biology of brackish water, 1971).

Кроме распреснения негативное воздействие на донное население оказывает выпаживание дна ледяными стамухами в период весеннего таяния ледяного покрова (аналогичное явление встречается на мелководьях и в других районах Арктики; см.: Gutt et al., 1996), и, как следствие, разнообразие фауны в этих районах значительно ниже по сравнению с основной акваторией моря, где отмечаются типично морские условия обитания (Conlan et al., 1998).

Основным источником фитодетрита в морских водоемах служит фитопланктон и в гораздо меньшей степени — макрофиты. Сравнительно недавно проведенные наблюдения показали, что в Арктике биомасса фитопланктона (основного поставщика фитодетрита для донных сообществ) наиболее высока в области тающих сезонных льдов (Савинов, 1997; Макаревич, 1998; Falk-Petersen et al., 2000). Печорское море можно полностью отнести к этой области, а потому вопрос о величинах первичной продукции в этом регионе представляет большой интерес.

Литературные данные по результатам измерения величин первичной продукции в Печорском море немногочисленны и неоднозначны. Так, в июле—августе 1977 г. суточная первичная продукция фитопланктона в восточной части Баренцева моря составляла 250—500 мг С/м² (Хромов, 1981).

В июле 1993 г. продукция фитопланктона в Печорском море на 13 станциях составляла 4—220 (в среднем 66 мл О₂/м³ в сутки, или 29.9 мг О₂/м³ в сутки), потребление кислорода варьировало от 24 до 325 мл О₂/(м³ · сут), превышая продукцию в среднем вдвое. Численность клеток фитопланктона в поверхностном слое составляла в среднем 28 000 кл./л (Grönlund et al., 1994).

В июне 1994 г. первичная продукция фитопланктона в Печорском море составляла 10—210, в среднем 70 мл О₂/(м³ в сут). Максимум был зарегистрирован на станциях, расположенных севернее восточного выхода из Печорской губы и к юго-западу от Карских Ворот. На всех станциях, кроме двух из 18, потребление кислорода превышало продукцию, составляя 40—540, в среднем 420 мл О₂/м³ в сутки (Grönlund et al., 1995).

В июне 1995 г. продукция фитопланктона в Печорской губе составляла в среднем 320 мл О₂/(м³ · сут), а среднее потребление кислорода пелагическим сообществом составляло 140 мл О₂/(м³ · сут) (Kuznetsov et al., 1997).

По данным Д. Слагстада и П. Вассмана (Slagstad, Wassmann, 1996), годовая первичная продукция в юго-западной части Баренцева моря в теплые годы ниже, чем в холодные, на 10 %, а в центральной части севернее 72° с. ш. — выше на 30 %. При этом среднегодовая продукция в водоеме в целом составляет 40—90 г С/м², а в Печорском море — 20—40 г С/м².

При продолжительности вегетационного сезона, согласно представлениям О. В. Титова (1995а), с середины июня по конец октября ($15 + 4 \cdot 30 = 135$ сут) среднегодовая первичная продукция фитопланктона в Баренцевом море составляет 118 г С/м², а в Печорском — 51 г С/м² (Титов, 1995а). Вегетационный сезон в Печорском море, по мнению Н. М. Адрова и С. Г. Денисенко (1996), должен продолжаться с середины мая (свободна ото льда западная треть моря) или с июня (свободны ото льда западные три четверти моря) по середину ноября (еще свободна ото льда западная половина моря) и составлять $10 + 23 + 4 \cdot 30 + 15 = 168$ суток. Поэтому ежегодная величина первичной продукции для Печорского моря (51 г С/м²; по: Титов, 1995а) может быть увеличена до $51 \cdot (168 : 135) = 64.5$ г С/м².

Ориентировочная оценка годовой величины первичной продукции фитопланктона в юго-восточной части Баренцева моря, выполненная Е. А. Романкевичем с соавторами (1982) на основании данных о биомассе фитопланктона (Рыжов, Сюзева, 1974), составляет 48 г С/м². Другой ориентировочный пересчет величин первичной продукции в поверхностном

слое, определенной кислородным методом (Grönlund et al., 1994, 1995), с учетом ослабления световой энергии морской водой и планктоном дает величину годовой продукции в Печорском море всего около 49 г С/м².

Пересчет величин первичной продукции в поверхностном слое, определенной радиоуглеродным методом (Grönlund et al., 1995), дает 80.5 г С/м². Последняя величина может быть завышенной, поскольку определения велись исключительно в дневное время и не превышали 2 ч.

С водами р. Печоры в Печорское море также поступает значительное количество органического вещества. При среднемноголетнем стоке р. Печоры, равном 131.4 км³/год (Гидрометеорологические условия., 1984), и при среднегодовом содержании растворенного органического вещества в ее водах 13 г/м³ (Мальцева, 1980) в Печорское море привносится 1.708 млн т органического углерода, а также 0.071 млн т — в составе взвешенных веществ (Романкевич и др., 1982).

Однако соотношение органического углерода и азота в поверхностном слое донных осадков в Печорском море в летнее время варьирует от 6.0 до 7.2 (Loring et al., 1995), а в Печорской губе близко к 6.2 (Winterhalter, Kostin, 1994). В обоих случаях это свидетельствует о том, что оседающее на дно органическое вещество представлено в основном живым и отмершим фитопланктоном (Redfield, 1958).

Таким образом, в соответствии с данными О. В. Титова (1995а), ежегодно в Печорском море (площадью 89 574 км²) продуцируется $89\,574\text{ км}^2 \times 51(64.5)\text{ г С/м}^2 = 4.568\text{ (}5.685\text{) млн т С}$. При этом объем автохтонной органики превышает объем аллохтонной в 2.6—3.2 раза.

При том что величины первичной продукции в Печорском море заметно ниже средних для Баренцева моря в целом, высокие биомассы бентоса в Печорском море могут обуславливаться следующими причинами:

- меньшими потерями фитодетрита при седиментации за счет небольших глубин;
- эффективными механизмами доставки фитодетрита в бенталь в прикромочных областях сезонного льда и перманентных полыней;
- дополнительным привносом органики из р. Печоры и верхней сублиторали.

И действительно, регрессионный анализ данных Е. А. Романкевича с соавторами (1982) по концентрациям и составу водной взвеси Баренцева моря показывает, что вследствие биодеградации и растворения до глубины 100 м доходит лишь 39 % взвешенного органического углерода из фотического слоя, до глубины 200 м — 25, а до глубины 300 м — 19 %.

В то же время максимальные биомассы зообентоса в Печорском море располагаются на северо-западе его акватории и приурочены к глубинам свыше 50 м, которые занимают примерно половину его площади. Соответственно там наблюдаются более высокие величины первичной продукции вследствие прикромочного апвеллинга в мае—июне (Титов, 1995а) и имеет место незначительная разница уровней первичной продукции в теплые и холодные годы по сравнению с мелководной юго-восточной частью моря (Slagstad, Wassmann, 1996). Кроме того, там возможен дрейф фитодетрита вдоль поверхности пикноклина, имеющего явный уклон в сторону больших глубин (Grönlund et al., 1994).

В противоположность этому повышенная гидродинамика на мелководьях вызывает транспортировку и размыв илистых и песчаных частиц, что способствует повышению мутности прибрежных вод и соответственно ингибирует первичное продуцирование.

При средней биомассе бентоса в Печорском море 200 г/м^2 , доле мягких тканей 0.507 , соотношении между сухой и влажной массой мягких тканей 0.207 (Wacasey, Atkinson, 1987), содержании углерода в органическом веществе осадков 0.41 , соотношении рациона с биомассой донных сообществ, рассчитанном по данным Д. Пипенбурга с соавторами (Piepenburg et al., 1995), 1.53 ежегодное потребление углерода зообентосом должно составлять: $200 \cdot 0.507 \cdot 0.207 \cdot 0.41 \cdot 1.53 = 13.2 \text{ г С/м}^2$. В то же время расчетный поток детрита на дно за счет автохтонной первичной продукции составляет 54.6% (процедура вычисления рассмотрена в разд. 4.2) от величины годовой первичной продукции. Утилизация бактериями растворенной органики, привносимой р. Печорой, может создавать дополнительный объем детрита. Сейчас, однако, известно, что более $80\text{—}90 \%$ поставляемого реками взвешенного вещества оседает в «маргинальных фильтрах» (Лисицын, 1994) и вместе с взвешенным веществом седиментируется и $20\text{—}40 \%$ растворенных веществ. Поэтому дополнительный поток бактериального детрита на дно за счет утилизации растворенного органического вещества (при соотношении биомассы к рациону 0.5) в Печорском море не может превышать в абсолютных величинах $(1.708 \cdot 0.7 + 0.071 \cdot 0.15) \cdot 0.6 \cdot 0.5 = 4.0 \text{ г С/м}^2$.

Таким образом, получается положительный баланс $[(51 + 63.5) : 2] \cdot 0.546 + 4 - 13.2 = 22.1 \text{ г С/м}^2$, который объясняет наличие в Печорском море не только высокой биомассы бентоса, но и достаточно высоких концентраций органического углерода растительного происхождения в поверхностных осадках. При этом эффективность утилизации зообентосом поступающего на дно органического вещества составляет 37.4% , что в 2 с лишним раза больше, чем для всего Баренцева моря при величинах биомассы, наблюдавшихся в 1968—1970 гг., и на 3.5% меньше, нежели при соответствующих величинах в 1926—1932 гг.

Как видим, феномен наибольшей для Баренцева моря региональной биомассы зообентоса в Печорском море объясняется вовсе не сверхвысокими величинами ежегодной первичной продукции и не поступлением большого количества аллохтонной органики. Причина этого заключается в относительной мелководности района и в том, что там проходит система стационарных полыней в зимнее время, а в весенне-летний период на акватории вплоть до середины июля встречаются плавающие льды. Оба последних фактора, как это было показано выше (см. разд. 4.3), способствуют возникновению сезонных высокоинтенсивных потоков планктонного фитодетрита на дно. При этом биомасса фитопланктона в разреженных тающих льдах может достигать 1 г С/м^3 (Макаревич, 1998).

Анализ трофической структуры зообентоса показал, что в глубоководных районах Печорского моря и на закрытых от волнового воздействия мелководьях доминируют группы детритофагов и грунтоедов. Фильтраторы преобладают в открытых, сравнительно мелководных районах (рис. 89), которые хорошо совпадают с зонами развития песчаных осадков

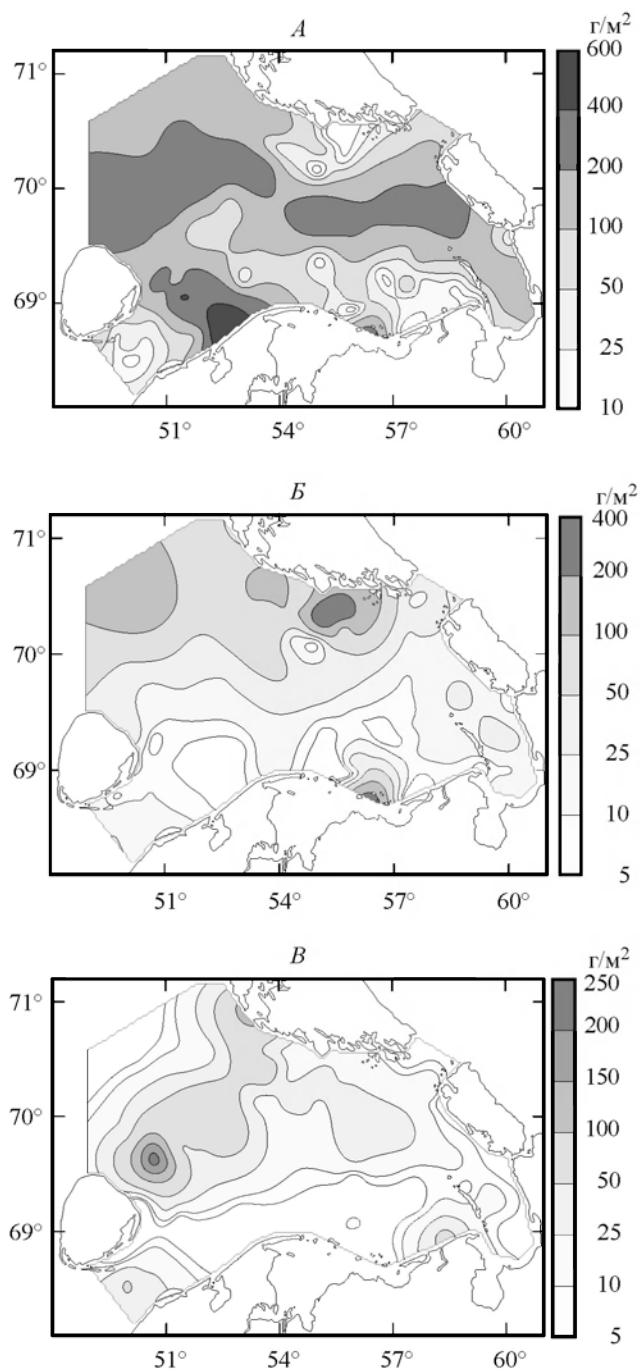


Рис. 89. Биомасса (г/м^2) фильтраторов (А), собирающих детритофагов (Б), грунтоедов (В), хищников и всеядных (Г), а также области доминирования по биомассе (Д) различных трофических групп (F — фильтраторов, S — собирающих детритофагов, D — грунтоедов, O — всеядных) в 1991—1995 гг. и содержание органического углерода (%) в донных осадках (Е).

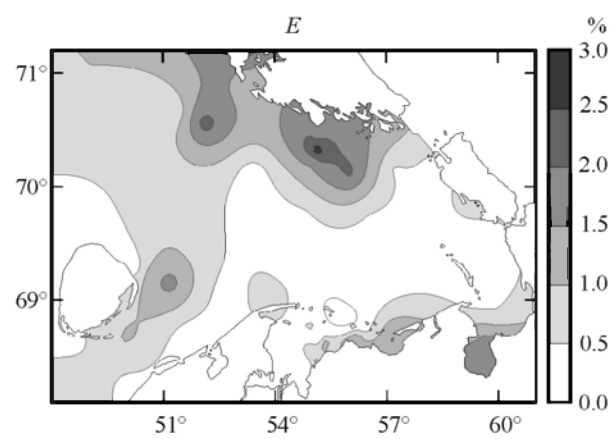
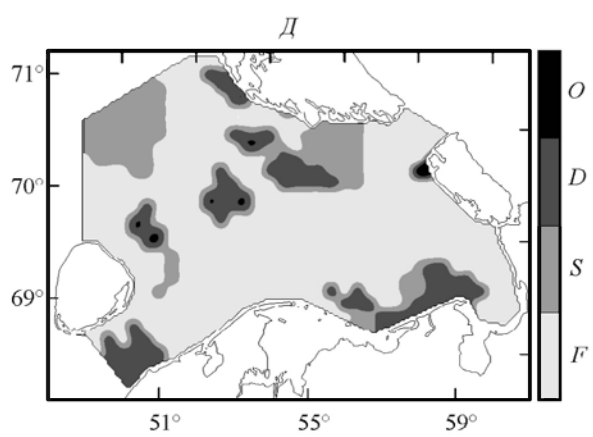
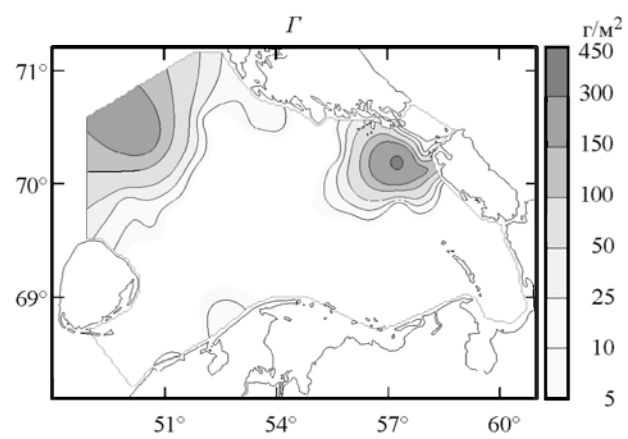


Рис. 89 (продолжение).

(см. разд. 3.1, рис. 11), а области детритофагов и грунтоедов — с зонами развития алевритовых и пелитовых осадков (см. разд. 3.1, рис. 12 и 13). При этом обращает на себя внимание сравнительно хорошее соответствие областей доминирования фильтраторов с районами минимального и пониженного содержания органического углерода в донных осадках.

На мелководьях в районе Печорской и Хайпудырской губ на глубинах менее 10 м значительную долю зообентоса составляют сестонофаги. В открытых южной и северо-восточной частях моря, к северу от о-ва Колгуев, а также в районе проливов Карские Ворота и Югорский Шар сестонофаги образуют 30—40 % суммарной биомассы зообентоса. Следует, однако, заметить, что высокий процент сестонофагов в этой части Печорского моря может быть обусловлен значительной долей жестких субстратов, включенных в мягкие донные осадки.

Зоны доминирования грунтоедов развиты между о-вами Колгуев и Новая Земля, в Приновоземельском желобе, в Поморском проливе, на мелководье южной части моря восточнее Печорской губы и в районе Варандейского мелководья. В последнем случае преобладающие здесь мелкие полихеты создают очень низкую биомассу (см. рис. 88).

Доминирование собирающих детритофагов наблюдается преимущественно между зонами доминирования сестонофагов и грунтоедов, однако в северо-западной части Печорского моря на оконечности Колгуевской возвышенности существует самостоятельный, довольно обширный район с доминированием этой трофической группы.

В отношении распределения биомассы хищников и всеядных можно сказать, что, как и для всего Баренцева моря, их количественное развитие зависит преимущественно от присутствия собирающих детритофагов и фильтраторов. Незначительное и локальное доминирование этой группы наблюдается в центре участка с доминированием грунтоедов, который расположен у северо-западной оконечности о-ва Вайгач.

Визуальное сопоставление распределения трофических групп и распределения донных осадков, а также содержания органического углерода в них показывает, что зоны доминирования сестонофагов достаточно условно повторяют контуры участков с минимальным содержанием алевритов, пелитов и органического углерода в донных осадках.

Выше, в том числе и со ссылками на предшествующие исследования, уже говорилось о том, что количественное распределение зообентоса и отдельных его трофических групп находится в достаточно непростой зависимости от гранулометрических характеристик и содержания органического углерода в осадках. Рассматриваемая ситуация в Печорском море не является исключением. Система вертикальных и горизонтальных потоков органического вещества в этом районе представляется наиболее сложной во всем Баренцевом море. Огромное количество частично гумифицированной органики, постоянно приносимой в водоем с береговым стоком, вступает в комплексные биохимические и физико-химические превращения в системе «маргинальных фильтров». В результате органическое вещество, оседающее и захоранивающееся в осадках в разных районах моря, должно быть очень разнородным по степени своей пищевой доступности, обуславливая тем самым значительную мозаичность в распределении тро-

фических группировок. Однако такого почему-то в полной мере не наблюдается (рис. 89), и причины данного явления в настоящий момент неясны. К сожалению, в распоряжении автора нет достаточного массива физико-химической информации для статистической оценки влияния разных факторов среды на распределение органического углерода в осадках и на распределение трофических групп. Среднегодовое данные, особенно по гидрологическому режиму этого динамически сложного района, для таких целей непригодны. Возможно, дальнейшие наблюдения за средой и биотой Печорского моря дадут ответы на существующие вопросы о распределении трофических групп в морских водоемах.

7.3. Поселения фонообразующих видов зообентоса

В предыдущей главе (см. разд. 6.3) было показано, что значимые многолетние изменения биомассы зообентоса в Баренцевом море обусловлены преимущественно интенсивными рыбопромысловыми тралениями (Denisenko, 2001). При этом количество регионов моря, не затронутых промыслом донных рыб, относительно невелико. Один из них — Печорское море, где, как уже отмечалось, проводились траления только с целью научных исследований и был организован краткосрочный промысел полярной тресочки — сайки разноглубинными тралами, которые практически не затрагивают морского дна (Печеник и др., 1973).

Выше было показано, что многолетние изменения температуры на разных разрезах и в отдельных группах реперных станций в Баренцевом море коррелируют между собой со значением $R > 0.75$. Внутри таких групп, как «западная», «центральная», «южная мористая» и «южная прибрежная», взаимная корреляция превышает 0.90 (Адров, Денисенко, 1996). Такая корреляция позволяет считать, что ход многолетних изменений среднегодовой температуры водной толщи в юго-восточной части Баренцева моря сопоставим с таковым в его южной части. При этом скоррелированность изменений теплосодержания вод юго-восточной и центральной частей Баренцева моря позволяет использовать результаты наблюдений за изменениями температуры вдоль разреза «Кольский меридиан» для характеристики термического режима Печорского моря.

Необходимо отметить, что эффект воздействия температуры на сообщество замаскирован воздействием другого, более сильного фактора среды, такого как глубина, который тесно взаимосвязан с температурой. Воздействие всех протестированных факторов имеет пространственную изменчивость, а температура и соленость, кроме того, демонстрируют еще и сезонные колебания. К сожалению, доступные для проводившегося анализа описания структуры донных осадков были слишком грубыми, для того чтобы получить достоверный результат анализа степени их воздействия.

Простое сопоставление карт распределения биомассы в Печорском море не позволяет сделать какие-либо заключения о многолетней динамике зообентоса в этом регионе. Вместе с тем построенные рельефные карты показывают, что практически во все периоды исследований зообентос распределялся как бы поясами вокруг южной оконечности Южного острова

Таблица 29

Средняя биомасса (г/м²) в поселениях* доминирующих в Печорском море видов зообентоса в разные периоды исследований

Вид	1924—1925 гг.	1958—1959 гг.	1968—1970 гг.	1992—1993 гг.
<i>Spiochaetopterus typicus</i>	0.36 ± 0.13	29.69 ± 10.15	0.10 ± 0.03	30.50 ± 10.70
<i>Maldane sarsi</i>	23.35 ± 5.53	9.94 ± 2.50	7.08 ± 1.18	11.23 ± 2.13
<i>Golfingia margaritacea</i>	19.21 ± 4.32	44.38 ± 6.82	22.75 ± 4.49	22.14 ± 6.45
<i>Balanus balanus</i>	55.40 ± 48.67	76.66 ± 85.81	2.66 ± 2.32	7.45 ± 6.18
<i>B. crenatus</i>	4.73 ± 3.54	7.16 ± 4.84	88.33 ± 66.80	7.33 ± 6.53
<i>Tridonta borealis</i>	100.96 ± 19.49	99.02 ± 18.93	84.21 ± 11.03	87.06 ± 17.55
<i>T. montagui</i>	10.71 ± 3.44	6.96 ± 1.63	7.12 ± 1.09	11.46 ± 1.93
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	56.55 ± 14.59	56.04 ± 12.28	45.40 ± 6.87	46.29 ± 6.39
<i>Serripes groenlandicus</i>	31.97 ± 12.82	45.69 ± 23.22	44.49 ± 6.55	55.73 ± 15.23
<i>Macoma calcarea</i>	51.17 ± 11.06	16.74 ± 5.27	13.00 ± 5.20	14.16 ± 5.60
<i>Pelonaia corrugata</i>	26.63 ± 8.79	4.98 ± 3.22	3.94 ± 1.51	7.15 ± 3.10
Общая биомасса	245.59 ± 26.89	236.64 ± 30.38	168.92 ± 20.92	228.27 ± 19.19

Примечание. Приводятся среднее значение и ошибка среднего; * — рассчитано только для станций, на которых встречен конкретный вид.

Новой Земли. Эта поясность, по крайней мере частично, может обуславливаться морфоструктурными элементами ложа дна Печорского моря. Локальные минимумы биомассы во многих случаях совпадают с депрессиями дна. Так, в 20, 50 и 60-е годы к югу от Новой Земли они достаточно хорошо повторяют контуры Южно-Новоземельского желоба. В той или иной степени просматриваются минимумы в Коротаихинской впадине и в Восточно-Колгуевском прогибе.

Анализ материалов по количественному распределению зообентоса в Печорском море показывает, что в разные периоды исследований основную долю биомассы там всегда составляли несколько видов. Это двусторчатые моллюски *Tridonta borealis*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Macoma calcarea*, *Tridonta montagui*, многощетинковые черви *Maldane sarsi* и *Spiochaetopterus typicus*, сипункулида *Golfingia margaritacea*, усоногие раки рода *Balanus* и асцидия *Pelonaia corrugata* (табл. 29). При этом в 20-х и 50-х годах суммарная биомасса зообентоса была практически одинаковой и составляла 246 г/м², в 90-х — 228, а в 60-х — только 169 г/м² по причине одновременного снижения биомассы многих из вышеперечисленных видов. Отличие последней величины от предыдущих статистически достоверно.

Минимальная вариабельность в величинах биомассы и суммарной биомассы свойственна *Tridonta borealis*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Tridonta montagui* и *Serripes groenlandicus*, максимальная — *Pelonaia corrugata*, *Spiochaetopterus typicus*, *Macoma calcarea*, *Balanus balanus* и *B. crenatus*. Средняя степень вариабельности свойственна *Golfingia margaritacea* и *Maldane sarsi*. Многие из вычисленных ошибок средних для разных периодов исследований вполне укладываются в пределы статистических погрешностей, приемлемых в гидробиологических исследованиях (Gray et al., 1992). При этом биомасса всех указанных видов, кроме *Balanus crenatus*, положи-

Таблица 30

Корреляция общей биомассы зообентоса и биомассы доминирующих
в Печорском море видов со среднегодовой температурой воды
в слое 0—200 м вдоль разреза «Кольский меридиан»

Вид	Запаздыва- ние, число лет	Интервал осредне- ния темпе- ратуры, число лет	Корреляция			Трансфор- мация пе- ременных для $R_{\max}$
			$R_{\text{сред}}$	$R_{\text{макс}}$	p_0 для $R_{\text{макс}}$	
<i>Spiochaetopterus typicus</i>	1	3	0.870	0.914	< 0.10	Log/Log
<i>Maldane sarsi</i>	4	4	0.691	0.965	< 0.05	Нет
<i>Golfingia margaritacea</i>	6	2	0.850	0.942	< 0.10	Нет
<i>Balanus balanus</i>	5	2	0.835	0.997	< 0.05	Нет
<i>B. crenatus</i>	4	2	-0.976	-1.000	< 0.02	Нет/Log
<i>Tridonta borealis</i>	5	3	0.894	0.985	< 0.05	Нет
<i>T. montagui</i>	3	3	0.832	0.917	< 0.10	Нет/Log
<i>Ciliatocardium ciliatum</i>	4	5	0.876	0.959	< 0.05	Log/Log
<i>Serripes groenlandicus</i>	1	2	0.731	0.831	< 0.17	Нет
<i>Macoma calcarea</i>	4	5	0.637	0.728	< 0.27	Log/Log
<i>Pelonaia corrugata</i>	4	2	0.573	0.693	< 0.31	Log/Log
Общая биомасса	4	3	0.991	0.997	< 0.05	Нет/Log

тельно, но с разной степенью запаздывания реагирует на общее теплосодержание водных масс Баренцева моря (табл. 30). Для всех указанных видов, как и для общей биомассы, расчетное запаздывание ответной реакции соответствует определенному периоду осреднения температур, превышающему 1 год. Последнее означает, что выявленная реакция является ответом на конкретные температурные условия не только в год, приходящийся на начало периода запаздывания, но и в годы, попадающие в интервал осреднения. Вместе с тем корреляционный анализ изменений видовой биомассы и суммарной биомассы как отклика на изменения суммы накопленных температур для разных периодов наблюдений не дает никаких вразумительных результатов. По-видимому, механизм выявленных реакций зообентоса на температурные изменения существенно сложнее, нежели результат простого суммирования.

Найденные величины запаздывания реакции общей биомассы зообентоса на температурные изменения полностью совпадают с задержкой реакции биомассы зообентоса на изменения интенсивности донных рыбопромысловых тралений в западной части Баренцева моря (Denisenko, 2001). В то же время величина, обратная этой задержке (0.25), совпадает с величиной соотношения годовой продукции и биомассы (P/B) зообентоса, которая, как указывал Л. А. Зенкевич (1963), для Баренцева моря должна составлять 0.2—0.3. Исходя из этого можно сделать вывод, что время реакции зообентоса и отдельных его представителей на изменения среды обитания определяется величиной B/P -соотношения в популяциях и сообществах.

Само запаздывание обусловливается предположительно возрастом поколений, обеспечивающих кульминацию биомассы в популяциях. При условии постоянного равнообильного пополнения и постоянной скорости

смертности, возраст поколений должен быть в несколько раз меньше максимальной продолжительности жизни. Негативный фактор (в данном случае — пониженная температура) воздействует прежде всего на крайне уязвимую недавно народившуюся молодежь, от успешности выживания которой зависят в дальнейшем такие количественные показатели популяций, как плотность поселений и биомасса.

Вычисленные величины запаздывания для всей совокупности рассматриваемых видов (кроме *Serripes groenlandicus*), по-видимому, действительно в несколько раз меньше их максимальной продолжительности жизни. По меньшей мере, это верно для всех других двустворчатых моллюсков (Антипова, 1978; Нейман, Антипова, 1988; Денисенко, 1997в) и балянусов (Артюхин, Алексеев, 1989). Сравнительно быстрая реакция *Spiochaetopterus typicus* на температурные изменения, вероятно, объясняется коротким жизненным циклом этих полихет. Крупные грунтоеды *Golfingia margaritacea* и *Maldane sarsi*, питающиеся донными осадками, органическое вещество которых в значительной степени гумифицировано и слабо усваивается, действительно могут иметь достаточно большую продолжительность жизни.

Если в большинстве рассматриваемых случаев гидрологические флуктуации влияют на биомассу гидробионтов через выживание сеголетков (поскольку последнее является стартовым условием для дальнейшего развития их популяций), то в случае с *Serripes groenlandicus* имеет место непосредственное воздействие на возрастные группы, образующие основную биомассу популяций.

Совокупности периодов запаздывания для биомассы рассматриваемых видов и их суммарной биомассы полностью коррелирует друг с другом с коэффициентом детерминации, равным 1, что, однако, может быть результатом высокой скоррелированности биомассы и биоресурсов (R^2) для конкретных видов вследствие вычисления величин биоресурсов перемножением этой же самой средней биомассы и площади обитания. Поэтому правильная оценка роли биомассы в изменениях биоресурсов может быть получена только посредством вычисления ее скоррелированности с площадью обитания животных. Наибольшая скоррелированность (R^2) биомассы и площади поселений была свойственна *Macoma calcarata* и *Spiochaetopterus typicus* (0.993 и 0.935 соответственно), что фактически указывает на изменения их биоресурсов исключительно в результате синхронного изменения биомассы и площади поселений.

Для *Golfingia margaritacea* и *Pelonaia corrugata* взаимообусловленность таких вариаций превышает 60 % ($R^2 = 0.691$ и 0.617 соответственно), и можно полагать, что изменения их биоресурсов также в значительной степени происходили посредством одновременного изменения биомассы и площади поселений. Последнее свидетельствует о том, что внутри районов обитания названных видов условия существования становились более благоприятными по мере увеличения размеров самих районов.

Для остальных видов, кроме *Balanus crenatus*, вычисленные величины скоррелированности биомассы и площади поселений оказались незначительными, а это показывает, что изменения их биоресурсов происходили в результате спонтанных изменений биомассы и площади поселений. Изменение биоресурсов *Balanus crenatus* происходило вследствие параллельно-

го, но разнонаправленного изменения биомассы и площади поселений. В период похолодания ареал обитания этих рачков в Печорском море несколько сократился, но средняя биомасса заметно возросла. Сокращение ареала могло быть результатом отрицательного воздействия понижения температуры на выживание молоди, а рост биомассы — результатом весьма благоприятных гидродинамических условий для выживших взрослых особей.

В распределении общей биомассы зообентоса в разные периоды исследований наряду с изменениями биомассы отдельных видов наблюдались также и температурно-обусловленные изменения. Общая биомасса в Печорском море в 1968—1969 гг., т. е. после сильного похолодания, была на треть меньше (табл. 29; рис. 88), чем в другие периоды, что полностью могло объясняться размахом температурно-обусловленных вариаций первичной продукции в Баренцевом море (Slagstad, Stokke, 1994). После потеплений пространственное распределение общей биомассы зообентоса Печорского моря было наиболее сходным в 20-х и 50-х годах, несколько отличаясь от такового в 90-х, преимущественно за счет юго-западной части.

Похожие изменения отмечены также для средней биомассы зообентоса и для биоресурсов. Их минимальные величины были зарегистрированы в конце 60-х годов, а в 50-х годах имело место незначительное снижение по отношению к 20-м годам, обусловленное в основном уменьшением биомассы второстепенных видов.

Рассчитанные и построенные карты разности биомассы зообентоса последовательно для всех периодов наблюдений (Denisenko, Denisenko, 2004) показывают (рис. 88), что наиболее значимые изменения происходили в районах, подверженных влиянию струй основных течений: теплого Колгуево-Печорского, стокового Печорского и холодного течения Литке (рис. 88; см. также разд. 2.1, рис. 7).

Так, в 50-х годах, существенно более теплых, чем 20-е, увеличение биомассы зообентоса произошло в зоне влияния усиливающегося в теплые периоды Колгуево-Печорского течения, в зоне влияния ослабевающего стока р. Печоры (см. разд. 3.2, рис. 15) и в зоне влияния ослабевающего при потеплениях течения Литке.

В 60-х годах, т. е. после значительного похолодания, во всех перечисленных районах биомасса уменьшилась из-за ослабления теплого Колгуево-Печорского течения, увеличения пресного стока р. Печоры и усиления холодного течения Литке. При этом в центральной части моря на достаточной большой площади произошло некоторое увеличение биомассы зообентоса.

В 90-х годах, т. е. после потепления, вновь отмечалось значительное увеличение биомассы зообентоса в зонах влияния усилившегося Колгуево-Печорского течения и уменьшившегося стока р. Печоры, а в центральной части моря, как и после потепления 50-х годов, наблюдалось ее уменьшение. Некоторое снижение биомассы также имело место и в зоне влияния течения Литке.

Оба последних факта, а также повышение биомассы в центральной части моря после похолодания 60-х годов, обусловлены в основном изменением биомассы относительно холоднолюбивой и стенотермной *Tridonta borealis*. Причин этого может быть несколько.

В южном и центральном районах Печорского моря в литодинамических процессах преобладает гидродинамическая составляющая, способствующая переотложению песчаного материала (Козлов, Неизвестнов, 2000). Подвижность песков увеличивается во время штормов, а частота и сила последних, как было отмечено выше, возрастают в периоды потеплений. Усиливающимся волновым воздействием при потеплениях также может быть объяснено и уменьшение биомассы зообентоса у юго-западной оконечности Новой Земли в зоне влияния течения Литке, где в сублиторали имеют место оползневые явления и оплывы (Козлов, Неизвестнов, 2000).

Кроме того, дестабилизация донных отложений вплоть до плывунного состояния в центральном районе Печорского моря может быть вызвана усиливающейся газонасыщенностью осадков вследствие сейсмических и термических (при потеплениях) нарушений флюидоупоров над скоплениями свободного метана (Козлов, Неизвестнов, 2000).

Весьма вероятно также, что отмеченные изменения в центральной части моря имеют место в результате усиливающегося при потеплениях таяния многочисленных ледяных бугров — гидролакколитов, находящихся под поверхностью осадков именно в этом районе и именно на этих глубинах (Мельников, Спесивцев, 1995). Таяние гидролакколитов способно дестабилизировать поверхностные осадки (Козлов, Неизвестнов, 2000) и может, по-видимому, распреснять придонные слои воды. Оба этих фактора должны негативно сказываться на поселениях обитающих здесь донных беспозвоночных.

Кроме изменений общей биомассы и биомассы фонообразующих видов автором было оценено состояние донных сообществ Печорского моря. По материалам исследований 1924—1925 и 1958—1959 гг. были выделены зоны стрессового состояния зообентоса в районах проливов Карские Ворота и Югорский Шар, Поморского пролива и острова Долгий (рис. 90).

Проанализировав конфигурацию и возможные причины появления этих зон, можно сделать вывод, что в районе проливов Карские Ворота и Югорский Шар стрессовое состояние зообентоса является результатом периодического затoka холодных вод из Карского моря, усиливающегося в годы с ослабленной адвекцией атлантических вод в Баренцево море (Karcher et al., 2003). Вместе с тем эти зоны могут маркировать области штормовых поступлений больших объемов взвеси, высокие концентрации которой угнетают поселения животных с фильтрационным типом питания. Поступление взвеси из Баренцева моря и взмучивание осадков в результате длительных штормов юго-западных направлений имели, по-видимому, место и в районе Поморского пролива, и на мелководье вокруг о-ва Долгий, и к северо-западу от него. В этих же районах, по данным авиаучета, постоянно располагаются линные и предмиграционные скопления морских уток (Краснов и др., 2002), питающихся зообентосом и способных существенно снижать относительную численность крупных организмов в донных сообществах.

Антропогенный фактор в рассматриваемые периоды не мог быть причиной экологического стресса в Печорском море, поскольку активная хозяйственная деятельность в регионе началась лишь в конце 60-х годов прошлого столетия и стала более или менее значимой только в 90-х годах.

Таким образом, можно сделать вывод о том, что имевшие место изменения состояния донного населения в Печорском море были вызваны есте-

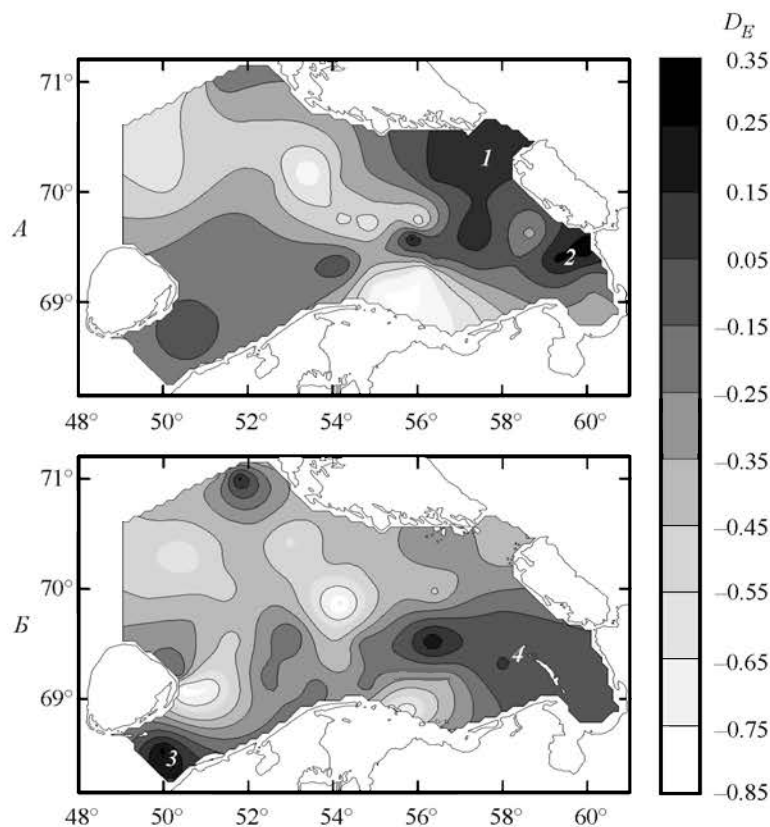


Рис. 90. Предварительно выделенные зоны неблагоприятного состояния зообентоса (D_E , градиентная заливка) в Печорском море в 1924—1925 (А) и в 1958—1959 гг. (Б). 1 — Карские Ворота; 2 — Югорский Шар; 3 — Поморский пролив; 4 — Северо-Долгинское мелководье.

ственными причинами преимущественно климатического характера. В результате потеплений здесь происходит увеличение биомассы зообентоса в зоне влияния усиливающегося Колгуево-Печорского течения и ее уменьшение в центральной части моря и у юго-западной оконечности Новой Земли. Процесс похолодания сопровождается уменьшением биомассы в зоне влияния усиливающегося стокового течения р. Печоры и течения Литке и ее увеличением в центральной части моря и у юго-западной оконечности Новой Земли.

Можно предполагать, что увеличение общей биомассы после потеплений является результатом более высокой выживаемости молоди в большинстве видовых популяций зообентоса и большей продуктивности последних за счет увеличения первичной продукции морских экосистем благодаря усилению циркуляции водных масс, способствующей дополнительной адвекции биогенов и ускорению их рециклинга.

Основные доминирующие в Печорском море представители зообентоса реагируют на гидрологические флуктуации с задержкой в несколько лет, которая в большинстве случаев обуславливается возрастом кульмина-

ции биомассы в их популяциях. Общее количественное развитие зообентоса в периоды исследований, значительно различающиеся по температурным условиям, демонстрирует разнонаправленные тренды преимущественно на участках, подверженных воздействию трансформированных атлантических вод. В периоды, незначительно различающиеся по температурным условиям, разнонаправленные тренды проявляются преимущественно на участках, подверженных воздействию стока р. Печоры и беломорских вод, поступающих через Поморский пролив.

В отношении антропогенного воздействия на донную фауну Печорского моря следует отметить, что до недавнего времени оно практически отсутствовало, поскольку в водной толще и донных осадках не было найдено сколько-нибудь значимых концентраций загрязняющих веществ (Loring et al., 1995; Ильин и др., 1996), которые могли бы оказать заметное влияние на структуру сообществ зообентоса (Warwick et al., 1987; Gray et al., 1990).

Глава 8

КЛИМАТИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ РОСТА ГИДРОБИОНТОВ

В предыдущих главах было показано, что биомасса и биоразнообразие зообентоса в Баренцевом море могут значительно меняться в зависимости от интенсивности тралового промысла донных рыб. Менее выраженные и более сложные изменения происходят в донных экосистемах в результате климатических воздействий, что до недавнего времени прослеживалось в Печорском море, промысловая нагрузка на которое была минимальна. Если влияние внешних абиотических факторов на успешность и периодичность пополнения популяций многих гидробионтов можно считать доказанным (Герасимова и др., 2008), то воздействие этих факторов на продукционный потенциал часто трактуется неоднозначно. Кроме того, наблюдаемые изменения численности и биомассы могут быть следствием изменений как темпов естественной смертности, так и темпов роста особей. В большинстве случаев не критическое для выживаемости особей повышение температуры воды положительно сказывается на темпах их роста (Золотарев, 1989), но оно же может сопровождаться и уменьшением кормовой базы, особенно в приполярных областях (ACIA, 2005). Именно поэтому вопрос о влиянии климатических факторов на донные экосистемы в конкретных случаях часто остается без ответа.

Чтобы определить эффект климатического воздействия на морскую экосистему, необходимы наблюдения, осуществляемые в течение долгого времени, дабы четко отличить изменения, которые могут происходить сезонно, от изменений с многолетней периодичностью. К сожалению, такие масштабы наблюдений редко возможны при их осуществлении по традиционным схемам мониторинга, направленным на получение всеобъемлющего представления о системе в одномоментном аспекте. Такая неспособность традиционных подходов оценить изменчивость морских экосистем в течение достаточно продолжительных временных интервалов может быть преодолена при использовании хронобиологических показателей. Одна из таких возможностей — анализ ежегодных приростов раковины морских дву-

створчатых моллюсков, которые могут жить десятилетиями и даже столетиями (Золотарев, 1989). Они ведут неподвижный или малоподвижный образ жизни и часто доминируют по биомассе во многих донных сообществах. На рост моллюсков влияют два основных фактора — температура и пища, а поэтому изменения в приросте их раковины могут отражать изменения в силе воздействия этих факторов на протяжении всей жизни животного.

Приросты большинства двустворчатых моллюсков могут быть оценены по расстояниям между зимними кольцами приостановки или замедления роста на створках (Алимов, 1981; Золотарев, 1989). Изменения в темпах роста арктического морского двустворчатого моллюска *Serripes groenlandicus* недавно были связаны с крупномасштабными региональными и локальными климатическими явлениями (Carroll et al., 2008, 2011). Показано, что различные поселения этих моллюсков имеют разные темпы роста, которые обусловлены факторами окружающей среды и которыми управляют климатические изменения разного масштаба. Эти результаты подтвердили важность моллюсков как биоиндикаторов для идентификации изменчивости морских экосистем, однако некоторые расхождения в трактовке выявленной изменчивости темпов их роста (Carroll et al., 2008, 2011) побудили автора настоящей публикации продолжить выполненные им ранее исследования.

Чтобы распознать ответ моллюсков и других донных обитателей на изменения в условиях окружающей среды, необходимо иметь результаты наблюдений за температурой, вертикальным перемешиванием водных масс, придонной гидродинамикой, первичной продукцией за нисходящим потоком фитодетрита, которые оказывают непосредственное воздействие на организм. Сопоставление этих условий с изменениями в мягких частях тела животных невозможно из-за быстрого обновления таких тканей. В то же время последовательное сохранение истории роста за счет неравномерной кольцеобразной концентрации кальция, магния, устойчивых изотопов кислорода и органического материала в раковинах двустворок позволяет косвенно проследивать изменения интенсивности питания животного и условий окружающей среды в течение всей его жизни.

Автор исследовал изменчивость роста в двух поселениях сердцевидки гренландской (*Serripes groenlandicus* Bruguiere, 1789) в Баренцевом море по раковинам моллюсков, собранным 20 лет назад. *S. groenlandicus* — широко распространенный высокобореально-арктический двустворчатый моллюск (Наумов, 2006) с максимальными размерами раковины около 100 мм (Скарлато, 1981) и максимальным возрастом порядка 40 лет (Кузнецов, 1960; Kilada et al., 2007). В зависимости от глубины обитания (5—125 м) эти моллюски питаются преимущественно либо фитопланктоном, либо фитодетритом, отфильтровывая пищу из воды с помощью жабр.

8.1. Склероконхиологический анализ

Для анализа приростов использовались раковины моллюсков, выловленных прижизненно автором с помощью трала Сигсби во время экспедиций на исследовательских судах «Академик Александр Карпинский» в

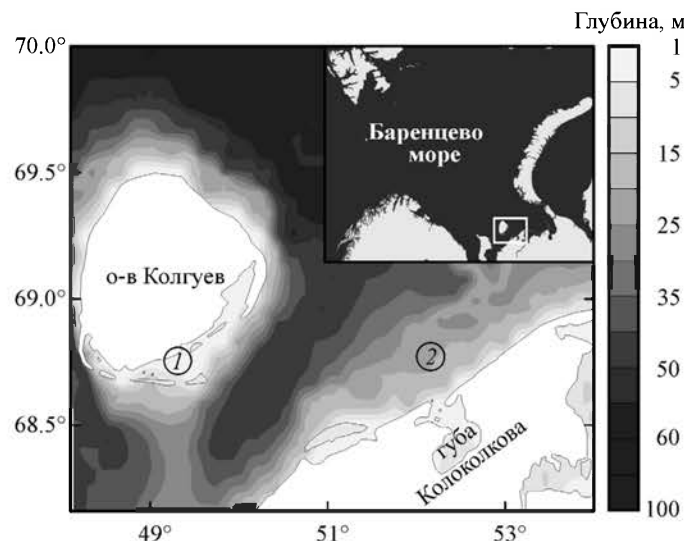


Рис. 91. Места сбора моллюсков в Баренцевом море.

1 — у южной оконечности о-ва Колгуев; 2 — к северу от губы Колоколкива. На оси ординат широта дана с десятичными долями градуса.

1991 г. и «Дальние Зеленцы» в 1992 г. В первой экспедиции материал (37 раковин) был собран у южной оконечности о-ва Колгуев (рис. 91) на глубине 5—6 м, а во второй (42 раковины) — к северу от губы Колоколкива Тиманского берега на глубине 23 м. Из всего исходного материала отбирались только живые моллюски в возрасте (по предварительной оценке) не менее 5 лет.

Внешние линии роста на раковинах моллюска — ежегодные темные кольца, соответствующие зимним остановкам роста (Kilada et al., 2007), были использованы для определения ежегодных приростов. Каждое ежегодное приращение было оценено как линейное расстояние от середины участка между двумя соседними темными кольцами до середины следующего участка между соседними темными кольцами вдоль оси, совпадающей с самым большим расстоянием от макушки раковины до ее заднего нижнего края (рис. 92). Измерения были сделаны с использованием программного обеспечения Grapher-6 по фотографиям раковин, выполненным с высоким разрешением с расстояния 2 м во избежание искажения естественных пропорций на изображениях.

Прирост раковин уменьшается с возрастом (рис. 93), поэтому для сравнения таких величин у разновозрастных особей в конкретные годы эти величины необходимо стандартизировать. Для этого может быть использован метод Джонса (Jones et al., 1989), в соответствии с которым стандартизация осуществляется с учетом теоретических приростов, вычисленных по функции роста Берталанфи для конкретных особей. При этом реальные приросты делятся на приросты, вычисленные по формуле, в результате чего получается так называемый стандартизированный индекс роста (*SGI*), который может использоваться для сравнения темпов роста в разные годы

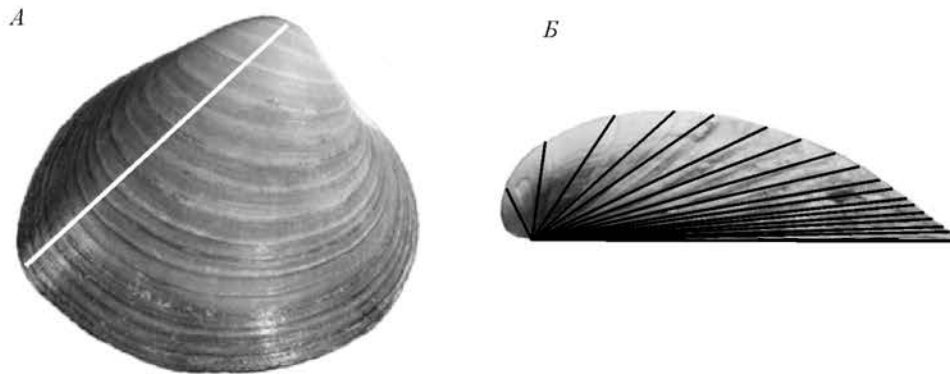


Рис. 92. Схема секущей линии для измерения ежегодных линейных приростов раковин (А) и векторы, длина которых (в Grapher-6) соответствует размерам раковин в момент зимних остановок роста (Б).

не только конкретных особей (Carroll et al., 2008), но и целых групп, поскольку онтогенетические изменения в росте нивелируются, а дисперсия всего ряда выравнивается (Fritts, 1976). При этом стандартизированные значения приростов за одни и те же годы для всех особей из конкретного изучаемого местообитания суммируются и вычисляются средние значения *SGI*, многолетний ряд которых в дальнейшем и анализируется.

Вместе с тем опыт автора показывает, что использование функции Бергаланфи для моделирования роста долгоживущих беспозвоночных не всегда дает хорошие результаты (Денисенко, 1989, 1997в), поскольку вычисляемые по ней теоретически предельные размеры или масса организмов достаточно часто существенно превышают реально наблюдаемые в природе. В связи с этим для оценки теоретических приростов нами была выбрана функция на основе формулы Гомперца, которая уже давно и успешно используется для моделирования роста различных организмов (Bayne, Worrall, 1980; Kennish, Loveland, 1980; Gorny et al., 1993; Nakaoka, Matsui, 1994; Katsanevakis, Maravelias, 2008) с дефинитивными линейными размерами или массой:

$$L_t = L_{\infty} \cdot e^{-k(t-i)},$$

где L_t — размеры организма в возрасте t ; L_{∞} — теоретически возможные предельные размеры этого же организма; k — константа роста; i — абсцисса точки перегиба кривой.

Ежегодный теоретический прирост оценивался по формуле (Winsor, 1932)

$$\frac{dL_t}{dt} = k \cdot L_t \cdot \log \left(\frac{L_{\infty}}{L_t} \right).$$

Кроме *SGI* был предложен и использован другой показатель, представляющий собой отношение разности реального и теоретического размера к ежегодному теоретическому приросту. Фактически, если рассматривать год как достаточно маленькую единицу времени, получаемая подобным

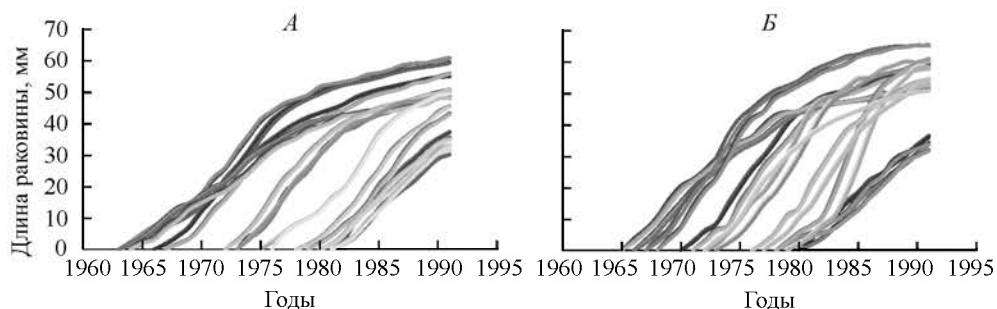


Рис. 93. Индивидуальные кривые линейного роста моллюсков из разных местообитаний.

A — к югу от о-ва Колгуев; *B* — к северу от губы Колоколкова.

образом величина может быть обозначена как *RDD* — (ratio of difference and derivative).

Полученные ряды индивидуальных ежегодных приростов, привязанных к конкретным годам, для самых старых моллюсков анализировались попарно с рядами для молодых моллюсков методом кросскорреляции (Nummer, 2012). Наличие небольших достоверных «лагов» рассматривалось как результат незафиксированного или двойного кольца роста у старой особи на краю раковины. При возможности ошибка измерений исправлялась, в противном случае ряд исключался из анализа. Проверенные таким образом ряды стандартизированных темпов ежегодного прироста моллюсков использовались для вычисления средних значений и их доверительных 95%-ных интервалов в поселениях.

Для оценки зависимости индексов роста моллюсков в Печорском регионе от климатических характеристик использовалась стандартная линейная регрессия и пошаговая мультирегрессия (Боровиков, 2003):

$$y = b_1x_1 + b_2x_2 + \dots + b_nx_n + a,$$

где n — количество независимых переменных, обозначенных как $x_1 \dots x_n$; b — коэффициенты при переменных; a — свободная константа. Во избежание получения псевдокорреляций из-за возможной взаимообусловленности независимых переменных вычисления проводились по алгоритмам гребневой регрессии (Боровиков, 2003). Для оценки качества регрессии использовались «скорректированные» — «adjusted» коэффициенты детерминации:

$$R_{ad}^2 = 1 - (1 - R^2) \cdot \frac{n}{n - N},$$

где R^2 — коэффициент детерминации; n — количество исходных наблюдений; N — количество параметров в модели, включая свободную константу. Достоверность регрессии оценивалась по критерию Фишера и точечным диаграммам наблюдаемых и предсказанных значений зависимой переменной. Надежность предикторов оценивалась по уровню вероятности нулевой гипотезы для их коэффициентов, а также методом сравнения их частных и полустатных корреляций с зависимой переменной.

8.2. Линейный рост и стандартизированные темпы роста

Рост моллюсков из двух разных местообитаний достаточно сильно варьирует. Кривые индивидуального линейного роста у южной оконечности о-ва Колгуев характеризуются большей предельной длиной раковины и несколько бóльшим значением абсциссы точки перегиба (рис. 94). Такая визуальная оценка лишь частично соответствует параметрам вычисленных уравнений группового роста (табл. 31), поскольку рассчитанные для них 95%-ные доверительные интервалы позволяют говорить лишь о значимых отличиях для теоретически предельной длины раковины. При этом обращают на себя внимание практически одинаковые значения констант роста, достоверно не отличающиеся абсциссы точек перегиба и то, что в обеих выборках имеются долгоживущие особи с относительно высокими и относительно низкими темпами роста.

В соответствии с вышеприведенными параметрами уравнений можно заключить, что средние темпы роста моллюсков к югу от о-ва Колгуев действительно несколько выше, чем темпы роста к северу от губы Колоколкова. Для обоих районов получены кривые с более высокими и более низкими темпами роста после точки перегиба.

Значения *SGI* стохастически колеблются в обоих местообитаниях (рис. 95). В районе к югу от о-ва Колгуев можно наблюдать слабовыраженный положительный тренд, который начинается примерно в 1977 г. В районе к северу от губы Колоколкова наблюдаются два положительных последовательных тренда, первый из которых начинается примерно в 1968 г., а второй — в 1980 г.

Значения *RDD* колеблются менее стохастично (рис. 96), чем значения *SGI*, локальные тренды на их графиках более выражены, но практически не совпадают с таковыми для *SGI*. Взаимная линейная корреляция рядов *RDD* для разных районов составляет 0.834, а рядов *SGI* — только 0.376.

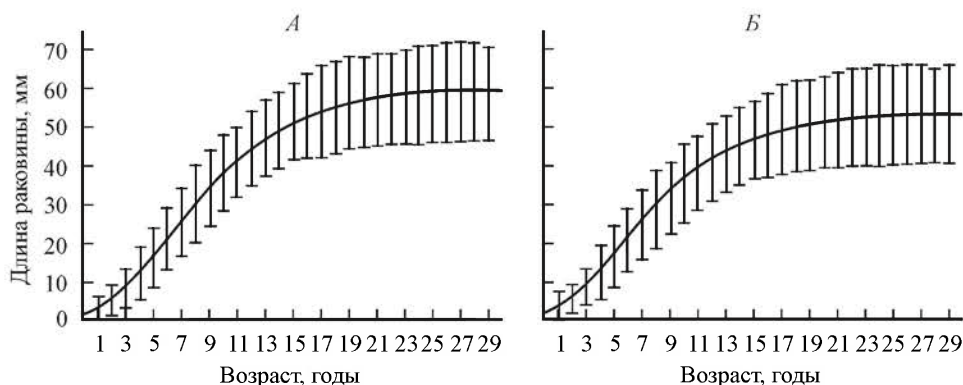


Рис. 94. Кривые группового роста моллюсков, построенные по уравнению Гомперца (*жирная линия*), и 95%-ные доверительные интервалы регрессий для разных местообитаний.

Обозначения те же, что и на рис. 93.

Таблица 31

Параметры уравнений Гомперца, аппроксимирующих рост моллюсков
в разных местообитаниях

Местообитание	R^2	L_∞	k	i
К югу от о-ва Колгуев	0.898	60.31 ± 2.60	0.2059 ± 0.0268	6.254 ± 0.367
К северу от губы Колоколкова	0.864	53.14 ± 1.29	0.2156 ± 0.0147	5.749 ± 0.210

Примечание. Приводятся средние значения и 95%-ный доверительный интервал.

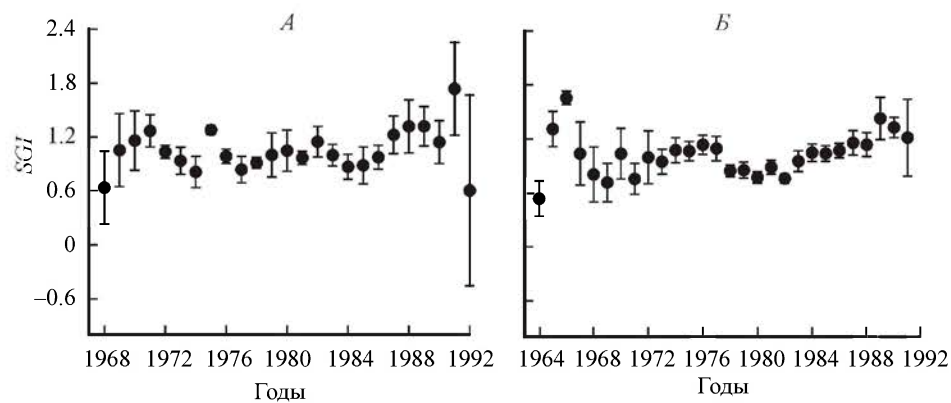


Рис. 95. Стандартизированные темпы роста моллюсков (SGI) в разных местообитаниях. A — к югу от о-ва Колгуев; B — к северу от губы Колоколкова; вертикальные линии — стандартные погрешности средних.

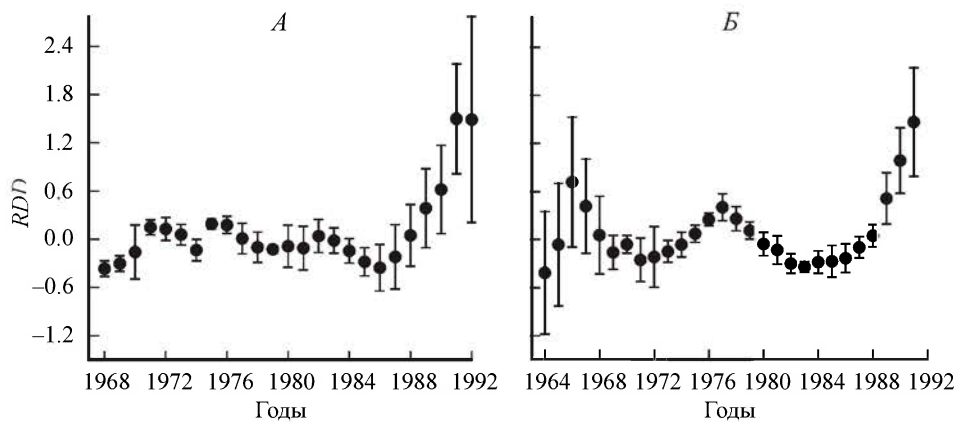


Рис. 96. Стандартизированные темпы роста моллюсков (RDD) в разных местообитаниях. Обозначения те же, что и на рис. 95.

Автокорреляция значений в рядах при лаге 1 год выше для *RDD* (0.8), нежели для *SGL* (0.6), но в районе к югу от о-ва Колгуев она ниже для обоих типов рядов, нежели в районе к северу от губы Колоколкова.

8.3. Связь темпов роста с климатическими параметрами

Выполненный мультирегрессионный анализ показал, что по имеющимся материалам могут быть построены достаточно адекватные модели зависимости ежегодных приростов раковин моллюсков от таких климатических параметров, как *NAO*, *AO*, *AMO* (усредненная температура поверхностного слоя воды в Северной Атлантике) и уровень атмосферных осадков (рис. 97).

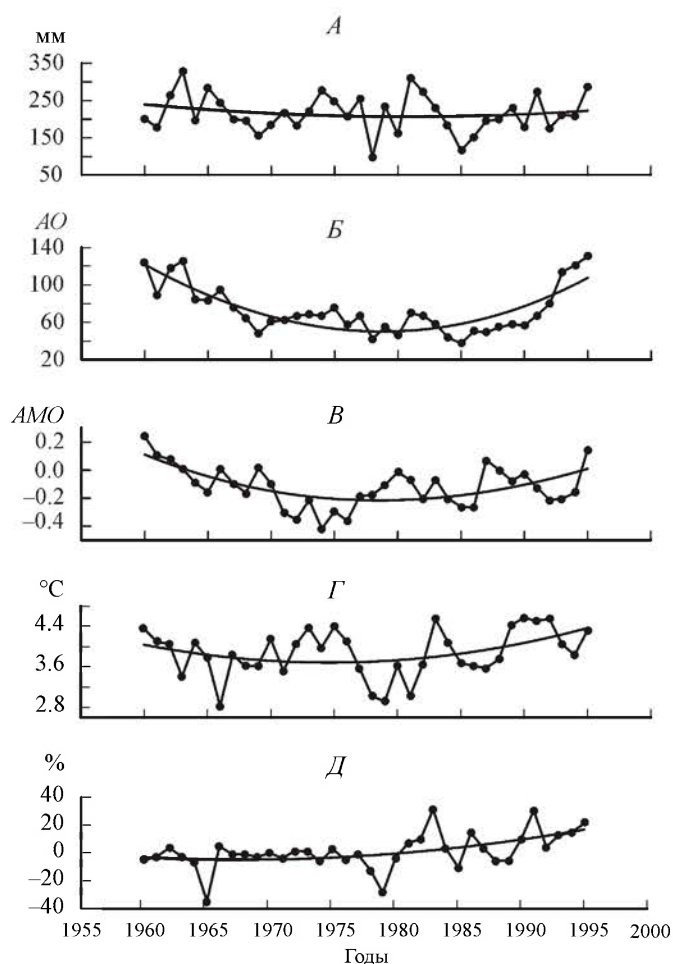


Рис. 97. Многолетние ряды динамики и линейные тренды исследованных климатологических параметров.

A — летние осадки, мм; *Б* и *В* — индексы *AO* (*Б*) и *AMO* (*В*); *Г* — температура воды для разреза «Кольский меридиан», °C; *Д* — сток р. Печоры, отклонение от среднееголетнего значения, %.

Таблица 32

Параметры гребневой мультирегрессии для *SGI* из района
к югу от о-ва Колгуев ($R^2 = 0.186$; $n = 25$)

Члены мультирегрессии	<i>B</i>	Ошибка <i>B</i>	β	Ошибка β	<i>p</i>
Константа	0.047	0.444	—	—	0.917
Среднегодовое количество осадков*	0.031	0.011	0.683	0.244	0.011
<i>AO</i>	−0.011	0.005	−0.499	0.248	0.057
$T^{\circ}\text{C}$ воды вдоль 33°30' с. ш.	0.159	0.098	0.330	0.202	0.118
<i>NAO</i>	−0.118	0.096	−0.247	0.202	0.234

Примечание. * См. пояснения к табл. 2.

К сожалению, адекватные модели зависимости ежегодных приростов раковин моллюсков от климатических параметров могут быть построены только с использованием *RDD*-индексов роста. При использовании *SGI*-индексов качество получаемых моделей весьма далеко от приемлемого (табл. 32).

Так, например, значимость регрессии, параметры которой приведены в табл. 32, невелика ($p < 0.087$), скорректированный коэффициент детерминации очень мал — 0.186. Из значимых климатических предикторов в регрессию вошло лишь среднегодовое количество осадков. В то же время аналогичная регрессия для *RDD* в этом же районе вполне значима, включает три значимых предиктора (*NAO*, *AO*, количество летних осадков) и еще один, балансирующий на гра-ни 0.05 значимости нулевой гипотезы, — $T^{\circ}\text{C}$ воды вдоль 33°30' с. ш. (табл. 33).

Сопоставление частных (R_1) и получастных (R_2) корреляций предикторов с зависимой переменной гребневой регрессии для *RDD* из района к югу от о-ва Колгуев (табл. 34) показывает, что все получастные корреляции меньше частных и ни одна из них не имеет знака, противоположного частной. Общая скоррелированность предикторов между собой — небольшая (см. столбец «Т»).

Таблица 33

Параметры гребневой мультирегрессии для *RDD* из района
к югу от о-ва Колгуев ($R^2 = 0.710$; $n = 25$)

Члены мультирегрессии	<i>B</i>	Ошибка <i>B</i>	β	Ошибка β	<i>p</i>
Константа*	−1.192	0.345	—	—	0.003
<i>NAO</i> *	0.306	0.081	0.445	0.117	0.001
<i>AO</i> *	0.018	0.005	0.569	0.148	0.001
Количество осадков в летний период*	−0.002	0.001	−0.326	0.135	0.026
$T^{\circ}\text{C}$ воды вдоль 33°30' с. ш.	0.173	0.085	0.247	0.121	0.055
<i>AMO</i> *	0.363	0.296	0.135	0.110	0.235

Примечание. * См. пояснения к табл. 2.

Таблица 34

Результаты анализа частных (R_1) и получастных (R_2) корреляций предикторов гребневой мультирегрессии для RDD из района к югу от о-ва Колгуев ($n = 25$)

Члены мультирегрессии	β	R_1	R_2	T	p
NAO^*	0.445	0.656	0.416	0.877	0.001
AO^*	0.569	0.660	0.421	0.548	0.001
Количество осадков в летний период*	-0.326	-0.484	-0.265	0.660	0.026
$T^{\circ}C$ воды вдоль $33^{\circ}30'$ с. ш.*	0.247	0.425	0.225	0.823	0.055
AMO	0.135	0.271	0.135	1.000	0.235

Примечание. * См. пояснения к табл. 2.

Соответствие прогнозируемых моделью и наблюдаемых значений RDD для района к югу от о-ва Колгуев более чем удовлетворительное ($R^2 = 0.849$), хотя дугообразное расположение точек может говорить о нелинейной связи некоторых из предикторов с зависимой переменной (рис. 98).

Для мультирегрессии SGI из района к северу от губы Колоколкова алгоритм вычислений выбрал в качестве значимого предиктора сглаженные трехлетние значения индекса AO . Как и в случае с районом к югу от о-ва Колгуев, качество модели оказалось не вполне удовлетворительным (табл. 35), хотя коэффициент детерминации здесь несколько выше и вероятность нулевой гипотезы для регрессии всего лишь 0.022. При полученных параметрах регрессии дальнейшая проверка ее на адекватность лишена всякого смысла.

В противоположность SGI мультирегрессия для RDD из района к северу от губы Колоколкова, как и в случае с районом к югу от о-ва Колгуев, оказалась вполне адекватной (табл. 36), хотя и несколько более слабой. Частная (R_1) и получастная (R_2) корреляции для единственного предиктора (сглаженные трехлетние значения AO) мало различаются, а скоррелированность его с другими возможными предикторами практически равна нулю (табл. 37). Соответствие прогнозируемых моделью и наблюдаемых значений RDD для района к югу от губы Колоколкова вполне удовлетворительное ($R^2 = 0.695$), хотя несколько дугообразное расположение точек, как и в случае для района к югу от о-ва Колгуев, может говорить о нелинейной связи некоторых из предикторов с зависимой переменной (рис. 99).

Таблица 35

Параметры гребневой мультирегрессии для SGI из района к северу от губы Колоколкова ($R^2 = 0.203$; $n = 28$)

Члены мультирегрессии	B	Ошибка B	β	Ошибка β	p
Константа*	0.597	0.199	—	—	0.006
AO , сглаженные 3-летние значения*	0.546	0.203	0.445	0.166	0.013
AO	0.005	0.003	0.282	0.166	0.102

Примечание. * См. пояснения к табл. 2.

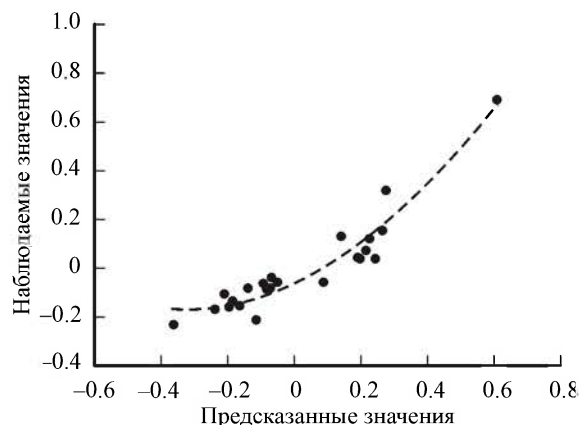


Рис. 98. Соответствие наблюдаемых и предсказанных мультирегрессионной моделью значений *RDD* для района к югу от о-ва Колгуев.

Несмотря на то что мультирегрессия для *SGI* в районе губы Колоколка в целом не достоверна, значимым предиктором в ней, как и для *RDD*, выступают сглаженные 3-летние значения *АО*. Обращает на себя внимание и то, что в районе к югу от о-ва Колгуев набор предикторов в незначимой регрессии для *SGI* практически такой же (за исключением *АМО*), как и для *RDD* (табл. 32; см. также разд. 4.1, табл. 3).

Результаты анализа линейного роста *Serripes groenlandicus* в изученных местообитаниях в юго-восточной части Баренцева моря показывают, что моллюски, живущие на мелководье, растут быстрее при больших дефинитивных размерах, но практически при такой же константе роста, что и в относительно глубоководном поселении. Возраст перегиба кривой (около 6 лет) в обоих поселениях практически полностью совпадает с найденным для Восточной Канады возрастом поселений при 100%-ной половой зрелости особей (Kilada et al., 2007).

Более быстрый рост моллюсков на мелководье неудивителен. На меньших глубинах до дна доходит больше живого фитопланктона и продуцируемого им фитодетрита. Волновое перемешивание обеспечивает постоянный приток биогенов из придонных слоев воды и литоральной зоны, что обеспечивает высокую первичную продуктивность планктонного сообщества в течение всего светового сезона в году.

Таблица 36

Параметры гребневой мультирегрессии для *RDD* из района к северу от губы Колоколка ($R^2 = 0.607$; $n = 28$)

Члены мультирегрессии	<i>B</i>	Ошибка <i>B</i>	β	Ошибка β	<i>p</i>
Константа*	-0.922	0.322	—	—	0.008
<i>АО</i> , сглаженные 3-летние значения*	1.633	0.267	0.712	0.166	0.000
Количество осадков за год	0.014	0.009	0.180	0.116	0.134

Примечание. * См. пояснения к табл. 2.

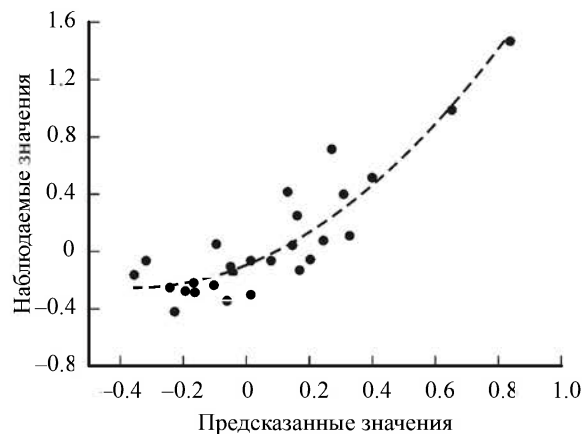


Рис. 99. Соответствие наблюдаемых и предсказанных мультирегрессионной моделью значений *RDD* для района к северу от губы Колоколкова.

На глубинах 20—30 м поток фитодетрита на дно менее интенсивен и при наличии сезонного пикноклина ограничен 1—2 месяцами в году. Вместе с тем среднегодовая температура воды здесь, по-видимому, несколько выше, так как предельные теоретические размеры моллюсков меньше, чем на мелководье. Ранее для двусторчатых моллюсков *Chlamys islandica* из разных районов Баренцева моря было показано наличие обратной статистической зависимости между теоретически предельными размерами и константой роста, а для константы роста — наличие прямой зависимости от температуры воды (Денисенко, 1989). И действительно, сильное зимнее охлаждение сказывается быстрее и сильнее на мелководье, чем вдали от берега на большей глубине. Освобождение водной поверхности ото льда также наступает быстрее вдали от берега (Лаппо, 1945).

Стандартизированные темпы роста моллюсков, вычисленные разными методами, различаются достаточно сильно (см. разд. 2.1, рис. 5 и 6). Так, линейная регрессия между *SGI* и *RDD* для первого района исследований практически отсутствует, а для второго она незначительна ($R^2 = 0.28$). Если на графиках *RDD* просматриваются некие крупномасштабные тренды, то на графиках *SGI* присутствует преимущественно лишь мелкомасштабный стохастический шум. Случайные и частые колебания *SGI* могут быть всего лишь «белым шумом», не несущим какой-либо информации о

Таблица 37

Результаты анализа частных (R_1) и получастных (R_2) корреляций предикторов гребневой мультирегрессии для *RDD* из района к северу от губы Колоколкова ($n = 28$)

Члены мультирегрессии	β	R_1	R_2	T	p
<i>АО</i> , сглаженные 3-летние значения*	0.712	0.774	0.738	1.000	0.000
Количество осадков за год	0.180	0.296	0.187	1.000	0.134

Примечание. * См. пояснения к табл. 2.

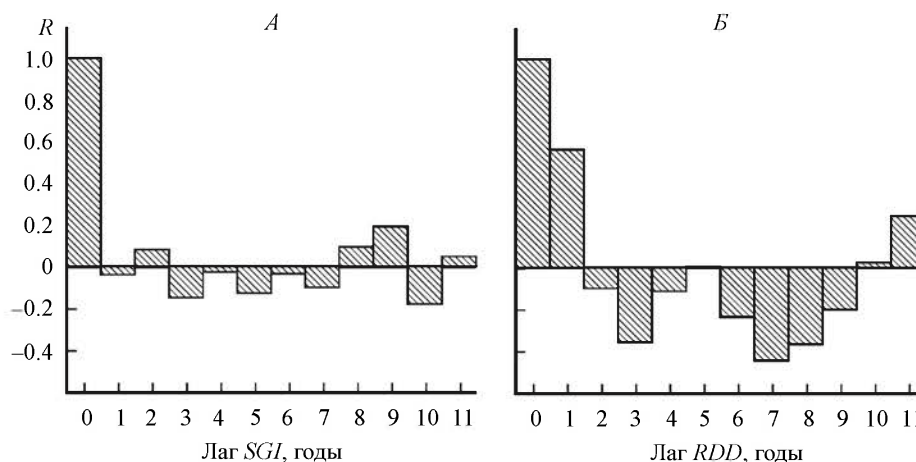


Рис. 100. Диаграммы автокорреляции (R) рядов SGI (А) и RDD (Б) для района к югу от о-ва Колгуев.

глобальных и локальных воздействиях климатических факторов, а отражающим лишь усредненные индивидуальные физиологические особенности изученных моллюсков. В пользу этого говорит практически полное отсутствие значимой автокорреляции в изученных рядах SGI (рис. 100), в то время как для рядов RDD свойственна значимая автокорреляция со сдвигом до 2 лет. Последнее может свидетельствовать о «внутренней сглаженности» рядов RDD , их некоторой инертности и меньшей «засоренности» стохастическим шумом, что позволяет им более адекватно, нежели SGI , отражать климатические изменения. При этом для большинства самых изученных климатических рядов, вошедших в состав значимых предикторов, построенных мультирегрессий, свойственна автокорреляция примерно с такими же лагами, как и для RDD , что обусловлено естественной инертностью в изменчивости соответствующих факторов.

Результаты мультирегрессионного анализа показывают достаточно большую зависимость темпов роста моллюсков от основных климатических показателей в Северном полушарии. Для RDD на мелководье у о-ва Колгуев значимыми положительными предикторами выступают NAO и AO с соответствующими долями влияния на зависимую переменную — 42 и 53 % соответственно. Достоверным отрицательным предиктором является количество осадков в летний период с долей влияния 30 %. Для местообитания у губы Колоколкова значимым предиктором выступают сглаженные 3-летние значения AO с долей влияния на зависимую переменную 80 %. Количество осадков также присутствует в модели, но на незначимом уровне.

Наблюдаемое различие в самих предикторах и в их количестве для разных местообитаний, по-видимому, не случайно. Влияние NAO в Баренцевом море, выражающееся в усилении течения Гольфстрим за счет возрастающего количества проникающих на восток циклонов, ограничивается Канино-Колгуевским мелководьем (Адров, Денисенко, 1996). В то же время AO оказывает воздействие на все регионы Арктики и поэтому присутствует в качестве предикторов в моделях для RDD обоих поселений. Усиление

ние *АО* дает эффект, сходный с усилением *NAO*, но сопровождающийся не столько повышением температуры воды, сколько усилением вертикального перемешивания водных масс штормами и обогащением тем самым фотической зоны биогенами. Природа этих явлений практически не взаимосвязана — корреляция отсутствует полностью, и их можно считать независимыми предикторами.

Отрицательное влияние количества осадков в летнее время на темпы роста моллюсков на мелководье у о-ва Колгуев может объясняться тем, что после обильных дождей многочисленные ручьи и речки выносят в море много продуктов размыва мягких осадочных пород, из которых сложен остров. В результате сильно понижается прозрачность вод в прибрежной зоне острова и снижается интенсивность фотосинтеза даже на небольшой глубине. Поселение моллюсков к северу от губы Колоколкова расположено намного дальше от берега, чем поселение у о-ва Колгуев, и может быть в гораздо меньшей степени подвержено негативному воздействию летних осадков.

Таким образом, результаты анализа межгодовых линейных приростов *Serripes groenlandicus* в период с 1965 по 1992 г., характеризующийся достаточно разными условиями окружающей среды в конкретных местообитаниях в юго-восточной части Баренцева моря, позволили установить зависимость роста моллюсков от многолетних изменений ряда климатических показателей. Предложенный *RDD*-индекс дал гораздо более адекватные результаты, нежели *SGL*, и кроме моллюсков его можно рекомендовать для изучения роста прочих беспозвоночных, имеющих регистрирующие возраст структуры, а также для рыб, рептилий и других позвоночных животных.

Вместе с тем вопрос о влиянии климатических факторов на продуктивность донных экосистем остается в значительной степени открытым. Неизвестно, в каком направлении будет меняться первичная продуктивность конкретных районов при тех или иных климатических трендах и будет ли это изменение компенсировать или усиливать воздействие температуры — одного из основных показателей многолетних изменений климата — на морские донные экосистемы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Донная фауна Баренцева моря характеризуется достаточно большим разнообразием, которое по богатству видов сопоставимо с разнообразием зообентоса, обитающего в более низких широтах Мирового океана (Kendall, Aschan, 1993; Larsen et al., 2004). Поскольку море одновременно подвержено влиянию как атлантических вод, так и вод арктического происхождения, здесь присутствуют элементы фауны, обычные как для морей умеренных широт, так и для арктических морей (Зенкевич, 1963; Grebmeier et al., 1989). Аналогичная ситуация наблюдается и в Печорском море. Его донная фауна, по результатам съемок 90-х годов оказалась более разнообразной по сравнению со многими другими, типично арктическими районами Арктического бассейна, например такими как Чукотское море (Feder et al., 1994) или шельфовые районы арктического побережья Канады (Thomson, 1982; Stewart et al., 1985). Вполне возможно, что такое богатство фауны Печорского моря есть отражение взаимодействия разных типов водных масс (атлантической, арктической и прибрежной, подверженной пресноводному стоку).

Основные показатели зообентоса Баренцева моря, такие как общая биомасса, общее количество особей, количество видов и не идентифицированных до вида крупных таксонов, количество трофических групп, биомассы фильтраторов, собирающих детритофагов, грунтоедов и хищников, а также информационное разнообразие видов по количеству особей в разной степени статистически связаны.

Распределение биомассы зообентоса в Баренцевом море демонстрирует обратную зависимость от глубины, придонной температуры, содержания пелита в осадках и положительную связь с продолжительностью ледового покрова 20%-ной сплоченности. Значительная зависимость биомассы от глубины объясняется уменьшением вертикального потока фитодетрита за счет потребления последнего зоопланктоном и бактериальной деструкции. При этом распределение общей продукции зообентоса, как и биомассы, обратно пропорционально глубине и придонной температуре. Последний фактор, по-видимому, маскирует другие неучтенные факторы, как например увеличение дыхания самого макрозообентоса, ускоренное разложение

бактериями оседающего фитодетрита — основного пищевого ресурса донных беспозвоночных и поглощение его мейобентосом при повышении температуры.

В свою очередь содержание органического вещества в донных осадках обратно пропорционально придонной температуре и сортированности осадков, но пропорционально продолжительности ледового покрова 20%-ной сплоченности, глубине моря и содержанию пелита в осадках.

Распределение среднегодовых величин первичной продукции в Баренцевом море значимо не влияет на распределение биомассы зообентоса. Однако результаты исследований, выполненных в 2003 г. в северо-центральной части моря, однозначно свидетельствуют о существовании прямой зависимости биомассы зообентоса от концентрации хлорофилла в донных осадках. В свою очередь максимумы фитопигментов в осадках открытой части моря определяются положением и продолжительностью кромки сезонного льда.

Сезонная ледовая кромка, таким образом, должна рассматриваться как один из основных факторов увеличения первичной продукции планктона и интенсивности вертикального потока фитодетрита, что в совокупности обуславливает существование в открытых районах арктических морей достаточно обширных максимумов продуктивности зообентоса.

Феномен наибольшей для Баренцева моря региональной биомассы зообентоса в Печорском море объясняется далеко не сверхвысокими величинами ежегодной первичной продукции и поступлением большого количества аллохтонной органики. Главной причиной может быть то, что в данном регионе проходит система стационарных полыней в зимнее время, а в весенне-летний период на акватории вплоть до середины июля встречаются плавающие льды. Оба названных фактора, как это было показано выше (см. разд. 4.3), способствуют возникновению сезонных высокоинтенсивных потоков планктогенного фитодетрита на дно. При этом биомасса фитопланктона в разреженных тающих льдах достигает 1 г С/м³ (Макаревич, 1998). В целом зообентос утилизирует 30—40 % ежегодно оседающего на дно фитодетрита из фотического слоя пелагиали.

Общее количество видов макрозообентоса в Баренцевом море, по-видимому, превышает 3000, но 75—80 % суммарной биомассы образуют 15—20 таксонов преимущественно в ранге вида (Denisenko, 2004b). При этом 40—50 % биомассы приходится на 7—10 видов. В целом по водоему это двустворчатые моллюски *Tridonta borealis*, *Astarte crenata*, *Macoma calcarea* и *Ciliatocardium ciliatum*, усоногие раки рода *Balanus*, морские ежи, в основном *Strongylocentrotus pallidus*, голотурия *Cucumaria frondosa*, губки *Geodia baretti* и *Thenea muricata*, сипункулида *Golfingia margaritaceum*.

Поселения фонообразующих видов в Баренцевом море во все периоды исследований различались как по площади обитания и биоресурсам, так и по биомассе. Несмотря на заметные различия долей двустворчатых моллюсков в суммарной биомассе зообентоса, их биомасса и расположение локальных максимумов были достаточно близкими в разные периоды исследований для северо-центральной части Баренцева моря.

Губки, составлявшие в 1924—1932 гг. значительную часть зообентоса, в более поздние периоды исследований значительно сократили ареал свое-

го массового развития, отступив далеко на запад и снизив биомассу в несколько раз. В 1968—1970 гг. биомасса полихет уменьшилась почти вдвое, а биомасса гефирей была наибольшей.

Трофическая структура зообентоса Баренцева моря во все периоды исследований характеризовалась заметной стабильностью в соотношениях биоресурсов животных с разными типами питания. В северо-центральной части моря фильтрационное питание лишь незначительно преобладало над детритным типом питания, а в водоеме в целом однозначно превалировал фильтрационный тип питания. При этом из-за вертикальной ярусности трофических группировок площади поселений животных с различным типом питания перекрываются практически полностью, а изобенты — на 20—50 %.

Местоположение биогеографических границ в Баренцевом море, независимо от использования качественных или количественных материалов, хорошо соответствует расположению региональных фронтальных зон. При этом в случае учета биомассы, как и в случае учета простого соотношения бореальных и арктических форм, граница между бореальной и арктической областями четко соответствует зонам расположения полей придонной температуры с градиентами более $2\text{ }^{\circ}\text{C}/0.7^{\circ}\text{ ф}$.

Вместе с тем доминирование широко распространенных бореально-арктических видов при наличии небольшого количества высокобореально-арктических форм в зообентосе Печорского моря подтверждает существующее мнение (Антипова и др., 1989) о том, что эта часть Баренцева моря является переходной зоной между Атлантической бореальной и Арктической биогеографическими областями и не принадлежит к типично арктическим регионам, как это считалось ранее (Филатова, 1957; Антипова, 19756).

Многолетние гидрологические флуктуации в Баренцевом море скоррелированы на уровне статистической тенденции с *NAO* и никак не скоррелированы с *AO*, что свидетельствует о большем влиянии на водоем Атлантики, нежели Арктики. Однако сравнительная устойчивость биогеографических границ в Баренцевом море свидетельствует об относительно малом воздействии современных климатических флуктуаций на соотношение видов разной биогеографической природы в текущий исторический период. При этом многолетняя изменчивость ареалов и биомассы фонообразующих таксонов и трофических групп во многих случаях также труднообъяснима данными переменами.

Достаточно отчетливые климатически обусловленные изменения состояния зообентоса обнаружены в Печорском море на уровне изменчивости ареалов и биомассы фонообразующих видов, а также вдоль разреза «Кольский меридиан» на уровне изменчивости структуры донных сообществ (Денисенко, 2005а; 2006а). В обоих случаях выявлению таких изменений в значительной степени способствовала сравнительно хорошая многолетняя изученность соответствующих районов, а в Печорском море помимо этого еще и практически полное отсутствие антропогенного воздействия в годы, предшествовавшие исследованиям.

Качественная и количественная структуры сообществ обрастания в Баренцевом море и последовательность их развития зависят не только от со-

става окружающей фауны и флоры и происхождения субстрата, но и от степени влияния сезонных изменений температуры, сглаживающихся с увеличением глубины обитания, а также от воздействия многолетних климатических флуктуаций. В сообществах, формирующихся в литоральной зоне, происходит периодическое обеднение качественного и количественного состава обрастания, а в сообществах сублиторали — плавное нарастание числа видов и их количественной представленности. При этом для литоральных сообществ на искусственных субстратах индекс видового разнообразия в 1.5 раза ниже, чем на природных субстратах жестких грунтов. В то же время в сублиторали разнообразие эпibiонтов на створках гребешков мало отличается от видового разнообразия обрастаний твердых естественных субстратов, несмотря на то что поверхность раковины моллюска в течение большей части его жизни постоянно нарастает.

В сублиторальных инфаунальных сообществах юго-западной части Баренцева моря отклик зообентоса на изменения климатического фактора, как показали наблюдения в 1995 и 1997 гг., происходит достаточно быстро. Реакция бентоса проявляется в изменении доли бореальных видов в фауне района исследований и в увеличении численности зообентоса в целом в результате интенсивного пополнения молодью популяций как бореальных, так и бореально-арктических видов.

Отмеченные изменения в распределении общей биомассы зообентоса и биомассы фонообразующих видов на западном принозовоземельском шельфе в прошлом столетии были обусловлены климатическими флуктуациями. Наблюдаемые современные изменения зообентоса в районе губы Черная, по мнению автора, также имеют естественную природу и не являются следствием проводившихся там в 50—60-х годах испытаний ядерного оружия. Преобладание в самом заливе собирающих детритофагов *Spiochaetopterus typicus*, *Chaetozone setosa* и грунтоедов *Maldane sarsi* указывает на то, что в центральной впадине губы происходит интенсивная седиментация терригенного материала, привносимого реками, ручьями и приливо-отливными течениями. На выходе из фиорда, несмотря на большую глубину, среди доминирующих форм помимо собирающих детритофагов и грунтоедов зарегистрирован подвижный сестонофаг *Tridonta borealis*, что указывает на существование здесь более интенсивной придонной гидродинамики и менее активной седиментации. Этим же может объясняться и большая биомасса зообентоса в этом районе моря.

Можно предполагать, что увеличение общей биомассы зообентоса в Печорском море после потеплений является результатом более высокой выживаемости молоди в большинстве видовых популяций и большей продуктивности последних за счет увеличения первичной продукции морских экосистем благодаря усилению циркуляции водных масс, способствующему дополнительной адвекции биогенов и ускорению их рециклинга.

Основные доминирующие в Печорском море представители зообентоса реагируют на гидрологические флуктуации с задержкой в несколько лет, которая в большинстве случаев обуславливается возрастом кульминации биомассы в их популяциях. Общее количественное развитие зообентоса в периоды исследований, значительно различающиеся по температурным условиям, демонстрирует разнонаправленные тренды преимущест-

венно на участках, подверженных воздействию трансформированных атлантических вод. С другой стороны, в периоды, незначительно различающиеся по температурным условиям, разнонаправленные тренды в развитии зообентоса проявляются преимущественно на участках, подверженных воздействию стока р. Печоры и беломорских вод, поступающих через Поморский пролив.

Таким образом, имевшие место изменения состояния донного населения в Печорском море следует рассматривать как вызванные естественными причинами преимущественно климатического характера. В результате потеплений здесь происходят увеличение биомассы зообентоса в зоне влияния усиливающегося Колгуево-Печорского течения и ее уменьшение — в центральной части моря и у юго-западной оконечности Новой Земли. Процесс похолодания сопровождается уменьшением биомассы в зоне влияния усиливающегося стокового течения р. Печоры и течения Литке и увеличением биомассы в центральной части моря и у юго-западной оконечности Новой Земли.

Несмотря на слабую выраженность современных, климатически обусловленных изменений состояния зообентоса, нельзя недооценивать возможность их значительного усиления в будущем. Выявленное увеличение общей биомассы зообентоса в Печорском море подтверждает общеизвестное мнение, что усиление циркуляции водных масс при потеплении должно сопровождаться общим повышением биопродуктивности морских экосистем. Однако для зообентоса Баренцева моря, как и для других арктических морей, важное значение имеет сезонная кромка льда, зонально обеспечивающая условия для существенного повышения продуктивности донных сообществ в арктическом регионе, но глобальное повышение температуры может привести к ее значительному сокращению и даже к полному исчезновению. Смена противоположных трендов многолетних изменений среднегодовой температуры воды в Баренцевом море и среднегодового стока р. Печоры на однонаправленные тренды после 1980 г. может указывать на разбалансированность глобальной климатической системы и продолжающееся устойчивое потепление.

Такая возможность вполне реальна. За последние 30 лет почти повсеместно произошло повышение температуры воздуха на 1—3 °С. Если эта тенденция сохранится, то, по прогнозам пяти мировых ведущих климатических центров, температура в текущем столетии повысится в среднем еще на 4—5 °С (АСИА, 2005), что однозначно повлечет за собой существенное сокращение криосферы. О сопутствующих катаклизмах можно только фантазировать, однако в арктических морях непременно произойдет значительное смещение ледовой кромки к северу. Если в Баренцевом море она переместится за пределы шельфа, то это не только вызовет смещение традиционных промысловых районов в том же направлении, но и приведет к многократному уменьшению запасов таких бентосоядных рыб, как например камбала-ерш, пикша и зубатка.

Вместе с тем, по мнению других экспертов (АСИА, 2005), интенсивное таяние ледников и увеличение речного стока могут вызвать замедление теплых течений так называемого панокееанического пояса, и это вернет температуру в приполярных областях в норму. Кроме того, распреснение

арктических вод будет способствовать более интенсивному льдообразованию и соответствующему повышению альбедо, что также способно привести к понижению температуры. Все это может замедлить или даже предотвратить катастрофические изменения в биоте Баренцева моря в случае дальнейшего повышения температуры воздуха на планете.

Одним из основных факторов, влияющих на многолетние изменения биомассы зообентоса, а следовательно и на сублиторальные сообщества Баренцева моря, являются донные траления. Отсутствие тралового промысла в Баренцевом море в период Великой Отечественной войны объясняет высокие значения биомассы донных организмов вдоль Кольского меридиана в конце 40-х годов, когда рыболовная отрасль народного хозяйства только начала восстанавливаться.

Четырехлетняя задержка в реакции зообентоса на донные рыбопромысловые траления обусловлена средней ожидаемой продолжительностью жизни донных организмов. Очевидно, это утверждение корректно, поскольку P/B -соотношение (соотношение продукции и биомассы) для зообентоса Баренцева моря в целом находится в пределах 0.2—0.3 (Броцкая, Зенкевич, 1939; Зенкевич, 1963). Таким образом, основная отрицательная роль тралений заключается не в уничтожении взрослых особей, а в уничтожении их потенциальной молодежи.

В открытом море, включая и Кольский разрез, многие изменения донной биоты могут быть объяснены негативным воздействием тралового промысла. Температурно-обусловленные изменения донного населения менее заметны, и распознать их в большинстве случаев мешает недостаточное количество наблюдений.

Результаты настоящих исследований позволяют рассматривать донные траления как одно из сильнейших антропогенных воздействий на сублиторальные сообщества в районах интенсивного рыболовства. Реальное воздействие тралов на дно в таких местах превосходит все теоретические и виртуальные оценки.

В то же время рекомендованные автором нормы допустимого вылова гребешков *Chlamys islandica* в Баренцевом море (Денисенко, 1988, 1989) изначально учитывали отрицательные последствия разрушения драгами донных сообществ и биоценозов и могли обеспечить устойчивую рациональную эксплуатацию биоресурсов этих моллюсков (Золотарев, Шевелева, 2000, 2001). Несмотря на то что рекомендации были разработаны исходя из чисто теоретических положений, результаты промысла в прибрежье Восточного Мурмана и на северном склоне Гусиной террасы подтвердили их биологическую обоснованность, правомерность и эффективность использования.

Антропогенное воздействие на донные сообщества Печорского моря в настоящее время практически отсутствует, поскольку здесь не ведутся интенсивные рыбопромысловые траления, а в водной толще и в донных осадках не найдено сколько-нибудь значимых концентраций загрязняющих веществ (Loring et al., 1995), способных повлиять на структуру донных сообществ (Warwick et al., 1987; Gray et al., 1990).

Однако в ближайшее время следует ожидать изменения ситуации в худшую сторону, поскольку этот район Баренцева моря является одним из

перспективнейших по запасам разведанных ресурсов углеводородов. Здесь же планируется дальнейшее наращивание эксплуатации близлежащих наземных месторождений, в частности Варандейского (Григорьев, 2004), где наблюдается постоянный штормовой размыв берегов, угрожающий целостности наливных нефтехранилищ.

Отчетливо выраженное антропогенное воздействие на зообентос продолжает иметь место в Кольском заливе. Во внешней и центральной частях залива зоны неблагополучного состояния сублиторальных сообществ (положительный индекс D_E) приурочены к городам и крупным населенным пунктам, таким как Кола, Мурманск, Североморск и даже Полярный, расположенный на выходе из залива, где водообмен с открытым морем наиболее интенсивен. В вершине залива, где донная фауна испытывает наибольший стресс, негативное воздействие антропогенной природы усиливается распресняющим влиянием стока рек Туломы и Колы (Denisenko, 2004b).

Совершенно очевидно, что многолетние изменения зообентоса Кольского залива за последние 70—80 лет, которые могут быть зарегистрированы гидробиологами, обусловлены в первую очередь изменениями антропогенной нагрузки на водоем. На этом мощном фоне достоверная оценка воздействия климатического фактора представляется просто нереальной.

Кроме банального загрязнения, а также донных тралений и драгирований Баренцево море подвержено еще одному отнюдь не безобидному виду антропогенного воздействия — последствиям акклиматизации камчатского краба. В целом создается впечатление, что интродукция камчатского краба в Баренцево море произошла весьма успешно и не вызвала никаких отрицательных последствий экологического характера. Вместе с тем результаты таксономической обработки фаунистического материала, собранного в северо-центральной части моря в 2003 г., выявили присутствие в водоеме других, возможно чужеродных, фаунистических элементов, попавших в водоем вместе с *Paralithodes camtschaticus*. В количественных пробах зообентоса, собранных в этом районе Баренцева моря, впервые для водоема обнаружен типично тихоокеанский двустворчатый моллюск *Neaeromya compressa* (Dall, 1899), распространенный от южной части Чукотского моря до Калифорнийского полуострова, а также в Беринговом и Охотском морях.

Вероятно, он попал в Баренцево море вместе с интродуцированным камчатским крабом, который мог привнести с собой в северо-восточную Атлантику и других, в том числе менее безобидных вселенцев. Возможно также, что *Neaeromya* пришла в водоем вместе с другим тихоокеанским видом — крабом-стригуном (снежным крабом) *Chionoecetes opilio*. Несмотря на то что этот крупный краб, по официальным сведениям, не был интродуцирован человеком, ареал его распространения охватывает уже все море южнее линии, соединяющей Южный Шпицберген и Южный остров Новой Земли (Павлов, 2006).

Внезапное появление и быстрое размножение западно-тихоокеанского бореально-арктического *Ch. opilio* в Баренцевом море может быть следствием продолжающегося потепления, которое могло помочь ему успешно преодолеть суровые восточно-арктические моря и продвинуться на запад.

Не исключено также, что из-за невнимательности работников, занимавшихся акклиматизацией *P. camtschaticus*, краб-стригун был интродуцирован в Баренцево море вместе с камчатским крабом, но стал интенсивно размножаться только после начала устойчивого потепления.

Представляется вероятным, что успешная интродукция *P. camtschaticus* и экспансия *Ch. opilio* в Баренцевом море были бы невозможны в условиях обратной климатической тенденции, нежели та, что наблюдается в течение последних 20 лет. Дальнейшая судьба этих вселенцев и развитие соответствующих последствий во многом будут зависеть от будущего тренда глобальных климатических изменений.

Таким образом, основные многолетние изменения состояния зообентоса в Баренцевом море во второй половине XX столетия были вызваны воздействием непомерного для водоема тралового промысла. При этом не только была подорвана сырьевая база традиционных объектов лова (треска, камбала, окунь, палтус), но и нанесен существенный вред биоресурсам зообентоса, биомасса которого уменьшилась более чем вдвое. В наибольшей степени пострадали поселения донных фильтраторов. Губки, доминировавшие в эпифауне моря в 20—30-х годах, были уничтожены практически полностью. В связи с этим в 60-х годах в северо-центральной части моря преобладающим типом питания наряду с фильтрационным стала детритофагия. В 2003 г., в период продолжающегося спада рыбного промысла, здесь наблюдалось заметное восстановление ареалов и биоресурсов деградировавших в 60-х годах доминирующих представителей зообентоса, крупных таксонов и трофических групп.

Анализ доступных материалов выполнявшихся в Баренцевом море исследований показывает, что донное население водоема подвержено многолетним изменениям на разных уровнях своей организации:

- изменениям в распределении и возрастной структуре видовых популяций, в их плотности и биомассе;
- изменениям в распределении и видовой структуре отдельно взятых донных сообществ и в их количественном развитии;
- изменениям в биомассе и плотности поселений, в биогеографической и трофической структуре донной фауны в целом.

Результаты настоящего исследования позволяют сформулировать следующие основные выводы.

1. Важнейшие структурные показатели состояния зообентоса в водоеме — общая биомасса, общее количество особей, количество таксонов, количество трофических групп, биомасса основных трофических групп, информационное разнообразие видов по количеству особей — взаимосвязаны на уровне статистически значимых простых регрессий.

2. Распределение биомассы зообентоса в Баренцевом море демонстрирует обратную связь с глубиной, придонной температурой и с содержанием пелита в осадках, а прямую — с продолжительностью сезонного ледового покрова 20%-ной сплоченности. Величина биомассы не зависит непосредственно от среднегодовой первичной продукции планктона, но

пропорциональна потоку фитодетрита на дно и содержанию хлорофилла в донных осадках, которые максимальны в прикромочных областях сезонного льда.

3. Общее количество видов макрозообентоса в Баренцевом море превышает 3000, но 75—80 % суммарных ресурсов образуют 15—20 ключевых таксонов, преимущественно в ранге вида. При этом 40—50 % приходится на 7—10 видов, распределение которых во все периоды наблюдений различалось как по площади обитания и ресурсам, так и по биомассе. Наиболее стабильными были поселения двустворчатых моллюсков.

4. Трофическая структура зообентоса Баренцева моря во все периоды исследований характеризовалась заметным постоянством соотношений суммарных ресурсов животных с разными типами питания, а также общим преобладанием сестонофагов. Из-за вертикальной ярусности поселений средняя степень перекрытия изолиний их биомассы достигала 30 %, а площадей обитания — 95 %.

5. Условная граница между Атлантической бореальной и Арктической биогеографическими областями для зообентоса проходит преимущественно по полям повышенных градиентов среднесезонной придонной температуры, достигающих местами 1 °C на 39 км и повторяющих конфигурацию фронтальных зон в областях взаимодействия атлантических водных масс с баренцевоморскими и арктическими.

6. Изменения в распределении общей биомассы зообентоса и биомассы фонообразующих видов на западном принозовомельском шельфе, и в частности в губе Черная, обусловлены климатическими флуктуациями. Негативные для донной фауны последствия имевших здесь место подводных ядерных испытаний в 50—60-х годах обнаружены не были.

7. Наиболее отчетливые климатически обусловленные вариации состояния зообентоса обнаружены в Печорском море на уровне изменчивости площадей обитания и биомассы фонообразующих видов, а также вдоль разреза «Кольский меридиан» — на уровне изменчивости структуры донных сообществ. Основные доминирующие формы реагируют на гидрологические флуктуации с задержкой в несколько лет, определяющейся возрастом кульминации биомассы в их популяциях.

8. Одним из основных факторов, воздействующих на многолетние изменения биомассы и структуру сублиторальных сообществ в Баренцевом море, являются донные траления и драгирования, уничтожающие крупных долгоживущих сестонофагов и способствующие увеличению доли мелких детритофагов. Четырехлетняя задержка в реакции зообентоса на траления соответствует средней ожидаемой продолжительности жизни донных организмов.

9. Появление в Баренцевом море нежелательных тихоокеанских вселенцев, таких как краб-стригун (*Chionoecetes opilio*), расселившийся уже по всей южной части моря, двустворчатый моллюск (*Neaeromya compressa*), и, возможно, других, не обнаруженных пока видов, могло быть результатом интродукции в водоем камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*).

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ACIA	— Arctic climate impact assessment (оценка воздействия арктического климата)
AMO	— Atlantic multidecadal oscillation (атлантическая мультideкадная осцилляция)
AO	— Arctic Oscillation (арктическая осцилляция)
APN	— Akvaplan-niva AS (консалтинговое агентство, Норвегия)
BASICC	— benthic communities at the Barents Sea ice edge in a changing climate (бентосные сообщества у ледовой кромки Баренцева моря в меняющемся климате)
CTD	— conductivity, temperature and depth (датчик электропроводности, температуры и глубины)
FIMR	— Finnish Institute of Marine Research (Финский институт морских исследований)
ICES	— International Council for the exploration of the sea (международный совет по исследованию моря)
MDS	— Multidimensional scaling (многомерное шкалирование)
NAO	— North Atlantic oscillation (североатлантическая циркуляция)
NIVA	— Norwegian Institute for Water Research (Норвежский институт водных исследований)
RCN	— Research Council of Norway (научно-исследовательский совет Норвегии)
RDD	— ratio of difference and derivative (отношение разницы к производной)
SGI	— standardized growth index (стандартизированный индекс роста)
ААНИИ	— Арктический и антарктический научно-исследовательский институт
АзЧерНИРО	— Азово-Черноморский научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии
ВГБО	— Всесоюзное (сейчас — Всероссийское) гидробиологическое общество
ВГО	— Всесоюзное географическое общество
ВНИИОГ (ВНИИОкеангеология)	— Всероссийский научно-исследовательский институт геологии и минеральных ресурсов Мирового океана

ВНИРО	— Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии
ВНИИЭРХ	— Всероссийский научный институт экономики рыбного хозяйства
ВРПО	— Всесоюзное рыбопромышленное объединение
ГИС	— геоинформационные системы
ГОИН	— Государственный океанографический институт
ЗИН	— Зоологический институт Российской академии наук
ИО РАН	— Институт океанологии Российской академии наук им. П. П. Ширшова (до 1991 г. — ИО АН СССР)
МАГЭ	— Мурманская арктическая геологоразведочная экспедиция
МБС	— Мурманская биологическая станция Зоологического института АН СССР, с 1958 г. ММБИ КФ АН СССР
ММБИ КФ АН СССР	— Мурманский морской биологический институт Кольского филиала Академии наук СССР, с 1989 по 1991 г. — ММБИ КНЦ АН СССР (Кольского научного центра Академии наук СССР), с 1991 г. — ММБИ КНЦ РАН (Кольского научного центра Российской академии наук)
МОИП	— Московское общество испытателей природы
ПИНРО	— Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича
ПЛАВМОРНИН	— Плавучий морской научно-исследовательский институт
РГО	— Российское географическое общество
ТИНРО	— Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

ЛИТЕРАТУРА

- Агарова И. Я.** Результаты многолетних наблюдений за популяцией *Mytilus edulis* на одной из отмелей Восточного Мурмана // Промысловые двустворчатые моллюски — мидии и их роль в экосистемах. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1979. С. 8—10.
- Адров Н. М., Денисенко С. Г.** Океанографическая характеристика Печорского моря // Биогеоценозы перигляциальных шельфов морей западной Арктики. Ч. 2. Донная фауна и условия ее существования (Печорское море). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. С. 164—179.
- Алексеев А. П., Галкин Ю. И.** Отечественные исследования бентоса в морях Северного Ледовитого океана // Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР: Тр. ВГБО. 1981. Т. 24. С. 41—60.
- Алимов А. Ф.** Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Алимов А. Ф.** Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 151 с.
- Алимов А. Ф.** Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Андреев А. В.** Оценка биоразнообразия, мониторинг и экосети. Кишинев: Biotica, 2002. 168 с.
- Андреева И. А., Ванштейн Б. Г., Зинченко А. Г. и др.** Ландшафтно-экологические исследования Баренцева моря как основа для постановки долгосрочного мониторинга // Концептуальные проблемы геоэкологического изучения шельфа. СПб.: Изд-во ВНИИОкеангеология, 2000. С. 17—32.
- Анисимова Н. А.** Экология массовых видов иглокожих // Современный бентос Баренцева и Карского морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. С. 300—346.
- Антипова Т. В.** Распределение и численность бентоса юго-восточной части Баренцева моря в 1970 г. // Тр. ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1973. Вып. 33. С. 24—33.
- Антипова Т. В.** Распределение биомассы бентоса Баренцева моря // Тр. ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1975а. Т. 35. С. 121—124.
- Антипова Т. В.** Предварительные данные о видовом составе и количественном распределении двустворчатых моллюсков Баренцева моря // Океанология. 1975б. Т. 15. С. 330—332.
- Антипова Т. В.** Продукция популяций некоторых видов двустворчатых моллюсков юго-восточной части Баренцева и Карского морей // Океанология. 1978. Т. 18, вып. 4. С. 737—741.

- Антипова Т. В.** Некоторые данные о современном состоянии бентоса Кольского залива // Бентос Баренцева моря: Распределение, экология и структура популяций. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1984. С. 44—47.
- Антипова Т. В., Герасимова О. В., Панасенко Л. Д., Сенников А. М.** Количественное распределение хозяйственно ценных беспозвоночных у побережья Мурманна // Бентос Баренцева моря: Распределение, экология и структура популяций. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1984. С. 113—123.
- Антипова Т. В., Денисенко Н. В., Семенов В. Н.** Распределение донной фауны и проблемы биогеографического районирования северных морей // Жизнь и среда полярных морей. Л.: Наука, 1989. С. 146—157.
- Артюхин Ю. В., Алексеев В. В.** Бентогенная аккумуляция на берегах и шельфе морей. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. 83 с.
- Бабков А. В., Голиков А. Н.** Гидробиокомплексы Белого моря. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1985. 120 с.
- Бергер В. Я.** Продукционный потенциал Белого моря // Исследования фауны морей. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 2007. Т. 60 (68). 292 с.
- Бергер В. Я., Наумов А. Д., Бабков А. И.** Зависимость обилия и разнообразия морского бентоса от солености среды // Биология моря. 1995. Т. 21, № 1. С. 45—50.
- Бергер В. Я., Примаков И. М.** Оценка уровня первичного продуцирования в Белом море // Биология моря. 2007. Т. 33, № 1. С. 54—58.
- Беренбойм Б. И.** Северная креветка Баренцева моря (биология и промысел). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. 136 с.
- Беренбойм Б. И.** Миграция и расселение камчатского краба в Баренцевом море // Камчатский краб в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. С. 65—69.
- Берлянт А. М.** Образ пространства: Карта и информация. М.: Мысль, 1986. 240 с.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К.** Экология: Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Биоценозы шельфа Земли Франца-Иосифа и фауна сопредельных акваторий** // Исследования фауны морей. Л.: Наука, 1977. Т. 14(22). 470 с.
- Близниченко Т. Э., Заферман М. Л., Оганесян С. А., Филин С. И.** Исследования исландского гребешка Баренцева моря (методы, результаты, рекомендации). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995. 72 с.
- Близниченко Т. Э., Сенников А. М., Ахтарин С. М.** О ресурсах исландского гребешка и некоторых других видов двустворчатых моллюсков в Баренцевом море в 1989 г. // Резервные пищевые биологические ресурсы открытого океана и морей СССР. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1990. С. 22—24.
- Бобров Ю. А.** Первичная продукция фитопланктона Белого и прибрежной зоны Баренцева морей // Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1982. С. 3—24.
- Богданов М. А., Кронин А. С.** Прогноз тенденций изменения средней годовой температуры воды на Кольском разрезе // Рыб. хоз-во. 1985. № 12. С. 21—22.
- Бордовский О. К.** Органическое вещество морских и океанских осадков в стадию раннего диагенеза. М.: Наука, 1974. 104 с.
- Боровиков В.** Искусство анализа данных на компьютере: Для профессионалов. 2-е изд. СПб.: Питер, 2003. 688 с.
- Бочков Ю. А.** О долгопериодных колебаниях термики Баренцева и Норвежского морей // Тр. ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1964. Вып. 16. С. 217—288.
- Бочков Ю. А.** Прогноз температуры воды в Баренцевом море на 1965—1970 гг. // Материалы сессии Ученого совета ПИНРО по результатам исследований в 1964 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1966. Вып. 6. С. 64—75.
- Бочков Ю. А.** Ретроспектива температуры воды в слое 0—200 м на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море (1900—1981 гг.) // Экология и промысел

- донных рыб североευропейского Бассейна. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1982. С. 113—122.
- Бочков Ю. А., Ожигин В. К., Сарынина Р. Н.** Вертикальное распределение воды на разрезе «Кольский меридиан» в 1951—1980 гг. (справочный материал). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1983. 171 с.
- Бочков Ю. А., Терещенко В. В.** Современные многолетние изменения гидрометеорологических условий в Баренцевом море и их биологические последствия // Экологические проблемы Баренцева моря: Сб. науч. тр. ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1992. С. 225—243.
- Броцкая В. А.** Материалы по количественному учету донной фауны Стурфиорда (Восточный Шпицберген) // Тр. Мор. науч. ин-та. 1930. Т. 4, вып. 3. С. 49—59.
- Броцкая В. А., Зенкевич Л. А.** Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 1939. Т. 4. С. 3—150.
- Брызгин В. Ф.** Глубоководная креветка Баренцева моря (биология, распределение и промысел). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1981. 72 с.
- Брызгин В. Ф., Денисенко Н. В., Денисенко С. Г. и др.** Животные и растения Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1981. 188 с.
- Васнецов В.** Под звездным флагом «Персея». Л.: Гидрометеиздат, 1974. 284 с.
- Виноградов М. Е., Ведерников В. И., Романкевич Е. А., Ветров А. А.** Компоненты цикла углерода в арктических морях России. Первичная продукция и поток C_{org} из фотического слоя // Океанология. 2000. Т. 40, № 2. С. 221—233.
- Виноградова П. С., Литвин В. М.** Исследования рельефа дна и грунтов в Баренцевом и Норвежском морях // Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М.: Рыб. хоз-во, 1960. С. 101—110.
- Воробьев В. П.** Бентос Азовского моря: Тр. АзЧерНИРО. Симферополь: Крымиздат, 1949. Вып. 13. 193 с.
- Галкин Ю. И.** Многолетние изменения в распределении двустворчатых моллюсков в южной части Баренцева моря // Новые исследования планктона и бентоса Баренцева моря: Тр. ММБИ. Л.: Наука, 1964. Вып. 6(10). С. 22—40.
- Галкин Ю. И.** История исследования донной фауны Баренцева моря // Экология донного населения шельфовой зоны. М.: Изд-во ИО АН СССР, 1979. С. 112—127.
- Галкин Ю. И.** О путях расширения ареалов бореальных видов в процессе «потепления Арктики» (на примере моллюска *Iothia fulva*: Gastropoda: Lepetidae) // Бентос Баренцева моря: Распределение, экология и структура популяций. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1984. С. 11—32.
- Галкин Ю. И.** Многолетние изменения донной фауны // Жизнь и условия существования в бентали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1986. С. 43—52.
- Герасимова А. В., Кузнецова Е. К., Максимович Н. В.** О многолетней динамике структуры поселения *Arctica islandica* L. (Mollusca, Bivalvia) и особенностях пространственного распределения макробентоса в районе Керетского архипелага (Белое море) // Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции МГУ: Сб. статей. М.: Гриф и К^о, 2008. С. 55—59.
- Герасимова О. В., Кузьмин С. А., Оганесян С. А.** Исследования камчатского краба в Баренцевом море // Рыб. хоз-во. 1996. № 2. С. 34—36.
- Гидрометеорологические условия шельфовой зоны морей СССР.** Т. 6. Баренцево море. Вып. 3. Юго-восточная часть моря. Мурманск. 1984. 273 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР.** Т. 1. Баренцево море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. Л.: Гидрометеиздат; МУГКС, 1990. 280 с.
- Гирдюк Г. В.** Расчет теплопотерь поверхностью Баренцева моря // Проблемы Арктики и Антарктики. 1977. Вып. 52. С. 22—25.
- Гирс А. А.** Многолетние преобразования форм атмосферной циркуляции и изменения солнечной деятельности // Метеорология и гидрология. 1956. № 10. С. 3—13.

- Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н.** Биометрия: Учеб. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, **1982**. 264 с.
- Голиков А. Н.** Моллюски Vuccinidae Мирового океана. Л.: Наука, **1980**. 508 с. (Фауна СССР; Т. 5, вып. 2).
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г.** Экологическая характеристика некоторых донных биоценозов кутовой части Кольского залива и мелководий у мыса Желания (Новая Земля) // Состав, распределение и экология донной фауны Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **1973**. С. 16—19.
- Голиков А. Н., Аверинцев В. Г.** Особенности некоторых донных экосистем в южной части Баренцева моря и у мыса Желания (Новая Земля) // Биология моря. **1977**. Т. 3, № 2. С. 63—73.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А.** Об определении оптимальных температур обитания морских пойкилотермных животных путем анализа температурных условий на краях их ареалов // Докл. АН СССР. **1972**. Т. 203. С. 1190—1192.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А.** Обрастания искусственных субстратов как основа повышения продуктивности природных морских экосистем // Экология сообществ-обрастателей. СССР—США, совместная программа: Зап. симпоз. Бофорт: Изд-во Ун-та Сев. Каролины (США), **1975**. Ч. 2. С. 181—194.
- Голиков А. Н., Скарлато О. А., Аверинцев В. Г., Меншуткина Т. В., Новиков О. К., Шереметьевский А. М.** Экосистемы Новосибирского мелководья и некоторые закономерности их распределения и функционирования // Экосистемы Новосибирского мелководья и фауна моря Лаптевых и сопредельных вод: Исследования фауны морей. Л.: Наука, **1990**. Т. 35(45). С. 4—79.
- Голубев В. А., Джениук С. Л.** Распределение температуры воды по вертикали. Формирование сезонного пикноклина // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 1. Баренцево море. Вып. 1. Гидрометеорологические условия. Л.: Гидрометеиздат, **1990**. С. 182—185.
- Горшкова Т. И.** Химико-минералогические исследования осадков Баренцева и Белого морей // Тр. ГОИН. **1931**. Т. 1, вып. 2—3. С. 83—123.
- Горшкова Т. И.** Органическое вещество и карбонаты в осадках Баренцева моря // Тр. ПИНРО. **1957**. Вып. 10. С. 260—280.
- Горшкова Т. И.** Донные осадки и грунтовые растворы Азовского моря // Современные осадки морей и океанов (Тр. совещ. 24—27 мая 1960 г.). М.; Л.: Изд-во АН СССР, **1961**. С. 477—503.
- Горшкова Т. И.** Органическое вещество современных шельфовых осадков северных морей СССР // Проблемы геологии шельфа. М.: Наука, **1975**. С. 66—72.
- Государственный водный кадастр:** Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. **1985**. Часть 1. Реки и каналы. Т. 1. РСФСР. Вып. 9. Бассейн Печоры. Обнинск, **1988**. 119 с.
- Государственный водный кадастр:** Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. 1. РСФСР. Вып. 9. Бассейн Печоры. Л.: Гидрометеиздат, **1985**. 145 с.
- Григорьев М.** Нефть Тимано-Печоры // Нефтегазовая вертикаль. **2004**. № 4. С. 58—66.
- Гудимова Е. Н., Денисенко С. Г.** Биология и ресурсы промысловой голотурии кукумарии. Мурманск: МИПП «Север», **1995**. 44 с.
- Гуревич В. И.** Исследование органических составляющих в осадках Баренцева и Белого морей // Биология Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, **1976**. С. 30—49.
- Гуревич В. И., Казаков Н. И.** Временные методические рекомендации по ландшафтно-экологическому картированию при геологической съемке шельфа. Л.: Изд-во ПГО «Севморгеология», **1989**. 41 с.
- Гурьянова Е. Ф.** К фауне Кольского залива, Баренцева, Карского и Белого морей и Новой Земли // Тр. Ленинград. о-ва естествоиспытателей. **1927**. Т. 57, вып. 1. С. 23—37.

- Гурьянова Е. Ф. Условия жизни в Белом море // Тр. Ин-та рыб. хоз-ва Карело-Фин. ССР. 1947. Вып. 6. С. 61—73.
- Гурьянова Е. Ф., Ушаков П. В. К фауне губы Черной // Исслед. морей СССР. 1928. Вып. 6. С. 5—69.
- Денисенко Н. В. Распределение и экология мшанок Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1990. 157 с.
- Денисенко Н. В., Денисенко С. Г. О влиянии донных тралений на бентос Баренцева моря // Экологическая ситуация и охрана флоры и фауны Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1991. С. 158—164.
- Денисенко Н. В., Денисенко С. Г. Формирование сообществ обрастания в пограничных биогеографических районах // Теоретические подходы к изучению экосистем морей Арктики и Субарктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1992. С. 75—83.
- Денисенко Н. В., Денисенко С. Г. Структура фауны и количественное распределение бентоса // Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. С. 61—72.
- Денисенко Н. В., Денисенко С. Г., Фролов А. А. Зообентос Горла и Воронки Белого моря: структура и особенности распределения в прибрежье Кольского полуострова // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Исследования фауны морей. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 2006. Т. 55(63). С. 15—34.
- Денисенко С. Г. Некоторые методы определения возраста исландского гребешка // Биология и индивидуальное развитие некоторых возможных объектов марикультуры в морях Европейского Севера. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1979. С. 81—89.
- Денисенко С. Г. Структура популяции потенциально промыслового двустворчатого моллюска *Chlamys islandica* (Müller) в районе Семи Островов Восточного Мурмана // Биологические ресурсы морей Арктики и Антарктики. М.: Наука, 1987. С. 102—119. (Сер. Биологические ресурсы гидросферы и их использование).
- Денисенко С. Г. Исландский гребешок — новый перспективно-промысловый объект в Баренцевом море (оперативно-информационный материал). Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1988. 46 с.
- Денисенко С. Г. Экология и ресурсы исландского гребешка в Баренцевом море. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. 138 с.
- Денисенко С. Г. Фоновое описание донного населения в районах предполагаемого строительства газопровода от Штокмановского месторождения // Биогеоценозы перигляциальных шельфов морей Западной Арктики. Ч. 2. Донная фауна и условия ее существования (Печорское море). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. С. 242—250.
- Денисенко С. Г. Современное (фоновое) состояние окружающей среды Баренцева моря, подвергаемой воздействиям шельфовой нефтегазодобычи. Морские экосистемы. Бентосные сообщества // Научно-методические подходы к оценке воздействия газонефтедобычи на экосистемы морей Арктики (на примере Штокмановского проекта). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997а. С. 153—160.
- Денисенко С. Г. Некоторые результаты анализа многолетней изменчивости температуры воды в Баренцевом море применительно к гидробиологическим исследованиям // Экологический мониторинг морей Западной Арктики (от концепции к практике): Тез. докл. Междунар. конф. «Экологический мониторинг морей Западной Арктики (от концепции к практике)». Мурманск, 1997б. С. 27—30.
- Денисенко С. Г. Рост и продолжительность жизни хозяйственно ценных сердцевидок юго-восточной части Баренцева моря // Нетрадиционные объекты морского промысла и перспективы их использования: Тез. докл. науч.-практ. конф. Мурманск, 1997в. С. 36—37.
- Денисенко С. Г. Многолетние изменения донной фауны Баренцева моря и гидрологические флуктуации вдоль разреза «Кольский меридиан» в Баренцевом море //

- 100 лет океанографических наблюдений на разрезе «Кольский меридиан». Мурманск: Изд-во ПИНРО, **2005а**. С. 65—76.
- Денисенко С. Г.** Новые возможности информационных показателей биоразнообразия зообентоса при оценке экологического благополучия морских экосистем // Материалы 8-й Междунар. конф. «Aquateerra-2005». СПб., **2005б**. С. 304—309.
- Денисенко С. Г.** Многолетние изменения зообентоса в Печорском море // Изв. Рос. геогр. о-ва. **2006а**. Т. 138. С. 37—48.
- Денисенко С. Г.** Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса) // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики: Исследования фауны морей. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, **2006б**. Т. 55(63). С. 35—46.
- Денисенко С. Г.** Зообентос Баренцева моря в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия // Динамика морских экосистем и условия формирования биологического потенциала морей. Владивосток: Дальнаука, **2007**. С. 418—511.
- Денисенко С. Г., Алексеев В. В.** О критериях генетической типизации карбонатных танатоценозов Баренцева моря // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. **1988**. Т. 120, вып. 2. С. 165—168.
- Денисенко С. Г., Анисимова Н. А., Денисенко Н. В. и др.** Структурно-функциональная организация зообентоса // Гидробиологические исследования Байдарской губы Карского моря в 1990—1992 гг. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1993**. С. 30—49.
- Денисенко С. Г., Близниченко Т. Э.** Ресурсы исландского гребешка в Баренцевом море и возможности их использования. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, **1989**. 21 с. (Препринт).
- Денисенко С. Г., Галкин Ю. И.** Моллюски Печорского моря: видовой состав и распределение // Биогеоценозы перигляциальных шельфов морей Западной Арктики. Ч. 2. Донная фауна и условия ее существования (Печорское море). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1996**. С. 203—216.
- Денисенко С. Г., Гудимова Е. Н., Куранов Ю. Ф.** Двустворчатые моллюски // Биологические ресурсы побережья Кольского полуострова: Современное состояние и рациональное использование. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1995а**. С. 57—68.
- Денисенко С. Г., Денисенко Н. В.** Юго-восточная часть Баренцева моря: возможности изучения многолетних изменений донной фауны вследствие климатических флуктуаций // Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых: Тез. докл. междунар. конф. Мурманск, **1995**. С. 28—29.
- Денисенко С. Г., Денисенко Н. В., Анисимова Н. А.** Современные исследования зообентоса прибрежных районов южной части Карского моря // Докл. РАН. **1998**. Т. 363, № 5. С. 710—713.
- Денисенко С. Г., Луппова Е. Н., Денисенко Н. В., Алексеев В. В., Касабов Ю. А., Фролова Е. А.** Количественное распределение бентоса и структура донных сообществ на Приновоземельском шельфе Баренцева моря // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1995б**. С. 66—79.
- Денисенко С. Г., Савинов В. М.** Обрастания исландского гребешка в районе Семи Островов Восточного Мурмана // Бентос Баренцева моря: Распределение, экология и структура популяций. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, **1984**. С. 102—112.
- Денисенко С. Г., Семенов В. Н.** Оценка воздействия нефтегазовых шельфовых месторождений на морские экосистемы на примере ШГКМ. Воздействие на низшие трофические звенья экосистемы (планктон, бентос). Воздействие на бентос // Научно-методические подходы к оценке воздействия газонефтедобычи на экосистемы морей Арктики (на примере Штокмановского проекта). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1997**. С. 285—295.

- Денисенко С. Г., Сочнев О. Я.** Мониторинг и система экологической безопасности. Схема и режим экологического мониторинга // Научно-методические подходы к оценке воздействия газонефтедобычи на экосистемы морей Арктики (на примере Штокмановского проекта). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1997**. С. 346—352.
- Денисенко С. Г., Титов О. В.** Распределение зообентоса и первичная продукция планктона в Баренцевом море // *Океанология*. **2003**. Т. 43(1). С. 78—88.
- Дерюгин К. М.** Фауна Кольского залива // Зап. Имп. Академии Наук. 8-я серия по физ.-мат. отд. **1915**. Т. 34, № 1—9. 929 с.
- Дерюгин К. М.** Баренцево море по Кольскому меридиану (33°30' в. д.) // Тр. Северной научно-промысловой экспедиции. **1924**. Вып. 19. С. 3—103.
- Дерюгин К. М.** К фауне Кольского залива // Работы на Мурманской биологической станции в 1921 г.: Тр. Петроград. о-ва естествоиспытателей. **1925а**. Т. 54, № 1. С. 3—16.
- Дерюгин К. М.** Исследования Баренцева и Белого морей и Новой Земли 1921—1924 гг. Архангельск: Изд-во О-ва краеведения, **1925б**. 140 с.
- Дерюгин К. М.** Гидробиологические исследования у Новой Земли // Исследования морей СССР. **1927**. Вып. 4. С. 5—16.
- Джиллер П.** Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, **1988**. 184 с.
- Добровольский А. Д., Залогин Б. С.** Моря СССР. М.: Изд-во МГУ, **1982**. 190 с.
- Дробышева С. С.** Поля летнего откорма тресковых рыб в Баренцевом море (справочный материал). Мурманск: Изд-во ПИНРО, **1990**. 39 с.
- Дрогайцев Д. А.** Прогноз температуры воды в Баренцевом море // Проблемы Арктики. **1959**. Вып. 7. С. 15—22.
- Егоров Д. Г.** Информационные меры для анализа геологических самоорганизующихся систем. СПб.: Наука, **1997**. 64 с.
- Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря** / Под ред. Г. Г. Матишова. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, **1986**. 220 с.
- Жирков И. А.** Фауна полихет Норвежского моря и ее зоогеографический анализ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, **1984**. 22 с.
- Жуков Е. И.** Экология массовых видов макрозообентоса илисто-песчаной литорали Баренцева моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, **1988**. 21 с.
- Забрускова М. М.** Структура и изменчивость фронтальных зон Баренцева моря // Жизнь и среда полярных морей. Л.: Наука, **1989**. С. 30—36.
- Заика В. Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Наук. думка, **1983**. 208 с.
- Захаров В. Ф.** Льды Арктики и современные природные процессы. Л.: Гидрометеиздат, **1981**. 136 с.
- Зацепин В. И.** Питание пикши (*Melanogrammus aeglefinus*) в районе Мурманского побережья в связи с донной фауной // Тр. ПИНРО. **1939**. Вып. 3. С. 39—98.
- Зацепин В. И.** Сообщества фауны донных беспозвоночных Мурманского побережья Баренцева моря и их связь с сообществами Северной Атлантики. Ч. 1 // Тр. ВГБО. **1962**. Т. 12. С. 245—334.
- Зацепин В. И., Риттих Л. А.** Количественное распределение донной фауны и различных ее экологических групп в районе Мурманского побережья Баренцева моря: Некоторые проблемы гидробиологии // Тр. МОИП. **1968а**. Т. 30. С. 49—82.
- Зацепин В. И., Риттих Л. А.** Количественное распределение основных трофических групп донных беспозвоночных в Баренцевом море // Тр. ПИНРО. **1968б**. Вып. 23. С. 527—545.
- Зацепин В. И., Риттих Л. А.** Списки массовых и характерных беспозвоночных макрофауны сообществ северных, южных и дальневосточных морей СССР (учебное пособие для большого практикума по гидробиологии). М.: Изд-во МГУ, **1975**. 87 с.

- Зевина Г. Б.** Обрастания судов, докующихся в Кольском заливе Баренцева моря // Океанология. **1962.** Т. 2, № 1. С. 126—133.
- Зевина Г. Б.** Обрастания в морях СССР. М.: Изд-во МГУ, **1972.** 241 с.
- Зевина Г. Б., Кузнецова И. А.** Обрастание на севере Кольского полуострова // Обрастание и биокоррозия в морях СССР. М.: Наука, **1978.** С. 47—62.
- Зенкевич Л. А.** Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцева моря и Белого моря // Тр. Плавучего мор. науч. ин-та. **1927.** Вып. 2. С. 3—64.
- Зенкевич Л. А.** Моря СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз, **1951.** 368 с.
- Зенкевич Л. А.** Проблемы, связанные с изучением глубин океана // Океанология. **1961.** Т. 1, вып. 3. С. 382—398.
- Зенкевич Л. А.** Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, **1963.** 739 с.
- Зенкевич Л. А.** Донная фауна океана // Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды: Биогеоценозы морей и океанов. М.: Наука, **1970.** С. 213—227.
- Зенкевич Л. А., Броцкая В. А.** Материалы по питанию рыб Баренцева моря // Докл. 1-й сессии ГОИН. **1931.** № 4. С. 1—35.
- Зенкевич Л. А., Броцкая В. А.** Материалы по экологии руководящих форм Баренцева моря // Учен. зап. МГУ. Зоология. **1937.** Вып. 13. С. 203—226.
- Зернова В. В., Нютик Е. М., Шевченко В. П.** Вертикальные потоки микроводорослей в северной части моря Лаптевых (по данным годичной постановки седиментационной ловушки) // Океанология. **2000.** Т. 40, № 6. С. 850—858.
- Золотарев В. Н.** Склорохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наук. думка, **1989.** 123 с.
- Золотарев П. Н.** Оценка ущерба скоплению исландского гребешка *Chlamys islandica* в Баренцевом море от воздействия тралового промысла // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **1997а.** С. 98—103.
- Золотарев П. Н.** Динамика плотности поселений морских звезд в районе промысла исландского гребешка в юго-восточной части Баренцева моря в 1990—1995 гг. // Исследования промысловых беспозвоночных в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **1997б.** С. 98—103.
- Золотарев П. Н., Шевелева Г. К.** Динамика российского промысла исландского гребешка в Баренцевом море // Материалы отчетной сессии ПИНРО по итогам научно-исследовательских работ в 1998—1999 гг. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **2000.** С. 93—100.
- Золотарев П. Н., Шевелева Г. К.** Российский промысел исландского гребешка в Баренцевом море // Рыб. хоз-во. **2001.** № 2. С. 21—22.
- Зубакин Г. К.** Крупномасштабная изменчивость состояния ледяного покрова морей Северо-Западного бассейна. Л.: Гидрометеиздат, **1987.** 160 с.
- Ивлева И. В.** Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наук. думка, **1981.** 251 с.
- Идельсон М. С.** Материалы по количественному учету донной фауны Шпицбергенской банки (Баренцево море) // Тр. Мор. науч. ин-та. **1930.** Т. 4, вып. 3. С. 27—43.
- Идельсон М. С.** Распределение биомассы бентоса в южной части Баренцева моря // Тр. ГОИН. **1933.** Т. 3, вып. 4. С. 49—62.
- Ильин Г. В., Щекатурина Т. Л., Петров В. С.** Нефтяные углеводороды в донных отложениях // Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1996.** С. 107—113.
- Калининко В. В.** Особенности седиментации в срединной части Баренцева моря // Геология и геоморфология шельфов и материковых окраин. М.: Наука, **1985.** 101 с.
- Кафанов А. И., Жуков В. Е.** Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посьета. Владивосток: Дальнаука, **1993.** 156 с.

- Кисляков А. Г.** Горизонтальная циркуляция вод на водоразделе Норвежского и Баренцева морей // Тр. ПИНРО. **1964**. Вып. 16. С. 183—194.
- Кленова М. А.** Осадки Мотовского залива (к вопросу о комплексном исследовании современных осадков морей) // Тр. ВНИРО. **1938**. Т. 5. С. 3—56.
- Кленова М. В.** Геология Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, **1960**. 367 с.
- Кленова М. А., Ястребова Л. А.** Хлорофилл в осадках как показатель газового режима бассейна // Тр. ВНИРО. **1938**. Т. 5. С. 65—70.
- Клитин А. К.** Плодовитость камчатского краба у побережий Сахалина и Южных Курильских островов // Бюл. МОИП. Отд. биол. **1996**. Т. 101, № 6. С. 43—52.
- Кляшторин Л. Б., Любушин А. А.** Циклические изменения климата и рыбопродуктивности. М.: Изд-во ВНИРО, **2005**. 235 с.
- Книпович Н. М.** Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. СПб.: Товарищество худож. печати, **1902**. Т. 1. 635 с.
- Книпович Н. М.** Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. СПб.: Товарищество худож. печати, **1904**. Т. 2. 112 с.
- Книпович Н. М.** Основы гидрологии Европейского Ледовитого океана. СПб., **1906**. 1510 с.
- Кобленц-Мишке О. И., Ведерников В. И.** Первичная продукция // Океанология. Биология океана. Т. 2. Биологическая продукция океана. М.: Наука, **1977**. С. 183—209.
- Козлов С. А., Неизвестнов Я. В.** Криогенные и другие опасные геологические и природно-техногенные процессы на Южно-Баренцевоморской площади Государственного мониторинга геологической среды шельфа // Концептуальные проблемы геоэкологического изучения шельфа. СПб.: Изд-во ВНИИОкеангеология, **2000**. С. 110—117.
- Козловский А., Каленченко М., Нагода Д.** Анализ регулирования промысла трески и влияние нелегального промысла на запасы трески Баренцева моря // WWF России и WWF Barents Sea Program. М.: WWF, **2005**. 36 с.
- Колмогоров А. Н.** Интерполирование и экстраполирование стационарных случайных последовательностей // Изв. АН СССР. Математика. **1941**. Т. 5. С. 3—14.
- Конвенция о биологическом разнообразии.** Рио-де-Жанейро: ООН, **1992**. 32 с.
- Коротков В. К.** Реакции рыб на отдельные элементы донного траления // Особенности поведения рыб в экспериментальных и естественных условиях. М.: Наука, **1983**. С. 202—215.
- Краснов Ю. В., Горяев Ю. И., Шавыкин А. А. и др.** Атлас птиц Печорского моря: распределение, численность, динамика, проблемы охраны. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **2002**. 164 с.
- Крепс Е. М.** Гидрологический очерк Черной губы на Новой Земле и реликтовых озер, к ней примыкающих // Исследования морей СССР. **1927**. Вып. 5. С. 3—80.
- Кудлю Б. П.** Связь между температурой воды в различных частях Баренцева моря у побережья Мурмана // Материалы рыбохозяйственных исследований северного бассейна. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **1970**. Вып. 14. С. 203—210.
- Кузнецов А. П.** Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и Северных Курильских островов. М.: Изд-во АН СССР, **1963**. 271 с.
- Кузнецов А. П.** Распределение донной фауны западной части Берингова моря по трофическим зонам и некоторые вопросы трофической зональности // Тр. ИО АН СССР. **1964**. Вып. 49. С. 98—117.
- Кузнецов А. П.** Закономерности распределения пищевых группировок донных беспозвоночных в Баренцевом море // Тр. ИО АН СССР. **1970**. Вып. 88. С. 5—81.
- Кузнецов А. П.** Экология донных сообществ Мирового океана: Трофическая структура морской донной фауны. М.: Наука, **1980**. 244 с.
- Кузнецов А. П., Троцюк В. Я.** О масштабах бассейновых «захоронений» органического вещества в морских осадках // Изв. РАН. Сер. биол. **1995**. № 2. С. 606—611.

- Кузнецов В. В.** Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР. **1960.** 322 с.
- Кузнецов В. В., Матвеева Т. А.** Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных восточного Мурмана // Тр. МБС. **1948.** Т. 1. С. 242—260.
- Кузнецова И. А.** Обрастание в губе Дальнезеленецкой и испытание противообрастающих покрытий // Тр. ИО АН СССР. **1967.** Т. 85. С. 49—53.
- Кузнецова И. А., Зевина Г. Б.** Обрастание в районах строительства приливных электростанций на Баренцевом и Белом морях // Тр. ИО АН СССР. **1967.** Т. 85. С. 18—29.
- Кузьмин С. А.** Камчатский краб // Обзор состояния сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики за 1999 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **1999.** С. 25—26.
- Кузьмин С. А., Ахтарин С. М., Менис Д. Т.** Первые находения краба-стригуна *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) в Баренцевом море // Зоол. журн. **1998.** Т. 77, № 4. С. 489—491.
- Кузьмин С. А., Лободенко С. Г.** Распределение и условия обитания камчатского краба в Баренцевом море // Аквакультура: проблемы и достижения. **1997.** Вып. 8. С. 14—18.
- Купецкий В. Н.** Направленность современных климатических изменений в связи с солнечной активностью // Гидрология и климатология. **1975.** № 5. С. 83—86.
- Лакин Г. Ф.** Биометрия. М.: Высш. шк., **1973.** 343 с.
- Ландсберг Х. Е.** Антропогенные изменения климата // Физическая и динамическая климатология. Л.: Гидрометеиздат, **1974.** С. 267—313.
- Лаппо С. Д.** Справочная книжка полярника: краткие сведения об океанографии, климате, животном мире и населении Арктики. М.: Изд-во Главсевморпути, **1945.** 423 с.
- Ларионов В. В.** Общие закономерности пространственно-временной изменчивости фитопланктона Баренцева моря // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1997.** С. 65—127.
- Левич А. П.** Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, **1980.** 181 с.
- Ледовые карты.** **2003.** <http://www.aari.ru/resources/d0015/arctic/gif.ru/>
- Лейбсон Р. Г.** Количественный учет донной фауны Мотовского залива // Тр. ВНИРО. **1939.** Т. 4. С. 127—192.
- Лисицын А. П.** Маргинальный фильтр океанов // Океанология. **1994.** Т. 34, № 5. С. 735—747.
- Лисицын А. П., Удинцев Г. Б.** Новый тип дночерпателя // Тр. ВГБО. **1955.** Т. 6. С. 217—222.
- Лисицын А. П., Шевченко В. П., Виноградов М. Е.** Потоки осадочного вещества в Карском море и в эстуариях Оби и Енисея // Океанология. **1994.** Т. 34. С. 748—758.
- Макаревич П. Р.** Весеннее состояние микрофитопланктонного сообщества юго-восточной части Баренцева и юго-западной части Карского морей на акваториях, покрытых льдами // Биология и океанография Карского и Баренцева морей (по трассе Севморпути). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1998.** С. 138—149.
- Максимов И. В.** Вековые колебания ледовитости северной части Атлантического океана // Тр. ИО АН СССР. **1954.** Т. 8. С. 41—91.
- Мальцева А. В.** Среднегодовое стока органических веществ с территории СССР и его изменение во времени // Гидрохим. материалы. **1980.** Т. 68. С. 14—21.
- Манушин И. Е., Анисимова Н. А.** Адаптация интродуцированного в Баренцевом море камчатского краба к трофической емкости среды // VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б. Г. Иванова): Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО, **2006.** С. 91—93.
- Маслов Н. А.** Донные рыбы Баренцева моря и их промысел // Тр. ПИНРО. **1944.** Вып. 8. С. 3—186.

- Матвеева Т. А.** Сезонная динамика литорального населения на каменистой фации в губе Дальне-Зеленецкой // Тр. МБС. 1948. Т. 1. С. 123—145.
- Матерон Ж.** Основы прикладной геостатистики. М.: Мир, 1968. 408 с.
- Матишов Г. Г.** Геоморфология дна в экосистеме моря // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1986. С. 5—26.
- Матишов Г. Г., Ванюхин Б. И.** Атлас геоморфологических, палеогеографических, литологических и структурно-геологических карт, сейсмических профилей МОВ и МПВ континентальной окраины Северной Атлантики и прилегающих арктических морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1979. 69 с.
- Матишов Г. Г., Денисенко Н. В., Денисенко С. Г., Зуев А. Н., Карамушко О. В., Сочнев О. Я., Шпарковский И. А.** Оценка воздействия на окружающую среду поисково-оценочных работ на нефть по площади Медынская — море в юго-восточной части Баренцева моря. Мурманск, 1997. 84 с.
- Матишов Г. Г., Денисенко Н. В., Денисенко С. Г. и др.** Оценка воздействия на окружающую среду поисково-оценочных работ на нефть по площади Северо-Долгинская в Печорском море. Мурманск, 1998а. 102 с.
- Матишов Г. Г., Денисенко С. Г.** Современное состояние донной фауны губы Черной (архипелаг Новая Земля) // Докл. РАН. 1996. Т. 346, № 2. С. 284—286.
- Матишов Г., Зуев А., Голубев В. и др.** Климатический атлас Баренцева моря 1998: температура, соленость, кислород // Atlas NESDIS 26. Silver Spring: NOAA, 1998b. CD.
- Матишов Г. Г., Матишов Д. Г., Щипа Е., Риссанен К.** Радионуклиды в экосистеме региона Баренцева и Карского морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1994. 237 с.
- Матишов Г. Г., Шабан А. Ю., Матишов Д. Г.** Новые данные о роли желобов в биоокеанологии шельфа Земли Франца-Иосифа и Новой Земли. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1992. 48 с. (Препринт).
- Мелецис В. П.** Математическая модель зависимости количества выявленных видов животных от числа проб // Фаунистика, экологические и этологические исследования животных. Рига: Лат. ун-т, 1984. С. 5—26.
- Мельников В. П., Спесивцев В. И.** Инженерно-геологические и геокриологические условия Баренцева и Карского морей. Новосибирск: Наука, 1995. 198 с.
- Мельников И. А.** Экосистема арктического морского льда. М.: Изд-во ИО АН СССР. 1989. 191 с.
- Месяцев И. И.** Моллюски Баренцева моря: Тр. ГОИН. 1931. Т. 1, вып. 1. 168 с.
- Методы определения продукции водных животных: Методическое руководство и материалы / Под ред. Г. Г. Винберга.** Минск: Вышэйш. шк., 1968. 246 с.
- Мирошников В. В.** Предварительные данные по коэффициенту уловистости орудий лова для донных промысловых беспозвоночных // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. Всесоюз. совещ. (Владивосток, 22—24 ноября 1988 г.). Владивосток: Изд-во ТИНРО, 1988. С. 41—42.
- Моисеев Д. В.** Океанографические признаки похолодания в Западной Арктике // Материалы конф. молодых ученых ММБИ. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1999. С. 81—87.
- Наумов А. Д.** Биогеографическая зональность бентали Белого моря: Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л. А. Кудерского) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 2006. Вып. 337. С. 580—590.
- Наумов А. Д., Бабков А. И., Луканин В. В., Федяков В. В.** Гидрологическая и биocenотическая характеристика Мезенского залива Белого моря // Экологические исследования донных организмов Белого моря. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1986. С. 64—90.

- Незлин Н. П., Шушкина Э. А.** Поток детрита в иелагиали Норвежского моря // Океанологические исследования и подводно-технические работы на месте гибели атомной подводной лодки «Комсомолец». М.: Наука, **1996**. С. 197—194.
- Нейман А. А.** Некоторые закономерности количественного распределения бентоса в Беринговом море // Океанология. **1961**. Т. 1, вып. 2. С. 294—304.
- Нейман А. А.** Количественное распределение бентоса на шельфе и верхних горизонтах склона восточной части Берингова моря // Тр. ВНИРО. **1963**. Т. 48. С. 145—205.
- Нейман А. А.** Количественное распределение и трофическая структура бентоса шельфов Мирового океана. М.: Изд-во ВНИРО, **1988**. 101 с.
- Нейман А. А., Антипова Т. В.** Возрастной состав поселений массовых видов двусторчатых моллюсков в юго-восточной части Баренцева и Карском морях // Количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосоядных рыб: Сб. науч. тр. М.: Изд-во ВНИРО, **1988**. С. 103—112.
- Несис К. Н.** Изменения донной фауны Баренцева моря под влиянием колебаний гидрологического режима (на разрезе по Кольскому меридиану) // Советские рыбохозяйственные исследования в морях Европейского Севера. М.: Рыб. хоз-во, **1960**. С. 129—137.
- Несис К. Н.** Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, **1977**. С. 5—13.
- Озерецковский Н.** Описание Колы и Астрахани. СПб.: Изд-во Имп. Академии Наук, **1804**. 131 с.
- Определитель** фауны и флоры северных морей СССР / Под ред. Н. С. Гаевской. М.: Сов. наука, **1948**. 740 с.
- Орлов Ю. И.** О проблеме акклиматизации промысловых крабов в Баренцевом море // Тр. ВГБО. **1962**. № 12. С. 400—409.
- Орлов Ю. И.** О вселении промысловых крабов в Баренцево море // Рыб. хоз-во. **1977**. № 9. С. 20—22.
- Ошурков В. В.** Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, **1985**. С. 44—59.
- Павлидис М. А.** Особенности распределения поверхностных осадков восточной части Баренцева моря // Океанология. **1995**. Т. 34, № 4. С. 614—622.
- Павлов В. А.** Новые данные о крабе-стригуне *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788) Баренцева моря // VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б. Г. Иванова): Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО, **2006**. С. 109—111.
- Павлова Л. В.** Влияние камчатского краба на запас морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis* в прибрежье Баренцева моря // VII Всерос. конф. по промысловым беспозвоночным (памяти Б. Г. Иванова): Тез. докл. М.: Изд-во ВНИРО, **2006**. С. 111—113.
- Педченко А. П., Карсаков А. Л., Гузенко В. В.** Исследования Полярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии на океанографических разрезах Баренцева моря как одна из основ рыбопромыслового прогнозирования // Вопр. рыболовства. **2008**. Т. 9, № 2(34). С. 319—329.
- Пергамент Т. С.** Распределение бентоса в прибрежной зоне Восточного Мурмана // Тр. МБС. **1957**. Т. 3. С. 75—89.
- Перлюк М. Ф., Цехоцкая Л. К.** Особенности формирования гидрохимических условий Печорского моря в летний период // Гидрометеорологические исследования в Баренцевом, Норвежском и Гренландском морях: Тр. ААНИИ. **1983**. Т. 385. С. 103—113.
- Песенко Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, **1982**. 278 с.

- Печеник Л. Н., Пономаренко В. П., Шепель Л. И.** Биология и промысел сайки Баренцева моря. М.: Пищ. пром-сть, 1973. 67 с.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Погребов В. Б., Некрасова Н. Н., Кийко О. А.** Макробентос района Приразломного месторождения нефти (Баренцево море): оценка состояния в целях экологического мониторинга // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. Вып. 1, № 3. С. 28—38.
- Потанин С. В.** К вопросу о циркуляции вод Баренцева моря // Проблемы Арктики и Антарктики. 1989. № 64. С. 110—117.
- Пропп М. В.** Донные сообщества ламинарий и литотамния в верхней сублиторали Восточного Мурмана // Состав и распределение планктона и бентоса южной части Баренцева моря: Тр. ММБИ. 1966. Т. 11(15). С. 92—114.
- Пушкин А. Ф.** Донные сообщества Чешской губы // Гидробиологические исследования в прибрежных районах Баренцева моря: Тр. ММБИ. 1968. Т. 17(21). С. 47—57.
- Рикер У. Е.** Методы оценки и интерполяции биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 409 с.
- Родин В. Е.** Пространственная и функциональная структура популяций камчатского краба // Изв. ТИНРО. Владивосток, 1985. Т. 110. С. 86—97.
- Романкевич Е. А., Данилевская В. Г., Беляева А. Н., Русанов В. П.** Биогеохимия органического вещества арктических морей. М.: Наука, 1982. 240 с.
- Романовский С. И.** Седиментологические основы литологии. Л.: Недра, 1977. 408 с.
- Рыжов В. М., Сюзева Н. Г.** Фитопланктон юго-западной части Баренцева моря // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана: Тез. докл. Л.: Наука, 1974. С. 102—103.
- Савинов В. М.** Фотосинтетические пигменты и первичная продукция фитопланктонного сообщества в прибрежье Баренцева моря // Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. С. 127—145.
- Савинов В. М., Бобров Ю. А.** Пространственные неоднородности распределения первичной продукции Баренцева моря // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. М.: Наука, 1990. С. 9—17.
- Савинов В. М., Бобров Ю. А.** Хлорофилл и первичная продукция // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1995. С. 41—46.
- Сапожников В. В., Горюнова В. Б., Левенко Б. А. и др.** Сравнительное исследование первичной продукции в Норвежском море разными методами // Океанология. 2000. Т. 40, № 2. С. 234—240.
- Саруханян Э. П., Смирнов Н. П.** Солнечная активность, барическое поле Земли и циркуляция атмосферы // Геомагнетизм и аэрономия. 1970. № 4. С. 496—500.
- Сарынина Р. И.** О сезонных и годовых изменениях температуры воды на Кольском меридиане // Материалы рыбохозяйственных исследований северного бассейна. Мурманск, 1967. Вып. 10. С. 150—156.
- Сборник карт и описаний типовых атмосферных процессов, обуславливающих возникновение на акватории Баренцева, Норвежского и Гренландского морей опасных и особо опасных для мореплавания и рыболовства гидрометеорологических явлений.** М.: Гидрометеиздат, 1982. 136 с.
- Семенов А. П., Кокорин Н. В.** Ярусный промысел: современное состояние и перспективы развития // Рыб. хоз-во. 1988. № 5. С. 46—49.
- Семенов В. Н.** Зообентос. Общие сведения // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1986а. С. 67—71.
- Семенов В. Н.** Краткий очерк зоогеографии бентоса Баренцева моря и система биогеографических характеристик для северных морей // Жизнь и условия ее существования в бентали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, 1986б. С. 71—79.

- Семенов В. Н.** Виды антропогенного воздействия на морские экосистемы и некоторые способы их выявления // Экологическая ситуация и охрана флоры и фауны Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР. **1991а.** С. 115—121.
- Семенов В. Н.** Губа Кислая, ее растительность и население до и после зарегулирования // Экологическая ситуация и охрана флоры и фауны Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, **1991б.** С. 126—137.
- Сенников А. М., Мухин В. А.** Иностраный промысел исландского гребешка в Баренцевом море // Промышленное рыболовство: Зарубежный опыт. ЭИ/ВНИИЭРХ. **1988.** № 11. С. 3—8.
- Скарлато О. А.** Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Л.: Наука, **1981.** № 126. 480 с.
- Соколова М. Н.** Питание глубоководных донных беспозвоночных детритоедов // Тр. ИО АН СССР. **1958.** Т. 27. С. 123—153.
- Состояние** биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2000 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **2001.** 91 с.
- Состояние** биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2001 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **2002.** 91 с.
- Состояние** биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2002 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **2003.** 91 с.
- Состояние** биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2003 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **2004.** 91 с.
- Состояние** биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2004 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **2005.** 91 с.
- Состояние** биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2005 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО, **2006.** 91 с.
- Список** видов беспозвоночных моря Лаптевых и прилежащих акваторий, составленный по материалам последних экспедиций 90-х годов XX столетия. Приложение 1 // Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. Ч. 2. Исследования фауны морей. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, **2004.** Т. 54(62). С. 105—159.
- Стрельцов В. Е.** Количественное распределение полихет в южной части Баренцева моря // Состав и распределение планктона и бентоса в южной части Баренцева моря. Л.: Наука, **1966.** С. 71—91.
- Стрельцов В. Е., Агарова И. Я., Гуревич В. П., Павлова Л. Г.** Экологическая структура песчаной литорали в одной из бухт Восточного Мурмана // Донные отложения и биогеоценозы Баренцева и Белого морей. Апатиты: Изд-во КФ АН СССР, **1974.** С. 142—158.
- Танасийчук Н. П.** Зоологические результаты рейса до 75° с. ш. по Кольскому меридиану в августе 1925 г. // Докл. АН СССР. **1927.** № 21. С. 359—363.
- Танасийчук Н. П.** Материалы к познанию фауны Баренцева моря. Ч. I. К вопросу о влиянии Нордкапского течения на фауну Кольского залива // Работы МБС. **1929.** Т. 3. С. 1—23.
- Танцюра А. И.** О сезонных изменениях течений Баренцева моря // Тр. ПИНРО. **1973.** Вып. 34. С. 108—112.
- Тарасов Г. А., Погодина И. А., Денисенко С. Г.** Литолого-фаунистические комплексы рыхлых отложений фиорда Хорнсунн Западного Шпицбергена (по материалам экспедиций НТС «Помор», 1991—1992 гг.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **1993.** 30 с.
- Тарасов Г. А., Погодина И. А., Хасанкаев В. Б. и др.** Процессы седиментации на гляциальных шельфах. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, **2000.** 473 с.
- Тарасов Н. П., Зевина Г. Б.** Усоногие раки (*Cirripedia*, *Thoracia*) морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, **1957.** 267 с. (Фауна СССР; Т. 6, вып. 1).

- Терещенко В. В.** Сезонные и межгодовые изменения температуры и солености воды основных течений на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. 71 с.
- Терещенко В. В., Двинина Е. А., Боровая Л. И.** Справочный материал по температуре воды в Баренцевом море. Мурманск, 1985. 72 с.
- Тимофеев С. Ф.** Экология онтогенеза эвфаузиевых ракообразных (Crustacea, Euphausiacea) северных морей. СПб.: Наука, 1996. 156 с.
- Титов О. В.** Первичная продуктивность Баренцева моря (справочный материал). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1994. 73 с.
- Титов О. В.** Сезонная динамика первичной продукции в водных массах Баренцева моря // Проблемы рыбохозяйственной науки в творчестве молодых: Сб. докл. конф.-конкурса молодых ученых и специалистов. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1995а. С. 156—168.
- Титов О. В.** Трансформация фосфатов и первичная продукция в Баренцевом море: Автореф. дис. ... канд. географ. наук. СПб.: Изд-во Рос. гос. гидрометеорол. ин-та, 1995б. 19 с.
- Турпаева Е. П.** Питание некоторых донных беспозвоночных Баренцева моря // Зоол. журн. 1948. Т. 27, № 6. С. 503—512.
- Турпаева Е. П.** Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. ИО АН СССР. 1953. Т. 7. С. 259—299.
- Тюрин П. В.** Биологические обоснования оптимального коэффициента вылова и допустимого предела прилова молоди ценных рыб // Тр. ВНИРО. 1967. Т. 62. С. 33—50.
- Ушаков П. В.** Бентонические группировки Маточкина Шара (Новая Земля) // Исследования морей СССР. 1931. Вып. 12. С. 5—128.
- Филатова З. А.** Количественный учет донной фауны юго-западной части Баренцева моря // Тр. ПИНРО. 1938. Вып. 2. С. 3—58.
- Филатова З. А.** Зоогеографическое районирование северных морей по распределению двустворчатых моллюсков // Тр. ИО АН СССР. 1957. Т. 23. С. 195—215.
- Фролова Е. А.** Экологическое состояние бентоса Кольского залива // Экологическая ситуация и охрана флоры и фауны Баренцева моря. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР. 1991. С. 121—125.
- Фролова Е. А.** Структура фауны и количественное распределение многощетинковых червей (Polychaeta) // Биогеоценозы гляциальных шельфов морей Западной Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1996. С. 180—190.
- Фролова Е. А.** Ландшафтные наблюдения и структура зообентоса в южной части Новоземельской банки и на разрезе Новая Земля—пос. Дальние Зеленцы (по материалам 48-го рейса НИС «Дальние Зеленцы», 1988 г.) // Современный бентос Баренцева и Карского морей. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. С. 23—43.
- Фролова Е. А.** Полихеты южной части Карского моря // Фауна беспозвоночных Карского, Баренцева и Белого морей (информатика, экология, биогеография). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003а. С. 92—110.
- Фролова Е. А.** Состав и количественное распределение многощетинковых червей Мотовского залива // Вековые изменения морских экосистем Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003б. С. 276—291.
- Фролова Е. А., Любина О. С., Дикаева Д. Р. и др.** Влияние климатических изменений на зообентос Баренцева моря (на примере нескольких массовых видов) // Докл. РАН. 2007. Т. 416, № 1. С. 139—141.
- Фролова Е. А., Митина Е. Г., Гудимов А. В., Сикорский А. В.** Донная фауна сублиторали // Кольский залив: океанография, биология, экосистемы, поллютанты. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1997. С. 101—123.
- Фукс Ю. А.** Некоторые статистические особенности аномалий температуры воды южной части Баренцева моря // Прогнозы и расчеты гидрометеорологических элементов северных морей: Тр. ААНИИ. 1980. Т. 348. С. 65—69.

- Халаман В. В., Кулаковский Э. Е.** Формирование сообществ макрообрастания на искусственных субстратах в условиях мидиевой марикультуры на Белом море // Исследования по марикультуре мидий на Белом море: Тр. ЗИН РАН. **1993**. Т. 253. С. 83—100.
- Хантемиров Р. М.** Древесно-кольцевая реконструкция летних температур на севере Западной Сибири за последние 3248 лет // Сиб. экол. журн. **1999**. Т. 6, № 2. С. 185—191.
- Хлебович В. В.** Критическая соленость биологических процессов. Л.: Наука, **1974**. 135 с.
- Ходкина И. В.** Иглокожие южной части Баренцева моря // Новые исследования планктона и бентоса Баренцева моря. М.; Л.: Наука, **1964**. С. 41—75.
- Хромов В. М.** Первичная продукция органического вещества в восточной части Баренцева моря // Тез. докл. IV съезда ВГБО. Киев, **1981**. Ч. 1. С. 163—164.
- Хромов С. П.** Солнечные циклы и климат // Метеорология и климатология. **1973**. № 9. С. 93—110.
- Чемерисина В. Т.** К зоогеографии Баренцева моря // Тр. МБС. **1948**. Т. 1. С. 293—298.
- Шереметьевский А. М.** Роль мейобентоса в биоценозах шельфа Южного Сахалина, Восточной Камчатки и Новосибирского мелководья // Исследования фауны морей. Л.: Наука, **1987**. Т. 35(43). 135 с.
- Шорыгин А. А.** Иглокожие Баренцева моря // Тр. Мор. науч. ин-та. **1928**. Т. 3, вып. 4. С. 1—128.
- Шорыгин А. А.** Иглокожие // Определитель фауны и флоры северных морей СССР / Под ред. Н. С. Гаевской. М.: Сов. наука, **1948**. С. 465—495.
- Электронный учебник по статистике.** М.: StatSoft Inc, **2001**. <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>
- Ястребова Л. А.** Хлорофилл в морских осадках // Тр. ВНИРО. **1938**. Т. 5. С. 189—224.
- ACIA** (Arctic Climate Impact Assessment). London: Cambridge Univ. Press, **2005**. 1057 p.
- Alexander V., Niebauer H. J.** Oceanography of the eastern Bering Sea ice-edge zone in spring // Limnol. and Oceanogr. **1981**. Vol. 26, N 6. P. 1111—1125.
- Andersen O. G. N.** Primary production, chlorophyll, light, and nutrients beneath the Arctic sea ice // The Arctic seas: Climatology, oceanography, geology, and biology / Ed. Y. Herman. New York: van Nostrand Reinhold, **1989**. P. 147—191.
- Anisimova N. A.** Distribution patterns of echinoderms in the Eurasian sector of the Arctic Ocean // The Arctic seas: Climatology, oceanography, geology, and biology / Ed. Y. Herman. New York: van Nostrand Reinhold, **1989**. P. 281—302.
- Atmar W. A.** Profoundly repeated pattern // Bull. Ecol. Soc. Amer. **2001**. Vol. 7. P. 208—211.
- Averintzev V. G.** Communities of the Franz Josef Land shallows // Environment and ecosystems of Franz Josef Land (Archipelago and shelf). Apatity: Publ. KSC RAS, **1993**. P. 142—171.
- Bayne B. L., Worrall C. M.** Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations // Mar. Ecol. Progr. Ser. **1980**. Vol. 3. P. 317—328.
- Bergman M. J. N., Hup M.** Direct effects of beamtrawling on macrofauna in a sandy sediment in the southern North Sea // ICES J. Mar. Sci. **1992**. Vol. 49. P. 5—12.
- Bernert J. A., Eilers J. M., Freemark K. E., Ribic C. A.** Quantitative method for delineating regions: an example for the western Corn Belt plains ecoregion of the USA // Environ. Manag. **1997**. Vol. 21. Iss. 3. P. 405—420.
- Beukema J. J.** An evolution of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living in tidal flats in the Dutch Wadden Sea // Mar. Biol. **1988**. Vol. 99. P. 425—433.
- Biology of brackish water** / Eds A. Remane, C. Schlieper. New York: Wiley Intersci., **1971**. 372 p.

- Blacker R. W.** Benthic animals as indicators of hydrographic conditions and climatic changes in Svalbard waters // Fish. Invest. Ser. 2. **1957**. Vol. 20, N 10. P. 1—49.
- Blacker R. W.** Recent changes in the benthos of the West Spitsbergen fishing grounds // Spec. Publ. Intern. Commis. Northwest Atlant. Fish. **1965**. Vol. 6. P. 791—794.
- Bluhm B. A., Piepenburg D., Juterzenka K.** Distribution, standing stock, growth, mortality and production of *Strongylocentrotus pallidus* (Echinodermata: Echinoidea) in the northern Barents Sea // Polar Biol. **1998**. Vol. 20. P. 325—334.
- Boesch D. F., Rosenberg R.** Response to stress in marine benthic communities // Stress effects on natural ecosystems / Eds G. M. Barrett, R. Rosenberg. New York: Wiley a. Sons, **1981**. P. 179—200.
- Brattegard T., Holthe T.** Distribution of marine, benthic macro-organisms in Norway. Trondheim: Direct. Natur. Manag., **1997**. Res. Report DN 1997-1. 409 p.
- Brawn V. M., Peer D. L., Bentley R. J.** Caloric content of the standing crop of benthic and epibenthic invertebrates of St. Margaret Bay, Nova Scotia // J. Fish. Res. Board Canad. **1968**. Vol. 25, N 9. P. 1803—1811.
- Brey T.** Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight // Meeresforsch. **1990**. Vol. 32. P. 329—343.
- Brey T.** A collection of empirical relations for use in ecological modeling // NAGA. The ICLARM Quarterly. **1999**. Vol. 22, N 3. P. 24—28.
- Brey T.** Population dynamics in benthic invertebrates // A virtual handbook / Alfred Wegener Ins. Polar and Mar. Res. (Germany). **2001**. <http://www.awi-bremerhaven.de/Benthic/Ecosystem/FoodWeb/Handbook/main.html>
- Brey T., Jarre-Teichmann A., Borlich O.** Artificial neural network versus multiple linear regression: predicting *P/B* ratios from empirical data // Mar. Ecol. Progr. Ser. **1996**. Vol. 140. P. 251—256.
- Brillouin L.** Science and information theory. New York: Acad. Press, **1956**. 320 p.
- Buckley J. R., Gammelsrod T., Johannessen J. A., Johannessen O. M., Roed L. P.** Upwelling: Oceanic structure at the edge of the Arctic pack ice in winter // Science. **1979**. Vol. 203. P. 165—167.
- Carroll M. L., Denisenko S. G., Voronkov A. et al.** Arctic bivalves as indicators of environmental variation // Proc. SPE 9th Intern. Conf. on health, safety and environment (15—17 April 2008, Nice, France). London: SPE, **2008**. SPE-111558. 11 p.
- Carroll M. L., Ambrose W. G., Levin B. S. et al.** Pan-Svalbard growth rate variability and environmental regulation in the Arctic bivalve *Serripes groenlandicus* // J. Mar. Syst. **2011**. Vol. 88. P. 239—251.
- Claret C., Marmonier P., Dole-Olivier M.-J. et al.** A functional classification of interstitial invertebrates: supplementary measures of biodiversity using species traits and habitat affinities // Arch. Hydrobiol. **1999**. Vol. 145. P. 385—403.
- Clarke K. R.** Comparisons of dominance curves // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. **1990**. Vol. 138. P. 143—157.
- Clarke K. R., Warwick R. M.** Taxonomic distinctness and its statistical properties // J. Appl. Ecol. **1998**. Vol. 35. P. 523—531.
- Clarke K. R., Warwick R. M.** Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpolation. 2nd ed. Plymouth: PRIMER-E, **2001**. 168 p.
- Coan E. V., Scott P. V., Bernard F. R.** Bivalve seashells of western North America: Marine bivalve mollusks from Arctic Alaska to Baja California // Santa Barbara museum of natural history monographs. 1st ed. Studies in Biodiversity. N 2. Santa Barbara: Santa Barbara Mus. Nat. Hist. (Cal.), **2000**. 764 p.
- Cochrane S. J., Denisenko S. G., Ambrose W. J., Emblow C., Carroll J. L.** Benthic fauna at the Barents Sea ice edge in a changing climate (BASICC) // MarBEF Newsletter. **2006**. N 5. P. 25—27.
- Collie J. S., Escanero G. A., Valentine P. C.** Effects of bottom fishing on the benthic megafauna of Georges Bank // Mar. Ecol. Progr. Ser. **1997**. Vol. 155. P. 159—172.

- Conlan K. E., Lenihan N. S., Kvitek R. G., Oliver J. S.** Ice scour disturbance to benthic communities in the Canadian High Arctic // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **1998**. Vol. 166. P. 1—16.
- Coyle K. O., Konar B., Blanchard A. et al.** Potential effects of temperature on the benthic infaunal community on the southeastern Bering Sea shelf: Possible impacts of climate change // *Deep-Sea Res. Pt II.* **2007**. Vol. 54. P. 2885—2905.
- Cressie N. A. C.** Statistics for spatial data. New York: Wiley a. Sons, **1991**. 900 p.
- Cusson M., Bourget E.** Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **2005**. Vol. 297. P. 1—14.
- Dahle S., Cochrane S., Gulliksen B. et al.** Benthic fauna in the northern Barents Sea. Tromsø: Akvaplan-niva, **1998a**. Report N 434.97.1286. 33 p.
- Dahle S., Denisenko S., Denisenko N., Cochrane S.** Benthic fauna in the Pechora Sea // *Sarsia* (c 2005 г. — *Mar. Biol. Res.*). **1998b**. Vol. 83. P. 183—210.
- Dall W. H.** Summary of the marine shell-bearing molluscs of the northwest coast of America, from San Diego, California, to the Polar Sea, mostly contained in the collection the United States National Museum, with illustrations of hitherto unfigured species // *Smithsonian Inst. US Natur. Mus. Bull.* **1921**. Vol. 112. 217 p.
- D'Arrigo R. D., Jacoby G. C.** Secular trends in high northern latitude temperature reconstructions based on tree rings // *Climatic Change*. **1993**. Vol. 25, N 2. P. 163—177.
- Dauvin J.-C., Joncourt M.** Energy values of marine benthic invertebrates from the western English Channel // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **1989**. Vol. 69. P. 589—595.
- De Broyer C., Rauschert M., Scailteur Y.** Structural and ecofunctional biodiversity of the benthic amphipod taxocoenosis // *Ber. Polarforsch.* **1999**. Vol. 301. P. 163—174.
- Denisenko N. V., Denisenko S. G., Lehtonen K. K. et al.** Zoobenthos of the Cheshskaya Bay (southeastern Barents Sea): spatial distribution and community structure in relation to environmental factors // *Polar Biol.* **2007**. Vol. 300. P. 735—746.
- Denisenko N., Denisenko S., Sandler H.** Zoobenthos in the Ob Bay in 1996 // *Ob Bay ecological studies in 1996*. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1997**. Report B15. P. 23—37.
- Denisenko N., Denisenko S., Sandler H.** Zoobenthos in the Cheshskaya Bay in 1995 // *Cheshskaya Bay ecological studies in 1995*. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1996a**. Report B11. P. 41—64.
- Denisenko N., Denisenko S., Sandler H., Andersin A.-B.** Zoobenthos in the Pechora Bay in 1995 // *Pechora Sea ecological studies in 1995*. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1996b**. Report B8. P. 34—56.
- Denisenko N. V., Rachor E., Denisenko S. G.** Benthic fauna of the southern Kara Sea // *Siberian river runoff in the Kara Sea: Characterization, quantification variability and environmental significance*: Proc. Mar. Sci. Amsterdam: Elsevier, **2003**. Vol. 6. P. 213—236.
- Denisenko S.** Zoobenthos // *Biological atlas of the Arctic seas / Atlas NESDIS 39*. Murmansk; Washington; Silver Spring: NOAA, **2000**. Vol. 2. P. 48—59.
- Denisenko S. G.** Long-term changes of zoobenthos biomass in the Barents Sea // *Zool. Sessions (Annual Reports 2000)*: Proc. Zool. Inst. RAS. **2001**. Vol. 289. P. 59—66.
- Denisenko S. G.** Zoobenthos and ice distribution in the Arctic seas // *Zool. Sessions (Annual Reports 2001)*: Proc. Zool. Inst. RAS. **2002**. Vol. 296. P. 39—46.
- Denisenko S. G.** Ice and zoobenthos distribution in the Arctic seas // *ACSYS Final Sci. Conf.: Book of Extended Abstracts*. (November 10—12). St. Petersburg, **2004a**. http://acsys.npolar.no/meetings/final/abstracts/metadata_abstracts.php?id=135
- Denisenko S. G.** Long-term changes in bottom fauna of the Barents Sea and hydrologic fluctuations along the «Kola meridian» section // *100 years of oceanographic observations along the Kola Section in the Barents Sea: Papers of Intern. Symp.* Murmansk: PINRO, **2005**. P. 217—228.
- Denisenko S. G.** Structurally-functional characteristics of the Barents Sea zoobenthos // *Zool. Sessions (Annual Reports 2003)*: Proc. Zool. Inst. RAS. **2004b**. Vol. 300. P. 43—52.

- Denisenko S. G., Cochrane S., Carroll M. L. et al.** Zoobenthos distribution and vertical flux of organic carbon in the Barents Sea: preliminary results of 2003 expedition on R/V «Ivan Petrov» // Zool. Sessions (Annual Reports 2005): Proc. Zool. Inst. RAS. **2006**. Vol. 310. P. 35—45.
- Denisenko S. G., Denisenko N. V.** Long-term changes in zoobenthos biomass as an indicator of temperature variability in the Pechora Sea // ACSYS Final Sci. Conf.: Book of Extended Abstracts. (November 10—12). St. Petersburg, **2004**. http://acsys.npolar.no/meetings/final/abstracts/metadata_abstracts.php?id=135
- Denisenko S., Denisenko N., Dahle S.** Baseline Russian studies in the south-eastern part of the Barents Sea // Ecology of fjords and coastal waters. Amsterdam: Elsevier, **1995**. P. 293—302.
- Denisenko S. G., Denisenko N. V., Dahle S., Cochrane S. J.** The zoobenthos of the Pechora Sea: a comparative study // Ber. Polar und Meeresforsch. **2005**. Vol. 501. P. 55—74.
- Denisenko S. G., Denisenko N. V., Frolova E. A. et al.** Current state of bottom fauna and structure of bottom communities in the Pechora Sea // Natural conditions of the Kara and Barents seas: Proc. Rus.-Norw. Workshop 1995 / Norsk Polarinstitutt Rapportserie. **1997a**. N 95. P. 390—394.
- Denisenko S. G., Denisenko N. V., Lehtonen K. K. et al.** Macrozoobenthos of the Pechora Sea (SE Barents Sea): community structure and spatial distribution in relation to environmental conditions // Mar. Ecol. Progr. Ser. **2003**. Vol. 258. P. 109—123.
- Denisenko S., Denisenko N., Sandler H.** Zoobenthos in the Ob Bay in 1996 // Ob Bay ecological studies in 1996. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1997b**. Report B15. P. 23—37.
- Denisenko S., Denisenko N., Sandler H., Groenlund L.** General principles of environment impact assessment and planning of monitoring // Pechora Sea ecological studies in 1992—1995. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1997c**. Report B13. P. 223—227.
- Denisenko S., Sandler H., Denisenko N., Andersin A.-B.** Zoobenthos baseline studies in the Pechora Sea and Adjacent Bays // Pechora Sea ecological studies in 1992—1995. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1997d**. Report B13. P. 83—145.
- Denisenko S. G., Sandler H., Denisenko N. V., Rachor E.** Current state in two estuarine bays of the Barents and Kara Seas // ICES J. Mar. Sci. **1999**. Vol. 56. P. 187—193.
- Denisenko S. G., Tarasov G. A.** Fossil complexes of bivalve mollusks with prevalence of *Chlamys islandica* from coastal moraines of Treskelen area of the Hornsund fjord (West Spitsbergen) // Polar session arctic environment research. Lublin, **1992**. P. 295—302.
- Dunton K. H., Saupe S. M., Golikov A. N. et al.** Trophic relationship and isotopic gradients among arctic and subarctic marine fauna // Mar. Ecol. Progr. Ser. **1989**. Vol. 56. P. 89—97.
- Duplisea D. E., Jennings S., Warr K. J., Dinmore T. A.** A size-based model of the impacts of bottom trawling on benthic community structure // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. **2002**. Vol. 59. P. 1785—1795.
- Dyer M. F., Cranmer G. J., Fry P. D., Fry W. G.** The distribution of benthic hydrographic indicator species in Svalbard waters, 1978—1981 // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. **1984**. Vol. 64, N 3. P. 667—677.
- Elverhoi A., Solheim A.** Physical environment western Barents Sea, 1 : 1 500 000. Surface sediment distribution. Oslo: Norsk Polarinstitutt Skrifter, **1983**. N 179A. 22 p.
- Enequist P.** Studies on the soft-bottom amphipods of the Skagerak. Inaugural dissertation // Zoologiska bidrag fran Uppsala. **1949**. Bd 28. S. 297—492.
- Ereskovsky A. V.** Materials of the faunistic study of the White and Barents Seas sponges. 5. Quantitative distribution // Berlin. geowiss. Abh. **1995a**. E16. P. 709—714.

- Ereskovsky A. V.** Materials of the faunistic study of the White and Barents Seas sponges. 6. The origin of the White and Barents Seas faunas // Berlin. geowiss. Abh. **1995b**. E16. P. 715—730.
- Falkowski P., Kiefer D. A.** Chlorophyll «a» fluorescence in phytoplankton relationship to photosynthesis and biomass // Plant Res. **1985**. Vol. 5, N 2. P. 715—731.
- Falk-Petersen S., Haakon H., Budgell W. P., Hegseth E. N.** Physical and ecological processes in the marginal ice zone of the northern Barents Sea during the summer melt period // J. Mar. Systems. **2000**. Vol. 27. P. 131—159.
- Fauchald K., Jumars P. A.** The diet of worms: A study of polychaete feeding guilds // Oceanogr. and Mar. Biol.: Annu. Rev. **1979**. Vol. 17. P. 193—284.
- Feder H. M., Naidu A. S., Jewett S. C. et al.** The northeastern Chukchi Sea: benthos-environmental interactions // Mar. Ecol. Progr. Ser. **1994**. Vol. 111. P. 171—190.
- Fedyakov V. V., Naumov A. D.** Marine Bivalvia in the Arctic Ocean // The Arctic seas: Climatology, oceanography, geology, and biology / Ed. Y. Herman. New York: van Nostrand Reinhold, **1989**. P. 303—319.
- Feng K., Epstein S.** Climatic trends from isotopic records of tree rings: the past 100—200 years // Climatic Change. **1996**. Vol. 33, N 4. P. 551—562.
- Fisher R. A.** Statistical methods for research workers. 2nd ed. Edinburgh: Oliver a. Boyd, **1928**. 269 p.
- Fisher R. A.** The logic of inductive inference // J. Roy. Statist. Soc. **1935**. Vol. 98. P. 39—54.
- Forster N. R.** Intertidal bivalves: a guide to the common marine bivalves of Alaska. Fairbanks: Univ. Alaska Press, **1991**. 152 p.
- Fritts H. C.** Tree rings and climate. New York: Acad. Press, **1976**. 567 p.
- Gagaev S. Yu., Deubel H., Fetzler I., Rachor E.** Polychaete community structure of the southern Kara Sea // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Исследования фауны морей. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, **2006**. Т. 55(63). С. 63—78. (На англ. яз.).
- Galbraith J. M., Green C.** Inference about trends in global temperature data // Climatic Change. **1992**. Vol. 22, N 3. P. 209—221.
- Galkin Yu. I.** Long-term changes in the distribution of molluscs in the Barents Sea related to the climate // Ber. Polarforsch. **1998**. Vol. 287. P. 100—143.
- GEBCO 97.** General Bathymetric Chart of the Oceans. Digital Atlas / Edition of IOC/IHO, British Oceanogr. Data Centre. **1997**. Ver. 1997. February. CD-ROM.
- Gibson L. B.** Some unifying characteristics of species diversity // Cushman Foundat. Foraminifer. Res. **1966**. Vol. 17, N 4. P. 117—124.
- Gleason H. A.** On the relation between species and area // Ecology. **1922**. Vol. 3. P. 158—162.
- Global Runoff Data Centre.** **2004**. <http://grdc.bafg.de>
- Golikov A. N.** Arctic Ocean gastropod prosobranchs // The Arctic Seas: Climatology, oceanography, geology, and biology / Ed. Y. Herman. New York: van Nostrand Reinhold, **1989**. P. 325—340.
- Golikov A. N., Scarlato O. A.** Evolution of arctic ecosystems during the Neogene Period // The Arctic seas: Climatology, oceanography, geology, and biology / Ed. Y. Herman. New York: van Nostrand Reinhold, **1989**. P. 257—279.
- Gontar V. I., Denisenko N. V.** Arctic Ocean bryozoans // The Arctic seas: Climatology, oceanography, geology, and biology / Ed. Y. Herman. New York: van Nostrand Reinhold, **1989**. P. 341—372.
- Good I. J.** The population frequencies of the estimation of population parameters // Biometrika. **1953**. Vol. 40, pt 3—4. P. 237—264.
- Gorny M., Brey T., Arntz W., Bruns T.** Growth, development and productivity of *Choris-mus antarcticus* (Pfeffer) (Crustacea: Decapoda: Natantia) in the eastern Weddell Sea, Antarctica // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. **1993**. Vol. 174. P. 261—275.

- Gradinger R.** Life at the underside of Arctic sea ice: biological interactions between the ice cover and the pelagic realm // *Mem. Soc. Fauna et Flora Fenn.* **1998.** Vol. 74. P. 53—60.
- Grapher.** Graphing system. Colorado: Golden Software Inc., **2006.** Ver. 6. CD-ROM.
- Gray J. S.** Effects of environmental stress on species rich assemblages // *Biol. J. Linnean Soc.* **1989.** Vol. 37. P. 19—32.
- Gray J. S., Clarke K. R., Warwick R. M., Hobbs G.** Detection of initial effects of pollution on marine benthos: an example from the Ekofisk and Eldfisk oilfields, North Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **1990.** Vol. 66. P. 285—299.
- Gray J. S., McIntyre A. D., Stirn J.** Manual of methods in aquatic environment research. Pt 11. Biological assessment of marine pollution — with particular reference to benthos // *FAO Fish. Techn. Papers.* **1992.** N 234. 49 p.
- Grebmeier J. M.** Studies of pelagic-benthic coupling extended onto the Soviet continental shelf in the northern Bering and Chukchi Seas // *Continental Shelf Res.* **1993.** Vol. 13, N 5—6. P. 653—658.
- Grebmeier J. M., Feder H. M., McRoy C. P.** Pelagic-benthic coupling in the northern Bering and southern Chukchi Seas. II. Benthic community structure // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **1989.** Vol. 51. P. 253—268.
- Grönlund L., Kuznetsov L., Fomin O. et al.** Pechora Sea plankton studies in 1994. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1995.** Report B6. 30 p.
- Grönlund L., Kuznetsov L., Fomin O. et al.** Hydrography, chemistry chlorophyll-a, phytoplankton and zooplankton species composition and biomass in the Pechora Sea in 1993 // *Pechora Sea ecological studies in 1993.* Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1994.** Report B5. P. 32—57.
- Grossmann S., Gleitz M.** Primary and microheterotrophic productivity within ice-associated habitats // *Beri. Polarforsch.* **1997.** Vol. 226. P. 73—79.
- Gruffidd L. D.** Mortality of scallop on a Manx scallop bed due to fishing // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **1972.** Vol. 52, N 2. P. 445—449.
- Gulliksen B., Palerud R., Brattegard T., Sneli J.-A.** Distribution of marine, benthic macro-organisms in Svalbard (including Bear Island) and Jan Mayen. Trondheim: Direct. Natur. Manag., **1999.** Res. Report DN 1999-4. 148 p.
- Gutt J., Starmans A., Dieckmann G.** Impact of iceberg scouring on polar benthic habitats // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **1996.** Vol. 137. P. 311—316.
- Hammer Ø.** PAST — Paleontological Statistics. Version 2.14. Reference manual / *Natur. Hist. Mus. Univ. of Oslo.* Oslo, **2012.** 225 p.
- Hansen B., Christiansen S., Pedersen G.** Plankton dynamics in the marginal ice zone of the central Barents Sea during spring: carbon flow and structure of the grazer food chain // *Polar Biol.* **1996.** Vol. 16, N 2. P. 115—128.
- Hansson M., Lindegarth M., Valentinssona D., Ulmestrand M.** Effects of shrimp-trawling on abundance of benthic macro-fauna in a Swedish fjord // *Marine benthos dynamics: environmental and fisheries impacts: Abstr. Book ICES Symp. Crete: IMBC,* **1998.** P. 47—48.
- Hartigan J. A.** Clustering algorithms. New York: Wiley a. Sons, **1975.** 215 p.
- Hartley R. V. L.** Transmission of information // *Bell Syst. Techn. J.* **1928.** Vol. 7. P. 535—563.
- Hegseth E. N.** Phytoplankton of the Barents Sea — the end of growth season // *Polar Biol.* **1997.** Vol. 17. P. 235—241.
- Hill M. O.** Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology.* **1973.** Vol. 54, N 2. P. 427—431.
- Hirche H.-J., Baumann M. E. M., Kattner G., Gradinger R.** Plankton distribution and the impact of copepod grazing on primary production in Fram Strait, Greenland Sea // *J. Mar. Syst.* **1991.** Vol. 2. P. 477—494.
- Hobson K. A., Welch H. E.** Determination of trophic relationship within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **1992.** Vol. 84. P. 9—18.

- Honjo S.** Particle fluxes and modern sedimentation in the Polar Oceans // Polar oceanography. Pt B. Chemistry, biology, and geology / Ed W. O. Smith. New York: Acad. Press, **1990**. P. 688—739.
- Hummel H., Bogaards R., Bek T. et al.** Sensitivity to stress in the bivalve *Macoma balthica* from the most northern (Arctic) to the most southern (French) populations: low sensitivity in Arctic populations because of genetic adaptations // *Hydrobiologia*. **1997**. Vol. 355. P. 127—138.
- Hunt G. L., Stabeno P., Walters G., Sinclair E. et al.** Climate change and control of the southeastern Bering Strait pelagic ecosystem // *Deep Sea Res.* **2002**. Vol. 49. P. 5821—5853.
- Hunt O. D.** The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* **1925**. Vol. 13. P. 560—597.
- Hurrell J. W.** Decadal trends in the North Atlantic Oscillation and relationships to regional temperature and precipitation // *Science*. **1995**. Vol. 269. P. 676—679.
- Hurrell J. W.** **2006**. <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.html>
- Hurrell J. W., van Loon H.** Decadal variations in climate associated with the North Atlantic Oscillation // *Climatic Change*. **1997**. Vol. 36, N 3—4. P. 301—326.
- Isaaks E. H., Srivastava R. M.** Applied geostatistics. New York: Oxford Univ. Press, **1989**. 561 p.
- Jensen K.** Sampling macrozoobenthos: maximum returns for minimum efforts // Coastal benthic ecology. Report on the period 1985—1987. Cost 647 / Commiss. Europ. Communs. Brussels, **1987**. P. 133—144.
- Jerison D., Stroock D.** Norbert Wiener // *Notices AMS*. **1995**. Vol. 42, N 4. P. 430—438.
- Jones D. S., Williams D. F., Arthur M. A.** Growth history and ecology of the Atlantic surf clam, *Spisula solidissima* (Dillwyn), as revealed by stable isotopes and annual shell increments // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* **1983**. Vol. 73. P. 225—242.
- Jorgensen L., Pearson T., Anisimova N. A. et al.** Environmental influences on benthic fauna associations of the Kara Sea (Arctic Russia) // *Polar Biol.* **1999**. Vol. 22. P. 395—416.
- Josefson A. B.** Distribution of diversity and functional groups of marine benthic infauna in the Skagerrak (eastern North Sea): Can larval availability affect diversity? // *Sarsia*. **1985**. Vol. 70. P. 229—249.
- Kaiser M. J., Edwards D. B., Armstrong P. J. et al.** Changes in megafaunal benthic communities in different habitats after trawling disturbance // *ICES J. Mar. Sci.* **1998**. Vol. 55. P. 353—361.
- Karcher M. J., Kulakov M., Pivovarov S. et al.** Atlantic water flow to the Kara Sea: comparing model results with observations // *Siberian river run-off in the Kara Sea* / Eds R. Stein, O. Stepanets. Amsterdam: Elsevier, **2003**. Vol. 6. P. 47—72.
- Katsanevakis S., Maravelias C. D.** Modeling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation // *Fish and Fisheries*. **2008**. Vol. 9. P. 178—187.
- Keck A., Wassmann P.** Temporal and spatial patterns of sedimentation in the subarctic fjord Malangen northern Norway // *Sarsia*. **1996**. Vol. 80, N 4. P. 259—276.
- Kendall M. A.** Are Arctic soft-sediment macrobenthic communities impoverished? // *Polar Biol.* **1995**. Vol. 16. P. 393—399.
- Kendall M. A., Aschan M.** Latitudinal gradients in the structure of macrobenthic communities: a comparison of Arctic, temperate and tropical sites // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* **1993**. Vol. 172. P. 157—169.
- Kennish M. J., Loveland R. E.** Growth models of the northern quahog *Mercenaria mercenaria* (Linne) // *Proc. Nat. Shellfish Assoc.* **1980**. Vol. 70. P. 230—239.
- Keylock C. J.** Simpson diversity and the Shannon-Wiener index as special cases of a generalized entropy // *Oikos*. **2005**. Vol. 109, N 1. P. 203—207.
- Kilada R. W., Roddick D., Mombourquette K.** Age determination, validation, growth, and minimum size of sexual maturity of the Greenland Smooth Cockle (*Serripes gro-*

- enlandicus Bruguiere, 1789) in Eastern Canada // J. Shellfish Res. **2007**. Vol. 26, N 2. P. 443—450.
- Kiyko O. A., Pogrebov V. B.** Long-term benthic population changes (1920—1930s — present) in the Barents and Kara Seas // Mar. Poll. Bull. **1997**. Vol. 35, N 7—12. P. 322—332.
- Kline R. R.** What is information theory a theory of? Boundary work among information theorists and information scientists in the United States and Britain during the Cold War // Interdisciplinary perspectives / Amer. Soc. Inform. Sci. and Technol. Medford. (N. J.), **2004**. P. 15—28.
- Kristiansen S., Farbrod T.** Nitrogen uptake rates in phytoplankton and ice algae in the Barents Sea // Proc. Mare Symp. on Polar Mar. Ecol. (Trondheim, Norway, 12—16 May 1990): Polar Res. **1991**. Vol. 10, N 1. P. 187—192.
- Kroncke I.** Long-term changes in North Sea benthos // Senckenberg. mar. **1995**. Vol. 26, N 1—2. P. 73—80.
- Krost P., Bernhard M., Werner F., Hukriede W.** Otter trawl tracks in Kiel Bay (Western Baltic) mapped by side-scan sonar // Meeresforsch. **1990**. Vol. 32. P. 344—353.
- Kuzmin S. A., Olsen S., Gerasimova O. V.** Barents Sea king crab (*Paralithodes camtschatica*): the transplantation experiments were successful // Proc. Intern. Symp. High Latitude Crabs: Biol., Manag., and Econ. Fairbanks: Fairbanks Univ. Alaska, **1996**. P. 649—663. (Sea Grant Reports).
- Kuznetsov L., Gronlund L., Druzhkov N.** The annual production cycle in the Pechora Sea, the Pechora Bay and the Cheshskaya Bay // Pechora Sea ecological studies in 1992—1995: Final report. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1997**. Report B13. P. 53—68.
- Larsen L. H., Denisenko S., Denisenko N., Evenset A.** The environmental status of the south-eastern Barents Sea // A literature survey for NORISK-GIDRO. Tromsø: Akvaplan-niva, **1992**. Report N 352. 62 p.
- Larsen T., Boltunov A., Denisenko N. et al.** The Barents Sea ecoregion: Biol. Assess. Oslo: WWF, **2004**. 151 p.
- Legendre L., Gosselin M., Hirche H.-J. et al.** Environmental control and potential fate of size-fractionated phytoplankton production in the Greenland Sea (75°N) // Mar. Ecol. Progr. Ser. **1993**. Vol. 98. P. 297—313.
- List** of species of free-living invertebrates of the Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters / Ed. B. I. Sirenko. St. Petersburg: Zool. Inst. RAS, **2001**. 129 p. (Exploration of the Fauna of the seas; Vol. 51).
- Lochte K.** Bacterial standing stock and consumption of organic carbon in the benthic boundary layer of the abyssal North Atlantic // Deep-sea food chains and the global carbon cycle. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., **1992**. P. 1—10.
- Lochte K., Ducklow H., Fasham M., Stienen C.** Plankton succession and carbon cycling at 47°N 20°W during the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment // Deep-Sea Res. Pt II. **1993**. Vol. 40, N 52. P. 91—114.
- Loeng H.** Features of the physical oceanographic conditions of the Barents Sea // Polar Res. **1991**. Vol. 1, N 1. P. 5—18.
- Loeng H., Blindheim J., Aadlandsvik B., Ottersen G.** Climatic variability in the Norwegian and Barents Seas // ICES J. Mar. Sci. **1992**. Vol. 195. P. 52—61.
- Loeng H., Brender K., Carmack E. et al.** Marine systems // Arctic climate impact assessment. London: Cambridge Univ. Press, **2005**. P. 453—538.
- Lopez G. R., Levinton J. S.** Ecology of deposit-feeding animals in marine sediments // Quart. Rev. Biol. **1987**. Vol. 62. P. 235—260.
- Loring D. H., Naes K., Dahle S. et al.** Arsenic, trace metals, and organic microcontamination in sediments from the Pechora Sea, Russia // Mar. Geol. **1995**. Vol. 2. P. 153—167.

- Luppova E. N., Anisimova N. A., Denisenko N. V., Frolova E. A.** The bottom biocoenosis of Franz Josef Land // Environment and ecosystems of Franz Josef Land (Archipelago and shelf). Apatity: Publ. KSC RAS, **1993**. P. 118—142.
- MacArthur R. H.** Educations of animal populations, and measure of community stability // Ecology. **1955**. Vol. 36, N 3. P. 533—536.
- MacArthur R. H., Wilson E. O.** The theory of island biogeography. Princeton: Univ. Press, **1967**. 203 p.
- Magurran E. A.** Ecological diversity and its measurement. London: Chapman a. Hall, **1991**. 181 p.
- Mandrekar V.** Mathematical work of Norbert Wiener // Notices AMS. **1995**. Vol. 42, N 6. P. 664—669.
- Map viewer.** Thematic and analytical map system. Colorado: Golden Software Inc., **2006**. Ver. 7. CD-ROM.
- Margalef D. R.** La teoria la information an ecologia // Mem. Real Acad. Ciencias Artes Barcelona. **1957**. Vol. 23. P. 373—449.
- Maynou F.** The application of geostatistics in mapping and assessment of demersal resources *Nephrops norvegicus* (L.) in the northwestern Mediterranean: a case study // Sci. Mar. **1998**. Vol. 62. Suppl. 1. P. 117—133.
- McCabe G. J., Clark M. P., Serreze M.** Trends in north hemisphere surface cyclone frequency and intensity // J. Climate. **2001**. Vol. 14. P. 2763—2768.
- McLusky D. S.** The estuarine ecosystem. Glasgow; London: Blackie, **1981**. 150 p.
- McManus J. W., Pauly D.** Measuring ecological stress: variations on a theme by R. M. Warwick // Mar. Biol. **1990**. Vol. 106. P. 305—308.
- McRoy C. P., Goering J. J.** Annual budget of primary production in the Bering Sea // Mar. Sci. Commun. **1976**. Vol. 2, N 5. P. 255—267.
- Menge B. A.** Ecological implications of patterns of rocky intertidal community structure and behavior along an environmental gradient // Ecology of fouling communities: Proc. U.S.—U.S.S.R. workshop «Biological Productivity and Biochemistry of the World's Ocean». Beaufort (North Carolina): Duke Univ., **1975**. P. 213—214.
- Midttun L., Loeng H., Kotlyakov V. M., Sokolov V. Ye.** Climatic variations in the Barents Sea // Arctic research — advances and prospects: Proc. Conf. Arctic and northern countries on coordination of research in the Arctic (Leningrad, December 1988). Moscow: Nauka, **1990**. P. 176—191.
- Miller D. C., Bock M. G., Turner E. J.** Deposit and suspension feeding in oscillatory flows and sediment fluxes // J. Mar. Res. **1992**. Vol. 50. P. 489—520.
- Moebius K.** Die Auster und die Austerwirtschaft. Berlin, **1877**. 59 p.
- Morison J., Aagaard K., Steele M.** Recent environmental changes in the Arctic: A review // Arctic. **2000**. Vol. 53, N 4. P. 359—371.
- Nakaoka M., Matsui S.** Annual variation in the growth rate of *Yoldia notabilis* (Bivalvia: Nuculanidae) in Otsuchi Bay, northeastern Japan, analyzed using shell microgrowth patterns // Mar. Biol. **1994**. Vol. 119. P. 397—404.
- Odum E. P.** Fundamentals of ecology. 3rd ed. Philadelphia: Sauders, **1971**. 574 p.
- Ogilvie A. E. J., Jonsdottir I.** Sea ice, climate, and Icelandic fisheries in the Eighteenth and Nineteenth centuries // Arctic. **2000**. Vol. 52, N 4. P. 383—394.
- Olafsson E., Pálsson B.** Travels in Iceland 1752—1757: Revised English edition published in 1975. Reykjavik: Bókaútgáfan Örn og Örlygur hf., **1975**. 186 p.
- Pearson T. H.** The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea-loch system of the west coast of Scotland. IV. Changes in the benthic fauna attributable to organic enrichment // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. **1975**. Vol. 20. P. 1—41.
- Pearson T. H.** Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: the role of bioturbation // Oceanogr. and Mar. Biol. Annu. Rev. **2001**. Vol. 34. P. 233—267.

- Pearson T. H., Rosenberg R.** Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment // *Oceanogr. and Mar. Biol. Annu. Rev.* **1978**. Vol. 16. P. 229—311.
- Peterson C. H., Summerson H. C., Fegley S. R.** Ecological consequences of mechanical harvesting of clams // *Fish. Bull.* **1987**. Vol. 85, N 2. P. 281—289.
- Petryashov V. V.** Arctic ocean mysids (Crustacea, Mysidacea): evolution, composition and distribution // *The Arctic seas: Climatology, oceanography, geology, and biology* / Ed. Y. Herman. New York: van Nostrand Reinhold, **1989**. P. 373—396.
- Philippart C. J. M.** Long-term impact of bottom fisheries on several by catch species of demersal fish and benthic invertebrates in the south-eastern North Sea // *ICES J. Mar. Sci.* **1998**. Vol. 55. P. 342—352.
- Pianka E. R.** On r and k selection // *Amer. Nature.* **1970**. Vol. 104. P. 592—597.
- Pielou E. C.** An introduction to mathematical ecology. New York: Wiley-Intersci., **1969**. 286 p.
- Piepenburg D., Blackburn T. H., Dorrien C. F. et al.** Partitioning of benthic community respiration in the Arctic (northwestern Barents Sea) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **1995**. Vol. 118, N 1—3. P. 199—213.
- Piepenburg D., Schmidt M. K.** A photographic survey of the epibenthic megafauna of the Arctic Laptev Sea shelf: distribution, abundance, and estimates of biomass and organic carbon demand // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **1997**. Vol. 147. P. 63—75.
- Piraino S., Fanelli S., Boero F.** Variability of species' roles in marine communities: change of paradigms for conservation priorities // *Mar. Biol.* **2002**. Vol. 140. P. 1067—1074.
- Pólya G.** Über den zentralen Grenzwertsatz der Wahrscheinlichkeitsrechnung und das Momentenproblem // *Math. Zeit.* **1920**. Vol. 8. S. 171—181.
- Pogrebov V. B., Fokin S. I., Galtsova V. V., Ivanov G. I.** Benthic communities as influenced by nuclear testing and radioactive waste disposal off Novaya Zemlya in the Russian Arctic // *Mar. Poll. Bull.* **1997**. Vol. 35, N 7—12. P. 333—339.
- Preston F. W.** The commonness and rarity of species // *Ecology.* **1948**. Vol. 29, N 3. P. 254—283.
- Proshutinsky A., Jonson M.** Two circulation regimes of the wind-driven Arctic Ocean // *J. Geophys. Res.* **1997**. Vol. 102(C6). P. 12 493—12 514.
- Rachor E., Denisenko S.** Macrofauna: quantitative assessment // *Ber. Polarforsch.* **1997**. Vol. 255. P. 67—77.
- R-ArcticNet:** A regional Hydriographic Data Network for the Pan-Arctic Region / Water Syst. Anal. Group; Univ. New Hampshire; USA Nat. Snow and Ice Data Center. Durham (N. H.), **2001**. Ver. 2.1. CD-ROM.
- Redfield A. C.** The biological control of chemical factors in the environment // *Amer. Sci.* **1958**. Vol. 46. P. 205—222.
- Rey F., Skjoldal H. R., Slagstad D.** Primary production in relation to climatic changes in the Barents Sea // *Proc. 3rd Sov.-Norw. Symp. (Murmansk, 26—28 May, 1986)* / Inst. Mar. Res. Bergen, Norway. Bergen, **1987**. P. 13—27.
- Rijnsdorp A. D., Leeuwen P. I.** Changes in growth of North Sea plaice since 1950 in relation to density, eutrophication, beam-trawl effort, and temperature // *ICES J. Mar. Sci.* **1996**. Vol. 53. P. 1199—1213.
- Rumohr H., Brey T., Ankar S.** A compilation of biometric conversion factors for benthic invertebrates of the Baltic Sea // *The Baltic Mar. Biol.* **1987**. N 9. 56 p.
- Sakshaug E.** Primary and secondary production in Arctic Seas // *The organic carbon cycle in the Arctic Ocean*. Berlin: Springer, **2003**. P. 57—81.
- Sandler H., Andersin A.-B., Denisenko N., Denisenko S.** Zoobenthos community structure in the Pechora Sea // *Pechora Sea ecological studies in 1992*. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1993**. Report B3. P. 32—39.
- Sandler H., Denisenko N., Denisenko S., Andersin A.-B.** Zoobenthos community structure in the Pechora Sea // *Pechora Sea ecological studies in 1993*. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1994**. Report B5. P. 35—58.

- Sejr M. K., Thomas Jensen K., Rysgaard S.** Macrozoobenthic community structure in a high Arctic East Greenland fjord // *Polar Biol.* **2000.** Vol. 23. P. 792—801.
- Selye H.** The evolution of the stress concept // *Amer. Sci.* **1973.** Vol. 61. P. 692—699.
- Shannon C. E.** A mathematical theory of communication // *Bell Syst. Techn. J.* **1948.** Vol. 27. P. 379—423, 623—656.
- Shannon C. E., Weaver W.** The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. Illinois Press, **1949.** 117 p.
- Shaw K. M., Lambshead P. J. D., Piatt H. M.** Detection of pollution induced disturbance in marine benthic assemblages with special reference to nematodes // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **1983.** Vol. 11. P. 195—202.
- Sheldon A. L.** Equitability indices: dependence on the species count // *Ecology.* **1969.** Vol. 50, N 3. P. 466—467.
- Shonwiese C.-D., Rapp J.** Climate trend atlas of Europe based on observations 1891—1990. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., **1997.** 228 p.
- Sirenko B. I.** Introduction // List of species of free-living invertebrates of the Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters / Ed. B. I. Sirenko. St. Petersburg: Zool. Inst. RAS, **2001.** P. 5—10. (Exploration of the Fauna of the seas; Vol. 51).
- Sirenko B., Denisenko S., Deubel H., Rachor E.** Deep water communities of the Laptev Sea and adjacent parts of the Arctic Ocean // Исследования фауны морей. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, **2004.** Т. 54(62). С. 28—73. (На англ. яз.).
- Skjoldal H. R., Hassel A., Rey F., Loeng H.** Spring phytoplankton development and zooplankton reproduction in the Barents Sea in the period 1979—1984 // The effect of oceanographic conditions on distribution and population dynamics of commercial fish stocks in the Barents Sea: Proc. 3rd Sov.-Norw. Symp. (Murmansk, 26—28 May, 1986). Inst. Mar. Res. Bergen, Norway. Bergen, **1987.** P. 59—89.
- Skjoldal H. R., Rey F.** Pelagic production and variability of the Barents Sea ecosystems // Biomass yields and geography of large marine ecosystems: Selected Symp. 111. Colorado: Westview Press, **1989.** P. 241—286.
- Slagstad D., Stokke S.** Simulering av stroemfelt, hydrografi, isdekke og primaerproduksjon i det nordlige Barentshav // Fiskerihavet Bergen-Norway Havforskningsinstituttet. **1994.** N 9. 47 p.
- Slagstad D., Tande K. S., Wassmann P.** Modelled carbon fluxes as validated by field data on the North Norwegian shelf during the productive period in 1994 // *Sarsia.* **1999.** Vol. 84. P. 303—317.
- Slagstad D., Wassmann P.** Climate change and carbon flux in the Barents Sea: 3D simulations of ice-distribution, primary production and vertical export of particulate organic carbon // *Mem. Nat. Inst. Polar Res.* **1996.** Vol. 51. P. 119—141.
- Smetacek V.** Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance // *Mar. Biol.* **1985.** Vol. 84. P. 239—251.
- Smith W. O.** Phytoplankton dynamics in marginal ice zones // *Oceanogr. and Mar. Biol.* **1987.** Vol. 25. P. 11—38.
- Stepanjants S. D.** Hydrozoa of the Eurasian Arctic seas // The Arctic seas: Climatology, oceanography, geology, and biology / Ed. Y. Herman. New York: van Nostrand Reinhold, **1989.** P. 397—430.
- Stewart P. L., Pocklington P., Cunjak R. A.** Distribution, abundance and diversity of benthic macroinvertebrates on the Canadian continental shelf and slope of southern Davis Strait and Ungava Bay // *Arctic.* **1985.** Vol. 38. P. 281—291.
- Strass V. H., Noethig E. M.** Seasonal shifts in ice edge phytoplankton blooms in the Barents Sea related to the water column stability // *Polar Biol.* **1996.** Vol. 16, N 6. P. 409—422.
- Sundet J. H.** Bifangst av kongekrabbe i det ordinaere fisket. En kartlegging blant fiskere i Ost-Finnmark // *Fiskeriforskning Rapport.* **1998.** N 1. 15 s.

- Sundet J. H.** Bifangst av kongekrabbe i garn- og linefisket i 1998 // Fiskeriforskning Rapport. **1999**. N 2. 20 s.
- Surfer 7.** User's guide. Contouring and 3D surface mapping for scientists and engineers. Colorado: Golden Software Inc., **1999**. 619 p.
- Surfer.** Surface mapping system. Colorado: Golden software Inc., **2002**. Ver. 8. CD-ROM.
- Sutherland J. P.** Life cycles and the dynamics of fouling communities // Ecology of fouling communities: Proc. U.S.—U.S.S.R. workshop «Biological Productivity and Biochemistry of the World's Ocean». Beaufort (North Carolina): Duke Univ., **1975**. P. 137—153.
- SYSTAT** / SYSTAT Software Inc. **1999**. Ver. 9. CD-ROM.
- Terrain** base. Word digital terrain data / USA Nat. Geophys. Data Center. **1995**. Release 1.1. CD-ROM.
- Thomson D. H.** Marine benthos in the eastern Canadian high Arctic: multivariate analyses of standing crop and community structure // Arctic. **1982**. Vol. 35. P. 61—74.
- Thompson D. W. J., Wallace J. M.** The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields // Geophys. Res. Lett. **1998**. Vol. 25, N 9. P. 1297—1300.
- Thorson G.** Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Revs. Cambridge, **1950**. Vol. 25. P. 1—45.
- Tyler A. V.** Caloric values of some North Atlantic invertebrates // Mar. Biol. **1973**. Vol. 19, N 3. P. 258—261.
- Van Bodungen B., Bathmann Ur., Vob M., Wunsch M.** Vertical particle flux in the Norwegian Sea — resuspension and interannual variability // Proc. Symp. «Sediment traps in marine ecological research and monitoring». Fiskebackskil, **1990**. P. 116—136.
- Van Veen J.** Onderzoek naar het zandtransport von rivieren // Ingenieur. **1933**. Vol. 48. P. 151—159.
- Vassilenko S. V.** Arctic Ocean Cumacea // The Arctic seas: Climatology, oceanography, geology, and biology / Ed. Y. Herman. New York: van Nostrand Reinhold, **1989**. P. 431—444.
- Wacasey J. W., Atkinson E. G.** Energy values of marine benthic invertebrates from the Canadian Arctic // Mar. Ecol. Progr. Ser. **1987**. Vol. 39, N 3. P. 243—250.
- Warwick R. M.** A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthos communities // Mar. Biol. **1986**. Vol. 92. P. 557—562.
- Warwick R. M., Pearson T. H., Ruswahyuni H.** Detection of pollution effects on marine macrobenthos: further evaluation of the species abundance biomass method // Mar. Biol. **1987**. Vol. 95. P. 193—200.
- Warwick R. M., Piatt H. M., Clarke K. R., Agard J., Gobin J.** Analysis of macrobenthic and meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Hamilton Harbour, Bermuda // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. **1990**. Vol. 138. P. 119—142.
- Wassmann P., Reigstad M., Haug T. et al.** Food webs and carbon flux in the Barents Sea // Progr. Oceanogr. **2006**. Vol. 71. P. 232—287.
- Wassmann P., Slagstad D.** Seasonal and annual dynamics of particle carbon flux in the Barents Sea. A model approach // Polar Biol. **1993**. Vol. 13. P. 363—372.
- Whittaker R. H.** Evolution and measurement of species diversity // Taxon. **1972**. Vol. 21. P. 213—251.
- Wittakker R.** Communities and ecosystems. New York: MacMillan, **1975**. 121 p.
- Winsor C. P.** The Gompertz curve as a growth curve // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, **1932**. Vol. 18, N 1. P. 1—8.
- Winterhalter B., Kostin D.** Pechora Bay marine geological studies in 1994. Helsinki: Fin.-Rus. Offshore Technol. Work. Group, **1996**. Report B9. 81 p.
- Yndestad H.** Stationary temperature cycles in the Barents Sea. The cause of causes // The 84th Intern. ICES Annu. Sci. Conf. (27 Sept.—4 Oct.) / Hydrography Committee. Reykjavik, **1996**. (ICES CM1996/C14).

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава 1. История многолетних исследований зообентоса Баренцева моря	8
Глава 2. Материал и методы исследований	13
2.1. Информационная база исследований	13
2.2. Основные вычислительные и графические методы	23
Глава 3. Анализ условий обитания зообентоса в Баренцевом море	32
3.1. Границы Баренцева моря, рельеф и донные осадки	32
3.2. Течения, водные массы и ледовитость	39
3.3. Многолетние флуктуации гидрологического режима	43
3.4. Биогенные элементы, кислород и органическое вещество	54
Глава 4. Особенности распределения зообентоса в Баренцевом море	58
4.1. Распределение зообентоса и абиотические факторы	59
4.2. Вертикальный поток фитодетрита и зообентос	68
4.3. Зона ледовой кромки, сезонный лед и зообентос	75
Глава 5. Качественные и количественные характеристики зообентоса Баренцева моря	90
5.1. Видовое богатство и биоразнообразие	90
5.2. Фонообразующие таксоны высших рангов	99
5.3. Преобладающие трофические группы	108
5.4. Регионально доминирующие виды	118
5.5. Биогеографическая структура	139
5.6. Соотношение количественных характеристик	148
Глава 6. Многолетние изменения зообентоса Баренцева моря	154
6.1. Обрастания на литорали и в верхних горизонтах сублиторали	154
6.2. Изменения зообентоса вдоль Кольского меридиана	163
6.3. Воздействие донного промысла на зообентос	171
6.4. Состояние зообентоса в прибрежье Новой Земли	191
	283

6.5. Некоторые последствия акклиматизации камчатского краба	202
Глава 7. Многолетние изменения зообентоса Печорского моря	207
7.1. Таксономическая и биогеографическая структура	209
7.2. Количественное развитие и трофическая структура	213
7.3. Поселения фонообразующих видов зообентоса	223
Глава 8. Климатическая обусловленность роста гидробионтов	231
8.1. Склероконхиологический анализ	232
8.2. Линейный рост и стандартизированные темпы роста	236
8.3. Связь темпов роста с климатическими параметрами	238
Заключение	245
Список сокращений	254
Литература	256

Научное издание

Станислав Григорьевич Денисенко

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ И БИОРЕСУРСЫ
МАКРОЗООБЕНТОСА БАРЕНЦЕВА МОРЯ:
СТРУКТУРА И МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ**

*Утверждено к печати
Федеральным государственным
бюджетным учреждением науки
Зоологическим институтом
Российской академии наук*

Редактор издательства *Л. С. Евстигнеева*
Художник *Е. В. Кудина*
Технический редактор *И. М. Кашеварова*
Корректор *Ю. Б. Григорьева*
Компьютерная верстка *А. А. Бурениной*

Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Сдано в набор 23.04.2013.
Подписано к печати 31.10.2013. Формат 70 × 100 $\frac{1}{16}$. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 23.4. Уч.-изд. л. 21.3.
Тираж 300 экз. Тип. зак. № 1592. С 219

Санкт-Петербургская издательско-книготорговая фирма «Наука»
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
E-mail: main@nauka.nw.ru
Internet: www.naukaspb.com

ООО «Типография Береста»
196084, Санкт-Петербург, ул. Коли Томчака, 28



АДРЕСА МАГАЗИНОВ «АКАДЕМКНИГА»

Магазины с отделами «Книга—почтой»

- 119192 Москва, Мичуринский проспект, 12, корп. 1;
(код 495) 932-78-01
Сайт: <http://LitRAS.ru/>; e-mail: okb@LitRAS.ru
- 199034 Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1;
(код 812) 328-38-12; e-mail: naukaspb1@yandex.ru

Магазины «Академкнига» с указанием букинистических отделов

- 664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298;
(код 3952) 42-96-20; akademkniga@list.ru
- 660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45;
(код 3912) 27-03-90; akademkniga@bk.ru
- 117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
(код 499) 124-55-00 (Бук. отдел)
- 119192 Москва, Мичуринский проспект, 12;
(код 495) 932-74-79 (Бук. отдел)
- 127051 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2;
(код 495) 621-55-96 (Бук. отдел)
- 101000 Москва, Б. Спасоглинищевский пер., 8, строение 4
(код 495) 624-72-19 (Бук. отдел)
- 142290 Пушкино Московской обл., МКР «В», 1;
(код 49677) 3-38-80
- 191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57;
(код 812) 272-36-65; academkniga.spb@bk.ru
(Бук. отдел)

Коммерческий отдел, г. Москва
Телефон для оптовых покупателей: (код 499) 143-84-24
Сайт: <http://LitRAS.ru/>
E-mail: info@LitRAS.ru
Склад, телефон: (код 495) 932-74-71
Факс: (код 499) 143-84-24

ДЛЯ ЗАМЕТОК