

УДК 591.524.11: 577.472(268.46)

**ЗООБЕНТОС ГОРЛА И ВОРОНКИ БЕЛОГО МОРЯ:
СТРУКТУРА И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
В ПРИБРЕЖЬЕ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА**

Н.В. Денисенко¹, С.Г. Денисенко¹, А.А. Фролов²

¹*Зоологический институт РАН, 199034, Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: ndenisenko@zin.ru, dest@zin.ru*

²*Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, Россия;
e-mail: science@mmbi.info*

В экспедиции на НИС «Иван Петров» в 1997 г. получены новые данные о зообентосе наиболее слабо изученных районов Белого моря — Горла и Воронки. На 11 дночерпательных станциях обнаружены 104 таксона донных беспозвоночных. Плотность поселений животных варьировала на станциях от 8 до 394 экз./м², биомасса — от 0.062 до 175.46 г/м². Несмотря на сравнительную бедность видового состава и количественных характеристик зообентоса, его информационно-видовое разнообразие в целом оказалось достаточно высоким, хотя разброс величин был велик (0.8–3.3 бит/особь) и сопоставим с таковым для близлежащих районов Баренцева и Белого морей. Показано влияние факторов среды на основные характеристики зообентоса. Расчеты коэффициентов сходства продукционных характеристик видов показали присутствие 4 донных сообществ, для которых представлены основные характеристики как для сообщества в целом, так и для 10 наиболее значимых видов. Показано доминирование сестонофагов в поселениях зообентоса. Биогеографический анализ выявил значительное доминирование в фауне широко распространенных бореально-арктических видов и преобладание бореальных форм над арктическими.

**ZOOBENTHOS OF THE GORLO AND VORONKA STRAIGHTS OF THE WHITE SEA:
STRUCTURE AND DISTRIBUTION PATTERNS IN COASTAL AREAS
OF THE KOLA PENINSULA**

N.V. Denisenko¹, S.G. Denisenko¹, A.A. Frolov²

¹*Zoological institute of the Russian Academy of Science, St.Petersburg, Russia;
e-mail ndenisenko@zin.ru, dest@zin.ru*

²*Murmansk marine biological Institute RAS, Russia;
e-mail: science@mmbi.info*

In 1997, on the basis of the material of the survey carried out aboard R/V “Ivan Petrov”, new data on zoobenthos from the most poorly studied areas of the White Sea — the Gorlo and Voronka Straights — were obtained. At 11 stations 104 taxa were found. Zoobenthos abundance varied from 8 up to 394 ind./m², biomass — from 0.062 up to 175.46 g/m². In spite of comparative poverty of species composition, its informative diversity has been specified as comparatively high, although indexes variations were quite wide (0.8–3.3 bit) and its values were comparable with neighboring areas of the Barents and White Seas. Influence of environments was estimated. Community structure of zoobenthos was determined by comparison of production characteristics of the species, and the basic quantitative characteristics of them were described. Calculations of similarity coefficients have shown an existence of four zoobenthos communities with predominance of suspension filtrate feeders. The biogeographical analysis of the fauna has shown significant predominance of the boreal-Arctic species, and prevalence of boreal forms above the Arctic species.

Исследование экосистемы Белого моря было и остается предметом пристального внимания многих российских институтов естественнонаучного профиля. Донная фауна как один из компонентов биоты Белого моря изучается уже на протяжении длительного времени. Все опубликованные материалы свидетельствуют о своеобразии видового состава, биогеографической структуры и распреде-

ления зообентоса в этом водоеме (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948; Бабков, Голиков, 1984; Скарлато, 1995; Naumov, 2001).

Значительная изоляция от Баренцева моря является одной из причин обеднения видового состава донной фауны Белого моря. В то же время вариабельность гидрологических факторов и геоморфологическая специфичность каждого отдельно взятого района Белого моря (Скарлато, 1991; Терзиев, 1991) создают условия для формирования большого количества донных сообществ, которые разнообразны по своей структуре и достаточно дискретны в пространстве (Наумов, 1991).

Вместе с тем, несмотря на длительную историю исследований и регулярные фаунистические наблюдения, в Белом море еще существуют недостаточно изученные районы. Так, например, имеющиеся сведения о донном населении Горла и Воронки Белого моря отрывочны, иногда противоречивы, имеют в основном описательный характер и не создают целостного представления об особенностях структуры и распределения зообентоса в этих районах (Наумов, 1991; Скарлато, 1991; Луканин и др., 1995; Naumov, 2001).

Целью нашего исследования являлась оценка структурно-функциональных характеристик донной фауны в сублиторали Горла и южной части Воронки Белого моря вдоль побережья Кольского полуострова.

Материал и методы исследования

Материалом для исследования послужили пробы зообентоса, собранные во время экспедиции на НИС «Иван Петров», организованной АО «Кольские минералы» в августе 1997 г. Отбор проб зообентоса был произведен в районе, который расположен западнее продольной оси Горла и ранее практически не обследовался. На близлежащих к берегу участках, охваченных бентосными сборами, глубины варьировали от 20 до 55 м, на более мористых — от 40 до 80 м. Пробы отбирали на якорь дночерпателем «Океан-50» с площадью захвата 0.25 м². На каждой из 11 станций (табл. 1) из-за плохой работы дночерпателя этой конструкции на жестких грунтах приходилось поднимать от 2 до 5 проб. Из них для анализа выбирали две с наиболее хорошим наполнением дночерпателя. Всего были проанализированы 22 пробы зообентоса (см. табл. 1). Отбор именно двух проб для дальнейшего камерального анализа осуществляли в соответствии с результатами ранее выполненного исследования по сравнению уловистости дночерпателя «Океан» и дночерпателя Ван-Вина. В результате этих сравнений было показано, что две пробы из дночерпателя «Океан» дают величины по числу видов, численности и биомассе, сопоставимые с этими же характеристиками зообентоса, выбранными из 5 дночерпателей Ван-Вина (Denisenko et al., 2005).

Из дночерпателя пробу вместе с осадками смывали морской водой в округло-коническое капроновое сито с размером ячеек 1 мм. После отмыва мелких фракций остаток осадка вместе с животными фиксировали 4% формалином, нейтрализованным гексамином. В лаборатории животных отделяли от осадков и сортировали по основным систематическим группам с применением бинокулярного микроскопа МБС-10, затем повторно фиксировали 70% этанолом и проводили видовые определения. В пробе подсчитывали количество особей каждого вида и взвешивали их с точностью до 0.001 г.

Для выявления структуры донных сообществ были выполнены кластеризационные построения с использованием индекса Чекановского-Серенсена для количественных данных (Песенко, 1982). В качестве меры сходства была выбрана величина относительной продукции видов:

$$Cz = 2 * \Sigma [\min (P_{sa}, P_{sb})] / \Sigma [(P_{sa} + P_{sb})],$$

где P_{sa} — относительная продукция s -го вида на станции 'a'; P_{sb} — относительная продукция 's'-го вида на станции 'b'.

Для построения дендрограммы были использованы трансформированные данные путем процедуры извлечения квадратного корня из исходных значений. Данный способ используется для оптимизации материала в случае сильного разброса величин в отдельных пробах (Clarke, Warwick, 2001).

Для каждой станции были рассчитаны общая численность и биомасса. Помимо этих характеристик, были рассчитаны значения биомассы, численности и продукции для каждого вида в выделенных сообществах, а также средняя биомасса зообентоса в каждом из сообществ. Иными словами, характеризуя то или иное сообщество, мы указываем среднюю биомассу для составляющих его таксонов, которая рассчитана для поселений этих таксонов, т.е. для тех станций или проб сообщества, на которых конкретный таксон был зарегистрирован. Можно конечно 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 небольших 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 мала.

Основные характеристики станций района исследований, объем собранного материала, количество видов и плотность поселений зообентоса

Станция	Координаты	Глубина, м	Тип донного осадка	Количество видов на станции, экз./0.5м ²	Плотность поселений зообентоса в пробах 1 и 2, экз./0.25м ²		Биомасса зообентоса в пробах 1 и 2, г/0.25м ²	
10	67°30.00'N 41°20.00'E	57	ИПРБ	8	4	7	0.024	0.849
11	67°30.00'N 41°29.54'E	56	ИПРБ	8	6	14	0.026	2.070
12	67°00.00'N 41°29.30'E	53	ПГ	12	13	7	2.356	1.634
13	66°43.54'N 41°09.06'E	22	ИПБ	9	3	7	0.115	0.128
14	66°40.08'N 41°29.30'E	65	ПРБ	26	4	43	0.060	3.809
15	66°24.00'N 40°32.30'E	30	ГВ	29	21	81	65.852	21.880
17	66°13.01'N 40°09.30'E	55	ПГ	22	24	21	1.168	1.962
18	66°08.30'N 40°00.30'E	79	ПРГБ	40	184	13	12.648	0.242
19	66°08.00'N 39°32.12'E	20	ПРГ	30	65	37	14.220	5.773
20	66°03.00'N 39°33.00'E	78	ПРГБ	27	10	73	0.345	2.026
21	66°00.05'N 39°17.00'E	70	КрП	3	3	1	0.029	0.002

Примечание. ИПРБ – илестый песок с ракушей, баяннуша; ПГ – песок с галькой; ИПБ – илестый песок с баяннушей; ПРБ – песок с ракушей и баяннушей; ГВ – гальки и валуны; ПРКБ – песок с ракушей, галькой, баяннушей; ПРГ – песок с ракушей, галька; КрП – крупнозернистый песок.

Вместе с тем приводимая частота встречаемости таксонов по станциям (или пробам) в сообществе оставляет такую возможность.

Степень доминирования таксонов в сообществах оценивалась по условной величине их продукции (P_s), которая, как нам представляется, наиболее реально отражает вклад каждого вида в сообщество, на основе простого равенства:

$$P_s = B_s^{0.75} \cdot N_s^{0.25}, \quad (1)$$

где B_s — влажная биомасса таксона (г/м²), N_s — плотность поселений таксона (экз./м²).

Первая попытка оценки значимости видов в сообществах на основе величин плотности поселений и биомассы в виде индекса $I = \sqrt{A \cdot C \cdot B}$ (что равносильно $I = A^{0.5} \cdot C \cdot B^{0.5}$ была предпринята Л.А. Зенкевичем и В.А. Броцкой (1937). В своей работе они пишут: «Так как наиболее характерными показателями значимости формы в построении всего комплекса являются биомасса и количество экземпляров, мы соединили оба этих показателя для каждой отдельной формы, перемножив их и извлекая затем квадратный корень из произведения». Используя данный подход, авторы, по-видимому, руководствовались мнением Петерсена: «С. Petersen (Petersen, 1914) считает возможным при определении руководящих форм в основание принимать или количество экземпляров или вес, перечисленные на единицу поверхности, или и то, и другое» (цит. по Зенкевич, 1927)*.

* В этой же работе Л.А. Зенкевичем (1927) было высказано мнение, косвенно свидетельствующее о признании им целесообразности учета частоты встречаемости, наряду с биомассой и плотностью поселений: «Может быть, следует добавить еще те формы, которые не дают больших чисел..., но имеют ограниченный ареал распространения и постоянно имеются налицо.»

Однако, несмотря на это указание, авторы пришли к заключению, что наилучший результат оценки количественной представленности видов получается “при использовании данных биомассы” (Зенкевич, Броцкая, 1937). Видимо, по этой причине в их следующей совместной публикации была дана иная формулировка «индекса плотности»: «Чтобы иметь возможность оперировать с обоими, имеющими основное значение показателями, т.е. средней биомассой и частотой встречаемости, не удавая цифрового материала, мы делаем попытку связать обе величины следующим образом. Мы умножаем среднюю биомассу на частоту встречаемости и затем, чтобы не оперировать с большими числами, извлекаем из полученного произведения квадратный корень» (Броцкая, Зенкевич, 1939). Заметим, что при исчислении частоты встречаемости в долях единицы, а не в процентах, ни о каких «больших числах» речь бы не шла: все они были бы меньше или равны биомассе и соответствовали бы средней биомассе вида на всей площади, занимаемой сообществом.

Вместе с тем приводимые во второй работе две из шести кривых «индексов плотности» (для сообществ *IIIa* и *Va*) совпадают с таковыми в первой работе, но каким способом они вычислены — сказать невозможно, даже после аналогичных вычислений на исходном цифровом материале.

Приведенное несоответствие было отмечено А.В. Арнольди (1941), который считал, что в работе Л.А. Зенкевича и В.А. Броцкой (1937) все кривые построены по индексам, полностью соответствующим данному там определению. Он показал, что корень квадратный из произведений плотности поселения на биомассу ($\sqrt{AЧВ}$) дает лучшие результаты при оценке значимости видов в сообществах, по сравнению с корнем квадратным из произведения биомассы на частоту встречаемости ($\sqrt{AЧр}$). При этом, однако, он предложил умножить полученное значение на частоту встречаемости ($p \sqrt{AЧВ}$).

Несмотря на то, что первый индекс, предложенный Л.А. Зенкевичем и В.А. Броцкой (1937), а также его расширения за счет включения частоты встречаемости (Арнольди, 1941; Иогансен, Файзова, 1978), были выведены чисто эмпирически, им может быть дано некоторое теоретическое обоснование.

Так, в 1965 г. Б.Я. Виленкин (Виленкин, 1965) предложил оценивать значимость видов в сообществах с помощью общепринятой зависимости общего обмена (дыхания) пойкилотермных животных от массы их тела (Hemmingsen, 1950). Подставив в нее среднюю массу особей, помноженную на плотность поселений, он получил выражение для приблизительного расчета величины потока энергии, проходящего через популяцию (Q):

$$Q = k Ч a^{0.54} Ч b^{0.46}, \quad (2)$$

где k — константа, a — численность (плотность поселений), b — биомасса соответствующего таксона. Роль таксона в сообществе вычислялась как отношение потоков энергии, проходящих через популяцию таксона и через все сообщество в целом. Показатели степени в уравнении были рассчитаны Б.Я. Виленкиным на основе собственных экспериментальных данных. Поскольку Хеммингсен (Hemmingsen, 1950), было показано, что в пределах изменения массы тела от 10^{-5} до 10^4 г для всех пойкилотермных организмов показатель степени при “ b ” можно принять равным 0.75, Б.Я. Виленкин в дальнейшем соглашается с этим (Виленкин, Виленкина, 1979), и соответственно вышеприведенное равенство (2) превращается в следующее:

$$Q = k Ч B^{0.75} Ч N^{0.25}, \quad (3)$$

где B — биомасса ($г/м^2$), N — численность (плотность поселений, экз./ $м^2$) таксона. Именно в этой форме, преимущественно как соотношение потоков энергии через популяцию и все сообщество в целом, данное уравнение успешно апробировано в биоэкологических исследованиях (Кучерук, 1985; Кучерук, Савилова, 1985; Мальцев, 1990; Кучерук, Котов, 2002).

Вместе с тем изучаемые сообщества наиболее часто характеризуются наглядными количественными показателями — общей биомассой и численностью, а также биомассой и численностью отдельных таксонов. Обе эти характеристики легко учитываются не только при вычислениях энергетических трат на дыхание, но и при вычислении продукции популяций (Денисенко и др., 1993; Denisenko et al., 1994; Денисенко и др., 1995; Denisenko et al., 2003), которая, в отличие от дыхания, хорошо визуализуется в биомассе и плотности поселений. Уравнение (1) легко выводится из соотношения между усредненными за год или период роста энергетическими эквивалентами продукции (P_s) и дыхания (R_s) одной особи таксона “ s ” в единицу времени (Умнов, Алимов, 1979):

$$R_s = (2.879 \pm 0.046) Ч P_s. \quad (4)$$

Дыхание вычисляется как

$$R_s = R_{s/l} Ч w_s^{0.75}, \quad (5)$$

где $R_{s/l}$ — дыхание особи с индивидуальной массой равной единице, w_s — индивидуальная масса организма. Если принять w_s равной средней массе особей и обозначить как W_s , то суммарное дыхание особей в популяции вида “ s ” численностью N_s , будет выражаться равенством:

$$R_s = R_{sl} \text{ Ч } W_s^{0.75} \text{ Ч } N_s \quad (6)$$

Из уравнений (4) и (6) продукция популяции таксона “s” может быть найдена как

$$P_s = R_{sl} \text{ Ч } W_s^{0.75} \text{ Ч } N_s / 2.879, \quad (7)$$

где средняя масса особей равна средней биомассе, деленной на среднюю плотность поселений ($W = B / N$). Согласно Хеммингсену (Hemmingesen, 1960) R_{sl} для большинства животных равно 2.97 (кДж / ч Ч г) при 20 °С, и поэтому в уравнении (7) $R_{sl} / 2.879 = 2.97 / 2.879 = 1.031$, что может быть принято равным 1. Исходя из этого, продукцию можно вычислять по следующей формуле:

$$P_s = (B_s / N_s)^{0.75} \text{ Ч } N_s, \quad (8)$$

или

$$P_s = B_s^{0.75} \text{ Ч } N_s^{0.25},$$

что и соответствует приведенному выше уравнению (1), где P_s — продукция таксона (кДж / м² Ч ч), B_s — сырая биомасса (г/м²), N_s — плотность поселений таксона “s”.

Данная формула расчета продукции в донных сообществах представляет собой вариант расчета вторичной продукции так называемым *физиологическим способом* (Винберг, 1968; Алимов, 1981), который предполагает необходимость учета температурной поправки на скорость обмена. Однако в случае схожих температурных условиях для оценки относительного вклада популяций в трансформацию вещества и энергии конкретных сообществ вовсе не обязательно вводить такую поправку.

Существенно большую погрешность при оценке роли видов в сообществах таким способом может дать разница в энергетическом эквиваленте животных разных таксонов. Тем не менее опубликованные Брэм (Brey, 1990) величины продукции, рассчитанные классическим методом для 30 видов морских гидробионтов из разных сообществ, коррелируют с вычисленными нами на основе плотности и биомассы поселений при $R^2 = 0.89$. Вычисление продукции исландского гребешка в Баренцевом море для разных возрастных групп моллюсков из Семиостровской популяции (Денисенко, 1989) показало, что расчетные величины также весьма хорошо коррелируют с реальными ($R^2 = 0.82 - 0.97$).

Некоторая погрешность может быть вызвана отклонением расчетной величины суммарного дыхания особей в популяции от реальной в связи с отклонением статистического распределения индивидуальных масс от нормального или равномерного. Моделирование крайних вариантов названного распределения с помощью функций прямой и обратной экспоненты показывает, что погрешность вычислений по предложенной формуле достигает своего максимума (37%) в случае резко отрицательной асимметрии распределения при показателе экспоненты, равном -1. Для других значений показателя (обычно его приравнивают к удельной скорости смертности) погрешность гораздо меньше. При распределениях, близких к нормальному и равномерному, погрешность вычислений практически отсутствует.

Несмотря на указанные выше недостатки оценки роли отдельных таксонов в сообществах на основе учета плотности поселений и биомассы, следует признать использование данного метода в целом достаточно успешным. При этом все-таки нужно отметить, что применявшаяся во всех вышеперечисленных работах формула расчета обмена или продукции отличается от предложенной Л.А. Зенкевичем и В.А. Броккой в 1937 г. только степенными коэффициентами биомассы и плотности поселений. В современном варианте вполне обоснованно больший вес в вычислениях привносит биомасса, тогда как в изначальном варианте вклад биомассы и плотности поселений оценивался как равный. Однако в настоящее время нельзя еще однозначно судить о том, насколько степенные коэффициенты в используемой сейчас формуле могут претендовать на окончательную точность. Так, например, Кларк и Уорвик (Warwick, Clarke, 1993; Clarke, Warwick, 2001) продолжают рекомендовать для морского зообентоса в аналогичных расчетах использование степенного коэффициента при биомассе - 0.73, при плотности поселений — 0.27. Кроме того, не следует считать законченной и дискуссию, поднятую Хюснером (Heusner, 1982) о том, что значение 0.75 степенного коэффициента для обобщающего уравнения обмена есть статистический артефакт, а реальное значение, определяемое «правилом поверхности», равно 0.67.

В целом же анализ публикаций Л.А. Зенкевича и его современников показывает, что при выделении и картировании тех или иных биоценозов в Баренцевом море они пользовались в основном фаціальными критериями, учитывая преимущественно характер донных осадков, глубину обитания и доминирующие таксоны. Какого-либо математически строгого сравнения постанционных таксономических списков и количественной представленности видов не проводилось, что крайне затрудняет сопоставление опубликованных ими результатов с результатами современных исследований, и даже с результатами, полученными на тех же материалах, но обработанных современными статистическими методами.

В настоящей работе, как упоминалось нами выше, сообщества были выделены на основе анализа дендрограмм, полученных путем кластеризационных построений в результате сравнения коэффициентов сходства. Порядок присоединения кластеров выполнялся иерархическим методом усредненных присоединений (Песенко, 1982), который также именуется *методом скользящей средней* (Андреев, 1979). Уровень сходства кластеров, при котором группа станций рассматривалась как отдельное сообщество, определяли, рассчитав среднее значение коэффициента сходства по всей матрице (Сиротинская, 1975).

К доминирующим формам, названия которых были использованы для обозначения сообществ зообентоса, отнесены виды, имеющие самую высокую «значимость» в сообществе. Уровень (индекс) значимости видов в пределах сообщества определяли как произведение их средней относительной продукции и частоты встречаемости в тех пробах, которые представляют это сообщество, т.е. входят в один кластер.

Информационное разнообразие видов (или трофических групп) оценивали по индексу Шеннона (Shannon, 1948):

$$Hr = - \sum p_i \log_2(p_i),$$

где p_i — доля i -го вида (или трофической группы) от общего количества особей в пробе. Постанционные индексы вычисляли как среднее арифметическое индексов для проб.

Определение трофической структуры сообществ осуществляли как на основании анализа значений биомассы видов, так и на основании анализа величин индекса значимости, который соответствует величине доли продукции каждого вида в каждом из выделенных сообществ.

Биогеографические характеристики видов были взяты из литературных источников (Anisimova 1989; Денисенко, 1990; Денисенко, Галкин, 1996; Фролова, 1996 и др.)

Район исследования

Донные осадки. Гранулометрический состав современных осадков Горла и Воронки Белого моря отличается чрезвычайным разнообразием вследствие взаимодействия таких факторов, как рельеф дна и гидродинамический режим водной толщи. По данным разных авторов (Невесский и др., 1977; Gurevich, 1995; Shcherbakov, 1996) дно Горла и Воронки в основном покрыто песчаными осадками с пятнами зеленовато-серых песчанистых илов, мощность которых составляет в среднем около 20 см (1–32 см). В качестве дополняющих фракций характерны значительные количества гальки и гравия, привнесенных плавучими льдами. Как в Горле, так и в Воронке присутствуют участки размыва, где слой современных осадков отсутствует, и поверхность дна сложена размытой мореной или выходами среднеголоценовых ракушечных отложений, представляющих подводную безжизненную пустыню. Древние отложения чередуются с участками современного осадконакопления, одной из форм которого являются песчаные гряды, способные перемещаться вследствие высокой придонной гидродинамической активности (Гуревич и др. 1984; Айбулатов, Артюхов, 1993).

Непосредственно в точках отбора проб зообентоса донные осадки были представлены гравийно-песчаными фракциями, песком с ракушей, валунниками и выходами коренных пород (см. табл. 1).

Гидрологический режим. Особенности гидрологического режима района описаны в литературе довольно подробно (Наумов, Федяков, 1991; Терзиев, 1991; Скарлато, 1995; Pantyulin, 2003). Согласно этим публикациям в Горле Белого моря скорость постоянных течений очень высокая. В придонном слое воды она составляет 20–30 см/с. Скорость приливно-отливных течений колеблется от 50 до 150 см/с. Соответственно интенсивны процессы турбулентного перемешивания. На границе между Воронкой и Горлом, а также Горлом и Бассейном Белого моря образуются фронтальные зоны с практически однородными значениями температуры и солености от поверхности до дна (градиент температуры составляет 0.2 °С, а солености — 0.6‰).

Специфические черты вод Горла обусловили их выделение в самостоятельную водную массу (соленость 26.4‰), которая занимает верхние слои водной толщи в зимний период и всю водную толщу в весенне-летний период. Баренцевоморские воды, отличающиеся от вод Горла более высокими значениями солености, проникают в район исследования только в зимний период в придонных слоях южной части Воронки и Горла на севере, где приобретают соленость 28.9‰. Температура воды у дна в районе исследования варьирует в течение года от 1.7 до 7.2 °С.

Оцифровка картографических и графических данных (Скарлато, 1991; Терзиев, 1991) в точках, соответствующих расположению наших станций, указывает на то, что район наших исследований находился в зоне влияния двух фронтальных зон (рис. 1).

Взвесь. Высокие скорости течений обуславливают присутствие в водной толще высоких концентраций взвешенного вещества органического и неорганического происхождения. Согласно предварительной оценке Белое море характеризуется самым высоким из арктических морей России удельным (нормированным на площадь и объем моря) поступлением взвешенных веществ с речным сто-

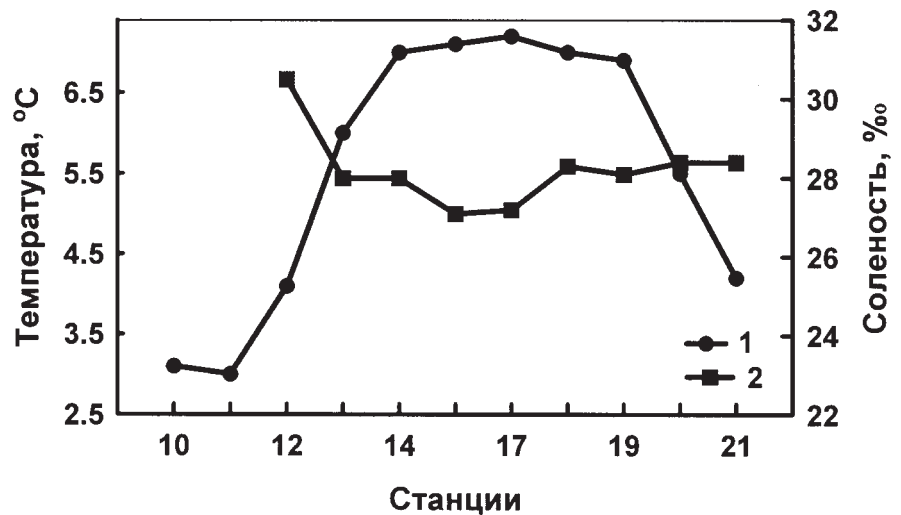


Рис. 1. Изменение температурно-соленостного градиента в районе исследования (по литературным данным — Терзи-ев, 1991; Скарлато, 1985): 1 — температура; 2 — соленость

ком и абразией берегов (Романкевич, Ветров, 2001). При этом ежегодно через Горло во взвешенном состоянии транспортируется такое количество органического углерода, которое всего лишь вдвое меньше объема ежегодной первичной продукции планктона в Белом море.

Результаты исследований и обсуждение

Идентификация животных в пробах выявила 104 таксона, из которых 95 были определены до вида (Cnidaria — 5 видов, Polychaeta — 24 вида, Mollusca — 35 видов, Bryozoa — 14 видов, Echinodermata — 5 видов, Tunicata — 4 вида, Crustacea — 8 видов). Это составляет около трети всех известных для района донных беспозвоночных (Naumov, 2001). Хотя места пробоотбора в 1997 г. и не совпадали с расположением станций более ранних исследований, когда сбор материала выполнялся вдоль центрального продольного и 2–3 поперечных разрезов (Дерюгин, 1928; Наумов, 1991), полученные результаты не противоречат существующему мнению (Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948; Луканин и др., 1995) о сравнительной бедности бентофауны Горла. Количество видов на станциях варьировало от 4 до 39 (табл. 1, рис. 2). Отчетливая тенденция к уменьшению их количества наблюдалась в направлении от Бассейна к Воронке Белого моря. Исключение составляла самая южная станция (21) на крупнозернистых песках. Станции, расположенные на преимущественно мелкопесчаных осадках с обилием битой ракушки и баянуши (ст. 10, 11, 12, 13), характеризовались наименьшим количеством видов. Чрезвычайная бедность донного населения на этих станциях, скорее всего, обусловлена приуроченностью станций 10 и 11 к выходам древних ракушечных отложений в Воронке, а станций 12 и 13 — к участкам дна Горла с подвижными песчаными грядами (Гуревич и др., 1984).

В наших пробах было намного меньше прикрепленных животных (губок, гидроидов и мшанок), чем указано в списке К.М. Дерюгина (1928). Видимо, это обусловлено различиями в методах отбора проб (данные 20-х годов основаны на анализе дражных сборов; как правило, длина трассы дражного лова составляет не менее 200 м), а также различиями в локализации мест пробоотбора.

Анализ результатов количественного учета показал, что донные организмы в обследованных точках не образуют больших скоплений. Плотность поселений организмов на станциях варьировала от 8 до 394 экз./м² и фактически повторяла тенденцию к уменьшению, наблюдающуюся в изменениях количества видов в северном направлении (рис. 3), что видимо, сопряжено со структурой донных осадков (см. табл. 1). В целом в районе исследования основную долю зообентоса по количеству особей составляли ракообразные, полихеты и иглокожие. На крупнозернистых песках общая плотность поселений зообентоса была минимальной (ст. 21), а в пробах обнаружены только офиуры, гидроиды и мшанки. Максимальная плотность (394 экз./м²), как и таксономическое разнообразие, зарегистрированы на смешанных осадках (ст. 18, рис. 3).

На всех станциях по количеству видов, плотности поселений и биомассе доминировали сестонофаги, но на северных и южных станциях их доля оказалась сопоставимой с суммарной долей поверхностных и подповерхностных детритофагов.

В отличие от межстанционных изменений количества видов и плотности поселений, какая-либо видимая тенденция в вариациях биомассы зообентоса отсутствовала (рис. 4). Биомасса была невысокой (0.48–39.97 г/м²) практически на всех станциях района исследований, а иногда и чрезвычайно низкой — 0.062 г/м² (ст. 21). Исключение представляла ст. 15, где биомасса достигала 175.46 г/м² за

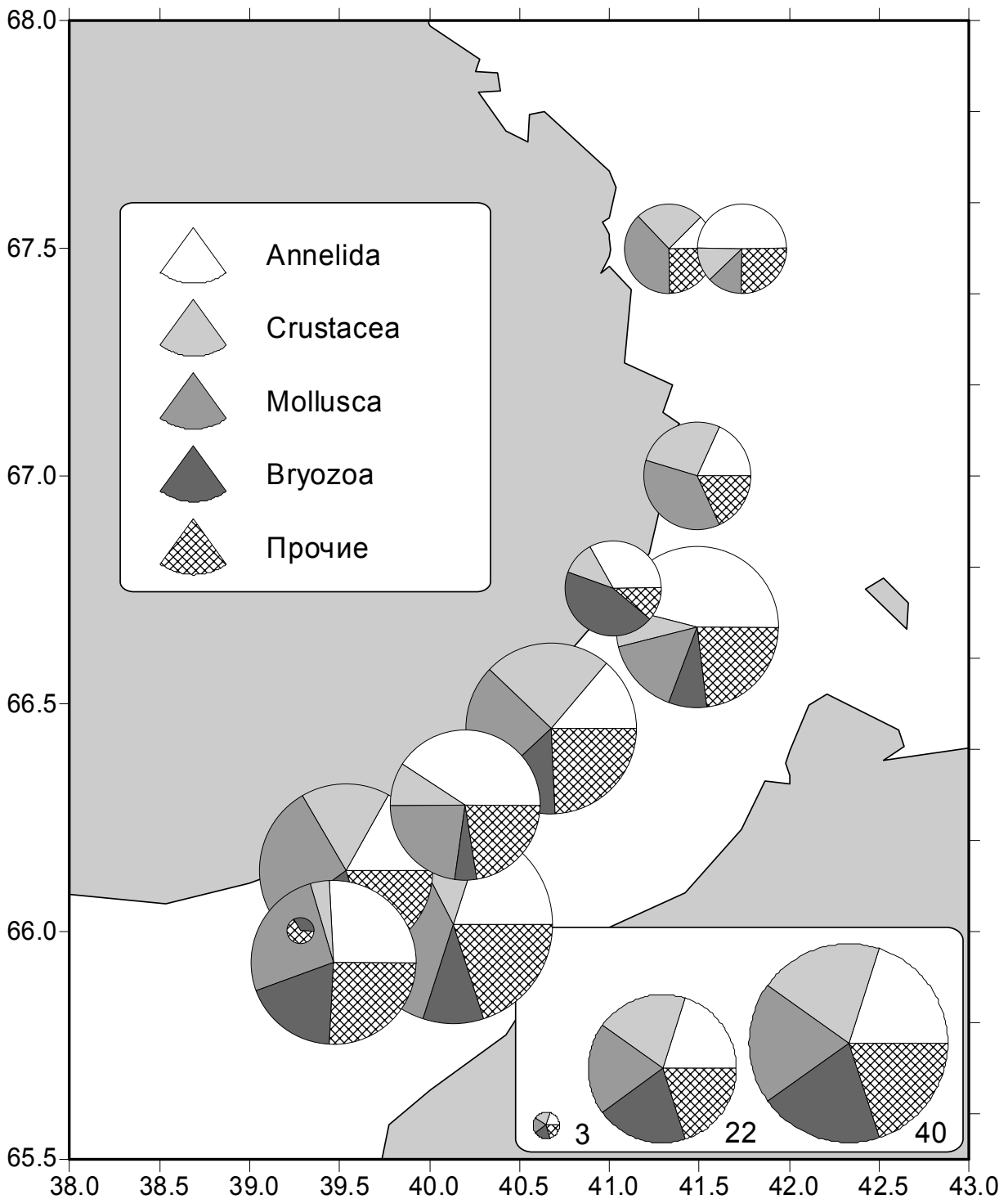


Рис. 2. Количество видов и таксономическая структура зообентоса в районе исследования. Диаметр окружностей пропорционален количеству видов на станциях

счет присутствия в пробах крупных двустворчатых моллюсков-сестонофагов *Modiolus modiolus* и *Chlamys islandica*. Сестонофаги-фильтраторы доминировали по биомассе и на большинстве других станций, но помимо двустворчатых моллюсков (*Astarte montagui* — ст. 10, *Mytilus edulis* — ст. 19), основными биомассообразующими формами были баянусы (*Balanus balanus* — ст. 12), полихеты (*Thelepus cincinnatus* — ст. 18, 20; *Nephtys longosetosa* — ст. 11), гидроиды (*Hydrallmania falcata* — ст. 18, 19; *Abietinaria* sp. — ст. 14), а также мшанки (*Eucratea loricata* — ст. 14).

Принимая во внимание сравнительную бедность фауны, следовало бы ожидать низкого информационно-видового разнообразия зообентоса в районе исследования, однако вычисления индексов Шеннона показали обратное (рис. 5), и полученные значения оказались сопоставимыми с таковыми

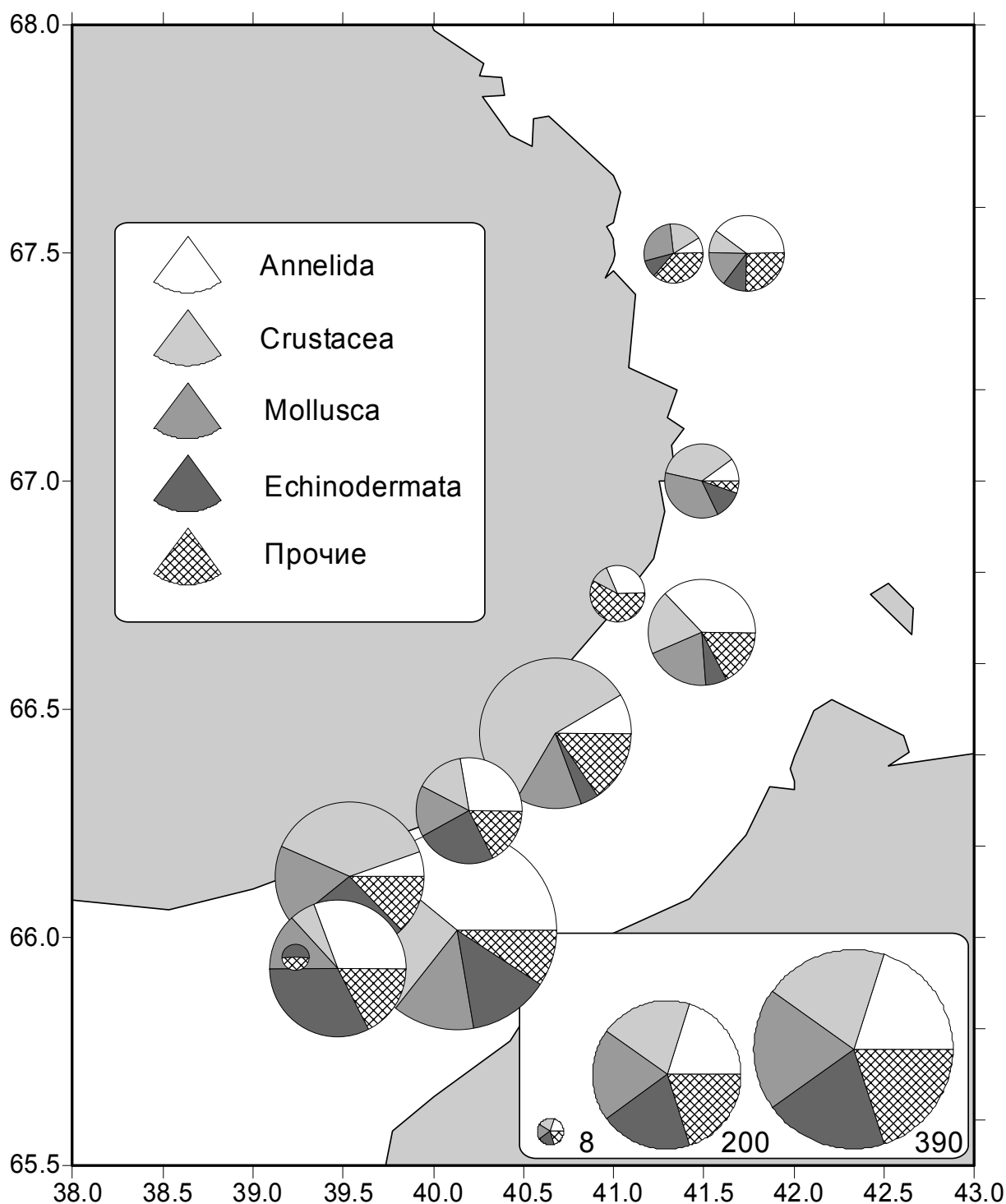


Рис. 3. Плотность поселений зообентоса на станциях. Диаметр окружностей пропорционален плотности поселений зообентоса

для соседних участков Белого (Бабков, Голиков, 1984) и Печорского морей (Dahle et al., 1998), где донная фауна значительно богаче. При этом обращает на себя внимание тот факт, что меньшие величины индексов Шеннона получены для станций, приуроченных к расположению фронтальных зон (рис. 1, 5) и расположенных на песчаных осадках, а наибольшие — для станций из центральной части Горла на смешанных осадках с галечно-гравийными фракциями, формирующими наиболее разнообразные субстраты (см. рис. 5, табл. 1).

Вычисление коэффициентов корреляции между количеством видов и их общей биомассой, общей численностью особей и их биомассой в пробах выявило взаимообусловленность перечисленных характеристик (рис. 6, А–Б). Количество трофических групп практически в одинаковой степени

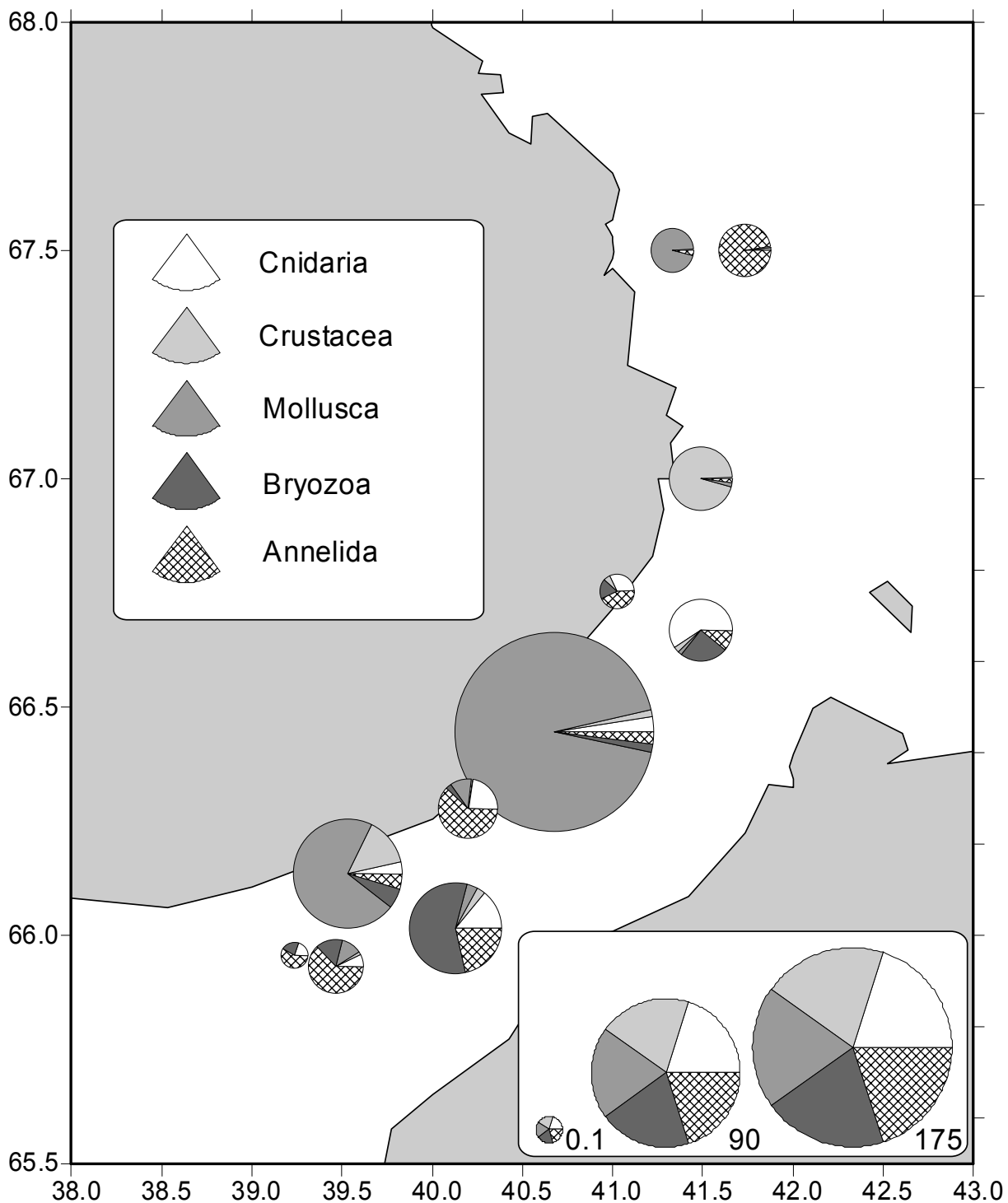


Рис. 4. Биомасса зообентоса в районе исследования. Диаметр окружностей пропорционален биомассе зообентоса на станциях

зависит как от количества видов, так и от общего обилия особей в пробах (рис. 6, В–Г). Тесная взаимосвязь выявилась между индексом Шеннона, рассчитанным по числу индивидуумов в каждой трофической группе пробы, и общим числом индивидуумов в пробе (рис. 6, Д). Кроме того, индекс Шеннона в наших исследованиях оказался пропорционален величине средней биомассы зообентоса в пробах (рис. 6, Е). В то же время общая биомасса бентоса практически не взаимосвязана с трофической принадлежностью видов, хотя в равной степени определяется и количеством видов, и общим количеством особей. Интересно также, что в нашем случае информационное разнообразие видов, рассчитанное по биомассе, не проявило более или менее заметной связи ни с какой из вышеперечисленных характеристик, в отличие от этого же показателя, рассчитанного для пресноводных сообществ (Алимов, 2000).

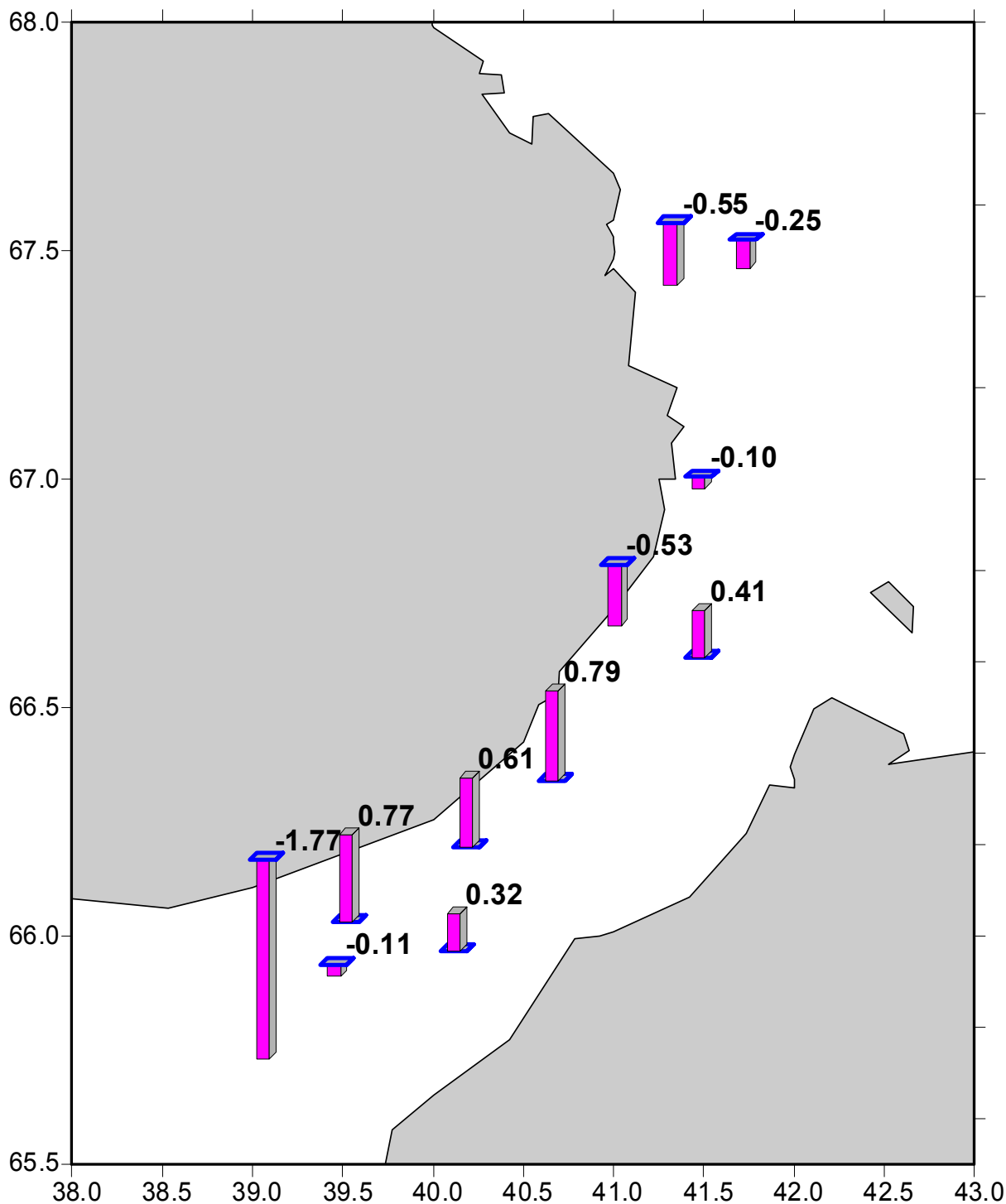


Рис. 5. Отклонение значений информационного разнообразия видов (индекс Шеннона, Log_2) на станциях от среднего значения индекса для района исследования

Перечисленные статистические зависимости (или тенденции) являются общими для большинства естественных ненарушенных экосистем. К ним, в первую очередь, можно отнести уже известные в той или иной форме зависимости: биомассы от количества видов (Пианка, 1981), биомассы от количества индивидуумов (Одум, 1986), информационного разнообразия видов (по количеству особей) от средней массы особей (Алимов, 2000). Совсем недавно было показано, что зависимости количества трофических групп от количества видов и количества трофических групп от количества особей в сообществах (или выборках), а также зависимости информационного разнообразия трофических групп (по количеству особей) от общего количества особей и биомассы от информационного разнообразия видов (по количеству особей) также следует считать общими для экосистем (Denisenko, 2004).

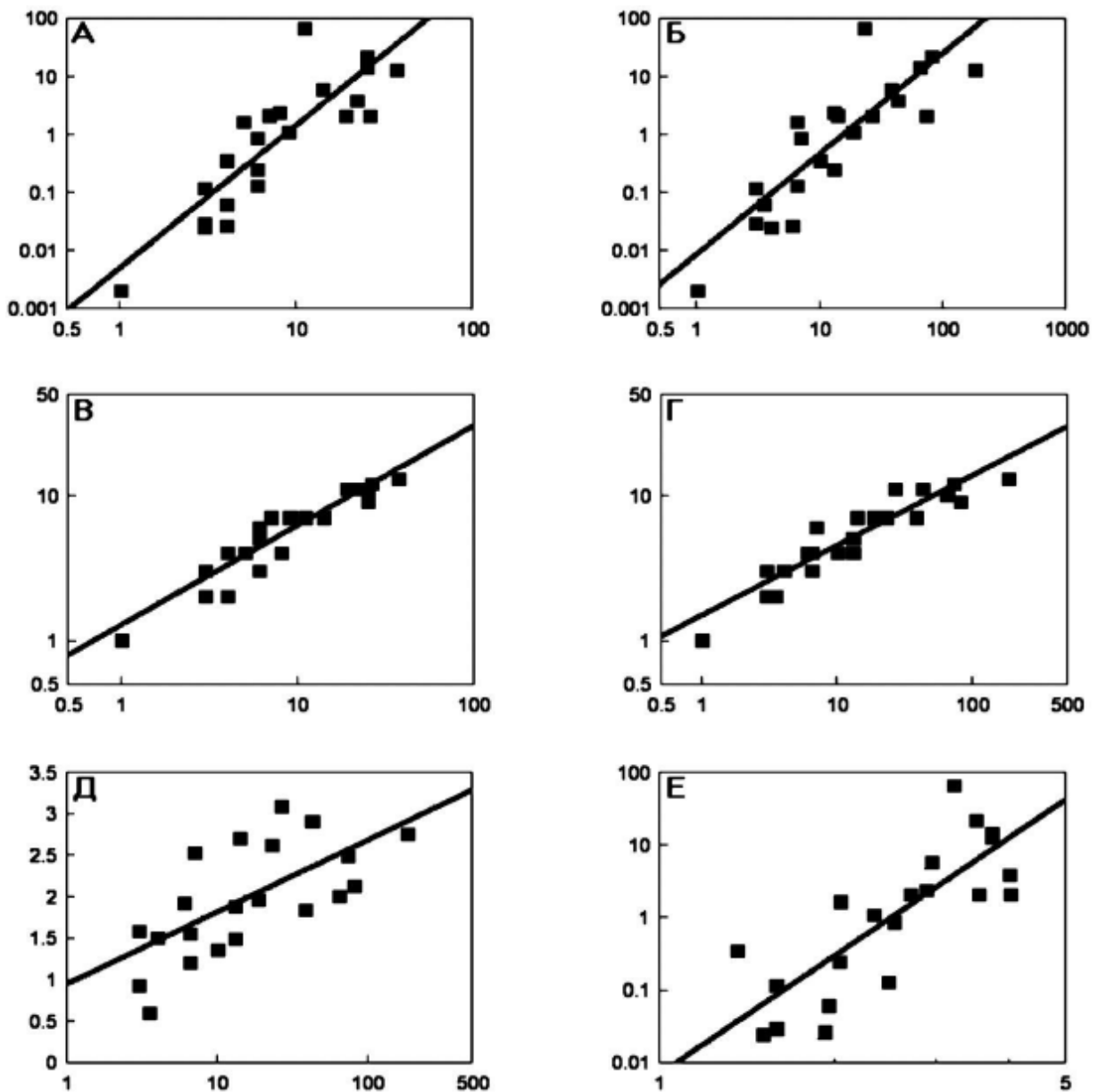


Рис. 6. Статистическая взаимосвязь между количественными характеристиками зообентоса в Горле Белого моря по данным 1997 г.

A — зависимость биомассы зообентоса (*ось ординат*) от количества видов (*ось абсцисс*); *B* — зависимость биомассы зообентоса (*ось ординат*) от общего количества индивидуумов в пробе (*ось абсцисс*); *B* — зависимость количества трофических групп (*ось ординат*) от количества видов (*ось абсцисс*); *Г* — зависимость количества трофических групп (*ось ординат*) от общего количества особей в пробе (*ось абсцисс*); *Д* — зависимость информационного разнообразия трофических групп (по количеству особей) (*ось ординат*) от общего количества индивидуумов в пробе (*ось абсцисс*); *Е* — взаимосвязь биомассы зообентоса (*ось ординат*) и информационного разнообразия, трофических групп (по количеству особей) в пробе (*ось абсцисс*)

Из изложенного следует, что в районе исследования обитает довольно сложная по структуре совокупность донных сообществ, неоднородность которой определяется параметрами среды. На участках с интенсивными придонными течениями, направления которых меняются в соответствии с фазами прилива и отлива (Атлас течений..., 1962), происходит транспортировка и переотложение частиц песчаных осадков — формирование подводных дюн (Гуревич и др., 1984; Айбулатов, Артихов, 1993). В таких условиях наблюдается обеднение поселений зообентоса и снижение индекса разнообразия вследствие большой нестабильности донных субстратов. На участках со смешанными осадками, где донные субстраты и микрорельеф дна более разнообразны, количество экологических ниш, по-видимому, увеличивается и влечет за собой увеличение количества трофических групп и

общего информационно-видового разнообразия населения. Аналогичное возрастание индекса Шеннона наблюдается в пресноводных системах при увеличении удельной ре-суспензии органики (Алимов, 2000).

Вместе с тем, как показано выше, структурные и функциональные характеристики зообентоса в рассматриваемом регионе достаточно тесно взаимосвязаны (см. рис. 6), что, по нашему мнению, свидетельствует о сбалансированности и сравнительной устойчивости поселений зообентоса на большинстве обследованных участков.

Выявленные особенности количественного развития бентофауны в районе наших исследований в целом не противоречат ранее опубликованным для всего Горла сведениям (Луканин и др., 1995; Naumov, 2001), хотя наблюдаются определенные отличия. Так, согласно данным А.Д. Наумова (Naumov, 2001) биомасса зообентоса у Терского берега не превышает 5 г/м², увеличиваясь в центральной части Горла до 100 г/м², и в ее формировании участвуют в основном гидроида и актинии. По результатам исследований в 1997 г., напротив, более высокие биомассы зарегистрированы на станциях 15 и 19, расположенных ближе к берегу, где основными биомассообразующими формами являются моллюски (см. рис. 4). Указанные различия можно объяснить несовпадением точек пробоотбора.

Литературные данные о количественном развитии зообентоса на обследованных в 1997 г. участках Воронки отсутствуют. В более восточных и северных районах Воронки, в зоне влияния интенсивных течений, биомасса зообентоса варьирует от 25 до 340 г/м² (Зенкевич, 1930; Денисенко, Близниченко, 1989), достигая в отдельных случаях 2000 г/м² (Денисенко и др., 1988), тогда как на станциях (ст. 10, 11), выполненных в 1997 г., она не превышает 5 г/м². Согласно указанным публикациям, основу зообентоса в южной части Воронки составляют сестонофаги, в частности сублиторальные популяции мидий (*Mytilus edulis*), гребешков (*Chlamys islandica*) и баянусов (*Balanus* sp.), поселения которых обнаружены нами в Горле. Массовое развитие сестонофагов обусловлено обилием пищи в виде органического сестона, транспортируемого в широтном направлении из Баренцева моря в Белое и обратно (Романкевич, Ветров, 2001), а также высокой первичной продукцией планктона в самой Воронке (Виноградов и др., 2000). На наших станциях, расположенных в Воронке (ст. 10, 11), вне зоны влияния течений Горла, но находящихся под воздействием Мурманского прибрежного течения, о чем свидетельствует структура осадков (см. табл. 1), доминируют двустворчатые моллюски (*Astarta montagui*, *Montacuta maltzani*), хотя в одном дночерпателе на ст. 11 отмечены 2 крупных экземпляра полихеты-детритофага (*Nephtys longosetosa*), предпочитающего сравнительно мягкие осадки, богатые органикой. В целом это указывает на то, что участки с высокими биомассами зообентоса в Воронке так же, как и в Горле, расположены мозаично, сообразно особенностям микро рельефа дна, гидродинамического режима и связанной с ними структуры осадков.

Сведений о биоценотической структуре обследованных участков Горла и Воронки Белого моря существует немного. К.М. Дерюгин (1928) объединял всю фауну sublitorали Горла в единую группировку и указывал на равномерность ее распределения в этой части Белого моря. Е.Ф. Гурьяновой (1948) для Горла было указано наличие двух сообществ: сообщества гидроидов с доминированием гидроида *Hydrallmania falcata* и сообщества с доминированием офиуры *Ophiura robusta*. В.В. Луканин с соавторами (1995) для Горла в целом отмечает 5 сообществ зообентоса, выделенных на основе сопоставления биомассы видов. Местоположения некоторых из них совпадают с нашим районом исследования.

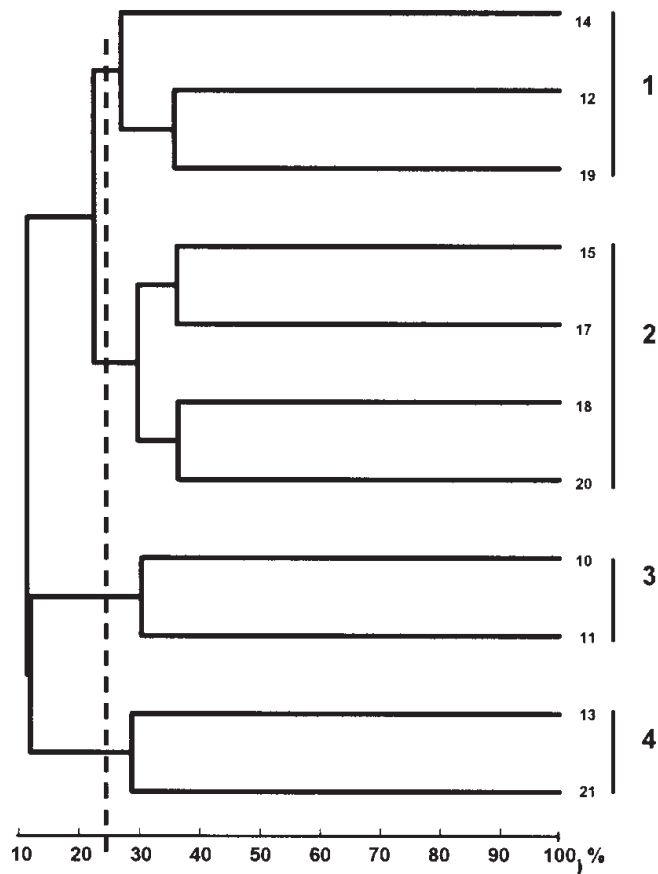


Рис. 7. Дендрограмма сходства станций. Средний уровень сходства между станциями — $25.5 \pm 10.6\%$ (δ)
 1 — сообщество *Nephtys longosetosa*—*Astarte montagui*; 2 — сообщество *Modiolus modiolus*—*Chlamys islandica*; 3 — сообщество *Hydrallmania falcata*—*Nephtys longosetosa*; 4 — сообщество *Mytilus edulis*—*Balanus balanus*

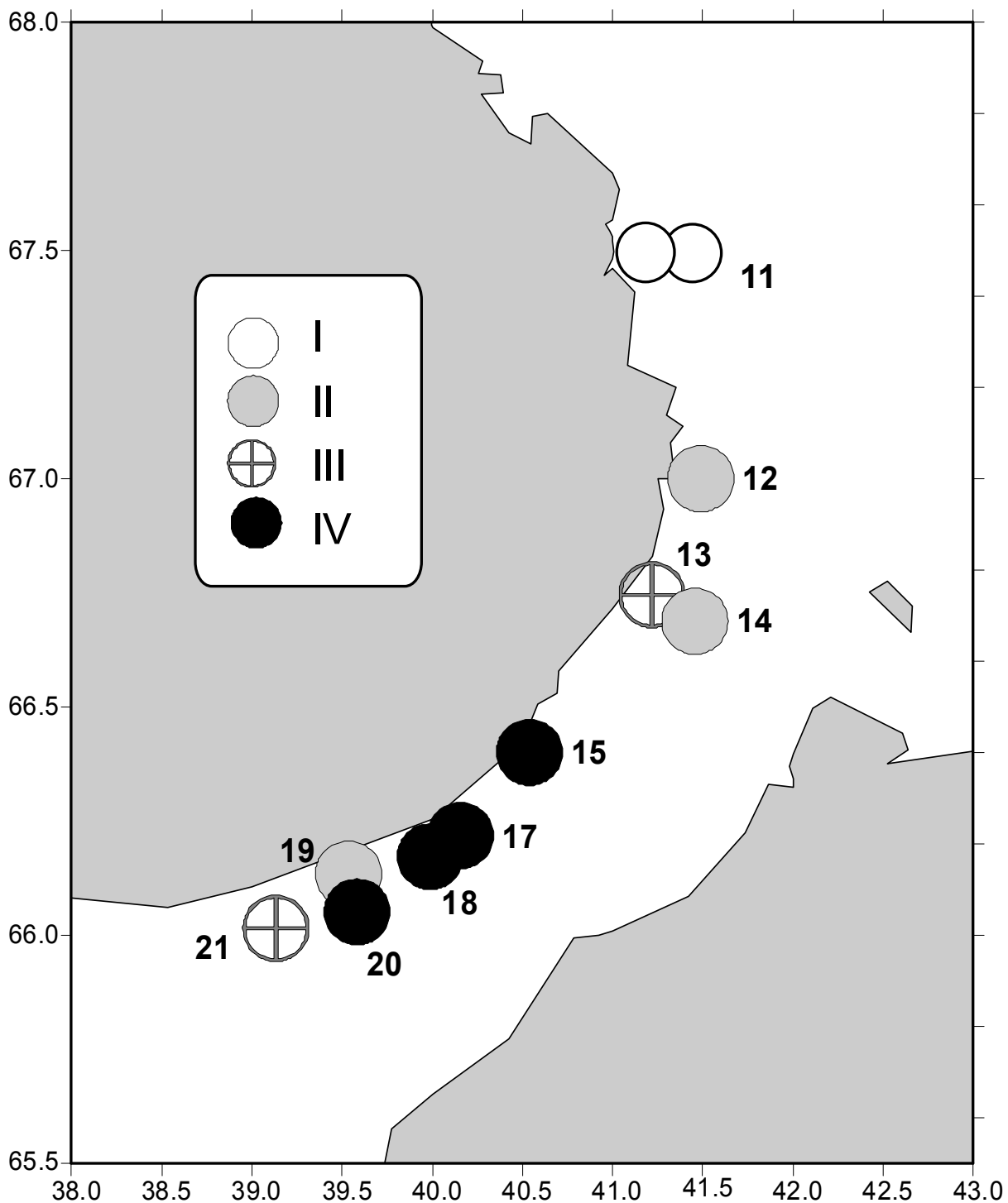


Рис. 8. Распределение сообществ зообентоса в районе исследования

I — сообщество *Nephtys longosetosa*—*Astarte montagui*; *II* — сообщество *Modiolus modiolus*—*Chlamys islandica*; *III* — сообщество *Hydrallmania falcata*—*Nephtys longosetosa*; *IV* — сообщество *Mytilus edulis*—*Balanus balanus*. Арабскими цифрами обозначены номера станций

Выполненная нами кластеризация с использованием данных по плотности поселений и биомассе с учетом частоты встречаемости видов на станциях позволила выявить в районе исследования 4 сообщества (рис. 7, 8; табл. 2). В южной части Воронки на смешанных песчаных осадках с относительно высоким содержанием $C_{орг}$ в водной толще (Скарлато, 1991; Романкевич, Ветров, 2001) выделено сообщество 1 с превалярованием детритофагов и низкой биомассой (менее 3 г/м²), в котором видами-доминантами были детритофаг — полихета *Nephtys longosetosa* и сестонофаг — двустворчатый моллюск *Astarte montagui* (табл. 2, 3). К югу от сообщества 1 и в юго-западной части пролива располагается сообщество 2 с доминированием двустворчатых моллюсков — сестонофагов *Modiolus modiolus* и

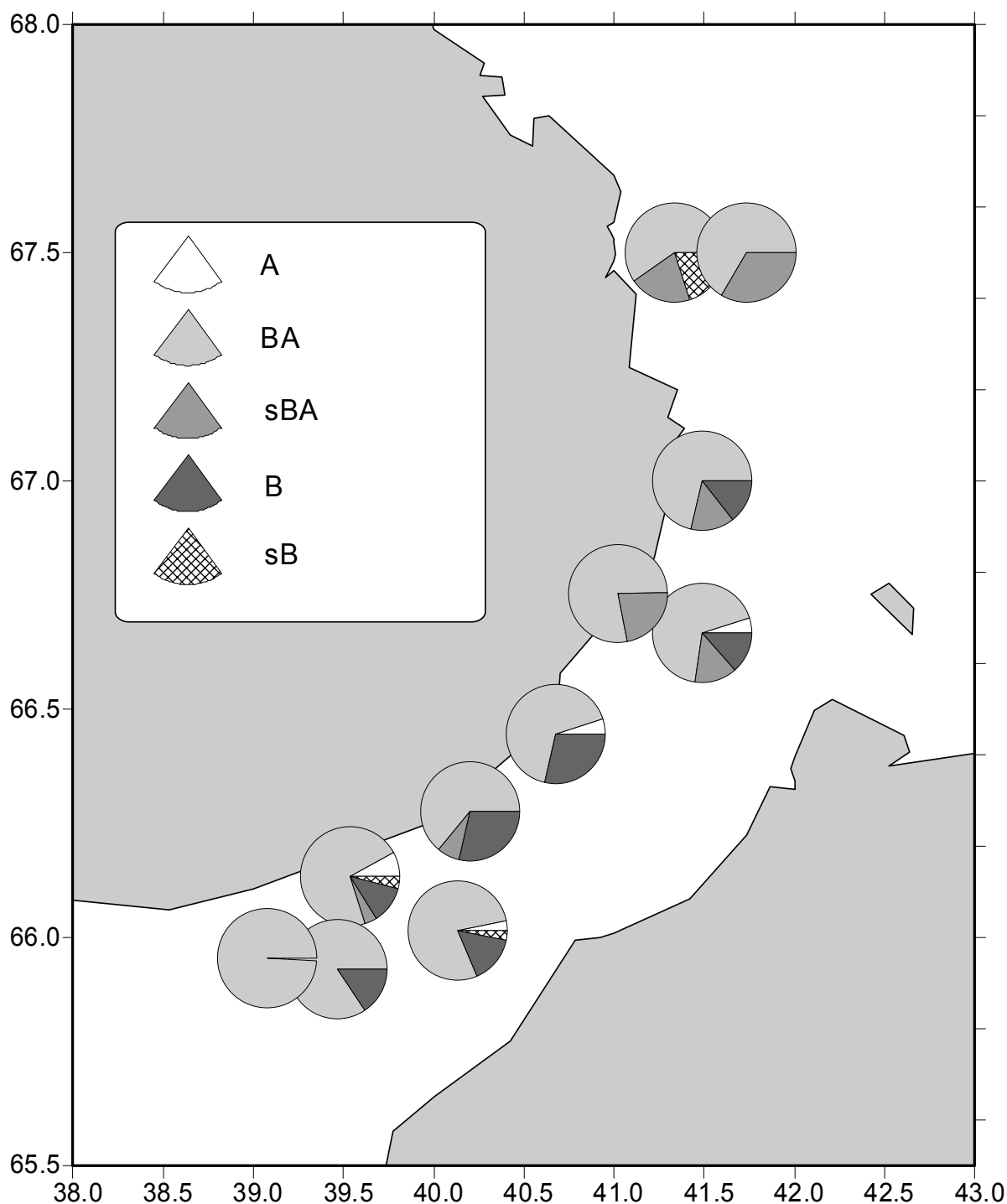


Рис. 9. Биogeографическая структура зообентоса в районе исследования

A — арктические, *BA* — boreально-арктические, *sBA* — субтропическо-boreально-арктические, *sB* — субтропическо-boreальные, *B* — boreальные виды

Chlamys islandica. Оно имеет среднюю биомассу 53 г/м² и занимает участки дна, где течения имеют умеренные скорости, а в осадках преобладают мелкопесчаные фракции. На границе Воронки и Горла, а также на выходе из Горла в Бассейн Белого моря на глубинах 22 и 70 м обитает сообщество с доминированием гидроидов *Hydrallmania falcata* (см. табл. 2), наличие которого в Горле уже отмечалось в более ранних публикациях (Гурьянова, 1948; Луканин и др., 1995). Оно характеризуется очень низкой биомассой (менее 1 г/м²) и почти одинаковым соотношением детритофагов и сестонофагов (см. табл. 3). Последнее обусловлено относительно спокойной гидродинамикой (Атлас течений..., 1962), обеспечивающей присутствие органического вещества не только в водной толще, но и в дон-

Типы донных сообществ в районе исследования в Горле и Воронке Белого моря
(с указанием 10 наиболее значимых для каждого сообщества видов)*

Сообщество/ доминантные виды	Средняя плотность поселений видов**, экз./м ²	Средняя биомасса видов***, г/м ²	Частота встречаемости видов во всех пробах, составляющих сообщество, F	Продукция вида в сообществе, P	Индекс значимости, P×F
---------------------------------	---	---	---	--------------------------------------	------------------------------

Сообщество 1 (*Astarte montagui*—*Nephtys longosetosa*), ст. 10, 11
Станций 2 (проб 4), количество видов в сообществе — 13,
средняя биомасса сообщества — 2.97 г/м²

<i>Nephtys longosetosa</i>	4	3.920	0.25	3.940	0.985
<i>Astarte montagui</i>	4	3.296	0.25	3.459	0.865
<i>Foraminifera varia</i>	9	0.040	1.00	0.154	0.154
<i>Chirona hamneri</i>	8	0.160	0.25	0.425	0.106
<i>Chaetozone setosa</i>	12	0.100	0.25	0.331	0.083
<i>Ophiura robusta</i>	4	0.029	0.75	0.100	0.075
<i>Montacuta maltzani</i>	5	0.013	0.75	0.060	0.044
<i>Spionidae g.sp.</i>	8	0.028	0.25	0.115	0.028
<i>Hiatella arctica</i>	4	0.028	0.25	0.098	0.024
<i>Onisimus sp.</i>	4	0.028	0.25	0.096	0.024

Сообщество 2 (*Modiolus modiolus*—*Chlamys islandica*), ст. 12, 14, 19
Станций 3 (проб 6), количество видов в сообществе — 74,
средняя биомасса сообщества — 53.06 г/м²

<i>Modiolus modiolus</i>	6	65.945	0.50	28.661	14.331
<i>Chlamys islandica</i>	5	15.358	0.50	9.303	4.652
<i>Celleporina ventricosa</i>	6	7.092	0.50	5.934	2.967
<i>Thelepus cincinnatus</i>	112	2.945	0.38	7.307	2.740
<i>Rhynchonella psittacea</i>	7	1.994	0.75	2.527	1.895
<i>Ophiura robusta</i>	39	0.685	0.75	1.876	1.407
<i>Verruca stroemi</i>	39	1.523	0.38	3.318	1.244
<i>Hydrallmania falcata</i>	4	1.610	0.63	1.573	0.983
<i>Celleporina incrassata</i>	8	4.240	0.13	4.969	0.621
<i>Abietinaria sp.</i>	4	4.872	0.13	4.638	0.580

Сообщество 3 (*Hydrallmania falcata*—*Nephtys longosetosa*), ст. 13, 21
Станций 2 (проб 4), количество видов в сообществе — 10,
средняя биомасса сообщества — 0.27 г/м²)

<i>Hydrallmania falcata</i>	4	0.168	0.50	0.338	0.169
<i>Nephtys longosetosa</i>	4	0.368	0.25	0.668	0.167
<i>Eucratea loricata</i>	4	0.100	0.25	0.251	0.062
* <i>Ophiura robusta</i>	4	0.036	0.50	0.109	0.054
<i>Tricellaria ternata</i>	3	0.032	0.50	0.097	0.049
<i>Spirontocaris phippsi</i>	4	0.056	0.25	0.163	0.041
<i>Electra pilosa dentata</i>	8	0.036	0.25	0.139	0.035
<i>Eteone longa</i>	4	0.036	0.25	0.117	0.029
<i>Tricellaria gracilis</i>	4	0.002	0.25	0.075	0.018
<i>Owenia fusiformis</i>	4	0.008	0.25	0.038	0.009

1	2	3	4	5	6
Сообщество 4 (<i>Mytilus edulis</i> — <i>Balanus balanus</i>), ст. 15, 17, 18, 20 Станций 4 (проб 8), количество видов в сообществе — 49, средняя биомасса — 18.57 г/м ²					
<i>Mytilus edulis</i>	10	14.164	0.67	11.267	7.511
<i>Balanus balanus</i>	25	3.729	0.67	5.425	3.617
<i>Balanus</i> sp.	33	3.523	0.50	4.715	2.357
<i>Abietinaria</i> sp.	4	4.720	0.33	4.059	1.353
<i>Ophiura robusta</i>	23	0.529	0.83	1.360	1.126
<i>Flustra foliacea</i>	4	1.880	0.33	2.093	0.698
<i>Eucratea loricata</i>	4	3.724	0.17	3.791	0.632
<i>Hydrallmania falcata</i>	4	0.634	0.67	0.871	0.581
<i>Ophiacantha bidentata</i>	8	0.904	0.33	1.554	0.518
<i>Hyas araneus</i>	4	0.540	0.33	0.776	0.259

П р и м е ч а н и е. *Распределение сообществ в районе исследования см. на рис. 8.

**Плотность поселений рассчитана только для тех проб, в которых был обнаружен вид.

***Аналогично плотности поселений биомасса рассчитана только для проб, в которых был обнаружен вид.

ных осадках (Горшкова, 1957). В центральной части Горла, на глубинах свыше 30 м, где скорости течений весьма высоки (Атлас течений..., 1962; Терзиев, 1991), а донные осадки представлены хорошо сортированными промытыми песками с камнями, гальками и ракушей, зарегистрировано сообщество 4 с доминированием сестонофагов *Mytilus edulis* и *Balanus* sp. Средняя биомасса сообщества составляет около 20 г/м² (см. табл. 2, 3). Здесь, как и в сообществе 2, сестонофаги преобладают над детритофагами.

Структура описанных выше сообществ и их пространственное распределение только частично совпадают со структурой и распространением сообществ, выделявшихся на основе анализа биомассы видов (Луканин и др., 1995), хотя в обоих случаях в поселениях зообентоса доминируют сестонофаги. Общим для результатов обоих исследований является только обнаружение сообщества с доминированием *Hydrallmania falcata* и *Balanus* sp. и совпадение его местоположения в Горле. На остальной части пролива, совпадающей с районом исследований в 1997 г., по данным В.В. Луканина с соавторами (1995) обитают сообщества с доминированием багрянок, асцидий, брахипод и актиний, но не моллюсков, как в нашем случае. Столь значительная разница в структуре сообществ может быть объяснена, по-видимому, несовпадением местоположений пробоотбора в сравниваемых исследованиях и мозаичностью распределения зообентоса в Горле.

Сравнение трофической структуры отмеченных нами сообществ с более ранними результатами, основанными на учете только биомассы видов (Иванова, 1976), в целом подтверждает доминирование сестонофагов в районе исследования. Однако в ряде случаев при использовании индексов значимости видов для оценки трофической структуры сообществ, представленность сестонофагов в них снижается до 50–60% против 70–95%, получаемых при учете только биомассы.

Т а б л и ц а 3

**Трофическая структура донных сообществ
(в соответствии с трофической принадлежностью 15 наиболее значимых видов сообщества)**

Трофический тип донных сообществ	Донное сообщество	Доля трофических групп, рассчитанная по значимости видов в сообществе, %		
		ДФ	СФ	Хищ.
С доминированием сестонофагов	<i>Mytilus edulis</i> — <i>Balanus balanus</i>	16.1	82.5	1.4
	<i>Modiolus modiolus</i> — <i>Chlamys islandica</i>	9.5	90.5	
	<i>Hydrallmania falcata</i> — <i>Nephtys longosetosa</i>	47.4	52.6	
С доминированием детритофагов	<i>Nephtys longosetosa</i> — <i>Astarte montagui</i>	53.5	46.5	

П р и м е ч а н и е. ДФ — детритофаги, СФ — сестонофаги, Хищ. — хищники.

Биогеографический состав зообентоса в районе исследования характеризуется доминированием бореально-арктических форм (арктическо-бореальных — Наумов, 2001). В пробах, собранных в 1997 г., они составляли от 60 до 100% всех встреченных видов (рис. 9). Существенной особенностью района исследования оказалось преобладание бореальных видов (до 20% всех видов на отдельных станциях) над арктическими (1–2%), что нетипично для сублиторальной зоны соседних с Горлом районов Белого и Баренцева морей (Денисенко 1990; Денисенко, Галкин, 1996; Фролова, 1996; Наумов, 2001 и т.д.)

Полученные результаты дополняют и расширяют существующие сведения о зообентосе Горла и Воронки, и в определенной степени они разъясняют причины бедности фауны и низких значений количественных характеристик зообентоса. При этом высокие величины индексов разнообразия, по-видимому, указывают на естественные факторы такого обеднения, к которым донное население района вполне успешно адаптировалось.

Общее количественное развитие зообентоса в Горле ограничено слишком интенсивной придонной гидродинамикой, обуславливающей размыв осадков и транспортировку песчаных фракций. Скорости меняющихся придонных течений здесь настолько велики, что осаждение взвешенной в воде органики и аккумуляция ее в осадках практически не происходят, а это необходимо для существования детритофагов. Кроме того, течения вызывают перемещение поверхностного слоя осадков (образование песчаных гряд), что также лимитирует и развитие сестонофагов, лишая их прочного субстрата для прикрепления. В связи с этим, несмотря на положительные придонные температуры в течение года, относительно высокую соленость, по сравнению с другими районами Белого моря, хорошую вентиляцию придонных слоев водной толщи, и обилие пищи (высокие концентрации органического детрита в воде), донные сообщества изученных участков Горла бедны видами и не формируют высоких биомасс.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность д.г.н. О.Я. Сочневу за содействие в проведении экспедиционных работ.

ЛИТЕРАТУРА

- Айбулатов Н.А., Артюхов Ю.В. 1993. Геоэкология шельфа и берегов Мирового океана. — СПб. 304 с.
- Алимов А.Ф. 1981. Функциональная экология двустворчатых моллюсков. — Л. 289 с.
- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования экосистем. — СПб. 147 с.
- Андреев В.Л. 1979. Системы классификации в биогеографии и систематике (детерминистические методы) // Иерархические классификационные построения в географической экологии и систематике. — Владивосток. С. 3–59.
- Арнольди Л.В. 1941. Материалы по количественному изучению зообентоса в Черном море // Труды ЗИН. Т. VII. Вып. 2. С. 94–113.
- Атлас течений Белого моря. 1962. — М. 20 с.
- Бабков А.И., Голиков А.Н. 1984. Гидробиокомплексы Белого моря. — Л. 103 с.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Труды ВНИРО. Т. 4. С. 1–150.
- Виленкин Б.Я. 1965. Об интерпретации данных количественных сборов бентоса // Океанология. Т. 5(1). С. 128–133.
- Виленкин Б.Я., Виленкина М.Н. 1979. Дыхание водных беспозвоночных // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных/ Ред. В.Е. Заика. — М. С. 125–143.
- Винберг Г.Г. (ред.) 1968. Методы изучения водных экосистем. — Минск. 246 с.
- Виноградов М.Е., Ведерников В.И., Романкевич У.Ф., Ветров А.А. 2000. Компоненты цикла углерода в арктических морях России. Первичная продукция и поток $C_{орг}$ из фотического слоя // Океанология. Т. 40. Вып. 2. С. 221–233.
- Гуревич В.И., Денисенко С.Г., Казаков Н.И. 1984. Опыт ландшафтно-экологических исследований скоплений двустворчатых моллюсков и ракушечных отложений в Святоносском районе Баренцева и Белого морей // Бентос Баренцева моря. Распределение, экология и структура популяций. — Апатиты. С. 92–102.
- Горшкова Т.И. 1957. Органическое вещество и карбонаты в осадках Белого моря // Материалы по комплексному изучению Белого моря. — М.–Л. С. 472–488.
- Гурьянова Е.Ф. 1948. Белое море и его фауна. — Петрозаводск. 132 с.
- Денисенко Н.В. 1990. Распределение и экология мшанок Баренцева моря. — Апатиты. 156 с.
- Денисенко Н.В., Денисенко С.Г. 1990. Биомасса, плотность поселений и вклад консументов в продуктивность донных биоценозов // Проблемы охраны окружающей среды: Тез. докл. Всесоюз. конфер. молодых ученых. — Мурманск. С. 53–54.
- Денисенко С.Г., Близначенко Т.Э. 1986. Ресурсы исландского гребешка в Баренцевом море и возможности их использования. — Апатиты. 22 с.
- Денисенко С.Г., Александров С.В., Костылев В.Э., Малахов О.П., Опалев М.Л. 1988. Сублиторальные поселения *Mutilus edulis* в Воронке Белого моря // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток. С. 66–67.

- Денисенко С.Г. 1989. Экология и ресурсы исландского гребешка в Баренцевом море. — Апатиты. 138 с.
- Денисенко С.Г., Анисимова Н.А., Денисенко Н.В., Жуков Е.И., Полянский В.А., Семенов В.Н. 1993. Распределение и структурно-функциональная организация зообентоса // Гидробиологические исследования Байда- рацкой губы Карского моря в 1991–1992. — Апатиты. С. 30–49.
- Денисенко С.Г., Луппова Е.Н., Денисенко Н.В., Алексеев В.В., Касабов А.Ю., Фролова Е.А. 1995. Количествен- ное распределение бентоса и структура донных сообществ на Приновоземельском шельфе Баренцева моря // Среда обитания и экосистемы Новой Земли (архипелаг и шельф). — Апатиты. С. 66–79.
- Денисенко С.Г., Галкин Ю.И. 1996. Моллюски: видовой состав и распределение // Биогеоценозы гляциальных шельфов Западной Арктики. — Апатиты. С. 191–216.
- Денисенко С.Г. 2001. Плотность поселений, биомасса и доминирование видов в сообществе консументов // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. о-ва РАН. Т. 2. — Калининград. С. 162–163.
- Дерюжин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исслед. морей СССР. — Л. Вып. 7–8. 511 с.
- Зенкевич Л.А. 1927. Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцева моря и Белого моря. — М. 64 с.
- Зенкевич Л.А. 1930. Количественный учет донной фауны Приканинского района // Труды Морского научн. ин- та. Т. 4. С. 7–21.
- Зенкевич Л.А., Броцкая В.А. 1937. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря // Учен. зап. МГУ. Зоология. Вып. 13. С. 203–226.
- Иванова В.Л. 1976. Трофическая зональность в сублиторали Белого моря // Океанология. Т. 16. Вып. 3. С. 519–522.
- Иоганзен Б.Г., Файзова Л.В. 1978. Об определении показателей встречаемости, обилия, биомассы и их соот- ветствия у некоторых гидробионтов // Элементы водных экосистем. (Труды ВГБО, Т. 22). С. 215–225.
- Кучерук Н.В. 1985. Сублиторальный бентос североперуанского апвеллинга // Экология фауны и флоры при- брежных зон океана. — М. С. 14–31.
- Кучерук Н.В., Савилова Т.А. 1985. Количественная и экологическая характеристики донной фауны шельфа и верхнего склона района Североперуанского апвеллинга // Бюл. Моск. о-ва естествоиспытателей природы. Отд. биол. Т. 90. Вып. 6. С. 70–79.
- Кучерук Н.В., Котов А.В. 2002. Бентос прибрежных мелководий Печорского моря и Байдарацкой губы. Срав- нительный анализ // Океанология. Т. 42. Вып. 1. С. 116–119.
- Мальцев В.И. 1990. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных иссле- дований зооценозов // Гидробиологический журн. Т. 26. № 1. С. 87–89.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1995. Особенности распределения зообентоса в Горле // Белое море. Ч. 1. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. [Исслед. фауны морей. Т. 42(50)]. С. 236–239.
- Наумов А.Д. 1991. К вопросу об изучении биоценозов макробентоса Белого моря // Бентос Белого моря. Попу- ляции, биоценозы, фауна. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 233.) С. 127–147.
- Наумов А.Д., Федяков В.В. 1991. Особенности гидрологического режима северной части Белого моря // Бен- тос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. (Тр. ЗИН АН СССР. Т.233). С. 13–26.
- Невеский Е. Н., Медведев В.С., Калинин В.В. 1977. Белое море. Седиментогенез и история развития в голо- цене. — М. 236 с.
- Одум Э. 1986. Экология. Т. 2. — М. 376 с.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа. — М. 287 с.
- Пианка Э. 1981. Эволюционная экология. — М. 399 с.
- Сиротинская С.В. 1975. Логически-информационные решения геологических задач. — М. 262 с.
- Скарлато О.А. (ред.). 1991. Океанографические условия и биологическая продуктивность Белого моря. — Мурманск. 216 с.
- Скарлато О.А. (ред.) 1995. Белое море. Ч.1. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использо- вания. [Исслед. фауны морей. Т. 42(50)]. 250 с.
- Романкевич Е.А., Ветров А.А. 2001. Цикл углерода в арктических морях. — М. 302 с.
- Терзиев Ф.С. (ред.) 1991. Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море. Вып. 2. Гидрохи- мические условия и океанологические основы формирования биопродуктивности. — Л. 190 с.
- Умнов А.А., Алимов А.Ф. 1979. Соотношение продукции с общим потоком энергии через популяцию // Общие основы изучения водных экосистем. — Л. С. 133–139.
- Фролова Е.Н. 1996. Структура фауны и количественное распределение многощетинковых червей (Polychaeta) // Биогеоценозы гляциальных шельфов Западной Арктики. — Апатиты. С. 180–190.
- Anisimova N.A. 1989. Distributional patterns of Echinoderms in the Eurasian Sector of the Arctic Ocean // The Arctic seas. Climatology, Oceanography, Geology and Biology. — New York. P. 281–301.
- Brey T. 1990. Estimating productivity of macrozoobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight // Meeresforschung. Bd. 32. № 4. P. 329–343.
- Clarke K.R., Warwick R.M. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. (2nd edition). Plymouth Marine Laboratory. — Bournemouth. 144 p.
- Dahle S., Denisenko S., Denisenko N., Cochrane S. 1998. Benthic fauna in the Pechora Sea // Sarsia. Vol. 83. P. 183–210.
- Denisenko, N.V., Rachor, E., Denisenko, S.G. 2003. Benthic fauna of the southern Kara Sea / Stain R., Fahld K., Futterer D.K., Galimov E.M., Stepanetz O.V. (eds) // Siberian River Runoff in the Kara Sea: Characterization, quantification variability and environmental significance. Proceedings in marine science. — Amsterdam. Vol. 6. P. 213–236.
- Denisenko S.G., Denisenko N.V. Sandler H., Andersin A.–B. 1994. Zoobenthos community structure in the Pechora Sea. Pechora Sea ecological studies in 1993. — Helsinki: Finnish-Russian offshore technology working group. Report B5. P. 35–58.

- Denisenko S.G.* 2004. Structurally-functional characteristics of the Barents Sea zoobenthos // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. Vol. 300. P. 43–52.
- Denisenko S. G., Denisenko N.V., Dahle S., Cochrane S.* 2005. The zoobenthos of the Pechora Sea: a comparative study // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. — Bremerhaven. Vol. 501. P. 55–74.
- Hemmingsen A.M.* 1950. The relation of standard (basal) energy metabolism to total fresh weight of living organisms // Rep. Stenool. Memor. Hospital. — Copenhagen. Vol. 4. P. 1–58.
- Hemmingsen A.M.* 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution // Rep. Stenool. Memor. Hospital. — Copenhagen. Vol. 9. P. 1–110.
- Heusner A.A.* 1982. Energy metabolism and body size. I. Is the 0.75 mass exponent of Kleiber's equation a statistical artifact? // Resp. Physiol. Vol. 48. P. 1–12.
- Gurevich V.I.* 1995. Recent sedimentogenesis and environment on the arctic shelf of Western Eurasia. — Oslo. N 13. 192 p.
- Naumov A.D.* 2001. Zoobenthos / Berger V., Dahle S. (eds) // White Sea. Ecology and environment. St. Petersburg: Derzavets Publisher. P. 41–54.
- Pantyulin A.N.* 2003. Hydrological system of the White Sea // Oceanology. Vol. 43. Suppl. 1. P. S1–S14.
- Petersen C.G.J.* 1914. Valuation of the sea. 2. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography // Report of the Danish Biological Station. Vol. 21. P. 1–44.
- Shcherbakov F.A.* 1996. Lithology of bottom sediments of the central White Sea // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. — Bremerhaven. Vol. 212. P. 135–138.
- Shannon C.E.* 1948. A mathematical theory of communication // Bell System Technical Journal. Vol. 27. P. 379–423, 623–656.
- Warwick R.V., Clarke K.R.* 1993. Comparing the severity of disturbance: a meta-analysis of marine macrobenthic community data // Mar. Ecol. Progr. Ser. Vol. 92. P. 221–231.